

ETUDES SUR LE DEVELOPPEMENT ET L'ORGANISATION
HISTOLOGIQUE DES CARPOPHORES DANS LES
AGARICALES

par

Dr. A. F. M. REIJNDERS

(Avec les planches III—XXII.)

TABLE DES MATIERES.

	pg.
1. Introduction	215
2. Le matériel	217
3. Les méthodes microtechniques	219
4. Les espèces examinées et leur groupement	223
5. La nature des hyphes au point de vue de leur naissance	224
6. La littérature sur les Mycènes	227
7. <i>Mycena epipterygia</i>	229
8. <i>Mycena osmundicola</i>	233
9. <i>Mycena galopoda</i>	240
10. Conclusions.	240
11. <i>Cystoderma carcharias</i>	242
12. <i>Leucocoprinus cepaestipes</i>	246
13. Comparaison des espèces examinées de <i>Lepiota</i>	249
14. <i>Naucoria escharoides</i> .	256
15. <i>Hebeloma crustuliniforme</i>	258
16. <i>Galerina paludosa</i>	259
17. <i>Psilocybe ericaea</i>	262
18. La littérature sur le développement des lames dans le genre <i>Coprinus</i> et chez quelques autres champignons	266
19. <i>Coprinus stercorarius</i> fa. <i>tuberosus</i>	277
20. <i>Coprinus niveus</i> .	283
21. <i>Coprinus ephemerus</i>	289
22. <i>Coprinus miser</i> (<i>Coprinus neglectus</i> , nov. sp.?)	293
23. <i>Psathyrella sub-atrata</i>	301
24. Vue générale du développement dans le genre <i>Coprinus</i> en rapport avec celui de quelques espèces voisines	305
25. <i>Stropharia merdaria</i>	312

	pg.
26. <i>Stropharia aeruginosa</i>	316
27. Comparaison des espèces examinées de <i>Stropharia</i>	317
28. <i>Limacium hypothejum</i>	319
29. <i>Gomphidius roseus</i>	324
30. <i>Gomphidius glutinosus</i>	330
31. Comparaison des espèces examinées de <i>Limacium</i> et de <i>Gomphidius</i>	334
32. Introduction sur les Bolétacées	339
33. <i>Xerocomus parasiticus</i>	339
34. <i>Ixocomus bovinus</i>	342
35. <i>Ixocomus variegatus</i>	346
36. <i>Ixocomus flavus</i>	347
37. <i>Ixocomus luteus</i>	348
38. <i>Strobilomyces strobilaceus</i>	351
39. Quelques notes comparatives sur les espèces examinées des Bolétacées	358
40. Les structures primordiales les plus importantes des carpophores et les questions terminologiques	360
a. Le voile universel et les différenciations cutanées	360
b. Le voile partiel	366
c. Les types du développement	370
41. Bibliographie	389
42. Liste des figures	392

I. INTRODUCTION.

La présente publication traite les recherches concernant le développement des carpophores de plusieurs Agaricinés, investigations auxquelles nous nous sommes appliqués pendant une série d'années. Nous nous proposons d'éclaircir quelques problèmes qui se présentent dans ce vaste domaine de la Mycologie, en grande partie inexplorée et de démontrer quelques nouvelles manières de développement. De plus on trouvera ici des résultats, obtenus par l'examen de plusieurs espèces, dont le mode de développement est généralement conforme à celle d'autres espèces, déjà reconnues, mais dont les détails ne sont communiqués que pour compléter notre savoir. Le dernier chapitre portera sur quelques conclusions d'une importance plus générale qui peuvent être tirées de la comparaison des résultats spécifiques.

Quant aux études ci-visées *il est inévitable de se servir du microtome.* Il faut se servir de préparations des stades divers (en particulier des stades les plus jeunes et à peu près ou complètement indifférenciés), quand on tient à obtenir des connaissances satisfaisantes sur tous les changements qui se produisent pendant le développement des carpophores. C'est seulement en suivant ce procédé que l'on réussira à déterminer le mode du développement. Nous ne voulons pas prétendre que les observations plus ou moins isolées (pour la plus grande partie des stades plus adultes), sont sans valeur ou sans intérêt, mais elles donnent facilement lieu à des interprétations erronées ou à des généralisations intolérables. Il ne serait pas difficile d'indiquer dans la littérature des passages incorrects, se rapportant au développement, dont l'inexactitude est due à la cause susmentionnée. Un aperçu de la littérature sur ce sujet n'est pourtant pas à sa place ici. (Cf. notre aperçu provisoire en hollandais, 1933) quoique l'ignorance, surtout de la littérature américaine contribue à son tour à la naissance de ces généralisations. Nous trouverons encore lieu d'envisager ces questions en traitant les espèces séparément.

C'est Atkinson (1906) qui a introduit cette sorte de recherches dans la science mycologique. Comme j'ai déjà dit: la méthode ne consiste qu'en l'application des techniques microbotaniques à ces objets, c'est-à-dire, l'inclusion à la paraffine et l'usage du microtome.

Avant les publications d'Atkinson et de ses successeurs les con-

naissances du développement étaient plus ou moins vagues. On trouve l'énumération des données anciennes, qui sont relativement peu nombreuses, chez Atkinson (1906) et chez quelques autres auteurs américains. (Levine 1914 et 1922, Moss 1923 et autres).

On discernait p.e. le voile universel et le voile partiel dans les *Amanites*, comme on les rencontre dans le manuel de de Bary (1884, conformément à Brefeld 1877), mais ce n'est qu'un cas spécial, des limites duquel on n'était pas bien informé. Hoffmann (1856, 1860, 1861) avait déjà distingué des types exogènes et endogènes (quant à la formation de l'hyménium), mais comme nous verrons plus tard, ce n'est qu'une classification superficielle, dont on a exagéré la valeur. Une division un peu plus précise provient de Fayod (1889); il introduisait les termes endocarpe, angiocarpe, sub-angiocarpe et gymnocarpe, dont on emploie de nos jours fréquemment le deuxième et le dernier, mais selon nos observations eux-aussi n'ont qu'une signification restreinte et la délimitation de ces idées reste plus ou moins vague. Kühner (1926) y a ajouté la notion pseudoangiocarpie.

Nous discuterons la question de la terminologie provisoirement après la représentation de chaque type de développement auquel elle s'applique et *d'une manière plus profonde à la fin de ce traité en révisant et en comparant les résultats des investigations modernes*. Dès maintenant il est pourtant difficile d'imposer un nom à toutes les types divers (les rapports ne se laissant déjà pas classer convenablement), et plus d'investigations seront faites plus de types différents se manifesteront. De cette manière la nomenclature restera provisoirement insuffisante, à quels changements qu'elle soit exposée. De l'autre côté les indications courtes resteront utiles dans les diagnoses pour caractériser brièvement le mode du développement. Mais on peut prévoir qu'à la longue une description racourcie sera indispensable pour caractériser le développement des générations, des tribus, peut-être de plusieurs espèces séparées. *L'addition simple qu'un champignon est gymnocarpe, hemi-angiocarpe ou pseudo-angiocarpe est relativement vide de sens et n'exprime aucune affinité utilisable dans la classification.* Il y a p.e. des types hemi-angiocarpes qui s'éloignent beaucoup d'autres types ainsi nommés et dont le développement s'accomplit à peu près comme chez les gymnocarpes.

Les œuvres d'Atkinson ont été suivies par celles d'une école de savants surtout américains qui ont contribué beaucoup à ce sujet. Plus tard le développement des carpophores a tiré l'attention dans d'autres pays, quoique le nombre de publications qui s'en occupent soit encore restreint. Nous mettrons à l'ordre la littérature appropriée, en traitant chaque espèce ou groupe d'espèces séparément;

ce qui rend superflu un aperçu précédent de la littérature entière.

Il est possible que nous n'ayons pas vu les publications les plus récentes sur ce sujet à cause de la guerre qui a fait de grands obstacles aux communications. (De plus la publication de ces recherches a été arrêtée beaucoup par les circonstances anormales, le travail a été achevé en 1943).

On ne peut pas assez accentuer que les microphotographies claires qui accompagnent les publications américaines sont extrêmement utiles à la comparaison postérieure; de telles images de tous les stades du développement sont aptes à rendre possible la détermination des affinités d'un coup d'œil; c'est pourquoi on ne peut assez recommander ce procédé pour de pareils ouvrages¹⁾. Néanmoins les descriptions resteront l'essentiel. En arrangeant les résultats de telles observations anatomiques on peut travailler d'après des idées différentes. Sans doute on favorise la lecture quand on met au premier plan les principales conclusions en liant les unes aux autres sous le point de vue désiré. Nous avons pourtant renoncé à une pareille méthode synthétique; à notre avis l'énumération régulière des détails doit prévaloir, éventuellement au profit de comparaisons ultérieures. Ce procédé garantit le mieux qu'on décrit aussi les structures accessoires dont l'importance semble être d'abord futile, mais qui peuvent tirer l'attention sous d'autres rapports. Nous faisons donc ressortir les conclusions de descriptions méthodiques; en faveur d'une vue générale nous avons fait imprimer les caractères les plus importants *en italique*.

2. LE MATERIEL.

En bien peu de cas on s'est servi d'échantillons qui provenaient de cultures artificielles. *Atkinson* (1906) se procurait son matériel de *l'Agaricus campestris* dans des pépinières de champignons, pendant que *Levine* (1922) qui examinait quelques espèces de *Coprinus* employait de même des champignons cultivés. Naturellement les ensements ont l'avantage que l'on ne peut pas confondre les primordia avec ceux d'autres espèces qui croissent auprès des primordia recherchés. Cependant dans la plupart des cas il sera indispensable de récolter les primordia dans la nature, les méthodes de la culture d'une grande partie des champignons n'étant pas encore suffisamment connues. En outre ce procédé serait en général

1) Malheureusement les photographies perdent assez de leur netteté à la reproduction.

trop laborieux. L'expérience affirme qu'il est possible de récolter les primordia en évitant des confusions (Voyez plus loin).

Les primordia des espèces qui croissent à terre, plus ou moins isolées, sont les plus difficiles à dépister. Pour les champignons poussant sur le bois on n'a souvent qu'à écarter des morceaux d'écorce pour trouver sur une seule branche assez de stades, poussant les uns près des autres. Les espèces lignicoles viennent très souvent en troupes, ce qui rend la récolte encore plus facile. Il y a aussi un grand nombre d'espèces venant à terre dont les primordia sont joints en troupes denses. Eux-aussi n'offrent point de difficultés à la récolte. Très souvent on ne trouve pas les primordia dans le sol, mais croissant sur des aiguilles de pins, des brins de paille, des tiges d'herbe, des morceaux de feuilles moitié pourries. Il semble que les carpophores d'espèces fragiles (comme plusieurs Coprins, Galères, Mycènes, etc.) s'attachent de préférence à de pareils objets; probablement ils ont besoin d'un certain support, au moins lors de leur naissance. Ainsi on voit chez les espèces stercoraires presque toujours les primordia assis sur les brins de paille qui se trouvent le plus souvent dans le fumier. En collectionnant de pareils appuis des carpophores il se peut qu'on prenne d'un seul coup divers stades. Outre cela un tel fond est à préférer pour les recherches microtomiques sur les objets minuscules, les débris des végétaux comme les aiguilles, les morceaux de feuilles, etc. se laissant aisément couper et ne nuisant daucune façon à la lame. Les espèces poussant dans le sable, l'argile, etc. au contraire doivent être lavées à plusieurs reprises; néanmoins on est continuellement dérangé en coupant ces primordia par les grains du sol qui causent des déchirures aux coupes et des brèches à la tranche de la lame.

La dissémination des primordia sur le mycélium diffère beaucoup. Pour plusieurs espèces il faut détourner le sol sur une superficie relativement grande et en faisant ainsi on ne trouve que quelques primordia. La *Volvaria speciosa* p.e. paraît ici chaque printemps dans les planches sablonneuses des jardins, légèrement fumées et dans lesquelles on cultive des légumes. Quand on enlève le sol à une profondeur de quelques centimètres et sur une superficie de quelques mètres carrés on ne trouve qu'un nombre très restreint de primordia plus avancés (p.e. deux ou trois), peut-être accompagnés d'une série peu nombreuse de stades plus jeunes. Cette croissance cause de grandes difficultés à la récolte¹). Une pareille origine isolée, mais moins accentuée se présente chez plusieurs Bolets (le *Boletus variegatus*, *luteus* et *flavus*, le *Strobilomyces*, etc.), chez les

1) Plus tard nous avons trouvé des primordia d'une forme de *Volvaria speciosa*, poussant bien serrés sur des tas de pailles de seigle mi-pourries.

espèces du genre *Gomphidius*, surtout le *Gomphidius roseus*, etc.

Généralement on trouvera pourtant au voisinage d'un primordium plus ou moins avancé un ou quelques autres dont le développement a été arrêté. Le plus souvent ceux-ci ne s'agrandissent qu'à une certaine mesure et s'évanouissent plus tard. Voir aussi Levine - 1922. On comprend que le développement du primordium voisin qui a „vaincu“ prend trop de substances nutritives. Cependant les jeunes stades qui ne s'agrandissent plus ne pourront qu'après un certain laps de temps et c'est pourquoi il est à recommander de chercher au voisinage des champignons jeunes pour récolter les primordia des espèces qui viennent isolées. Il en est de même pour les espèces dont les primordia poussent moins distanciés. D'ailleurs on trouve tous les intermédiaires entre les espèces croissant isolées d'un côté et les espèces cespiteuses de l'autre.

Spécialement en ce qui concerne les espèces venant plus ou moins distanciées on craindrait de confondre les corpuscules désirés avec les primordia d'autres espèces. Ce cas se présenterait principalement chez les espèces qui paraissent densément entremêlées, comme le *Boletus bovinus* et le *Gomphidius roseus*. Selon nos expériences ce danger n'est pourtant pas grand. Nous avons sectionné des centaines de primordia, mais jamais nous n'avons rencontré un exemplaire qui avait rejoint le matériel désiré par erreur. D'ailleurs une faute pareille se redresserait pendant l'examen microscopique par la structure différente de la coupe.

En récoltant il faut tenir compte de l'importance particulière des plus jeunes stades. C'est pourquoi on doit prendre une grande quantité de primordia les plus menus qui en plusieurs cas ne mesurent qu'une fraction d'un millimètre; les corpuscules presque invisibles sont même indispensables. Des pincettes, des lames menues et la loupe (10 \times) sont des ustensiles bien propres à ce travail; on mettra de préférence le matériel récolté tout de suite dans le liquide fixateur. En transportant les corpuscules d'un liquide à l'autre on aura recours à des forces capillaires et il faut contrôler toujours à la loupe, de sorte que les primordia ne soient pas endommagés.

3. LES METHODES MICROTECHNIQUES.

Comme nous avons suivi pour la plus grande partie les méthodes appliquées par les auteurs américains, nous n'avons pas à indiquer de nouveaux procédés. Nous décrirons ici brièvement les manipulations qui mènent d'une manière simple à des coupes satisfaisantes

en faisant particulièrement attention à quelques propriétés spéciales qui sont inhérentes à ce matériel.

Nous appuyons encore une fois sur la nécessité d'avoir à sa disposition une grande quantité de primordia. Les échecs pendant les opérations ne sont pas à éviter et une détermination catégorique du développement nécessite une abondance de stades les plus divers. Les lignes suivantes témoigneront qu'il nous manquait plusieurs fois, à nous aussi, une série complète de tous les stades désirés, bien que nous nous soyons appliqués à les trouver.

Le fixateur dont nous nous sommes presque exclusivement servis était un mélange faible d'après Flemming: Acide chromique environ 0,4 %, acide osmique 0,1 %, acide acétique 0,1 %. Il faut éliminer l'air et il est à préférer de placer le matériel sous le récipient d'une pompe pneumatique dès qu'on a mis les jeunes carpophores dans le fixateur. Cependant ce n'est pas toujours possible parce qu'on fixe le plus souvent à la campagne.

La déshydratation s'effectuait à l'aide de mélanges alcooliques de plus en plus forts (comme à l'habitude - Le matériel était d'abord placé dans l'alcool à 10 %, ensuite dans des mélanges à 20 %, 30 %, etc., à la fin dans l'alcool absolu). En opérant prudemment on évite les contractions exagérées; néanmoins les contractions du matériel sont très fréquentes et assez considérables quand on le transporte à la paraffine, après l'avoir passé dans le xylol ou dans l'essence de cèdre (Cette dernière substance est principalement propre aux morceaux plus grands. C'est que l'essence de cèdre rend le matériel transparent à un haut degré, de sorte qu'on est capable de voir si la déshydratation s'est complètement réalisée - sinon, on voit se former des taches troubles). Les primordia restaient au moins 6 heures dans chaque mélange alcoolique, puis aussi longtemps dans un mélange moitié alcool absolu et moitié xylol, puis dans le xylol pur, renouvelé une fois; ensuite dans un mélange mi-xylol et mi-paraffine (12 heures - chauffer jusqu'à 40°C environ), enfin ils étaient mis à la paraffine fondu, qui était changée une fois (chauffer jusqu'à 70°C, la paraffine se fondant à 60°C, — pour les plus grands morceaux ou en hiver on se servira mieux de paraffine, qui se fond à environ 50°C). Pour faire pénétrer la paraffine totalement, ils restaient 24 heures dans la paraffine fondu.

Très souvent on voit diminuer les dimensions, déjà si peu considérables, dans la paraffine. Cette contraction est importante (à l'occasion elle se montre à $\frac{1}{3}$ de la longueur) en causant probablement des déformations qu'on ne peut négliger. Il est possible que ces déformations donnent lieu à des interprétations incorrectes quant à la disposition interne des tissus, principalement en ce qui concerne

La cavité des lamelles. Levine (1922) a indiqué la possibilité que la cavité qu'on trouve le plus souvent sous le primordium de l'hyménophore ne soit parfois qu'une déformation due à la fixation imparfaite. Par la naissance de cette cavité annulaire on ne verrait plus les connections originales entre la trame des lamelles et le tissu en dessous de celles-ci. Ainsi on conclurait (en se laissant duper par la contraction des tissus) à une origine des lamelles par plissement, tandis qu'en effet celles-ci naissent d'une tout autre manière, étant dès l'origine fixées au pied ou au moins au tissu qui couvre le pied. Cette question si importante pour le développement des espèces de *Coprinus* sera discutée plus profondément quand nous parlerons de la littérature sur ce genre (voir plus loin). Levine a même opéré sur des échantillons mi-pourris de l'*Agaricus campestris* pour éliminer une telle contraction, *mais on peut douter que cette méthode ne donne pas à son tour lieu à d'autres erreurs, p.e. dues à des adhérences secondaires des hyphes, etc.* Nous ne croyons pas, que les déformations dues à la fixation ou à l'inclusion à la paraffine objectent de grands obstacles à la détermination vérifique du développement, quoiqu'il faille admettre qu'une contraction ainsi considérable est désagréable. Peut-être est-elle à diminuer quand on transporte les objets à la paraffine en les faisant passer dans plus de mélanges intermédiaires.

Les coupes étaient collées en séries sur des lamelles couvre-objet (celles-ci étant plus propres au passage rapide dans les liquides que les lames) au moyen de l'albumine de Mayer (composée de poids égaux de blanc d'œuf et de glycérine). Parfois on a besoin de grandes séries (p.e. pour étudier péremptoirement le mode du développement des lamelles) et dans ce cas on se servira de longues lamelles. La fixation des coupes à la lamelle est une affaire d'importance en tant qu'on doit surveiller la quantité de l'agglutinatif. En général il est préférable d'enduire la lamelle d'une très mince pellicule, car de certaines coagulations ultérieures dans celle-ci tendent à se teindre dans le colorant (heureusement cela ne se fait que dans le voisinage des coupes). De l'autre côté les grandes coupes (p.e. d'un centimètre) exigent plus d'agglutinatif, car autrement on risque de les perdre pendant les passages dans les liquides. *Mais ce sont surtout les structures fragiles ou peu serrées qui se détachent en flottant quand on plonge les lamelles dans les liquides.* On n'éliminera ce défaut qu'à un certain degré, p.e. pour le voile universel à éléments complètement libres et *en interprétant ses préparations on doit en tenir compte.* On voit souvent les débris des tissus répandus autour de la coupe et c'est en particulier quand on transporte les coupes à la lamelle (encore incluses à la paraffine) et qu'on les colle que ces

défauts artificiels naissent. On place quelques gouttes d'eau sous le ruban de paraffine et la fond (chauffer à 70°C), de sorte que les coupes s'étendent insensiblement et quand l'eau s'est évaporée les coupes s'adhèrent à la lamelle. Si l'on a affaire à des structures lâches il est préférable d'employer très peu d'eau sous les rubans, de sorte que les hyphes libres ne soient pas emportées.

La teinture s'effectuait d'une manière très simple et constante dans une solution de fuchsine acide. A cette fin il faut avoir la fuchsine acide sous la main, préparée en solution saturée dans l'alcool absolu. Quelques gouttes de cette solution versées dans l'eau ordinaire fournissent le liquide colorant, dans lequel les lamelles restent environ 10 heures (quand on chauffe à 60°C, la coloration est finie après quelques heures). D'avance nos coupes avaient été traitées avec l'acide tannique (d'après Douglas 1916, 1918, 1920) qui semble avoir une influence mordançante. Laisser les lamelles 6 heures dans une solution aqueuse saturée de l'acide tannique; chasser l'acide tannique par l'eau de robinet, p.e. en laissant les lamelles pendant quelques heures dans l'eau et en les plongeant après encore quelques fois dans de l'eau fraîche avant de procéder à la coloration. Les coupes traitées ainsi se teignaient universellement bien, de quelque espèce qu'il s'agit. Après la coloration on peut différencier avec l'alcool absolu (afin d'arrêter à l'instant la régression en plongeant les lamelles dans le xylol). La régression avançant parfois très rapidement, il faut surveiller la juste teinte (une teinte foncée est dans la majorité des cas à préférer, mais cela dépend naturellement du détail à observer, les diverses parties du primordium ne retenant pas le colorant de la même intensité) en arrêtant la décoloration par l'immersion des lamelles dans le xylol. Après avoir chassé l'alcool on peut monter les coupes au baume de Canada (au xylol). Les coupes ainsi teintes se prêtent bien à la microphotographie, mais parfois elles ne persistent pas longtemps dans le baume de Canada. Après quelques années on voit alors un affaiblissement considérable de la teinte et parfois les coupes se décolorent complètement dans 6 à 10 années. Un désavantage plus important de ce procédé est que les coupes ne se prêtent pas aux études cytologiques, les parois et le protoplasme se teignant fort, de sorte que les corpuscules protoplasmatiques ne ressortent pas et que les noyaux restent le plus souvent invisibles. Quant à la publication présente nous nous sommes restreints exclusivement aux études histologiques; néanmoins il est, ces dernières années, d'usage de pratiquer aussi des coupes qui permettent des observations cytologiques, les stades intermédiaires étant d'importance pour la formation de l'hyménium, etc., mais d'autres colorations y seraient requises (voir p.e. Kühner, *Le genre Mycena*).

4. LES ESPECES EXAMINEES ET LEUR GROUPEMENT.

Les espèces examinées sont les suivantes¹⁾:

- LEUCOSPORAE: *Leucocoprinus cepaestipes* (Sow.) Fr., *Cystoderma carcharias* (Pers.) Fayod, *Mycena epipterygia* (Scop.) Fr., *galopoda* (Pers.) Fr., *osmundicola* Lange.
- DERMINI: *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Fr., *Naucoria escharoides* Fr., *Galerina paludosa* (Fr.) Kühner.
- MELANOSPORAE: *Stropharia merdaria* Fr., *aeruginosa* (Curt.) Fr., *Psilocybe ericaea* (Pers.) Fr., *Psathyra sub-atrata* (Batsch) Fr., *Coprinus miser* (Karst.), *Coprinus niveus* (Pers.) Fr., *tuberosus* (Quél.), *ephemerus* (Bull.) Fr.
- GOMPHIDIEAE: *Gomphidius roseus* Fr. (Quél.), *glutinosus* (Schaeff.) Fr.
- HYGROPHOREAE: *Limacium hypothecum* Fr.
- BOLETACEAE: *Xerocomus parasiticus* (Bull.) Fr., *Ixocomus bovinus* (Linn.) Fr., *variegatus* (Swartz) Fr., *luteus* (Linn.) Fr., *flavus* (Withering) Fr., *Strobilomyces strobiliaceus* (Fries ex Scopoli) Berk.

En vue de considérations pratiques de l'ordre le plus approprié à la représentation des divers types du développement et à leur traitement, nous avons arrangé les espèces envisagées comme suit:

<i>Mycena epipterygia</i>	<i>Coprinus stercorarius</i> fa. <i>tuberosa</i>
id. <i>osmundicola</i>	id. <i>niveus</i>
id. <i>galopoda</i>	id. <i>ephemerus</i>
<i>Cystoderma carcharias</i>	id. <i>miser</i>
<i>Leucocoprinus cepaestipes</i>	<i>Psathyrella sub-atrata</i>
<i>Naucoria escharoides</i>	<i>Stropharia merdaria</i>
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	id. <i>aeruginosa</i>
<i>Galerina paludosa</i>	
<i>Psilocybe ericaea</i>	<i>Limacium hypothecum</i> <i>Gomphidius roseus</i> id. <i>glutinosus</i> <i>Xerocomus parasiticus</i>

1) Environ d'après la classification de Lange (Flora Agaricina Danica).

<i>Ixocomus</i>	<i>bovinus</i>
id.	<i>variegatus</i>
id.	<i>flavus</i>
id.	<i>luteus</i>
<i>Strobilomyces</i>	<i>strobilaceus</i>

5. LA NATURE DES HYPHES AU POINT DE VUE DE LEUR NAISSANCE.

De nos jours on distingue trois sortes d'hypes constituant ensemble un carpophore adulte: *les hypes fondamentales*, dont les cellules sont enflées et renferment plusieurs noyaux et qui forment la charpente du champignon; *les hypes connectives* d'un caractère grêle, filiforme, relativement riche en protoplasme et avec des boutons distincts, le plus souvent à deux noyaux; et *les hypes excrétrices*, caractérisées par leur contenu huileux ou laiteux. Cette distinction provenant de Fayod a été généralement acceptée par les auteurs modernes (Heim, *Le Genre Inocybe* 1931; Kühner, *Le genre Mycena* 1938; Lohwag, *Anatomie de Asco- und Basidiomyc.* 1941), mais nous nous sentons forcés d'y faire quelques objections, ne se rapportant pas à l'exactitude de ce classement, mais à sa nomenclature.

Comme Lohwag remarque avec justesse (*Anatomie* p. 5): les hypes connectives semblent être des restes d'un plectenchyme générateur et il fait observer que le cours sans ordre, la présence des boutons et le caractère connectif soutiennent cette hypothèse. Nous nous sentons obligés de souligner cet avis et croyons devoir ajouter encore d'autres motifs à son appui; c'est que l'aspect de ces hypes est à un haut degré conforme à l'aspect de toutes les hypes primaires, indifférenciées, transformables pour ainsi dire. Nous alléguons que les hypes connectives ont un ou deux noyaux, propriété primitive qui se trouve chez les hypes du mycélium, tandis que les hypes gonflées ont des articles multinucléés.

En général nous voyons que les primordia dans un état très jeune (au début de leur naissance) se composent d'un plectenchyme simple (la seule différenciation peut se trouver à la périphérie où un voile universel — blématogène — se manifeste). Les hypes sont minces, bouclées et probablement presque ou entièrement conformes à celles du mycélium. De ce tissu s'émaneront toutes les sortes de cellules du carpophore. Ce tissu constitue donc vraiment ce qu'on appelle un méristème des Phanérogames, les hypes étant souples,

transformables. *Il nous semble désirable d'imposer un nom à ce tissu* dont les restes sont plus tard à dépister entre les parties différenciées; *nous appellerons ce tissu primitif le protenchyme*¹). Il va sans dire que ce nom appartient de plus aux restes susmentionnés qui à leur tour peuvent donner naissance à des hyphes génératrices, ces dernières ne se distinguant en général que par leur richesse en protoplasme et par conséquent par leur coloration plus foncée. Il y a aussi des restes du protenchyme qui ne subissent plus de transformations ultérieures; *on trouve p.e. le plus souvent de telles hyphes grêles dans la partie la plus importante constituant le voile partiel, c'est une section de „ground-tissue” oblitérée, qui est de grande importance pour la notion du mode du développement* (et c'est pourquoi nous l'avons indiquée par un nom spécial *lipsanenchyme*, voir p. 367).

Le protenchyme dans un sens général est donc le système formateur, les hyphes génératrices qui en émanent et que l'on trouve après p.e. dans la trame du chapeau et surtout dans l'hyménophore pour la croissance de l'hyménium sont aussi des hyphes protenchymatiques. Comme la construction d'un champignon se produit plus ou moins successivement, il ne serait pas étonnant de trouver les derniers restes du protenchyme dans la trame des lamelles; ceux-ci pourraient être les hyphes grêles du sub-hyménium; ou bien de l'hyménopode, quand le sub-hyménium consiste en des éléments enflés (l'hyménophore étant en général la dernière partie qui se constitue).

Il y a assez d'exemples *qu'on trouve ce système protenchymatique cohérent dans tout le carpophore*. Au point de vue d'une notion véridique du développement il serait intéressant de savoir si les hyphes du système générateur sont partout (et dans toutes les espèces) liées les unes aux autres, naturellement pendant le cours entier du développement (pas nécessairement à un moment donné).

Au contraire il serait possible que des hyphes déjà différenciées se transforment de nouveau en des hyphes génératrices et dans ce cas encore un parallèle intéressant avec les Phanérogames se présenterait. Ces hyphes génératrices rajeunies formeraient un tissu comparable au méristème secondaire des Phanérogames (l'assise intralibérienne, etc.). Lohwag mentionne que les hyphes connectives pourraient naître des hyphes enflées, mais celles-là ne sont que des hyphes isolées, qui ne donnent d'ailleurs le plus souvent naissance à rien. Lohwag n'y ajoute pas de quelles observations il s'agit ici. Sans doute les hyphes connectives se trouvent encore dans l'état

1) Les auteurs américains se servent partout du terme „ground-tissue” ou „fundamental-tissue”. *πρῶτος* = premier, *έγχυμα* = infusion.

primordial. Elles peuvent probablement donner le jour à des hyphes nouvelles, quand celles-ci sont requises. (Voir *Copr. niveus*, Observations sur la régénération, de Weir). Nous les considérons comme des fragments de protenchyme, restés parmi les cellules enflées qui proviennent pareillement du tissu génératriceur. Sous ce point de vue elles ne sont pas nées de cellules différenciées. Dans le passage du pied au chapeau on voit très souvent s'amincir les hyphes enflées du premier en se prolongeant en des hyphes minces de la trame piléique. Mais dans ce cas aussi les dernières existaient probablement avant que le gonflement des cellules dans la partie supérieure du pied s'accomplît, de sorte que les hyphes minces ne constituent que les parties supérieures des mêmes hyphes, dont la partie pédiculaire a changé d'aspect. Nous croyons pourtant être en état d'indiquer un exemple évident, où les hyphes déjà différenciées se sont transformées en hyphes primordiales qui participent à une croissance ultérieure. (Voir *Mycena osmundicola*: Une forme tératologique, cf. aussi Lohwag, Anatomie p. 59 et 60: „Bildungshyphen”).

Provisoirement nous croyons — en nous appuyant sur nos propres observations et sur la littérature de développement — que le système génératriceur du primordium (à un état quelconque) se compose d'hyphes à peu près uniformes, *naissant les unes des autres*, se distinguant par leur taille mince, filiforme; pourvues de boucles, mono-ou binucléées; pour indiquer ce système nous proposons donc le nom *protenchyme*.

Les hyphes enflées dérivent donc des hyphes grêles, et c'est en considération de ce caractère dérivé que le terme „*hyphes fondamentales*” peut donner lieu à des confusions. Ce terme provient de la fonction de ces hyphes, parce qu'elles constituent „la charpente du champignon” d'après Fayod. Mais au point de vue du développement on pourrait mieux imposer ce nom au système génératriceur (le protenchyme), qui forme en effet le fondement du champignon, *c'est lui qui se montre le premier et qui est d'une importance primaire*. *C'est pourquoi nous appellerons simplement les hyphes à mesures plus grandes les hyphes enflées (hyphae inflatae)*. Ceci a en outre l'avantage qu'on peut réunir ainsi tous les éléments gonflés qui dérivent sans exception des hyphes grêles et qui peuvent avoir une fonction et une structure différentes.

Quant aux tissus à cellules relativement courtes, étant arrangées les unes à côté des autres, de Bary (1866) introduisait le terme *pseudoparenchyme* (les parenchymes des Phanérogames naissant d'une autre manière). L'opposition: pseudoparenchyme — plectenchyme n'est pourtant pas d'une grande valeur pour la description des tissus des Agaricinés.

Toutefois de Bary ne pouvait pas définir cette idée d'une façon catégorique; il y a toutes sortes de formes de passage entre un pseudoparenchyme celluleux et un plectenchyme. La coupe transversale du stipe montre le plus souvent un pseudoparenchyme, mais les cellules sont très allongées à la coupe longitudinale. Dans ce cas elles sont bien des fois strictement parallèles, mais quand les cellules larges, allongées appartiennent à des fils qui s'intriquent un peu, le pseudoparenchyme passe à un plectenchyme. Quand le tissu se lâche, quand les cellules deviennent plus longues on parlera plutôt d'un plectenchyme, etc. Et puis les coupes au travers d'un plectenchyme dense simulent parfois le caractère de pseudoparenchyme, la plupart des hyphes se dessinant rondes. Pour déterminer donc la nature celluleuse d'un tissu quelconque, il faut souvent comparer plusieurs coupes, prises les unes perpendiculaires aux autres. Nous avons préféré dans la plupart des cas de parler simplement d'une nature celluleuse ou filamenteuse des tissus.

Encore quelques remarques sur *la naissance des palissades de l'hyménium*. Dans bien des cas l'hyménophore naît de quelques hyphes qui se courbent en bas. (Voir p.e. *Leucocoprinus cepaestipes*). Par une ramification abondante ces hyphes augmentent et leurs bouts s'unissent après en formant une couche palissadique. Leurs extrémités se rangent régulièrement dans le même niveau. Mais avant d'être nivélées de cette manière, les extrémités des hyphes de cette partie poussant vivement en bas, montrent plutôt un aspect frangé, comme Atkinson a remarqué à plusieurs reprises. Alors les cellules palissadiques ne se sont pas encore séparées par une cloison. Le moment où cela arrive est le plus souvent difficile à déterminer. C'est pourquoi nous parlerons plutôt de couche palissadique ou d'hyphes palissadiques (ce sont les hyphes qui formeront les palissades) et ne nous servirons du terme palissades que quand ces éléments sont en effet présents.

6. LA LITTERATURE SUR LES MYCENES.

Le genre *Mycena* est un des genres dont le développement est à présent relativement bien connu, principalement grâce à l'œuvre de Kühner qui a publié ses résultats dans sa monographie de grand style: Le genre *Mycena* (p. 88 et suivantes). Il y publie des expériences récentes sur les *Mycena bulbosa*, *capillaris*, *mauretanica*, *Quercus-Ilicis* et *tenerrima*; il a donné quelques observations sur les *Mycena epipterygia*, *sanguinolenta*, *pterigera* et *codoniceps* dans une

publication précédente (1926-'27). Selon ces anciennes investigations il était enclin à supposer qu'un développement angiocarpe¹⁾ puisse se présenter dans ce genre (*Myc. epipterygia* e.a.); après il a changé d'avis et termine l'aperçu dans son livre en écrivant: „il semble donc sage de considérer les Mycènes comme gymnocarpes, ou tout au plus pseudoangiocarpes dans certains cas.” Les recherches de Douglas (1918) affirment cette opinion, tandis que celles de Kavina (1928) s'y opposent. Kavina prétend avoir constaté chez un grand nombre de Mycènes que „les hyphes de la surface du chapeau passent directement aux hyphes superficielles du stipe” et chez d'autres qu'un voile partiel se présenterait. Ces deux constatations semblent être bien improbables d'après les conclusions de Kühner et de Douglas. Nous doutons nous aussi à vrai dire que les observations de Kavina soient exactes dans le sens de pouvoir démontrer une adhérence solide des hyphes du chapeau à celles du pied dans un stade quelconque.

Une grande quantité de Mycènes est caractérisée par la formation de cellules (p.e. en brosse) se dégageant à la surface ou par l'émergence des poils (surtout à la partie inférieure du pied) ou bien par ces deux phénomènes simultanés. On pourrait dans une certaine mesure considérer des couches extérieures comme un voile primordial, mais *dans la plupart des cas* ces cellules lâches ne livreront point un tissu qu'on peut considérer comme un blématogène ou un voile universel au sens d'Atkinson (1914), de sorte que le développement reste gymnocarpe; *cependant il y a des cas intermédiaires*. (Voir plus loin: *le développement du Myc. osmundicola*), mais cela ne donnera lieu à des confusions que quand on les interprète comme un *voile partiel*. (Pour la signification exacte de ce terme voir la page 366). Il nous semble correct que Kühner regarde les constatations de Kavina avec prudence, quoique sa critique du développement des lamelles selon Kavina ne soit pas heureuse. (Voir le chapitre sur la litt. du genre *Coprinus* p. 266), abstraction faite de l'exactitude de la description concernante de Kavina.

Kühner a examiné le *Mycena bulbosa* du groupe des Basipèdes, section caractéristique parmi les Mycènes, dont les espèces sont munies d'un disque basal. On pourrait nommer ce *Mycena bulbosa* pseudoangiocarpe (d'après Kühner, nous serons forcés de changer cette notion, voir le dév. des Gomphides et le chapitre dernier), car les stades très jeunes ont de longs poils émanant du stipe et

1) Nous prendrons ici la notion *angiocarpe* dans le sens usuel, c'est-à-dire le primordium de l'hyménophore ou au moins l'endroit où ce primordium va paraître est au début encloué par un voile (pas par la marge pileïque ou une excroissance de celle-ci; la dite pseudoangiocarpe).

enveloppant une grande partie du chapeau (en couvrant la partie où plus tard se montrera l'hyménophore).

Bien des Mycènes montrent un développement abondant des tissus celluleux, dans le stipe de même que dans le chapeau. Des descriptions brèves de Kühner et des autres auteurs il ne résulte pas toujours suffisamment à quel degré on trouve ces tissus celluleux dans les primordia. Vu l'importance des propriétés des tissus divers pour la classification il est souhaitable de décrire clairement la disposition des tissus pseudoparenchymatiques et plectenchymatiques.

7. MYCENA EPIPTERYGIA (Scop.) Fr.

Sur le développement du *Myc. epipterygia* n'existe que la mention de Kühner (1927) qu'il a vu une chambre lamellaire, mais faute de stades divers il n'en tire pas de conclusions plus importantes.

1. La première coupe longitudinale que je vais représenter (pl. 1, fig. 1) a une longueur de 0,61 m.m. (diam. du chapeau 0,28 m.m.)¹⁾. Le stipe est épais, son plus grand diam. surpassé celui du chapeau (0,42 m.m.), vers le chapeau il est régulièrement aminci. Au milieu et en bas du stipe on discerne déjà des cellules enflées, allongées (diam. jusqu'à 20 μ) qui constitueront plus tard le tissu principal du stipe. Parmi ces cellules enflées on aperçoit les hyphes protenchymatiques qui prennent le dessus vers le haut du stipe. Du côté du pied le tissu montre une organisation plectenchymatique (à hyphes très minces — 3 μ , à parois épaissies), *cette partie-ci deviendra la couche gélifiée autour du pied* et prend d'abord une couleur plus foncée. La région supérieure du pied consiste en des hyphes protenchymatiques densément intriquées à contenu protoplasmique se colorant vif en rouge et ayant environ la même largeur que les hyphes de la couverture du pied.

Immédiatement au-dessus du passage du pied au chapeau on voit le tissu changer de caractère, *la trame du chapeau montrant en majeure partie plutôt une consistance celluleuse*, probablement partiellement due à la cohésion étroite des hyphes qui changent de direction d'un moment à l'autre. Cependant parmi les cellules fines (2-3 μ) on trouve çà-et-là des éléments plus larges (5-6 μ) et c'est

1) *Les mesures sont celles des coupes*, pas celles des primordia frais, de sorte que la contraction a été négligée. En général nous renoncerons à la mention d'un grand nombre de mesures, les hyphes se trouvant dans un état de croissance et de transformation, de façon que les mesurés changent d'un moment à l'autre.

pourquoi nous croyons qu'ici naissent des hyphes enflées ou des articles pseudo-parenchymatiques. Ceci correspond partiellement aux stades plus adultes (voir plus loin). Comme les parois sont minces et que le continu semble être déjà réduit, la teinte de cette partie est pâle. A la périphérie de ce dôme celluleux le tissu prend de nouveau un caractère filamenteux, les hyphes ayant une direction en dehors. *A la surface supérieure et latérale du chapeau on distingue déjà vaguement* (mais cette couche est déjà nettement limitée) *une gélification légère* (épaisseur de cette partie $25-30 \mu$). A la surface inférieure du chapeau (à côté du pied) *on voit des hyphes qui se courbent en bas et qui semblent jaillir du tissu finement celluleux* (mais de quelle manière est extrêmement difficile à examiner, les cellules semblant s'allonger graduellement à la coupe et les hyphes me mettant pas en évidence qu'elles ressortent d'autres éléments filamenteux). C'est là que la marge piléique va s'infléchir vers le stipe. Ces hyphes prennent de nouveau une teinte plus foncée.

2. Un stade plus adulte (longueur 2,5 m.m., diam. du stipe 0,67 m.m., épaisseur de la couche gélifiée autour de celui-ci qui s'amincit peu à peu, en bas 0,15 m.m., en haut 0,04 m.m.; diam. du chapeau 0,67 m.m., couche gélifiée sur le chapeau 0,13 m.m., devenant latéralement plus mince) n'offre pas beaucoup de nouveautés quant à la nature des tissus (A proprement parler notre premier primordium était donc déjà trop grand). Le stipe se compose des mêmes hyphes, mais le cours est devenu parallèle, pendant que les cellules enflées ont pris une forme rectangulaire. Du côté du stipe les hyphes deviennent minces en se colorant intensément, *c'est la couche interne de l'épiderme, d'où naissent les hyphes gélifiées. Une pareille assise se trouve à la surface intérieure de l'épiderme du chapeau*, les hyphes de celle-ci sont généralement parallèles au contour du chapeau. Ici les revêtements du stipe et du chapeau sont également gélifiés, mais cette gélification ne commence pas nécessairement au même temps. (Comp. le stade précédent et le stade suivant). La trame du chapeau a beaucoup plus moins un caractère celluleux (à la coupe) que chez le carpophore précédent, les parties apparemment celluleuses se limitant principalement à la section supérieure au-dessus du pied, mais ici encore le caractère celluleux semble être moins prononcé. Vers la marge piléique les hyphes prennent un cours parallèle, la marge piléique s'étant maintenant fortement enroulée et pressée contre la couche gélatineuse du stipe. La couche superficielle du chapeau se présente moins gélifiée à la marge piléique, les hyphes étant à peu près de la même nature que les hyphes génératrices qui constituent la partie intérieure de cette marge piléique qui s'est sensiblement épaisse (voir pl. 1, fig. 2). A la face inférieure

et interne du chapeau (dirigée vers le stipe) s'est formée une couche palissadique, le commencement de l'hyménophore (les hyphes palissadiques n'ayant que 1.5μ d'épaisseur).

3. En continuant d'abord notre série de coupes longitudinales nous considérons un carpophore bien plus adulte (pas figuré; mais comme les tissus du stade suivant n'ont plus été sujets à des changements importants, on peut se servir de la pl. 1, fig. 3; diam. du chapeau 0,8 m.m., du stipe 0,58 m.m.). Le stipe consiste en cellules rectangulaires, arrangées parfaitement parallèles, parmi lesquelles se trouvent des hyphes étroites. Le stipe est couvert d'une couche bien marquée d'hyphes minces et intriquées touchant une assise d'hyphes également minces (mais à parois pas élargies) longitudinales (l'épaisseur de la couche intriquée 60μ). Elles vont constituer la pellicule muqueuse, qui dans ce stade (plus avancé que le précédent) se trouve encore dans l'état non gélifié. *Le stipe est devenu creux, le canal médullaire étant étroit, mais, (ce qui est important) en partie rempli d'hyphes protenchymatiques, intriquées, minces,* (phénomène que nous rencontrerons à plusieurs reprises, voir le chap. sur la nature des hyphes). La trame du chapeau consiste en des hyphes densément emmêlées, son aspect celluleux à la coupe n'est pas très prononcé, les filaments l'emportent sur les petits ronds. L'épiderme du chapeau est fortement gélifié. La marge piléique est en bas recourbée vers le stipe et le touche encore.

4. Et pour finir, le stade le plus avancé (diam. du chapeau 1,5 m.m., pl. 1, fig. 3) ne diffère pas beaucoup du précédent et nous représente le champignon préformé qui n'a qu'à grandir et qu'à s'étendre. La marge piléique ferme encore la chambre lamellaire, mais bientôt elle se relèvera. Comme les cellules de la trame piléique sont gonflées (diam. p.e. 20μ), la nature de la trame intriquée est devenue nette, elle expose entre les cellules de grande taille bien des hyphes minces, à couleur foncée: les hyphes connectives, qui semblent être cohérentes encore et constituent les restes du protenchyme. Sous l'épiderme à hyphes redressées l'assise intérieure à hyphes couchées est bien distincte, mais l'hypoderme est encore invisible (comp. la description de cette espèce dans la monographie de Kühner).

5. Il reste encore à dépister le développement des lames. Comme nous avons déjà vu, elles naissent le long de la face intérieure du chapeau (qui s'est incurvé), de sorte qu'on réussira le mieux à déterminer leur mode de développement en pratiquant des coupes transversales à travers le chapeau. La première de ces coupes (diam. du chapeau 1,5 m.m., pl. 1, fig. 4) nous fait communication de la naissance des lames par plissement. A proprement parler on a à cet effet

besoin des stades les plus jeunes, mais ici il est bien visible que les lames n'ont pas été soudées au pied, ce qu'on peut de plus conclure de la coupe longitudinale 2. De l'extérieur à l'intérieur nous passons par les régions suivantes: l'épiderme fortement gélatineux, se composant d'hyphes grêles, séparées les unes des autres par un intermédiaire muqueux, l'assise interne de l'épiderme à hyphes couchées, la trame du chapeau, qui montre dans cette coupe un aspect plutôt pseudoparenchymatique (dû à la direction vers le bas des hyphes enflées) et dont les cellules les plus grandes se trouvent tout près de l'épiderme (l'hypoderme?) et les lames. Celles-ci ne sont pas attachées au pied, leur marge intérieure n'est pas encore gélifiée. Leur médiostrate consiste en des éléments étroits (environ 4μ) à parois minces, se dessinant celluleux. La coupe longitudinale nous montre que les hyphes du médiostrate ont généralement une direction le long du feuillet, à la coupe transversale elles se dessinent rondes. La trame se teinte le moins au milieu, à côté le tissus est plus dense et c'est pourquoi il se montre là plus foncé. A l'arête les hyphes s'infléchissent un peu en dehors. La couche palissadique est bien développée, mais le sub-hyménium ne se détache pas encore d'une façon bien marquée. On voit déjà des lamelles entre les lames. La coupe transversale du stipe montre ce qu'on appelle un pseudoparenchyme; nous connaissons pourtant déjà la portée restreinte de ce terme (voir le chap. sur la nature des hyphes). Le stipe est entouré d'hyphes qui prennent une couleur foncée, mais ne sont pas encore gélifiées. Il est donc évident que la gélification de l'enveloppe du stipe est généralement retardée par rapport à celle du revêtement du chapeau (voir les stades 1,3).

6. A la fin encore deux figures du même carpophore, une coupe prise un peu plus haut que l'autre (pl. 1, fig. 5 et pl. 2, fig. 6, diam. du chapeau environ 2 m.m.). Dans la première on voit les lames soudées au pied, cette image est trompeuse en tant que les lamelles ne sont pas adhérentes au pied par toute leur longueur. La coupe a été faite à travers la partie supérieure des lames. Leur largeur cause qu'elles sont attachées en même temps au pied qu'à la face intérieure du chapeau. L'autre coupe plus basse touche précisément la région où les lames se détachent du pied, on voit leur marge gélifiée qui les lie encore au pied. Les tissus n'ont pas changé, les trames des lames montrent pourtant à ce stade des éléments bien nettement gonflés. Des deux côtés cette trame est limitée par une couche très foncée, probablement à hyphes minces densément entrelacées (sans méats). Cette partie pourrait présenter le sub-hyménium (qui a été décrit mince pour cette espèce, voir Kühner le genre *Myc.*, § du hyménium, ce qui est juste). On voit naître des lamelles entre les lames.

L'arête des lames est gélifiée. *Mycena epipterygia* est donc un peu *pilangiocarpe*. (Pour la signification de ce terme voir le dernier chap.).

8. MYCENA OSMUNDICOLA (Lange).

En Hollande on voit parfois naître dans les serres sur les rhizomes morts d'*Osmunda regalis* (dont on se sert pour la culture des Orchidées) un très petit Mycène blanc, entièrement poudré: le *Mycena osmundicola*, décrit pour la première fois par Lange (voir Studies I 1914 p. 35, Kühner le genre *Mycena* p. 209). Le champignon ne semble pas être une rareté dans ce milieu. Quoiqu'il s'agisse ici d'une espèce minime, la section n'offre pas de difficultés particulières, les rhizomes portant les primordia et étant coupés simultanément.

D'abord nous présenterons comme à l'habitude une série de coupes longitudinales pour étudier ensuite le développement des lames.

1. Le premier échantillon (pl. 2, fig. 7 a une longueur de 0,25 m.m., diam. du stipe 0,15 m.m.). L'architecture est encore relativement simple. D'abord un pied dans lequel le tissu pseudoparenchymatique est déjà très développé, à cellules allongées, rectangulaires, environ enflées (p.e. 28/10 μ), entre elles se trouvent des éléments plus étroits, les cellules deviennent plus minces vers les côtés. A la base du pied se trouve un tissu apparemment celluleux, à la coupe à éléments petits et ronds (diam. environ 6 μ). Néanmoins nous croyons avoir affaire ici à un plectenchyme dense, les *hyphes primitives* de cette espèce ayant le plus souvent une forme régulière à cellules relativement courtes et strictement rectangulaires (les parois latérales étant parallèles). *Au milieu du stipe se trouve une colonne de tissu primordial à hyphes* (diam. 2-3 μ) parallèles, qui n'a pas été attrapée dans cette coupe sur toute sa longueur. On en voit seulement la partie supérieure. Cette colonne passe au tissu du chapeau, en majeure partie déjà celluleux. Seulement au centre on aperçoit un plectenchyme dense (comp. la coupe suivante, diam. des cellules du chapeau, qui ne sont malheureusement pas bien accusées à la photo, 3-5 μ). A la marge du chapeau et un peu au-dessus d'elle il y a des hyphes sensiblement poussant dans une direction basale (comp. *Myc. epipterygia*), s'inclinant un peu vers le stipe. Formant un système génératrice (pour ainsi dire) elles ont très peu le caractère de filaments (voir plus haut, à diam. 2-3 μ), conformément aux hyphes de la colonne centrale du pied. La surface du chapeau ne

présente encore rien de particulier, pas de différenciations cutanées (comp. p.e. le tissu primordial de *Coprinus miser*). Au pied on voit quelques hyphes s'infléchir en dehors, s'enflant à leur sommet à une cellule grande, dont la paroi n'est pas encore munie de diverticules (diam. environ 10-20 μ). Les poils du stipe manquent encore. *A la surface du chapeau on aperçoit de pareilles cellules* (seulement un peu plus petites), de sorte que dès ce stade le primordium semble être enveloppé d'un voile incohérent. Nous regrettons de ne pas être capables de démontrer les phénomènes (encore plus jeunes, ce primordium-ci est assez petit.

2. Les stades plus développés ne se distinguent pas considérablement de cet échantillon jeune, seulement ils ont grandi. Nous envisagerons un exemplaire (longueur 0,75 m.m., diam. du pied 0,25 m.m., non figuré) qui a trois fois la longueur du précédent. Les grandes cellules du stipe sont parfaitement arrangeées comme des briques, ça-et là mêlées d'éléments plus étroits. A la base du pied encore des hyphes densément intriquées et sans méats. Les hyphes grêles au milieu du pied se sont détachées les unes des autres, elles forment un plectenchyme relativement lâche. A côté des cellules enflées on voit à la surface du stipe en outre des poils; les cellules dominant sur la partie inférieure sous la marge piléique, mais manquant entre les lames et le pied; *c'est là que les poils commencent à paraître, ils croissent dans les espaces entre les lames et montent jusqu'à l'angle entre le chapeau et le pied.*

D'abord les poils sont lisses, comme les grandes cellules, mais enfin ils seront garnis de diverticules en brosse. Le chapeau montre deux couches superposées, l'extérieur prend une couleur plus foncée et est composé d'un pseudoparenchyme à petites cellules. La couche inférieure consiste en des hyphes densément entrelacées à peu près comme celles qui se trouvent à la base du pied. Il est remarquable que cette partie est la plus grande, mais exclusivement au-dessus du stipe; il n'est pas douteux que ce tissu représente avec celui de la base du pied et celui de la colonne centrale du pied le tissu génératrice proprement dit: le protenchyme de ce champignon.

Des deux côtés ce tissu se transforme en des hyphes très étroites (2 μ) arrangees d'une façon strictement parallèle qui croissent dans la direction basale (le chapeau s'étend déjà jusqu'à la moitié du pied). L'épicutis sur les flancs du chapeau a un caractère un peu modifié, les cellules du pseudoparenchyme n'étant pas environ rondes, mais rectangulaires, courtes; les hyphes de l'épicutis ayant la même direction que celles de la trame (mais prenant une teinte plus foncée) et à la marge du chapeau devenant conformes à elles. Les hyphes à la face intérieure du chapeau s'incurvent vers le centre, ainsi formant le

primordium de l'hyménophore; à ce stade-ci les lames sont déjà relativement bien développées. Sur la surface du chapeau comme à côté du stipe on voit les grandes cellules rondes, les granules du champignon adulte, dont il y en a localement plusieurs, superposées. A d'autres endroits elles semblent manquer, mais il faut attribuer cela au lavage dans les divers liquides. On doit supposer et on voit en outre sur les photographies (pl. 2, fig. 7, pl. 1, fig. 8, pl. 2, fig. 12, etc.) que ces cellules se sont agglomérées, de sorte qu'elles forment une sorte de voile et ferment la chambre des lames. Cette question est d'une importance théorique; est-ce qu'il faut considérer cette espèce comme type angiocarpe ou gymnocarpe?

3. Dans la coupe tangentielle (qui représente un stade un peu moins avancé que le précédent pl. 1, fig. 8) on voit aussi parfaitement la clôture de l'espace hyménial par les poils et les cellules. Vu la probabilité que beaucoup de cellules ont été enlevées par les liquides, il faut admettre que la dénomination voile est ici à sa place. Qu'est-ce que c'est qu'un voile universel? Il n'existe pas encore de préceptes péremptoires quant à la nature de cet organe; un voile universel est une enveloppe qui entoure le primordium d'un champignon (voir le dernier chapitre). Et quand on est obligé de reconnaître l'enveloppe de cette espèce comme *velum universale* on doit la considérer comme angiocarpe, c'est-à-dire monovélangiocarpe (pour la signification de ce terme voir le dernier chapitre). De l'autre côté cette structure se rapproche dans ce cas d'une formation exclusivement cutanée; nous envisagerons cette question en tirant les *conclusions* du développement des espèces de *Mycena*. D'ailleurs cette coupe tangentielle ne révèle pas de nouveaux faits.

4. La figure 9, pl. 2 nous montre le champignon achevé qui n'a qu'à s'étendre (très souvent le chapeau ne s'ouvre guère). Les tissus sont restés les mêmes. A la base du pied le protenchyme. Ce tissu a presque disparu au milieu du stipe, de sorte que celui-ci est devenu creux. Le chapeau se compose encore de deux couches, la couche cutanée celluleuse et le plectenchyme. La partie celluleuse l'emporte de nouveau sur le plectenchyme qui est resté principalement au-dessus du stipe; mais dans la partie inclinante du chapeau celui-ci a été remplacé graduellement par un tissu celluleux à cellules oblongues, ce qui sera discuté plus amplement après (voir le dév. des lames). Les cellules de l'enveloppe forment maintenant le revêtement granulaire qui est une des propriétés frappantes du champignon adulte. Les poils du stipe abondent surtout entre les lames. Nous insérons une photographie (pl. 2, fig. 10) de la partie supérieure du chapeau avec une lame à ce stade; elle montre la paroi du stipe, le canal médullaire, le protenchyme au-dessus de lui qui

pas latéralement dans une partie inclinante à hyphes minces. Ce tissu s'amincit vers le bas et est finalement remplacé par des cellules oblongues (de sorte que la démarcation entre ces hyphes et les cellules de la couche supérieure du chapeau devient de plus en plus vague). On voit que la couche celluleuse est épaisse surtout au sommet du chapeau (constitue-t-elle un épiderme?); quelques grandes cellules du voile sont dispersées sur elle. La lame a été touchée partiellement à travers les éléments de l'hyménium, partiellement à travers sa trame, à hyphes larges et descendantes, mais qui prennent vers l'intérieur un cours plus horizontal, ce qui ne se dessine pas nettement.

5. A l'aide de quelques coupes transversales nous étudierons la formation des feuillets. Premièrement une coupe figurée sur pl. 2, fig. 11 (diam. du chapeau c. 54 m.m.). Les grandes cellules qui couvrent le chapeau se montrent en abondance sauf à un endroit où elles ont été emportées. Vers l'intérieur suit le (pseudo-)parenchyme du chapeau; un épiderme propre ne se différencie pas. Le chapeau sans granules étant extrêmement mince dans ce cas (environ 26 μ), la couche palissadique suit bientôt, mais entre les cellules de la trame du chapeau et les palissades se trouve une partie mince (environ 10 μ) où le tissu a plutôt un caractère filamenteux; ou bien on voit là les filaments génératrices se convertir en un tissu celluleux, les articles des filaments (d'une forme assez irrégulière) étant bien courts. La coupe longitudinale affirme cette constatation, la partie intérieure du chapeau ayant une trame filamenteuse. Immédiatement à l'intérieur des palissades les hyphes sont lâches, du moins vers le haut (voir fig. 10), laissant entre elles de grands espaces intermédiaires. Ces deux couches se prolongent dans la trame des lamelles, un tissu sous l'apparence de parenchyme étant bien visible au fond des lames où il est le plus large, de sorte qu'au commencement d'une lame on aperçoit un triangle à cellules qui semblent être un peu plus petites (2-3 μ) que celles du chapeau (5 μ). Cette partie se poursuit vers l'arête dans un tissu plutôt filamenteux.

L'explication de ces phénomènes nous offre la coupe longitudinale, qui montre des filaments épais (environ 5-7 μ) descendant dans la trame des lames, mais ensuite se courbant et prenant une direction moins inclinante en dedans. A la coupe transversale les hyphes descendantes se dessinent comme des ronds, mais les hyphes environ horizontales suivent la coupe. Kühner a donc raison quand il remarque que quand on veut déterminer la vraie nature des hyphes du médiostrate etc., on doit pratiquer des coupes le long des feuillets, en les coupant dans leur plan de symétrie (le genre *Mycena* p. 65).

L'assise lâche subpalissadique (le sub-hyménium) se prolonge

également dans les lames, on voit du côté de la trame des méats assez grands. Les palissades sont bien développées. L'arête des lames est pressée contre le stipe sans aucune liaison. Les cellules étroites de la surface du pied s'opposent à un entrelacement ultérieur, étant bien serrées. On voit les hyphes de la trame se diverger un peu et les palissades sont écartées vers les côtés. Le stipe consiste en des éléments enflés (au milieu environ $16\ \mu$ de large) s'aminçissant un peu vers le contour, mais à la surface ils sont tout à coup remplacés par des cellules bien plus étroites ($2-3\ \mu$), qui sont peu nombreuses. Des hyphes plus étroites sont régulièrement dispersées entre ces grands éléments, mais elles sont un peu plus larges ($4\ \mu$) que les hyphes lâches qui se trouvent dans la cavité du stipe. On voit entre les lames les poils de la surface du pied qui s'allongeront encore. Le mode du développement des lames par plissement est donc manifeste, entre les lames les lamelles naissent de la même façon.

6. Un pareil stade a été figuré (pl. 2, fig. 12, diam. du chapeau $0,62\ \text{m.m.}$) pour démontrer dans quelle mesure les poils, qui se trouvent entre les lames, peuvent enserrer la partie hyméniale. Les diverses façons dont de nombreux champignons atteignent le même but indiquent qu'il s'agit ici d'une question importante, quoiqu'il y ait aussi beaucoup de formes gymnocarpes où l'hyménium se développe sans protection. Le remplissage total de la chambre lamellaire par des poils est une méthode originale, que l'on ne rencontrera que par exception.

7. Et finalement un carpophore plus avancé sectionné transversalement (pl. 2, fig. 13, diam. du chapeau $0,75\ \text{m.m.}$ qui a été figuré à un grossissement un peu plus fort). En face de la trame des lames des sillons se dessinent (le chapeau n'ayant guère de $10\ \mu$ d'épaisseur entre les lames à cette hauteur). Le médiostrate des lames montre dans cette coupe des éléments à peu près ronds, sauf à l'extrémité interne, où les filaments sont restés. Cela dépend, comme nous avons vu, de la direction des hyphes de la trame en rapport avec la coupe. Le sub-hyménium est extrêmement mince, se restreignant en une assise d'hyphes seules qui entoure les palissades comme une ligne foncée. Entre elle et les palissades on voit dans plusieurs préparations les méats traversés par quelques hyphes, tandis que dans d'autres les espaces semblent manquer.

Les tissus du pied n'ont plus été sujets d'aucun changement.

Une forme téralogique. Parmi les exemplaires qui ont été pris dans les serres du Jardin botanique à Amsterdam où ils poussaient sur des tablettes où l'on cultivait des orchidées (sur des rhizomes d'*Osmunda regalis* mêlées de Sphaignes, etc.) se présentaient bien

des carpophores anormaux; tant ils étaient nombreux que nous avions d'abord peine à recueillir des primordia normaux, ce qui était d'autant plus difficile, qu'on ne peut pas déterminer à l'œil nu ou à la loupe à quelle forme on a affaire.

Les primordia démontrent déjà à un stade jeune les particularités qui mèneront à l'anomalie. L'échantillon de pl. 3, fig. 14 a une

longueur de 0,75 m.m. Le stipe a la structure habituelle, seulement nous voyons un développement excessif des cellules de la couverture. *L'activité génératrice de la surface a augmenté*, au pied autant que sur le chapeau. Le voile est donc épais. La trame du chapeau est aussi normalement développé, les hyphes du protenchyme se courbant en bas des côtés. *Mais bientôt elles rencontreront là une ex-croissance considérable des éléments du stipe, de sorte qu'elles ne réussissent pas à former une chambre lamellaire*, ce qu'on voit nettement sur les fig. 15 et 16, pl. 3.

Les hyphes descendant du chapeau joignent de pareilles hyphes en majeure partie minces qui émanent de la surface du pied. Quand on pratique des coupes transversales à travers la partie supérieure du stipe on voit entre les cellules enflées une grande quantité d'hyphes protenchymatiques qui sont reliés au protenchyme dans le canal médullaire, probablement ces hyphes-là concourent à la néoformation au contour du stipe. Il faut pourtant mentionner ici une observation

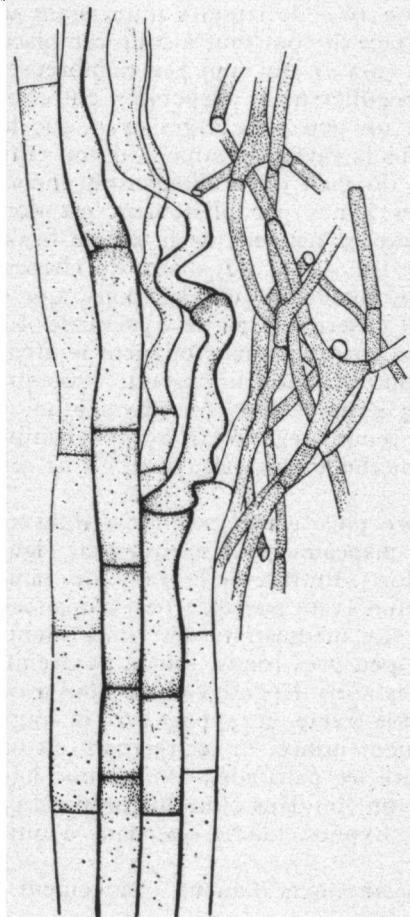


Fig. a. *Mycena osmundicola*. A gauche cellules de la paroi du stipe, à droite hyphes de la néoformation. On voit des hyphes du pied passer dans la néoformation.

intéressante; on voit à l'extérieur du pied par ci par là les cellules déjà enflées (donc différenciées) se transformer en hyphes minces qui s'allongent et ceci nous prouve que dans de certaines limites les hyphes protenchymatiques peuvent naître d'éléments qui semblaient avoir atteint leur destination définitive. La figure a représenté une telle hyphe au milieu de l'autre tissu (voir le chap. sur la nature des hyphes, etc.). Conforme à cette constatation nous voyons que les files de cellules touchant immédiatement le stipe dans la néoformation (c'est-à-dire dans la partie inférieure de celle-ci) sont plus épaisses que les cellules qui naissent plus haut. Par suite de la croissance en deux directions opposées (les hyphes du chapeau se dirigeant vers le bas) et faute d'espace, des ondulations caractéristiques s'élèvent (voir pl. 3, phot. 17 à un grossissement plus fort). Vers l'extérieur ce tissu actif fait naître des cellules grandes, d'abord allongées, mais à la périphérie les cellules rondes en brosse de la couverture ordinaire de cette espèce sont repoussées.

A la partie extérieure on voit rayonner les larges cellules allongées (68/12 μ , 96/12 μ) et cela se présente tout autour de la tête, du côté supérieur de même qu'à côté du stipe (pl. 3, fig. 16). A la fin cette néoformation descend considérablement le long du pied, les couches qu'on passe à une coupe transversale sont donc: les cellules en brosse, les cellules allongées, les hyphes plus étroites, génératrices, avec lesquelles plusieurs hyphes déjà élargies ont été entraînées et les tissus du pied.

Il faut donc attribuer cette néoformation à une *hypertrophie cutanée*, pendant que la naissance des feuilles a été supprimée, peut-être parce qu'elle a été rendue impossible par l'excroissance du pied. Nous nous doutons que cette forme tératologique provient des circonstances anormales des serres chaudes.

En France cette espèce a été rencontrée dans une serre chaude sur la base de *Hymenodium crinitum* (une fougère exotique, le genre *Mycena* p. 210). Nous croyons devoir conclure de cette mention que le *Myc. osmundicola* est une forme parasitaire qui peut pousser sur diverses fougères.

Quand on sectionne un rhizome d'*Osmunda regalis*, occupé par ce champignon on voit que le mycélium est pénétré dans toutes les cellules, aussi dans celles des fibres vasculaires. On voit souvent dans les cellules des corpuscules en forme ovale (5/3 μ) dont la membrane prend une teinte foncée; ce sont probablement des conidies du *Mycena* (voir pl. 3, fig. 18). L'*Osmunda regalis* est censé ne pas avoir de Mycorhizes (Rayner, *Mycorrhiza* 1927, p. 185 et 186).

9. MYCENA GALOPODA (Pers.) Fr.

De cette espèce nous n'avons qu'à représenter un stade (longueur 1,3 m.m., diam. du chapeau 0,37 m.m., pl. 3, fig. 19) qui nous permet de constater que le mode de développement est *gymnocarpe*, peut-être un peu *pseudo-angiocarpe* (selon Kühner = *pilangiocarpe*) en tant que la marge piléique touche peut-être le stipe au cours de la croissance primordiale. Le stipe se compose d'hyphes enflées, mêlées d'éléments étroits; il est remarquable que *les lactifères se trouvent dans les couches à la périphérie*. L'extérieur du pied est formé par une couche assez épaisse (20-28 μ) de filaments grêles (2-3 μ), le pied comme le chapeau étant parfaitement glabre. La trame du chapeau consiste en des hyphes densément emmêlées (3-4 μ) qui se courbent en bas vers la marge. Les lactifères sont répandus parmi ce tissu, leur couleur est très foncée. L'épicutis du chapeau n'est pas encore bien différencié, néanmoins on voit les hyphes à la surface (d'une taille très mince) prendre une teinte un peu plus foncée. Du reste cette coupe n'offre plus rien de particulier.

10. CONCLUSIONS.

Abstraction faite de *Mycena galopoda*, dont le caractère gymnocarpe ou tout au plus un peu pilangiocarpe (le terme de Kühner n'étant plus soutenable nous proposons cette modification, voir le dernier chap.) est manifeste, nous avons rencontré deux espèces qui montrent à leur surface une structure caractéristique, le *Mycena epipterygia* formant sur le chapeau aussi bien que sur le stipe une couverture mucilagineuse qui s'annonce déjà tôt par des hyphes à parois épaissies, le *Mycena osmundicola* faisant naître de nombreux poils et cellules qui forment ensemble une sorte de voile qui enveloppe le primordium. Une différence frappante s'expose: tandis que la croissance du jeune carpophore de *Mycena epipterygia* est telle que les palissades de l'hyménium séparent les deux parties du revêtement muqueux (en se glissant entre ces deux parties, se développant à l'angle du chapeau), le voile éphémère du *Mycena osmundicola* n'est pas divisé, mais *couvre la chambre lamellaire*. Cela dépend naturellement du temps où ces structures superficielles naissent; au second cas une partie du voile s'étant formée avant que le chapeau commence à s'incliner en dehors.

La question se pose s'il est permis de nommer l'ensemble des

cellules lâches à la périphérie du primordium de *Mycena osmundicola* voile universel. *Cette structure ne constitue-t-elle pas plutôt un détail de l'épiderme, se manifestant comme voile par sa différenciation précoce?* En effet les limites entre les définitions semblent devenir un peu vagues dans ce cas. Nous discuterons la question — en apportant d'autres exemples — plus amplement dans notre dernier chapitre. Un épiderme ou épicutis proprement dit ne se présente pas chez *Mycena osmundicola*. Ce chapeau consiste en deux couches superposées (du moins dans sa partie supérieure), une couche extérieure celluleuse et une trame interne à hyphes grêles qui ont le caractère de protenchyme. La couche celluleuse n'a pas tant l'aspect d'un épiderme (pl. 2, fig. 10). Mais au cas que nous préférerions considérer cette partie celluleuse, comme épiderme, rien ne porte à admettre que les grandes cellules superficielles sont accessoires de cette structure, puisqu'elles naissent beaucoup plus tôt. Quand les grandes cellules se dessinent déjà clairement le chapeau se trouve encore dans un état complètement indifférencié (nos stades 1, 2, 3). Son tissu superficiel contraste clairement avec les cellules du voile par les dimensions modestes de ses éléments. Il est probable que d'autres cellules sont ajoutées au voile, néanmoins le voile se présente comme une structure en soi, il n'y a pas de transitions distinctes entre ces cellules et celles de la couche supérieure du chapeau qui paraissent plus tard. *Mais même en cas de l'appartenance des grands éléments à la couche celluleuse du chapeau, nous tendons à admettre la présence du voile universel, puisque les cellules de la périphérie couvrent la chambre lamellaire.* Il se peut qu'il n'y ait pas de limites dans la nature quant aux nuances des formations à la périphérie d'un champignon; en faveur d'une conception lucide des phénomènes naturels, nous sommes obligées de tracer nos notions dans la mesure du possible et nous considérons cette transgression par dessus la marge piléique comme critère. Ce voile est donc un voile émané (velum enatum, voir de plus le dernier chap.). Comme la structure superficielle de *Mycena epipterygia* ne se poursuit pas latéralement de la cavité lamellaire, nous la prenons plutôt comme épicutis quoique cette dénomination se restreigne habituellement à une structure exclusivement piléique (La couverture mucilagineuse se trouve aussi le long du stipe).

La nature celluleuse du carpophore de *Mycena osmundicola* saute aux yeux. Dans l'état avancé seulement les parties intérieures du chapeau et du stipe montrent des hyphes grêles, excepté la trame des lames à hyphes enflées. Les hyphes de la trame interne dans la partie supérieure du chapeau s'enflent probablement plus tard et causent de cette manière l'éloignement de la marge piléique du stipe.

Déjà dans un état primitif le primordium montre partout des cellules (notre stade 1), le protenchyme lui-aussi se compose d'hyphes à éléments courts. Une telle constitution se présente p.e. chez *Coprinus miser*, nous la regardons comme caractère dérivé.

Il faut nommer le *Mycena epipterygia pilangiocarpe* (pseudo-angiocarpe selon Kühner) par son action de la marge piléique qui cause une clôture temporaire de la cavité hyméniale et le *Mycena osmundicola* prétend à la dénomination *hypovélangiocarpe* (modification d'angiocarpe, c.-à-d. les formes angiocarpes chez lesquelles la clôture de la cavité hyméniale se fait au-moyen d'un voile simple et peu abondant, voir le dernier chap.). Cependant le type hypovélangiocarpe est dans ce cas particulier très près du gymnocarpe, quand les cellules en brosse et les poils du stipe sont moins serrés, cette forme passe de soi dans le type gymnocarpe qui est probablement commun dans ce genre. On voit comment ces types de développement s'approchent les uns des autres, cependant ils ont pour la classification une valeur préemptoire, car il n'y a aucune raison de révoquer en doute la constance de ces caractères.

Il nous est impossible d'être d'accord avec Kühner quant à son avis du développement des lames selon Levine (*Coprinus micaceus*, *ephemerus*, voir la critique du premier sur p. 88 de son „genre *Mycena*”, etc. et notre chap. sur la litt. du développement des Coprinées p. 266). Mais nous nous rangeons de l'avis de Kühner quand il doute que Kavina ait exactement déterminé une manière de développement des lames chez les Mycènes qui rappelle celle de Levine. Etant d'accord avec Kühner et Douglas nous avons constaté, nous aussi, que les lames naissent par plissement et il y a beaucoup de chance que tous les Mycènes se servent de ce procédé.

II. CYSTODERMA CARCHARIAS (Pers.) Fayod.

1. Le développement de cette espèce s'accomplit d'une manière relativement simple. Déjà dès un stade très jeune on voit se former des cellules rondes tout autour du primordium, ce qui caractérise ce genre et lui a donné son nom (pl. 3, fig. 20; longueur environ 1,25 m.m., diam. 0,3 m.m.) Le primordium se compose d'une petite colonne, sans aucune différenciation interne et presque entièrement de la même largeur. Le tissu représente un plectenchyme dense à hyphes presque sans méats et à parois minces (de 3-4 μ de large). C'est donc un protenchyme uniforme.

2. Les primordia montrent relativement longtemps une pareille

image pendant le développement. Ils s'allongent et s'élargissent (pl. 4, fig. 21; diam. 0,46 m.m.); le primordium constituait d'abord une colonne d'une longueur variable, celle-ci ne sera plus communiquée; la partie supérieure étant seulement d'importance pour l'investigation des changements qui se produisent). A la base les hyphes sont le plus intriquées et le plus larges ($4-6 \mu$), tandis que vers le haut les hyphes prennent une direction un peu plus longitudinale et s'amin- cissent considérablement ($2-3 \mu$). Les parois sont toujours minces de sorte qu'elles se colorent si peu qu'elles sont difficiles à distin- guer. Aussi le contenu protoplasmique semble-t-il être réduit. Néanmoins on aperçoit une coloration plus foncée au contour sous la couche celluleuse, ce dont la photographie témoigne. A l'extrémité la partie foncée est la plus épaisse. D'ailleurs on ne voit pas de différenciation particulière dans cette couche, sauf à la surface où l'on voit naître les cellules isodiamétriques ($8-18 \mu$) qui se trouvent d'abord un peu plus à l'intérieur et qui sont très minces, (ayant la même largeur que les hyphes $2-3 \mu$) en naissant.

3. Un stade un peu plus avancé (diam. à sa partie la plus large 0,87 m.m., pl. 4, fig. 22) montre le commencement de la formation du chapeau. La construction du primordium est toujours simple. A la base du pied des hyphes plus larges et plus intriquées qui sont vers le haut très rapidement remplacés par les hyphes minces qui ont maintenant un cours strictement vertical. Parfois l'enveloppe celluleuse commence environ à la mi-hauteur de primordium, déjà considérablement allongé (6,5 m.m.). Dans ce cas la moitié inférieure est parfaitement dépourvue de tissus corticaux, car la ligne foncée sous les cellules ne commence alors également qu'au milieu. La différence entre les hyphes de cette couche étroite et de l'autre tissu ne semble pas être grande, sauf à sa face extérieure où l'on voit naître les cellules. La zone où la marge piléique se forme attire l'at- tention. Pendant que le tissu de la trame du chapeau est généralement conforme à celui du stipe (les hyphes sont plus intriquées; ces tissus sont devenus plus lâches à espaces aériens considérables), la marge piléique marque la délimitation entre chapeau et pied. *Cette marge piléique se présente d'une manière singulière par l'excroissance d'hyphes très minces qui se dirigent vers la périphérie et qui se courbent en même temps en bas.* Au-dessous de ce bourrelet qui va entourer la tête du primordium on voit une ligne foncée s'étendre un peu vers l'intérieur et joindre à la surface la couche foncée de l'enveloppe. Cette zone étroite n'a pas beaucoup d'importance, elle se compose en majeure partie d'hyphes qui ont été comprimées par les hyphes actives en dessus. L'enveloppe celluleuse est à ce stade une couche cohérente, pseudoparenchymatique sensu stricto, relativement épais-

se. *Le chapeau s'élargira d'une façon simple par la croissance en dehors de la marge pileïque.*

4. Du reste le développement est continué principalement par l'activité des hyphes de la marge du chapeau. Un stade comme celui de la pl. 4, fig. 23 (diam. du chapeau 2,2 m.m.) montre déjà le jeune champignon préformé. Les hyphes qui constituent ce carpophore jeune ne diffèrent toujours pas beaucoup les unes des autres, cependant il faut mentionner sous ce rapport les hyphes de l'assise foncée de l'enveloppe et aussi certaines hyphes dans la partie supérieure de la trame du chapeau qui se distinguent elles aussi par leur coloration plus intense. Tandis que les hyphes de la trame du chapeau au-dessus du pied sont beaucoup entrelacées, la direction des hyphes de la partie latérale du chapeau est radiale.

Ce qui est à remarquer ici, c'est le voile qui couvre la partie hyméniale. Il se compose des deux couches enveloppantes, on aperçoit à sa face intérieure nettement au moins la plus grande partie de la ligne foncée (voir la photographie). Dans la partie inférieure de la trame du chapeau (l'hypophylle) les hyphes se teignent un peu plus intensément, elles sont plus larges et se dirigent vers la trame des lames (qui sont coupées à travers, parce que cette coupe est un peu tangentielle). Les lames se développent donc par plissement. Les tissus des lames seront traités au stade suivant; les palissades ne sont pas encore présentes ici.

5. Le dernier stade montre le champignon avant qu'il s'étale (pl. 4, fig. 24; diam. du chapeau 3,8 m.m.). Le stipe s'est creusé, peut-être déjà dans des états plus jeunes. La cavité contient partiellement comme toujours des hyphes plus minces, protenchymatiques, qui semblent dégénérer. D'ailleurs le pied consiste en des hyphes enflées (6-8 μ) parmi lesquelles se trouvent de plus minces. Le tissu de la trame du chapeau est devenu très lâche avec de grands espaces aériens (hyphes à éléments relativement courts 28/12, 30/10, 20/10 μ). Le voile n'a pas subi de changements. Les hyphes des côtés du stipe se courbent en dehors, elles se continuent dans le chapeau (voir la comparaison des espèces examinées de *Lepiota*) et ce sont elles qui nourrissent l'hyménophore. La trame du chapeau consiste par conséquent en deux parties, la partie inférieure étant beaucoup moins lâche. De cette partie émanent les hyphes qui constituent le médiostrate des lames, ces hyphes sont parallèles (de sorte que la trame des lames est régulière) à cellules environ courtes, rectangulaires, diam. 4-8 μ . Du côté on voit le sub-hyménium, les hyphes de celui-ci sont minces (2 μ), riches en protoplasme, de façon qu'elles se colorent plus, elles sont intriquées et plusieurs fois coupées à travers. Entre le sub-hyménium et la trame des lames se

trouve un hyménopode, une bande foncée dans laquelle les hyphes s'amincent et passent dans le sub-hyménium. Les palissades (environ 20μ) sont à ce stade bien développées et parmi elles des basidies ont déjà produit des spores mûres qui se montrent à la face intérieure du voile qui s'étend encore entre la marge piléique et le stipe. Il consiste toujours en les deux couches distinctes.

Mode du développement. D'abord nous fixons l'attention sur la manière particulière de la formation du chapeau chez cette espèce (voir le stade concernant). Nous avons émis l'opinion que l'enveloppe constitue un voile universel, elle se montre déjà avant que d'autres parties du champignon soient différenciées, elle ne se restreint pas au chapeau, elle a une fonction spéciale et indépendante en liant pendant un laps de temps la marge piléique au stipe. C'est pourquoi nous imposons le nom de voile universel à cet organe par opposition à un épicutis quoique ce voile ne se forme parfois qu'à la partie supérieure du primordium (en couvrant en tout cas la partie où l'hyménophore naîtra). Nous ne sommes pas d'accord avec Lohwag (Anatomie der Asco- und Bas. 1941) qui semble nier la vraie nature du voile universel chez la plupart des champignons (voir le dernier chapitre) et suivons le parti d'Atkinson et d'autres qui ont interprété une telle enveloppe comme un voile (blématogène). Le voile universel consiste dans ce cas en deux couches, la couche extérieure celluleuse et la couche intérieure filamenteuse. On pourrait considérer la dernière comme matrice de la première, mais il est remarquable qu'elle devient plus tard visible. Ce voile se forme donc à la périphérie du primordium, il n'est pas un simple reste à cause des différenciations internes, mais il est repoussé au contour du primordium; nous nommons un tel type de voile *velum universale enatum* (voile émané, voir le dernier chap.).

Fayod a nommé un type où existe un voile universel sans qu'un épicutis se différencie en dessous sub-angiocarpe. Il nous semble plus important de faire attention aux tissus constituants de la couverture de la partie hyméniale pour y fonder une sub-division un peu plus appropriée et nous appellerons un type où cette couverture ne consiste qu'en une partie du voile universel: *monovélangiocarpe* (voir le dernier chap.). Ce type est fréquent (voir *Naucoria escharoides*, *Hebeloma crustuliniforme*, etc.), mais dans ce cas-ci la structure du voile est différente et caractéristique.

12. LEUCOCOPRINUS CEPAESTIPES (Sow.) Fr.

On considère le groupe *Leucocoprinus* souvent comme sub-genus du genre *Lepiota*. Le développement a réellement beaucoup de traits de commun avec celui des *Lépiotes*. Comme il existe quelques recherches sur le développement des derniers, nous terminerons cette description par la comparaison des résultats. D'abord l'accomplissement chez cette espèce:

1. Un état très jeune (pl. 4, fig. 25; longueur 0,91 m.m., largeur 0,33 m.m.) montre déjà quelque différenciations. La moitié inférieure est constituée par des hyphes entrelacées, protenchymatiques (de $3\ \mu$ de large). Les méats sont rares, cependant présents. Dans la partie supérieure les hyphes sont encore plus densément emmêlées, elles sont aussi un peu plus minces ($2\ \mu$) et prennent plus de couleur (voir la photographie). *Vers la périphérie ce tissu devient de plus en plus lâche*, de sorte que les hyphes se laissent observer individuellement. Elles sont aussi vivement colorées. *Des deux côtés du primordium se trouvent aussi quelques-unes de ces hyphes isolées, il n'y a pas de doute, que cette partie constitue le voile universel*. Ce voile et le protenchyme ne sont pourtant pas encore bien tranchés.

2. Une situation nouvelle se présente quand on voit paraître *dans la partie supérieure du primordium trois couches concentriques* (pl. 4, fig. 26; longueur 1,7 m.m., diam. 0,61 m.m.); *le voile universel comme enveloppe*, d'une structure légère (à grands espaces aériens), *une couche intermédiaire de protenchyme*, qui se teint plus intensément et *le primordium du piléus*, totalement dépourvu de méats. De haut en bas le stipe montre les deux tissus un peu différents, mais sous les hyphes lâches du voile paraît le cortex du stipe qui s'étend jusqu'à la base et contraste avec l'autre tissu par sa teinte plus foncée.

3. Le stade suivant est à peu près de la même taille (pl. 4, fig. 27; longueur 1,8 m.m., largeur de la partie supérieure 0,65 m.m.), néanmoins il est plus avancé. Le voile est à dépister jusqu'à la base, vers le haut il s'élargit. La couche intermédiaire (à la tête) se dessine très nettement du voile. La couche intérieure c'est-à-dire le primordium du piléus n'est pas bien limité en raison de l'excroissance animée de ses hyphes qui rayonnent tout autour de ce dôme foncé et qui poussent du côté supérieur dans la couche intermédiaire. *Particulièrement à deux endroits les hyphes s'allongent radialement et percent le tissu environnant: à gauche et à droite un peu au-dessus de l'amincissement du stipe*. Provisoirement ces hyphes se dirigent vers la périphérie, mais en même temps elles montrent déjà une

courbure légère en bas. Sous peu cette partie qui naturellement constitue le primordium de l'hyménophore (où les hyphes minces se distinguent séparément) sera caractérisée par une teinte foncée. La fig. 28, pl. 5 montre la naissance de l'hyménophore fortement agrandi.

4. Un primordium ayant 1,9 m.m. de longueur, 0,84 m.m. de largeur dans sa partie supérieure (pl. 5, fig. 29) nous représente déjà catégoriquement les différenciations internes au complet. Il n'y a pas de changements importants à relever quant aux tissus du stipe; la partie supérieure de celui-ci se composant toujours d'hyphes minces, foncées par leur richesse en protoplasme (cependant les hyphes à la base commencent à s'enfler, diam. jusqu'à 8 μ). La trame du chapeau s'est lâchée considérablement en renfermant de nombreux espaces aériens; les hyphes rayonnantes poussent dans une direction centrifuge, elles ont atteint le contour extérieur de la couche intermédiaire, de façon que celle-ci a été absorbée par le chapeau qui s'étend, sauf au-dessous de la région de l'hyménophore. Les hyphes à la surface du chapeau se trouvent le plus souvent sur une grande distance dans la coupe (à cause de leur direction centrifuge), elles se colorent vivement et joueront un rôle important en se métamorphosant en l'épiderme. Les hyphes du primordium de l'hyménophore ont maintenant nettement une direction vers le bas. *Au coin formé par le stipe et ce primordium de l'hyménophore se trouve par conséquent une partie du protenchyme de la couche intermédiaire; on peut la voir du côté droit de la photographie (du côté gauche elle ne se dessine guère à cause de la teinte inégale). Une pareille section de tissu primordial reste chez de nombreux espèces à cet endroit, elle constituera en partie le voile partiel ultérieur.* Il y a des auteurs qui nient l'existence de ce tissu et encore celle du voile partiel (voir Lohwag, Anatomie p. 72), mais Atkinson a suffisamment démontré que le voile partiel est une structure à part ou „sui generis” (1914 Amer. Journ. Bot. et 1915). Il nous semble souhaitable d'imposer un nom propre à ce phénomène que l'on trouve à plusieurs reprises, c'est pourquoi nous appellerons ce tissu restant *lipsanenchyme* (voir p. 367). A l'extérieur de ce lipsanenchyme se trouve le voile universel qui ne subit plus de grands changements. *Bien entendu le voile partiel n'est pas la même chose que le lipsanenchyme, dans ce cas une partie du voile universel aide à construire cet organe.* L'analyse du voile qui ferme la cavité lamellaire est d'une grande importance pour la conception des modes du développement, nous y baserons notre système (voir le dernier chapitre).

5. Le jeune carpophore qui à été figuré à pl. 5, fig. 30, longueur environ 3,5 m.m., diam. du chapeau environ 1,5 m.m.) n'expose

qu'un achèvement des tissus qui ont été évidents dans les stades précédents. Le stipe ne présente pas de nouveautés, excepté que le gonflement des éléments se poursuit et qu'au milieu la cavité ultérieure commence à se marquer. La trame du chapeau se compose d'hyphes entrelacées, seulement à la marge elles ont une direction radiale. Une partie plus dense au milieu de la trame qui se colore plus vivement est à noter. *L'épiderme du chapeau prend sa structure définitive: les hyphes centrifuges (diam. 5-8 μ) qui s'étendent presque entièrement dans la coupe étant articulés par des cloisons transversales et formant ainsi des chaînes de cellules arrondies, relativement courtes.* L'articulation commence vers l'intérieur de cette couche, de sorte que la structure achevée sera un fondement celluleux, sur lequel se trouvent des poils redressés à éléments plus longs. *Cette structure cutanée est couverte des restes du voile qui n'augmente plus, de façon que ses hyphes sont déjà à ce stade très dispersées.* La fig. 31, pl. 5 montre un détail de la couverture piléique: de l'épiderme avec les fragments de voile. A la face inférieure du chapeau au-dessus de la cavité lamellaire une couche palissadique va se différencier. La marge piléique est courbée légèrement en bas, elle est très active et se compose toujours d'hyphes minces, protenchymatiques, intensément colorées à cause de leur contenu plasmique. La lipsanenchyma a un peu augmenté, en outre il est devenu moins serré; à l'extérieur on voit le voile universel.

6. La fig. 32, pl. 5 fait voir une coupe tangentielle à travers un stade pareil (diam. du chapeau 1,4 m.m.), elle n'a été pratiquée que pour montrer la chambre lamellaire et la formation des lames par plissement. Le plissement s'accomplice en général dans une direction centrifuge (de sorte que les parties au voisinage du pied montrent d'abord les feuillets les plus développés — voir les ouvrages américains p.e.: Atkinson, *The development of Lepiota cristata* etc.); il faut supposer qu'ici les feuillets sont libres d'adhérence au pied, de sorte qu'au milieu, auprès du pied les plis sont peu frappants ou manquent; les plis latéraux étant plus hauts et par conséquent plus distincts.

7. La fig. 33, pl. 5 nous montre le jeune champignon avant le déploielement (longueur environ 7 m.m., diam. du chapeau environ 2,3 m.m.). Les cellules des hyphes du pied ont pris leur forme caractéristique, rectangulaire, enflée (diam. jusqu'à 12 μ), mais des hyphes minces, à forme primitive y sont abondamment mêlées. Au milieu une petite partie de la cavité du stipe a été touchée (vers le haut), elle est remplie d'une moelle se composant d'hyphes protenchymatiques, lâches (2-3 μ). La partie supérieure du stipe a une teinte toujours foncée, les hyphes ayant dans cette partie en général un cours

longitudinal, mais elles passent tout à coup dans une partie intriquée non moins colorée à la trame piléique. *C'est probablement à cause de cette particularité que le stipe et le chapeau sont aisément à séparer chez cette espèce.* Le pied a une écorce plus foncée et un voile. L'épicutis est maintenant bien développé, formant une assise pseudoparenchymatique très nette (140μ) à cellules ovales (diam. $10-12 \mu$), sur laquelle se trouvent des poils redressés, plus minces, provenant des mêmes hyphes dont la partie inférieure s'est articulée.

La photographie nous permet de mettre en évidence *que le voile partiel*, c'est à dire l'organe qui ferme la cavité lamellaire et qui reste à la partie supérieure du pied sous forme d'un anneau *est composé de deux éléments: une partie du voile universel qui constitue la marge extérieure et inférieure de cet anneau et une structure plus dense, le lipsanenchyme qui se trouve en général le long du stipe.* Au déploiement du chapeau la marge piléique entraîne d'abord un peu ce tissu qui se détache du pied dans sa partie inférieure. Néanmoins le voile partiel reste réduit chez cette espèce, l'anneau étant plutôt fugace. L'acroissement du lipsanenchyme n'est donc pas très important.

La trame des lames semble être assez irrégulière, un sub-hyménium ne se marquait pas distinctement dans mes coupes.

Le *Leucocoprinus cepaestipes* a donc une manière de développement caractérisée par le voile universel, qui est déjà présent dans un état jeune et par un lipsanenchyme, une partie du protenchyme qui constitue en grande partie le voile partiel. Nous avons nommé ce type en général *le type bi-vélangiocarpe* (voir le dernier chapitre).

13. COMPARAISON DES ESPECES EXAMINEES DE LEPIOTA.

Les données histologiques n'ont pénétré que peu à peu dans la mycologie systématique. Déjà le siècle passé a donné le jour à des ouvrages magnifiques sur l'anatomie des Basidiomycètes (nous relevons ici seulement les recherches de Corda, de Brefeld, de Fayod, de de Seynes, de de Bary et de Patouillard); ces travaux-ci n'ont influé que modérément sur la classification des espèces. Les problèmes de la sexualité supposée se trouvaient au début, il est vrai, au premier plan et après ceux de la sporulation et de l'hyménium; les études remarquables de Fayod qui se servait fréquemment des résultats anatomiques en faveur du classement ont prouvé cependant l'importance des autres structures du capophore. Ce n'est

qu'après des dizaines d'années qu'on a commencé à suivre l'exemple de Fayod d'une manière plus radicale; mais les résultats sont encore si limités que les grandes Iconographies modernes de Boudier, de Bresadola, de Konrad et Maublanc et de Lange ne renferment qu'une quantité réduite de données histologiques qui portent toujours principalement sur l'hyménium. Ricken ajoute à ses descriptions macroscopiques les mesures des spores, des basidies et des cystides et mentionne quelques particularités de leur forme, il s'en sert principalement pour la distinction des espèces; cependant les autres flores étaient jusque-là presque complètement privées de ces données. Ces derniers temps on s'empresse pourtant de faire largement justice aux particularités histologiques non seulement hyméniales et c'est au premier lieu Kühner qui s'est donné tant de peine pour la réparation de ce simplisme mycologique.

Or, Kühner utilise fréquemment la structure du revêtement piléique comme indication importante relative à la classification (Le genre Galera, Paris 1935, Recherches sur le genre *Lepiota* Bull., Soc. Myc. de France 52 - 1936). Quant aux Lépiotes il a aussi tenu compte de la structure de l'anneau et il nous donne une série d'observations intéressantes sur les exemplaires adultes ou sur ceux qui sont en voie de s'épanouir. Comme les idées de Kühner semblent représenter les conclusions les plus avancées sur les Lépiotes nous nous restreindrons à ces dernières. Car une comparaison avec les données du développement des carpophores et de la génèse des tissus peut être d'importance, en particulier parce que le nombre d'espèces dont nous connaissons la naissance des carpophores est relativement grand de nos jours. En considération de la quantité d'espèces de ce genre étendu, les six espèces ci-visées ne nous fournissent que quelques indications, il est vrai, mais il y a de vastes sections de Basidiomycètes dans lesquelles nos notions du développement sont encore beaucoup plus réduites, de sorte qu'il faut se contenter provisoirement de conclusions très générales. Il s'agit des investigations suivantes: The development of *Lepiota clypeolaria* (Atkinson, Ann. Myc. XII - 1914), The development of *Lepiota cristata* and *Lepiota seminuda* (Mem. New York Bot. Gardens VI - 1916), Zur Entwicklungsgeschichte von *Lepiota acutesquamosa* (Greis, Jahrb. für wissensch. Botanik 84 - 1937) et des nôtres sur *Leucocoprinus cepaestipes* et *Cystoderma carcharias*. Parfois on considère les groupes de *Leucocoprinus* et de *Cystoderma* comme des genres à part, mais le plus souvent on les range parmi les Lépiotes. Comme nous avons déjà remarqué la pellicule piléique est d'une importance primaire pour la conception exacte des affinités dans le genre *Lepiota*. Kühner nous a fourni des observations détaillées sur

cette structure, cependant la notion exacte de ses qualités nécessite qu'on se rend compte de sa naissance. En premier lieu nous voulons pourtant examiner l'ordre de l'apparition des parties constituantes du champignon déployé: le pied, le chapeau, l'hyménophore. Les auteurs américains ajoutent beaucoup d'importance à ce détail du développement et sans doute la succession de la naissance marque des types bien différents. Fayod était d'avis que le chapeau se développait toujours le premier, il voyait une couche piléogène dans la partie supérieure du primordium: „La première différenciation que „l'on remarque à l'intérieur du primordium est la formation, à son „extrémité supérieure, d'une couche de tissu plus doux, qu'on ne „peut souvent reconnaître qu'à l'aide de colorants sélectifs du proto- „plasme granuleux” (Prodrome etc. p. 279). Les recherches récentes ont mis en évidence que ce type se manifeste en effet à plusieurs reprises, mais qu'il existe à côté de lui encore bien d'autres types bien marqués, dans lesquels le stipe ou bien l'hyménophore se dessine le premier. On rencontre p.e. régulièrement dans le genre *Psalliota* l'origine de l'hyménophore quand d'autres différenciations manquent encore (*Agaricus campestris*, *arvensis*, *Rodmani*).

Lepiota clypeolaria montre une naissance simultanée du pied et du chapeau. Dans la partie centrale du primordium (qui a une forme oblongue) on voit paraître une colonne qui vers le haut s'élargit en dôme (le primordium du piléus). Le primordium est entouré d'un voile universel qui montre une structure double, la couche inférieure de ce voile a une nature celluleuse (cellules de 3-6 μ de diam.); de cette couche inférieure émanent d'hypes redressées, radiales, très serrées, imitant une couche palissadique. La colonne foncée est séparé de l'assise interne pseudoparenchymatique du voile universel par une zone de tissu primordial lâche. (Atks., *Lepiota clypeolaria* fig. 2 et 3). Dans le cours du développement le dôme foncé constituant le primordium du chapeau se trouvant au-dessus du pied s'étend, de sorte que le tissu intermédiaire entre le voile et le dôme se rétrécit (fig. 4 et 5); enfin le chapeau se soude au voile sur la surface supérieure et semiglobuleuse, de manière que l'assise intermédiaire s'absorbe dans le tissu croissant du chapeau (fig. 7). Une partie de ce protenchyme intermédiaire est restée dans l'angle entre le chapeau et le pied sous la chambre lamellaire ultérieure, c'est naturellement le lipsanenchyme qui s'amincit peu à peu vers le bas et revêt le pied sur sa plus grande étendue, excepté à la base. Le voile accompagne à son tour ce lipsanenchyme du côté extérieur.

Chez *Lepiota seminuda* le chapeau et le stipe se développent probablement aussi simultanément, le même caractère se présente

chez *Lepiota acutesquamosa*. Les trois autres espèces dont il est question: *Lepiota cristata*, *Leucocoprinus cepaestipes* et *Cystoderma carcharias* ont au contraire un développement pendant lequel l'origine du chapeau succède à celle du stipe. Le primordium de l'hyménophore ne se montre en tout cas pas le premier.

Le voile universel de *Lepiota cristata* a environ la même structure. Il se compose principalement d'hyphes radiales; cette partie du voile s'étend jusqu'à un peu au-dessous de la marge piléique, tandis que les hyphes du voile autour du stipe sont parallèles à l'axe. Ces hyphes radiales émanent aussi dans ce cas d'une couche celluleuse qui est pourtant moins accentuée que dans *Lepiota clypeolaria*. Le chapeau s'attache encore au voile après une extension à travers le protenchyme lâche. Par conséquent le voile de cette espèce ressemble beaucoup à celui de *Lepiota clypeolaria*, mais elle est moins accentuée et la partie palissadique se restreint plus du côté supérieur du primordium.

Le voile de *Lepiota seminuda* dévie considérablement de cette construction. Dans ce cas on trouve aussi une structure à hyphes radiales qui atteint même une épaisseur notable, mais cette structure est couverte de cellules lâches (formant un pseudoparenchyme) qui naissent des hyphes radiales et qui constituent une couche extérieure se pulvérisant. Il saute aux yeux que *dans tous les exemples que nous venons de traiter un épicutis ou épiderme piléique manque*, la voile étant attaché sans passage au tissu de la trame piléique.

Le voile de *Lepiota acutesquamosa* nous permet de la comparer à celui de *Lepiota seminuda* par une conformité évidente, seulement l'abondance de la partie celluleuse lâche est extraordinairement prononcée. Cette partie celluleuse se crevasse en verrues d'une taille considérable; elle s'est déjà constituée dans un état très jeune du primordium. Il y a un stade où les verrues sont plus volumineuses que tout les reste du primordium. Sous la couche celluleuse se trouve encore un partie à hyphes radiales, serrées, qui font naître le pseudoparenchyme. Cette structure se sépare de la trame piléique par une assise étroite d'hyphes couchées, plus ou moins parallèles à la surface piléique. L'auteur se contredit quant à la nature morphologique de cette assise, il la prend alternative comme écorce du chapeau et comme assise-mère du voile universel. Cette couche a une texture fibreuse et fait naître les fibrilles brunes qui sont répandues sur le chapeau adulte. Comme cette partie à fibrilles couchées se prolonge du côté du lipsanenchyme et du stipe, elle ne peut représenter une écorce piléique, elle fait partie du voile universel (pour la définition de celui-ci voir le dernier chap.), quoique la dénomination assise-mère du voile universel nous semble peu exacte.

Leucocoprinus cepaestipes montre à l'état primitif un voile universel plectenchymatique. Sous ce voile se trouve une partie protenchymatique à couleur plus foncée et c'est dans ce dôme que le chapeau se constitue et s'agrandit par accroissement. Finalement le protenchyme s'absorbe presque complètement dans le chapeau, sauf le lipsanenchyme qui reste dans l'angle entre le chapeau et le pied. Dans ce cas une couche à hyphes radiales, redressées (plus ou moins en forme de palissades) se présente aussi, mais nous nous trouvons obligés de l'interpréter morphologiquement comme épiderme pileique. Les poils de cette couche ne s'arrêtent pas au même niveau: à sa surface elle n'est pas unie (fig. 30, pl. 5). Sur cet épicutis on voit les débris du voile universel (à hyphes plus minces).

Et pour finir *Cystoderma carcharias* nous offre un type bien différent. Les Lépiotes dont nous venons de décrire l'enveloppe étaient toutes bivélangiocarpes, c'est à dire un lipsanenchyme bien évident se manifestait chez toutes. Ce lipsanenchyme manque dans *Cystoderma*, de sorte que le voile universel fait naître en même temps le voile partiel (en tant que nous sommes capables de discerner ce dernier à l'état avancé). *Cette espèce est donc monovélangiocarpe.* Le voile universel se constituait de deux couches superposées: une couche interne à hyphes parallèles à la surface (l'assise-mère du voile) et une couche celluleuse qui cause l'aspect granuleux du champignon à l'état adulte. Il y a encore une autre différence par laquelle *Cystoderma* s'écarte des autres Lépiotes, différence qui s'exprime déjà dans les rapports macroscopiques: la séparation difficile du chapeau et du stipe. Les auteurs anciens ont ajouté beaucoup d'importance à un critère pareil et en effet il résulte d'une différence structurelle notable. Quand on compare les fig. 32 de pl. 5 et 23 de pl. 4 de *Leucocoprinus cepaestipes* et de *Cyst. carcharias* elle se met en évidence. Chez le dernier le tissus du stipe se courbe en dehors, se prolongeant ainsi dans la partie inférieure du chapeau qui forme en même temps l'hyménophore. *Leucocoprinus cepaestipes* a comme les autres espèces ci-visées un stipe qui ne se continue pas sans passage sensible dans le chapeau; quand on observe la fig. 32, pl. 5 un coup d'œil suffit pour cette constatation. *Le groupe Cystoderma se montre par l'examen histologique tellement déviant des autres Lépiotes que nous n'hésitons pas à déclarer qu'il n'a rien à faire avec les vraies espèces de ce genre*, le genre *Cystoderma* Fayod a prouvé son droit à l'existence, quoiqu'il ne soit pas clair de nos jours de quel groupe ses affinités l'approchent.

Avant de comparer finalement les autres espèces nous appuyons encore une fois sur le fait que les détails de la pellicule pileique qui ont captivé Kühner sont en réalité les propriétés du voile universel.

Nous renonçons à discuter ici les problèmes qui se présentent quand on se rend compte des variations de cette structure (variations qui objectent beaucoup de difficultés à sa définition catégorique, voir pour le traitement de ce sujet le dernier chap.), mais de concert avec les autres auteurs (Atkinson, Greis) à nos yeux l'enveloppe piléique des Lépiotes se considère le mieux comme voile universel, sauf en ce qui concerne *Leucocoprinus cepaestipes*. D'après Atkinson on constate que les Lépiotes ont un blématogène bien développé. Ce blématogène ne se transforme pas en téléobème comme dans les Amanites, car il n'y a pas de volve ici. Cependant quand on soumet les voiles universels à un examen comparé on constate qu'il existe des transitions entre la volve perfectionnée qui se présente p.e. dans le genre *Amanita* et l'absence totale d'un tel organe (quand on observe à l'œil nu). Kühner est donc à juste titre d'avis que „Le caractère de la volve n'a donc qu'une importance accessoire dans la distinction des deux genres *Amanita* et *Lepiota* (p. 176)”. La présence chez les Amanites d'un épicutis piléique a pour la distinction probablement une signification bien plus grande. (Cf. aussi les remarques de Kühner sur l'anneau des Lépiotes - p. 177 et s.).

· *L'examen du développement révèle l'affinité entre Lepiota seminuda et Lepiota acutesquamosa*. Lange qui place la première espèce dans sa section des „Micaceae” et qui range la seconde parmi les „Clypeolariae” (Studies et Flora) ignore évidemment cette conformité indéniable, dont Kühner s'est rendu compte par la recherche des revêtements. Ce dernier a classé *Lepiota seminuda* dans la section des „Micaceae” et *Lepiota acutesquamosa* dans celle des „Echinatae”, mais il a reconnu que ces sections sont congénères. Selon *l'étude du développement l'affinité de Leptiota clypeolaria et de Lepiota cristata nous semble encore plus étroite*, mais Kühner les place dans des sections bien distinctes (Clypeolariae et Cristatae). Les deux sections auraient un revêtement piléique se distinguant par la surface supérieure de la couche à hyphes radiales. Chez les Clypeolariae le revêtement du chapeau présenterait un aspect pubescent „montrant même souvent au niveau du disque de fines mèches pointues, dressées”, tandis que les Cristatae auraient „un revêtement du chapeau sensiblement glabre au niveau de la calotte apicale”. Cette différence proviendrait de la structure inégale de la couche à hyphes radiales, dans le cas des Cristatae la surface supérieure de cette couche serait unie, les poils se terminant tous au même niveau, tandis que les Clypeolariae et quelques autres sections auraient une couche à hyphes radiales non cohérentes, très longues et dépassant la surface piléique (à la base de ces longs poils peut se trouver une cuticule hyméniforme plus ou moins marquée). Quand

on regarde attentivement les figures d'Atkinson sur *Lepiota clypeolaria* on rencontre en effet cet aspect irrégulier de la couche en forme de palissades (fig. 5, 7 et surtout les images des détails à fort grossissement, fig. 8, 9, 10). Cependant nous nous doutons qu'en donnant tant de relief à ce caractère, on charge trop une qualité subordonnée; il nous semble que Kühner tend à pousser dans ce cas la subdivision jusqu'à son extrême conséquence. Quoiqu'il en soit les structures conformes pendant le développement des carpophores énoncent bien une affinité taxonomique entre les deux espèces.

A notre avis la structure des enveloppes de Leucocoprinus cepaestypes appuie l'exclusion de cette espèce du genre Lepiota. A première vue le groupe *Leucocoprinus* révèle quelques rapports avec les Coprinés, selon nos recherches seulement avec les Coprinés de la section *Velocoprinus* comme *Coprinus niveus* bien entendu (voir la vue générale du développement dans le genre *Coprinus* etc.). D'un côté il y a en effet des conformités: *Coprinus niveus* a un voile universel à structure double, mais le chapeau se différencie au milieu du protenchyme à couleur foncée de sorte que ce dernier ne s'absorbe pas dans le chapeau et constitue vraiment la partie interne du voile. Un épiderme à hyphes redressées ne se présente pas chez *Coprinus niveus*, etc. Jusqu'ici nos connaissances du développement ne soutiennent donc pas largement les affinités supposées entre ces genres, séparées d'ailleurs par la couleur des spores, les cystides, etc., mais on ne pourra pousser la comparaison jusqu'au bout qu'après avoir examiné une quantité beaucoup plus grande d'espèces.

Comme on approche les *Lépiotes* aux *Amanites* d'un côté, on les place au voisinage du genre *Armillaria* de l'autre. Il existe deux recherches sur ce genre: sur *Armillaria mucida* (C. C. E. Fischer: Ann. of Bot. XXIII-1909) et sur *Armillaria mellea* (R. Beer: Ann. of Bot. XXV-1911). Nous les mentionnons en raison de l'épiderme pileux en forme de palissades qui se présente chez la première espèce. Cet épiderme est entouré du voile universel à hyphes entrelacées comme à l'ordinaire. Cette espèce semble se classer dans les types bivélangiocarpes, il y a donc des conformités avec *Leucocoprinus* qui peuvent justifier une comparaison entre ces espèces. Le mucilage qui couvre le chapeau de l'*Armillaria mucida* adulte proviendrait d'une désintégration de la partie apicale de la couche palissadique, assurément un procédé curieux. *Armillaria mellea* bien que bivélangiocarpe ne montre pas un épiderme pileux en forme de palissades, ce qui prouve l'hétérogénéité connue de ce genre.

L'affinité prétendue entre Cystoderma et Lepiota (Lange, Kühner) n'est donc pas du tout étayée par l'examen critique du développement, Cystoderma étant monovélangiocarpe.

Dans une publication récente le mycologue hollandais Huysman (Med. Ned. Myc. Ver. 28) donne quelques observations sur le développement d'une espèce qui a été placée d'abord dans le genre *Lepiota*, mais à propos de laquelle Huysman a créé le nouveau genre *Coolia*. Les carpophores naissant sur une sorte de sclérote, ont un développement remarquable; ils sont p.e. dès leur origine entourés d'une collerette particulière; il leur manque selon Huysman de voile universel. Nous connaissons aussi cette espèce, nous en possédons quelques coupes (de stades avancés) qui ne révèlent pas non plus un voile universel. La nature du voile partiel n'a pas encore été éclairci. En tout cas l'affinité avec les Lépiotes nous semble, à nous aussi, très douteux.

14. NAUCORIA ESCHAROIDES Fr..

1. Le stade le plus jeune à notre disposition (pl. 5, fig. 34, longueur 0,8 m.m., diam. environ 0,4 m.m.) a une structure qui se manifeste fréquemment dans les *Ochrosporae*: le primordium consiste en une partie interne protenchymatique entourée d'un voile universel, déjà marqué dans un état très primitif. Dans ce cas le protenchyme est généralement intriqué, les hyphes (diam. 3-4 μ) ont des parois plutôt minces et ne font pas voir un contenu protoplasmique abondant; elles ne se colorent par conséquent que médiocrement. Le tissu a un aspect presque homogène; néanmoins les hyphes s'amincent presque insensiblement vers le haut et à la base elles sont le plus claires. Les boucles à cloison sont manifestes. Le stipe et le chapeau sont déjà indiqués par un sillon léger, cependant il n'y a pas encore de particularités histologiques qui annoncent une différenciation postérieure. Le tissu montre partout un aspect égal, sauf dans le voile où les mêmes hyphes se lâchent très vite en passant vers l'extérieur dans des éléments plus irréguliers (à parois plus épaisses et par conséquent plus foncés) qui semblent être croulés en grande partie. Le voile atteint une épaisseur notable, principalement vers le haut du primordium (70 μ).

2. La genèse du carpophore se réalise par l'activité de la marge piléique qui est devenue manifeste dans ce stade (pl. 5, fig. 35, longueur 1,4 m.m., diam. à la tête 0,55 m.m.). La nature du tissu n'a pas encore changé, sauf dans le stipe où les hyphes ont surtout dans la partie inférieure un cours nettement longitudinal. La structure du voile est comme à la coupe précédente; à hyphes internes égales à celles du protenchyme, qui se transforment vers le contour en des éléments plus foncés.

La marge piléique se distingue par une couleur plus intense quoiqu'une croissance dirigée de ses hyphes n'est pas encore manifeste. A la surface du chapeau les hyphes sont un peu plus épaisses que dans la trame, mais du reste il n'y a pas encore de différenciations cutanées.

3. Pendant le développement ultérieur les caractères que nous avons observés se consolident, de sorte que rien de surprenant ne se présente (pl. 5, fig. 36, diam. du stipe 0,65 m.m., diam. du chapeau 0,82 m.m.). Le tissu du stipe a pris sa structure habituelle, les hyphes ayant maintenant une direction longitudinale, à cellules rectangulaires (diam. jusqu'à 6 μ). Au milieu du stipe les hyphes sont encore grêles, c'est là que le pied devient creux. Naturellement les éléments s'amincissent en outre vers le contour, sans qu'une écorce spéciale se différencie. Les hyphes de la trame du chapeau sont encore intriquées, il n'y a pas de symptômes qu'un épiderme paraîtra. Seulement à la marge du chapeau (dans la partie qui s'est infléchie) les hyphes sont environ parallèles en se colorant un peu plus fort. Autour du sillon hymérial une couche d'hyphes palissadiques s'est formée, elle s'étendra vers le dehors par l'action des hyphes de la marge piléique. Le voile ne suit pas la croissance de sorte qu'il prend une structure de plus en plus lâche, à la fin il ne restera que quelques débris de cet organe que l'on peut observer aussi au champignon adulte.

4. Le carpophore n'est plus sujet à des changements profonds, sauf à la surface du chapeau (pl. 5, fig. 37, diam. du pied 0,58 m.m., diam. du chapeau 1,45 m.m.). Le voile se rompt et finalement on n'en voit plus que quelques flocons le long du pied et sur le chapeau. Les débris sur le chapeau sont moins abondants, peut-être parce qu'ils ont été enlevés par le frottement dans le sol. Quoique l'épiderme ne soit pas encore évident, on voit prendre la couche extérieure du chapeau une structure un peu déviante, le gonflement des hyphes (à éléments courts) étant à ce stade bien net. A la surface se trouvent de grandes cellules, rondes (diam. jusqu'à 16 μ), *de sorte qu'une couverture spéciale celluleuse se forme*. Il est remarquable que cet épiderme ne se présente qu'à un stade si avancé. A mesure que les hyphes s'éloignent de la surface, leur diam. diminue (de sorte que l'épiderme n'est pas bien tranché); au milieu de la trame les hyphes ont un diam. de environ 4 μ .

Le mode du développement des lames par plissement est évident; les coupes tangentielles font voir que les plis sont moins hauts quand on s'écarte du stipe; nous en concluons que le plissement se procède dans une direction centrifuge, ce qui arrive dans la plupart des Agaricacées. Le primordium de l'hyménophore consiste en des hyphes

très étroites (diam. 1-2 μ), la trame des lames est constituée par ces hyphes, mais elles se trouvent aussi entre les plis, de sorte qu'elles forment une couche continue, ondulée, qui se dessine en outre par sa coloration plus foncée. A en juger d'après mes coupes qui ont traversé les plis dans une direction environ transversale, la trame est régulière, les hyphes semblant être parallèles. La couche palissadique qui a maintenant la forme d'une ligne ondulée est bien distincte, mais un sub-hyménium ne se dessine pas (encore?).

Ce type de développement a été prouvé par plusieurs investigations (voir le dernier chapitre); *il n'existe qu'un voile universel qui se présente déjà à l'état primitif*, et d'ailleurs il n'y a pas de complications quant à la clôture de la partie hyméniale. *Nous avons baptisé ce mode: le type monovélangiocarpe.*

15. HEBELOMA CRUSTILINIFORME (Bull.) Fr.

De cette espèce nous n'avons à notre disposition que quelques stades, mais ils nous permettent d'examiner le développement d'une manière satisfaisante.

1. Le premier primordium figuré (pl. 6, fig. 38, diam. du chapeau 0,7 m.m.) présente en général une organisation que nous venons de rencontrer chez l'espèce précédente. C'est pourquoi il est superflu d'en décrire tous les détails d'une manière circonstanciée et nous indiquerons seulement quelques particularités. Les hyphes du stipe ont déjà un cours longitudinal (diam. environ 3 μ), tandis que celles du chapeau sont intriquées. La marge piléique se marque déjà; les hyphes ont seulement à cet endroit une direction vers le bas et elles s'enfléchissent légèrement. *Ce qui frappe, c'est la structure du voile universel qui entoure à peu près tout le primordium et dont la partie intérieure se compose d'hyphes ordinaires peu colorées mais très lâches, tandis que les hyphes à la périphérie se teignent en rouge foncé et constituent une ligne bien marquée* (les hyphes ayant en général là un cours parallèle). Cette structure correspond à celle de l'espèce précédente, mais là les hyphes à parois plus épaisses ne constituaient pas une assise si nettement limitée. Ce voile à double structure (velum duplex, voir le dernier chap.) a été signalé plus tôt dans la littérature et bien chez le *Cortinarius anfractus* et le *Cortinarius armillatus* (Douglas 1916) et l'*Inocybe geophylla* (Douglas 1920).

2. La suite du développement est comme on s'y attendrait (diam. du chapeau 1,5 m.m., pl. 6, fig. 39). Tandis que le voile disparaît sur le chapeau (quelques débris y sont encore visibles), il reste plus

longtemps sur le stipe, ce que l'on peut constater aussi quand on étudie plusieurs *Hebelomas* adultes. Le voile du stipe reste en particulier chez quelques formes de *Hebeloma mesophaeum* Fr. La nature double du voile se montre encore. *Le chapeau est couvert d'une assise mince d'hypes couchées (environ 24 μ) qui ne sont pas encore gélifiées, mais qui constitueront l'épicutis gélifié du chapeau.* A sa face inférieure le primordium de l'hyménophore consistant en un tissu dense d'hypes minces, est né; les palissades vont se former.

3. Un stade encore plus avancé (pas figuré, diam. du chapeau 3 m.m.) met en évidence le développement des lames par plissement. La trame des lames semble être régulière consistant en des hypes très grêles, strictement parallèles; un sub-hyménium ne se dessine pas. Le primordium de l'hyménophore couvre toute la face inférieure du chapeau; il est donc continu entre les lames. L'épicutis du chapeau se met à se gélifier; sous cet épicutis se trouve une couche à hypes densément entrelacées à parois plus marquées et par conséquent plus vivement colorées, mais d'ailleurs égales à celles de la trame du chapeau. Le long du pied il y a quelques restes sobres du voile. Le stipe finit par devenir creux, le tissu dans son intérieur se lâchant du moins considérablement et consistant en des hypes grêles, comme celles du protenchyme. Les boucles sont partout évidentes dans cette espèce. Le mode du développement est donc pareillement *monovélangiocarpe*.

16. GALERINA PALUDOSA (Fr.) Kühn.

1. Un échantillon très menu (pl. 7, fig. 40, longueur 0,6 m.m., diam. du stipe 0,35 m.m.) expose déjà une organisation définitive: *le stipe, le chapeau et un voile universel* qui descend sur le pied presqu'à la base (phot. à droite), dont des parties importantes sont encore à dépister sur le champignon développé. La partie intérieure se compose d'un protenchyme dense à hypes emmêlées (diam. environ 3 μ). Vers le haut le tissu prend plus de couleur à cause de son contenu protoplasmique; la direction longitudinale des hypes dans la partie supérieure du stipe est déjà prépondérante, mais dans le chapeau elles s'entrelacent partout. Vers le haut les hypes deviennent un peu plus minces, sauf dans le voile. Les hypes du voile ne se distinguent guère du tissu de la partie inférieure du stipe, excepté qu'elles sont beaucoup moins densément intriquées. Néanmoins le stipe est distinctement délimité du voile par la direction et la compacité des hypes. Les boucles sont surtout manifestes dans

le voile, probablement parce que les hyphes s'y présentent plus isolées.

2. Après cet état primordial le stipe commence à s'allonger considérablement, tandis que la partie supérieure du primordium garde provisoirement le même caractère. Le stade que nous allons considérer a une longueur de 1,7 m.m., diam. du stipe 0,51 m.m., tandis que le diam. du chapeau ne se monte qu'à 0,28 m.m. (pl. 7, fig. 41). Nous constatons de nouveau que les hyphes sont seulement intriquées dans la partie basale du pied (environ 0,35 m.m. de longueur); dans la partie restante elles ont maintenant la direction longitudinale. Le stipe est fistuleux; au milieu se trouve un tube (diam. 0,21 m.m.) qui ne renferme que quelques hyphes isolées, les derniers débris du protenchyme qui semblent s'écrouler (diam. environ $2\ \mu$); les boucles y sont très nettes. Par cette croissance longitudinale le voile a été soulevé et se trouve seulement autour du chapeau et des deux côtés du stipe où celui-ci s'amincit franchement; cette partie supérieure du primordium a été photographiée. Le voile sur le chapeau est devenu moins net par la croissance en haut du chapeau, néanmoins on trouve sur le chapeau des débris qu'il faut attribuer à cet organe. Ceux-ci sont pourtant complètement croulés, de sorte qu'on doit supposer que ces hyphes ont perdu le contact avec les parties croissantes. Seulement des deux côtés du chapeau mince et au-dessous de celui-ci le voile montre encore sa structure primitive: A la marge piléique on trouve deux sections de tissu d'une couleur très foncée, les hyphes y sont si denses qu'on n'aperçoit plus de structure. D'ailleurs dans toute la trame du chapeau et dans la partie supérieure du stipe les hyphes sont extraordinairement serrées.

3. Comme le développement se réalise sans complications ultérieures nous pouvons nous restreindre à étudier peu de stades (longueur 5 m.m., diam. du stipe en bas 0,92 m.m., diam. du chapeau 0,65 m.m., coupe un peu tangentielle, de sorte que la cavité du stipe n'est touchée que vers le bas, seulement la partie supérieure a été photographiée, pl. 7, fig. 42). Le stipe consiste en des hyphes longitudinales, ça et là à grand diamètre (environ $12\ \mu$) et à contenu réduit ou presque nul; mais les hyphes grêles à contenu protoplasmique évident parmi elles sont encore nombreuses et constituent le stipe exclusivement vers le haut. La partie inférieure du stipe ne possède pas de voile, ce dernier ne s'accentue que vers le haut en représentant autour du sillon hyménial une véritable couverture qui se poursuit sur la marge piléique, mais dont la structure cohérente est rapidement annulée sur le chapeau, de sorte qu'on ne voit que quelques restes sobres du voile sur la plus grande partie de sa surface (il est possible qu'une partie de ces débris soit enlevée pendant la

préparation). La couche extérieure du chapeau a une teinte un peu plus foncée, du reste il n'y a pas encore de différenciations cutanées (cortex). Une couche palissadique est devenue visible, et il est à noter que parmi ces hyphes palissadiques se trouvent des corpuscules pro-éminents à contenu brunâtre, de forme ovale à parois épaisses. Ils appartiennent sans doute à l'hyménophore, on peut les regarder comme les cystides dans un état très jeune.

4. Pour terminer nous envisagerons encore une fois la marge piléique, principalement pour démontrer que le voile persiste longtemps à la marge piléique en opposition à la face supérieure du chapeau qui est maintenant totalement privée de voile, conformément à ce qu'on peut constater au champignon adulte (diam. du chapeau 1,6 m.m., pl. 7, fig. 43). Dans le canal central du pied il y a toujours quelques hyphes dégénérées. Le voile relie encore la marge piléique au stipe. Du côté inférieur du chapeau au-dessus des palissades les hyphes sont couchées et parallèles; c'est le primordium de l'hyménophore. Cette coupe longitudinale ne permet pas d'examiner le mode du développement des lames, mais nous ne doutons pas que celles-ci naissent par plissement; une autre manière n'étant pas possible dans ce cas. Les palissades descendent le long du pied jusqu'au voile, les cystides à contenu contracté, brun, se sont allongées et se manifestent seulement à la tranche (cheilocystides). Au voisinage du stipe la trame piléique n'a pas changé, mais des deux côtés et vers la surface supérieure elle s'est transformée en des éléments enflés (diam. jusqu'à environ 20 μ); seulement près de la surface leur diamètre diminue. Le gonflement des hyphes s'avance latéralement, de façon qu'on voit les hyphes les plus enflées au-dessus du stipe et qu'on voit diminuer leur diamètre vers les côtés jusqu'à ce qu'elles passent à des hyphes protenchymatiques de la marge piléique, dont l'activité génératrice va encore grand train. Les éléments tout à l'extérieur de la surface piléique semblent être écrasés.

L'étude du développement confirme donc ce que nous savons du voile des échantillons déployés et ce qui a été décrit d'une façon détaillée par E. J. Gilbert (R. Kühner, le genre *Galera* p. 186). A la marge piléique et au pied les restes du voile persistent le plus longtemps. Le mode du développement est encore une fois *mono-vélangiocarpe* (voir le dernier chapitre).

17. **PSILOCYBE ERICAEA** (Pers.) Rick.

Il y a raison d'introduire cette espèce à spores violacées dans ces Ochrosporae. C'est que le développement ressemble beaucoup à celui de l'espèce précédente. Néanmoins il y a des différences d'une importance si prononcée que nous nous trouvons forcés de classer ce type de développement dans une toute autre catégorie. Cet arrangement est donc dû à la comparaison (voir la fin de la description). Ce champignon est commun dans nos bruyères humides, dans les environs surtout des marais (pas au milieu des Sphaignes). Cependant nous ne le trouvons pas exactement décrit, sauf chez Kühner, Bull. Soc. Myc. Fr. t. 52, fasc. 1. Nous prenons cette espèce au sens de Ricken (Blätterpilze) qui n'en donne qu'une description brève; mais surtout les particularités des cystides nous permettent d'identifier ces deux espèces. Pour ne pas donner lieu à des confusions nous faisons suivre une description un peu plus détaillée.

Caractères macroscopiques: *Chapeau:* d'abord semi-globuleux, conservant longtemps cette figure, à la fin environ étalé, parfois à peine mamelonné et de cette manière un peu campanulé, glabre, les exemplaires adultes à diam. d'environ 2 c.m., brun-rouge, pâlissant vers la marge et prenant une teinte jaunâtre, un peu hygrophane, à l'état sec d'un brun clair-jaune, à la marge jaune clair. *Stipe:* droit, mince, fistuleux, longueur jusqu'à environ 6 c.m., diam. environ 2 m.m., plutôt fibreux à la rupture, rigide, pas très tenace, en bas brun-rouge foncé, vers le haut jaunâtre-sale, à la coupe transversale brun, glabre, sans traces de voile, aussi à l'état jeune (mais pas à l'état primordial, voir le développement). *Chair:* plutôt solide, de la même couleur que le chapeau, pas d'odeur forte, à saveur faible. Le chapeau se rattache au pied sans passage perceptible à l'œil nu. *Lames:* d'abord d'un gris-vert-jaunâtre, après plus foncées, se colorant à la fin en gris foncé-noirâtre, mais toujours à fond jaunâtre, à marge claire, jaunâtre, bien tranchée, larges (4 m.m.), peu serrées, uncinées-adiées, presque libres. A la marge piléique se trouvent entre les lames 2 ou 3 lamelles de taille différente.

Caractères microscopiques: *Chapeau* couvert d'un épicutis à couleur plus foncée d'une épaisseur d'environ 500μ , les hyphes de celui-ci se distinguent de celles de la trame du chapeau par leur paroi plus épaisse et le contenu jaune foncé sous le microscope. *Hyphes* bouclées, diam. 3, 5-7 μ . D'ailleurs les hyphes de la trame n'en diffèrent pas beaucoup. Le plus souvent on trouve dans les parois des hyphes de l'épicutis et de la trame des incrustations. *Cellules du pied* en général rectangulaires, diam. des cellules de l'intérieur

vers l'extérieur du pied 14-2 μ . Vers le contour les cellules (parois) ont une teinte brun-rouge. *Trame des lames* régulière, médiostrate à cellules enflées, ovales, environ rectangulaires, relativement courtes, incolores, à parois aussi incrustées, diam. jusqu'à 14 μ , avec des hyphes plus grêles parmi elles, hyphes serrées. *Subhyménium* à hyphes plus grêles, entrelacées (diam. environ 4 μ), épaisseur de cette couche 20-30 μ . Sous le sub-hyménium se trouve une couche distincte, un peu plus étroite que le sub-hyménium, à hyphes grêles, parallèles à la face des lames; on peut la regarder comme hyménopode. *Hyménum*: A l'arête des lames se trouvent bien des poils marginaux à parois ondulées et parfois à l'extrémité élargies 27,5-37/6-12 μ (Rarement ça et là une vraie cystide à contenu jaune). *Cystides à la face des lames (pleurocystides) tantôt peu nombreuses, tantôt assez fréquentes, à figure enflée et irrégulière ou à forme de bouteille, rétrécies en pointe, à contenu jaune.* 35-55/8-14 μ . Basidies à 4 spores (rarement à 2 ou 3 sp.) 16-32/7-9 μ , longueur des stérigmates environ 7 μ . Spores à la fin violacées, hyalines sous le microscope, à parois lisses, parfois assez épaisses, allongées-elliptiques, assez irrégulières, parfois environ en fuseau, à pores germinatifs distincts, renfermant quelquefois une ou deux gouttelettes huileuses. 14-18 (quelquefois 23)/4,5-7 μ . Couleur de la sporée: gris-violacé.

Cette espèce est voisine de *Nematoloma uda* qui semble être beaucoup plus rare en Hollande, de *Nematoloma sub-ericaea*, de *Nematoloma polytrichi*, etc., (Cf. Kühner, loc. cit.).

Développement. I. Un primordium à longueur de 0,75 m.m., à diam. du chapeau de 0,33 m.m. (pas figuré) a une structure presque homogène protenchymatique, la partie du chapeau ne se marque que par un élargissement léger (diam. du stipe 0,28 m.m.). La direction des hyphes dans le stipe (diam. 2 à 3 μ) est déjà généralement longitudinale; à la base du pied le tissu prend peu de couleur et présente un caractère un peu modifié sous apparence celluleuse à éléments un peu plus larges (6-8 μ). Vers la partie supérieure du pied les hyphes sont plus difficiles à discerner à cause de leur intrication prononcée; elles sont riches en protoplasme. Dans le chapeau les hyphes sont parfaitement emmêlées, la coupe paraît être homogène, le contenu des hyphes se colorant autant que les parois. Cependant on aperçoit une différenciation peu frappante quand on étudie exactement cette coupe. *Le tissu entourant le stipe a une couleur un peu plus claire*, cette zone étroite augmente un peu vers le haut et pénètre un peu dans le tissu sous-jacent, précisément au-dessous de l'élargissement pileique. *Il est à noter que cette partie ne se continue pas sur le chapeau*. La nature des hyphes ne semble d'ailleurs pas

différer sensiblement de l'autre tissu. Par suite de sa position ce tissu est comparable au reste du protenchyme qui se trouve dans bien des cas dans le coin entre chapeau et stipe, quand un voile universel est présent; nous avons appelé ce tissu lipsanenchyme (voir le dév. de *Leucocoprinus cepaestipes*) et nous considérons le tissu ci-visé comme homologue au lipsanenchyme ou simplement comme lipsanenchyme tout court.

2. La pl. 7, fig. 44 représente un primordium qui est environ de la même taille (diam. 0,3 m.m., la tête ne déborde pas encore le stipe). *L'enveloppe du pied est un peu plus nette dans ce cas*, les hyphes étant plus lâches; ça et là avec des méats considérables, surtout en dessous de la face inférieure du chapeau futur ou le voile est le plus épais. *L'absence du voile sur le chapeau dès les stades les plus jeunes est donc surtout à noter*. Les corpuscules foncés qui se trouvent dans ce voile (à la photographie) et le long de toute la surface extérieure se présentent dans plusieurs de mes coupes, mais manquent dans d'autres; ils sont sans doute des fragments d'hyphes, mais qui n'appartiennent évidemment pas à l'espèce; ils prouveraient donc la présence d'une moisissure probablement parasitaire.

3. L'étude des stades précédents mène à la détermination exacte du mode du développement; il y a un voile qui d'abord n'est que peu différent du tissu du stipe et dont l'absence sur le chapeau est persistante. Comme le développement est donc simple, les stades ultérieurs ne révèlent pas de grandes nouveautés. La pl. 7, fig. 45 montre la partie supérieure d'un primordium en peu plus avancé (diam. du chapeau 0,33 m.m., diam. du stipe 0,25 m.m., longueur environ 1,1 m.m.). La croissance se restreint provisoirement à une extension du stipe. Sous ce rapport on voit les hyphes de celui-ci avoir une direction longitudinale, à la base les hyphes sont distinctement plus larges. La structure du chapeau n'a pas encore changé; les hyphes s'intriquent en outre dans la partie supérieure du pied. Le lipsanenchyme se distingue encore par sa structure lâche à espaces aériens surtout dans l'angle entre chapeau et stipe.

4. Les photographies suivantes ont trait à des exemplaires beaucoup plus développés, des stades intermédiaires étant superflus pour la conception de cette genèse particulière. D'abord la figure 46 (pl. 8) nous représente un champignon préformé à grossissement faible (longueur environ 3 m.m., diam. du chapeau environ 1 m.m.). La valeur de cette coupe est de démontrer *qu'un voile s'étend entre la marge piléique et le stipe, un voile partiel dirait-on, sans qu'un voile universel se présente*. La surface piléique est nue; le long du pied on voit un cortex d'hyphes minces se dessinant par leur couleur

plus foncée et en dehors de celui-ci vers le haut les débris peu abondants du voile qui toujours a été d'une importance réduite à cet endroit. Mais sous le chapeau on voit tout à coup un tissu évident qui relie la marge piléique au stipe, c'est le lipsanenchyme qui a rempli le sillon hyménial et qui a été entraîné maintenant en peu en dehors par le tirage de la marge du chapeau qui s'éloigne du pied (voir aussi la photographie plus détaillée pl. 8, fig. 47 qui représente la partie inférieure du chapeau à moitié). Nous avons donc affaire à un cas peu fréquent où le lipsanenchyme représente la seule couverture de la partie hyméniale. Les hyphes du pied se sont mis à s'enfler, du moins des deux côtés, car au milieu reste un tissu lâche protenchymatique. C'est naturellement la cavité postérieure du stipe. Des boucles sont abondamment présentes. Vers le haut les cellules rectangulaires deviennent de plus en plus petites, mais jusqu'à la trame du chapeau les hyphes ont maintenant un cours longitudinal. Les plus petites cellules s'agrandiront plus tard causant ainsi que l'allongement du pied s'avance vers le haut, de sorte que les parties supérieures du stipe montrent après une croissance formidable (comp. Buller 1924, *Coprinus sterquilinus*). Les hyphes dans le chapeau sont encore densément entrelacées (diam. 4-6 μ); à la surface du chapeau une certaine couche d'hyphes (épaisseur 30-40 μ) est encore plus dense, de sorte qu'il n'y a pas de méats. Le diamètre des hyphes de la partie supérieure de la trame du chapeau diminue vers les côtés, à la partie courbée de la marge piléique les hyphes sont parallèles, très minces et d'une couleur intense. Elles s'inclinent vers le dedans et sont en pleine activité. A la surface inférieure du piléus les hyphes sont couchées, minces et fort colorées, ces hyphes s'infléchissent en bas vers la trame des lames. Les taches noires sur la photographie (pl. 8, fig. 47) sont les cystides, leur contenu est contracté et a une couleur brun foncé dans la coupe. Il est remarquable qu'une file de ces cystides se trouve à la tranche, ce sont peut-être les poils marginaux qui, dans ce cas, ne diffèrent pas des pleurocystides à l'état jeune, dont on aperçoit quelques-unes un peu plus haut, mais il est aussi possible que la trame de la lame s'allonge encore, les cystides s'arrangeant après à la face.

La dernière figure (pl. 8, fig. 48, coupe tangentielle) montre les derniers débris du voile partiel qui est très fugace et montre le développement des feuillets par plissement.

Le type à voile partiel sans qu'un voile universel se manifeste, ou plutôt le type à lipsanenchyme, mais d'ailleurs nu a été trouvé encore une fois, et bien par Moss (1923) en étudiant *Collybia velutipes*. Cependant la couverture du pied semble s'évanouir bientôt chez cette espèce, même avant que le sillon hyménial puisse être fermé

par cette structure. Les hyphes lâches de cet organe sont repoussées. Néanmoins Moss s'exprime comme suit: „Le primordium du carpophore (basidiocarpe) est exogène et le primordium de l'hyméno-phore endogène,” et il regarde ce mode à juste titre comme un type qui n'avait pas encore été décrit. Chez *Psilocybe ericaea* le lipsanenchyme constitue une structure plus durable qui reste jusqu'à ce que le chapeau aille s'étaler. Cependant on ne trouve pas un anneau ou de traces ultérieures du voile sur le stipe du champignon adulte. Nous avons baptisé ce type de développement *paravélangiocarpe* (voir le dernier chapitre).

18. LA LITTERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT DES LAMES DANS LE GENRE COPRINUS ET CHEZ QUELQUES AUTRES CHAMPIGNONS.

Une controverse importante est née en ce qui concerne le mode de la formation des lames chez quelques Coprinées, controverse dans laquelle se trouvent impliquées plusieurs auteurs, pendant qu'une certaine incertitude sur ce sujet est restée jusqu'à présent. Le mode le plus fréquent du développement des lames est celui par plissement, que nous avons décrit plusieurs fois dans les pages précédentes. Déjà de Bary avait dépisté une manière différente du développement des lames dans les *Amanites* (*Amanita rubescens*) qui a été confirmé après par Bréfeld (*Am. muscaria*) et plus catégoriquement par Atkinson (*Amanitopsis vaginata*). Ce cas connu a été reproduit à plusieurs reprises; on sait qu'il s'agit ici de la naissance des lames comme des „trabeculae”, des bandes étroites, dont la trame reste cohérente au tissu de la partie inférieure du chapeau aussi bien qu'au tissu qui entoure le stipe sous le chapeau. Ces bandes se sont formées par la disparition des hyphes dans les parties étroites entre elles, de sorte qu'un grand nombre de cavités radientes naissent. Les palissades hyméniales se forment des deux côtés de ces bandes. En 1914 Levine a décrit un mode de développement des lames chez le *Coprinus micaceus* (Am. Journ. of Bot. 1-1914) qui, il est vrai, déviait plus ou moins du procédé susmentionné des Amanites, mais qui avait cependant des traits en commun. Malheureusement Levine n'a pas décrit ces phénomènes d'une manière tout à fait adéquate, de sorte que le caractère le plus important n'a pas été accentué suffisamment, pendant qu'une figuration erronée de sa part (la division des parties palissadiques) qui en réalité n'est pas du tout essentielle, a beaucoup nui à l'adoption de son observa-

tion, au fond correcte. Selon Levine l'origine primordiale des feilllets ne montre pas un plissement, mais il voit apparaître du côté inférieur du chapeau des séries d'hyphes palissadiques qui se développent dans une direction centrifuge et qui se rangent bientôt en arc, de sorte qu'à la coupe tangentielle du primordium plusieurs de ces petits groupes arqués se trouvent les uns à côté des autres, séparés par des parties intermédiaires qui relient le chapeau au tissu au-dessous de celui-ci (voir la figure b). Sous ces arcs naissent les cham-



Fig. b. Naissance des lames des Coprins selon Levine. Les hyphes palissadiques se sont rangées en arcs.

bres lamellaires, par conséquent on n'a pas affaire à une chambre lamellaire circulaire ici, mais à plusieurs cavités radiales à la face inférieure du chapeau. „It is very clear in this stage that the palisade „cells do not enclose the edge of a gill but enclose the notch between „two gills, that is, they form in section a V opening downward and „not upward. Where the end of the first formed palisade cells meet „a small opening appears representing the beginning of a gill cham- „bre of which a somewhat later stage is shown in fig. 9.”

Une paraphrase moins exacte de cette situation (donnée par Levine) est la suivante: Les groupes de palissades (Levine parle de „ridges”) se divisent en deux, et les deux moitiés adjacentes s’arrangent le long de la trame future (le tissu intermédiaire) en faisant naître ainsi la lame qui reste réunie au stipe ou du moins au tissu qui l’entoure.

Atkinson qui avait déjà une grande expérience de cette sorte d’investigations niait ce mode de génèse lamellaire dans un traité circonstancié sur *Coprinus comatus*, *Copr. atramentarius* et *Copr. micaceus*. (Bot. Gazette Vol. LXI-1916).

Atkinson démontrait que *Coprinus comatus* a un développement lamellaire sans doute comme à l’ordinaire; une couche palissadique qui se constitue d’abord, s’augmentant dans une direction centrifuge, suivie d’un plissement de la face inférieure du chapeau, qui progresse de même dans la direction radiale. Sous les plis se trouve une chambre lamellaire annulaire. *Nous accentuons que la propriété*

essentielle est la cohérence de la couche palissadique qui est confluente dès son apparition primaire. Quant au *Coprinus micaceus* les descriptions d'Atkinson aussi bien que ses figures sont au contraire moins convaincantes. Surtout ses figures 52-55 (l'origine des palissades) semblent affirmer plutôt l'opinion de Levine. Ces quatre figures suggèrent bien que les petits arcs de palissades sont interrompus de temps en temps, laissant entre eux des bandes de tissu normalement intriqué. Selon Atkinson la chambre lamellaire n'est que faiblement développée, de sorte qu'on voit du tissu partiellement déchiré traverser encore cet espace et ces hyphes dispersées se relient indifféremment aux plis (que nous regardons comme les bandes interpalissadiques qui en effet saillissent un peu de la face inférieure du chapeau), ou aux endroits entre eux. Une observation attentive de ces figures suggère cependant que la plupart de ces hyphes lâches, réunies à des petits écheveaux, adhèrent aux parties interpalissadiques. De plus on doit tenir compte que dans les structures si grêles les tensions pendant la fixation peuvent déformer un peu les relations réelles. (Et en outre peu importe si ces hyphes sont attachées; si elles s'adhèrent aux groupes de palissades nous ne nous étonnerons pas, car les jeunes hyphes palissadiques percent le tissu primordial, voir en particulier le développement de *Copr. niveus*). Les figures 56 à 63 d'Atkinson sont encore plus aptes à renforcer l'impression que les hyphes palissadiques se sont formées en groupes; elles ne se trouvent que dans l'angle supérieur des cavités radiales lamellaires pour autant qu'on peut voir. Au bord des plis se trouvent, il est vrai, des cystides enflées, lesquelles sont, par Atkinson, considérées être nées de cellules palissadiques. Ces cystides prouveraient donc que les palissades se poursuivent sur le bord des plis (des lamelles). Ce raisonnement nous semble un peu forcé, parce que ces cystides se font visibles au bord des bandes interpalissadiques susmentionnées, qui en sont dépourvues d'abord, pendant que les palissades sont déjà bien nettes. Et même quand les cystides seraient homologues aux palissades on ne pourrait pas dire que la marge des lames était entourée d'une couche palissadique confluente, car les cystides ne semblent pas naître d'une couche continue. Et cette interprétation d'Atkinson est d'autant plus douteuse que la discontinuité des hyphes palissadiques dès l'origine se présente réellement dans les Coprinées (voir nos propres recherches).

Au cas qu'il n'y a pas de liaisons entre les bandes interpalissadiques et le tissu au-dessous d'elles, de sorte que les lames se forment exclusivement par plissement, les hyphes palissadiques se sont pourtant développées en groupes isolés et c'est l'essentiel. Nous admettons volontiers que les liaisons de la trame des lames sont à

leur origine extrêmement grêles et que par conséquent la trame des lames se forme principalement par une croissance ultérieure en bas d'hypes, provenant du tissu inférieur du chapeau, de façon qu'il n'y a pas beaucoup de différence entre la manière de l'allongement des lames dans ce cas-ci et celle par plissement.

Quand les lames grandissent, elles se pressent contre le pied ou contre le tissu qui l'entoure. Les hypes palissadiques se sont étendues maintenant entièrement sur les faces latérales des feuillets, elles ne manquent même pas sur l'arête des lames, où elles sont repoussées vers les côtés, selon Atkinson, par la pression des lames contre le pied. Les hypes de la trame lamellaire s'entrelacent légèrement avec celles de la couche mince autour du pied, de façon que les marges des feuillets adhèrent un peu au pied. Ces phénomènes ne sont pas caractéristiques en ce qui concerne la naissance de l'hyménophore, il ne faut pas tirer de conclusions des stades trop vieux. Encore une fois: La liaison primaire des bandes interpalissadiques au tissu sous-jacent n'est pas la question essentielle, mais l'interruption de la couche palissadique. Néanmoins il nous semble probable que les lames sont dès leur origine adnées au tissu en-dessous et que dans ce cas il y ait aussi des „trabeculae”. Atkinson démontre que de pareilles images peuvent être obtenues encore d'une autre manière, à savoir en pratiquant des coupes tangentielles à travers une partie où les feuillets adhèrent au pied, qui incline obliquement au dehors (voir la figure schématique c). De telles coupes font entrevoir des chambres lamellaires isolées entourées de palissades qui peuvent même se poursuivre de leur côté inférieur le long du stipe. En coupant plus loin de l'axe on passe dans la chambre annulaire. Pour déterminer exactement la naissance des lames à hypes palissadiques en groupes isolés, il est donc nécessaire d'examiner cette structure dans une série de coupes qui progressent peu à peu vers l'extérieur. Seulement quand dans toutes ces coupes les hypes palissadiques se montrent en groupes alternant avec des bandes stériles on peut conclure à ce mode de développement. Quant à *Coprinus atramentarius* qui a été examiné aussi par Atkinson, cette espèce nous donne l'impression de représenter une forme de passage, la couche palissadique se montrant à peu près continue dès l'origine, mais ça et là on peut probablement distinguer des bandes étroites

Fig. c. Figure schématique montrant que les groupes palissadiques de l'hyménophore peuvent se présenter dans une coupe tangentielle, à cause de la disposition des lames qui adhèrent largement au pied (d'après Atkinson).



qui traversent cette couche en se reliant au tissu sous-jacent (sa figure 34). Quoi qu'il en soit, il nous semble que Levine s'approche le plus de la vérité quant au *Coprinus micaceus* (nous ne sommes parvenus à cette conclusion qu'en comparant ces résultats avec nos propres recherches, voir plus loin) et qu'en effet des phénomènes spéciaux se manifestent chez quelques *Coprinées* par rapport au développement des lames.

Dans un article pareillement circonstancié Atkinson expose les particularités se présentant lors du développement des lames d'*Agaricus Rodmani* Peck. (Proc. Am. Phil. Soc. Vol. LIII-1914). Ses figures 18-23 font voir que la couche palissadique est *continue chez cette espèce*, et la naissance des lames par plissement est hors de doute. Atkinson nous montre encore une fois les fausses conceptions qui peuvent être causées par l'adhérence des lames au pied ou par la descente de celles-ci, comme nous avons déjà reproduit plus haut. La même apparence trompeuse se manifeste quand dans une coupe tangentielle on passe par le chapeau et la marge piléique enroulée et que les lames sont enfermées entre tous les deux et s'adhèrent à tous les deux. Dans ce cas on voit des bandes qui relient les tissus supérieurs et inférieurs et qui alternent avec des cavités. Ce phénomène rappelle celui d'*Amanitopsis*, etc.; mais là les bandes sont infiniment plus longues. Atkinson met outre cela en évidence que la chambre lamellaire peut être remplie du tissu du voile partiel (lipsanenchyme) pressé en haut par la marge piléique qui s'incurve et qui repousse ce tissu se trouvant autour du pied. Par cette pression ce tissu touche les tranches des lames, mais n'a du reste point de relations avec elles. Des coupes tangentielles peuvent pourtant donner lieu à la supposition d'une adhérence des lames à ce tissu sous-jacent. Malgré la ferveur d'Atkinson à prouver que les lames d'*Agaricus Rodmani* naissent simplement par plissement, Levine a interprété ses faits d'une autre manière; en 1922 (Am. Journ. of Bot. IX-1922), il revient sur la question du développement des lames dans les Agaricaceae et il mentionne dans cet article qu'il y a des écheveaux de „ground tissue“ chez *l'Agaricus Rodmani* qui relient les lames au stipe. Ce dernier article de Levine vise à démontrer que les lames d'*Agaricus campestris* se développent à peu près comme celles de *Coprinus micaceus*, c'est-à-dire que les hyphes palissadiques paraissent en groupes et que les espaces interpalissadiques passent primativement dans le tissu sous-jacent. Malheureusement la question du développement des lames ne se trouvait pas au premier plan lors du début de cette sorte d'investigations (les rapports des voiles etc. attirant p.e. l'intérêt davantage), de façon qu'Atkinson n'a pas fixé son attention au premier lieu à ce problème, quand il examinait

Ag. campestris (Bot. Gaz. 42-1906) et après *Ag. arvensis* et *comtulus* (Am. Journ. of Bot. I-1914). Cependant il mentionné expressément que les lames se forment par croissance vers le bas en constituant des plis radiaux. C'est dommage qu'on admit en ce temps-là que la couche palissadique était presque sans exception continue. C'est pourquoi Atkinson n'a pas figuré dans son travail sur *Ag. campestris* des coupes tangentielles; ses coupes médianes font l'effet d'une couche palissadique confluente. Il en est de même en ce qui concerne *Ag. arvensis* et *Ag. comtulus*. Pour appuyer sa thèse du développement des lames Levine se sert de primordia mi-pourris, car il croit que la fixation a une influence contractante sur les tissus turgescents, de manière qu'une chambre lamellaire peut être produite par cette opération. Nous tendons à croire que Levine exagère l'importance de ces changements provoqués; nous estimons bien que Levine a démontré (par la comparaison de primordia frais et de ceux qui sont fixés) que les cavités augmentent par la fixation; mais si en effet le tissu de la trame future des lames s'attache au tissu du voile en dessous, l'influence de la fixation devrait être prodigieuse en faisant déchirer totalement les jonctions susmentionnées. Nous avons fixé notre matériel presque universellement dans la solution faible de Flemming et nos figures et descriptions témoignent de l'absence ou bien des dimensions modestes des cavités lamellaires chez plusieurs espèces (*Coprinus tuberosus*, *niveus*, etc.). Quoi qu'il en soit, nous accentuons encore une fois la particularité que ce n'est pas l'adhérence des bandes interpalissadiques au tissu du voile qui détermine le mode du développement des lames, mais que c'est la continuité ou l'interruption de la couche palissadique qui emporte la balance. Des écheveaux d'hypes ou des hypes isolées qui traversent la chambre lamellaire peuvent se lier aux bandes interpalissadiques ou au tissu primordial qui se trouve à l'origine entre les hypes palissadiques (qui percent ce tissu) à n'importe quel développement: (voir surtout notre description de la naissance de la couche palissadique de *Coprinus niveus*).

Le développement des lames par les hypes palissadiques en groupes n'a pas été exposé par Levine d'une manière convaincante pour l'*Ag. campestris*; la seule figure reproduisant les petites fentes radiales sous les arcs d'hypes palissadiques d'une manière satisfaisante est la fig. 52, pl. 29 de Levine. Cette figure représente une coupe à travers un exemplaire mi-pourri, mais n'est-ce pas une coupe au voisinage du stipe, de sorte que les phénomènes trompeurs se manifestent? La couche palissadique ne se dessine plus suffisamment pour découvrir l'origine des hypes palissadiques, c'est probablement dû à la putréfaction avancée (le grossissement est en outre trop

faible). Les figures des stades plus âgés sont sans valeur sous ce rapport. Nous possédons donc d'un côté les figures et les descriptions d'Atkinson qui prouvent que chez *Ag. Rodmani* la couche palissadique est continue dès l'origine et nous savons que, quant à l'*Agaricus campestris, arvensis* et *comulus* Atkinson n'a rien aperçu de particulier: de l'autre côté nous apprenons les assertions de Levine que le mode de naissance de la couche palissadique de l'*Ag. campestris* est comparable à celle de quelques Coprinées. Cette question reste donc provisoirement non résolue, mais dans ce cas nous tendons à préférer l'avis d'Atkinson, ses arguments nous semblent plus dignes de foi.

Dans le même article de 1922 Levine rend compte de son investigation de *Coprinus ephemerus* et de *Coprinus stercorarius et atramentarius*. Ses figures 69 (pl. 32) et 71, 72, 73, etc. (pl. 33) reproduisent distinctement une couche palissadique interrompue, les bandes interpalissadiques sont en contact avec le tissu sous-jacent, mais dans les petites chambres lamellaires (fentes radiales) il y a ça et là aussi des hyphes qui touchent la surface des hyphes palissadiques en haut. Levine décrit *un mode particulier de développement de lamelles secondaires, celles-ci se constituant de la même manière que les lames*, mais plus distantes du stipe. Les arcs palissadiques deviennent de plus en plus larges, quand on s'éloigne du stipe et dans ces espaces élargis entre les lames les hyphes palissadiques s'orienteraient de nouveau en deux groupes (selon Levine), laissant entre elles une bande étroite de tissu primordial qui relie le chapeau au voile. Notre propre investigation de cette espèce affirme ce mode pour les lames, mais nous n'étions pas capables de la mettre en évidence pour les lamelles, celles-ci se formant à notre avis plutôt par plissement (voir plus loin). D'une manière succincte Levine traite aussi le développement de *Coprinus stercorarius* et celui de *Copr. atramentarius*. Les fig. 90 et 94 (pl. 35) ne peuvent pas servir à démontrer une couche palissadique interrompue et nous ne sommes pas d'accord avec Levine quand il prétend que les hyphes palissadiques naissent dans ce cas en groupes (voir plus loin). Sa constatation sommaire pour *Coprinus atramentarius* n'est pas non plus convaincante; *il nous semble que Levine tend à généraliser ses idées dans une mesure intolérable* (voir aussi la critique d'Atkinson). Nous avons discuté *Coprinus atramentarius* à l'occasion de l'article d'Atkinson sur les lames de *Coprinus* (voir plus haut), nous croyons que cette espèce montre en effet des parties intermédiaires entre les hyphes palissadiques d'une manière très réduite.

Il a fallu discuter amplement ces articles pour nous orienter sur ce problème, la littérature restante sur ce sujet ne sera que brièvement

ment ajoutée. Kühner a donné quelques observations sur le développement des lames chez *Coprinus fimetarius*, *radians* et *bisporus* (le Botaniste, série 17-18, 1926-'27). Il a été impressionné par l'adhérence des lames au tissu sous-jacent et il déclare que le développement des lames chez ces espèces se réalise comme Levine l'avait décrit, c'est-à-dire en montrant ces liaisons dès l'origine. Cependant ces observations ont probablement trait à des coupes de carpophores plus avancés, de sorte que ces données n'ont qu'une valeur douteuse. Kühner lui-même est revenu plus tard de cette idée, comme il ressort de ce qu'il a écrit dans sa monographie du genre *Mycena* (voir plus loin, ce chapitre).

Ensuite Kühner a examiné le développement des lames de l'*Agaricus disseminatus* (Le Botaniste, série 20). Ses résultats, documentés par de petits dessins, sont les suivants: „Nos dessins montrent „clairement que cette couche palissadique est d'abord ininterrompue „et unie (pl. I, fig. 4, pl. II, fig. 2), puis qu'elle devient de plus „en plus onduleuse radialement (pl. I, fig. 3, 8 et suivantes, pl. II, „fig. 1 et 3); il est donc hors de doute que chez *Agaricus disseminatus* „les feuilles proviennent du plissement d'une surface hyméniale „continue et primitivement unie” (p. 152 et 153). Mais alors on voit se produire très rapidement des changements remarquables. La surface hyméniale est primitivement „à peu près” indépendant de la surface du pied (probablement il y a ici également un lipsanenchyme peu abondant), mais les tranches des plis se lient bientôt au tissu sous-jacent par des hyphes de raccord et alors une structure égale à celle des jeunes Coprinées est née (En ce temps-là Kühner croyait évidemment que toutes les espèces de *Coprinus* avaient le développement des lames conformément à la description de Levine). Les hyphes palissadiques forment des arcs alternant avec des bandes étroites, passant dans le tissu sous-jacent. Nous n'avons pas lieu de mettre en doute la continuité de la couche palissadique à l'origine, mais il ne nous est pas clair comment les relations entre la trame des plis et le tissu en dessous se font, car nous ne voyons pas de palissades écartées sur les figures de Kühner (pl. II, fig. 3) et il ne précise pas le procès ayant comme issue le raccordement.

Les lames restent liées au stipe jusqu'à ce que le chapeau s'étale et de cette manière les figures connues se présentent, p.e. à la coupe transversale.

A propos de la succession rapide de la couche palissadique continue et des lames encore très minuscules qui nous offrent des images semblables à l'état primordial de *Coprinus ephemerus* p.e. (mais il y a déjà des ondulations peu saillantes chez l'*Agaricus disseminatus*), Kühner considère l'*Agaricus disseminatus* probablement

à juste titre comme une forme de passage entre ces espèces de *Coprinus* et les vraies *Psathyrella*s. Comme cette espèce s'écarte donc des Coprinées de même que des espèces typiques de *Psathyrella*, il a créé le genre *Pseudocoprinus*, genre qui a été adopté p.e. par Lange (Flora). Abstraction faite des autres caractères qui soutiennent la fondation d'un tel genre, on peut douter de l'opportunité de baser un genre sur une forme de passage. Les nouveaux faits qui ont été découverts par l'examen continué ont en effet mis en évidence que les relations ci-visées sont plus compliquées; les espèces de *Coprinus* elles-mêmes étant p.e. loin d'être uniformes sous ce rapport. C'est pourquoi la fondation d'un genre *Pseudocoprinus* nous semble un peu prématurée, les limites des groupes divers étant provisoirement difficiles à déterminer. Nous reviendrons à cette question (voir la vue générale du développement dans le genre *Coprinus*, etc.).

Au contraire nous nous trouvons d'accord avec Kühner quand il indique qu'il ne faut pas assimiler les phénomènes du développement lamellaire des Coprinées à celui des Amanites, erreur dans laquelle Levine est tombé dans une certaine mesure (1922). En premier lieu les phénomènes de ce développement dans les deux genres diffèrent beaucoup les uns des autres: Les lames naissent dans les Amanites par la dégénération d'hyphes, constituant ainsi des fentes étroites radiales qui alternent avec les lames primordiales, le long desquelles plus tard les palissades se manifestent. Il n'est pas question d'arcs aplatis d'hyphes palissadiques, aussi peu que d'une couche palissadique interrompue. Mais outre cela l'organisation des carpophores dans les deux genres tellement différents s'oppose totalement à une réunion de ces développements sous le même point de vue. Kühner considère le mode du développement lamellaire dans les Amanites et celle qu'il admettait en ce temps-là pour les Coprinées, comme des points culminants de séries d'évolution (cette manière de voir a été empruntée de Fayod et de Patouillard) qui dérivent de formes plus simples à couche palissadique continue. Nous sommes d'accord avec cette idée; les séries de développement phylogénétique, dont les Amanites d'un côté et certaines Coprinées de l'autre se trouvent au faîte, étant différentes, bien entendu.

Ensuite il y a à référer un examen de Chow Chung Hwang sur *Coprinus tomentosus* (Le Botaniste, série 24, 1932). Cet investigator décrit la formation des lames par plissement, mode qui se laisse déterminer sans difficulté. Mais dans ce cas encore les plis lamellaires se placent contre le stipe, quoiqu'il reste possible de distinguer à chaque moment les hyphes de la trame des lames et celles du stipe qui ont une nature différente. L'auteur croit être obligé de classer

son espèce dans le genre *Pseudocoprinus* de Kühner principalement à l'occasion des rapports des lames, mais puisque la pression des lames contre le stipe à un stade plus avancé se présente d'après nos connaissances jusqu'à présent presque sans exception chez les Coprinées, rien ne nous force, à notre avis, à supposer une affinité étroite entre ces deux espèces, simplement à cause de ce caractère. Du reste nous ne connaissons pas cette espèce, de sorte que nous ne sommes pas capables de juger de ses affinités.

G. T. Johnson (*Mycologia* 33 - 1941, p. 188) a étudié le développement de *Coprinus cubensis* (Berk. et Curt.) ou au moins d'une espèce très voisine de celle-ci. Le développement ressemble à celui de *Coprinus tomentosus* et l'auteur vient à l'affinité de ces deux espèces. Quant au développement des lames une cavité prélamellaire se présente dans les primordia normaux. A côté des primordia qui viennent à maturité, il y en a un grand nombre qui sont écartés de bonne heure. L'auteur mentionne que Levine a examiné de tel primordia morts qui ont une autre structure (?). La cavité prélamellaire a néanmoins une signification réduite quand on veut déterminer la naissance des lames, comme nous avons démontré plus haut. Cependant nous croyons que le plissement d'une couche palissadique unie est réel dans ce cas. L'espèce a un voile universel dont les éléments forment des sphérocystes déjà dans un stade très jeune. La nature du voile universel n'a du reste pas été profondément analysée, aussi peu que la présence d'un voile partiel (lipsanenchyme), etc.

Quoiqu'il ne soit pas question de données nouvelles, il est intéressant de se renseigner sur ce que Kühner a écrit dans sa monographie de grande valeur du genre *Mycena* concernant les lames de *Coprinus*; dans ce passage il fait preuve d'avoir changé d'avis et d'avoir abandonné complètement l'adoption de la thèse de Levine. Nous citons ici le passage dans „le genre *Mycena*” ayant trait à cette question (p. 88): „A un moment donné du développement, le „carpophore d'un jeune Coprin comprend donc une quantité de „logettes aplatis, complètement indépendantes les unes des autres „et donc chacune est tapissée par un hyménium distinct. C'est „pourquoi, faute d'étudier des stades suffisamment jeunes, on a pu „penser (Levine) que l'hyménophore des espèces de ce genre se „développe d'une manière très différente de celle qui est caractéristique „pour la plupart des Agarics. Les recherches d'Atkinson, confirmées par celles de Chow et par les nôtres ont montré que, même „chez les Coprins, les lames se forment par plissement progressif „d'une surface d'abord unie. Il en est de même chez les *Agaricus* „(*Psalliota*) d'après Atkinson et chez *Schizophyllum commune* „d'après Essig et nos recherches inédites, champignons pour lesquels

„Levine et Adams avaient décrit de façon erronée le développement „des feuillets.” Nous renonçons à indiquer les points de désaccord entre ces opinions modifiées de Kühner et les nôtres; après cette analyse de la littérature sur ce sujet, le lecteur les aura aperçus. Cependant nous résumons les principales données qui ressortent à notre avis d'une étude critique de cette littérature.

1. Malgré les observations critiques d'Atkinson *nous estimons prouvé un mode de développement des lames où au début des groupes d'hyphes palissadiques se manifestent* (selon Levine 1914), p.e. chez *Coprinus micaceus*.

2. *Coprinus comatus* a une couche palissadique à l'origine continue et les lames naissent par plissement de celle-ci (Atkinson 1916).

3. Il est probable que *Coprinus atramentarius* montre d'une manière réduite le phénomène des hyphes palissadiques interrompues (figures d'Atkinson 1916, cf. Levine 1922).

4. *L'Agaricus Rodmani* a une couche palissadique continue et les lames se forment par plissement (Atkinson 1915).

5. La naissance lamellaire d'*Agaricus campestris* est probablement conforme à celle de l'espèce précédente, malgré les tentatives de Levine de démontrer le contraire (Atkinson 19c6, Levine 1922).

6. Il est fort probable que le *Coprinus ephemerus* a une couche palissadique conforme à celle de *Coprinus micaceus*, même quand il n'est pas encore question de saillies (Levine 1922, cf. notre propre investigation).

7. Levine n'a pas réussi à démontrer une couche palissadique interrompue chez le *Coprinus stercorarius* (Levine 1922, cf. notre propre investigation).

8. *Psathyrella disseminata* a une couche palissadique d'abord continue qui va se plisser, très rapidement suivie par des adhérences de la trame future des lames au tissu sous-jacent, de sorte que les structures qui se montrent chez quelques Coprinées dès l'origine sont copiées bientôt. Elle constitue une forme de passage entre les deux modes (Kühner 1929).

9. *Coprinus tomentosus* a un développement lamellaire ressemblant au précédent, peut-être les plis se soudent un peu plus tard au tissu sous-jacent (Chow Chung Hwang 1932).

10. Quand on veut déterminer s'il y a des séries d'hyphes palissadiques avant que les lames se développent, d'une manière péremptoire il faut examiner des coupes avec une surface pileuse inférieure encore plane, les stades trop âgés n'ont pas de valeur à cause des liaisons qui naissent ultérieurement dans bien des espèces.

11. Quand on veut déterminer la présence de files d'hyphes palissadiques il faut les démontrer dans des séries de coupes tangentielles

successives pour éviter qu'on se fourvoie par les apparences trompeuses qui se manifestent dans de telles coupes, quand les lames sont attachées des deux côtés (au chapeau et au stipe, ou au chapeau et à la marge piléique enroulée, Atkinson, 1915, 1916).

19. **COPRINUS STERCORARIUS** (Bull.) Fr.
fa. **TUBEROSA** Quel.

Le *Coprinus tuberosus* Quél. est ordinairement pris comme forme de *Copr. stercorarius*, forme un peu plus petite et venant sur un sclérote. Comme les carpophores de *Copr. stercorarius* peuvent varier considérablement en grandeur cette identification nous semble correcte; on voit fréquemment parmi les exemplaires grêles du *Coprinus tuberosus* soudainement quelques spécimens d'une taille bien plus grande, mais ces primordia sautant aux yeux, ne diffèrent du reste point des plus petits.

1. La première coupe d'un stade très menu a été représenté sur la pl. 8, fig. 49 (longueur 0,25 m.m., largeur 0,33 m.m.). La largeur surpassant la hauteur du primordium, la figure est un peu déviante; malgré ses dimensions minuscules on observe déjà une différenciation avancée à son intérieur. On distingue déjà facilement une région pédiculaire et un primordium piléique qui a un contour particulièrement aplati. Les tissus qui constitueront le pied et le chapeau ont une couleur plus foncée, les parties restantes forment l'enveloppe. Tout en bas se trouve un tissu d'hypes intriquées, relativement larges (diam. 4-6 μ) qui relie le primordium au sclérote dont la partie extérieure ou l'écorce se montre justement sur la photographie. Ce tissu à hypes intriquées constitue une sorte de coussin auquel le corpuscule est attaché. Le primordium du stipe est considérablement plus large que celui du chapeau (250 μ et 140 μ); il existe d'hypes longitudinales à cellules relativement courtes et larges (d. 7 à 8 μ), mêlées d'hypes minces (d. 2-3 μ) dont les dernières se montrent surtout à la marge. Le gonflement des cellules du stipe a donc déjà commencé; la hauteur de cette partie ne se monte qu'à 60 μ ; elle est fortement colorée. Le primordium du chapeau montre des deux côtés une section fortement colorée, située latéralement; elle est due à une croissance évidente. Le contour supérieur du chapeau se dessine également d'une manière plus foncée; des hypes minces, mais assez foncées, émanent de la surface et rayonnent dans le voile, se joignant des deux côtés aux hypes qui proviennent de la marge du stipe qui dépasse celle du chapeau. Du tissu basal

naissent des hyphes qui poussent dans une direction centrifuge et plus tard obliquement en haut; les cellules à l'extrémité de ces hyphes sont enflées et relativement longues (20/12 μ). Le primordium est couvert de grandes cellules rondes (6-20 μ) avec des hyphes entre elles, dont les cellules vont s'enfler. Cette couche à cellules rondes est épaisse (environ 60 μ). Il est à noter que *l'enveloppe se compose par conséquent de deux assises superposées*, dont l'une a une nature celluleuse et l'autre, située à l'intérieur à une nature filamenteuse. Il n'est plus à dépister dans cette coupe d'où viennent ces grandes cellules qui se présentent donc déjà à un stade si jeune, mais on peut supposer qu'elles sont nées d'hyphes qui entouraient le primordium dans un stade encore moins développé. En effet des coupes de Brefeld et de Levine, représentant des stades plus jeunes, éclaircissent cette question (voir plus loin).

La partie intérieure du chapeau consiste en hyphes minces, densément emmêlées, sans méats; elle prend moins de couleur que les parties qui l'entourent.

2. La figure suivante (50) de pl. 8 représente un échantillon un peu plus âgé; la coupe est un peu tangentielle, elle a une hauteur de 0,54 m.m., et une largeur de 0,41 m.m. à sa partie la plus large (c'est dans la région du chapeau). Le pied s'est étendu, de façon que sa largeur considérable, surpassant celle du chapeau, s'est diminuée en comparaison de sa longueur. Le base du pied est encore constitué d'hyphes robustes (d. jusqu'à 8 μ), intriquées; vers le haut les hyphes à cellules rectangulaires ou arrondies, enflées (d. jusqu'à 14 μ), ont une direction longitudinale. On voit pousser du stipe des hyphes obliquement en haut, ce sont les hyphes à cellules enflées (d. jusqu'à 12 μ) qui émanent en majeure partie de la région basale du pied. *Vers le haut elles sont remplacées par les hyphes minces* (d. 3-4 μ) plus fortement colorées. Comme il y a des transitions, il est probable que les hyphes enflées de la couverture sont des hyphes métamorphosées qui d'abord égalaient les hyphes minces foncées. Ces dernières se continuent sous le chapeau, la coupe étant tangentielle et ces hyphes se trouvant autour de la partie supérieure du stipe. On les voit aussi au-dessus du chapeau où elles proviennent de sa surface ce que nous avons déjà observé en traitant la coupe précédente. Les hyphes à cellules enflées, allongées, qui se trouvent des deux côtés du stipe, sont pourtant remplacées sur le chapeau par les cellules rondes, lâches, qui ont déjà à ce stade un diam. important (jusqu'à 40 μ). Ces cellules rondes sont munies de diverticules très subtils, de sorte qu'elles sont en brosse. Le chapeau se dessine maintenant d'une façon bien accusée, son tissu a pris goulûment le colorant et est encore très dense, les hyphes ayant dans cette

coupe une direction vers le bas, s'allongeant dans la trame des lames qui sont dès ce stade fort développées, entourées de leur côté inférieur d'une couche palissadique continue nettement visible (dans la coupe). *La couche palissadique est distinctement continue, les lames se forment indubitablement par plissement* (Cf. aussi pl. 8, fig. 51 représentant une coupe tangentielle au début des plis lamellaires et qui expose aussi les rapports des voiles dans la partie supérieure).

3. Une image également d'une coupe tangentielle nous offre la figure suivante (pl. 8, fig. 52, largeur à la tête 0,25 m.m.); cette fois-ci cependant le primordium, qui après ne sera plus sujet à des changements importants, est muni d'un long pied. On le voit assis sur le sclérite. En effet les pieds de divers exemplaires varient considérablement en longueur, dépendant de leur habitat (l'exposition à la lumière, etc.); la dernière coupe longitudinale (pl. 9, fig. 54) nous montre un échantillon à pied court. Il n'y a pas beaucoup de nouveautés à relever. On distingue aisément le tissu intriqué au base du pied. La partie inférieure du pied a été sujet à un allongement extraordinaire de sorte que les poils enflés, qui se présentaient autour de sa base dans un stade plus jeune, se sont dispersés; l'enveloppe du pied est donc mince et fugace, mais encore évidente. Vers le haut l'allongement n'a été que réduit (Comp. Buller: Researches on Fungi 3, 1924, *Coprinus sterquilinus*, où l'extension se produit au contraire en majeure partie dans la région supérieure du stipe; il est probable que l'allongement se continuera vers le haut). Les poils minces, foncés (voir le stade précédent) se trouvent ici les uns à côté des autres; ils se dirigent perpendiculairement en haut et forment le lipsanenchyme. Il ne semble pas s'agir ici d'un tissu primordial qui est resté dans le coin entre chapeau et pied. Nous reviendrons à cette question quand nous traiterons les voiles (voir plus loin). Les hyphes enflées et les hyphes du lipsanenchyme se touchent des deux côtés, de sorte que les dernières sont bordées d'une assise mince d'éléments plus larges. Vers le haut les hyphes minces se poursuivent autour du chapeau qui forme une tâche noire dans le tissu vélaire. Au-dessus du chapeau se trouvent les grandes cellules rondes qui descendent le long du contour à peu près jusqu'à la région hyméniale (un peu plus bas). Tous ces détails se montrent plus nettement dans la figure suivante, surtout la ligne d'hyphes plus larges qui entoure le lipsanenchyme se dessine assez bien du côté droit. La trame du chapeau consiste encore en de minces hyphes denses, la couche palissadique paraît être continue, les palissades étant bien développées et d'une longueur sautant aux yeux. La marge inférieure de la couche palissadique montre une ondulation légère indiquant ainsi que les lames se formeront par plissement.

Çà et là on voit autour de ce primordium comme à l'extérieur de ceux que nous venons de décrire, des débris lâches d'hyphes partiellement croulées; ils peuvent provenir des hyphes primordiales qui entouraient le carpophore dans un stade très jeune et dont la cohérence avait déjà été interrompue dans notre première coupe (voir plus loin).

4. Quant au stade suivant, une coupe médiane de la partie supérieure d'un primordium un peu plus âgé (pl. 8, fig. 53, largeur de 0,5 m.m.), nous pouvons nous restreindre à quelques indications, le principal ayant déjà été décrit. Le stipe se compose principalement d'hyphes enflées (d. jusqu'à 24 μ); parmi elles se trouvent des hyphes plus minces. Les cellules ne s'amincent que peu vers le contour. Au milieu du stipe ne se trouvent que des hyphes minces; c'est là que plus tard une cavité naîtra; cette partie se marque vaguement sur la photographie. Cette structure est donc comme à l'ordinaire. Le chapeau est courbé en bas; en raison de sa coloration forte on ne peut distinguer les détails (comparez aussi l'image suivante). La partie en-dessus du stipe est composée d'hyphes densément intriquées (d. 3-4 μ) à cellules courtes; vers les côtés les hyphes prennent un cours parallèle en bas, constituant ainsi la trame mince du chapeau. Ces hyphes s'infléchissent vers l'intérieur, elles poussent dans les lames dont la trame paraît être régulière. Nous venons de décrire le lipsanenchyme (voir le stade précédent) par des hyphes qui semblent pousser du pied; il a une structure si dense que les hyphes individuelles sont à peine visibles et il se prolonge jusqu'au lieu d'adhérence des lames au stipe. Sur le chapeau la nature double du voile est évidente (les cellules rondes se sont agrandies encore, d. jusqu'à 50 μ). L'épiderme du chapeau a déjà commencé à se développer; cette formation progresse vers le milieu, parce qu'au dessus du stipe il reste longtemps une zone, où les hyphes du chapeau passent dans le voile.

5. Enfin la dernière coupe longitudinale représente le type *stercorarius*; l'échantillon photographié à la loupe ayant 2,5 m.m. de longueur et 1,5 m.m. de largeur (pl. 8, fig. 54). Il expose les détails d'une manière encore un peu plus accentuée. Les hyphes de la trame du chapeau se sont mis à enfler; par cette cause et peut-être comme celles du type *stercorarius* sont d'ailleurs un peu plus larges, leur diam. se monte à 10 μ ; les hyphes du voile au contraire ont les mêmes dimensions que dans les stades précédents, elles ne s'agrandissent plus après leur origine. Une zone foncée sur le chapeau est dans cette image distinctement marquée; elle sera l'épiderme du chapeau. L'épiderme piléique a l'air de prendre une structure celluleuse; on aperçoit des cellules à la surface, non seulement au milieu, où la diffé-

renciation cutanée ne s'est pas encore accomplie, mais on voit également de petites cellules sur les parties penchantes du chapeau. La trame consiste à cet endroit en des hyphes parallèles d'une nature filamenteuse, les hyphes superficielles pourtant se divisent en cellules courtes.

6. Et à la fin une coupe transversale à travers le chapeau d'un stade avancé, pl. 9, fig. 55. Ainsi coupé le pied montre une nature celluleuse, pseudoparenchymatique si l'on veut, les hyphes étroites sont visibles au milieu, aussi bien que dispersées parmi les éléments enflés. Les lames se pressent contre le pied, mais les hyphes lâches du voile partiel restent manifestes entre leurs arêtes et le pied. Par la pression les palissades à la tranche ont été écartées un peu, à leur face un amas de cystides s'est développé qui se touchent à leurs extrémités en éloignant ainsi les lames les unes des autres.

En tirant nos conclusions de ce développement, il faut confronter nos préparations avec celles de Levine qui a examiné la même espèce. Nos constatations précédentes font preuve que nous ne pouvons pas être d'accord avec Levine quand celui-ci prétend que les lames sont dès leur origine liées au tissu sous-jacent et que la couche palissadique n'est pas continue d'abord. Au contraire la cohérence de la couche palissadique se trouve être évidente dès son apparition. Levine a été trop porté à généraliser les conclusions qu'il a tiré à bon droit de ses recherches sur *Coprinus micaceus* et *Coprinus ephemerus*. Conformément à cette constatation les figures de Levine correspondent bien avec les nôtres. Il a suggéré des structures qui en effet n'existaient pas. Les figures 90 et 94 de pl. 35 de Levine (Am. Journ. of Bot. IX-1922) ne font pas voir une couche palissadique interrompue (voir aussi plus haut: Littérature). Les autres détails de ses figures sont aussi les mêmes que ceux des nôtres. Les fig. 87 et 88 montrent nettement les poils qui se hérissent du pied. Le chapeau se dessine dans nos coupes surtout plus foncé, c'est dû à une autre différenciation des teintes. La figure 89 de Levine qui représente un stade plus avancé, montre distinctement la nature double du voile sur le chapeau. Sa figure 87 correspond à peu près à notre première figure, sauf qu'elle a trait à un exemplaire un peu plus jeune et que la coupe a été prise un peu tangentielle. On voit le primordium large du stipe, en dessus se trouve une tâche foncée; c'est le commencement du chapeau, qui est séparé de celui du stipe par une bande de tissu plus claire. On voit également dans cette coupe la double structure du voile. Tout en haut ne se trouvent pas encore de cellules rondes, mais le tissu consiste en hyphes moins colorées. Nous nous sommes demandé déjà d'où vient ce tissu dans lequel les cellules rondes naîtront. Eh bien, Levine nous donne deux

figures de stades encore plus primordiaux (les fig. 85 et 86) qui complètent donc notre série de coupes. On y voit des stades à peu près indifférenciés, le protenchyme interne se marqué plus foncé, il est entouré d'hyphes lâches, qui forment un voile. Quelques belles figures, mais un peu schématisées, de Brefeld (Bot. Unters. über Schimmelpilze, Heft III-1877, Tafel II, fig. 1, 2, 3) suppléent pour le reste à notre série des stades les plus jeunes. Elles sont importantes de manière à rendre possible la détermination de l'origine des voiles. C'est qu'il semble ressortir de nos coupes de primordia, dans lesquels le stipe et le chapeau se sont déjà différenciées, que les voiles proviennent d'une excroissance d'hyphes de la surface; dans ce cas nous aurions affaire à un *velum universale enatum* (pour la signification de ce terme voir le dernier chapitre). Les figures susmentionnées de Levine et surtout celles de Brefeld mettent en évidence que les hyphes à la périphérie sont déjà présentes avant que les contours du pied et du chapeau se dessinent; leur volume total l'emporte primitivement sur ces formations quand celles-ci commencent à se détacher. Surtout les figures 2 et 3 de Brefeld sont instructives sous ce rapport. La plupart des hyphes vélaires des côtés montent de la base obliquement en haut. Déjà dans un stade très précoce on voit naître à l'extrémité des hyphes supérieures des vésicules, qui constitueront les cellules rondes. Ces hyphes supérieures émanent en majeure partie d'un peloton qui indique la première manifestation du chapeau, mais les différenciations sont d'abord simultanées, *c'est-à-dire les parties supérieures des hyphes* (dont la partie inférieure participe peut-être à la formation du chapeau) *sont présentes avant que le chapeau se différencie intérieurement*. „Alle Hyphenelemente, „welche loser verbunden nun ausserhalb dieser Begrenzung des „Hutes liegen, nehmen an seiner Bildung keinen Anteil. Sie sind „gleichen Ursprunges wie der Hut, und gehen unmittelbar in ihn „über, oder entspringen, wenn man den fertigen Zustand besieht, „aus seiner Oberfläche“. „Durch diese Differenzierung im Innern, „welche zunächst wohl zu einer sichtbaren scharfen Abgrenzung „beider Teile, aber noch nicht zu einer Trennung geführt hat, ent- „stehen der Hut im engen Sinne und seine Umhüllung: die Volva. „Die Volva setzt sich unmittelbar in diejenigen Hyphenelemente „fort, welche bei der Bildung des Stieles keine unmittelbare Ver- „wendung fanden und ihn umhüllen, so dass hierdurch die Hülle „den ganzen Fruchtkörper als Velum universale umschlieszt (fig. 2, „3, 4)”; Brefeld p. 36 et 37. De Bary, Vergl. Morph. und Biol. der Pilze, p. 319 a pris les hyphes superficielles de *Coprinus stercorarius* comme des poils, mais Brefeld avait prouvé par ses observations qu'un *velum universale innatum* se présente aussi dans ce cas; la

seule particularité est la nature rayonnante des hyphes qui sont dans d'autres cas intriquées. Même quand des hyphes qui en réalité proviennent de la surface piléique se surajoutent, ça ne change pas le caractère du voile qui se détermine selon sa naissance. Ce qui concerne le voile universel, regarde aussi le lipsanenchyme, celui-ci se constituant donc du moins partiellement de fragments d'hyphes primaires.

Ce type de développement est donc caractérisé par la présence d'un *lipsanenchyme faible qui est de la même nature que le voile universel interne*. C'est pourquoi nous considérons ce type comme une transition entre le type monovélangiocarpe et le type bivélangiocarpe. Néanmoins la dernière qualification nous semble la plus appropriée (voir aussi *Copr. niveus*).

20. **COPRINUS NIVEUS (Pers.) Fr.**

1. Un très jeune stade de ce champignon fimicole qui pousse en groupes denses de sorte que la récolte n'en est pas difficile (pl. 9, fig. 56, longueur 1 m.m., largeur 0,50 m.m.) révèle des structures simples, le primordium constituant une petite colonne massive dont le voile, entourant la partie supérieure, est spécialement à noter. Il n'y a guère une différenciation interne, la partie inférieure de la colonne se composant de cellules relativement larges (les plus larges mesurant environ $40/16 \mu$) qui diminuent vers le haut peu à peu en grandeur et qui plus tard encore passent dans un tissu filamenteux qui se restreint cependant à la partie supérieure (environ 180μ). Les cellules vers les côtés sont plus étroites, de sorte qu'une écorce du pied se dessine déjà. Le voile n'enveloppe pas tout le primordium, mais le base de la colonne en est dépourvu; il est lâche et contient des espaces sans hyphes qui font l'effet de grandes cellules. La nature du voile est filamenteuse (diam. environ 4μ), mais bientôt ce revêtement fera naître de larges cellules qui l'emporteront sur les hyphes.

2. Le développement se continue par la formation des éléments *primitifs de l'hyménophore*, de façon qu'on voit apparaître deux tâches foncées dans la partie supérieure du primordium (voir la photographie, pl. 9, fig. 57, longueur 1 m.m., largeur 0,55 m.m.; les dimensions de ce primordium qui se trouve dans un état nettement plus avancé, ne se distinguent donc guère du précédent). Quand nous observons ces tâches à un grossissement plus fort nous constatons qu'elles se composent d'hyphes denses encore un peu

plus foncées que celles du tissu environnant. Ces hyphes se courbent en bas, elles sont encore courtes et semblent naître simplement des hyphes voisines, situées plus à l'intérieur qui ont d'ailleurs à peu près le même aspect. Les hyphes dans cette partie du primordium (et un peu plus bas) ont en général un cours longitudinal; cela concerne les hyphes qui se trouvent plus vers l'intérieur (à cette hauteur) aussi bien que les hyphes qui entourent cette structure et qui se distinguent des premières par leur plus petit diamètre et leur nature strictement fitamenteuse. (Les hyphes internes montrent presque jusqu'à la zone de l'hyménophore partout des cloisons). De cette manière le stipe futur se dessine déjà et ce qui se trouve en dehors de celui-ci sera le voile interne: le voile a donc une nature double. Il est moins facile de discerner les limites du chapeau, sa face supérieure passant insensiblement dans le tissu environnant par les hyphes divergentes. Ces hyphes rayonnent par conséquent dans le voile interne. Plus en bas à côté du primordium de l'hyménophore les hyphes de ce voile semblent pousser dans une direction en bas. Malgré cette activité frappante des hyphes dans la partie interne du voile universel nous ne croyons pas que le naissance de cette structure soit exclusivement due à une excroissance ultérieure d'hyphes qui émanent d'un chapeau distinctement préformé; au contraire des stades intermédiaires entre nos stades figurés 1 et 2 (pl. 9, figures 56 en 57) désignent que le début de l'hyménophore, la démarcation du stipe et la délimitation vague du chapeau résultent dès l'état le plus primitif, de différenciations à peu près simultanées qui séparent peu à peu le voile interne du reste du primordium (semblablement à la situation dans le *Coprinus tuberosus* où le voile universel interne paraît être limité par la différenciation du chapeau et du stipe; voir aussi la fin de cette description. (La conformité entre ces deux espèces de *Coprinus*, toutes les deux étant munies d'un voile double — *velum duplex* — saute aux yeux). Le tissu dans l'angle entre le pied qui commence à se marquer et la première gerbe d'hyphes de l'hyménophore s'est tout au plus lâché un peu, ça et là on voit de petits méats, mais il n'est point question d'une chambre lamellaire continue et annulaire. Malgré ce fait une coupe tangentielle à travers la région de l'hyménophore fait voir que *la couche palissadique est dès son origine continue*, il n'y a pas de groupes d'hyphes palissadiques isolées (pl. 9, fig. 58). En dessous des hyphes palissadiques se trouvent des hyphes égales à celles du voile intérieur, mais elles sont un peu plus lâches, néanmoins elles sont encore serrées. L'explication de ces rapports n'est pas difficile: *les hyphes de l'hyménophore excroissantes, émanant d'un tissu qui égale encore le tissu situé plus extérieurement, percent ce tissu adjacent, de sorte qu'on trouve à la*

coupe tangentielle d'abord les hyphes palissadiques mêlées d'hyphes du voile interne. Comme les hyphes du voile interne continuent toujours leur chemin entre les hyphes palissadiques on ne peut pas dire que les hyphes du tissu sous-jacent adhèrent spécialement à la partie palissadique. Provisoirement le nombre d'hyphes palissadiques est encore restreint; bien après les hyphes du voile interne se détachent au niveau de la face inférieure des palissades. *L'adhérence des hyphes du voile à la couche palissadique ne nous offre donc aucune indication par rapport au mode du développement des lames par plissement ou non* (voir aussi plus haut: La littérature).

Le voile universel consiste donc en deux parties, une partie extérieure qui se différencie de très bonne heure et une partie intérieure qui se compose principalement de tissu déjà présent (nous l'avons appelé protenchyme) et qui devient manifeste à la différenciation simultanée de l'hyménophore, du stipe et du chapeau. La partie intérieure du voile universel est épaisse; *la partie extérieure prend une structure granuleuse par la naissance de nombreuses cellules environ rondes* (d. jusqu'à 20 μ) qui sont bien visibles à la photographie et entre lesquelles on observe des fragments d'hyphes.

3. Le stade précédent désigne parfaitement le mode du développement de cette espèce. Les parties constituantes qui se sont établies déjà au stade primordial doivent encore se développer, mais de nouveaux principes n'y sont guère ajoutés.

Le modèle suivant (pl. 9, fig. 59, longueur 1,6 m.m., largeur 0,55 m.m.) un peu plus avancé et coupé tangentiallement, met cela en évidence. En fait le seul changement est que la face supérieure du chapeau s'est plus accentué et *que les lames ont commencé à se former par plissement*. Néanmoins il n'y a pas encore de trace d'épicutis piléique qui ne se présentera qu'à un stade plus avancé. Une couche palissadique continue borde les plis lamellaires, dans lesquels on observe à fort grossissement les hyphes de la trame poussant vivement vers le bas et s'infléchissant en dehors en supportant la couche hyméniale. Les sillons entre les lames sont encore remplis d'hyphes de sorte qu'une chambre lamellaire continue ne s'est pas encore formée. La partie intérieure du voile se dessine distinctement; ses dimensions sont encore considérables. La partie extérieure du voile contient des cellules rondes. Le gonflement des cellules du pied s'est continué.

Néanmoins il y a à remarquer un fait surprenant qui se révèle quand on pratique *une coupe médiane* à travers un stade de la même taille (pl. 10, fig. 60). Le primordium du chapeau avec les plis lamellaires en dessous qui se montre comme une île foncée dans les voiles, commence à se différencier, comme l'hyménophore des

côtés. Au milieu se trouve une partie protenchymatique où le tissu du sommet du stipe reste continu avec celui du voile interne. Ce passage est au début large. *La différenciation du chapeau progresse donc dans une direction centripète jusqu'à ce qu'un dôme se soit formé, mais le tissu au milieu du chapeau reste longtemps en contact avec les hyphes du voile interne. Enfin quand l'épicutis du chapeau s'est constitué, il y a une démarcation. L'épicutis lui aussi se développe donc dans une direction centripète* (Cf. l'espèce précédente).

4. Nous terminerons notre série de coupes longitudinales par un échantillon bien plus âgé, d'une longueur déjà considérable (plus de 6 m.m.) par l'extension du pied, et d'une largeur de plus d'un m.m. (pl. 10, fig. 61). Le chapeau qui est encore fermé a une figure particulière, globuleuse; il est très mince, tandis que les lames sont larges. Le voile double se montre surtout sur le chapeau; en jugeant exclusivement d'après ce stade on parlerait d'un épiderme piléique ou d'une „Hutvolva” (voir Lohwag: Anatomie, et notre dernier chapitre), mais l'étude du développement a donc dévoilé qu'il s'agit ici d'un véritable blématogène (Atkinson), quoique la partie basale du pied reste toujours dépourvue de voile. Les débris du voile sur le pied dans ce stade sont réduits, probablement par l'extension considérable de celui-ci. En étudiant la photographie on apercevra un lipsanenchyme, terme dont nous ne nous sommes pas encore servis en traitant cette espèce. Entre l'arête des lames et le pied on voit une bande étroite d'un tissu à part, qui porte habituellement le nom de voile partiel. *Néanmoins cette structure n'a pas une étendue importante ici; de plus elle n'a pas un caractère particulier, car ses hyphes égalent celles du voile interne.* En effet elle ne se compose que d'hyphes de celui-ci qui sont restées entre la face inférieure du chapeau et le stipe. Cette situation rappelle celle de *Coprinus tuberosus*.

Le stipe s'est creusé et la cavité se continue jusqu'au niveau du chapeau. Des deux côtés de ce canal on observe encore des débris d'hyphes minces qui augmentent vers le chapeau et tout en haut se trouve, en-dessus de la cavité, un tissu lâchement intriqué de ces hyphes. La trame du chapeau est extrêmement mince, consistant en des hyphes minces parallèles qui s'infléchissent vers l'intérieur en formant ainsi la trame des lames. *Un épicutis piléique se marque par des hyphes pareillement parallèles qui se colorent très foncées et qui se montrent à la photographie par une ligne obscure.* Les cellules rectangulaires du pied se continuent jusqu'à la trame du chapeau, *elles s'arrêtent tout à coup là où la trame du chapeau se relie au tissu lâche au-dessus du canal médullaire.*

5. La fig. 62, pl. 10, représentant une coupe transversale à travers

le milieu du chapeau encore courbé en bas, affirme les conclusions que nous venons de tirer de nos coupes longitudinales. En avançant vers l'intérieur on passe le voile, l'épicutis du chapeau; sa trame mince, les lames et les lamelles, dont les premières se sont pressées contre le stipe, le voile partiel peu frappant, la paroi du stipe et le canal médullaire. A l'arête des lames les palissades ont été écartées par la pression. Sur le dos des lames se trouve un triangle celluleux (formé par les hyphes de la trame du chapeau coupé transversalement). La plus grande partie de la trame des lames est occupée par un sub-hyménium filamentueux, à hyphes riches en protoplasme et intriquées. Le médiostrate est très étroit, à hyphes plus minces, parallèles; seulement à la tranche il s'élargit; au dos des lames il est attaché à la pointe intérieure du triangle. Les palissades sont grandes (jusqu'à $30\ \mu$), à grands noyaux. Dans le *Coprinus stercorarius* le médiostrate était plus large et la différence entre médiostrate et sub-hyménium moins frappant, quoique le dernier se teignît également plus foncé.

Comparaison de ces deux espèces de Coprinus. Quand nous suivons le développement des deux espèces que nous venons de traiter et que nous confrontons les résultats, on ne saurait nier une conformité frappante. Il y a d'abord *la structure double du voile universel*. La partie extérieure montre dans les deux cas les cellules rondes. Le voile du *Coprinus tuberosus* naît en outre de la même manière; les deux parties du voile de *Coprinus niveus* et de *Copr. stercorarius* se forment par une différenciation dans des tissus déjà présents; la partie intérieure consistant au début en un protenchyme égal à celui qui produira le chapeau. Par la nature intriquée des hyphes du voile de *Copr. niveus*, le voile inné du dernier se manifeste plus clairement. En deuxième lieu il y a le lipsanenchyme (nous pouvons aussi parler de voile partiel) qui reste faible, mais qui est nettement présent. Chez *Coprinus tuberosus* aussi bien que chez *Copr. niveus*, ce voile partiel a la même structure que le voile un. interne; il n'est proprement dit qu'une partie de celui-ci et naît de la même manière. Ce qui a été établi pour *Copr. tuberosus* — *c'est-à-dire que nous croyons avoir affaire à une forme de passage entre le type monovélangiocarpe et le type bivélangiocarpe* — concerne par conséquent également le *Coprinus niveus*. Cependant nous avons préféré la dénomination: *bivélangiocarpe*.

Toutes les deux espèces ont *un développement des lames par plissement, et la couche palissadique est au début continue*. Une chambre lamellaire annulaire ne se forme pas dans le *Copr. niveus*, et à peine dans le *Copr. tuberosus*, car elle est dans ce dernier cas remplie d'hyphes croissant obliquement en haut du voile partiel. Dans les

deux cas la couverture du chapeau est d'abord manifeste sur les parties latérales, l'épiderme ou l'épicutis se font visibles après au milieu. *Il y a pourtant une différence notable entre le développement de ces deux espèces.* Selon les descriptions de Brefeld (l.c. p. 35 et 36) le stipe naît le premier chez *Copr. stercorarius*, suivi de la formation primitive du chapeau. Le pied et le chapeau de *Copr. niveus* se dessinent en même temps, c'est là que la différenciation de l'hyméno-phore précède celle des autres parties. Chez les espèces inférieures (p.e. *gymnocarpes*), le chapeau résulte d'un pied préformé; *c'est pourquoi Copr. niveus est à notre avis l'espèce la plus évoluée.*

Quelques diversités d'une signification subordonnée peuvent être négligées, p.e. la structure de la trame des lames, de la couverture du chapeau, etc. Un résumé plus ample sera donné après le traitement de *Coprinus ephemerus*, de *Coprinus miser* et de *Psath. subatrata* (voir la vue générale du développement dans le genre *Coprinus*, etc.).

Quelques observations sur la régénération de cette espèce (d'après les recherches de Weir) en rapport avec la présence d'hyphes génératrices. Weir (Flora 103, N.F. 3-1911) a expérimenté sur la régénération de *Coprinus niveus*, il constatait que le procédé de la régénération ne s'effectuait pas aussi bien dans chaque partie du jeune carpophore, tout en dépendant de l'âge des tissus, leur contenu chimique et leur structure. Par exemple le tissu interne du stipe est beaucoup mieux disposé à la régénération que le tissu de sa paroi. L'anatomie des stades primordiaux montre partout que cette aptitude à la régénération correspond avec la présence d'hyphes génératrices ou de protenchyme, comme nous les avons appelées; nous avons vu que dans la plupart des cas une colonne d'hyphes étroites reste plus longtemps au milieu du pied et qu'elles sont enfin rompues quand le pied va se creuser. La régénération se produit alors le mieux dans le tissu qui entoure la cavité centrale, et encore plus tard la capacité régénératrice se déplace en haut dans le tissu qui est situé dans la région de passage entre le pied et le chapeau. Du côté de la cavité centrale reste parfois une partie de ce tissu génératrice et nous avons souvent constaté qu'en-dessus de ce tube se trouve plus tard un tissu à hyphes minces conforme à celui qui a rempli d'abord le canal médullaire. La fig. 61, pl. 10 témoigne au moins la présence de ce tissu chez *Coprinus niveus*. Aussi la base du pied possède temporairement une capacité importante à la régénération et cela ne nous étonne pas. Ces résultats sont donc en pleine harmonie avec les détails anatomiques.

21. COPRINUS EPHEMERUS (Bull.) Fr.

Cette espèce a déjà été sujet d'une investigation de Levine (1922, Am. Journ. of Bot. IX), spécialement en ce qui concerne le développement des lames. Comme nous avons vu (Litt.), il est arrivé à rejeter le développement par plissement pour cette espèce, conformément à celui de *Coprinus micaceus*, et à établir un développement déviant par groupes d'hyphes palissadiques qui s'arrangeraient autour de chambres lamellaires séparées et radiales. Cette thèse, après avoir été combattue par Atkinson (pour *Copr. micaceus*) n'a pourtant pas été favorablement accueillie (ce qui résulte de notre aperçu de la littérature); une réinvestigation surtout au point de vue de cette particularité était donc à sa place.

1. La fig. 63, pl. 10 représente une coupe médiane à travers un stade très menu (longueur 0,28 m.m., largeur 0,13 m.m.) qui est d'une forme ovale. Malgré ses dimensions minuscules la première différenciation interne s'est déjà accomplie, *le primordium de l'hyménophore se fait observer sans peine*. D'autres différenciations ne sont pas encore évidentes, néanmoins on aperçoit une zone foncée sous l'hyménophore qui se continue obliquement vers le bas et vers l'extérieur; *la première indication de la paroi du stipe. Le protenchyme juste en-dessous de l'hyménophore est donc le lipsanenchyme*. Une enveloppe qui entoure le primordium entier n'est pas manifeste, néanmoins on peut se douter que la marge du chapeau se constituera un peu plus profondément qu'à la surface. Le primordium est déjà à ce stade primitif *hérisse de longs poils surtout à sa tête* (intentionnellement nous ne parlons pas de chapeau en vue de sa délimitation indistincte et de l'éventualité d'un voile); ces poils resteront pourtant et joueront encore un rôle dans la maturité du champignon quand ils seront attachés à la surface piléique et formeront un caractère taxonomique important (poils cystidiformes). Par ailleurs il n'y a pas grand'chose à décrire touchant ce stade. La partie basale a des hyphes intriquées, vers le haut suivie d'une zone dans laquelle les hyphes (d. 2-3 μ) ont une direction longitudinale qui se prolonge jusqu'à un peu en-dessus de la région de l'hyménophore. La partie supérieure du primordium est constituée par un dôme d'hyphes densément intriquées, qui se teint un peu plus foncé et dont le contour montre les hyphes rayonnantes susmentionnées. La partie proéminente de celles-ci est relativement de grande taille 20-48/8 μ , à contenu protoplasmique évident.

2. Nous étudierons une coupe tangentielle d'un stade un peu plus avancé (pl. 10, fig. 64, longueur 0,37 m.m., largeur 0,28 m.m.).

Dans le stipe il n'y a pas de grands changements sauf que le diamètre des hyphes a augmenté un peu. Le lipsanenchyme en-dessous de la région de l'hyménophore se dessine nettement. Cette coupe vérifie de plus *la présence d'un voile autour de la marge du chapeau*, voile dont il est douteux qu'il se continue jusqu'au milieu du chapeau. Il n'est pas facile de discerner les fragments dispersés d'hyphes qui pourraient appartenir au voile entre les grands poils cystidiformes de la surface du chapeau. En tout cas s'il existe vraiment un voile universel, il est faible. Comme du moins la marge piléique est entourée d'hyphes, il faut conclure à la présence d'un voile, quoique son existence soit peu marquée. Le voile n'a pas une structure propre ici, n'a pas le caractère d'un organe à part. Aussi sur le pied le voile n'est-il pas manifeste. La surface est un peu floconneuse, pareillement hérisnée d'hyphes à grandes dimensions, surtout à la base. Mais on ne peut pas dire qu'on discerne distinctement un voile comme une structure en soi, dont les hyphes ont des caractères propres.

La région de l'hyménophore nous révèle un phénomène caractéristique et catégorique. Au niveau de l'hyménophore on distingue *les hyphes palissadiques en groupes alternant avec des bandes stériles qui sont relativement larges*. Les hyphes palissadiques s'arrangent un peu d'une manière arquée, les extrémités inférieures de ces hyphes sont un peu tournées les unes vers les autres. Néanmoins cette particularité ne s'est pas encore beaucoup accentuée. Comme nous avions pratiqué des coupes en séries nous étions capables de comparer toutes les images en progressant de l'axe vers l'extérieur. *Partout le phénomène des hyphes palissadiques en groupes se manifestait*; la couche palissadique n'était confluente nulle part. *Contraire à Levine cependant nous avons observé que le nombre des groupes diminuait de l'intérieur vers l'extérieur au lieu d'augmenter à cause de la naissance des lamelles* (voir le résumé de la Littérature). Quand nous constations p.e. dans une coupe tangentielle auprès du stipe 8 groupes, nous n'en comptions que 5 dans une coupe étant prise tellement à la marge que les hyphes palissadiques avaient disparus dans la coupe suivante (Quant à la naissance des lamelles voir la fin de cette espèce). Comme nous avions à notre disposition plusieurs séries de coupes qui présentaient ces particularités, nous ne doutons plus de la véracité de cette structure qui a été tellement discutée dans la littérature. Les bandes du lipsanenchyme sont partiellement continues avec les bandes stériles entre les hyphes palissadiques, de sorte qu'on voit se prolonger ces bandes dans le tissu sous-jacent. On voit pourtant aussi des hyphes qui semblent être attachées aux groupes d'hyphes palissadiques et cela ne nous étonne pas, car nous rencon-

trons ici le même phénomène que nous avons élucidé pour *Copr. niveus*, c'est-à, dire que les hyphes palissadiques commencent à pousser entre les hyphes ordinaires, de sorte qu'il se peut que celles-ci semblent être attachées aux groupes. Mais les hyphes sous l'hyménophore se sont déjà lâchées; en particulier précisément sous les groupes on voit se dessiner une ligne blanche, due à un nombre restreint d'hyphes. Une chambre lamellaire et annulaire ne se forme pas, les chambres lamellaires radiales et séparées ne se montreront que plus tard.

Les hyphes dans le stipe ont un cours longitudinal, elles se sont déjà mises à enfler. L'écorce du pied n'est pas encore nette, au contour se trouvent de grands poils. La délimitation du lipsanenchyme et du tissu du pied n'est pas non plus nette et en outre le voile sur le chapeau ne se reconnaît pas facilement. Un voile environnant la marge du chapeau se dessine pourtant nettement.

3. Le stade de fig. 65, pl. 10 (longueur 0,64 m.m., largeur 0,37 m.m.) ressemble au précédent, cependant il se trouve dans un état un peu plus avancé. Le développement des lamelles progresse par un allongement des bandes stériles vers le bas, de sorte que les hyphes palissadiques apparaissent en arcs, arrangées autour des cavités lamellaires radiales qui sont situées en dessous. De l'examen détaillé de ce mode paraît donc qu'en fait le développement par plissètement et le développement sus-mentionné ne s'éloignent pas beaucoup l'un de l'autre, sauf *quant à la naissance des palissades*. Les hyphes minces du chapeau (diam. 2 μ) ont en général une direction en bas, due à la croissance vive des parties extérieures de celui-ci. Les corpuscules ronds sur le chapeau (voir la phot.) ne sont en réalité pas de cellules; ils proviennent de la coupe transversale de longs poils, qui entrecroisaient apparemment notre section.

4. La fig. 66, pl. 11 représente un stade tellement développé qu'il ne se changera plus dans une mesure importante, excepté naturellement l'épanouissement du chapeau (longueur 0,88 m.m., largeur 0,58 m.m.). Les cellules du pied ont une forme rectangulaire, elles sont rangées régulièrement comme les briques d'une muraille. Des hyphes minces se trouvent entre les files de cellules enflées. Au milieu du stipe il y a une cavité avec des hyphes minces (le protenchyme), mais celle-ci n'a pas été touchée à la coupe. Sur le contour du pied se trouvent des poils de la même nature que ceux qui se hérissent sur le chapeau. Quelques débris des voiles se trouvent au bord du chapeau et entre les lames et le pied, là on voit une couche mince d'hyphes qui entoure le stipe et qui s'est déjà détachée de l'arête des lames. *C'est donc le voile partiel fugace provenant du lipsanenchyme.* Au passage du stipe dans le chapeau

on voit tout à coup s'arrêter le tissu à éléments enflés, car la trame du chapeau consiste en des hyphes minces, entrelacées. Le tissu dans le canal médullaire, qui n'a pas été représenté sur la photographie, se poursuit insensiblement dans la trame du chapeau.

À fort grossissement on observe *que les larges cellules du pied qui semblent s'arrêter abruptement au niveau de la région inférieure du chapeau, peuvent être continuées par des hyphes qui s'amincent au fur et à mesure et qui se dissolvent dans les hyphes de la trame densément intriquées.* Dans les parties penchées du chapeau les hyphes de la trame ont pourtant un cours parallèle. *La forme robuste du pied de ce primordium est à noter*, c'est un caractère spécifique se présentant dans tous les primodiums sectionnés.

L'épiderme du chapeau qui se montre à ce stade est hyméniforme. Il se compose de palissades serrées ($\pm 20 \mu$ de longueur), entre lesquelles se trouvent les poils cystidiformes, *qui s'éloignent de plus en plus les uns des autres à mesure que le contour du chapeau s'étend.* Car le nombre des poils ne semble pas augmenter. Les poils développés ont une forme de bouteille ($48-60/10 \mu$) à ventre étroit et à long col pointu et à contenu protoplasmique évident surtout dans le col. La fig. 67, pl. 11 donne un détail de cet épiderme hyméniforme d'un exemplaire encore plus âgé (longueur environ 2,5 m.m.). Le tissu de la trame du chapeau s'est mis à enfler; on voit l'épiderme hyméniforme avec quelques poils s'élevant sur celui-ci (Pour la métamorphose des palissades voir la vue générale du développement dans le genre *Copr.*, etc.).

5. La coupe transversale fig. 68, pl. 11 (diam. 0,64 m.m.) nous fournit une image à peu près conforme à celles auxquelles nous sommes accoutumés. Il nous semble superflu de répéter toujours les mêmes détails (comp. les descriptions des espèces précédentes), seulement la présence nette du voile partiel entre les lames et le pied tire l'attention. La trame des lames se présente assez emmêlée, un subhyménium ne se dessine pas nettement. On voit les lamelles alterner avec les lames. Leurs dimensions différentes sautent aux yeux. Le développement des feuillerts s'est accompli ici d'une façon relativement irrégulière, quoiqu'il se puisse que cette irrégularité ait été influencée par une coupe oblique. On peut aisément se convaincre qu'une section tangentielle auprès du pied touche au plus 7 ou 8 grandes lames; vers l'extérieur ce nombre se restreint à 5 ou 3. C'était ce que nous venons de constater; la conclusion que les lamelles naissent après par plissement nous semble évidente. Les lamelles se trouvent de plus dans les espaces entre les lames, les chambres lamellaires radiales, et nous ne voyons nulle part l'arête de ces lamelles en contact avec le tissu du voile partiel. On dirait en jugeant d'après

cette image qu'au moins la plus grande partie des lamelles naît par plissement; mais encore une fois: nous n'avons point rencontré les structures qui ont été décrites d'une manière si détaillée par Levine, quand on passe vers l'extérieur au niveau de l'hyménophore. (Ces structures se présentent comme un dédoublement des arcs d'hyphes palissadiques dans l'incurvation des arcs primaires, pendant que le tissu du chapeau reste continu avec le voile en dessous entre ces deux nouveaux arcs).

La faiblesse des voiles chez cette espèce est donc frappante, particularité qui tire l'attention d'autant plus que cette forme semble être spécialisée à d'autres points de vue, le commencement des palissades étant un phénomène déviant et intéressant. Un voile universel n'est pas manifeste; on doute que dans certains stades le primordium soit couvert d'une enveloppe, ce sont principalement les grands poils, se présentant déjà de bonne heure, qui s'imposent à notre vue. Cela n'empêche pas qu'à la marge du chapeau tout d'abord des hyphes d'un voile qui l'entourent sont manifestes et c'est pourquoi nous sommes obligés de reconnaître la présence d'un voile général bien réduit. Le lipsanenchyme était bien évident à notre premier stade, il était à dépister à travers tous les stades primordiaux. Un voile partiel achevé n'est pas formé, le champignon adulte est dépourvu de toute sorte de voile, il est nu et glabre (les poils cystidiformes ne se montrent qu'au microscope). Néanmoins nous sommes obligés de prendre cette espèce comme une forme à deux voiles (le type bivélangiocarpe) dont les dimensions discrètes (surtout du voile universel) peuvent être dues à une régression.

22. COPRINUS MISER (Karst.) Kühner.

(*Coprinus neglectus*¹⁾ nov. sp.?)

Nous avons examiné le développement d'une petite espèce fimicole, provenant d'un tas d'excréments de vache, que nous prenons pour *Coprinus miser* (Karst. - *Psathyrella subtilis* Ricken - *Coprinus subtilis* Fr. sensu Romagnesi, etc.), mais il n'est pas certain que notre espèce et celle-ci soient identiques. Cette espèce sans voile sur le chapeau et à voile à peine perceptible entre la marge piléique et le pied se range dans le groupe de *Coprinus ephemerus* par la présence de poils (glanduleux) sur le chapeau. En voici la description:

Caractères macroscopiques: Chapeau longtemps elliptique dans la direction verticale, finalement passant par campanulé à étalé (seule-

1) *neglectus* = négligé.

ment dans l'air humide, pied parfois si court qu'il est complètement masqué par le chapeau); *tout à fait dépourvu de voile* (seulement on observe à la loupe sous un agrandissement relativement fort quelques fibres qui relient la marge au stipe, quand celle-ci est encore appliquée contre le pied, mais qui après disparaissent complètement); mince (épaisseur s'élevant à 0,5 m.m. chez des exemplaires adultes), hyalin, pelliculaire, marcescent (aussi dans l'air humide); diamètre chez des exemplaires étalés jusqu'à 15 m.m., *souvent considérablement plus petit* (la limite inférieure est difficile à préciser), longueur chez des exemplaires encore fermés jusqu'à 7 m.m. environ; *d'abord jaune-brun clair à sommet plus foncé (brun)*, se colorant plus ou moins rapidement grisâtre par les lames en particulier dans les sillons; sillonné radialement à sillons fins (sauf au sommet, les sillons se trouvent sur le dos des lames). *Pied* au commencement très court, finalement atteignant une longueur de 5 c.m. (parfois même 7 c.m.), à peine large d' 1 m.m., environ partout de la même largeur, seulement un peu aminci au sommet; fistuleux; très frêle, dans un état turgescent rigide, aqueux, quand on le casse sub-pelliculeux, creux; blanc, un peu transparent; couvert de fibrilles fines longitudinales qui passent dans la marge piléique (à la loupe) chez les exemplaires jeunes; à la base un peu épaisse (adhéré au substratum). *Lames* d'abord blanches, ensuite grisâtres par les spores, finalement noires (à grossissement fort pointillées finement par les spores noires); minces, d'environ 1 m.m. de largeur; adhérentes au pied, mais se détachant aisément de celui-ci en se desséchant. Entre les lames se trouvent les lamelles régulièrement alternant avec celles-ci (1 2 1 2 1). Quand le chapeau est étalé les lames noires rayonnent en contrastant avec le chapeau transparent et membraneux. *Chair* très mince, dans le chapeau brun clair, inodore.

Caractères microscopiques: *La surface piléique se compose de cellules environ isodiamétriques ou un peu cubiques* (longueur environ 20 μ , largeur environ 18 μ) à paroi relativement épaisse (environ 1 μ), (qui proviennent d'une couche palissadique — voir le développement); dans les sillons se trouvent de fines vésicules (ce sont probablement des cellules qui se sont détachées de la couverture piléique). *Parmi les cellules de la surface on voit de nombreux poils dans toutes les phases de développement se hérissant du chapeau, vers le bas ventrus, à col d'abord mince et aigu, après claviforme, à partie apicale globuleuse:* contenant une sécrétion qui la rend noire et opaque dans notre matériel fixé dans la solution faible de Flemming (acide osmique!) et conservé en alcool, dépassant la surface jusqu'à 40 μ (c'est la longueur du col, largeur de la partie ventrue enfoncée dans l'épiderme p.e. 12 μ ; la couleur noire de la partie supérieure ne

se présentait pas dans le matériel frais; ces poils ont été observés dans un échantillon jeune, encore fermé). *De pareils poils se trouvent à la surface du pied*, débordant le pied de 37-55 μ , largeur de la partie ventrue 9-18 μ , largeur du col 4,5-5 μ (les dernières mesures ont été prises à un autre échantillon). *Quoiqu'il y ait un grand nombre de ces poils sur le chapeau des exemplaires jeunes, ils ne se présentent que rarement chez les carpophores adultes* (nous avons observé le contenu de ces poils excréteurs sous forme de gouttelettes hors des cellules, il n'est pas exclus que ces éléments s'écroulent donc après avoir versé leur contenu). *Hyménium à éléments enflés, celluleux* (les palissades se sont transformées en pseudoparaphyses). Basidies à 4 spores, longues (longueur 18,5-23 μ , largeur 9 μ), dépassant les autres cellules d'environ 7 μ , à stérigmates assez longs. Les cystides ne se présentent que chez des carpophores avancés sur la face des lames et des lamelles de même qu'à l'arête. Elles ont une forme de bouteille à long col ou presque cylindrique. Leurs dimensions varient considérablement, les plus longues cystides sont plutôt cylindriques 69-104/11,5-14 μ , sommet 5,5-7 μ . Les plus petites sont ventrues 32-55/11,5-18,5 μ , sommet 3,5-6 μ . *Spores joliment elliptiques dans la plupart des cas, 7-14/5,5-7 μ , à paroi pas très épaisse, lisses, à pore germinatif apical.* Quelques exemplaires pourtant montraient *des spores environ triangulaires jusqu'à rondes* (longueur environ 9 μ , largeur 5,5-9 μ), à côté des spores elliptiques. Spores longtemps incolores, ensuite jaune clair; brun clair; brun-violacé, ou brun-noir transparent, finalement violacé foncé. Sporée noire.

Cette espèce menue qui vient sur la bouse a le port et environ la couleur de *Coprinus miser* et égale les figures de Lange jusqu'aux détails (Flora, Tab. 157). Peut-être est-elle un peu plus grande, mais cela n'importe. Cependant Lange et Kühner déclarent tous les deux que le *Coprinus miser* est dépourvu de poils cystidiformes sur le chapeau. Les poils glanduleux qui se trouvent à la face piléique et pédiculaire marquent notre espèce et l'approchent du groupe de *Coprinus ephemerus*, affinité qui sera confirmée par l'examen du développement. Faut-il supposer que les auteurs susmentionnés ont négligé tous les deux ce caractère en examinant seulement des exemplaires trop âgés? Cela n'est point du tout impossible car les exemplaires très menus ont déjà perdu les poils (voir le développement). Si ce caractère différentiel n'existe pas, nous n'hésiterions pas à identifier les deux espèces, mais tant que cette identité n'est pas un fait avéré, il ne nous reste qu'à considérer notre plante comme une espèce à part. Néanmoins nous la désignons provisoirement par le nom de *Coprinus miser* en attendant une décision ultérieure. S'il

se montre qu'il y ait en effet deux espèces, se ressemblant tellement, nous proposons pour notre plante le nom: *Coprinus neglectus* (nov. sp.).

Ricken décrit les spores de *Psathyrella subtilis*: cylindriques, ovales $12/7 \mu$, Lange (Flora) mentionne: „spores arrondies, triangulaires, diam. $7-9 \mu$ ”. Nous avons rencontré les deux types (voir plus haut). Pour la question des „setulæ” voir aussi la: Vue générale du développement dans le genre *Coprinus*, etc.

1. Cette espèce est tellement minuscule (quand le chapeau est encore fermé sa longueur ne se monte qu'à 1 ou 1,5 c.m.), qu'il est extraordinairement difficile d'orienter les exemplaires dans la parafine, de façon que des coupes exactement dirigées sont difficiles à pratiquer. Il faut avoir recours au hasard et sectionner plusieurs primordia; on finira par rencontrer les coupes désirées. Il se conçoit que notre premier stade se trouve déjà dans un état assez avancé, mais heureusement il montre le développement des hyphes palissadiques d'une manière satisfaisante, la coupe étant un peu tangentielle. La fig. 69, pl. 11 représente ce stade (longueur 0,28 m.m., largeur 0,17 m.m.); on s'imaginera facilement la grandeur quand on considère une spore quelconque qui s'est adhérée à la face supérieure et qui a une longueur de 28μ). La structure celluleuse (*pseudoparenchymatique*) du primordium est surprenante. Déjà à ce stade primitif on voit presque partout des cellules au lieu de filaments; nous inclinons à comprendre ce phénomène comme un signe de spécialisation, quoique cette structure disparaisse plus tard partiellement (comp. aussi les Mycènes traités). Sous ce point de vue la description du primordium est simple. La délimitation entre chapeau et pied a été désignée par un lacement léger du primordium; mais principalement par le développement des groupes d'hyphes palissadiques, sous lesquels se trouve une ligne plus claire à cause de quelques ruptures fines dans le tissu et probablement aussi, parce que la nature du tissu est là plus filamentuse, comme en-dessus des groupes palissadiques. Les cellules dans le stipe prennent déjà une forme rectangulaire, elles sont de taille différente, vers la base un peu plus grandes; les cellules dans le chapeau sont en général plus petites et rondes ($d. 2-4 \mu$), mais vers le contour elles s'agrandissent notamment ($d. jusqu'à 10 \mu$). Sous peu la couche hyméniforme sur le chapeau se montrera déjà parfaitement développé. On aperçoit dans cette coupe trois groupes d'hyphes palissadiques qui se dessinent par une coloration plus forte. Entre eux on voit des passages à teintes plus claires, c'est là que les hyphes palissadiques paraissent manquer à fort grossissement. Les hyphes palissadiques convergent un peu à leurs extrémités inférieures, mais il n'y a pas encore

d'indication de cavités ici. *Par sa structure homogène, par ses palissades en groupes et par l'absence de toute trace de voile au début*, le primordium de cette espèce nous offre un aspect particulier, que nous n'avons pas encore rencontré et qui peut être considéré comme la marque d'une *spécialisation prononcée*.

Nous ajoutons une coupe médiane d'un tel stade (fig. 70, pl. 11), montrant que les groupes d'hyphes palissadiques s'étendent peu dans la direction centrifuge (Cf. la fig. d, schéma du chapeau, vu de haut). Le stipe est ventru, il est aussi épais au niveau du passage dans le chapeau. Il n'y a pas une chambre lamellaire, les groupes palissadiques se trouvent au milieu de tissu primordial celluleux. Un lipsanenchyme ne se dessine pas; cependant deux parties un peu plus foncées indiquent que le contour du pied se différenciera un peu vers l'intérieur, laissant de reste une bande étroite de tissu primordial sous l'hyménophore. Il n'y a pas encore de traces de la marge piléique. Quand on passe en coupant par la périphérie du même primordium, on acquiert p.e. la coupe tangentielle de fig. 71, pl. 11, cette fois-ci à deux groupes d'hyphes palissadiques. Il résulte donc de ces trois coupes, qu'un tel primordium possède au commencement 6 (à 8) groupes d'hyphes palissadiques.

2. Le champignon suivant nous montre le développement des lames d'une manière plus accentuée (fig. 72, pl. 11, longueur 0,42 m.m., largeur du stipe 0,21 m.m., coupe tangentielle, assez éloignée de l'axe, là où les groupes de palissades sont sur le point de s'évanouir dans le tissu de la marge piléique). Les cellules du pied se sont agrandies considérablement; vers le haut elles deviennent plus petites et encore plus en haut elles sont remplacées par un tissu plutôt filamenteux, représentant le lipsanenchyme dont le volume s'est donc étendu. (Dans la coupe 5 le voile partiel a une nature celluleuse). Le primordium du chapeau s'est différencié à ce stade: on le discerne par sa couleur plus foncée. Il frappe qu'un tissu plutôt filamenteux (d. 2-3 μ) semble avoir succédé aux cellules de la partie supérieure du primordium. En réalité la nature filamenteuse du chapeau dans cette coupe dépend de la distance de l'axe, *les cellules restent au-dessus du stipe, mais le chapeau commence à envoyer des deux côtés (autour des groupes palissadiques) des hyphes fines*.

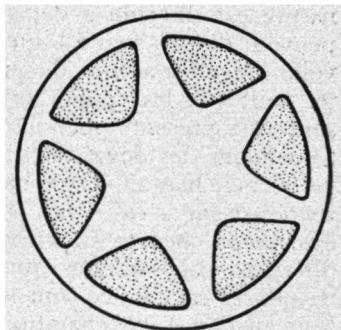


Fig. d. Schéma du chapeau de
Copr. miser(?), vu de haut.

A l'origine des hyphes palissadiques ces parties latérales filamenteuses sont peu notables, mais elles s'accroissent à mesure que le primordium et les palissades se développent. En même temps cette partie excroissante du chapeau s'infléchit en bas. A la surface les grandes cellules sont restées, au contraire, ce qui cause que le contour du chapeau se dessine plus clairement. Une pellicule foncée qui entoure cette ligne claire doit être due au frottement dans la crotte ou bien elle provient de fragments d'hyphes quelconques qui ont été entraînées par le jeune champignon qui s'étendait, sa vraie nature est difficile à dépister. Les grandes cellules et la pellicule peuvent donner lieu à l'interprétation incorrecte de la présence d'un voile universel autour du pileus, en effet il n'y a pas de traces d'un tel voile (cf. les coupes précédentes). Quelques poils cystidiformes sont déjà présents, mais ils ne sont pas distincts à la photographie. Cependant des deux côtés de la marge pileique le voile s'étend un peu vers le haut et vers le bas; à notre avis *c'est le simple reste du voile universel qui a été réduit à un tel degré*, comme cela se présentait également chez le *Coprinus ephemerus*. On voit ici deux groupes d'hyphes palissadiques qui se sont arrangées distinctement autour de petites cavités; ce sont les fentes radiales qui se forment chez ce type au lieu d'une chambre lamellaire continue. On pourrait s'étonner que le nombre des groupes d'hyphes palissadiques soit tellement restreint; les lames sont chez cette espèce menue pourtant très peu nombreuses, phénomène que l'on rencontre très souvent chez les petites espèces. Quand on pratique des coupes plus près de l'axe on voit augmenter le nombre des lames, qui se monte à cinq dans une telle coupe tangentielle de cet exemplaire. Cette particularité confirme les rapports que nous venons d'élucider pour *Coprinus ephemerus*; de l'intérieur à l'extérieur le nombre des lames (ou celui des groupes d'hyphes palissadiques) diminue au lieu d'augmenter selon Levine. Les lamelles ne sont pas encore présentes, mais elles se forment aussi dans ce cas par plissement.

3 et 4. Les figures suivantes ont été ajoutées pour exposer ces rapports d'une manière plus abondante. Elles ne donnent pas de nouveautés, sauf la couche palissadique autour du chapeau, qui se montre d'une manière très régulière à la phot. 73, pl. 12 (largeur du chapeau 0,28 m.m.) d'un stade plus avancé. La coupe a été prise auprès de l'axe. On voit les lames qui se sont pressées contre le stipe, il n'y a pas de palissades sur l'arête des lames. Les fentes radiales ne sont pas évidentes, elles semblent être remplies, mais c'est dû au voisinage du stipe et du voile dont les hyphes ont été prises par la coupe.

La coupe de la fig. 74, pl. 12 (longueur 0,38 m.m., largeur 0,25

m.m.), qui représente un échantillon à chambres lamellaires distinctes ne révèle du reste que les mêmes détails. Qu'on fasse attention à la marge pileïque où la transgression du voile sur une petite surface du chapeau est évidente (surtout à droite).

5. La fig. 75, pl. 12 représente un primordium (longueur 0,28 m.m., largeur 0,25 m.m.) qui se trouve déjà à peu près dans un état achevé; nous nous en servons principalement pour l'étude des rapports du voile. Du reste le primordium ne s'est pas changé considérablement. Dès son état primitif il garde une structure en grande partie fixée. On peut se renseigner facilement des détails à la photographie: les cellules rectangulaires du stipe, le chapeau courbé en bas (dont la trame a une structure plutôt celluleuse au milieu et dont la trame des parties latérales consiste en des hyphes parallèles, très minces), la couche d'éléments sacciformes sur le chapeau; ce sont des palissades qui se transformeront en cellules environ isodiamétriques (voir la vue générale du dév. dans le genre *Copr.* etc.), enfin les lames, dont celle à gauche se trouve dans son étendue entière dans la coupe, de sorte qu'on est capable de constater qu'il n'y a pas d'espace entre l'arête de cette lame et le pied. A droite, au contraire, la distance entre le fragment de lame et le pied permet mieux d'observer les rapports des voiles. *Le tissu qui se trouve entre la marge du chapeau et le pied est donc le voile entier, qui ne provient que de l'entraînement des séries d'hyphes qui se trouvaient à l'extérieur du stipe et qui ne se distinguaient au début du tissu du pied situé plus profondément que par ses cellules plus étroites.* Le voile partiel, se prolongeant donc insensiblement vers le bas dans les tissus extérieurs du stipe, a une nature finement celluleuse. Quand on étudie exactement la marge du chapeau, *on voit que les hyphes du „voile” se continuent pourtant un peu le long de sa surface extérieure* (cf. fig. 76, pl. 12). Néanmoins cette rallonge vélaire n'est qu'extraordinairement réduite, les grandes cellules de la couverture palissadique la supplantant un peu plus vers le haut. Ce phénomène est causé par la différenciation un peu plus interne de la marge pileïque, de sorte que quelques hyphes du contour du primordium revêtent encore le bord du chapeau. Un voile universel manque ici (voir aussi stade 1); mais est-ce que nous sommes obligés de considérer la partie latérale du voile comme reste d'un voile universel réduit que nous avons rencontré également chez le *Coprinus ephemerus*? Rien ne nous empêche de prendre le tissu entre la marge du chapeau et le stipe comme voile partiel. Nous avons vu que le voile partiel est constitué le plus souvent par un tissu primordial (protenchyme) qui reste dans l'angle entre chapeau et stipe, que nous avons nommé lipsanenchyme. En fait les mêmes rapports se présentent ici. Il n'est pas sûr

que le protenchyme de ce primordium soit caractérisé dès son origine par une nature celluleuse, il se peut qu'il se montre dans un état encore plus primitif, plutôt filamenteux, mais en tout cas il se métamorphose du moins de très bonne heure dans un pseudoparenchyme. Les assises situées à l'extérieur du pied qui passent dans le voile partiel ne présentent donc en réalité que ce lipsanenchyme. Une partie réduite de ce tissu est située latéralement de la marge pileuse. Ce n'est également qu'une barre de tissu primordial qui a été mise de côté par les différenciations du chapeau et du pied. Il est donc dans une certaine mesure logique de la prendre comme *un appendice du voile partiel, quoiqu'elle soit située latéralement*. Mais parfois le voile universel entier lui-aussi ne se compose que de protenchyme laissé au contour du primordium (cf. le développement de *Galerina paludosa*). C'est pourquoi nous tendions à regarder les hyphes peu abondantes autour du primordium de *Coprinus ephemerus* comme voile universel. Dans ce cas-ci le voile est encore beaucoup moins notable et plus local et le tissu en question n'a pas une nature filamenteuse comme chez *Coprinus ephemerus*. Dans l'état le plus jeune (1) on ne voit rien d'un voile universel, l'homogénéité du primordium saute aux yeux. En considération de ces données on pourrait opter pour la thèse de l'absence complète du voile universel, mais c'est à un certain degré une affaire d'appréciation. Le mode de développement serait donc sous ce point de vue *paravélangiocarpe*. Si l'on admet par contre que ce voile est un reste, dû à une régression on peut aussi nommer ce type de développement en vue des rapports chez des espèces voisines: *bivélangiocarpe*.

Dans ce stade le voile partiel ne s'allonge pas distinctement vers le haut entre le stipe et les lames. Les poils dressés sur le chapeau sont évidents. Au milieu du stipe il y a comme toujours une colonne à hyphes minces, où la cavité du stipe naîtra plus tard, mais elle n'a pas été touchée dans cette coupe.

6. La dernière photographie d'un champignon (pl. 12, fig. 77) dont le chapeau est sur le point de s'étaler (longueur 1,25 m.m. largeur 0,62 m.m.) et dont la marge du chapeau a été figurée, peut servir à démontrer que le voile est très futile à ce stade. Il est compréhensible qu'on n'en aperçoit rien chez le champignon adulte. Tout ce qu'on en voit sont quelques débris en dessous de la marge pileuse. Les lames sont encore pressées contre le stipe. La trame des lames semble être régulière. On voit deux bandes noires parcourir la lame de haut en bas, c'est l'hyménium coupé deux fois, car cette coupe a touché deux lames situées l'une à côté de l'autre.

23. PSATHYRELLA SUB-ATRATA (Batsch.) Fr.

1. La première coupe d'un primordium très jeune d'une forme plus large (0,41 m.m.) que longue (0,37 m.m.), pl. 12, fig. 78, prise un peu tangentielle, révèle distinctement *la couche palissadique qui paraît dans ce cas indubitablement continue*. Sous les hyphes palissadiques il n'y a pas de traces d'une chambre lamellaire annulaire, l'espace du côté droit s'y trouve par accident. Du reste le primordium se constitue d'hyphes densément entrelacées (d. 3-4 μ , dans le chapeau elles paraissent être un peu plus minces) et *il est entouré d'un voile universel à hyphes peu serrées* parmi lesquelles il y en a qui sont plus larges que celles du primordium (diam. 4-6 μ). Elles sont divisées par des cloisons, mais *parmi elles se trouvent de longs poils à base un peu enflée* (voir plus loin). D'autres différenciations manquent.

2. Nous nous intéressons principalement au développement des lames. En faisant passer en revue plusieurs coupes on observe que la couche palissadique reste ininterrompue. Quoiqu'elle devienne par là un peu irrégulière, ce qui provient du plissement, on n'aperçoit nulle part des bandes stériles entre les hyphes palissadiques. La photographie suivante (pl. 13, fig. 79, longueur 0,5 m.m., largeur 0,41 m.m., coupe tangentielle) montre une partie d'une couche palissadique pareille. Le plissement a commencé, sous l'hyménophore on voit une chambre lamellaire; ou bien *les plis, quoique peu élevés, ont déjà atteint le tissu du voile en dessous*, de sorte que l'espace sous l'hyménium est divisé dès ce stade en fentes radiales séparées les unes des autres. Dans les tissus du stipe et du chapeau il n'y a pas de changement notable (les hyphes de la base du stipe se sont mises à enfler). Il paraît que les éléments larges dans le voile sont des poils à part qui ont une paroi assez épaisse, de sorte qu'ils prennent plus de couleur et qui se hérissent du primordium par leur longueur considérable. Il y a des poils qui se trouvent dans le sens de toute leur longueur dans le voile universel, faisant l'effet d'appartenir complètement à ce voile. Mais d'autres de ces éléments semblent émaner des tissus situés un peu plus à l'intérieur, ils semblent être fixés à la surface piléique ou pédiculaire. *Les poils disparaissent donc avec le voile*, ceux qui étaient enfouis (à leur base un peu enflée) dans le tissu sous le voile sont également repoussés.

3. La figure suivante (pl. 13, fig. 80, longueur du prim. 1 m.m., largeur 0,6 m.m.) exposent ces rapports d'une manière encore un peu plus accentuée, les plis s'étant plus allongés. La couche palissadique continue autour des plis est manifeste. Le voile peu abondant

se montre surtout à gauche, il s'entend qu'un voile peut être facilement écarté par les manipulations de la préparation, etc. Le stipe consiste en des hyphes parallèles (d. 4-6 μ), divisées en cellules par des cloisons. Les hyphes de la trame du chapeau sont beaucoup plus minces.

4. Après un laps de temps les plis lamellaires se sont pressés solidement contre le voile qui entoure le stipe (pl. 13, fig. 81, longueur du prim. 0,92 m.m., largeur 0,58 m.m.). *Le pied robuste de ce primordium et la forme plane du chapeau sautent aux yeux* (on rencontrait ces caractères aussi chez les deux espèces précédentes, principalement chez *Copr. ephemerus*). Les palissades à l'arête ont été écartées par la pression, les chambres lamellaires radiales sont présentes et cet ensemble nous offre encore une image familière. Rien n'indique que cette structure est née d'une autre manière que chez *Coprinus ephemerus* et *Coprinus miser*, la couche palissadique étant interrompue chez les dernières espèces.

Le voile universel dans cette coupe est peu abondant; latéralement à la marge piléique il est le plus épais. Les grands poils prennent le dessus sur ses autres éléments; *des hyphes normales entourent pourtant la marge piléique en passant dans le tissu en dessous, dont la surface du stipe ne se marque pas encore par une différenciation propre*. *Le pied n'est donc pas bien limité d'une partie du voile par un caractère différentiel de ses hyphes, dans ce stade aussi peu que dans les stades précédents* (cf. aussi le stade suivant). Parmi les hyphes minces très dispersées se trouvent surtout sur le chapeau les grands poils atteignant une longueur de 50 μ , à partie basale enflée (d. jusqu'à 12 μ), et insensiblement amincis vers l'extrémité supérieure, à sommet arrondi et obtus. Ce primordium montre un commencement de gonflement des hyphes du pied qui sont arrangées proprement parallèles (à cellules relativement courtes, d. jusqu'à 9 μ).

Faute d'une organisation différentielle de la surface du stipe un lipsanenchyme est difficile à discerner. *Le stade suivant néanmoins fait voir qu'il y a un voile entre la tranche des lames et le stipe*. On est donc obligé de constater qu'il y a d'abord si peu de différence entre les hyphes de la partie supérieure du stipe et celles du lipsanenchyme que ces tissus passent imperceptiblement l'un dans l'autre.

5. Enfin nous étudierons une coupe presque médiane à travers un primordium dont toutes les diverses parties sont préformées (pl. 13, fig. 82, diam. du chapeau à sa marge 1,4 m.m., le pied s'étant déjà considérablement allongé). A propos de coupes de primordia bien plus âgés encore, nous constatons qu'il durera, avant que le chapeau aille s'étaler. Mais des changements importants quant à l'organisation histologique ne s'effectuent plus, sauf naturellement la matura-

tion de l'hyménium. Nous nous servirons principalement de cette coupe pour observer *les faces extérieures de ce champignon qui paraissent être dépourvues de revêtements vélaires sur de larges parties*. La surface lisse du chapeau est surprenante, même les poils à parois épaisses ont totalement disparu. Quand on étudie un chapeau d'un champignon adulte on n'aperçoit donc souvent rien de ces poils qui ne se montrent que pendant certaines phases du développement et dont la présence peut avoir une valeur pour l'appréciation des affinités (Lange, Flora, les décrit). Au lieu de ces poils et du voile lâche *une couche à palissades serrées entoure le chapeau*, les palissades ayant une forme de massue, environ $20\ \mu$ de longueur et à leur tête $6\ \mu$ de largeur. Il est probable qu'un tel revêtement du chapeau se présente généralement dans les genres *Psathyrella* et *Psathyra*. Lange (Flora) mentionne que „The epiderm of the cap is generally made up of almost isodiametric, polygonous or globate cells” (Part IV, p. 89); nous avons été capables de déterminer que les palissades de la couverture hyméniforme se changent chez plusieurs espèces en des cellules. (Voir la Vue générale du développement dans le genre *Copr.*, etc.).

La surface du pied est également lisse (sauf à la partie où le voile est fixé), les cellules des couches extérieures du stipe prenant moins part au gonflement comme à l'ordinaire et par cela restant minces comme les hyphes primordiales (du protenchyme). Il est intéressant à étudier le voile qui se trouve entre la marge piléique et le stipe et qui est à ce stade donc distinctement visible à l'œil nu, malgré sa nature peu frappante et fugace. La phot. 83, pl. 13 représente ce voile plus agrandi. *On peut en distinguer clairement une partie extérieure à hyphes parallèles, minces (d. 4-5 μ) à cellules rectangulaires* (p.e. de $20\ \mu$ de longueur), qui ont donc la même structure que celles des couches extérieures du stipe et qui en effet passent dans celles-ci sans séparation perceptible. Elles sont appliquées contre la marge piléique et se poursuivent un peu le long de la marge du chapeau (à la photographie à droite; à gauche elles sont déjà déchirées); mais celle-ci s'étant déjà différenciée de manière que les palissades se sont formées perpendiculairement à sa surface, il y a à cet endroit une ligne de démarcation bien nette. *Vers l'intérieur du voile les hyphes montrent une structure un peu modifiée*, quoique leur diamètre soit à peu près le même: elles prennent plus de couleur à cause de leur contenu protoplasmique plus abondant, elles se hérisSENT obliquement du pied (vers la marge piléique), elles sont un peu entrelacées et ondoyantes. En considération de notre description du stade précédent on peut aisément interpréter cette situation. Les hyphes passant dans le contour du stipe sont les hyphes protenchymatiques.

que nous avons déjà aperçues au stade précédent, elles n'appartiennent donc pas au voile universel de la fig. 78. *Ce voile primaire a donc été écarté complètement de sorte que nous avons ici affaire à un protovelum au sens d'Atkinson.* Avec le voile les grands poils de la surface ont disparu. *Cette situation peut élucider la situation chez Coprinus miser et Coprinus ephemerus (cf. les descriptions de ces espèces).* Les hyphes de la partie interne du voile qui semblent aussi émaner du pied sans grande modification et que nous pouvons nommer lipsanenchyme, forment donc après le voile partiel „sensu strictu”, elles se rattachent à une partie du stipe située plus haut et moins différenciée encore; leur plus grande richesse en protoplasme est donc compréhensible. Ces hyphes sont à dépister jusqu'à l'angle entre le chapeau et le stipe, ce voile partiel s'aminçissant de plus en plus vers le haut (fig. 82 à gauche).

La coupe que nous avons traitée est prise un peu tangentiallement; la cavité au milieu du stipe n'a pas été touchée; néanmoins elle existe, et elle contient encore à ce stade des hyphes lâches protenchymatiques comme à l'ordinaire. Le stipe se compose maintenant complètement d'hyphes, environ rectangulaires (d. p.e. 12 μ), mêlées d'hyphes plus minces. Les hyphes de la trame du chapeau sont encore minces, très densément entrelacées, le tissu du pied et celui du chapeau passant assez abruptement l'un dans l'autre. Les hyphes de la couche inférieure du chapeau s'incurvent vers les lames, formant ainsi leur trame, qui paraît être régulière.

6. Et pour finir nous avons ajouté deux photographies de coupes transversales (d. 1,17 m.m., pl. 13, fig. 84 et fig. 85) à un grossissement faible et à un autre plus fort. Ces images ne révélant rien de nouveau, servent exclusivement à compléter notre série de coupes. Nous fixons l'attention sur les lamelles secondaires qui se trouvent alternant avec les lames et qui se forment évidemment par plissement. Les lames se pressent contre le pied et les palissades ont été écartées un peu à la tranche des lames, ce qui se montre encore plus nettement à la coupe plus grossie. Les poils sur la surface du chapeau ont déjà presque disparu, à la deuxième photographie on en voit encore un. A cette coupe la couche palissadique qui entoure la trame piléique est beaucoup moins nette qu'à la coupe longitudinale, néanmoins nous l'apercevons ça et là. Au milieu du stipe se trouve la cavité remplie d'hyphes minces. La trame des lames se compose d'hyphes lâches, mais généralement dirigées vers l'arête, elles s'infléchissent en dehors, la trame paraît donc être régulière.

24. VUE GENERALE DU DEVELOPPEMENT DANS LE GENRE COPRINUS EN RAPPORT AVEC CELUI DE QUELQUES ESPECES VOISINES.

Il nous semble que *le mode de développement des lames commençant par la formation de groupes d'hypes palissadiques* a été suffisamment démontré chez *Coprinus ephemerus* et *Coprinus miser*. Cette constatation affirme que le genre *Coprinus* est loin d'être uniforme. Ces deux espèces sont sans doute très voisines. Nous avons déjà mis en évidence la connexité entre *Coprinus stercorarius* et *Copr. niveus*, mais les différences entre les deux premières espèces d'un côté et les deux suivantes de l'autre excèdent les caractères différentiels spécifiques d'une telle mesure qu'il n'est plus soutenable de maintenir toutes ces espèces dans le même genre. En effet on a créé des genres dans la Mycologie à propos de différences moins importantes!

Une des particularités les plus frappantes de ces deux premières espèces consiste en le caractère réduit des voiles, phénomène que nous avons rencontré également chez *Psathyrella subatrata*, mais d'une manière moins prononcée. *Cette réduction du voile se présente dans beaucoup d'espèces appartenant au genre Coprinus, mais dans d'autres le voile est au contraire abondant. La clôture de la chambre lamellaire semble être une fin importante dans le règne des champignons*, vu les manières différentes au moyen desquelles la nature parvient à une isolation de l'hyménium, du moins pendant une certaine période de son développement. De l'autre côté les champignons gymnocarpes témoignent de l'inutilité de ces structures; l'hyménium de ces espèces atteint parfaitement bien le bout de son développement sans une pareille protection. Il est curieux que tant d'espèces développent leur hyménium en plein air, tandis que chez d'autres des formations relativement compliquées sont requises pour abriter l'hyménium. Et il n'y a aucune indication que ces formes simples, dites gymnocarpes, éprouvent les inconvénients par le manque des structures protectrices. En tout état de cause le développement interne de l'hyménium a certainement sa raison d'être, vu les structures spéciales qui servent à fermer la chambre lamellaire. L'abondance des voiles est intimement liée au barrage de l'hyménophore, car c'est le plus souvent le voile universel en collaboration avec le lipsanenchyme qui cause cette isolation. D'une manière complètement différente *le même effet physiologique* se réalise par l'incurvation et l'excroissance de la marge piléique (chez quelques bolets, parfois la marge se presse seulement contre le pied sans structure particulière), ou par les autres manifestations de la

pseudoangiocarpie selon Kühner, p.e. par une excroissance du pied (chez plusieurs *Mycènes*), ou bien par un emmêlement d'hyphes sortant du pied avec celles qui sont produites par la marge piléique (chez *Lentinus tigrinus* et les Gomphides; le terme pseudoangiocarpie, n'étant plus tenable, a été remplacé par pilangiocarpie, stipitangiocarpie, mixangiocarpie, voir le dernier chap.). D'une autre façon encore la communication de l'espace sous l'hyménophore avec l'atmosphère extérieure est générée par des poils et des cellules repoussées qui remplissent les sillons entre les lames en voie de formation, etc., ce qu'on trouve chez plusieurs *Mycènes*. Il y a donc de nombreuses variations quant aux structures qui ferment l'espace dans lequel l'hyménophore naît, tout porte à croire que ces structures existent en faveur de l'isolation du jeune hyménium. Cependant nous ne sommes pas bien informés de l'effet précis auquel la nature parvient par ces formations. Peut-être elles existent au profit de la température, mais nous n'en sommes pas sûrs. Atkinson a relevé à plusieurs reprises les espaces parfois relativement grands qui se présentent souvent dans le voile (et ils se manifestent aussi dans le pseudovoile, voir pl. 19, fig. 127) sous, ou latéralement de la chambre lamellaire (p.e. chez les *Psalliota*) et il croit que cette texture lâche rend l'aération de l'hyménium possible.

Les primordia de plusieurs espèces de Coprinus et de quelques Psathyrella ont une figure particulière. Nous l'avons déjà remarquée en décrivant les divers stades. *Le pied est ferme, le chapeau d'abord aplati* (p.e. pl. 13, fig. 81), de sorte que le port dans l'état primordial diffère beaucoup de celui du carpophore au moment où le chapeau va s'étaler, celui-ci ayant à ce moment une forme conique ou ovale, née par l'allongement de la partie marginale, tandis que le stipe s'est élancé. *La face inférieure du chapeau et le pied ne sont pas très espacés*, de sorte que les lames qui s'étendent vers le bas touchent rapidement le contour du stipe ou le lipsanenchyme qui se trouve autour de celui-ci (mais dans cet état jeune ceux-ci ne se sont pas encore bien limités l'un de l'autre). Nous venons de constater de tels rapports chez *Psathyrella sub-atrata*, tandis que Kühner les a mis en évidence relatifs à son *Pseudocoprinus disseminatus*. Les lames restent solidement pressées contre le stipe pendant le cours entier de leur développement ultérieur. Regardons maintenant les *Coprinus ephemerus* et *miser*. *La formation de groupes d'hyphes palissadiques ne représente qu'une adaptation à cette disposition interne.* Quand les lames plissées atteignent le tissu sous-jacent les éléments hyméniaux à l'arête sont tout de même écartés, de façon que leur naissance est inutile. La trame des lames reste donc simplement unie au tissu sous-jacent dès leur origine, pendant que les hyphes palissadiques naissent dans

les courbures entre les lames (tant qu'elles n'ont pas encore une face latérale). La réduction des voiles s'est probablement avancée chez ces espèces, elle est en particulier importante chez *Copr. miser*. (*Psathyrella sub-atrata* a encore un voile universel évident quoique lâche). Seulement du côté de la marge du chapeau se trouve dans les stades un peu développés, une bande de tissu vélaire provenant de la différenciation un peu plus interne de la marge piléique. Cette bande marginale constitue le voile universel entier dans *Coprinus ephemerus* quoique les poils superficiels fassent dans une certaine mesure l'effet d'un voile qui entoure le jeune carpophore. *Coprinus miser* n'a également qu'une telle bande mise de côté par la marge piléique; dans ce cas le lipsanenchyme est aussi peu abondant, pendant qu'il ne se distingue, pas plus que chez *Copr. ephemerus*. de cette bande quant à la structure de ses hyphes. Faut-il supposer que la réduction progressive du voile se rattache à la forme particulière du primordium, de même que le développement déviant des lames? Il est évident qu'on se met en quête des relations entre ces phénomènes; car, comme la face inférieure du chapeau et le pied sont si peu espacés, surtout à la marge piléique, celle-ci réalise toute seule l'isolation de l'hyménophore (elle reste pressée contre le pied). Il n'y a pas de chambre lamellaire dans un sens propre, il y a des fentes radiales qui sont à leur tour séparées les unes des autres par les lames: L'influence du voile est probablement devenue superflue par cette disposition. De l'autre côté on peut alléguer qu'il y a assez de formes qui ont aussi un chapeau ovale ou conique et chez lesquelles les arêtes des lames touchent la surface du pied pendant le développement et qui sont néanmoins pourvues d'un voile épais. Nous le voyons chez des espèces telles que *Coprinus niveus* et *stercorarius*; comme on devine facilement *Coprinus comatus* est très voilé; mais *Coprinus micaceus* à développement des hyphes palissadiques en groupes a aussi un voile universel, bien à distinguer (celluleux), et *Coprinus atramentarius* possède également un voile universel marqué (voir p.e. les photographies magnifiques d'Atkinson, Bot. Gaz. LXI-1916). Il paraît donc qu'une disposition du primordium telle que nous l'avons décrite n'est pas nécessairement accompagnée d'une réduction vélaire, de sorte que l'interprétation que nous venons de donner reste spéculative. Peut-être ces rapports seront mieux commentés quand un plus grand nombre d'espèces sera examiné au point de vue du développement.

*En tout cas une affinité étroite entre *Coprinus ephemerus* et *miser* est hors de doute.* Le même mode du développement des lames, la même figure générale du primordium, le voile universel rudimentaire, l'épiderme palissadique du chapeau avec les poils dont la partie

inférieure se trouve enfoncée dans dans l'épiderme sont les indications infaillibles sur lesquelles cette conclusion se fonde. *Coprinus miser* se range dans le groupe de *Copr. ephemerus*. Les différences entre ces deux espèces d'un côté et *Copr. stercorarius* et *niveus* de l'autre sont par contre tellement importantes qu'il faut les classer dans de divers genres, qui s'écartent notablement. Le voile universel est chez ces dernières bien développé surtout dans le *Copr. niveus* et se compose de deux parties: une partie filamenteuse à l'intérieur et une couche extérieure avec des sphérocystes; les feuillets naissent par plissement, l'épiderme du chapeau est différent et il manque de poils, la délimitation entre le chapeau et le voile progresse d'un manière centripète, etc. Romagnesi use dans sa clé analytique des principales espèces de *Coprinus* (Revue de Mycologie, Tome VI-1-'41) de la nature celluleuse qui montre l'épiderme de *Coprinus stercorarius* et *niveus*; quant à *Coprinus stercorarius* cela se conçoit, car les hyphes de l'épiderme sont déjà dans notre stade (pl. 8, fig. 53) divisées en cellules environ isodiamétriques, mais ces cellules sont arrangées d'une manière irrégulière, il n'est point du tout question d'une couche palissadique. Quant à *Copr. niveus* par contre l'épicutis de notre dernière coupe médiane (pl. 10, fig. 60) est constituée d'hyphes couchées à éléments très minces (d. 2 μ au plus), divisées en cellules longues. On se demande si l'on ne s'est pas trompé en prenant d'une manière erronée les cellules du voile pour celles de l'épicutis. *Coprinus niveus* ne nous semble point un champignon à épiderme celluleux. Ce même auteur tend à inclure les espèces de *Pseudocoprinus* parmi les espèces de sa clé d'une manière intolérable, car il veut les ranger parmi les groupes dépourvus de voile universel: *Psathyrella disseminata* a pourtant dans sa jeunesse un voile universel (Kühner, Le Botaniste 20).

Nous avons déjà prononcé l'opinion en considérant les différences susmentionnées que le genre *Coprinus* doit être du moins coupé en deux. Les auteurs anciens ont certainement ajouté trop d'importance à la déliquescence. Cependant il nous semble qu'une subdivision de ce genre à ce moment serait prématuree d'une manière injustifiable, car on n'est point du tout suffisamment informé des limites des divers groupes. Dans ce genre il y a encore à faire un amas d'observations sur l'origine des tissus, l'examen exclusif du revêtement du chapeau (méthode largement introduite dans la science mycologique par Kühner) nous engage à la prudence quant aux espèces voilés, bien que ce procédé ait contribué à nos connaissances indispensables pour une classification rationnelle (voir aussi: Comparaison des espèces examinées de *Lepiota*). Cela n'empêche pas que tous les mycologues se sentent obligés aux auteurs qui

s'en servent et qui ont acquis par son application un progrès considérable.

Et pour finir quelques observations sur les poils superficiels, caractère important dont on se sert au profit de la taxonomie, et sur l'épiderme piléique. Nous avons rencontré ces poils chez *Coprinus ephemerus* et *miser* et chez *Psathyrella sub-atrata*. Il se présentent aussi chez *Psathyrella disseminata*, nous avons été capables de les étudier dans quelques coupes de primordia avancés que nous avions à notre disposition. *Psathyrella disseminata* a dans ses jeunes stades un voile universel, consistant en des cellules à forme un peu irrégulière (diam. des cellules jusqu'à $26\ \mu$ chez ces primordia avec un diam. du chapeau de 0,53 m.m. et de 0,67 m.m.). Ce voile universel est le furfur qui a été observé déjà par les auteurs anciens sur le chapeau et le pied, furfur qui s'évanouit ultérieurement. C'est dommage que nous ne soyons pas bien informés, faute de coupes de primordia très jeunes, de la provenance précise des cellules du voile. Sont-elles nées par la transformation des hyphes du voile universel que Kühner décrit dans son stade de 0,3 m.m.? L'enveloppe primitive constitue-t-elle donc un velum innatum et après la naissance des cellules un velum transformatum, ou est-ce que nous avons affaire à un velum enatum, les cellules de la couverture étant répoussées par celles de la surface de la trame piléique et celles du contour du pied. La première supposition est la plus probable; Kühner, dont les descriptions portent en premier lieu sur le développement des lames de cette espèce, remarque que déjà dans le stade de 0,3 m.m. les hyphes du voile se terminent en des vésicules à la surface. Parmi les cellules du voile on trouve les poils susmentionnés (longueur 80-110 μ à ces stades), à partie basale ne se distinguant guère des cellules, mais plus riche en protoplasme, à col long et large (environ 60/11, 100/11 μ) à sommet obtus, parfois flexueux, pleine de protoplasme. Quelques-uns de ces poils sont dispersés le long du stipe. Lange (Flora) donne comme longueur des poils chez les exemplaires adultes 100-130 μ . Les poils naissent à peu près à la limite entre la surface et les cellules du voile, mais dans le voile. On voit d'abord des cellules rondes, à contenu plasmique frappant, attachées à des hyphes de la trame, un peu plus petites que celles du voile; elles deviennent piriformes à cause de la naissance du col. Les stades ci-visés ont une trame piléique qui à la coupe fait semblant en majeure partie d'un pseudoparenchyme (probablement les hyphes sont en réalité divisées en cellules qui sont beaucoup plus petites que celles du voile; seulement dans les parties penchées on voit encore des hyphes minces). L'épiderme du chapeau ne se montre que vaguement dans nos coupes, néanmoins il commence à se développer. Il se dessine ça et là sous

forme de palissades proprement arrangées (les unes à côté des autres). Il est donc probable que la couche palissadique se développe ultérieurement de sorte que la surface du chapeau devient après uni et solide; cela explique que le furfur qui en outre n'augmente plus disparaît à l'extension du piléus. Les palissades changeront à leur tour en des cellules environ isodiamétriques (voir plus loin).

Les poils sur le chapeau de *Copr. ephemerus* sont les plus persistants, ceux de *Copr. miser* disparaissent généralement; nous avons supposé que ce soit dû à un collapsus ultérieur (il se peut aussi qu'ils soient repoussés quand la couche palissadique se forme). Les poils de *Psathyrella sub-atrata* s'évanouissent presque complètement; cependant Lange (Flora, pl. 155) les décrit chez des exemplaires adultes. Quoiqu'ils proviennent d'hyphes de la trame du chapeau (on les voit aussi entre les palissades), il est évident qu'ils se détachent facilement; plusieurs d'eux font seulement partie du voile. Les poils de *Psathyrella disseminata* sont apparemment plus durables, ils se manifestent encore à la maturité du champignon.

Selon les constatations ci-dessus le rapprochement de Ps. disseminata et de Ps. sub-atrata nous semble licite. Chez toutes les deux espèces les plis lamellaires atteignent très rapidement la surface du pied en se pressant contre celui-ci. *Néanmoins il y a une différence notable: le voile granuleux de là première.* Il serait intéressant de savoir si *Ps. disseminata* a en surplus un voile marginal filamentous, comparable p.e. à celui de *Ps. sub-atrata*. Dans nos coupes de stades relativement avancés une telle structure manquait; le lipsanenchyme, si tant est que celui-ci existe dans ce cas, était du moins très réduit.

Pour la classification convenable de *Ps. disseminata* Kühner a créé le genre *Pseudocoprinus*. En ce temps-là Kühner admettait le mode de développement des lames selon Levine pour tous les *Coprins*. Il regardait *Pseudocoprinus* comme une forme de passage (entre les espèces inférieures chez lesquelles les lames naissent par plissement et les formes qui ont un développement de l'hyménophore à hyphes palissadiques en groupes). Bien que Kühner ait après changé d'avis en ce qui concerne le développement des lames chez les *Coprins*, nous nous trouvons d'accord avec cette conception relative à *Psathyra disseminata*. Néanmoins la fondation d'un genre sur une forme de passage nous semble un peu précaire. Lange (Flora), qui a adopté ce genre, écrit que la délimitation dans la direction de *Psathyra (Psathyrella)* est relativement facile par la présence des „setae” dans les *Pseudocoprinus*. La limite entre ce dernier genre et *Coprinus* est pourtant moins claire selon Lange. Nous nous doutons que le passage dans les *Psathyrella* est également sans démarcation accusée. S'il est vrai que *Psathyrella sub-atrata* possède aussi des poils sur

le chapeau, ce critère a perdu beaucoup de sa valeur. Ou est-ce qu'il faut classer *Psath. sub-atrata* dans le genre *Pseudocoprinus*? Et nous ne sommes pas encore suffisamment renseignés sur l'éventualité de telles formations chez les autres espèces de *Psathyrella*.

On décrit généralement l'épiderme de *Coprinus ephemerus*, *miser* et de *Psathyrella disseminata* et *sub-atrata* comme celluleux. Romagnesi dans son aperçu du genre *Coprinus* (Revue de Mycologie, Tome VI-I) énumère les trois structures de l'épiderme et écrit à propos des couvertures hyméniformes et celluleuses: „que l'on peut classer dans un même groupe toutes les espèces qui présentent l'une ou l'autre structure.” Il tombe juste: Ces deux structures sont encore reliés davantage, *la couche celluleuse naît souvent par la transformation d'une couche palissadique*. Nous nous en sommes convaincus en impliquant dans nos recherches des stades encore plus avancés (que nous n'avons pas figurés): chez *Coprinus ephemerus* et *miser* les palissades s'élargissent ultérieurement dans une telle mesure qu'elles sont plus ou moins isodiamétriques, ou bien cubiques à angles arrondis (Cf. aussi Brefeld sur *Copr. ephemerus*, 1877, Heft III, p. 113). Nous ne doutons pas que chez *Psath. sub-atrata* et *disseminata* la même transfiguration s'accomplisse. *Elle est donc parallèle au changement des palissades de l'hyménophore en pseudo-paraphyses.*

Dans les lignes précédentes nous avons poursuivi plusieurs comparaisons, en tant que le matériel disponible les permettait. Il va sans dire qu'elles restent provisoirement imparfaites à cause des lacunes déplorables dans nos connaissances. Ainsi nous avons comparé les *Copr. ephemerus* et *miser* à *Psath. sub-atrata* sous le point de vue d'une réduction progressive et hypothétique du voile universel. *Nous ne visions pas énoncer par cela une affinité spéciale entre ces espèces.* Une comparaison avec *Coprinus micaceus* à voile celluleux ou avec *Copr. atramentarius* à voile filamenteux, est pareillement à sa place. Tous les deux ont pourtant un voile relativement bien développé, tandis que celui de *Psath. sub-atrata* est possiblement déjà en voie de régression.

Quoiqu'il en soit nous espérons avoir suggéré la conviction que les espèces de *Coprinus* et des genres voisins sont intéressantes non seulement quant au développement des lames, ou par la structure de l'épicutis, mais aussi à un haut degré au point de vue de la disposition des voiles.

25. STROPHARIA MERDARIA Fr.

1. Le plus jeune primordium représenté ici (pl. 14, fig. 86, longueur 0,32 m.m., largeur 0,14 m.m. — du côté droit se trouve une déchirure légère) a déjà une différenciation marquée, *le projet du stipe et du chapeau se dessinant par une coloration bien plus foncée*. Entre les parties foncées du pied et du chapeau il y a un lacement qui donc est rempli d'un *lipsanenchyme*. A la périphérie du primordium se trouve un tissu qui permet déjà de reconnaître une gélification légère, quoique les hyphes serrées dans cette couche ne soient pas encore séparées les unes des autres par la substance gélatineuse; elles montrent néanmoins une coloration modifiée, tirant sur le bleu-violacé, tandis que la fuchsine accorde aux hyphes ordinairement une teinte rouge-violacé. Cette modification de la couleur est signe qu'une gélification s'annonce. Quoique cette couche en voie de gélification ne se distingue pas encore beaucoup de l'autre tissu, on l'apercevra en regardant attentivement la photographie. Elle s'étend presque jusqu'à la base du stipe, elle entoure par conséquent la plus grande partie du primordium. Elle n'est donc pas une formation du chapeau dans un sens étroit, de façon que rien ne s'oppose à la considérer comme *voile universel* (voir la fin de cette espèce et le dernier chapitre). Le tissu primordial se compose d'un protenchyme intriqué à hyphes minces (d. 2 μ).

2. La deuxième coupe (pl. 14, fig. 87, diam. du chapeau 0,45 m.m.) est une coupe tangentielle, principalement pour la représentation de la couche palissadique qui paraît être continue; le plissement vient de commencer. Au-dessous de la couche palissadique on voit une cavité lamellaire, dans laquelle se trouvent encore des hyphes lâches. *Autour du chapeau et latéralement à l'hyménophore on voit la couche gélifiée* qui ne descend pas notamment sur le pied, probablement parce que celui-ci s'est allongé principalement à sa base, de sorte que la partie qui était entourée de la couche visqueuse a été restreinte à la partie supérieure. La gélification de cette couche a augmenté, les hyphes sont écartées les unes des autres par un mucilage intermédiaire d'une couleur bleu-violacé. Les hyphes lâches qu'on voit sous l'hyménophore et vers les côtés sous la marge piléique sont le *lipsanenchyme* qui n'est pas distinctement limité du stipe. Le gonflement des cellules dans le stipe a déjà commencé (les cellules sont petites et presque isodiamétriques, d. environ 4 μ).

3. Une coupe suivante pareillement tangentielle d'un stade plus avancé (pl. 14, fig. 88, diam. du chapeau à sa partie la plus large 0,5 m.m.) permet d'étudier le développement des lames par plisse-

ment pendant que la couche palissadique reste continue et borde les plis qui se forment par la croissance des hyphes de l'hyménophore vers le bas. *L'hyménophore est marqué par une couleur très foncée et a une étendue considérable. Nous prenons toujours la notion hyménophore dans le sens d'Atkinson; d'après cet auteur ce terme ne se rattache non seulement aux tissus se trouvant dans les lames, les tubes, etc., mais également à l'assise-mère des lames, qui précède même la couche palissadique et dont une partie indifférenciée reste souvent visible au-dessus des lames, etc., quand celles-ci se sont formées.* Les rapports entre cette partie de l'hyménophore et l'autre tissu environnant les lames, etc. dans le champignon adulte sont généralement mal connus. Certainement l'hyménopode se classe parmi les structures de l'hyménophore et il est possible que l'hypophylle qu'on peut distinguer de la trame du chapeau chez plusieurs espèces se compose dans bien des cas d'une partie de l'hyménophore. Vers la trame du chapeau l'hyménophore n'est pas bien tranché chez cette espèce. *Déjà à ce stade on aperçoit une différenciation distincte dans la trame du chapeau, celle-ci se composant de deux couches.* Immédiatement au-dessus de l'hyménophore on distingue une partie intermédiaire lâche à grands méats qui passe plus vers le dessus dans une partie à hyphes serrées, qui à son tour est entourée du voile gélatineux. Latéralement aux plis lamellaires on peut discerner la marge piléique qui se détache faiblement sur le tissus du lipsanenchyme. Ce dernier se distingue assez nettement des hyphes du pied qui ont un cours parallèle, longitudinal. Le stipe a en majeure partie déjà une structure celluleuse (une cellule mesurant p.e. 20/8 μ).

4. Nous finirons notre série de coupes de cette espèce par deux coupes médianes, dont la première a un diam. du chapeau de 0,7 m.m. (pl. 14, fig. 89). Vu les stades précédents ce primordium ne nécessite pas d'amples descriptions. La structure est principalement restée la même. Les diverses parties se distinguent les unes des autres par des variations de couleur. La partie supérieure du stipe est caractérisée par une couleur foncée due au fait que là le gonflement des hyphes n'a pas encore commencé, quoiqu'elles soient déjà divisées en cellules courtes (longueur p.e. 7 μ). Cela prouve encore une fois que la différenciation et l'extension du stipe qui sont plus ou moins liées ensemble, progressent régulièrement vers le haut. Le lipsanenchyme est bien développé, on y voit de grands espaces aériens qui se manifestent souvent dans cette partie. Atkinson suppose plusieurs fois que ces espaces soient utiles à l'aération de l'hyménium. Il y a à ce stade des cavités lamellaires distinctes; l'hyménophore au-dessus d'elles a une teinte encore très foncée. Les hyphes dans la partie inférieure de l'hyménophore se courbent vers le bas, mais en

haut elles sont encore intriquées. L'assise foncée qui entoure la partie lâche de la trame du chapeau est devenue bien plus étroite, la couche gélifiée qui couvre le chapeau se marque nettement. Elle ne descend qu'au lipsanenchyme. On voit clairement des hyphes de la couche foncée du chapeau passer dans la partie gélatineuse, *et quand on ne jugerait que* d'après cette coupe on dirait que la couche gélifiée serait une formation du chapeau en soi; on nierait par conséquent la possibilité qu'elle constitue un voile universel. Pour juger ces questions précaires il faut donc au moins se baser sur les plus jeunes états (voir le dernier chapitre). Les hyphes du pied passent insensiblement dans la trame du chapeau, mais perdent leur cours parallèle. Le gonflement dans la trame du chapeau a commencé et se montre comme à l'ordinaire d'abord au milieu, au-dessus du stipe.

5. Notre dernière photographie d'une coupe pareillement médiane (un peu éloignée de l'axe, pl. 14, fig. 90, diam. du chapeau 1,5 m.m., la longueur du stipe dépasse déjà 1 c.m.) figure le champignon au moment où le chapeau va s'étaler. Le stipe est devenu creux, la cavité s'amincit vers le haut et est entourée d'hyphes minces. Le voile partiel est fugace chez cette espèce. Les hyphes du pied passent insensiblement dans la trame du chapeau où elles s'intriquent; le gonflement des hyphes dans cette trame progresse vers la marge piléique; dans les parties incurvées du chapeau il n'est encore que peu effectué, mais au-dessus du stipe de larges éléments sont nés (diam. jusqu'à environ 20 μ). La partie de l'hyménophore au-dessus des lames n'a plus une extension tellement frappante; nous fixons l'attention sur la ligne foncée qui est surtout visible sur le fond des fentes interlamellaires et qui accompagne à cet endroit la couche palissadique à une petite distance. Elle se présente aussi au fond des lames, mais dans les coupes obliques à travers les lames elle ne se montre pas distinctement, de sorte qu'il est incertain qu'elle descende dans les lames (cf. aussi *Stropharia ambigua*, Comparaison des espèces examinées de *Stropharia*). Les hyphes dans cette partie foncée sont parallèles et ont un cours le long de la couche palissadique. Elle appartient sans doute à l'hyménophore et quand elle se poursuivrait dans les lames elle constituerait certainement un hyménopode. La couche palissadique descend le long du pied jusqu'au voile partiel. Sous les palissades se trouve un sub-hyménium à hyphes minces (d. 2-3 μ) et intriquées. Les hyphes de la trame des lames ont un cours parallèle vers l'arête, la trame est donc régulière.

Vers le contour du chapeau les éléments enflés de la trame piléique s'amincissent peu à peu pendant qu'elles se serrent de plus en plus. Il n'y a pas une ligne de démarcation, mais la couleur se fonce

rapidement de sorte qu'on aperçoit à la photographie une couche assez bien marquée qui passe à son tour dans la couverture gélatineuse. A la limite de ces deux assises extérieures le diamètre des hyphes ne dépasse pas celui des hyphes protenchymatiques ($2-3 \mu$). Les hyphes les plus gélifiées sont environ parallèles à la surface du primordium, c'était déjà le cas dans le très jeune stade de notre coupe 1. *Mais déjà à cet état primitif on voyait des hyphes du protenchyme de la partie extérieure du primordium passer dans le voile en fortifiant celui-ci.* Il en est de même dans tous les stades suivants. Le primordium du chapeau a pourtant atteint, par une extension successive vers l'extrémité à travers le protenchyme, le voile universel. La couche extérieure du chapeau se détachait de l'autre partie de la trame par une couleur plus foncée; elle s'est soudée au voile, de sorte qu'il n'est pas facile de déterminer si les hyphes qui passent dans le voile sont les hyphes protenchymatiques originales ou qu'elles proviennent de la surface du chapeau. *En tout cas ces hyphes complémentaires se gélifient du moins partiellement, elles aussi.* On est donc tenté de considérer la couche gélifiée comme épicutis du chapeau et de prendre la couche foncée comme hypocutis. A notre avis il y a quelques objections graves qui s'opposent à cette interprétation. *En premier lieu nous avons constaté que la partie gélifiée était déjà présente à un stade très jeune et, ce qui est plus important encore, qu'elle entourait dans cet état original presque tout le primordium;* elle était à dépister latéralement au stipe à sa première apparition. En second lieu nous croyons être obligés de rejeter cette interprétation par la comparaison entre quelques autres espèces de *Stropharia*, qui ont été examinées par Zeller (*Stropharia ambigua*) et nous-mêmes (*Stropharia aeruginosa*) et qui seront traitées dans les pages suivantes (Cf. La comparaison, etc.).

*A notre avis la couche gélifiée est le voile universel inné (*velum un. innatum*), quoiqu'il ne s'étende après que le long du chapeau, et quoiqu'il ait été renforcé par des hyphes complémentaires, p.e. provenant du chapeau (voir le dernier chapitre). Alors la couche à couleur foncée est le cortex du chapeau.* Nous adoptons ici la nomenclature de Lohwag qui nomme cortex (en correspondance avec l'usage du même terme chez d'autres organes des champignons): un revêtement du chapeau qui ne se compose que d'une cohésion plus étroite des hyphes. Le type de développement est le type *bivélangiocarpe* (voir le dernier chap.).

26. STROPHARIA AERUGINOSA (Curt.) Fr.

De cette espèce nous n'avons malheureusement à notre disposition que quelques coupes d'une valeur médiocre, dont nous avons fait reproduire deux. Néanmoins ces coupes nous semblent être intéressantes au point de vue de la comparaison avec l'espèce précédente, de sorte que nous avons étudié ce qu'elles nous révèlent. La gélification avancée de leur surface cause des difficultés à la préparation; on risque toujours de perdre de grandes parties de ces tissus gélatineux, ou bien elles se gonflent pendant la préparation en causant des taches ou d'autres irrégularités. La première coupe figurée (elle est tangentielle) a une largeur de 0,7 m.m. au niveau de l'hyménophore (pl. 14, fig. 91), la longueur du stipe étant déjà considérable (quelques m.m.). Des stades plus jeunes encore nous manquent; celui-ci a une couche palissadique encore sans saillies (le carnelage fin provient des hyphes palissadiques elles-mêmes). *L'hyménophore a encore une fois un développement considérable (comme à l'espèce précédente), il se dessine par une tache foncée.* Le primordium du chapeau a également une couleur foncée; malheureusement la gelée qui s'est accumulée sur le chapeau a causé une tache trouble dans le tissu sous-jacent, de sorte que les limites du dôme piléique ne sont pas bien accentuées. *Une zone large autour du chapeau consiste en des hyphes gélifiées ce qui ne se montre pas nettement à la photographie, cette couche gélifiée descend le long du pied en bordant également le pied sur toute sa longueur.* Le pied lui-même se compose d'hyphes presque parallèles, minces (diam. 3-4 μ), le gonflement de ces hyphes est encore peu important. Au-dessous des hyphes palissadiques on voit une cavité lamellaire déjà vide. Les hyphes du voile ont également un cours parallèle, aussi sur le chapeau, excepté dans l'accumulation. Cela peut partiellement être dû au procédé (cf. la coupe suivante). Le lipsanenchyme ne se détache pas perceptiblement du tissu du pied.

En grandes lignes ce stade ressemble donc beaucoup à un primordium analogue de l'espèce précédente; nous ne possédons pas un primordium assez jeune pour déterminer quelle partie se forme la première, cette question serait intéressante pour la comparaison (voir plus loin).

2. La dernière coupe, également tangentielle, (pl. 14, fig. 92, diam. au niveau de l'hyménophore 1,3 m.m.) s'accorde bien avec la précédente. L'hyménophore a encore une couleur foncée, la cavité lamellaire est extrêmement grande, phénomène qui se présentait dans toutes les coupes de cette espèce. Le développement

des lames par plissement est évident, les hyphes palissadiques entourant les plis entièrement. *Le chapeau se constitue aussi dans ce cas de deux parties, distinguées l'une de l'autre par leur teinte différente* (la partie supérieure se montre la plus foncée); le tissu dans la trame du chapeau est intriqué, assez serré et les hyphes sont encore peu enflées à cette coupe tangentielle. Le voile universel gélifié d'un développement important se dessine nettement, le cours des hyphes est généralement parallèle à la surface pileïque, mais dans cette coupe elles s'intriquent également au-dessus du chapeau (au milieu). Les hyphes du voile sont au contraire strictement parallèles le long du stipe. La marge pileïque est faiblement différenciée. Quoique le lipsanenchyme ne se détache pas du stipe à la photographie (comme à la précédente), *les hyphes du dernier perdent leur cours longitudinal vers le haut, ce qui affirme qu'on passe dans un autre tissu.*

Bien que les données sur cette espèce soient fragmentaires, elles nous permettent néanmoins de constater une affinité étroite avec l'espèce précédente. Les particularités frappantes seront traitées dans le chapitre suivant.

27. COMPARAISON DES ESPECES EXAMINEES DE STROPHARIA.

Nous avons vu que le champignon fimicole *Stropharia merdaria* et l'espèce qui pousse sur des substances humiques, *Stropharia aeruginosa*, sont homologues à un haut degré quant à leur développement. Cette homologie est manifeste à cause de plusieurs particularités histologiques dont nous considérons les suivantes comme les plus importantes: 1°. Le voile universel se montre dans les deux cas déjà à un état très primitif du primordium; sa structure est chez les deux espèces à peu près la même; 2°. Le mode de développement des deux espèces est bivélangiocarpe; 3°. L'hyménophore a une étendue considérable, il se dessine de bonne heure par une couleur foncée et expose généralement les mêmes propriétés dans les deux cas; 4°. Le chapeau paraît être édifié chez *Stropharia merdaria* aussi bien que chez *Stropharia aeruginosa* de deux parties supersposées: une trame lâche qui est modérément colorée et un cortex à couleur plus foncée.

Malheureusement nous ne possédons pas de stades assez jeunes de *Stropharia aeruginosa* qui nous permettent de déterminer si le stipe et le chapeau se dessinent en même temps comme dans les

états primordiaux de *Stropharia merdaria*. Cette constatation serait d'une valeur primaire, surtout au point de vue de la comparaison continuée avec les deux espèces que nous allons considérer maintenant et qui ont été examinées par Zeller (*Stropharia ambigua*, *Mycologia* 6-1914) et par Mc. Dougall (*Stropharia epimyces*, *Bot. Gazette* 67-1919). Il s'agit ici de deux espèces américaines qui semblent ne pas être connues en Europe. Toutes les deux espèces ont été décrites par Peck sous un autre nom générique (respectivement *Hypholoma* et *Panaeolus*); la première a été reclassée par Zeller (1914) et la deuxième par Atkinson (1902, 1907). Quant à *Stropharia ambigua*: le développement de cette espèce a en effet beaucoup de traits de commun avec celui des espèces que nous venons de décrire, mais il y a une différence notable, c'est que le chapeau et le pied ne se dessinent pas les premiers sur le protenchyme, *mais chez Stropharia ambigua la naissance de l'hyménophore marque la première différenciation* (sauf celle du voile universel). *Stropharia ambigua montre pourtant le voile universel gélifié* („At an early stage, when the carpophores are about 4 m.m. in diameter, the portion of the universal „veil directly above the pileus dissolves into a viscid layer, and the „cortical layer of the pileus secretes enough viscid substances to „keep it coated through the rest of its development”, p. 142); et sur la fig. 3 (pl. CXXIV) nous reconnaissions outre cela *un dôme à couleur foncée qui entoure la trame du chapeau*, (faisant preuve des deux couches de celui-ci). Le type de développement est sans doute *bivélangiocarpe*, *un lipsanenchyme se dessinant nettement sous le voile universel de dimensions respectables* (fig. 5); à juger d'après la fig. 6, l'hyménophore est relativement moins étendu que dans les espèces que nous avons examinées. Surtout la fig. 8 montre un détail frappant; c'est une ligne foncée se trouvant sous la couche palissadique et l'accompagnant, qui est évidente sur le fond des fentes interlamellaires, mais qui descend en outre dans les lames en bordant la trame de celles-ci à peu près jusqu'à leurs tranches. Cette ligne foncée représente chez cette espèce sans doute un *hyménopode* (cf. la description de *Stropharia merdaria*).

Le développement de *Stropharia epimyces* paraît s'écartez considérablement des types décrits dans les pages précédentes. Cette espèce parasitaire sur le *Coprinus atramentarius* et le *Coprinus comatus* a dans l'état primordial *un voile universel non-visqueux*, lâche et s'évanouissant, déjà disparu quand les plis lamellaires commencent à se former. Des différenciations internes *le primordium de l'hyménophore naît le premier*; l'hyménophore n'a pas non plus une extension considérable, du moins il ne se manifeste pas par de grandes taches foncées, seulement la couche palissadique se détache de cette manière

du tissu environnant (fig. 1-10). *Une couche foncée qui borde la trame du chapeau et qui constitue un cortex piléique ne se dessine pas dans les figures de Mc. Dougall* (fig. 4-8). En réalité ces différences importants du développement révoquent en doute le classement approprié de ce dit *Stropharia*. A première vue ce développement rappelle plutôt celui de *Psalliota*. Harper a suggéré que *Stropharia epimyces* serait synonyme de *Pilosace algeriensis* (Fr.) Quél. Quoi qu'il en soit nous ne nous occuperons pas des affinités d'une espèce que nous ne connaissons pas; pour utiliser irréprochablement les données du développement, on doit attendre, jusqu'à ce que le nombre des espèces examinées ait considérablement augmenté.

28. LIMACIUM HYPOTHEJUM Fr.

Le seul auteur qui que nous sachons se soit occupé du développement du genre *Limacium* est Kühner qui a examiné *Limacium Karsteni*, *agathosmum* et *olivaceoalbum* (Contribution, etc. Thèse, Paris, 1926). Nous mettrons à l'ordre les résultats de ces recherches à la fin des descriptions des espèces examinées par nous-mêmes (Comparaison des espèces examinées de *Limacium* et de *Gomphidius*). Nous avons publié autrefois une description environ incomplète sur cette espèce et les suivantes de *Gomphidius* dans notre aperçu provisoire en langue hollandaise (Med. Ned. Myc. Ver. XXI-1933).

1. Le plus jeune stade que nous ayons à notre disposition (pl. 15, fig. 93, largeur au niveau de l'hyménophore 0,61 m.m.), se compose à peu près d'un protenchyme homogène (d. des hyphes 2 μ , seulement à la base les hyphes sont un peu enflées, d. 4-5 μ). Dans la partie supérieure du primordium on voit se dessiner la marge piléique et la face inférieure du chapeau futur. Les endroits où l'hyménophore naîtra sont indiqués par deux taches arquées, foncées; elles marquent le stipe et le chapeau. Le cours des hyphes dans le stipe est généralement longitudinal, quoiqu'elles s'intriquent plus ou moins. Au-delà des arcs de la face inférieure du chapeau les hyphes commencent à s'intriquer; de sorte qu'on n'est pas capable de distinguer une direction prédominante. Entre les hyphes du chapeau et du stipe se trouvent des méats. Dans les arcs de l'hyménophore on ne distingue que faiblement la courbure vers le bas des hyphes. *Le stipe entier en tant qu'il se trouve à la photographie est hérissé de longs poils*, ce sont proprement dit des hyphes qui émanent du tissu sous-jacent et qui ont le plus souvent une

direction obliquement en haut. *Cette partie très lâche, suggérant un voile, s'élargit vers le haut et se continue autour de l'hyménophore futur et de la marge piléique. La surface piléique montre sur sa partie inférieure de telles hyphes lâches, centrifuges, se courbant vers le bas, mais plus en haut ces hyphes lâches sont remplacées par une bande à couleur foncée, provenant de la gélification qui a débuté déjà à cet endroit* (Comparez la succession de la gélification chez *Gomph. glutinosus*). Après, la gélification se fait connaître aussi dans les parties plus basses de la périphérie; *toujours premièrement dans le voile. Nous tendons à considérer ce voile comme velum universale enatum (voile émané)*, mais nous ne sommes pas tout à fait renseignés sur cette question, il nous faudrait des stades encore plus primitifs. En tout cas la gélification dans le voile s'expose nettement; nous insérons à cette fin une photographie d'un côté d'un primordium dans lequel ce procédé a avancé un peu (pl. 15, fig. 94, diam. du chapeau au niveau de la marge piléique 0,63 m.m., longueur environ 2,6 m.m.). Ce primordium a déjà une calotte mucilagineuse notable sur le chapeau, on voit que *la gélification se poursuit autour de la marge piléique* et qu'elle a également commencé au-dessous de celle-ci dans la partie lâche du voile qui entoure le stipe. A l'extérieur les hyphes de ce voile montrent les signes de gélification, les contours ne sont que faiblement tranchés, etc.

2. Le développement ultérieur se réalise particulièrement par une consolidation des parties, accompagnée d'une gélification s'avancant à l'extrémité du primordium. Tous les stades ultérieurs témoignent de cette procédure relativement simple et uniforme jusqu'au déploiement du champignon. Une activité supranormale de la marge piléique tire l'attention.

Nous montrerons d'abord encore une coupe médiane de la partie supérieure d'un primordium (pl. 15 fig. 95, diam. au niveau de la marge piléique 1,5 m.m.). Quoique ce primordium soit relativement large, il se trouve encore dans un état peu avancé ce qui paraît principalement de l'état encore peu allongé de la marge piléique (Cf. les stades ultérieurs). La gélification qui entoure le primordium a acquis beaucoup plus de relief; elle est la plus importante au-dessous de la marge piléique. Le contour du primordium a à ce stade un aspect régulier, dû à la gélification et à l'augmentation des hyphes qui croissent en dehors. La marge piléique ne montre pas encore l'excroissance qui la caractérise plus tard, les hyphes au-dessus de la cavité lamellaire, constituant le commencement de l'hyménophore, ont la direction ordinaire, basipétale.

3. Une coupe tangentielle (pl. 15, fig. 96, diam. au niveau de l'hyménophore 0,75 m.m.) révèle la même structure frappante: la

partie supérieure entourée d'un tissu déjà fortement gélifié, sous l'hyménophore aussi bien qu'autour du chapeau. Les hyphes de l'hyménophore poussant dans une direction basipétale ne forment pas encore une couche palissadique unie, mais leurs extrémités montrent à la coupe une ligne frangée, c'est le stade qui précède à la différenciation d'une telle couche et qui se manifeste généralement (Cf. plusieurs espèces traitées dans les pages précédentes et p.e. Atkinson sur *Ag. Rodmani*-1915). On ne voit qu'une cavité lamellaire extrêmement faible; c'est probablement dû à la distance de la coupe de l'axe, mais les hyphes gélifiées du voile peuvent se trouver auprès de l'hyménophore, ce qui prouve la coupe médiane suivante (pl. 15, fig. 97, diam. de la région de l'hyménophore 1,1 m.m.) qui par ailleurs ne révèle plus de nouveaux faits.

4. Nous envisagerons maintenant un stade plus avancé, dont seulement la partie supérieure a été photographiée (pl. 16, fig. 98, diam. du chapeau avec le voile mucilagineux 1,1 m.m. Il résulte donc que la largeur du primordium est dans une certaine mesure indépendante de son avancement chez cette espèce. Nous ne mentionnons intentionnellement pas la longueur des stades — dans ce cas plusieurs m.m. — qui à son tour chez certaines espèces est encore beaucoup moins corrélatif au progrès interne des tissus; ce sont les espèces où le pied s'étend considérablement pendant la différenciation des parties au haut bout du primordium, de sorte que ce dernier a une forme de colonne; nous avons déjà rencontré plusieurs espèces pareilles).

Or, ce stade représente la manière particulière du développement de cette espèce de la façon la plus évidente. On constate que l'enveloppe entièrement gélifiée se restreint à la partie supérieure de la colonne, il s'amincit sensiblement vers le bas et s'arrête bien au-dessus de la moitié de stipe. L'épaisseur du voile est considérable, surtout dans le sillon hyménial qui est pourtant fermé non seulement par ce voile, mais aussi par les hyphes de la marge piléique se prolongeant et revêtant le voile gélifié au-dessous de la chambre lamellaire, annulaire et évidente. Ces hyphes de la marge piléique ne touchent non seulement le stipe, mais s'intriquent avec l'écorce de celui-ci à un certain degré; en tout cas on n'aperçoit pas une ligne de démarcation. Les hyphes de la marge piléique se manifestent à la photographie par une couleur plus foncée. *La surface piléique et l'écorce du stipe sont continuellement en train d'ajouter de nouvelles hyphes à celles du voile* ce qui peut être observé par le passage d'hyphes pas encore entièrement gélifiées dans le voile fortement mucilagineux. La marge piléique excroissante est accompagnée du côté extérieur d'hyphes gélifiées du voile, environ parallèles à celles de l'appendice de la

marge piléique et qui proviennent de la surface piléique un peu plus en haut ou du cortex du stipe. L'addition permanente d'hypes nouvelles à celles du voile pour le renforcer prouve que celui-ci n'est pas encore caractérisé par une individualisation avancée. Le voile universel est toujours en voie de formation. *On ne saurait méconnaître une certaine homologie entre l'appendice de la marge piléique et le voile universel*, car les deux se forment par l'activité des mêmes hypes superficielles du chapeau. Mais le contour de la partie supérieure du stipe participe aussi à la formation du voile en remettant des hypes qui s'y dissolvent. Une couleur plus foncée marque le bord du pied d'où jaillissent ces hypes en passant dans le voile. Pour bien démontrer les rapports des tissus superficiels dans la région de la marge piléique nous insérons une photographie de cette partie sous un grossissement plus fort (pl. 15, fig. 99).

Les hypes du stipe sont encore peu enflées ($4-6 \mu$), et au centre elles sont lâches (à la coupe médiane), avec de grandes espaces aériens. Dans la partie supérieure du pied les hypes protenchymatiques prennent le dessus, la couleur se fonce, ces hypes passent insensiblement dans le chapeau, seulement elles s'entrelacent davantage à mesure qu'elles pénètrent dans la trame du chapeau. *Une bande foncée se trouve entre la trame du chapeau et le voile, c'est le cortex du piléus*, mais les hypes de celui-ci sont, conformément à celles de la trame, encore dans un état primitif: leur diamètre ne se monte qu'à 2μ au plus. Les hypes du cortex du stipe ont une nature semblable. Dans ce stade la couche palissadique est unie, de vraies palissades se sont constituées.

5. Nous finirons par un échantillon jeune qui prouve que nous avons déjà fixé les principaux détails du développement, mais qui est considérablement plus grand, montrant ainsi que la constitution du carpophore reste longtemps la même, quand sa structure s'est achevée (pl. 16, fig. 100, diam. du chapeau au niveau de l'hyménophore $1,4$ m.m., largeur du voile gélifié $\pm 0,13$ m.m.). Surtout le pied s'est déjà considérablement allongé, la longueur du primordium dépassant 6 m.m. Avant que le chapeau s'étale et s'élargisse en croissant dans une direction centrifuge, il y a donc une période qui est caractérisée principalement par l'extension du pied.

Les hypes dans la trame intriquée du chapeau ont toujours une nature protenchymatique, les hypes dans le pied sont peu enflées (d. $4-6 \mu$), mais largement divisées en longues cellules, leur cours est strictement longitudinal. Le voile ne se trouve qu'à la partie supérieure du primordium ($\pm 1\frac{1}{2}$ m.m.), mais il s'étend jusqu'à un peu au-dessous de l'hyménophore en se rétrécissant notablement. La partie étroite du voile qui entoure le pied s'arrête à une petite

distance du voile manifeste. Cette coupe ne révèle par ailleurs pas de nouveautés. Le passage des hyphes du chapeau dans le voile est facile à deviner; l'écorce du pied, intermédiaire entre le pied et le voile et envoyant des hyphes de renforcement, se dessine nettement par une couleur plus foncée. Les hyphes de la marge piléique s'infléchissent vivement vers l'intérieur, ensuite vers le bas et atteignent le stipe où elles se soudent à l'écorce en formant une courbure gracieuse. L'hyménophore consiste en une couche palissadique unie, d'une couleur plus foncée. Comme nous n'avons pas pratiqué de coupes tangentielles nous ne sommes pas à même de démontrer le mode du développement des lames, mais nous ne doutons pas, qu'elles se forment par plissement, progressant dans une direction centrifuge.

L'activité de la marge piléique qui s'enroule en fermant la chambre lamellaire (*dans ce cas pourtant sous un voile universel déjà présent*) est conforme à ce qu'on a déjà trouvé chez plusieurs espèces que Kühner a baptisées *les types pseudoangiocarpes*. Il les a rencontrées principalement parmi les Bolets; il a déterminé ce mode de développement p.e. chez *l'Ixocomus flavus* (Contribution, etc. Le Botaniste 17, 1926) et le *Boletinus cavipes* (le Bot. 18, 1927; Cf. aussi nos recherches sur *Ixocomus variegatus*, *luteus*, *Strobilomyces strobila-ceus*). Le *Lentinus tigrinus* lui fournissait un autre type pseudo-angiocarpe: dans ce cas des excroissances, formées par le stipe et la marge piléique fusionnent sous l'hyménophore de sorte que le stipe participe à la clôture de la chambre lamellaire. (Cf. *Gomphidius roseus* et notre dernier chap., où nous traiterons tous les types du développement d'une manière détaillée). *Le voile universel qui se présente ici est principalement dû à l'excroissance des hyphes de la périphérie du primordium*. Déjà dans un stade très jeune des hyphes lâches peuvent se manifester à la surface du stipe et du chapeau, suggérant ainsi un voile universel. Il est très probable que ces hyphes proviennent de la surface primordiale, elles ont en majeure partie la nature de poils. Très promptement une gélification se présente dans ce voile, mais les hyphes extérieures de la surface du primordium y sont également impliquées. Quand la marge piléique qui à son tour renforce le voile par un allongement (aussi par la remise d'hyphes gélifiées) va montrer une activité frappante, le voile mucilagineux s'est déjà solidement établi.

Cette espèce montre donc un développement angiocarpe et en même temps pseudoangiocarpe. La possibilité d'une telle combinaison qui se réalise chez cette espèce et les deux suivantes a été déjà prédit par Gilbert (Les Bolets. Paris 1931, p. 20). La nature angiocarpe selon l'ancienne définition est indubitable par la présence du voile

universel que ferme la chambre lamellaire; néanmoins l'allongement de la marge piléique qui se couche contre le stipe en causant une pareille clôture marque le type pseudoangiocarpe. Comme une chose ne peut en même temps posséder une caractéristique et ne l'exposer qu'en apparence nous nous sentons obligés de modifier le terme pseudoangiocarpe qui a été inventé par Kühner, lorsque l'ensemble de ces modes, se présentant dans un carpophage, n'était pas encore connu. La pseudoangiocarpe ne se développe que plus tard, il est vrai, mais nous préférons rebaptiser les types pseudoangiocarpes en imposant le nom métavelangiocarpe au mode où la clôture de la cavité lamellaire se réalise simultanément par le voile universel et la marge piléique allongée (éventuellement par une excroissance du stipe), ou bien où ces deux structures se présentent l'une après l'autre en effectuant tour à tour cette clôture (cf. *Gomphidius roseus*). Nous répondrons de l'applicabilité de ce terme dans notre dernier chapitre.

29. GOMPHIDIUS ROSEUS (Fr.) Quél.

Il nous semblait souhaitable d'examiner aussi quelques espèces de *Gomphidius*. Nos recherches sur les *Gomphides* et sur les *Bolets* (sauf le *Strobilomyces*) ont été effectuées déjà il y a environ dix-sept ans, mais elles ont été dernièrement améliorées (Voir notre publ. provisoire en langue holl., 1933).

Pendant ce procédé il est nécessaire de venir à bout de quelques difficultés. Au premier lieu les stades assez jeunes sont difficiles à chercher, car ils se cachent dans les mousses et ont une origine isolée, en second lieu quelques parties extérieures sont repoussées pendant le développement de sorte qu'elles échappent facilement à l'observation et que les rapports ne s'exposent pas d'une manière adéquate. De l'autre côté l'examen de ces espèces vaut bien la peine, car elles nous offrent un type bien intéressant en soi, aussi bien que pour la comparaison avec le genre *Limacium* (que nous venons de traiter) et avec les *Bolets*. Nous faisons suivre ces considérations comparatives à la fin de la deuxième espèce de *Gomphidius* que nous avons examinée et nous nous occupons d'abord de *Gomphidius roseus* qui est comme on sait beaucoup moins glutineux que les autres espèces de ce genre, surtout sur la partie supérieure du pied.

1. Le premier stade que nous allons considérer a été dessiné, les coupes étant trop déformées pour les photographier. Principalement à la périphérie la coupe prend un aspect irrégulier; outre cela quelques déchirures la défiguraient malheureusement. Ce dessin (fig. e)

est donc né par la combinaison de diverses coupes à travers plusieurs primordia, cependant il a été pratiqué en suivant principalement un prototype. La largeur de cet échantillon se monte à 1.7 m.m. (au niveau de l'hyménophore, vers le bas le stipe est un peu plus large, le primordium a un aspect ventru), la longueur s'élève environ à 3 m.m. Seulement la partie supérieure a donc été figurée. Ce qui frappe, c'est l'enveloppe à fragments d'hyphes qui entoure le primordium. Cette enveloppe suggère la présence d'un voile universel qui s'écarte pourtant. C'est-à-dire qu'il y a des indications que les tissus

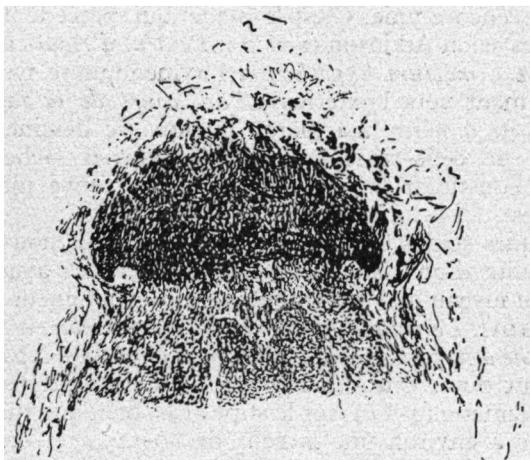


Fig. e. *Gomphideus roseus*. Coupe médiane à travers un jeune stade (largeur environ 1.7 mm).

extérieurs sont repoussés: quand on compare ce stade au suivant on aperçoit que le contour du primordium devient après environ lisse: les débris d'hyphes, répandus autour du primordium ont du moins disparu, la coupe est entourée d'un tissu à hyphes foncées (à parois épaisses) qui s'entrelacent vivement et qui donnent le jour à une enveloppe bien marquée (nous préférions cette dénomination provisoirement à celle de voile universel secondaire en raison de quelques motifs que nous traiterons plus loin). Le voile universel constitue donc ce qu'Atkinson a nommé protobлемe; c'est un voile qui est repoussé déjà dans un stade primitif. Un tel protobлемe se présente dans le genre *Psalliota* (*Psalliota campestris*, *Psalliota arvensis*,

Atkinson, Homology of the Un. Veil in Ag., Myc. Centralblatt V, 1914).

Du reste ce primordium ne révèle pas de structures particulières. Les hyphes dans le stipe sont parallèles (d. 3-5 μ), sauf dans la partie basale. Leurs parois sont minces, elles sont fortement divisées en cellules. Dans le passage au chapeau les hyphes s'intriquent tout à coup, vers le haut elles prennent plus de couleur en raison de son plus grand contenu protoplasmique; dans le chapeau les hyphes sont densément entrelacées, de sorte qu'elles sont difficiles à distinguer individuellement. Des deux côtés l'hyménophore s'est déjà formé, se composant d'une couche à longues hyphes étendues vers le bas qui n'est pas encore unie. C'est le stade qui précède la formation des palissades selon Atkinson (voir p.e. Le dév. d'*Agaricus Rodmani*). Comme chez *Limacium hypothejum* l'hyménophore ne s'étend pas considérablement vers l'extérieur, l'arc court de la face inférieure du chapeau est à noter. La marge piléique se dessine assez bien, latéralement de celle-ci se trouvent les parties lâches que nous considérons constituer le voile, dont on ne trouve ultérieurement pas de traces.

2. Les jeunes stades offrant tous le même type, nous nous occuperons de suite d'un stade beaucoup plus avancé ayant un diam. de 2 m.m. au niveau de l'hyménophore et une longueur de 6,5 m.m. (pl. 16, fig. 101). Le voile d'une texture lâche, friable, a été remplacée par une couche à hyphes foncées, densément emmêlées, à parois épaisses, se distinguant outre cela des hyphes des tissus intérieurs par leur plus grand diamètre (4-8 μ), sur le stipe aussi bien que sur le chapeau. Cette couche a environ une largeur de 80-125 μ et on voit passer les hyphes du tissu interne insensiblement dans cette couche en s'élargissant et en s'intriquant, pendant que les parois s'épaissent. Il est remarquable que cette couche se forme sur le pied de même que sur le chapeau (elle se sépare du stipe par des hyphes qui se courbent en dehors, mais qui alternent avec de grands espaces aériens); elle ne se continue pourtant pas d'une manière régulière latéralement de l'hyménophore et de la cavité lamellaire qui sont toujours très étroits, l'hyménophore ne se montrant pas plus développé que dans le stade précédent. Du côté de la cavité lamellaire nous observons un phénomène caractéristique. Les hyphes de l'enveloppe foncée de la marge piléique rencontrent les hyphes de l'excroissance du pied qui se dirigent obliquement en haut. Les deux parties se soudent solidement par l'intrication très prononcée de leur hyphes. A la réunion de ces hyphes elles changent souvent de direction, en grande partie elles s'étendent dans une direction perpendiculaire aux hyphes de la marge piléique et de l'excroissance du pied, de sorte que cette struc-

ture secondaire est toujours bien marquée (pl. 16, fig. 102, qui la montre sous un grossissement plus fort).

Nous voyons que *la structure superficielle* qui est caractérisée par les grandes hyphes foncées *ne constitue donc pas un ensemble continu*; à l'origine elle naît séparément sur le pied et le chapeau, mais latéralement du cavité lamellaire elle manque. Outre cela elle est étroitement liée aux hyphes de la trame du chapeau et du stipe, celles-ci se transforment insensiblement vers le contour dans celles de l'enveloppe. On pourrait être enclin à considérer celle-ci comme un voile universel à cause de son étendue (*velum un. enatum*, cf. le dernier chapitre), mais on peut aussi avoir l'idée que se sont le cutis du stipe et du chapeau qui se soudent latéralement de la cavité lamellaire. Un voile universel est une structure qui naît le plus souvent plus tôt et qui est caractérisée par une certaine individualité; *il se poursuit du côté de la chambre lamellaire en la fermant quand la marge piléique va s'infléchir en dehors*. En raison de considérations comparatives nous imposerons néanmoins le nom de *pseudovelum universale* à la structure ci-visée (voir plus loin).

Les hyphes de la partie inférieure du stipe se sont mises à enfler (diam. 6-16 μ), mais celles de la partie supérieure ont encore le même diamètre. Les hyphes de la trame du chapeau qui s'entrelacent densément se sont élargies un peu (4-6 μ).

3. Le dernier stade (pl. 16, fig. 103, diam. du chapeau \pm 8 m.m., longueur \pm 13 m.m.) a beaucoup progressé, mais ces trois stades suffisent à nous montrer les particularités du développement de cette espèce. Il représente le champignon avant qu'il s'étale, la marge piléique est encore liée au pied, en fermant la chambre lamellaire qui s'est considérablement agrandie. Le pseudovoile foncé entoure encore le primordium et se dessine à la photographie par une ligne foncée. Il est facile à voir que la marge piléique en voie de s'étendre a entraîné quelques hyphes de la partie extérieure du stipe de sorte que la marge piléique est allongée par une partie à texture très lâche qui constitue la communication avec le pied. A la limite de cette partie lâche et de la marge piléique on voit se dessiner clairement un trait à hyphes foncées; c'est naturellement la liaison primitive entre le cutis du pied et du chapeau, à hyphes tellement entrelacées que cette jonction résiste au détachement du chapeau. La figure 104, pl. 16 montre les mêmes détails sous un grossissement plus fort.

Le stipe consiste en des hyphes parallèles enflées, le diamètre des cellules diminue vers le haut. Les hyphes dans la trame du chapeau constituent encore un plectenchyme, parmi les hyphes étroites (d. 4-6 μ) se trouvent déjà de grandes cellules (diam. jusqu'à 20 μ). Les hyphes du pseudovoile ont encore le même caractère (diam.

$\pm 5 \mu$), elles prennent plus de couleur à cause de leurs parois épaisses. Du côté du chapeau leur direction est généralement parallèle à la surface en correspondance avec la croissance vers le bas des hyphes de la trame sous-jacente. Sur le chapeau les hyphes de l'enveloppe sont plutôt intriquées.

Dans la partie inférieure du chapeau les hyphes prennent un cours parallèle, suivant l'arc de la face inférieure du chapeau; dans cette région le nombre des méats est très restreint et ils manquent parfaitement au voisinage de la face inférieure. Les hyphes du stipe se continuent latéralement dans la partie inférieure du chapeau sans qu'elles montrent des changements; vers le milieu et vers le haut elles s'intriquent peu à peu et encore plus en haut le gonflement commence. Les lames qui se sont formées par plissement ont une trame bilatérale dans l'état développé; mais quand elles sont encore en voie de formation, leur trame fait plutôt l'effet d'être emmêlée — ce qui peut être dû aussi à la coupe oblique. En tout cas le médiostrate ne s'est pas encore différencié nettement des parties latérales dont les hyphes s'écartent. Un subhyménium à hyphes encore plus entrelacées et beaucoup plus minces (d. $3-4 \mu$, les cellules de la trame lamellaire s'enflent avant celles de la face inférieure du chapeau qui gardent provisoirement leur caractère protenchymatique) est évident. Une couche à grandes palissades en forme de massue s'est splendide-ment différenciée (longueur $\pm 40 \mu$), mais on ne voit pas encore de basidies. Les cystides au contraire sont en voie de formation, elles dépassent la surface palissadique (elles ont à ce stade p.e. une longueur de 76μ) et un épaississement de leur paroi aussi bien que l'incrustation peuvent être facilement observés.

En résumant ce que l'étude du développement de cette espèce nous a appris, nous nous rendons d'abord compte de la présence d'un voile universel. Cette structure lâche disparaît déjà dans un stade primitif, constituant ainsi ce qu'Atkinson a nommé un protobème (nous préférons la dénomination *protovelum*, cf. le dernier chap.). Ce voile universel couvre la chambre lamellaire et l'hyméno-phore dans un état primordial, nous nous sentons donc forcés de considérer cette espèce comme *angiocarpe*. Après, une autre couverture se manifeste, une enveloppe secondaire qui naît en même temps sur le chapeau et le stipe. On pourrait être enclin à nommer cette structure un voile universel. Son origine ne diffère pas beaucoup de celle du voile universel chez *Cystoderma carcharias* p.e. (*velum un. enatum*, voir le dernier chap.). Mais il y a une différence notable: le voile chez ce *Cystoderma* est comme à l'ordinaire formé de si bonne heure qu'il est présent avant que la marge piléique aille s'infléchir en dehors, de sorte qu'il couvre la chambre lamellaire et constitue

une enveloppe continue autour du primordium ou du moins autour de la partie supérieure de celui-ci. Dans ce cas-ci au contraire les hyphes qui émanent de la partie supérieure du pied en formant l'enveloppe rencontrent celles de la marge piléique; une liaison secondaire, mais solide, en résulte. En effet il est difficile de limiter exactement la notion voile (velum un. enatum) des autres structures superficielles. (Cf. notre dernier chapitre et la comparaison des espèces examinées de *Limacium* et de *Gomphidius*); il nous semble le plus souhaitable de regarder le caractère susmentionné (formation d'un ensemble continu) comme critère. Cette espèce est pseudoangiocarpe au sens de Kühner. Cette particularité s'oppose aussi à l'interprétation voile universel. Kühner nous a décrit un tel mode se présentant chez le *Lentinus tigrinus* (Contribution etc., le Botaniste série 17-18; 1926-'27). Dans ce cas aussi la marge piléique s'incurvant vers le bas rencontre une excroissance du pied et l'ensemble de ces deux parties ferme la chambre lamellaire. En ce qui concerne la structure qui ferme la chambre lamellaire chez les types pseudoangiocarpes, Kühner parle de pseudovelum. On pourrait nommer l'appendice de la marge piléique chez les Bolets pseudoangiocarpes *pseudovelum partiale*. Nous transférons cette expression à la structure entière qui entoure le primordium et la baptisons *pseudovelum universale* (voir la Comparaison, etc.).

Nous remarquons comme chez l'espèce précédente que l'angiocarpe et la pseudoangiocarpe ne peuvent pas être réunies dans une seule espèce. C'est pourquoi nous proposons de rebaptiser le phénomène de la pseudoangiocarpe. Nous avons nommé la pseudoangiocarpe des Bolets *pilangiocarpe*, dans ce cas-ci pourtant le stipe aide à fermer le sillon hyménial. Sous ce rapport nous proposons le terme *mixangiocarpe* en ce qui regarde *Lentinus tigrinus*. Il est à noter qu'on a admis jadis ce mode dans un sens très général pour les Agaricales: de Bary admettait ce procédé chez toutes les espèces ne montrant qu'un voile partiel (de Bary, Vergl. Morphologie und Biologie des Pilze, Leipzig 1884, p. 312 et suivantes). Cette fausse interprétation appuie sur une investigation de Hartig (1874) chez *Ag. melleus*; cet auteur croyait avoir constaté un pareil procédé. Les recherches postérieures sur *Agaricus campestris* (Atkinson, 1906) et *Agaricus melleus* (Atk., Myc. Centralblatt 4. 1914) ont démontré l'inexactitude de ces opinions prématurées. En réaction sur cette faute on niait la probabilité d'un tel procédé, jusqu'à ce que Kühner le trouvât chez *Lentinus tigrinus* (Kühner 1925).

Or, le *Gomphidius roseus* n'est pourtant pas simplement mixangiocarpe. Une complication se présente dans ce cas; c'est le proto-voile qui a causé l'angiocarpe dans un état primitif. C'est pourquoi

nous baptisons cette espèce comme la précédente *métavélangiocarpe* (voir le dernier chap.).

Au commencement de notre description de cette espèce nous avons fait l'observation qu'elle est beaucoup moins glutineuse que *Gomphidius glutinosus* p.e. La viscosité réduite (seulement quand il fait humide) provient d'une gélification légère de l'enveloppe secondaire, aussi bien sur le chapeau que sur les parties latérales ce qui explique la mucosité de l'anneau et de la partie supérieure du pied. La cortine se rompt généralement de bonne heure, contraire à celle de *Gomphidius glutinosus*, où elle est gélifiée et épaisse.

30. GOMPHIDIUS GLUTINOSUS (Schaeff.) Fr.

La récolte des primordia de cette espèce n'est pas non plus facile; ils poussent isolés. Surtout les jeunes stades échappent à notre observation, se cachant dans les mousses, etc.

1. Le plus jeune stade que nous représentons a un diam. de 0,46 m.m. au niveau de l'hyménophore sur une longueur de 2,8 m.m. (pl. 17, fig. 105). Nous constatons que le primordium est constitué par un protenchyme assez homogène, *cependant le primordium du stipe et du chapeau se détachent déjà sur une enveloppe d'une texture plus lâche*. Ce stade est donc déjà trop avancé pour déterminer la succession de la différenciation du pied et du chapeau; probablement ils sont nés simultanément. La situation rappelle celle de l'espèce précédente, *sauf que le voile est plus cohérent*. A la face inférieure du chapeau on observe deux parties plus foncées; là se trouvent les endroits où l'hyménophore naîtra, mais à ce stade les hyphes ne se distinguent que par leur richesse en protoplasme et pas l'incurvation vers le bas. Les hyphes de la partie inférieure du stipe sont déjà enflées (diam. jusqu'à 12 μ , la partie claire). Vers le haut les hyphes s'amincent peu à peu, mais sont pourtant divisées en cellules courtes (la partie foncée). Quand on s'approche du chapeau ce tissu se change au fur et à mesure en un protenchyme à hyphes très étroites (d. 2 μ) qui s'amincent encore un peu vers la région de l'hyménophore (donc à mesure que le contenu protoplasmique augmente). Les hyphes du voile sont encore un peu plus larges (d. 3-4 μ), leur contenu protoplasmique est en tout cas réduit. Le cortex du pied se dessine du voile par la direction plus strictement parallèle de ses hyphes, aussi bien que par la texture dense (couleur un peu plus foncée), quoique les hyphes du voile aient généralement aussi une direction longitudinale (sauf sous l'hyménophore où elles

s'entrelacent davantage); mais le voile renferme de grands méats. Il est fort probable que le voile est né à cause des différenciations internes, *le voile ne constitue qu'une partie du protenchyme qui a été mise de côté pas ces différenciations*. A un tel voile, présent dès le commencement du primordium et qui dans son état primitif ne constitue qu'une partie extérieure restée du protenchyme et se distinguant par ce caractère des voiles qui résultent d'une excroissance ultérieure nous imposons le nom de *velum universale innatum* (voile universel inné, cf. notre dernier chapitre; il est probable que le *Gomph. roseus* a pareillement un voile inné, notre premier stade de cette espèce ne permettant pas de le constater catégoriquement). Le voile est très mince sur le chapeau, néanmoins il y est manifeste.

2. Le deuxième primordium que nous allons considérer a une largeur de $\pm 1,5$ m.m. au niveau de l'hyménophore sur une longueur de 4,3 m.m. (pl. 17, fig. 106). Le voile sur le chapeau a disparu. *Au lieu de ce voile on observe une couche à hyphes à teinte plus claire*, les hyphes poussent généralement dans une direction centrifuge, mais se courbent du côté du chapeau vers le bas. La marge piléique s'infléchit pareillement vers le bas, ses hyphes sont parallèles et montrent une activité frappante. Cette couche à teinte plus claire se gélifiera bientôt, mais dans ce stade-ci ce procédé ne s'annonce pas encore. Les hyphes ci-visées sont un peu plus larges que celles de la trame piléique (d. 4 μ , celles de la trame ont un diam. de 2-3 μ , les hyphes de la marge piléique ont un diam. de 3 μ) et leurs parois sont probablement un peu plus minces. La trame du chapeau est lardée de méats sauf sous la couche claire à la périphérie; ici les hyphes de la trame sont plus comprimées en faisant naître les hyphes centrifuges. La couche claire est limitée du côté extérieur par une ligne foncée à hyphes serrées, pressées les unes contre les autres, mais sur le chapeau il n'y a pas d'indications d'hyphes rejetées. L'absence des débris d'hyphes sur le chapeau rend probable que le voile a été absorbé par la croissance animée des hyphes centrifuges qui masquent donc le voile à la coupe. Une telle situation se présente plus souvent, nous l'avons rencontrée p.e. chez *Galerina paludosa*. *Par la croissance en haut du chapeau, il atteint la périphérie du voile.*

Du côté du stipe le voile est resté. Il borde le stipe en formant une couche à hyphes très lâches autour de lui; seulement à la périphérie on trouve encore une zone étroite à hyphes serrées. Les hyphes du voile le long du stipe ont aussi un cours vers l'extérieur, par ailleurs elles ne se distinguent pas notamment de celles du pied (d. $\pm 4 \mu$). Le voile sur le stipe est relativement large ($\pm 180 \mu$). Vers le haut *les hyphes de la marge piléique qui s'allongent dans une direction basale*

rencontrent ce voile lâche, sans qu'on observe d'intrications prononcées. Les hyphes de la marge piléique en se courbant vers le bas se prolongent considérablement au-delà de l'hyménophore; l'activité de la marge piléique est manifeste. *Il est probable que le voile sur le stipe est complètement écarté, avant qu'une excroissance ultérieure des hyphes du contour du stipe constitue l'enveloppe gélifiée.*

De nouveau l'étendue limitée de l'hyménophore saute aux yeux; une chambre lamellaire étroite se trouve en dessous. L'hyménophore ne consiste qu'en des hyphes serrées, à couleur foncée; leurs extrémités ne se sont pas encore rangées au même niveau, mais elles vont former les palissades. Seulement les hyphes dans la partie inférieure (\pm la moitié) du stipe se sont enflées, le diamètre diminue vers la partie protenchymatique.

3. Les coupes environ d'une même taille que la précédente (parfois même des échantillons plus petits) montrent au lieu du voile proprement arrangé autour du stipe plusieurs fois des débris d'hyphes à cet endroit (pl. 17, fig. 107, diam. du prim. au niveau de l'hyménophore 1,3 m.m., longueur \pm 4 m.m.). Ce primordium est donc un peu plus avancé quant à son développement. Naturellement on risque de perdre une telle structure fragile pendant la préparation; la considération pourtant que les débris se trouvent dans plusieurs coupes, pendant que d'autres ont conservé le voile dans un état parfaitement intact, nous fait supposer que *la partie du voile qui entoure le stipe est repoussée quand le développement progresse*. Il y a encore un deuxième motif qui soutient cette vraisemblance; c'est que *le primordium montre dans un état encore plus avancé* (diam. au niveau de l'hyménophore 2,2 m.m., longueur \pm 7 m.m.) *des fragments d'hyphes collés à l'enveloppe à ce stade fortement gélifié*. Ces fragments se trouvent latéralement du stipe et de l'hyménophore, mais semblent manquer sur le chapeau. Ils prennent beaucoup de couleur et se dessinent par cette particularité d'une manière très marquée de la partie mucilagineuse (pl. 17, fig. 108, la figure montre les débris un peu sous la chambre lamellaire). La présence de ces fragments d'hyphes s'explique d'une manière satisfaisante par l'hypothèse que le voile primaire s'est détaché; il est compréhensible que quelques parties s'adhèrent à la couche gélatineuse qui vient immédiatement au-dessous de lui. (Voir aussi la note explicative chez *Strobilomyces strob.*).

4. La fig. 109, pl. 17 représente la face inférieure du chapeau d'un stade, un peu moins avancé que celui de l'avantdernière photographie (diam. du chapeau \pm 1 m.m., longueur 3 m.m.). Les restes peu compacts du voile se trouvent encore du côté du stipe. Plus vers l'intérieur on voit une bande à couleur foncée qui annonce une

activité formatrice, elle donnera le jour à une épaisse couche mu-cilagineuse. Vers le haut cette partie à couleur foncée passe dans les hyphes excroissantes de l'hyménophore, qui ne se terminent pas encore en formant une surface unie. Plus vers l'extérieur on observe les hyphes de la marge piléique se courbant vers le bas; un peu plus haut on distingue la couverture du chapeau qui s'est déjà mise à gélifier et qui a atteint dans cet échantillon une épaisseur notable. La gélification commence toujours sur le chapeau chez cette espèce, quand la surface du stipe n'en montre pas encore de traces.

5. La suite du développement ressemble beaucoup à celui de *Limacium hypothejum*. Le nombre d'hyphes qui émanent du chapeau et du stipe pour établir la couche gélatineuse augmente de plus en plus. La marge piléique s'enroule, de sorte que nous trouvons sa rallonge sous l'hyménophore. Il est donc intéressant d'étudier l'angle entre la face inférieure du chapeau et le stipe. Fig. 110, pl. 17 nous montre les détails de cet endroit (diam. du carpophore au niveau de l'hyménophore \pm 5 m.m., le grossissement est donc faible). L'enveloppe dont les parois des hyphes sont déjà fortement gélifiées (l'enveloppe consiste en une substance homogène à couleur pâle qui est traversée de fils minces, foncés — diam 2-4 μ — bien distants les uns des autres; l'aspect ordinaire d'un tissu à parois gélatineuses) a une épaisseur autour du chapeau de 170-320 μ ; elle est le plus mince latéralement à l'hyménophore. Le pseudovoile (car une telle structure se présente ici, cf. *Gomph. roseus*) dans l'angle comprend donc les hyphes émanées du chapeau et de la marge piléique enroulée aussi bien que les hyphes qui proviennent du stipe. Le pseudovoile se sépare du stipe par une zone à hyphes fortement colorées qui enferment un grand nombre d'espaces aériens. On voit les hyphes de la périphérie du stipe s'infléchir vers le dehors avant de se dissoudre dans le pseudovoile. Sous l'hyménophore on voit la partie gélifiée pénétrer entre la marge piléique et le pied, néanmoins une bande étroite de tissu non gélifié sépare le voile de la chambre lamellaire. *Cette bande est formée par l'allongement de la marge piléique.* La chambre lamellaire ne s'étend même à ce stade pas considérablement dans une direction radiale, l'extension de l'hyménophore est comme chez les espèces précédentes retardée. Elle ne s'effectuera qu'après le déploiement, et le soulèvement de la marge piléique. Les lames naissent par plissement, elles sont déjà bordées d'une couche palissadique qui se dessine à la photographie par sa couleur foncée. Entre la trame du chapeau et le voile gélifié autour de celui-ci se trouve également une zone qui se marque à la photographie par une teinte foncée, les hyphes de cette assise ne se distinguent pourtant pas de celles de la trame, seulement elles sont un peu plus serrées.

6. Les mêmes carpophores dont nous venons d'étudier la clôture de la chambre lamellaire ont été représentés à la photographie pl. 17, fig. 111. Il y a deux échantillons l'un près de l'autre, dont seulement la moitié a été figurée. Il est à noter que dans toutes nos coupes des espèces de *Gomphidius* de même que dans celles de *Limacium hypothejum* une cavité au milieu du stipe manquait. Selon les descriptions des carpophores adultes ces espèces ont en effet *un pied plein*. Le gonflement des cellules du stipe commence chez le *Gomphidius glutinosus* dans la partie basale du stipe et progresse au fur et à mesure vers le haut, comme à l'ordinaire. Parmi les cellules enflées il n'y a que quelques hyphes protenchymatiques dispersées.

Le *Gomphidius glutinosus* est angiocarpe. Le voile inné qui se manifeste dans l'état très jeune est repoussé du moins sur la plus grande partie (protovelum universale). Il est remplacé par une couverture qui émane de la surface du pied et du chapeau. Ce voile naît quand la marge piléique s'est déjà constituée, la partie sous l'hyménophore consiste en des excroissances simultanées du stipe et du chapeau. La marge piléique forme en outre un appendice non gélatineux qui se trouve immédiatement sous la chambre lamellaire. Comme chez le *Gomphidius roseus* nous ferons à notre avis bien de nommer la couverture secondaire *pseudovelum universale*. Nous rendrons compte de cette dénomination dans le chapitre suivant. Cette espèce est angiocarpe dans un état primitif comme le *Gomph. roseus*, bien après elle devient pseudoangiocarpe selon Kühner par l'activité du pseudovoile. Comme le stipe et la marge piléique participent à la clôture de la chambre lamellaire nous opterions pour un cas de *mixangiocarpie*, ne fût-ce que l'angiocarpie à l'origine s'oppose à une telle interprétation. Nous avons indiqué le type ci-visé par l'expression *métavélangiocarpie*.

31. COMPARAISON DES ESPECES EXAMINEES DE LIMACIUM ET DE GOMPHIDIUS.

Répétons encore une fois brièvement ce que nous savons maintenant du développement des trois espèces que nous venons d'examiner. Les particularités des couvertures sont sous ce rapport les plus importantes et déterminent le type de développement. En même temps — en comparant les sortes de voile — nous rendons compte de l'usage du terme *pseudovoile*, car dans les pages précédentes nous avons renvoyé à ce chapitre à cette fin.

Les espèces de Gomphidius ont un velum universale à l'état très jeune.

Ce voile universel fait partie du protenchyme primaire (ce qui arrive souvent). A un tel voile universel nous imposons le nom de *velum universale innatum*. La présence de cette structure est très importante pour l'estimation exacte du type de développement. *Sa signification taxonomique n'est pas futile dans ce cas, mais sa valeur physiologique est tout au plus médiocre; un voile à dimensions considérablement plus grandes lui succède et ferme la cavité lamellaire.* Nous devons donc prendre le premier voile comme un rudiment ou bien comme un reste d'un organe qui est en voie de rétrograder. Le voile universel inné est repoussé ultérieurement. (Probablement la partie sur le chapeau de *Gomph. glutinosus* reste en se dissolvant dans les hyphes de la couverture secondaire poussant en haut, mais ce détail n'est pas important). *Le velum universale innatum est donc ici en même temps protovelum* (protolemma selon Atkinson). La structure secondaire qui le remplace tire notre attention et réclame être déterminée. Au premier coup d'œil elle semble être un phénomène singulier, mais une considération compilante rend possible de la comparer à d'autres structures.

Cette enveloppe secondaire (chez *Gomph. glutinosus* elle fait naître des hyphes dont les parois se gélifient, de sorte qu'une couverture épaisse de mucilage entoure le carpophore) naît aussi bien sur le chapeau que sur le stipe. La marge piléique s'est alors déjà infléchie en dehors, les périphéries du chapeau et du stipe sont donc séparées. Les deux parties de l'enveloppe cependant poussent l'une vers l'autre et elles se soudent sous l'hyménophore. Chez le *Gomph. glutinosus* ce sont les hyphes gélifiées du stipe et du chapeau qui s'emmêlent. L'enveloppe ci-visée fait l'effet d'un *velum universale enatum* (voile émané, voir le dernier chap.), ne fût-ce qu'il lui manque le caractère principal du voile universel: *c'est l'intégrité de cet organe.* Naturellement il serait possible de considérer les parties de l'enveloppe comme *épicutis pédiculaire et piléique* ou éventuellement comme *écorce pédiculaire et piléique*. Proprement dit il n'y a rien à objecter contre une interprétation pareille; nous avons déjà été capables de constater que le cutis du stipe et celui du chapeau peuvent être conformes l'un à l'autre (*Mycena epipterygia*, cf. aussi le dernier chap.), mais à cause de la comparaison cette solution ne nous semble pas satisfaisante.

A cette fin nous nous adressons au *Limacium hypothejum*. Cette espèce a dans l'état primitif des poils étalés, constituant un voile lâche. *Nous tendons à croire que ces hyphes hérissées constituent un velum universale enatum*, les hyphes provenant de la périphérie du

primordium dans un stade encore plus jeune. Ces hyphes se mettent à se gélifier. De nombreuses hyphes renforcent ultérieurement le voile léger primaire en se joignant aux hyphes qui la formaient dès le commencement, de sorte que la couche gélatineuse se développe considérablement. Quand la supposition du voile émané se vérifie en effet, la même situation se présente chez *Gomphidius glutinosus*, excepté que chez la dernière espèce l'excroissance des hyphes ne commence qu'après que la marge piléique est ressortie de la surface unie du primordium. Aussi le voile lâche de *Limacium hypothecum* est-il un ensemble continu, tandis que les deux parties du voile de *Gomph. glutinosus* doivent s'unir au-dessous de l'hyménophore. La situation finale pourtant est dans les deux cas complètement identique (Cf. pl. 16, fig. 100 et pl. 17, fig. 110). *En considération de cette particularité il ne nous semble pas souhaitable que les noms de ces voiles divergent trop.* Quand la couverture de *Limacium hypothecum* consiste en un *velum un. enatum*, il nous faut imposer le même nom au voile de *Gomphidius glutinosus*. Néanmoins le dernier est une modification d'un tel voile; il dévie par le raccord de ses deux parties constituantes sous l'hyménophore. L'organe qui ferme la cavité lamellaire chez les *Bolets* et le *Lentinus tigrinus*, qui constitue un appendice de la marge piléique où une excroissance du stipe est baptisé par Kühner *pseudovoile*. Selon sa situation il faut le nommer *pseudovelum partiale*. Un tel pseudovelum partielle se présente aussi chez ces espèces, c'est la cortine qui s'étend entre la marge du chapeau et le stipe et qui peut s'étirer considérablement chez *Gomph. glutinosus* à cause de sa nature visqueuse. Quand nous nous sentons disposés à indiquer la structure particulière des deux espèces de *Gomphidius* par un nom à part, celui de *pseudovelum universale* (*enatum*) nous y semble le plus approprié. *Un pseudovoile universel est donc un voile universel émané* (pour la signification précise de ce terme voir aussi le dernier chap.) *qui se développe séparément sur le pied et sur le chapeau après la courbure en-dehors de la marge piléique, et dont les deux parties se soudent ultérieurement sous l'hyménophore ou latéralement de celui-ci.*

Selon cette conception le *Limacium hypothecum* manque d'un *velum universale innatum*. Cela simplifie l'interprétation. Néanmoins cette espèce est angiocarpe par la présence précoce du *velum universale enatum*. Son angiocarpe se réalise un peu d'un autre manière que dans les *Gomphides*. *Les types angiocarpes qui sont en même temps ou après pseudoangiocarpes selon Kühner ont été indiqués par nous au moyen du terme métavélangiocarpe* (Cf. le dernier chap.).

Kühner a examiné *Limacium Karsteni* et il a trouvé une gymnocarpie prononcée chez cette espèce. De *Lim. agathosmum* il dit: „Nous

„pensons, sans pouvoir l'affirmer d'une manière absolument certaine „que cette plante est gymnocarpe”. (Contribution, etc. Thèse Paris 1926, p. 47). Quelques détails s'accordent pourtant d'une manière frappante avec *Limacium hypothejum*: 1°. Les fils de la surface piléique se gélifient, 2°. Le stipe se hérisse entièrement de poils redressés, 3°. La marge piléique a continué à s'enrouler fortement en dedans. Après, l'enveloppe du pied se déchire en flocons. Il y a donc une différence notable dans ce cas: l'enveloppe du pied ne se gélifie pas, ce qu'on peut constater déjà en observant le champignon adulte. L'état primitif ressemble donc beaucoup à celui de *Lim. hypothejum* où les poils sur le chapeau et ceux du stipe se touchent et forment une sorte de voile. La troisième espèce examinée par Kühner est *Lim. olivaceoalbum*, une espèce qui est comme *Lim. hypothejum* mucilagineuse sur le chapeau et sur le pied. Kühner qui n'avait à sa disposition que trois stades et dont la recherche reste donc incomplète, dit: „la surface hyméniale est cachée par un voile „partiel qui chausse le stipe et qui se relie à la marge du chapeau. „Il y a ainsi toutes les apparences de l'angiocarpie, mais l'exemple de „*Lentinus tigrinus* nous engage à la prudence, surtout que Fayod a „prétendu que *Limacium olivaceoalbum* est gymnocarpe” (l.c. p. 49). Kühner constate aussi que l'enroulement de la marge piléique ménage une grande cavité annulaire, dans laquelle les lames se développent. Nous présumons que la situation chez *Lim. olivaceoalbum* est conforme à celle de *Lim. hypothejum*, non seulement par la viscosité du champignon entier, mais aussi à propos des déclarations susmentionnées de Kühner. Son hésitation concernant l'angiocarpie ou la pseudoangiocarpie de cette espèce, le voile qui chausse le stipe, la marge piléique qui s'enroule, etc. étayent cette supposition. Nous avons déjà fait savoir qu'il est possible d'y comparer aussi le développement de *Limacium agathosmum*. La partie qui chausse le pied se différencie d'une autre manière et ne se gélifie pas, ce fait empêche la dite mixangiocarpie ultérieure et rend l'angiocarpie à l'origine douteuse. Cette particularité cause de plus la surface sèche du stipe adulte, qui a été utilisé par Lange pour la subdivision du genre. Lange distingue les sections des *Peronata* et des *Nudipedia*. (Flora Vol. 5, p. 9, et Studies Part 5, p. 12). On peut se demander si une telle espèce que *Lim. Karsteni* a été rangée à juste titre dans ce genre. Néanmoins une certaine diversité touchant les modes de développement y est évidente (peut-être il s'y trouve de plus des types seulement pilangiocarpes ou mixangiocarpes, ou bien ces derniers pourraient se manifester dans le genre voisin(?) *Camarophyllum*), mais il ne nous semble pas opportun de préjuger d'un regroupement revisé des espèces de ce genre; 1°. parce que les caractères principaux qui

se trouvent à la base d'un tel classement ne sont pas encore suffisamment connus, 2°. parce que les limites éventuelles des groupes sont encore parfaitement enveloppés de ténèbres.

Les affinités entre les genres *Limacium* et *Gomphidius* ont été bien démontrées par l'étude du développement. Généralement on a rapproché les espèces de *Gomphidius* du genre *Limacium*; de l'autre côté on a prétendu qu'il y a des rapports entre les *Gomphides* et les *Bolets*. Ces deux opinions ne s'excluent pas indispensamment; l'étude du développement soutient cependant la première idée, sans élucider notamment la deuxième hypothèse. La présence d'une enveloppe gélifiée, née par l'excroissance des hyphes de la périphérie et la même structure de la partie sous l'hyménophore de ce voile indiquent une affinité indubitablement étroite entre *Limacium hypothecum* et *Gomphidius glutinosus*. Il y a sans doute des différences notables: *le voile universel inné (qui est repoussé ultérieurement) manque chez les Limaciums*. Et de plus on connaît les différences déjà bien fixées: la couleur et la forme des spores, l'absence de cystides chez *Limacium*. Par contre la trame bilatérale nous offre une conformité frappante. *L'affinité entre les genres Limacium et Gomphidius (Fries rapprochait déjà l'un de l'autre) nous semble donc incontestable.*

Nous nous sentons pourtant forcés de remettre en question les rapports entre les *Gomphides* et les *Bolets*. L'étude du développement n'a pas révélé jusqu'ici des données qui étayent un tel rapprochement. La pilangiocarpe des *Bolets* (*Ixocomus luteus*, *flavus*, *Boletinus cavipes*, etc.) diffère déjà de la mixangiocarpe secondaire des *Gomphides*. Outre cela les *Gomphides* possèdent un voile universel (inné), quel organe semble manquer chez les *Bolets* (excepté chez le *Strobilomyces strobilaceus*). Ce sont spécialement les grandes cystides encroûtées et les grandes spores fusiformes qui ont donné lieu à cette interprétation. Il y a en effet plusieurs espèces de *Bolets* qui ont de telles spores; les espèces d'*Ixocomus* auxquelles on a comparé les *Gomphides* (Fayod) ont également un anneau. Mais comme nous avons déjà observé, ce pseudovoile dévie considérablement de la structure analogue des *Gomphides*. Le *Strobilomyces* possède un voile qui montre dans une certaine mesure des conformités avec le pseudovoile des *Gomphides*; cette espèce à position isolée dévie cependant par des caractères prépondérants: la nature des spores et la consistance tenace de sa chair. Aussi l'assertion qu'on trouve dans l'œuvre de Konrad et Maublanc (*Icones selectae fungorum Tome VI*, p. 442) que le genre *Gomphidius*: „ne paraît pas avoir d'affinités avec les *Hygrophores* près desquels on le range parfois”, et qu’ „il semble par contre voisin par ses caractères anatomiques des

Bolétacées" est sous cette forme décidément erronée: les affinités avec les *Hygrophores* ont été bien établies par l'étude du développement à notre avis; celles avec les *Bolets* sont des plus douteuses. Néanmoins l'examen du développement d'une espèce telle que *l'Ixocomus viscidus*, qui est aussi visqueuse sur le pied reste intéressant sous ce point de vue. (Cf. aussi sur la question des affinités: E. J. Gilbert, *Les Bolets*, Paris 1931).

32. INTRODUCTION SUR LES BOLETACEES.

Sur l'histologie et le développement des Bolets nous sommes relativement bien informés. Cela ne signifie pas que le nombre d'espèces qui ont été examinées à l'égard du développement est très grand; mais on a assez profondément étudié l'anatomie des carpophores au profit de la taxonomie; et comme le développement s'est montré jusqu'à nos jours relativement peu complexe, on tend à croire que les types dont le développement est connu, nous offrent un aperçu satisfaisant de ce sujet. Quant au développement il s'agit, que nous sachons, des investigations suivantes: Zeller: The development of the carpophores of *Ceriomyces Zelleri* (*Mycologia* 6, 1914), Kühner sur *Ixoconus flavus* et *Xerocomus parasiticus* (Contribution, etc., le Botaniste série 17-18; 1926-27), Kühner sur *Boletinus cavipes* (le Botaniste série 17-18). Nous ne visons pas à faire précéder une discussion de cette littérature; les détails la concernant seront mis à l'ordre en comparaison de nos propres résultats dans les pages suivantes. On trouve un résumé des investigations susmentionnées dans l'œuvre de Gilbert sur les *Bolets* (p. 51) ou dans notre aperçu de l'étude du développement en langue hollandaise (*Med. Ned. Myc. Ver.* XXI, p. 186).

33. XEROCOMUS PARASITICUS (Bull.) Fr.

Nos observations sur cette espèce ne servent qu'à affirmer les résultats de Kühner (le Botaniste 17-18, p. 203). Néanmoins une interprétation un peu déviante du mode de développement nous semble la plus appropriée.

1. Le premier stade ne consiste qu'en une accumulation d'hyphes sous la forme d'une globule qui est encore entrecroisée d'hyphes du périduum de *Scleroderma*. Cette globule ayant 0,84 m.m. de diamètre n'a pas été figurée à cause de son homogénéité. Les hyphes emmêlées

du Bolet ont un diam. de $3-4 \mu$ (leur croissance est sans direction prépondérante), celles de *Scleroderma* varient considérablement quant à la largeur (d. $6-12 \mu$), vers l'intérieur les hyphes s'amincissent (d. de celles de *Scl.* 4μ).

2. Le deuxième primordium pl. 18, fig. 112, diamètre du chapeau $\pm 1,1$ m.m., diam. du stipe $\pm 1,8$ m.m., ce qui indique que le stipe est ventru à ce stade, longueur du prim. $\pm 3,5$ m.m.) est édifié par un protenchyme presque homogène (d. des hyphes $2-3 \mu$), dans lequel les détails suivants se font connaître. Un sillon annulaire sépare la partie piléique du stipe. Au voisinage de ce sillon les hyphes du stipe sont plus foncées que celles vers la base. En général les hyphes du pied ont un cours longitudinal, mais dans la partie qui prend plus de couleur, elles s'entrelacent. Elles passent sans modification dans la partie piléique qui prend encore plus de couleur; *sauf à la périphérie où les hyphes se serrent moins et s'étendent vers l'extérieur en s'entrelaçant moins. La partie la plus colorée se trouve autour du sillon hyménial.* Ici on voit des hyphes à contenu protoplasmique dense se courber vers l'extérieur et au-dessus du sillon vers le bas; elles saillissent dans le sillon, de sorte que le fond de celui-ci est limité d'une manière très irrégulière. Les hyphes foncées se penchent vers le sillon formant naturellement le primordium de l'hyménophore. Une particularité notable se fait observer facilement: *c'est que le sillon hyménial n'est pas vide, mais que plusieurs hyphes dépassent la face irrégulière de l'hyménophore en formant une couverture laineuse et lâche qui se prolonge vers le bas un peu sur le stipe.* Vers le haut elle borde la marge supérieure du primordium de l'hyménophore et passe dans la calotte feutrée et moins colorée du chapeau. Kühner a aussi remarqué ce phénomène et fait allusion à ce que ce serait *un voile universel*. Néanmoins il considère l'espèce comme gymno-carpe, probablement parce que, quand les palissades se sont formées, le duvet dans le sillon a disparu (voir le stade suivant).

On peut probablement comprendre la présence d'une telle structure éphémère comme suit: *L'origine de l'hyménophore est située un peu vers l'intérieur: les hyphes qui constitueront le primordium de l'hyménophore percent le protenchyme en poussant vers l'extérieur.* Au commencement il reste donc une bande étroite de protenchyme lâche (semblable à celui qui couvre le chapeau) latéralement du primordium de l'hyménophore (cf. aussi pl. 18, fig. 113 qui représente cette structure sous un grossissement plus fort). *Mais le cortex du pied se différencie aussi un peu vers l'intérieur,* de sorte que le pied est aussi couvert d'un duvet extrêmement fugace au début (voir aussi le stade suivant). *Nous avons considéré partout un tel reste de protenchyme à l'extérieur du primordium comme voile*

universel (*c'est-à-dire un velum universale innatum*) et par conséquent cette structure, quelque fugace qu'elle soit ne fait pas exception. L'individualité de cet organe n'est pas très prononcée dans ce cas, il est vrai: sur le chapeau il ne se dessine pas séparément; nous ferons pourtant mieux de prendre ce rudiment comme voile universel selon son origine. En raison de considérations comparatives il nous semble à préférer nommer cette espèce *vélangiocarpe*, quelque peu prononcé que soit ce phénomène ici. Même quand le duvet a disparu au moment où les palissades se différencient, nous opterions pour cette dénomination, car on peut s'imaginer facilement qu'un tel rudiment de voile se maintient encore quand les éléments de l'hyménium sont déjà présents dans d'autres cas. Toutes sortes de transitions peuvent se manifester et cela nous force à ranger ce cas parmi les types vélangiocarpes. Par suite du caractère peu prononcé de ce phénomène nous l'appellerons pourtant *hypovélangiocarpie* (cf. le dernier chap.).

3. Du stade suivant qui a une largeur piléique de 2,5 m.m. (la largeur du chapeau a pris le dessus sur celle du stipe) la partie supérieure a été figurée (pl. 18, fig. 114). La marge piléique qui se formait dans le stade précédent vers l'extérieur obliquement en haut du primordium de l'hyménophore s'est incurvée vers le bas, de sorte que le sillon hyménial s'est approfondi et se trouve à l'abri du chapeau en forme de dôme presque semi-globuleux. Ce chapeau s'accroît surtout à la marge. A la périphérie du chapeau nous trouvons toujours les hyphes lâches qui ne forment pourtant pas une couche bien tranchée, car de l'intérieur vers l'extérieur les hyphes protenchymatiques se serrent de moins en moins. Cependant dans un stade encore plus avancé (qui n'a pas été figuré, diam. du chapeau 4,4 m.m. longueur 13 m.m.), un tissu à texture plus dense est plus distinctement limité de la couverture lâche à la partie inférieure de la surface du chapeau sans qu'on puisse déjà distinguer nettement une écorce piléique. Il est probable que cette différenciation cutanée progresse vers le haut, de manière qu'une sorte d'écorce protège finalement l'intérieur du chapeau. La couverture lâche sur le chapeau lui accorde un aspect feutré.

En revenant à la coupe que nous sommes en train de décrire nous observons que la trame du chapeau montre deux parties qui se dessinent faiblement à la photographie: *une partie interne à couleur moins foncée et un dôme autour à hyphes plus colorées* qui passe vers le haut dans les hyphes du feutre. Une couche palissadique s'est formée; sa surface est à peu près unie. Le long de la couche palissadique on rencontre un tissu à hyphes très denses, sans méats, fortement coloré; celui-ci se montre nettement à la photographie et

fait partie de l'hyménophore. Une particularité remarquable se manifeste à la limite entre le stipe et le chapeau ou bien *dans la partie supérieure du stipe: c'est une bande foncée au travers du pied, relativement large ($\pm 0,8$ m.m.) et bien accusée*. Nous croyons que c'est la richesse en protoplasme qui fait distinguer ces hyphes des autres du pied. Plus en bas les hyphes du pied s'enflent, mais leur diamètre est encore relativement petit, 6μ . *Du côté du stipe on voit le reste du voile qui se prolonge jusque dans le fond du sillon hyménial*. Le voile consiste encore en les hyphes lâches, formant un duvet sur le pied. Par suite de l'allongement des hyphes qui fournissent les palissades ces hyphes lâches ont disparu dans la partie hyméniale, elles ont été absorbées simplement par le tissu avançant vers l'extérieur. Plus vers le bas le duvet manque aussi sur la surface du pied.

Le développement ultérieur s'effectue par l'allongement de la partie penchante du piléus, par l'excroissance de la marge piléique. En même temps le chapeau s'étend par l'élévation de la partie penchante du chapeau, jusqu'à ce que l'hyménium ait une position horizontale. Le stade plus avancé dont nous avons déjà parlé (diam. du chapeau $\pm 4,4$ m.m.) montre le commencement de la naissance des tubes. *Proprement dit cette formation ne diffère pas essentiellement de celle des lames. C'est aussi un plissement dans ce cas, mais un plissement dans toutes les directions*. La formation des tubes progresse dans la direction centrifuge; même dans ce stade avancé *on ne trouve pas les éléments de l'hyménium sur le stipe*. Le développement des tubes sera décrit d'une manière un peu plus détaillée chez l'espèce suivante.

Le *Xerocomus parasiticus* montre donc *un rudiment de voile universel (inné)*. Ce voile se restreint principalement à la partie supérieure du pied et au sillon hyménial. Sur le chapeau il est vague. A cause de ce voile nous considérons cette espèce comme *hypovélangiocarpe* (voir p. 169).

34. IXOCOMUS BOVINUS (Linn.) Fr.

I. Les carpophores de cette espèce ont une naissance tout à fait simple. Le premier stade consiste en une petite colonne, d'une longueur importante, mais variable (p.e. ± 4 m.m.) et d'une largeur qui diminue peu à peu vers le haut, se montant à $0,57$ m.m. dans la partie basale et à 84μ au sommet (pl. 18, fig. 115). Les hyphes ont généralement une direction longitudinale, néanmoins elles s'entrelacent un peu. Les hyphes au sommet sont relativement minces

(d. 3-4 μ); celles à la base, qui sont considérablement plus intriquées, sont déjà enflées, on en trouve dont le diam. se monte à 14 μ parmi des hyphes à diamètre plus réduit. Le long de toute la colonne des différenciations corticales ne se manifestent pas encore. Dans la partie apicale les hyphes se courbent un peu vers le dehors, indiquant ainsi de quelle manière le chapeau naîtra chez cette espèce.

2. Le deuxième stade que nous allons considérer (pl. 18, fig. 116, longueur \pm 4 m.m., diam. du chapeau 1,5 m.m.) a déjà la forme d'un champignon. Le chapeau s'est formé par l'élargissement de la colonne à son sommet. *Le mode de la formation du chapeau qui succède à celle du pied est très simple, les hyphes s'infléchissent en dehors et se divergent.* Dans la partie apicale de la trame du chapeau les hyphes perdent leurs directions divergentes en s'entrelaçant. Seulement dans les parties latérales elles gardent une direction radiale. Vers la périphérie du chapeau il y a d'abord une assise mince, plus foncée, dans laquelle les hyphes sont encore plus intriquées et \pm couchées (*c'est l'hypoderme*); de cette assise émanent des hyphes parallèles, centrifuges qui forment une couverture bien accentuée à la photographie (largeur à ce stade 120 μ). *C'est l'épiderme piléique qui se gélifiera après.* (Selon la nomenclature de Lohwag — Anatomie etc. — c'est un épidermis à cause de la position redressée des hyphes, voir le dernier chap.). La marge piléique s'est enroulée sans se presser contre le stipe et sans fermer la cavité lamellaire. Les hyphes à la marge piléique sont lâches; entre elles se trouvent de grands méats. La couverture du stipe qui se dessine à la photographie par une ligne foncée est remarquable. Sur la partie basale du pied *il n'y a qu'une écorce*, les hyphes à direction \pm longitudinales sont caractérisées par les parois plus épaisses et prennent par conséquent plus de couleur. Un peu plus vers le haut la direction des hyphes n'est plus tellement longitudinale et *des poils redressés apparaissent sur la surface* (largeur de ces poils p.e. 32-40 μ , largeur 4-5 μ). Vers le haut encore le nombre de ces poils augmente; parmi les poils d'une longueur comme de celles que nous venons de mesurer, il y en a un grand nombre qui sont plus courts; tous ces éléments qui ne se serrent pas encore sont à peu près redressés. Cependant il paraît que ces éléments plus courts, environ perpendiculaires à la surface du stipe, constituent *les hyphes génératrices des palissades* qui sont plus faciles à reconnaître au niveau de la marge piléique et encore un peu plus bas, où elles sont également courtes, mais serrées. La couche des hyphes génératrices des palissades¹⁾ se

1) Les palissades elles-mêmes ne se formeront que dans un stade beaucoup plus avancé, elles naissent par la séparation d'une longue cellule à l'extrémité de ces hyphes génératrices au moyen d'une cloison ou bien par intercalation.

poursuit sur la face inférieure du chapeau, mais s'arrête à une certaine distance devant le bord du chapeau et est remplacée là par les hyphes de la marge piléique qui s'allongent. Un peu en-dessous du passage du pied dans le chapeau la surface du premier est légèrement ondulée; probablement ces ondulations représentent le commencement du développement des tubes. Le gonflement des hyphes du pied progresse comme toujours vers le haut, à ce stade il est seulement distinct à la base.

3. Les détails du développement s'exposant d'une manière simple, nous passons à un stade beaucoup plus avancé (pl. 18, fig. 117, diam. du chapeau 3,5 m.m., longueur 6,5 m.m.). La marge piléique s'est déroulée. Presque toute la trame du chapeau consiste en des hyphes intriquées, la direction radiale a été dissipée. La couche à hyphes palissadiques serrées descend sur le stipe sur environ 1/3 de sa longueur, au-dessous de lui nous apercevons d'abord la partie à hyphes palissadiques irrégulières, non strictement perpendiculaires et non serrées, avec les plus grands poils parmi elles; la partie inférieure du stipe (environ 1/3) est revêtue d'une écorce à hyphes longitudinales (voir le stade précédent). Dans la couche à hyphes palissadiques serrées nous voyons dispersés les poils dont la longueur se monte à 48μ , mais qui sont en majeure partie en voie de formation, de sorte qu'on les rencontre à dimensions variées. On les appelle cystides, mais ils sont parfaitement similaires aux poils qui se trouvent plus en bas et que nous avons déjà rencontrés dans le stade précédent. Vers le haut ils s'épaissent insensiblement, ils sont arrondis au sommet (largeur $\pm 6 \mu$) et encroûtés. La couverture du chapeau consiste en les hyphes redressées qui se trouvent sur une assise plus foncée (l'hypoderme); elles sont un peu plus larges que celles de la trame et elles se gélifient déjà à leur partie apicale.

Au sommet du stipe la couche à hyphes palissadiques montre des ondulations faibles; en passant à la face inférieure du chapeau ces ondulations s'accentuent et se rétrécissent. Il est évident que le mouvement ondulatoire progresse dans la direction centrifuge. Un détail de la couche des hyphes génératrices des palissades est représenté par la fig. 118, pl. 18.

4. *Les tubes naissent finalement par une croissance vive des hyphes de l'hyménaphore vers le bas* (pl. 19, fig. 119 qui représente un détail

Nous avons nommé partout ces hyphes génératrices simplement hyphes palissadiques. Proprement dit les hyphes palissadiques et les palissades ne sont donc pas identiques, aussi peu que la couche à hyphes palissadiques et la couche palissadiques; mais pour la commodité nous n'avons pas appuyé sur cette différence, là où elle ne donnait pas lieu à des confusions. Outre cela le moment où la cloison se forme, n'est pas toujours facile à distinguer (voir aussi: La nature des hyphes au point de vue de leur naissance).

de la face inférieure piléique d'un stade plus avancé sous un grossissement plus fort). Les hyphes entre les tubes sont par conséquent parallèles; vers l'extrémité elles se divergent, elles s'incurvent vers la couche palissadique, mais entre ces hyphes à direction fixe et les palissades qui à ce stade sont réellement présentes (d. 2μ , longueur $\pm 20 \mu$) il y a une couche mince, mais évidente, à hyphes étroites, entrelacées et riches en protoplasme, constituant une sorte de sub-hyménium. Cette partie à hyphes qui s'entrelacent et se ramifient manque sous les hyphes génératrices de l'hyménium que nous venons d'observer dans le stade précédent, où les bouts des hyphes qui s'infléchissent en dehors se rangent seulement d'une manière régulière perpendiculaire à la surface; nous parvenons donc à la conclusion que cette couche subhyméniale est due à la ramifications des hyphes, que l'intercalation ultérieure des palissades nécessite.

Une coupe à travers un chapeau d'un petit champignon dont le chapeau s'est déjà étalé (épaisseur $\pm 0,85$ m.m.) montre trois couches superposées de haut en bas: 1°. la couverture gélifiée, 2°. la trame du chapeau à couleur foncée et 3°. une couche à hyphes intriquées, environ conformes à celles de la trame, mais moins colorées. De cette couche inférieure émanent les hyphes parallèles qui croissent droit en bas.

L'Ixocomus bovinus représente une forme simple en ce qui concerne le développement. *L'espèce est gymnocarpe. Le chapeau naît par la croissance subséquente des hyphes de la partie apicale du stipe.* Le pied se constitue le premier; il n'y a pas de voiles ou de différenciations internes. Les hyphes croissent d'abord seulement en haut. Et de cette manière il est facile de comprendre que le pied et le chapeau ne sont pas bien tranchés, ce qui se manifeste particulièrement à la périphérie par la conduite des hyphes génératrices de l'hyménium qui descendent sur le pied en formant après une couche palissadique bien en bas de la face inférieure du chapeau. En outre il y a une grande partie de la périphérie du pied qui est revêtue d'hyphes irrégulières dont les extrémités ne sont pas strictement perpendiculaires à la surface, mais qui sont par ailleurs égales aux hyphes génératrices des palissades. Aussi les poils cystidiformes qui se trouvent parmi elles descendent-ils sur la plus grande partie du pied. Un tel port où le chapeau se forme par la divergence des hyphes du pied à direction longitudinale est plus fréquent. Il rappelle p.e. le développement de *Collybia tuberosa* (Moss., Trans. R. Can. Inst. prt. 14-2 et Reijnders, Med. Ned. Myc. Ver. XXI), mais dans ce cas le primordium de l'hyménophore est du moins mieux limité. Celui-ci se restreint presque à la face inférieure du

chapeau. Il est bien sûr qu'un tel mode de formation du chapeau se présente plus souvent dans les genres *Collybia* et *Clitocybe* p.e., genres dont l'organisation primitive est incontestable.

35. IXOCOMUS VARIEGATUS (Schwarz) Fr.

1. De cette espèce nous ne possédons que quelques stades, dont nous allons traiter deux; ils suffiront néanmoins à démontrer une particularité du développement qui est intéressant au point de vue de la comparaison avec l'espèce précédente et surtout avec les deux *Ixocomus* suivants. L'exemplaire de la pl. 19, fig. 120 a une largeur piléique de 1,5 m.m. et une longueur de \pm 4 m.m. Les hyphes dans le stipe ont généralement un cours longitudinal, mais elles s'intriquent beaucoup plus qu'à l'ordinaire (d. 4-5 μ). Nous ne doutons pas que le chapeau naisse par une excroissance subséquente des hyphes de la partie apicale du pied, mais nous ne savons pas si cela s'effectue simplement pas une divergence des hyphes dans un stade encore plus jeune. Dans la trame du chapeau où les hyphes sont densément entrelacées on n'observe pas une direction radiale prépondérante des hyphes. *De la surface du chapeau émanent des hyphes redressées* (d. 6-10 μ), celluleuses (il y a beaucoup de cloisons), à contenu protoplasmique réduit. Cette couverture a à ce stade une épaisseur de \pm 120 μ . Il est à remarquer qu'on trouve à la marge piléique une brosse de telles hyphes de la couverture, de manière que la partie infléchie du chapeau s'élargit vers la marge au lieu de s'amincir. *Cette couverture se gélifiera après*. Les hyphes génératrices des palisades sont seulement nettes à la face inférieure du chapeau, on ne les aperçoit pas encore sur le pied, *mais là et là on voit sur le pied apparaître des groupes de poils cystidiformes* qui ont dans cette coupe une longueur de \pm 32 μ ; les cystides poussent en touffes chez cette espèce (Yates: „glandular dots”, voir les espèces suivantes).

2. Avant de s'étaler la marge piléique s'incurve encore plus vers le pied et se presse contre celui-ci (pl. 19, fig. 121, diam. du chapeau \pm 2,8 m.m., longueur \pm 7 m.m.). Il est à noter que les hyphes de la marge piléique se divergent à cause de la pression. *La clôture de la chambre dans laquelle les tubes naîtront est particulièrement formée par la couverture piléique épaisse*. Il n'y a donc pas à s'y tromper sur la signification de cette structure. Le plissement en faveur de la naissance des tubes ne se manifeste pas encore d'une manière frappante, les groupes de cystides sont nets sur le pied, après ils

se formeront à la surface inférieure du chapeau. Cette espèce est donc un peu *pilangiocarpe*.

36. IXOCOMUS FLAVUS (Withering) Fr.

Kühner (Contribution, etc. p. 195) a décrit le développement de cette espèce. Aussi renonçons-nous à répéter ici les détails qui ont été publiés par Kühner; nous reproduisons seulement deux photographies concernant ce développement, la première (diam. du chapeau \pm 1,5 m.m., pl. 19, fig. 122) à l'égard de la naissance de la dite pseudoangiocarpie (pilangiocarpie, voir p. 166) par la croissance vers le bas de la marge piléique qui se prolonge considérablement en s'appliquant finalement contre le pied; la deuxième pour démontrer les détails de la marge piléique dans un stade plus avancé (diam. du chapeau \pm 2,3 m.m., pl. 19, fig. 123). A l'origine c'est l'entièrre marge piléique qui se courbe en bas et qui ferme la chambre hyméniale. (*À ce stade l'hyménium se présente seulement sur le stipe* — il y a déjà des spores — environ au niveau où la marge piléique le touche; Kühner a décrit ce phénomène d'une manière plus détaillée). Ensuite, la clôture de la chambre hyméniale sera principalement formée par une excroissance de la marge piléique qui est homologue à la couverture du chapeau qui se gélifiera après un laps de temps. *La couche supérieure du chapeau consiste en des hyphes \pm redressées* (d. 4-6 μ), à cellules courtes et à contenu incolore. Les hyphes de l'excroissance de la marge piléique ont les mêmes caractères: dans ce cas les hyphes sont aussi divisées en cellules par de nombreuses cloisons. La couverture et l'excroissance de la marge sont séparées toutes les deux de la trame piléique à hyphes densement intriquées par une assise à hyphes minces, plus foncées (d. 2-3 μ), qui s'entrelacent dans la partie intérieure, mais qui s'étendent vers la périphérie en passant dans la couverture.

Cette particularité du pseudovoile qui émane donc de la marge piléique et qui est homologue à la couverture du chapeau n'a pas été accentuée — que nous sachons — par Kühner. C'est pourquoi nous l'insérons, car, comme nous avons rencontré le même phénomène chez l'*Ixocomus variegatus*, nous y tenons à cause de la comparaison.

37. IXOCOMUS LUTFUS (Linn.) Fr.

Le développement de cette espèce est à un haut degré conforme à celui de l'*Ixocomus flavus*. Cette constatation n'étonnera personne, vu les affinités étroites entre ces deux espèces.

1. A un état jeune (pl. 19, fig. 124, diam. du chapeau 1,3 m.m.), le chapeau montre déjà au bord une croissance vers le bas, les hyphes de la marge pileïque s'étendant presque verticalement. A la surface du chapeau les hyphes commencent à prendre une direction radiale.

*La partie supérieure du stipe montre déjà des éléments dont l'extrémité se range \pm perpendiculairement à la surface, quoiqu'il y ait de nombreuses extrémités qui déclinent. Ce sont les hyphes génératrices des palissades (Cf. *Ixocomus bovinus*). Par endroits on trouve des éléments plus grands en forme de massue qui dépassent la surface du pied et qui sont réunis en bouquets. Ce sont les cystides en voie de formation. La partie inférieure du pied, environ la moitié, manque de ces éléments hyméniaux.*

2. Nous passons à un stade dont le chapeau a \pm 3 m.m. de diam. (pl. 19, fig. 125). La marge pileïque s'est appliquée contre le pied (du côté droit elle s'écarte du pied, mais probablement c'est pas hasard). Les hyphes du pied ont en général une direction longitudinale, néanmoins elles s'entrelacent un peu (d. 4-8 μ). *Les éléments de l'hyménium se trouvent presque le long du stipe entier, ils se poursuivent sous le pseudovoile qui environne le pied sur une superficie considérable.* La pl. 20, fig. 126 donne une image détaillée de cette partie qui représente une touffe de cystides sous un grossissement plus fort (les hyphes à droite appartiennent au pseudovoile). Les palissades se dessinent nettement (longueur \pm 15 μ), séparées de leurs hyphes génératrices par une cloison; il y a déjà des spores qui sont restées entre les rugosités de la surface hyméniforme. Les touffes de cystides sont fréquentes, le nombre d'éléments dans une touffe s'élevant à plusieurs dizaines; les cystides sont divisées en cellules en ce qui concerne leur partie inférieure, la partie supérieure consistant en une grande cellule en forme de massue, dont la paroi s'épaissit notablement, surtout dans la partie apicale. Ça et là on trouve déjà dans les cystides un contenu opaque, dû à une sécrétion, ce qui prouve que ces cystides sont en réalité des glandes (Yates: „glandular dots”). Cette substance n'a pourtant pas encore quitté les cellules. La couche palissadique se dessine nettement sous le chapeau, elle est un peu ondulée, mais les touffes de cystides sont de moins en moins développées quand on passe vers l'extérieur, démon-

trant ainsi que la naissance de l'hyménium stipitaire précède à celle de l'hyménium qui revêtira les tubes. Il est à noter que les cystides naissent au sommet des saillies; après, elles ne se trouveront pas dans les tubes, mais sur les cloisons des pores. Les cystides sont simplement constituées par les hyphes allongées des saillies; dans les incurvations entre elles restent les palissades qui formeront l'hyménium qui revêt les tubes. Les hyphes de la trame du chapeau sont densément intriquées, sans méats notables (d. 3-6 μ).

L'épiderme piléique est à ce stade bien développé (largeur \pm 240 μ). On aperçoit une bande foncée entre la couverture et la trame piléique. Dans cette bande les hyphes s'élargissent et commencent à se diriger vers la périphérie. Ce passage entre la trame piléique à hyphes intriquées et la couverture du chapeau à hyphes redressées ou couchées peut être considéré comme hypoderme. Les hyphes de l'épiderme sont plus épaisses que celles de la trame piléique (d. 4-8 μ), leur contenu est très réduit et elles sont divisées en de nombreuses cellules rectangulaires, tantôt relativement courtes, tantôt un peu plus longues (p.e. 24 μ). Au milieu, c'est-à-dire dans la partie apicale du carpophore les hyphes sont redressées; là, où le contour du chapeau commence à s'incliner les hyphes de la couverture se courbent vers le bas et se couchent; elles restent strictement parallèles. *A la marge piléique plusieurs hyphes de l'épiderme passent dans le pseudovoile sans changer de caractère, elles forment la partie extérieure du pseudovoile, tandis que la partie intérieure est constituée par des hyphes, qui proviennent directement de la marge piléique et qui se colorent d'une manière un peu plus foncée, mais qui par ailleurs ne se distinguent guère des hyphes de l'épiderme en particulier en ce qui concerne le caractère articulé.*

3. Et pour finir nous nous occuperons d'un jeune carpophore, de dimensions déjà considérables (qui a été photographié par conséquent à la loupe pl. 19, fig. 127, diam. du chapeau \pm 8 m.m., longueur \pm 12 m.m.), au premier lieu pour démontrer *le développement abondant du pseudovoile*, qui entoure le pied sur plus de la moitié de sa longueur. Le pied de cet exemplaire a une forme un peu bulbeuse, les hyphes de cette partie basale sont partiellement enflées (d. 4-12 μ), il est à noter que le gonflement des hyphes du pied n'est généralement que réduit, car juste au-dessus de la bulbe le diamètre n'a point été sujet à un agrandissement (d. 4-8 μ). L'extension du pied s'effectuera donc plus tard. *L'hyménium pédiculaire* qui se détache à la photographie par une ligne foncée crénelée descend environ jusqu'à la bulbe, ou jusqu'au bord inférieur du pseudovoile. Les spores sont abondamment répandues entre les aspérités de l'hyménium, prouvant ainsi que la fructification sur le

pied est en pleine action. Aussi trouve-t-on les basidies dans tous les stades de développement. Ce sont surtout les cystides qui nous intéressent. Elles sont réunies en touffes et ont une longueur importante, elles se font voir à la photographie par les créneaux foncés. Les bouquets de cystides se trouvent parfois enfermés d'une matière opaque, coagulée que l'on peut aussi rencontrer à l'intérieur des cystides; il s'agit donc d'un exsudat, car les parois épaisse se montrent partout intactes. Dans la plupart des cas l'exsudat entoure la plus grande partie de la dernière cellule en forme de massue (longueur 44-48-54, plus grande largeur 24-12-13, paroi au sommet où elle est le plus épaisse 4-8-3 μ). La matière excrétée s'accumule parfois aux extrémités des cystides, de sorte que les touffes sont encapuchonnées de cette substance. Nous avions déjà constaté que les groupes de cystides à la face inférieure du chapeau se trouvaient sur les saillies, les palissades se rangeant dans les incurvations. La situation est encore la même; les saillies s'étant transformées en protubérances obtuses (à ce stade d'environ 200 μ). Quelques hyphes au milieu d'une pareille protubérance ont un cours vertical, mais des deux côtés les hyphes minces (d. 2-3 μ) se divergent, se courbent vers l'extérieur et forment les palissades. Un sub-hyménium ne se manifeste pas (encore?). Les tubes entre les colonnes sont minces (d. \pm 8 μ). Au sommet des colonnes on trouve régulièrement des touffes de cystides qui ne se distinguent pas de celles de la périphérie du stipe sinon qu'elles renferment moins de cystides et qu'elles sont par conséquent plus petites, surtout vers la marge pileïque où l'on trouve les parties les plus jeunes de l'hyménophore. Au-dessus de la couche des tubes on trouve une assise à hyphes très denses de façon qu'elle se teint d'une manière plus foncée, quoique ces hyphes ne se distinguent guère de celles de la partie inférieure de la trame pileïque. Une pareille couche est probablement à comparer avec l'hypophylle des champignons à lames (cf. *Ixocomus bovinus*, on se demande s'il faut considérer une pareille couche, qui se rattache à la formation de l'hyménophore, comme une partie de celui-ci).

La photographie (pl. 20, fig. 128) représente un détail de l'hyménophore à ce stade.

Les hyphes de la trame du chapeau sont densément entrelacées; à ce stade il y a pourtant des méats entre elles. Elles sont un peu plus minces que celles du stipe (d. 3-4 μ) et bouclées. La couverture du chapeau (hypoderme + épiderme; épaisseur \pm 0,5 m.m.) a la même structure que dans le stade précédent: Une couche foncée à hyphes intriquées au fond, sur laquelle s'élèvent des hyphes redressées, à cellules relativement courtes, dont les parois sont déjà un peu gélifiées. Les extrémités de ces hyphes sont courbées et couchées sur la sur-

face, de sorte que la couverture piléique consiste à l'extérieur en une pellicule à hyphes parallèles à la surface. La partie du côté du chapeau où les hyphes de l'épiderme se dirigent vers le bas est à ce stade beaucoup moins prononcée; seulement un peu au-dessus de la marge ce phénomène est net. Au-delà de la marge les hyphes de la couverture passent largement dans le pseudovoile en s'incurvant, de sorte que le pseudovoile est en majeure partie constitué par les hyphes de la couverture; seulement vers la chambre hyméniale il est bordé par des hyphes plus foncées qui proviennent directement de la marge piléique elle-même. Ces hyphes, émanant de la marge piléique et non de la couverture, sont à dépister jusqu'au pied; à la photographie elles se dessinent par une ligne foncée. La photographie nous met à même d'observer la liaison directe entre la couverture et le pseudovoile (surtout à gauche); on voit que la marge piléique est située à l'intérieur de cette jonction. Le pseudovoile est pourvu de grands espaces aériens, sa texture est généralement très lâche, de sorte que l'aération en faveur de l'hyménium qui se développe, est assurée.

L'Ixocomus luteus est *pilangiocarpe* et en vue du déploiement ample de son pseudovoile, ce mode de développement a acquis dans ce cas un caractère très prononcé.

38. STROBILOMYCES STROBILACEUS (Fries ex Scopoli) Berkeley.

On comprend facilement que les auteurs qui ont étudié les Bolets tiennent beaucoup à l'examen du développement de cette espèce déviante, d'une position \pm isolée.

Dans l'ouvrage de Gilbert sur les Bolets (1931 - p. 111), nous trouvons l'avis suivant: „Ce genre s'éloigne nettement de toutes les „Boletales”, etc. „Sa position taxonomique est incertaine: si son „angiocarpie se trouvait confirmée il deviendrait le type d'un ordre „particulier indépendant des Boletales. Mais divers indices laissent „supposer que l'espèce type est simplement pseudoangiocarpe. J'en „ai déjà rapporté plusieurs; on peut en voir un autre dans le fait „que les poils situés près du pied sont plus larges et descendant sur „le pied, laissant supposer qu'un hyménium pédiculaire est apparu „avant toute trace d'hyménium piléique.”

Nous nous sommes efforcés d'élucider ce développement, parce que nous nous doutions qu'une vraie (vél)angiocarpie pourrait se manifester ici. Quand on observe le champignon adulte on aperçoit

les mêmes mèches floconneuses sur le chapeau et le stipe, tandis que la partie du pied au-dessus de l'anneau peu étalé en est dépourvu. Ces mèches ont la même couleur: principalement violet-noir; ce champignon a donc l'air d'avoir un voile universel — et si cette supposition se vérifiait, l'espèce se rangerait parmi les types (vél)-angiocarpes.

Ce Bolet est extraordinairement rare dans notre pays. Proprement dit il n'y a qu'un habitat connu, c'est dans le midi de notre province de Limbourg, dans les collines au voisinage de Vaals sur la pierre calcaire. Grâce à la bienveillance de Mr. E. T. Nannenga, qui nous a montré l'habitat, nous avons été capables de nous procurer quelques primordia. Cependant ceux-ci poussant \pm isolément (les champignons se trouvent néanmoins à proximité les uns des autres), la récolte cause des difficultés, d'autant plus que les exemplaires ont déjà à un état très jeune une couleur foncée, de sorte qu'ils ne se détachent pas de leur entourage. Les exemplaires que nous avons examinés poussaient sur un talus sous les feuillées denses. Malheureusement nous n'avons pas réussi à trouver tous les stades de développement à cause des difficultés susmentionnées; il nous manque les plus jeunes, de façon que nous avons été à même de déterminer le développement à grands traits, mais que quelques détails relatifs aux états les plus primitifs sont encore enveloppés de ténèbres.

1. Nous commençons par un échantillon dont la largeur au niveau du primordium piléique (la largeur est à chaque niveau presque la même de sorte que le primordium prend la forme d'une colonne à sommet arrondi) se monte à \pm 3 m.m., longueur plus de 6 m.m. (pl. 20, fig. 129). Nous décrirons d'abord ce primordium et essayerons ensuite d'en déduire une idée des états encore plus jeunes en tant que c'est possible.

La coupe révèle une structure particulière. Un pied franchement limité du reste du primordium est entouré d'un tissu laineux, à texture lâche, d'un volume considérable. Seulement à la base (dans la partie bulbeuse) les hyphes sont un peu enflées (d. jusqu'à 8 μ), les hyphes du protenchyme du stipe ont par ailleurs un diam. de 3-6 μ . Elles s'entrelacent un peu, mais ont généralement un cours longitudinal. Entre ces hyphes se trouvent bien des espaces aériens, la texture n'est pas dense. Le pied s'amincit peu à peu vers le haut, il est le plus étroit là où l'hyménophore se développera des deux côtés. A cet endroit les hyphes commencent à s'intriquer, de sorte que la direction en majeure partie longitudinale se dissipe complètement. A proprement parler *on ne peut guère constater la présence d'un primordium d'un chapeau*; toute la partie supérieure de la colonne se compose du tissu vélaire. Des deux côtés on voit une ligne bien

accentuée, au-dessus de laquelle se trouve une bande mince de tissu foncé. (Voir aussi la photographie pl. 20, fig. 130 qui représente ce détail sous un grossissement un peu plus fort).

Il est à noter que les *hyphes* dans cette partie foncée (due à l'intrication plus dense) s'entrelacent partout; il n'est pas question d'une direction prépondérante. Au milieu, juste au-dessus du pied (comme au-dessus de l'hyménophore futur), on voit que la couleur s'éclaircit quand on passe vers le haut; on entre insensiblement dans le voile épais.

La nature des hyphes du voile ne diffère pas notamment de celle des hyphes de la partie intriquée on du stipe: le diam. des hyphes du protenchyme varie partout \pm de $3-6 \mu$; sauf à la périphérie, où l'on trouve des *hyphes* dont le diam. se monte à 10μ . Ces hyphes, plus épaisses au voisinage de la surface, se présentent non seulement autour du chapeau, mais également du côté du pied. Le voile sur le chapeau (environ la moitié) a des hyphes qui se dirigent en majeure partie radialement; à la marge piléique — en tant qu'on la discerne — les hyphes lâches ont plutôt une direction vers le bas. Nous distinguons dans les parties latérales du voile, enveloppant le pied, deux zones (pl. 20, fig. 131): à l'intérieur on n'observe que des hyphes qui émanent directement du stipe (d. $3-7 \mu$) et qui ont par conséquent une direction \pm horizontale. Les hyphes du pied changent à sa périphérie de direction et se dirigent sans altérations perceptibles vers l'extérieur. Le pied n'est donc pas limité par une écorce. La partie extérieure du voile latéral se compose d'*hyphes* à direction non fixée. (On ne trouve que des fragments, tandis que les hyphes intérieures s'étendent sur une longueur beaucoup plus grande dans la coupe), à parois plus épaisses et par conséquent à couleur plus foncée. Ces *hyphes* ont un plus grand diamètre ($6-10 \mu$). Précisément sous l'hyménophore futur les hyphes sont très lâches, à cet endroit il y a aussi ces fragments d'*hyphes* à dimensions plus grandes. Elles sont entourées d'*hyphes* qui émanent du pied et d'*hyphes* latérales plus minces qui poussent de haut en bas. Les fragments sous la face inférieure du chapeau font donc l'effet d'être enclos dans les produits d'une croissance ultérieure (voir plus loin: reconstruction du développement primitif). Les hyphes les plus larges de la périphérie et de la chambre hyméniale future sont souvent reconnaissables à un contenu granuleux et brunâtre de leurs cellules; c'est peut-être dû au suc violet-noir qui caractérise cette espèce. Ce contenu coagulé ne se montre pas dans les cellules minces du pied et de la partie intriquée au-dessus de lui. Très probablement les fragments d'*hyphes* qui se trouvent à la surface du voile ont été notamment réduits pendant l'attachement de la coupe à la lame de

verre; les petits morceaux sont facilement entraînés par les liquides se trouvent pendant quelques minutes entre la coupe et l'agglutinatif (l'eau et la paraffine fondu). Aussi trouve-t-on des débris d'hyphes répandus autour de la coupe (voir les photographies). On peut donc admettre que le voile est encore plus abondant. Il n'y a pas encore de traces de l'hyménophore. On observe seulement un serrément des hyphes à la face inférieure du chapeau. D'autres coupes de primordia d'environ la même taille ou même un peu plus petits font réellement voir les hyphes génératrices des palissades. Pour l'étude du voile cf. aussi la figure plus agrandie (fig. 130).

Il n'est pas facile de reconstruire la naissance d'une telle structure à propos des données que cette coupe nous a révélées. On peut s'imaginer que le développement précoce s'est réalisé à grands traits selon un des deux modes suivants: 1°. Le voile existait déjà dans un stade très primitif, c'était probablement un voile inné, c'est-à-dire le pied s'est différencié en laissant le protenchyme à la périphérie. Cette partie primordiale du voile se trouve dans la coupe que nous venons d'étudier à la périphérie: c'est la partie intriquée du voile à hyphes plus larges et à parois plus épaisses. A la partie apicale du pied le tissu qui constituera la trame du chapeau se forme par la ramifications abondante de ses hyphes qui cause une texture plus dense. Cette trame se développe peu à peu vers le haut. De cette trame piléique émanent des hyphes radiales qui renforcent le voile primaire et qui causent aussi que celui-ci s'écarte du pied et du chapeau. (Cf. aussi le dernier chapitre, différence entre le voile inné et le voile émané). Le même procédé se réalise latéralement du stipe; le pied envoie des hyphes qui constituent la partie interne du voile à hyphes à direction fixée. Le voile est donc présent dans un état très jeune, précédant la naissance du chapeau et *l'existence d'une face inférieure de celui-ci* et l'espèce est selon ce mode vraiment vélangiocarpe. 2°. Une autre supposition est que le piléus s'est infléchi en dehors ou est séparé du pied par un sillon avant que le voile se soit développé. *Toutes les hyphes du voile émanent de la surface piléique et de celle du stipe* après la naissance d'une zone piléique; dans ce cas le voile est entièrement un velum enatum (voile émané) et le mode de développement serait: mixangiocarpe (pseudo-angiocarpe selon Kühner).

Il y a à notre avis quelques indications qui ne sont pas favorables à cette deuxième hypothèse. En premier lieu: L'intégrité d'un chapeau ou bien d'un primordium de celui-ci ne s'est même pas encore établie dans le stade que nous venons d'étudier. Le chapeau est encore en voie de formation par une croissance animée des hyphes d'une région apicale, dont les hyphes pénètrent dans le voile. Quoique

la formation du chapeau succède à celle du pied, nous observons que contraire à la situation chez *Ixocomus bovinus* et chez *Collybia tuberosa* p.e. (voir plus haut: *Ixocomus bovinus*), les hyphes dans la région foncée du chapeau de *Strobilomyces* ne montrent aucune direction fixée; elles sont densément entrelacées. Deuxièmement il y a la présence des fragments d'hyphes à la périphérie du voile (et dans la chambre hyméniale future), fragments qui contrastent avec la partie interne du voile. Et en outre les hyphes latérales de la marge du chapeau ne sont pas encore strictement dirigées vers le bas (voir fig. 130). La vue générale de ce type ne suggère pas à notre avis que le voile est seulement né par une excroissance du chapeau et du pied.

Chez les Gomphides nous avions aussi affaire à un voile primaire (protovelum) qui précédait à une excroissance générale de la surface du pied et du chapeau qui se joignent au niveau de l'hyménophore. Nous avons désigné ce procédé particulier par la dénomination métavélangiocarpe et nous croyons que le développement de *Strobilomyces* ne s'écarte pas beaucoup de cette manière. Pour nous mieux renseigner sur ces rapports il ne sera pas inutile d'étudier aussi un stade plus avancé.

2. Cet échantillon a \pm 5 m.m. de largeur; sa longueur se monte à plus de 12 m.m. La photographie pl. 20, fig. 132 représente la moitié droite d'une coupe médiane. Seulement la partie supérieure a été figurée. Le stipe consiste en des hyphes denses, longitudinales (d. 4-7 μ), régulièrement divisées en cellules rectangulaires, pas très longues. Entre ces hyphes raidement rangées, des hyphes plus irrégulières et à contenu protoplasmique plus abondant se serpentent, ce sont les hyphes connectives de Fayod. Les hyphes du pied sont souvent bouclées, comme celles du voile. Parmi les hyphes du pied nous rencontrons quelques-unes qui sont caractérisées par un contenu opaque; quoiqu'elles ne dévient par ailleurs pas sensiblement, nous les regardons comme des lactifères qui pourvoient les cellules du suc qui, exposé à l'air, se colore en violet-noir. Il est probable que toutes les hyphes contiennent cette substance, en particulier celles de la périphérie du voile, car déjà dans un état très jeune la surface extérieure du primordium se fonce. Quand on casse la chair, celle-ci rougit; la teinte sera finalement bistre-noir (Konrad et Maublanc pl. 396). Ce colorant est extrait par les liquides conservateurs, de sorte qu'on ne voit finalement plus le champignon. Il est à noter que les coupes dans la solution de fuchsine-acide se teignent en violet obscur, elles ne prennent pas la couleur rouge vif qui résulte ordinairement de cette coloration. Cependant cette modification de la teinte se présente plus souvent et nous ignorons

si elle est due à ce suc dans ce cas. Quand les hyphes passent dans la trame du chapeau, elles commencent à s'intriquer. Les hyphes de cette trame, densément entrelacées, sont un peu plus minces que celles du pied (d. 3-4 μ). La photographie montre distinctement que le contour du chapeau s'est mieux limité du voile dans ce stade, on voit le chapeau enclos dans le tissu du voile, la forme du piléus se dessine nettement. Le passage de la trame piléique dans le voile sur le chapeau n'est pas abrupt, on aperçoit que les hyphes s'élargissent peu à peu et que la teinte se fonce (diam. des hyphes du voile 6-12 μ). Les plus larges hyphes se trouvent encore à la surface, mais dans ce stade ce ne sont plus tellement des fragments, mais évidemment des hyphes poussées depuis peu des régions plus profondes. Les hyphes du voile se hérissent d'abord de la périphérie piléique, puis elles se courbent dans une direction centrifuge vers les côtés et se couchent. Plus latéralement les hyphes du voile sont dirigées à un haut degré vers le bas.

Etudions d'abord le voile latéralement du pied, avant de tirer quelques conclusions de sa structure. Plus en bas le voile est très lâche et révèle environ la même structure que dans le stade précédent. Nous trouvons encore les hyphes qui sortent du stipe et plus vers le dehors les fragments provenant d'hyphes intriquées qui constituent une partie plus vieille du voile. Il paraît que la croissance la plus active dans le voile sur le pied a eu lieu un peu plus haut, environ au niveau de la marge piléique qui est légèrement courbée en dedans et se dessine vaguement sur les tissus vélaires. Ici un grand nombre de nouvelles hyphes qui s'allongent considérablement émanent du pied en poussant devant les parties formées antérieurement. En même temps beaucoup d'hyphes sortent de la marge piléique, se joignant à celles du voile. Cette croissance vive cause un serrement des hyphes qui s'entrelacent dans diverses directions. L'activité repoussante de la marge piléique cause un refoulement des hyphes juste à l'intérieur de celle-ci qui se montre nettement à la photographie des détails sous le chapeau (pl. 20, fig. 133). La même activité de la région marginale du chapeau cause une ligne de démarcation qui ne se dessine que vaguement dans le voile et qui a un cours obliquement vers le bas et vers l'extérieur à partir des hyphes refoulées à l'intérieur de la marge piléique. Cette bande étroite résulte de la confluence des hyphes qui proviennent de la région piléique et de celles qui appartiennent à la zone stipitaire. La séparation n'est pas marquée et les hyphes y sont seulement un peu plus emmêlées. Une telle particularité manquait complètement dans le stade précédent.

Finalement il nous faut décrire les structures de la surface du pied.

A peu près jusqu'à la base de notre coupe (longueur \pm 11 m.m., qui n'occupe pourtant pas le primordium entier) *il y a des groupes de palissades qui alternent régulièrement avec des parties d'où émanent les bouquets d'hypes qui passent du stipe dans le voile.* Ces groupes de palissades se dessinent vaguement à la photographie (pl. 20, fig. 132) par une ligne interrompue et \pm ondulée. Cette forme ondulatoire ressort de la figure arquée de ces groupes qui tournent leurs concavités vers l'extérieur. Ils sont appliqués contre le stipe (qui ne montre aucune différenciation corticale), mais parfois ils ne touchent le stipe que par le milieu de leur dos, de sorte qu'ils sont dans ce cas détachés du pied sur leur plus grande surface. Quelquefois ils sont complètement dégagés de la surface du pied; s'il en est ainsi il y a des hypes lâches vélaires entre le pied et les palissades. Vers le haut les groupes arqués de palissades augmentent de plus en plus; dans la partie inférieure du pied la surface est principalement occupé par les hypes qui rayonnent dans le voile; dans la partie supérieure les arcs de palissades prennent le dessus. Sur le stipe les palissades dans les groupes ne se serrent pas fortement (quoique d'autres éléments entre elles manquent généralement); dans l'angle entre le pied et la face inférieure du chapeau le serrement augmente (d'où vient la couleur plus foncée) et les groupes deviennent de plus en plus confluents, jusqu'à ce que les palissades constituent sous le chapeau une bande ininterrompue ondulée (pl. 20, fig. 133). Les ondulations diminuent vers la marge piléique, la partie externe de la couche palissadique est unie. Les éléments palissadiques ont une forme de massue, environ 20-28/6-10 μ . Vers la marge piléique elles sont un peu plus petites. Par endroits on observe parmi les palissades sur le pied des éléments enflés, également en massue 40-50/14-18 μ (on observe parfois dans ces cellules des granulations), ce sont sans doute les cystides qui se développent. Vers le haut elles deviennent de moins en moins fréquentes et dans la partie confluente de la couche palissadique elles manquent (provisoirement) complètement. Cela indique encore une fois que les palissades sous le chapeau se trouvent dans un état plus jeune. Il est facile de constater que les éléments palissadiques portent deux noyaux, se présentant sous forme de globules foncés; les cellules du voile ont également deux noyaux, comme celles du pied et probablement toutes les cellules dans les tissus de ce champignon. Les basidies manquent encore dans ce stade, on ne voit par conséquent pas de spores.

Ayant décrit la structure de ce stade plus avancé, nous le considérons encore une fois au point de vue du voile. Il est possible qu'une partie de celui-ci ait été repoussée. Ce serait la partie extérieure lâche du stade précédent. Une croissance ultérieure d'hypes

qui proviennent du pied et de la périphérie du chapeau cause l'abondance continue du voile. Il se peut aussi que les parties du voile qui sont formées les premières, soient encore présentes. Le voile latéralement du pied a l'air d'être constitué toujours par les hyphes lâches (primaires) du côté extérieur et des hyphes émanées dans la zone inférieure. Il n'est pas facile de dépister si la partie primaire du voile se détache. Quand des fragments d'hyphes se trouvent à la périphérie d'une coupe, cet effet peut être causé de deux manières, 1°. Les hyphes se sont détachées du primordium, elles sont réellement repoussées; 2° les hyphes sont encore liées aux autres, mais elles s'intriquent densément et changent de direction d'un moment à l'autre, de sorte que la coupe ne renferme que de petits morceaux. Ils se répandent autour de la coupe quand celle-ci est fixée sur la lame de verre. On peut donc seulement constater le dégagement d'une telle structure, quand elle manque évidemment dans les stades ultérieurs (Voir p.e. *Gomphidius roseus*). Quoiqu'il en soit nous présumons qu'un voile est présent avant les différenciations primitives du chapeau et que le voile ne se constitue pas exclusivement par l'excroissance d'un piléus préformé et des hyphes qui sont sorties du pied. Sans pouvoir l'affirmer d'une manière absolument catégorique, nous estimons très probable *que cette espèce est vraiment vélangiocarpe et que son mode de développement offre de certaines analogies avec celui des Gomphides*.

39. QUELQUES NOTES COMPARATIVES SUR LES ESPECES EXAMINEES DES BOLETACEES.

Le *Strobilomyces strobilaceus* s'écarte-t-il, vu sa vélangiocarpe probable, réellement dans un tel degré des autres espèces des *Boletacées* qu'on est forcé de le placer dans un ordre particulier indépendant des *Boletales* (Gilbert, voir plus haut)? En effet il dévie surtout considérablement par la forme et l'ornementation de la spore, *mais il est problématique que la vélangiocarpe accentue la différence*.

Possiblement une espèce vélangiocarpe se range parfaitement bien parmi les Bolets. Nous alléguons en premier lieu (bien qu'il soit juste que quelques caractères de cette espèce, comme son port, lui accorde une position isolée) que quelques autres particularités sont typiques pour les Bolets. *L'organisation de la surface du pied avec l'hyménium qui se développe basifuge sur le stipe et centrifuge sous le chapeau, est tout à fait bolétoïde*; le cas se présente cependant ici que la couche palissadique est interrompue par des bouquets d'hyphes qui poussent

vivement en dehors. Deuxièmement nous remarquons que nous ne connaissons que le développement de quelques *Bolets* et — quoi qu'il soit très probable que la plupart est *gymnocalpe* — *il est loin d'être exclu qu'une vélangiocarpie soit plus fréquente dans les Bolétacées*. Nous avons été capables de démontrer *une vélangiocarpie rudimentaire chez le Xerocomus parasiticus*; rien ne nous oblige de rejeter qu'une telle vélangiocarpie se présente autre part sous des formes plus prononcées; l'examen exact du développement nous a plusieurs fois pris au dépourvu. De même qu'un écartement de *Strobilomyces* des *Bolets* ne nous semble pas approprié, *nous ne tendons pas à ajouter provisoirement beaucoup de valeur à la conformité partielle que nous venons de remarquer dans le développement de Strobilomyces et de celui des espèces examinées de Gomphidius au point de vue des affinités*. (Voir la comp. des espèces examinées de *Limacium* et de *Gomphidius*). Bien des espèces sont complètement inconnues au point de vue du développement et les données histologiques sont parfois sobres. Les regroupements infinis ne causent que de l'embarras, il ne font naître qu'une synonymie inépuisable.

On a placé le *Boletus Zelleri*, espèce américaine, dont Zeller a examiné le développement (*Mycologia 6 - 1914*) dans le genre *Xerocomus*. Est-ce qu'il y a des conformités entre le développement de *Xerocomus Zelleri* et celui de *Xer. parasiticus*? Dans les deux cas la séparation entre chapeau et pied est marquée par *un sillon*. Autour de ce sillon se trouve *une zone chromophylle annulaire* indiquant l'endroit où l'amplification des hyphes est la plus active. Contraire à ces concordances il y a des différences notables. *Le Xerocomus Zelleri a un revêtement piléique à hyphes palissadiques, perpendiculaires à la surface*: un véritable palissadoderme (selon la terminologie de Lohwag, Anatomie, etc.), qui se montre déjà avant la naissance du sillon hyménial. *Xerocomus parasiticus ne révèle pas une différenciation cutanée spéciale sur le chapeau*, ni une écorce, ni un derme; la couverture piléique est feutrée, une direction prépondérante des hyphes dans cette partie ne se laisse pas reconnaître. *Xerocomus Zelleri* a également les palissades sur la partie supérieure du stipe, constituant un *hyménium pédiculaire* qui est présent pendant une certaine période du développement. *Xerocomus parasiticus* manque d'une structure pareille sur le pied. Et finalement le *Xerocomus parasiticus* possède, comme nous avons amplement démontré *une sorte de voile universel*; ce voile ne constituant qu'un rudiment est néanmoins évident, et naît par la différenciation un peu interne de l'hyménophore et de l'écorce du pied. *Xerocomus Zelleri est complètement *gymnocalpe**. Les deux espèces s'écartent donc considérablement l'une de l'autre.

Les espèces *d'Ixocomus* par contre dont le développement est connu à ce moment, manifestent des affinités évidentes; et une série régulière à partir de la gymnocarpie complète (*Ix. bovinus*) jusqu'à une pilangiocarpie très développée (*Ix. luteus*), nous montre comment la pilangiocarpie peut avoir évolué. Une jolie forme intermédiaire nous offre *Ix. variegatus*, où le chapeau se presse contre le pied et où surtout les *hyphes du revêtement piléique se divergent*. Cette couverture piléique est un caractère générique et nous avons appuyé sur la particularité qu'on a trop négligée, que ce sont les *hyphes de ce revêtement ou des hyphes homologues, qui constituent les pseudovoiles*. L'hyménium pédiculaire se présente chez toutes les espèces et se développe de la même manière.

40. LES STRUCTURES PRIMORDIALES LES PLUS IMPORTANTES DES CARPOPHORES ET LES QUESTIONS TERMINOLOGIQUES.

a. Le voile universel et les différenciations cutanées.

Dans ce chapitre nous essaierons d'ébaucher une vue générale sur les phénomènes qui se manifestent au cours du développement (en considération de la principale littérature préexistante); nous sommes donc obligés de récapituler en même temps nos principaux résultats, de sorte qu'une énumération séparée et réitérative de ceux-ci nous semble superflue.

Quand nous comparons les tissus cutanés à ceux des Phanérogames nous observons des différences frappantes. L'épiderme des Phanérogames se compose généralement d'une assise de cellules bien tranchées et complètement serrées. La différenciation de ces cellules s'accomplit déjà dans les parties les plus jeunes de la plante, de manière que l'épiderme est un tissu nettement isolé. Les formations superficielles des champignons se composent comme les autres tissus de ces plantes de filaments et dans bien des cas elles ne sont pas caractérisées par une individualité si prononcée. Outre cela il y a beaucoup de modifications dans les tissus superficiels; ils ne révèlent pas dans une telle mesure une structure simple et plusieurs fois ils se localisent tandis que dans d'autres cas ils entourent tout le primordium. Une texture de ces modifications parfois similaire et certaines transitions, quant à leur délimitation et leur naissance, sont la cause de ce qu'il n'est pas facile de les déterminer avec précision. Lohwag n'a après tout pas tort, quand il classe toutes les différenciations superficielles ensemble sous le titre de „Cortical-

geflechte" (Anatomie etc., p. 97), quoique son interprétation des voiles et de la volve soit tout à fait incorrecte (voir plus loin).

Malgré les obstacles qui s'y opposent, il nous semble désirable d'essayer de définir le mieux possible la notion voile universel, parce qu'il faut le considérer généralement comme une structure indépendante:

- 1°. à propos de sa fonction,
- 2°. souvent par l'époque précoce de sa naissance,
- 3°. à propos de sa position par rapport au primordium.

La nature propre du voile universel ne se reconnaît pas toujours dans la maturité du champignon, ce qui donne lieu à des confusions. On se laisse gagner à prendre le voile universel pour épicutis (ou inversément). Kühner ne pouvait tenir compte de cette nuance en étudiant le revêtement de quelques espèces de *Lepiota*. En réalité il s'agissait dans ce cas d'un voile universel (voir la comparaison des espèces examinées de *Lepiota*). La pellicule des *Stropharia* du groupe des *Viscipes* est un voile universel, l'épiderme de *Mycena osmundicola* est plutôt un voile, comme le revêtement de *Strobilomyces*, etc. Quoique la nature du voile universel soit plusieurs fois perceptible dans la maturité, *dans d'autres cas il nous faut les stades les plus jeunes pour déterminer catégoriquement la présence d'un tel organe*.

Sa fonction se distingue notamment de celle des formations strictement cutanées (épiderme, épicutis, cortex). Les dernières servent généralement à la protection des tissus sousjacents, tandis que le voile universel se rattache au développement de tout le carpophore, à la naissance plus ou moins à l'intérieur des parties de celui-ci. Souvent le voile un. ferme, ou aide à fermer, la cavité lamellaire pendant une époque du développement de l'hyménophore, ou bien il protège tout le jeune carpophore jusqu'à ce que celui-ci se dégage de cette enveloppe (volve). Aussi le voile un. se crevasse-t-il souvent pendant l'agrandissement du jeune champignon; il cesse de jouer un rôle pendant que les revêtements cutanés ne se forment qu'en prévision de la maturité. Mais dans d'autres cas le voile un. reste continu, son rôle n'est pas encore fini dans l'état adulte; il se gélifie p.e. (*Stropharia*).

Un critère important de cette structure est donc sa naissance à une époque précoce, le plus souvent avant que le chapeau et le pied se détachent par l'extension de la marge piléique. Quand la dernière commence à pousser dans la direction latérale, *le voile un. (préformé) enveloppe toujours tout le primordium ou la partie supérieure de celui-ci, et s'étend donc de la marge piléique jusqu'à sur le pied*. A notre avis il faut bien se réaliser cette particularité, nous la considérons comme critère qui emporte la balance. (L'extension du voile un. sur le pied

ne progresse pas toujours jusqu'à la base du pied; au contraire le voile un. ne revêt plusieurs fois que la partie supérieure du primordium, qui s'allonge dans ce cas déjà dans un état très primitif (Stropharia). A l'égard de ces données la définition suivante nous semble être la plus appropriée: *Le voile un. est un tissu qui se différencie à une époque précoce à la périphérie, qui enveloppe tout le primordium ou la partie supérieure de celui-ci, et qui s'étend par conséquent sur le primordium de l'hyménophore ou sur l'endroit où celui-ci naîtra* (ne se restreignant donc nullement au chapeau et au pied seuls).

Cette définition simple suffit généralement, mais en vue de toutes les complications qui peuvent se présenter, nous nous trouvons en face de deux problèmes:

1°. Se peut-il qu'un voile un. *naisse plus tard, après la séparation du chapeau et du stipe* par un sillon, de sorte que ce sillon, le chapeau et une grande partie du pied se couvrent ensuite d'un tissu homogène?

2°. Est-il possible que *les différenciations superficielles sur le pied et le chapeau soient égales, mais qu'elles soient séparées déjà à leur naissance ou peu après à cause de l'élargissement du chapeau*?

Avant d'examiner à fond ces questions, nous appelons l'attention du lecteur sur le fait *qu'on peut discerner, selon le mode de leur naissance deux sortes de voiles universels: le voile un. inné (velum universale innatum¹) et le voile un. émané (velum universale enatum²)*. *Le voile un. inné qui semble être le plus fréquent, doit sa naissance à des différenciations plus internes qui laissent comme reste, à la périphérie, une bande de protenchyme.* (Pour la signification de ce terme voir: La nature des hyphes, etc.). Souvent ce protenchyme est parfaitement homogène à l'origine du carpophore. Ce voile un. inné se distingue aisément des autres tissus superficiels dans le jeune primordium. Il se peut qu'un tel voile un. inné soit très éphémère (type hypovélangiocarpe, voir plus loin, c); dans ce cas il sera bientôt divisé en deux parties par l'élargissement du chapeau, mais à l'origine il a toujours été continu. Beer (1911) décrit un tel voile faible chez *Laccaria laccata* et Kühner et nous l'avons trouvé chez *Xerocomus parasiticus*. Quand l'hyménium se développe, ce voile faible est déjà rompu, seulement les stades les plus jeunes nous permettent de dépister sa vraie nature.

Le plus souvent ce voile un. inné a donc d'abord une structure égale à la masse du protenchyme; parfois il dévie déjà un peu quand le chapeau et le stipe vont se différencier (p.e. par un diam. un peu plus grand de ses hyphes).

Dans bien des cas ce voile un. inné ne change pas notamment de

1) innascor = être inné.

2) enascor = émaner de.

structure, pas non plus ultérieurement; cela se présente le plus souvent quand il est relativement faible et se dissout bientôt en flocons (p.e. *Naucoria escharoides*). Il se peut aussi que *ce voile un. inné se développe fortement et qu'il prenne plus tard une toute autre structure*; dans ce cas nous parlons de *voile un. transformé* (*velum universale transformatum*¹)). La volve des Amanites est un voile un. transformé, nous le trouvons de plus chez quelques Lépiotes (voir la comparaison des espèces examinées de *Lépiota*), dans le genre *Stropharia*, chez *Coprinus stercorarius* et *niveus*, etc. Atkinson (Myc. Centralbl. 5 - 1914) parle de blématogène et téléoblème. La dernière qualification correspond à notre notion volve (voir plus loin). Le *probolème* d'Atkinson (*protovelum universale innatum*) est aussi un voile un. inné qui est repoussé de bonne heure, p.e. chez *Psalliota campestris*. Nous l'avons rencontré chez *Gomphidius roseus* et *glutinosus*.

Souvent le voile un. prend pendant son développement une structure double, il montre deux couches à texture différente (*velum universale duplex*). Nous le trouvons p.e. chez: *Amanitopsis vaginata* (Atkinson 1914), *Lepiota clypeolaria* (Atkinson 1914) et *Lep. cristata* (Atk. 1916), *Lepiota acutesquamosa* (Greis 1937), *Cortinarius anfractus* et *Cort. armillatus* (Douglas 1916), *Cort. pholideus* (Sawyer 1917). Nous avons rencontré de tels voiles chez les espèces suivantes: *Hebeloma crustuliniforme*, *Coprinus tuberosus* et *Copr. niveus*. Il s'entend que ces structures ne sont pas du tout complètement similaires; les espèces de *Cort.*, décrites par Miss Douglas ont un voile à couche externe compacte à couleur foncée, comme *Hebeloma crustuliniforme*, chez *Lep. clypeolaria* et *Lep. cristata*, il y a des hyphes radiales situées sur une assise celluleuse, etc. Le cas de *Cystoderma carcharias* s'écarte notamment de ces exemples (quoique le voile un. se compose également de deux couches); quant à cette espèce, il s'agit d'un voile un. émané.

Le voile un. inné peut être renforcé ultérieurement par des éléments qui émanent de tissus plus profonds, mais ne consiste pas exclusivement en de pareilles hyphes. Pourtant nous voyons passer ce type de voile universel dans le voile un. émané, *voile qui s'édifie entièrement d'hyphes ou de cellules qui apparaissent sur une surface, d'abord privée de voile*. Ce voile peut se former avant que le chapeau et le pied se marquent. Nous en trouvons un exemple démonstratif chez *Cystoderma carcharias*, où le voile un. consiste en des cellules serrées, plus tard séparé du protenchyme par une couche à hyphes parallèles, foncées. Les cellules plus lâches de *Mycena osmundicola* peuvent être pareillement prises pour un tel voile un. émané, elles

1) transformo = je transforme.

répondent à la définition de voile un, car elles dépassent la démarcation entre chapeau et pied. Est-il possible qu'un tel voile un. émané ne naîsse qu'après que la marge piléique s'est différenciée et que l'endroit où l'hyménophore naîtra s'est indiqué? Il faut tenir compte selon la définition de voile un. de ce qu'une telle structure doit s'étendre sur le sillon hyménial ou sur l'angle entre la marge piléique et le pied. Nous croyons avoir trouvé cette structure particulière chez *Gomphidius roseus* et *Gomphidius glutinosus*. Ce tissu émane de la surface du primordium et se montre sur le chapeau de même que sur le stipe, pendant que la partie piléique et la partie pédiculaire fusionnent latéralement.

*Nous avons baptisé ce voile pseudovoile universel (pseudovelum universale) analogue au pseudovoile partiel (de Kühner, voir *Gomph. roseus* et *glutinosus*). Un pseudovoile un. est donc un voile un. émané, qui se constitue après la différenciation du chapeau et du pied et dont les parties piléique et pédiculaire fusionnent latéralement au hyménophore ou au endroit où celui-ci naîtra.*

Finalement il est dans le domaine des réalités que *cette réunion latérale manque*. Alors les différenciations à la surface du pied et du chapeau se ressemblent quant à leur structure; elles se forment environ simultanément, mais restent séparées. Le cas se présente chez *Mycena epipterygia*. Les couvertures qui vont se gélifier sur le chapeau et le stipe ont la même structure et naissent toutes les deux à une époque précoce. Nous préférons pourtant ne pas considérer ce phénomène comme voile un., mais de le prendre comme épiderme piléique et pédiculaire. La continuité qui est une qualité requise (selon notre définition) du voile un., fait défaut dans cette structure. *Ici nous traçons la démarcation entre voile et formations cutanées*, quoique le voile un. émané s'approche donc à un certain degré des structures cutanées et que des formes de passage soient imaginables.

Les formations cutanées se restreignent donc au chapeau et au stipe et diffèrent presque toujours sur ces deux parties du carpophore. Le plus souvent le pied ne possède pas un tissu superficiel dans un sens propre: les filaments longitudinaux s'amincent seulement vers le contour, ils sont plus serrés et parfois leur paroi est un peu plus épaisse. Le tissu superficiel piléique montre dans bien des cas une différenciation plus avancée et il a été étudié plus profondément, surtout sous l'influence des travaux de Kühner. Souvent cette différenciation cutanée naît sous le voile un. qui couvre le chapeau et alors la distinction de ces deux tissus se fait facilement (p.e. *Leucocoprinus cepaestipes*, *Copinus stercorarius* et *niveus*, *Psathyrella sub-atrata*, etc., le type angiocarpe de Fayod, voir plus

loin, c). Parfois une différenciation cutanée manque sous le voile un., ce qui peut donner lieu à des confusions (voir plus haut).

Nous avons adopté pour ces formations cutanées la nomenclature de Lohwag, parce qu'il semble être important pour le moment d'imposer un nom à des différenciations bien distinctes dans l'anatomie mycologique. Lohwag distingue trois sortes de telles formations: cortex, cutis et derme. Les noms s'emploient jusqu'ici souvent l'un pour l'autre. Lohwag se sert du terme *cortex* quand il s'agit d'un revêtement qui ne consiste qu'en un serrrement des hyphes (parfois un peu modifiées) de la trame, il emploie le mot *derme* pour un tissu dont les hyphes n'ont pas une direction \pm parallèle à la surface („periklin“). Il distingue de plus un hyméniderme, un palisadoderme, un trichoderme, un paraderme. Les éléments redressés du trichoderme proviennent d'un cutis, d'un hypoderme ou d'un cortex. Il nous semble en effet le plus approprié de dire derme quand les poils se trouvent sur une assise à éléments couchés, ce qui est assez fréquent. Un paraderme est un épiderme celluleux, qui se présente p.e. dans quelques sections du genre *Coprinus* (*Coprinus miser*, *ephemerus*, *Psathyrella sub-atrata*; nous avons vu que ce paraderme est réellement très voisin du palisadoderme). Un *cutis* est un tissu superficiel dont les hyphes sont \pm parallèles à la surface et densément serrées. Le tissu extérieur du pied très fréquent que nous venons de signaler plus haut, est à proprement parler un *cutis*; néanmoins nous croyons mieux le qualifier de *cortex*, car toutes les hyphes du pied ont ordinairement un cours parallèle, de façon que la partie latérale ne forme pas une modification de ce tissu pédiculaire. Nous voyons donc dans ce cas encore une fois une forme de passage.

La division de Lohwag nous semble utile, quand on restreint cette terminologie à des différenciations strictement cutanées et qu'on ne tombe pas dans l'erreur, de l'appliquer au voile un. Nous avons idée que parmi les exemples donnés par Lohwag il y en a plusieurs qui sont incorrects à cet égard. Quand les structures susmentionnées se présentent en outre dans le voile un., il faut les distinguer de celles des tissus cutanés. (On peut parler de voile un. celluleux, p.e. *Pathyrella disseminata*, de voile un. à poils redressés, etc.; le cortex, le cutis etc. sous les éléments redressés n'appartiennent souvent pas au voile un., p.e. *Stropharia merdaria*).

La dénomination *velum universale* tire son origine de Fries; Atkinson a précisé un peu cette notion (Myc. Centr. bl. 5 - 1914). Il discerne blématogène et téléoblème. La dernière notion correspond à ce qu'on est accoutumé à nommer volve. C'est un voile un. tel que nous trouvons dans le genre *Amanita*, où le voile achevé est séparé du tissu sousjacent par une couche qui se gélifie. On se sert

du terme volve dans la littérature dans des sens divers, tantôt on considère voile un. et volve comme synonymes (p.e. Brefeld, Lohwag, etc.), tantôt on emploie *volve pour une enveloppe d'abord cohérente et ferme qui s'observe facilement à l'oeil nu et de laquelle le jeune champignon se dégage* (souvent au moyen de la couche lubrifiante susmentionnée) et *dont les restes se montrent après sur le bas du pied*. A notre avis il est à préférer de restreindre la signification du terme volve; il est superflu de disposer de synonymes, tandis que l'indications séparée d'une modification du voile sous le titre de volve est logique. Le terme téléobème n'a pas été adopté généralement; il n'y a pas raison de remplacer un nom comme volve qui a acquis droit de cité par un terme nouveau. Le blématogène est un voile un. qui n'a pas atteint le développement avancé de la volve. Cette notion n'est pas simple, car elle a trait au voile indifférencié de même qu'au voile un. transformé (sauf à la volve). C'est pourquoi nous n'avons pas suivi Atkinson et nous nous servons plutôt des dénominations vel. un transformatum et volva.

Lohwag parle de „Hutvolva” et de „Stielvolva”, qui peuvent se rencontrer („in Verbindung treten”) latéralement. Cette figuration est erronée, sauf quand elle porte sur les espèces de *Gomphidius* (*roseus* et *glutinosus*). Mais il ne connaissait pas cet exemple. Le voile un. se constitue presque toujours comme un tout qui enveloppe après le chapeau aussi bien qu'une grande partie du pied. La suggestion de Lohwag que la volve des Amanites est une structure piléique est également incorrecte; il attribue les flocons qui restent sur le pied d'*Am. muscaria*, et même la volve d'*Am. phalloides* à la croissance superficielle du chapeau et explique la disposition des parties pédiculaires de ces volves par la forme en dôme du chapeau dans la jeunesse. Généralement Lohwag exagère la signification formatrice de la marge piléique (voir aussi son interprétation des faits du développement de *Lepiota acutesquamosa* qui ont été correctement décrits par Greis, Anatomie etc., p. 72). Le fait qu'on parle de volve piléique et de volve pédiculaire ne contribue qu'à des confusions; outre cela le terme volve est moins recommandable quand on vise à désigner le voile un. en général, comme nous l'avons discuté plus haut.

b. Le voile partiel.

Fries a créé la notion voile partiel à côté de la notion voile universel. Il ne faut pas perdre de vue que ces notions résultent de l'observation macroscopique des champignons. Ceci ressort par ex. des définitions que l'on trouve chez de Bary (Vergl. Morph. und Biol., etc., p. 312): „Das Velum tritt in zwei Hauptformen auf, nämlich „erstens als eine Haut, welche vom Hutraud in die Stieloberfläche

„verliuft, also nicht viel mehr als die Hymenialfläche umschlieszt, „die übrigen Theile aber freilässt, Fries nennt es *Velum partiale*. „Zweitens als ein den ganzen Träger vom Grunde aus umschlieszen- „der Sack, aus dessen aufreissendem Scheitel der Hut erst bei seiner „Entfaltung hervortritt, *Velum universale, Volva*.“

On a donc imposé ces noms aux voiles d'après l'endroit où ils se manifestent distinctement; cependant les rapports macroscopiques se sont souvent considérablement modifiés, de sorte *qu'il est possible de reconnaître le voile partiel selon sa disposition, mais non d'après son origine*. Par exemple: *un voile p. sous forme d'une cortine peut en réalité n'être qu'une partie du voile universel*, qui est par ailleurs devenu invisible (*Inocybe, Hebeloma crustuliniforme*, etc., voir plus loin).

Cependant ce n'est qu'une des éventualités. Atkinson (Myc. Centr. bl. 5 - 1914) a déclaré en vertu de ses investigations que le voile partiel est un organe „*sui generis*“. Il veut dire qu'une partie spéciale du protenchyme édifie cette structure. *C'est le tissu qui est inclus par le pied qui va se différencier, par le primordium de l'hyménophore et par le voile un. et qui constitue souvent la plus grande partie du voile partiel* (*Psalliota, Amanita, Lepiota, etc.*). Nous préférions ne pas identifier ce tissu avec *le voile partiel* et réservier cette dernière dénomination au profit de l'observation macroscopique, où elle a obtenu ses lettres de naturalisation et s'emploie dans les diagnoses pour indiquer les flocons, etc. que l'on trouve sur le pied et parfois sur la marge du chapeau. *Nous avons proposé d'imposer le nom de lipsanenchyme*¹⁾ à cette partie spéciale du protenchyme (voir *Leucocoprinus cepaestipes*). *Amanitopsis vaginata* n'a pas de voile partiel, mais un lipsanenchyme qui s'étend le long du pied.

*Parfois des hyphes qui proviennent de la marge pileuse s'ajoutent aux autres tissus qui constituent le voile partiel; on peut en induire que l'activité protectrice de la marge pileuse (en faveur de l'hyménophore) qui atteint un si haut degré dans les types pilangiocarpes (*Boletus cavipes, flavus, luteus, etc.*) se présente encore sous une forme plus réduite chez d'autres champignons, munis d'un vrai voile partiel (Pas un pseudovoile p.: le voile exclusivement issu de la marge pileuse). Voici quelques exemples de la pénétration dans le voile p. des filaments de la marge pileuse: *Agaricus arvensis* (Atkinson 1914), *Hypoloma sublateritium* (Allen 1906), *Cortinarius lilacinus* (Douglas 1916), *Pholiota squarrosa*, *Ph. flammans*, *Ph. adiposa* (Sawyer 1917).*

Quand la marge pileuse seule a causé la naissance d'une enveloppe sous l'hyménophore nous parlons suivant Kühner de pseudovelum partiale. Dans d'autres cas encore ce pseudovoile p. est formé d'une

1) *λειφαντος* = reste; *έγχυμα* = infusion.

excroissance simultanée de la marge piléique et du pied (*Lentinus tigrinus*, voir *Gomph. roseus*), pendant que la naissance du pseudo-voile universel de *Gomph. roseus et glutinosus* y ressemble dans la façon de clore la chambre lamellaire.

En résumant nous trouvons que les modes suivants résultent de notre analyse de la constitution du voile partiel. *Le voile p. peut se composer :*

1°. *de lipsanenchyme et d'une partie du voile un.* située latéralement à celui-ci. (Voir aussi la publication de Kühner sur les Lépiotes, 1936, qui a exactement conçu cette disposition). Les espèces examinées dans les pages précédentes qui ont un tel voile p. sont: *Leucocoprinus cepaestipes*, *Coprinus stercorearius*, *Copr. ephemerus* (voile un. réduit, voir plus loin, c.), *Psathyrella sub-atrata*, *Stropharia merdaria*, *Stroph. aeruginosa*, peut-être en quelque manière *Strobilomyces strobilaceus*.

2°. *de lipsanenchyme, d'une partie du voile un. et d'hyphes supplémentaires qui proviennent de la marge piléique.* Un peu plus haut nous avons allégué des exemples.

3°. *de lipsanenchyme tout court.* Gilbert déclare „que le voile partiel n'existe jamais en l'absence de voile un” (Myc. Descr. p. 245). Il est probable que plusieurs mycologues sont d'un tel avis. L'investigation de Moss (1923) sur *Collybia velutipes* et la notre sur *Psilocybe ericaea* (Comp. aussi *Coprinus miser*) ont démontré que ce type de voile p. existe effectivement. Nos expériences les plus récentes nous ont appris que *Conocybe Rickeni*, *Panaeolus campanulatus* et *Bolbitius vitellinus* ont également un lipsanenchyme en l'absence de voile universel.

4°. *d'une partie du voile un. située sous la marge piléique.* Nous avons trouvé ce voile p. chez *Mycena osmundicola*, *Cystoderma carcharias*, *Naucoria escharoides*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Galerina paludosa*, *Limacium hypothecum*.

Le pseudovoile p. peut être constitué par :

1°. *Une excroissance de la marge piléique* (*Ixocomus flavus*, *luteus* et *variegatus*).

2°. *Une excroissance de la marge piléique qui rencontre une telle structure émanée du pied* (*Lentinus tigrinus*).

3°. *Une partie du pseudovoile un.*, dont les hyphes s'emmêlent latéralement à la cavité lamellaire (*Gomph. roseus et glutinosus*).

La conception des parties constituantes du voile p. est d'une importance primaire pour l'ébauche des types du développement selon l'angiocarpie, la gymnocarpie, etc. Nous y reviendrons dans la troisième partie de ce chapitre.

Le lipsanenchyme peut être plus ou moins volumineux, quand

il se dessine par les différenciations des tissus environnants. Parfois il subit des changements ultérieurs; il peut considérablement augmenter de volume (*Psalliota campestris*, *arvensis*, etc.). Souvent son tissu se lâche dans le cours du développement, les méats peuvent favoriser l'aération de l'hyménium. Le lipsanenchyme peut s'étendre sur une grande distance le long du pied; chez *Amanitopsis vaginata* (Atkinson 1914) il a la figure d'un triangle étroit qui s'élargit peu à peu vers le bas. Inversément l'angle aigu de la bande du lipsanenchyme peut être dirigé vers le bas (p.e. *Lepiota clypeolaria*, Atk. 1914) Chez *Amanitopsis* le lipsanenchyme reste couché contre le pied et ne fait pas naître un voile partiel sous forme d'un anneau.

A propos de la distinction du voile un. émané on peut se figurer que le lipsanenchyme peut naître aussi sur une surface unie (sous la chambre lamellaire). On pourrait nommer un tel lipsanenchyme qui se constitueraient d'hypes redressées *lipsanenchyma enatum*. Il y a seulement raison de distinguer une telle modification quand celui-ci diffère du voile un. (émané), sinon on peut mieux la compter comme faisant partie du dernier (voir aussi les types du développement). Nous n'avons pas rencontré une telle modification (sauf peut-être chez *Strobilomyces*); nous ne la mentionnons que par surcroît.

La conception de Lohwag concernant le voile p. est incorrecte. Il nie l'existence du lipsanenchyme et croit que le voile p. est toujours formé par une excroissance de la marge piléique. En correspondance avec ce qu'il a dit de la „Hutvolva”, etc. (voir le voile un.), cette conception est à l'encontre des détails du développement qu'Atkinson e.a. nous avaient déjà communiqués, particularité regrettable dans l'œuvre d'ailleurs respectable¹⁾.

1) Dans un article récent (Bull. Soc. Myc. de France 53 - 1947, p. 42) Gilbert essaye de préciser les structures véliformes qui se présentent dans la maturité des Agarics et d'élaborer une terminologie, qui rend compte des différences d'après leur origine. Les organes annuliformes sont classés sous les termes: anneau, armille, collier, cortine, marginelle et cingule. Par l'emploi de ces termes d'un sens restreint on évitera l'ambiguité de la notion „voile partiel” et les confusions résultant de l'usage de plusieurs termes pour une seule structure; mais la détermination de l'origine anatomique et du développement des structures ci-visées dans l'état adulte du champignon reste difficile. La nature du voile entre le chapeau et le pied est souvent mixte.

Gilbert a nommé le voile partiel „sui generis”: voile hyménial, sans doute une désignation claire et suffisante (notre lipsanenchyme). Cependant dans les Amanites et les Lépiotes p.e. le voile universel participe à la formation de l'anneau. D'autre part le voile hyménial existe relativement souvent en l'absence de voile universel (voir plus haut).

Le voile qui dérive de la marge piléique a été nommé par Gilbert voile marginal, terme qui nous semble préférable à notre désignation pseudovoile partiel (Ixocomus, etc.). Mais le pseudovoile (universel) des Limaciums et des Gomphides est une structure différente.

c. *Les types du développement.*

Le résumé de tout ce que les voiles nous ont appris nous procure une méthode de juger des divers types du développement, au moins en tant que ceux-ci se fondent sur la *naissance interne ou externe de l'hyménium et sur la nature de l'enveloppe*, ce que l'on trouve le plus souvent dans les tentatives pour la classification de ces types jusqu'à présent. Cependant il faut alléguer sous ce rapport que ce mode de classement ne tient pas compte de toutes les différences importantes qui se manifestent pendant le développement, de sorte qu'il a le désavantage d'un certain simplisme. Il n'est pourtant pas facile de réunir plus de caractères sous ce point de vue et en tout cas le type de développement s'énonce en particulier par les rapports des voiles et de la couverture de la chambre lamellaire. Nous y reviendrons à la fin de ce chapitre.

La distinction de la présence des spores dans l'intérieur ou à l'extérieur du carpophore a été rigoureusement appliquée par Persoon (*Synopsis Methodica Fungorum* 1801) qui se sert des termes *Angiocarpi* et *Gymnocarpi* à cette occasion. Les *Angiocarpi* constituent la classis prima: „*Fungi clausi, seu semina utplurimum copiosa interne gerentes*”. La classis secunda est formée par les *Gymnocarpi*: „*Fungi carnosí, semina (parca) in receptaculo (Hymenio) aperto gerentes*”. Cependant Persoon avait donc en vue la situation dans la maturité du carpophore, de façon que sa classification n'a rien à faire avec les stades plus jeunes. Comme il conférait à la présence interne ou non des spores le rang de critère principal dans sa classification, il arrivait à réunir des choses assez hétérogènes. Parmi les *Angiocarpi* nous trouvons e.a.: plusieurs *Pyrénomycètes*, les *Tuberales*, *Pilobolus*, la plupart des *Lycoperdiaceae*, les *Nidulariaceae*, quelques *Uredinales*, les *Myxomycètes*, *Mucor*; parmi les *Gymnocarpi*: *Clathrus*, *Phallus*, les *Agaricales* et *Boletales*, les *Polyporales*, les *Ascomycètes pétiolés*, etc.

Quoique le système de Persoon se base en effet sur des principes qui ne regardent nullement le développement nous rencontrons plus tard les termes *angiocarpe* et *gymnocarpe* pour indiquer des caractères primordiaux. Hoffmann (Bot. Ztg. 14 - 1856; 18 - 1860; Ic. an. fung.-1863) a fait des annotations sur le développement; ses observations sont les premières qui portent plus spécialement sur ce sujet. Il fait attention à la manière du développement de l'hyménium et croit pouvoir constater une naissance interne chez *Marasnius oreades*(?) („verdeckte Hymenialanlage”). En 1861 etc. il supplée cette observation par un nombre d'autres espèces dont l'hyménium est à l'origine caché dans l'intérieur du primordium (*Icones Analytiae Fungorum*). Il ne se servait pas des termes *gymnocarpe* et *angiocarpe*.

Peu après le développement de quelques *Amanites* tirait l'attention de de Bary (et Woronin). Peu à peu la naissance des carpophores commence à occuper l'esprit de quelques mycologues (voir p.e. Atkinson 1906); nous ne visons pas à ressasser tous les détails de ces études anciennes, nous nous restreindrons à quelques annotations se rattachant aux termes et aux notions angiocarpie et gymnocarpie.

Brefeld (Bot. Unt. über Schimmelpilze, Heft III - 1887) dérive les *Agaricales*, les *Polyporées*, les *Hydnées* des *Gastéromycètes*; il appuie sur les caractères correspondants des *Amanites* et des formes angiocarpes des *Gastéromycètes* (p. 133). Il considère les Agarics etc. sans voile comme des descendants d'espèces voilées, de sorte que les premières sont en réalité les formes supérieures; les espèces voilées montreraient tous les degrés intermédiaires de cette régression méthodique, par laquelle les formes nues seraient nées des types comme *Amanita*. La comparaison de certains groupes de *Gastéromycètes* avec les *Agaricales* est toujours intéressante sous plusieurs points de vue; néanmoins cette hypothèse de Bréfeld n'a pas été largement adoptée à bon droit (voir p.e. Fayod 1889). Un simplisme rude y est du moins inhérent. A propos de cette exposition, Brefeld arrivait à nommer les *Gastéromycètes angiocarpes et toutes les Agaricales, les Polyporées, Hydnées et Téléphorées semiangiocarpes*.

Selon cette nomenclature on trouverait donc parmi ces types semiangiocarpes unamas d'espèces à hyménium tout à fait découvert pendant son développement entier. Brefeld ne considérait pas l'état enveloppé de l'hyménophore comme propriété principale de la semiangiocarpie; ceci ressort de ce qu'il écrit à la p. 192: „Es sind dies (Semiangiocarpici) die *Agaricinen*, *Polyporeen*, *Hydneen* (und „*Thelephoreen*), welche den angiocarpen Ursprung in der Bildung „des Hymeniums, in den verschiedenen Formen der Schleier, na-“mentlich aber darin erkennen lassen, dass sie das Hymenium auf „der Innenseite, resp. Unterseite des hutförmig verbreiterten Frucht-“körpers tragen”. De cette manière on s'éloigne naturellement d'une manière troublante de la signification plus étroite du terme.

Les *Hyménomycètes gymnocarpes* sont d'après Brefeld les *Trémellales* et peut-être les *Clavariacées*. Nous renonçons à un traitement des autres arrangements et des schèmes de Brefeld qui ne se rattachent pas à l'examen historique de l'emploi des termes angiocarpe et gymnocarpe.

De Bary (1866, 1884, nous empruntons les données suivantes surtout de sa: Vergl. Morph. u. Biol. der Pilze-1884) a voué d'amples considérations au développement des divers groupes; il nomme: *les Hyménomycètes dont l'hyménium se trouve dès l'origine découvert*

à la surface: gymnocarpes („wenn auch in der Jugend durch benachbarte entstehende Haare und durch epinastische Krümmungen geschützt,” p. 312). *Les types angiocarpes ont une différenciation interne du carpophore*; il ne déclare pas catégoriquement que c'est l'hyménium qui est prépondérant sous ce point de vue. La gymnocarpe et l'angiocarpe se présentent tous les deux chez les *Agaricales*; les *Gastéromycètes* sont à l'exclusion d'exceptions peu nombreuses angiocarpes; les *Polyporées*, desquelles les *Gastéromycètes* descendent, sont généralement gymnocarpes, etc. Il distingue deux modes de développement interne de l'hyménium dans les *Agaricales*: il y a des formes qui ont exclusivement „ein Randschleier” (velum partiale) et des types à velum universale (volva). Le voile partiel naîtrait par une excroissance simultanée de la marge piléique et du stipe, il constituerait donc ce que nous nommons selon Kühner pseudovoile. Cette manière de voir était une généralisation d'observations de Hartig (voir p. 117) qui croyait avoir constaté une telle structure chez *Ag. melleus*. De Bary attribuait une activité importante au chapeau en faveur de la formation du voile universel; il regardait les hyphes autour du chapeau chez les espèces de *Coprinus* examinées par Brefeld, comme des poils en opposition avec ce dernier. Comme nous avons constaté conformément à Brefeld et aux auteurs modernes qui ont examiné des Coprins il s'agit ici d'un vrai voile un. et pas du tout de poils (excepté dans le cas de *Copr. ephemerus, miser, etc.*). Mais Brefeld lui-même avait dans une certaine mesure donné lieu à une telle interprétation, au moins en ce qui concerne *Copr. lagopus* et *C. ephemerooides*: il parle à plusieurs reprises de „Hutvolva” et d'hyphes vélaires qui émanent d'une marge (piléique) indifférenciée et qui s'emmêlent avec les hyphes de la „Stielvolva”, etc. Probablement la conception erronée de Lohwag relative à ce détail a été influencée par les anciens auteurs allemands (Voir ce chapitre *a, b*). Les planches de Brefeld ne figurent qu'un voile un. normal; se descriptions affirment aussi la présence de cet organe, car il constate la différenciation ultérieure de la surface piléique. (Voir surtout ses fig. de *Copr. stercorarius*, Taf. II, fig. 2 et 3).

Quoi qu'il en soit, de Bary supposait donc (p. 363) que l'angiocarpe était née deux fois dans le règne des champignons supérieurs: une fois dans les *Agaricales* et une fois dans les formes primitives des *Gastéromycètes* (comme *Gautieria*, qu'il approchait des *Polyporées*).

Fayod (Prodrome, etc. 1889) dont le traité du développement est relativement ample, distingue trois types principaux, nommés *gymnocarpes, angiocarpes et endocarpes*. Les formes angiocarpes montrent une modification: les *subangiocarpes*. Avant de nous

occuper des différences de ces types, nous mentionnons d'abord deux particularités qui se produisent (selon Fayod) généralement pendant le cours du développement des Agarics. En premier lieu il admettait que le chapeau naîtrait toujours le premier; celui-ci se montrerait d'abord sous forme d'une „couche piléogène” dans la partie supérieure du primordium; cette couche se marquerait par une intrication vive de ses hyphes plus colorables, etc. Deuxièmement Fayod fait mention d'une cuticule primordiale, propre à tous les primordiums des Agarics, „une couche de tissu périphérique plus dense qui n'est que rarement franchement séparée du tissu sous-jacent”. Par conséquent les types gymnocarpes posséderaient aussi une telle cuticule primordiale, structure à laquelle Fayod a donné trop de relief, ce qui prête à des confusions. Il se peut que les hyphes au contour des plus jeunes primordia soient un peu altérées, de façon qu'on peut les considérer comme une structure à part. Néanmoins elles ne sont que délimitées d'une manière peu prononcée et *il ne faut pas les confondre avec un voile universel*. La cuticule primordiale ne couvre jamais l'hyménophore; *les hyphes de celui-ci en se courbant vers le bas et en se faufilant entre les hyphes du tissu à la face inférieure du chapeau futur et à l'intérieur de la marge de celui-ci, écartent simplement les bords couverts de cette cuticule*. Il est probable qu'il y a des transitions entre la structure, nommée par Fayod cuticule primordiale et le voile un. (nous avons déjà démontré que le voile un. peut être extrêmement faible, cf. *Xerocomus parasiticus*), cependant nous estimons qu'il est important de persister dans notre opinion qu'un voile un. doit couvrir du moins pendant une période courte l'hyménophore. Quoique Fayod ait bien compris que sa cuticule prim. ne donne pas toujours lieu à la naissance de l'angiocarpie, les auteurs plus récents n'ont pas toujours eu cette distinction présente à l'esprit.

Tandis qu'il n'est pas tolérable d'identifier le voile un. avec la cuticule primordiale, *la dernière ne représente dans d'autres cas que les origines de différenciations persistantes, d'un cortex ou d'un cutis*. Dans ce cas il n'y a pas raison d'imposer un nom spécial à cette structure. Nous avons repassé sous ce point de vue nos coupes des plus jeunes stades des formes gymnocarpes et pilangiocarpes (voir plus loin). *Mycena epipterygia* a une couche superficielle qui se gélifie, on pourrait la prendre comme cuticule primordiale, mais elle reste. La différenciation périphérique de *Myc. galopoda* n'est pas très nette, les hyphes de celle-ci ont peut-être une paroi un peu plus épaisse. *Ixocomus variegatus* a des poils à la surface du chapeau; *Ixocomus luteus* a l'hyménium primitif le long du pied (pendant que les hyphes sur le chapeau sont un peu modifiées), de même que *l'Ixocomus flavus*, où la différenciation des hyphes qui se trouvent

au contour du piléus est peu nette. *Collybia tuberosa* possède réellement une structure qui a le caractère d'une cuticule primordiale selon Fayod; on trouve là des hyphes modifiées et plus colorées sur le chapeau et le long du stipe. Cependant il reste à savoir si elles-aussi ne constituent pas les rudiments de tissus cutanés persistants.

Nous présumons en effet que c'est l'observation de trop vieux stades qui a amené Fayod à la généralisation de sa cuticule primordiale, *car nous n'avons pas été capables de dépister la dernière chez* *Nyctalis parasitica* *et N. asterophora* *et chez Ixocomus bovinus*, formes positivement gymnocarpes, dont nous possérons des coupes de très jeunes stades. *Psilocybe ericaea*, qui montre plus tard un lipsanenchyme le long du pied, a également d'abord un chapeau tout à fait nu, sans aucune altération de ses hyphes superficielles. Nous alléguons par surcroît que les auteurs américains qui ont examiné un nombre de formes gymnocarpes relativement grand (Blizzard 1917, Douglas 1918), n'appuient presque nulle part sur la présence d'une structure spéciale à la périphérie.

Il résulte donc de ces considérations que la cuticule primordiale est une structure problématique, qui a été confondue avec le voile universel, les origines de différenciations cutanées ou qui est absente. *C'est pourquoi il nous semble après tout fort désirable que la désignation cuticule primordiale disparaisse la nomenclature mycologique !*

Les formes gymnocarpes (selon Fayod) sont celles dont „l'hyménium „et les lamelles se forment librement à la surface.” „Les formes angiocarpes sont caractérisées par le fait que chez les formes typiques, les „hyphes qui émanent de la couche piléogène n'atteignent pas la surface „du primordium. Par conséquent la cuticule primordiale, qui acquiert „ici une épaisseur le plus souvent considérable, conserve son intégrité et continue à s'accroître jusqu'après la formation des lamelles „et du stipe, soit jusqu'à la seconde période du développement” (p. 283).

Fayod discerne en outre le type angiocarpe et le type subangiocarpe. *Les espèces angiocarpes ont „une cuticule piléique bien distincte „au-dessous de la cuticule primordiale*, qui, surtout dans ce cas-là, „mérite le titre de voile général (voile un.); mais chez un nombre „d'espèces non moins grand ce dernier n'est absolument pas séparé „de la cuticule piléique” (p. 284). Les Lépiotes sont par exemple subangiocarpes.

Abstraction faite de l'inconvénient de la nomenclature de Fayod relative au voile un. (elle est la cause que plusieurs auteurs plus récents ont cru que tous les Agarics sont angiocarpes, voir plus loin), ses constatations sont à côté de celles de Brefeld et de de Bary un pas important en avant en faveur de la conception véridique des

phénomènes du développement. Cependant nous n'acceptons pas sa notion subangiocarpie; cette distinction se trouve plus ou moins en dehors de nos considérations et de plus il n'est pas facile de préciser ce type (est-ce qu'il faut y compter celui avec un corex peu modifié?).

Finalement Fayod distingue *le type endocarpe, c'est le type où: „le primordium se différencie à l'intérieur d'un petit bulbe primitif, „mais qui atteint souvent plus tard d'assez grandes dimensions”* (p. 287). Il rend évident que le mode endocarpe ne se distingue pas notamment, quant à la disposition des tissus prédominants dans le jeune âge, de l'angiocarpie chez les autres Agarics; c'est pourquoi nous ne tenons pas à distinguer dans ce cas un mode à part. Il examine le développement de plusieurs Amanites sous ce point de vue et trouve que chez quelques-unes le jeune champignon se forme dans la partie supérieure du bulbe, tandis que chez d'autres il se montre d'abord encore plus à l'intérieur et vers le bas. Mais cela n'entraîne pas de grandes différences. Il accentue qu'il faut considérer la volve comme une partie du tissu primordial du bulbe et non comme une structure particulière, émanée du chapeau.

Patouillard (Essai taxonomique, 1900) a baptisé les Agaricales héliangiocarpes, par opposition aux Gastéromycètes angiocarpes. Les espèces héliangiocarpes sont voilées dans la jeunesse, mais se dégagent de cette enveloppe, de sorte que l'hyménium s'achève en se trouvant à découvert. C'était surtout cette qualification accompagnée de l'interprétation erronée de la cuticule primordiale de Fayod qui amenait les mycologues à la croyance que tous les Agarics ont au début un hyménium interne. Sous ce rapport dans plusieurs manuels mycologiques parurent des passages dans lesquels on mettait tous les Agarics au point de vue de l'angiocarpie dans le même sac. *Icones selectae fungorum de Konrad et Montblanc* paru en 1924 contient encore le passage suivant, énumération des principaux caractères de l'ordre des Agaricales:

„Héliangiocarpes: réceptacle fructifère le plus souvent charnu, „entouré dans le jeune âge d'une enveloppe ou voile général, tantôt „fugace et disparaissant à la maturité, tantôt persistante sous forme „de volve”, etc. (Tome VI, p. 2).

Kühner dans sa monographie sur le genre *Mycena* modifie un peu l'emploi du terme cuticule primordiale; il dit que: „les hyphes „superficielles des plus jeunes primordia sont assez souvent différenciées, de manière à constituer un véritable revêtement primordial” („nommé cuticule primordiale par Fayod, blématogène par Atkinson,” cette identification n'est pourtant pas tolérable, p. 86). Cependant dans sa Contribution etc. (1926) il défend l'existence de formes

gymnocarpes dans les Agaricales. En effet Hoffmann et de Bary et ensuite plus catégoriquement Blizzard et Douglas avaient déjà démontré la gymnocarpie indéniable de plusieurs Agarics, de sorte que le dogme que ceux-ci sont universellement hémiangiocarpes n'est pas tenable. Nous préférons renoncer au terme hémiangiocarpie; c'est que les *Gastéromycètes* comme les *Phallacées* et les *Clathracées* ont également une masse de spores au début enfermée d'une enveloppe notable, mais dans ce cas encore la sporulation se termine en plein air. La comparaison des structures qui enveloppent les formes des Gastéromycètes avec celles qui rendent les Agaricales angiocarpes est à ce moment assez difficile; malgré les études détaillées de Ed. Fischer e.a. le développement des Gastéromycètes est encore moins connu que celui des Agaricales. Si l'on veut réservier provisoirement *un nom spécial pour désigner le développement endogène des Gastéromycètes* on pourrait employer le terme *endocarpe*; Gilbert (Myc. descr., p. 235) s'en sert; il faut donc qualifier ainsi l'ensemble des Gastéromycètes, y compris les formes qui se dégagent plus tard de leurs enveloppes.

Les auteurs américains énoncent par le terme angiocarpie qu'il s'agit d'une espèce dont l'hyménium (ou l'endroit où celui-ci naîtra) se trouve isolé du dehors du moins pendant une certaine période, si courte qu'elle soit. Le phénomène de la pseudoangiocarpie, c'est-à-dire la couverture secondaire du sillon hyménial par une excroissance du chapeau ou du pied, ou par celles de tous les deux, n'était pas encore connu en ce temps-là, de sorte qu'on voulait exprimer que c'est le voile qui ferme ce sillon, en se servant du terme angiocarpie dans le sens propre. Nous tombons d'accord à grands traits avec cette définition, seulement il nous semble désirable d'étendre la signification de ce terme et *nous désignons par le mot angiocarpie qu'une espèce quelconque des Agaricales (auxquelles il faut restreindre ce terme provisoirement à notre avis) passe par un état primordial, dans lequel l'hyménium ou l'endroit où celui-ci naîtra (l'origine de l'hyménophore) ne se trouve pas librement exposé à l'air*. Cette version sera argumentée plus loin. Il se peut que la couverture soit tellement fugace qu'elle s'est déjà rompue quand les éléments de l'hyménium futur apparaissent. Kühner s'est déjà mis en face de cette question. Quoiqu'il considère, dans sa monographie, les Mycènes comme gymnocarpes il a mentionné la présence d'un voile un. faible chez *Mycena pterigena* (Contribution, etc. Le Botaniste série 17, p. 73). Il écrit à propos de ce voile: „Ce voile (général) est surtout abondant sur le chapeau, „mais il existe aussi sur le stipe, de sorte qu'il peut sembler difficile „de dire si l'espèce en question est gymnocarpe ou angiocarpe. Nous „allons voir que c'est surtout là une question de mots. Il est en effet

„bien probable, qu'avant la formation du sillon où se formeront les „lamelles, le voile était continu et l'origine des hyphes qui produisent „l'hyménium peut être considérée comme interne. Mais le voile „étant rompu bien avant que se produise la différenciation palissadi- „que, caractéristique de l'hyménium, nous pouvons dire que celui-ci „a réellement une origine externe". Il a nommé cette espèce gymno- carpe, tandis que nous optons sans hésitation pour l'angiocarpie dans un tel cas (p.e. *Ixocomus parasiticus*).

Nos études nous ont montré que le voile un. se présente sous la forme de presque toutes les modifications imaginables: depuis une structure extrêmement faible, qui s'évanouit bientôt jusqu'à la volve persistante dans la maturité. Une démarcation nous semble impossible. C'est pourquoi il faut ranger toutes les espèces à voile faible parmi les types angiocarpes comme celles à voile plus prononcé, *indépendant de l'état plus ou moins avancé de l'hyménium quand le voile rompt*.

En résumant ce qui résulte de cet abrégé de la littérature concernant les notions gymnocarpie et angiocarpie, nous constatons donc qu'il est fort troublant d'attacher le terme semiangiocarpie (Brefeld) ou hémangiocarpie (Patouillard) aux Agaricales en général et qu'on ferait mieux de renoncer complètement à ces termes. L'emploi du mot cuticule primordiale dans le sens de Fayod mène également à des confusions. La signification originale de la notion angiocarpie (Persoon) s'est modifiée, de façon qu'elle ne se rapporte plus à l'état adulte, mais qu'elle énonce l'origine interne de l'hyménophore ou de l'endroit où celui-ci naîtra. Pour distinguer la naissance interne de l'hyménium chez les Agaricales du développement endogène des Gastéromycètes, on pourrait se servir des termes angiocarpie pour les premières et endocarpie en faveur des derniers. La notion sub-angiocarpie de Fayod a une valeur problématique et l'endocarpie selon Fayod (dans les Agaricales) se range parmi les types angiocarpes.

On pèse donc l'angiocarpie¹⁾ chez les Agaricales selon la mesure de l'état couvert du rudiment de l'hyménophore pendant le développement. Le plus souvent on a conçu cette notion dans ce sens strict; en s'y attachant on est porté à admettre qu'une espèce peut-être angiocarpe, pendant que la plus grande partie du primordium est découverte. Moss (1923) a indiqué cette particularité pour la première fois (*Collybia velutipes*); il s'exprime en disant que le primordium du carpophore est exogène, tandis que celui de l'hyménophore est endogène. Nous avons retrouvé ce mode spécial de développement en examinant *Psilocybe ericaea* et dans une certaine mesure outre cela

1) ἄγγεῖον = vaisseau; καρπός = fruit.

Copinus miser (nous avons attribué l'absence de voile un. chez le dernier à une régression de cet organe).

En poursuivant le cours de nos conclusions nous sommes conduits à approuver de nommer angiocarpe aussi les espèces dont l'hyménium se trouve temporairement sous une excroissance du chapeau, du pied ou sous celles de tous les deux.

Kühner a attaché le nom pseudoangiocarpie à ces formes, de concert avec la distinction de pseudovoile. Comme nous avons rencontré pourtant des variations (*Hygrophorus hypothejus*, *Gomphidius roseus* et *glutinosus*, voir au lieu cité) qui sont d'abord angiocarpes par un voile un. et ensuite pseudoangiocarpes (on peut même s'imaginer que ces deux modes se présentent simultanément quand le voile un. persiste), nous préférons ranger les types dites pseudoangiocarpes parmi les angiocarpes en les séparant des espèces où l'angiocarpe est due à un vrai voile par la désignation vélangiocarpie¹) en faveur des dernières.

Les espèces simplement angiocarpes seront donc celles comme *Ixocomus luteus* et *flavus* et *Boletinus cavipes*, dont la marge du chapeau surcroît en formant un pseudovoile. *Le chapeau cause donc cette angiocarpe, c'est pourquoi nous l'avons baptisée pilangiocarpie* (fig. f 2)²). L'activité protectrice de la marge piléique est beaucoup plus réduite chez *Ixocomus variegatus* et encore moins importante chez *Mycena epipterygia*, pendant qu'on a fait mention dans la littérature de plusieurs espèces dont le chapeau se presse passagèrement contre le pied en causant de cette manière une clôture du sillon hyménial. Ce phénomène a été constaté e.a. chez *Collybia velutipes* (Moss 1923), *Leucopaxillus paradoxus* (Kühner 1926), *Clitocybe cerussata* et *Clitopilus noveboracensis* (Blizzard 1917) et *Pluteus admirabilis* (Walker 1919). Walker décrit même que les hyphes de la marge piléique passent pendant une période courte dans le pied, de sorte qu'une adhérence fugace du chapeau au pied s'accomplit. Nous proposons de nommer ces espèces à chapeau courbé et fermant passagèrement le sillon hyménial *hypopilangiocarpe*. Il s'entend que cette particularité du développement est tout près de la gymnocarpe, mais l'hyménophore est toujours enfermé pendant un certain laps de temps.

Le cas se présente dans les Agaricales que le sillon hyménial est enclos dans une excroissance du stipe qui s'applique contre la marge

1) *Velum = voile.*

Nous nous voyons hélas contraints de combiner en créant ce terme une racine latine et une racine grecque; cependant il nous semble d'importance d'approprier notre terminologie dans la mesure du possible à l'usage.

2) *πῖλος = chapeau, piléus.*

piléique. Nous le trouvons p.e. chez certains Mycènes (à disque basal: *Mycena bulbosa*, voir Kühner, le genre Myc., fig. 30 et 33). Le type pourrait être nommé stipitangiocarpe (fig. f 3) ¹⁾.

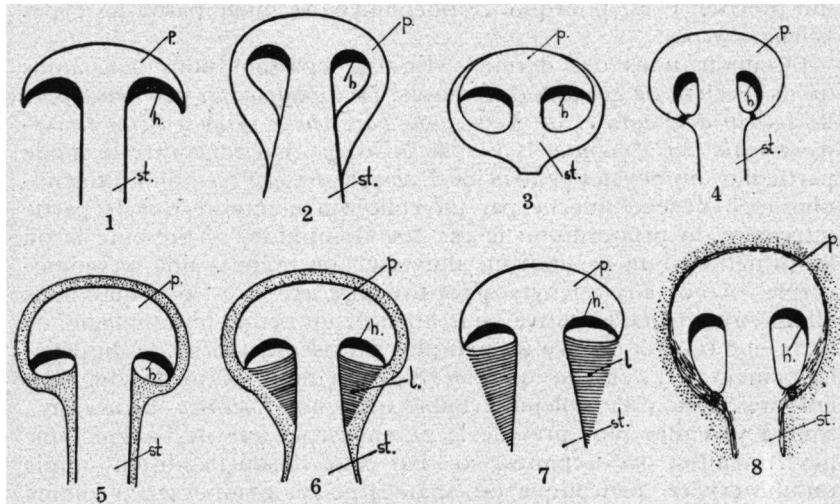


Fig. f. les divers types du développement, connus jusqu'à présent.

- Fig. 1. type gymnocarpe
 „ 2. „ pilangiocarpe
 „ 3. „ stipitangiocarpe
 „ 4. „ mixangiocarpe
 „ 5. „ monovélangiocarpe
 „ 6. „ bivélangiocarpe
 „ 7. „ paravélangiocarpe
 „ 8. „ métavélangiocarpe

Pour compléter cette série de modes angiocarpes nous tenons compte de la possibilité que la marge piléique et une excroissance du pied poussent à la rencontre l'une de l'autre et se soudent ensuite. Hartig (1874) croyait que le développement *d'Armillaria mellea* révélait cette particularité, de Bary (1884), en généralisant, adoptait ce mode pour toutes les formes à voile partiel, p.e. *Agaricus campestris*. Beer 1911 et Atkinson 1906 et 1914 (Myc. Centr. bl. 4) ont suffisamment démontré qu'il n'est pas question d'un tel développement quant à ces espèces, mais Kühner l'a découvert chez *Lentinus*

1) Stipes = stipe.

tigrinus (1925). Nous baptisons cette modification d'angiocarpie simple *mixangiocarpie* (fig. f 4)¹⁾. Une telle mixangiocarpie se présente chez *Hygr. hypothecus*, *Gomph. roseus* et *glutinous*, mais la structure y est plus compliquée à cause de la présence d'un voile un. précoce. C'est pourquoi ce phénomène se range parmi les types vélangiocarpes.

Occupons-nous des derniers. En les repassant nous constatons qu'ils révèlent de grandes différences. *De l'angiocarpie peu développée de Laccaria laccata et de Xerocomus parasiticus jusqu'à l'état fermement voilé des Amanites il y a de la marge*. On rencontre le mode particulier du développement de *Psilocybe ericaea* p.e., où l'hyménophore est devenu interne par un voile qui n'entoure que la partie inférieure du primordium; le cas des Gomphides se présente là où la formation d'un pseudovoile universel qui mène à une mixangiocarpie succède à la vélangiocarpie primaire, etc. C'est pourquoi nous allons risquer une tentative pour nuancer un peu la terminologie, de sorte que celle-ci énonce un peu plus précisément le mode du développement. Il s'entend que les espèces dont les primordia sont entourés d'un voile tellement faible que chez *Laccaria laccata* etc., sont à vrai dire plus près de la gymnocarpie que de l'angiocarpie des Amanites, des Lépiotes, etc. Par cette raison l'addition simple qu'une espèce quelconque est angiocarpe ou gymnocarpe, comme on la rencontre fréquemment, n'est pas d'une grande valeur taxonomique; nos variations terminologiques visent à l'approprier un peu à la diversité des structures qui se manifestent. Néanmoins nous savons que cette tentative ne peut être qu'approximative, qu'il est indispensable d'omettre des détails importants; sinon la terminologie deviendrait trop compliquée. Nous faisons principalement attention aux rapports vélaires; ce sont eux qui ont donné lieu à la naissance de la notion angiocarpie. Quelques autres structures qui sont d'importance au point de vue du développement et qui n'ont pas été insérées dans la nomenclature (et que la nomenclature ne reproduit pas, p.e. l'ordre de la naissance des parties principales: le pied, le chapeau, l'hyménophore) seront brièvement traitées à la fin de ce chapitre.

Considérons d'abord le type où *le primordium est enclos dans un voile universel, sans qu'un lipsanenchyme se manifeste sous le rudiment de l'hyménophore et latéralement au pied*. Ce type vélangiocarpe d'une construction relativement simple est assez fréquent. Le plus souvent le voile un. n'est pas très persistant dans ce cas; il se dissout sous forme d'écailles ou de flocons sur le chapeau et le stipe, parfois on en aperçoit des traces annulaires autour de la moitié supérieure

1) *μέλισ* = mélange.

du pied, où le voile a été un peu plus épais dans la jeunesse du carpophore, sans que ce développement plus abondant dans l'angle entre le chapeau et le pied suffise à la distinction d'un lipsanenchyme. Dans une publication antérieure (Reynders, 1933), nous avons baptisé ce mode, qui semble se manifester surtout dans le genre *Inocybe* (Douglas, 1920), „le type *Inocybe*”. A cause de l'absence du lipsanenchyme qui constitue le plus souvent la partie principale du voile partiel (dans la maturité encore) nous proposons d'imposer le nom: *monovélangiocarpe* à ce type (fig. f 5). Cela ne veut pas dire que dans l'état adulte un voile partiel perceptible y manque toujours; nous avons déjà déclaré que nous considérons le voile partiel comme une structure dont la distinction est due à l'examen macroscopique, et ce procédé ne permet point d'observer si le voile partiel est pourvu d'un tissu spécial situé à l'intérieur du voile un. Douglas (Bot. Gaz. 70 - 1920) a décrit le développement d'*Inocybe obscura*, *I. infelix*, *I. eutheloides*, *I. hystrix*, *I. geophylla*. Elle nie l'existence d'un voile partiel: „No marginal veil is formed” (p. 217), ce qui veut dire qu'un lipsanenchyme manque, car le voile un. se continue naturellement latéralement à l'hyménophore en passant du contour du stipe à celui du chapeau.

Nous avons rencontré ce type chez: *Cystoderma carcharias*, *Naufragia escharoides*, *Hebeloma crustuliniforme* et *Galerina paludosa*. Il est probable que ce mode de développement se présente aussi chez *Cortinarius tragopus*; Kühner (Contr. 1926) déclare que ce sont les hyphes du voile un. qui formeront la cortine du champignon adulte. *Hygrophorus diluta* aurait un développement similaire à grands traits.

Les espèces monovélangiocarpes comme *Laccaria laccata* et *Xerocomus parasiticus* ont un voile extrêmement fugace, l'état interne du rudiment de l'hyménophore se finit donc rapidement; nous proposons de désigner cette modification de monovélangiocarpe par le nom *hypovélangiocarpe*. Une démarcation entre ces deux modes n'existe pas; le voile un. se montre dans toutes les nuances d'abondance, mais le terme peut être utile pour indiquer la fugacité frappante du voile un., de sorte que la plus grande partie du développement de l'hyménium s'accomplit à découvert. Il se peut qu'il faille ranger *Mycena pterigina* et *Myc. sanguinolenta* ici, Kühner (1926) mentionne un voile un. très mince pour ces espèces. *Mycena osmundicola* à voile émané (celluleux) s'approche également de ce type.

Le type bivélangiocarpe (fig. f 6) n'est pas moins fréquent. C'est le développement pendant lequel un voile un. se manifeste qui enferme latéralement au pied et dans l'angle entre le pied et le chapeau (sous l'hyménophore) un lipsanenchyme d'une extension plus ou moins

grande (voir *Leucocoprinus cepaestipes*). Par suite de la bordure plus épaisse du tissu sous le chapeau nous trouvons chez ce type ordinairement un anneau bien développé dans l'état adulte. Atkinson a d'abord nettement démontré l'existence de ce lipsanenchyme dans le genre *Psalliota*, premièrement chez *l'Agaricus campestris* (1906), ensuite chez *Ag. arvensis* et *Ag. comtulus* (1914) et chez *Ag. Rodmani* (1915). Chez ces *Psalliotes* le lipsanenchyme s'accroît considérablement pendant le développement du primordium, tandis que dans d'autres cas il faut prendre ce tissu comme un reste à peu près passif. Atkinson a prouvé que le lipsanenchyme se présente également chez *Amanitopsis vaginata* (1914) où il se trouve en bordure du pied, mais comme il ne s'adhère pas à la marge piléique, il n'est pas entraîné par celui-ci quand le chapeau va s'étaler, de sorte qu'il reste sur le pied en se déchirant quand celui-ci s'allonge (cf. aussi *Amanitopsis strangulata* = *Amanita inaurata*). Il va sans dire que les Amanites appartiennent au type bivélangiocarpe (*Amanita rubescens*, de Bary 1866, *Am. muscaria*, Brefeld 1877), de même que les Lépiotes examinées (voir les espèces examinées de *Lepiota*). Puis *Armillaria mellea* (Beer 1911, Atkinson 1914), *Mucidula mucida* (Fischer 1909), *Pholiota adiposa*, *flammans*, *squarrosa* (Sawyer 1917), *Rozites caperatus* (probablement, Kühner 1926), *Tubaria furfuracea* (Walker 1919), *Stropharia ambigua* (Zeller 1914), *Stropharia*(?) *epimyces* (Mc. Dougall 1919), *Hypholoma sublateritium* (Allen 1906), *Hyph. fasciculare* (Beer 1911), *Coprinus micaceus* (Levine 1914, Atkinson 1916), *Coprinus stercorarius* (Brefeld 1877, Levine 1914). Quoiqu'Atkinson (1916) ne mentionne pas expressément la présence de ce qu'il nomme un voile partiel (lipsanenchyme) chez *Coprinus comatus* et *Copr. atramentarius*, il nous semble fort probable que ceux-ci sont également bivélangiocarpes.

Parmi les espèces traitées dans cette publication les suivantes sont bivélangiocarpes: *Leucocoprinus cepaestipes*, *Coprinus stercorarius*, *Copr. niveus*, *Psathyrella subatrata*, *Stropharia merdaria*, *Stroph. aeruginosa*, et peut-être *Strobilomyces strobilaceus*.

Il n'y a pas de démarcation tranchée entre le type monovélangiocarpe et le type bivélangiocarpe. Il y a des transitions. Le type bivélangiocarpe se détache le mieux quand le voile un. se différencie du lipsanenchyme, ce qui se présente dans presque tous les cas. De cette manière *Cortinarius anfractus*, *Cort. cinnamomeus*, *Cort. armillatus*, *Cort. lilacinus* (Douglas 1916) et *Cort. pholideus* (Sawyer 1917) sont indubitablement bivélangiocarpes, quoique le lipsanenchyme puisse être, selon la description des auteurs, extrêmement mince. Le mode est moins facile à déterminer quand le lipsanenchyme et le voile un. ont la même texture et que les éléments ne se distinguent pas claire-

ment les uns des autres encore dans un état plus avancé du voile un. Nous avons rencontré une telle structure douteuse chez *Coprinus ephemerus*; néanmoins nous l'avons rangé parmi les espèces bivélangiocarpes, parce que le sillon hyménial était assez profond et que le voile un. était réduit; nous avons supposé que cet état peu abondant du voile était dû à une régression avancée. Kühner fait mention d'un voile un. plus épais au niveau du sillon hyménial chez *Cortinarius traganus*, ce qui se présente plus souvent chez les types monovélangiocarpes. On peut s'imaginer qu'il n'est pas non plus facile de se décider au mode mono- ou bivélangiocarpe quand le tissu du lipsanenchyme égale celui de la partie intérieure du voile un. en cas d'un velum un. duplex, en particulier quand le sillon hyménial n'est pas profond (cf. *Copr. stercorarius* et *Copr. niveus*). Cela n'empêche pas que les modes ci-visés sont généralement bien tranchés et qu'il nous semble important de les discerner. En cas de doute on peut périphraser; ou s'exprimer comme suit: type mono- à bivélangiocarpe. La nature ne connaît pas de démarcations, il nous en faut pour la classification des phénomènes.

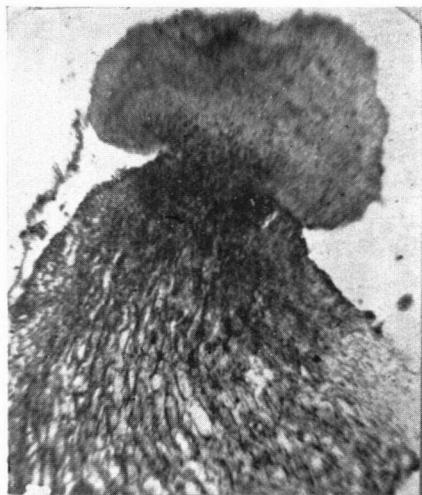
Il y a encore deux types vélangiocarpes sur lesquels il faut diriger notre attention. C'est en premier lieu le cas du *Collybia velutipes* (Moss 1923) et celui de *Psilocybe ericaea* que nous venons d'examiner. Ces champignons sont vélangiocarpes en l'absence du voile un. Il y a un lipsanenchyme qui atteint un développement considérable surtout chez la dernière espèce. On pourrait dire: il y a un voile partiel, tandis que le voile un. manque; nous avons pourtant préféré réserver le nom voile partiel au profit de l'examen macroscopique; les débris nommés ainsi que l'on trouve en haut sur le pied dans l'état adulte peuvent avoir une origine très hétérogène (voir le voile partiel). Nous proposons d'imposer le nom *paravélangiocarpe* à ce type-ci (fig. 7; cf. aussi *Coprinus miser*).

Et finalement il ne nous reste qu'à nous occuper du mode particulier de *Hygrophorus hypothejus* et des *Gomphides*. Comme nous avons décrit, le primordium jeune est selon toute apparence entouré d'un voile un. émané dans le cas de *Hygr. hypothejus* et certainement d'un voile un. inné chez les *Gomphides* (voile qui est repoussé ultérieurement). Selon la terminologie ancienne ces espèces sont donc angiocarpes. Mais ensuite des phénomènes beaucoup plus frappants se manifestent. A cause de l'activité de la surface du chapeau et du pied le voile primaire de *Hygr. hypothejus* est renforcé de manière à devenir méconnaissable. Ce sont surtout les hyphes de la marge piléique qui ferment la chambre lamellaire. Ce développement a beaucoup de traits de commun avec celui des *Gomphides*, où le voile primaire est repoussé et remplacé par un *pseudovoile universel*. Selon

l'ancienne nomenclature les carpophores deviendraient donc pseudo-angiocarpes. On pourrait donc s'exprimer comme suit: Espèce d'abord (mono)vélangiocarpe, puis pseudoangiocarpe. Un tel procédé mène inévitablement à des confusions quand le voile primaire reste; nous le trouvons en quelque sorte chez *Hyph. hypothejus*. Outre cela nous présentons des objections à nommer une espèce en même temps angiocarpe et pseudoangiocarpe, même si ces deux modes ne se présentent que l'un après l'autre. *Nous proposons de baptiser le type de développement des espèces qui ont d'abord un voile un., mais dont la marge piléique ou une excroissance du pied ou bien tous les deux (pseudovel. un.) ferment ultérieurement la cavité lamellaire: métavélangiocarpe (fig. f 8).*

En résumant nous parvenons donc à classer les types de développement *d'après le caractère de la clôture de l'hyménophore:*

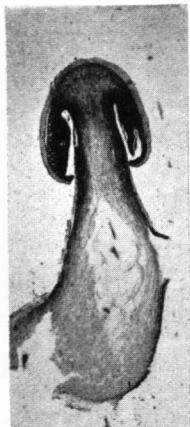
- | | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| I. espèce privée de voiles: | <i>type nu</i> |
| a. l'hyménophore naît librement à la surface du primordium: | ,, <i>gymnocarpe</i> |
| β. le rudiment de l'hyménophore se trouve dans une espace fermée: la couverture du sillon hyménial se fait: | ,, <i>angiocarpe</i> |
| 1°. par une excroissance de la marge piléique: (la marge piléique se presse contre le pied, mais ne s'enfle que tout au plus légèrement:) | ,, <i>pilangiocarpe</i> |
| 2°. par une excroissance du pied: | ,, <i>hypopilangiocarpe</i> |
| 3°. par la marge piléique et une excroissance du pied qui poussent à la rencontre l'une de l'autre et qui se soudent après: | ,, <i>stipitangiocarpe</i> |
| ,, <i>mixangiocarpe</i> | |
| II. type voilé ou: | <i>type vélangiocarpe</i> |
| a. primordium seulement muni d'un voile universel: (voile un. très éphémère:) | ,, <i>monovélangiocarpe</i> |
| β. primordium sans voile un., mais pourvu d'un lipsanenchyme: | ,, <i>hypovélangiocarpe</i> |
| γ. primordium à voile un. et à lipsanenchyme: | ,, <i>paravélangiocarpe</i> |
| δ. primordium d'abord à voile un., hyménophore ensuite ou en même temps enclos dans des structures | ,, <i>bivélangiocarpe</i> |



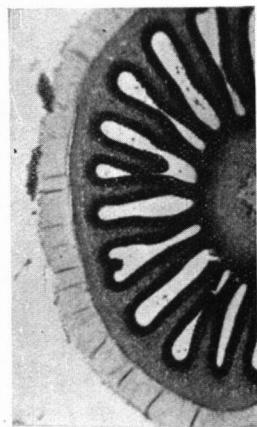
I



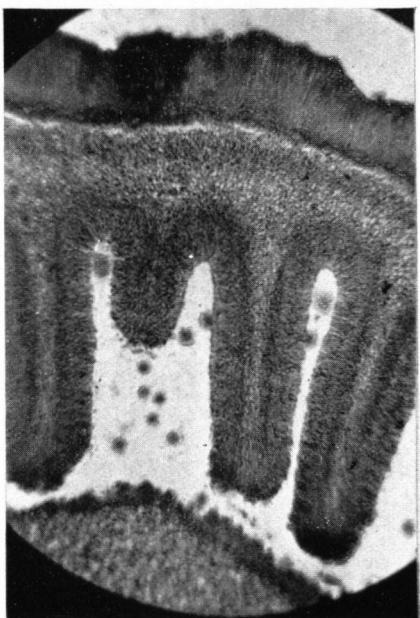
2



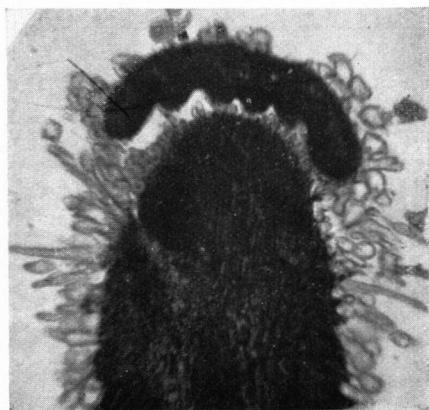
3



5

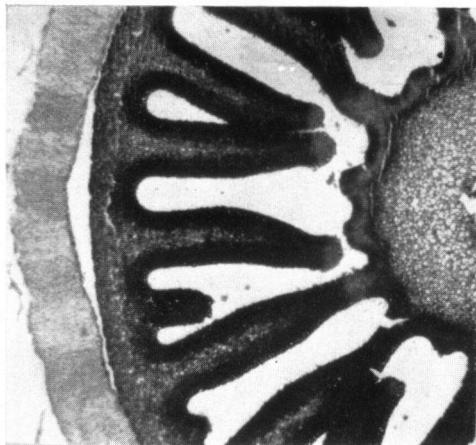


4

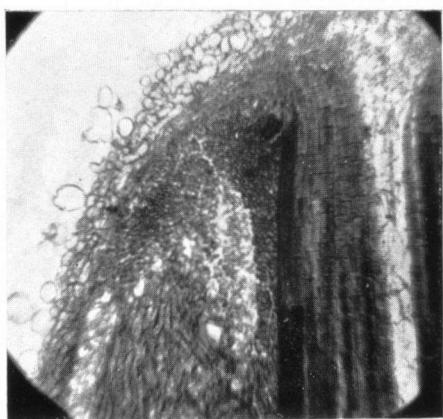


8

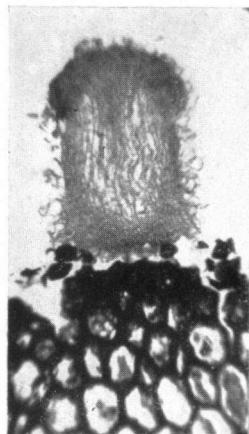
PLANCHE 4



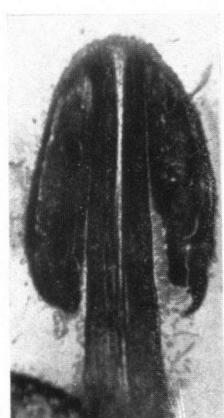
6



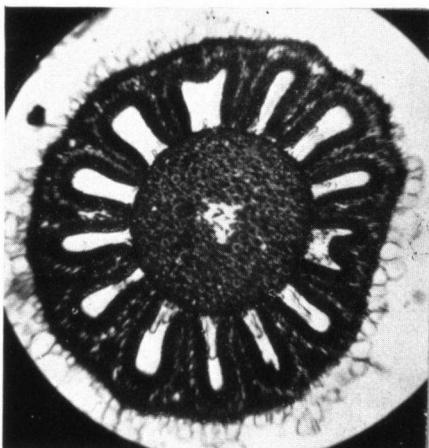
10



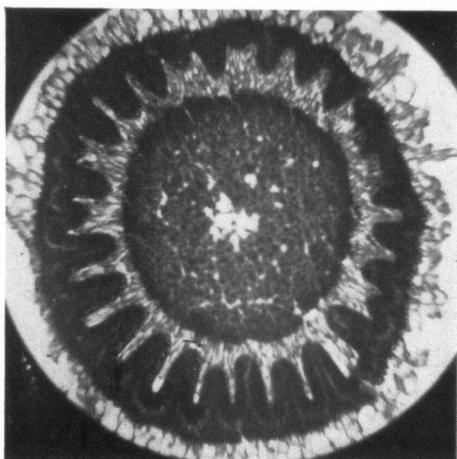
7



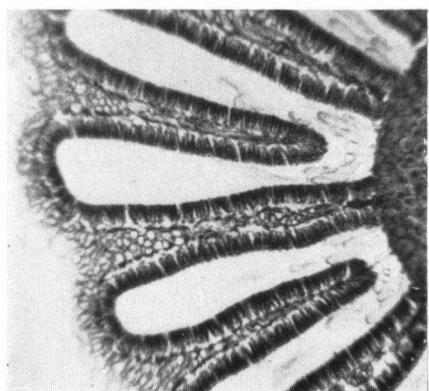
9



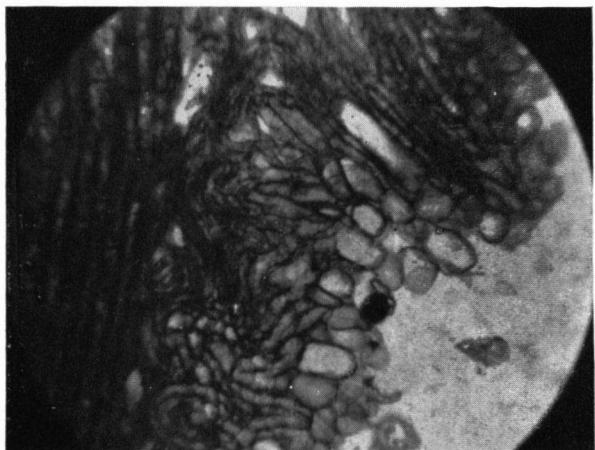
11



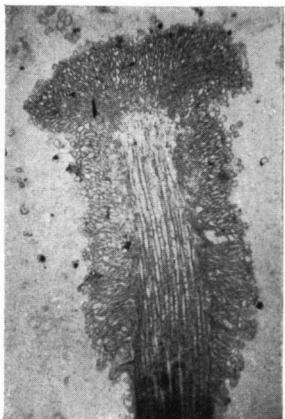
12



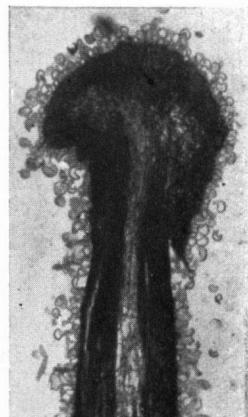
13



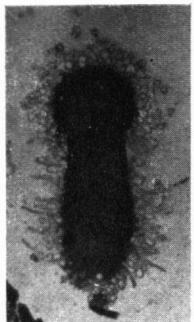
16



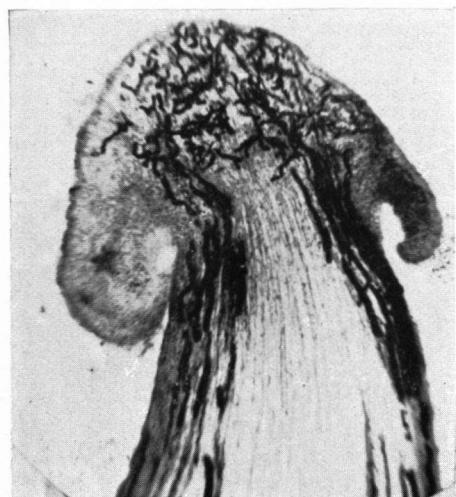
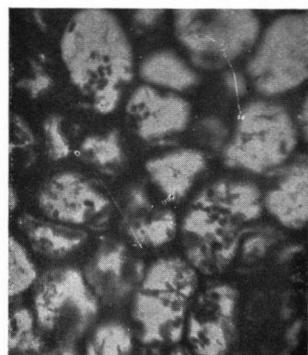
17



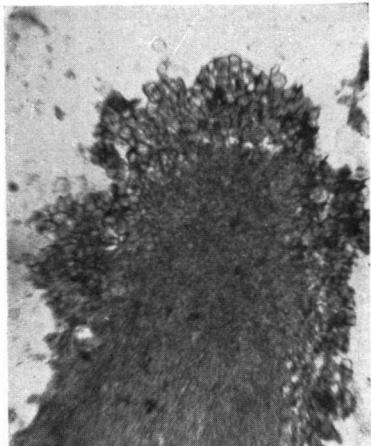
18



14



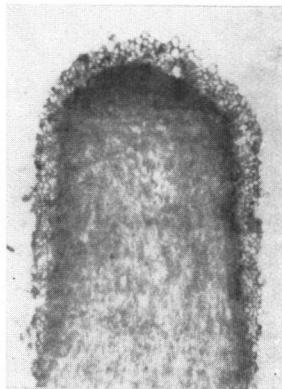
15



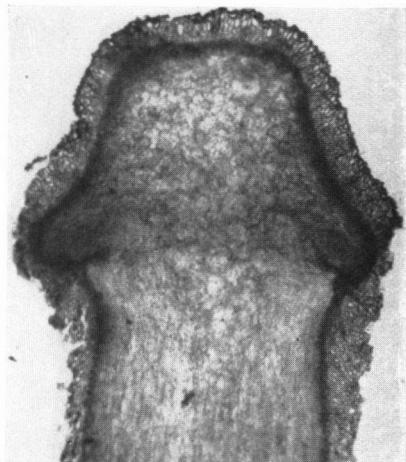
19

20

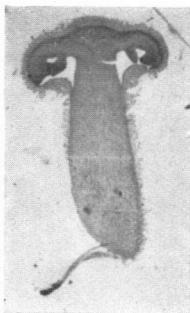
PLANCHE 6



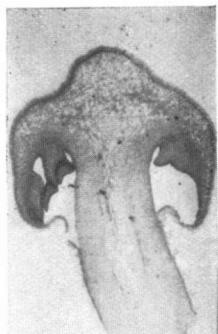
21



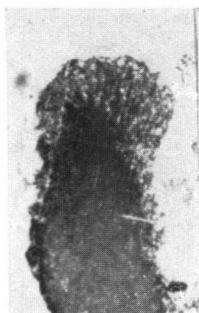
22



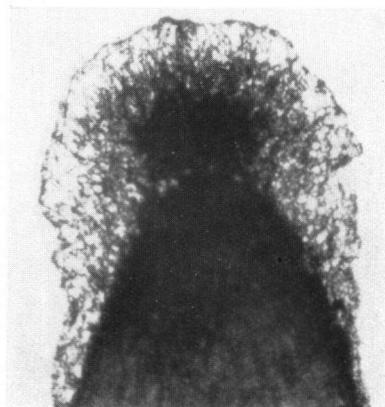
23



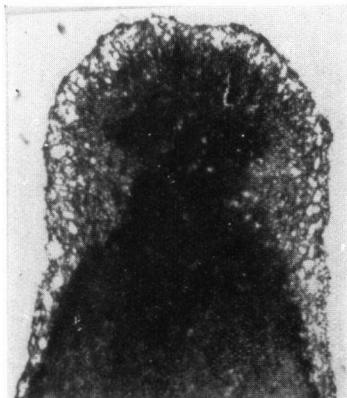
24



25



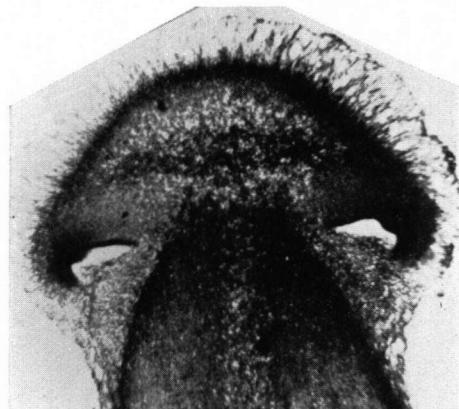
26



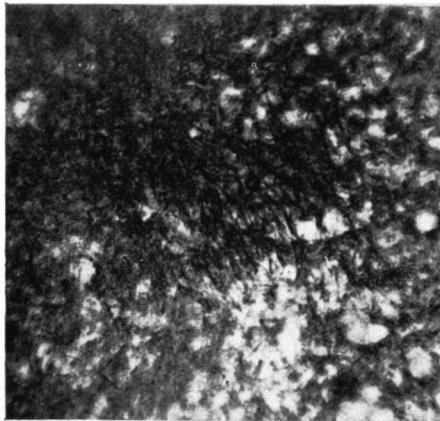
27



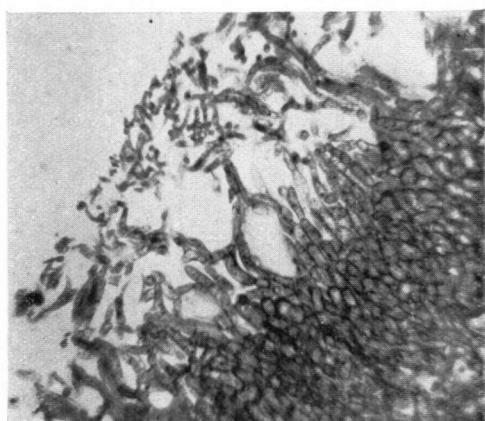
29



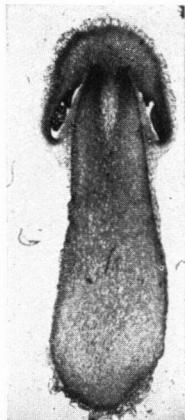
30



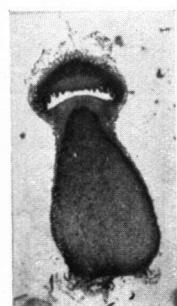
28



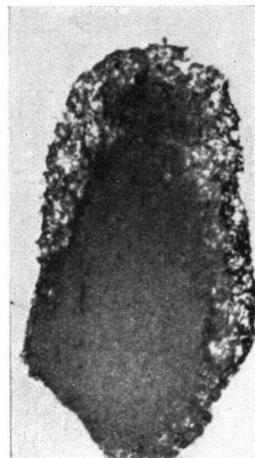
31



33

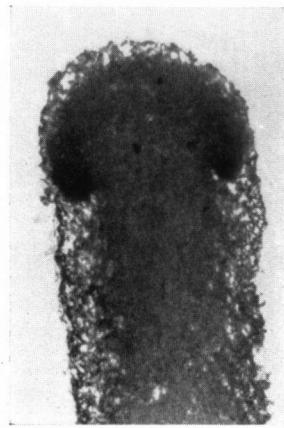


32

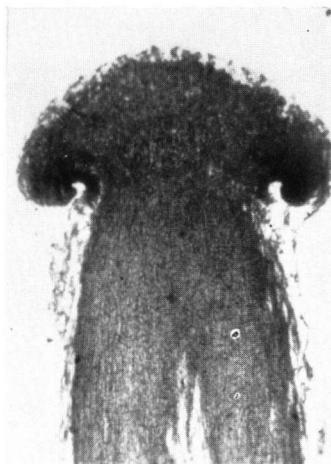


34

PLANCHE 8



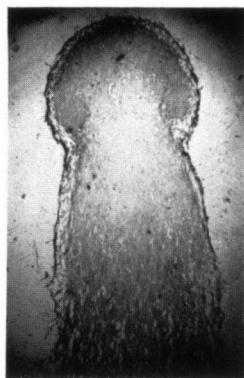
35



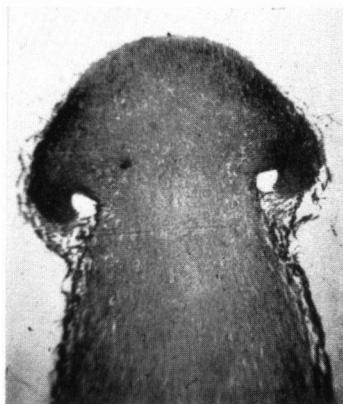
36



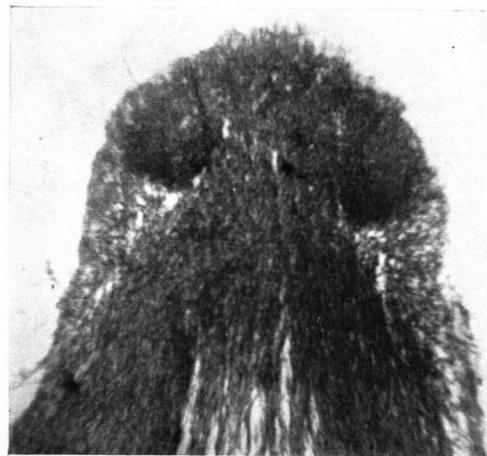
37



38



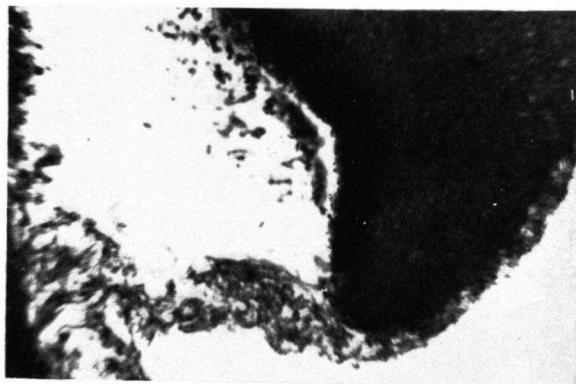
39



41



42



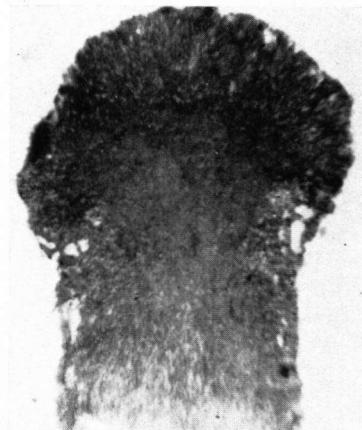
43



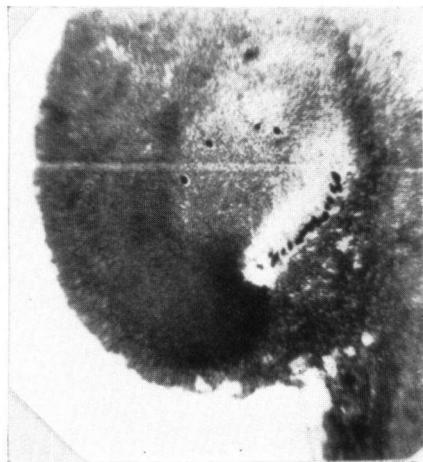
40



44



45



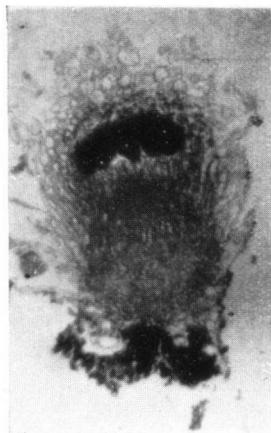
47



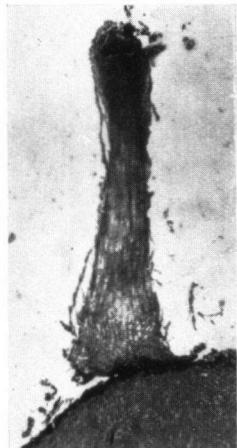
46



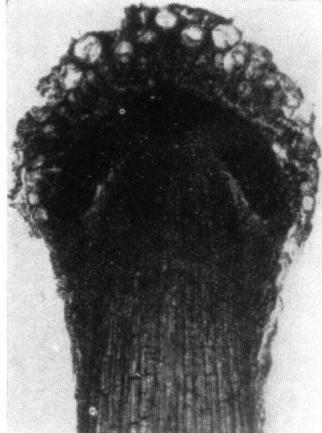
48



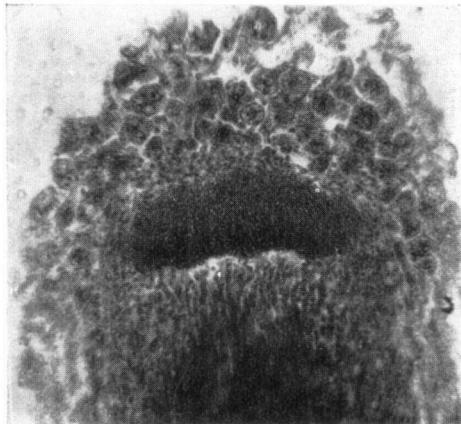
50



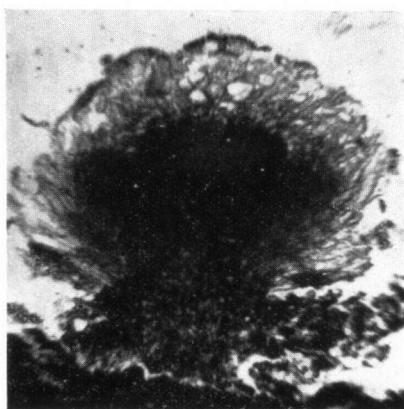
52



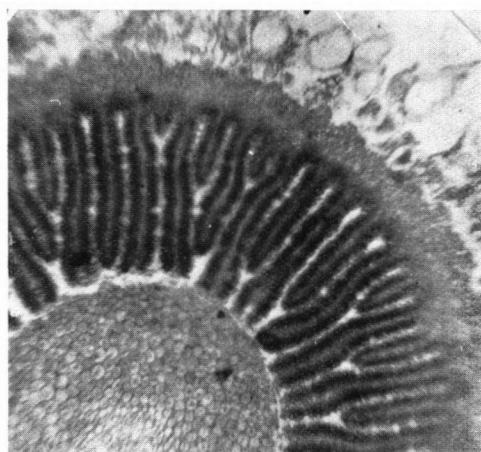
53



51

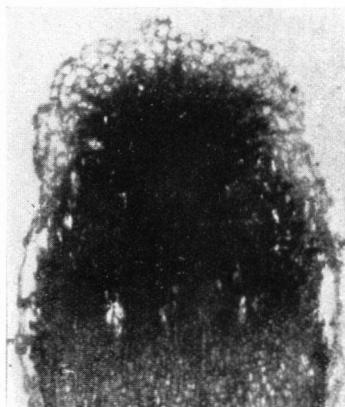


49

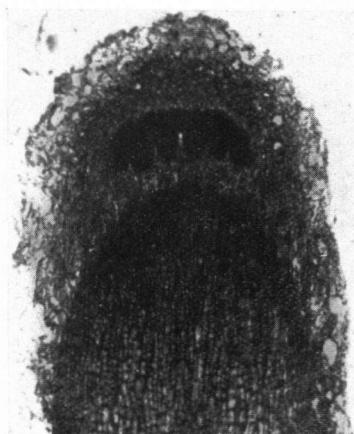


54

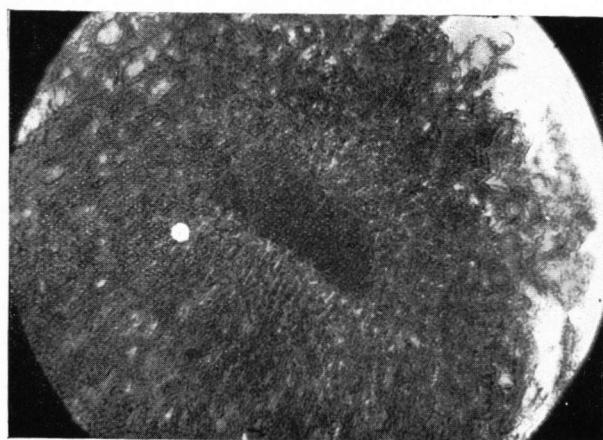
55



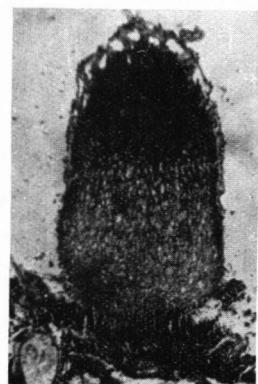
57



59



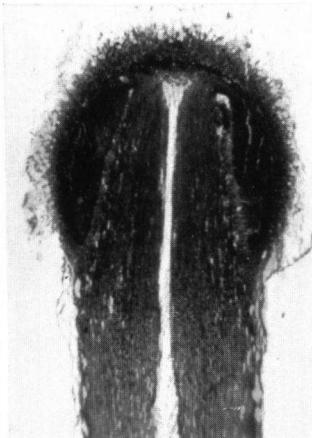
58



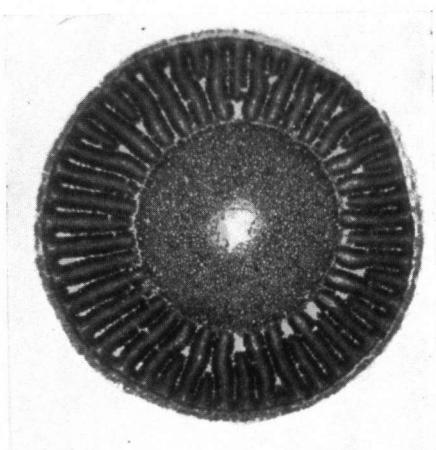
56



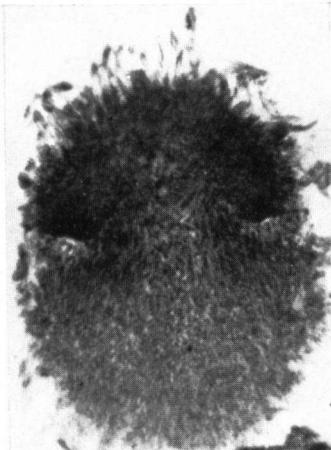
60



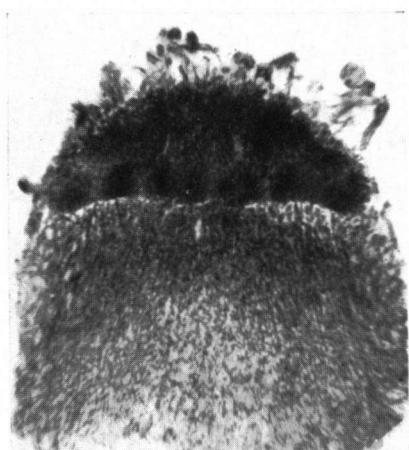
61



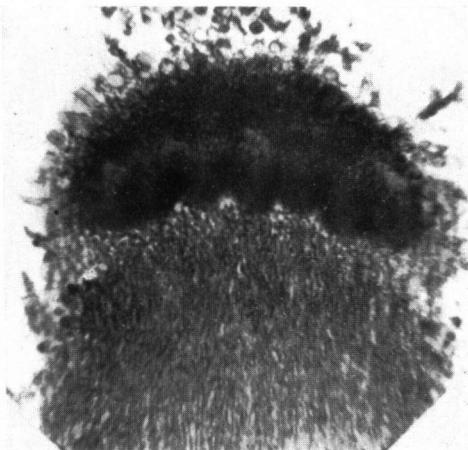
62



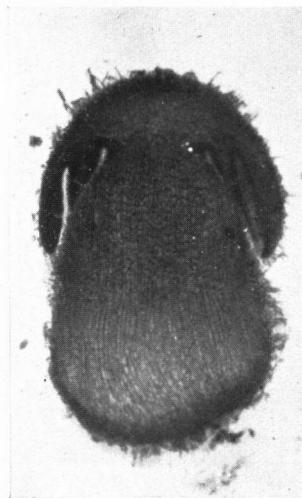
63



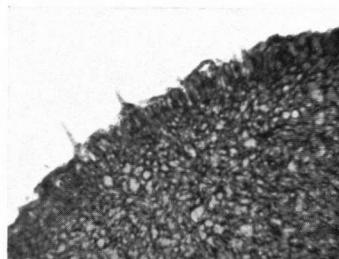
64



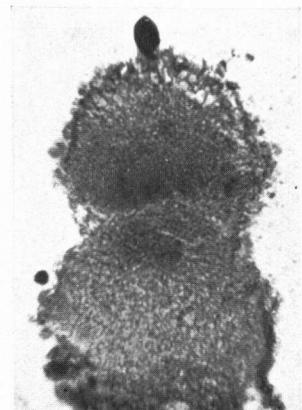
65



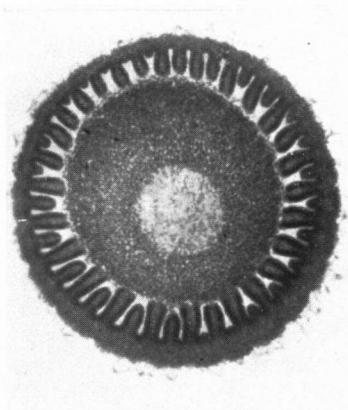
66



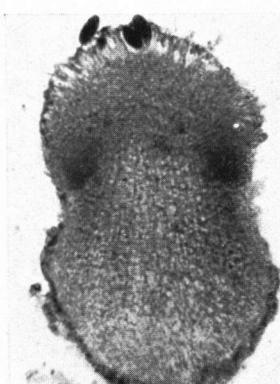
67



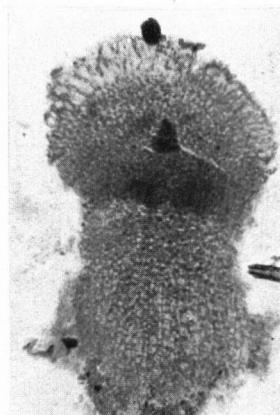
69



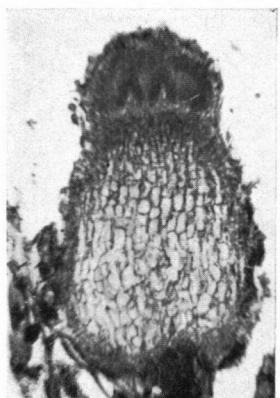
68



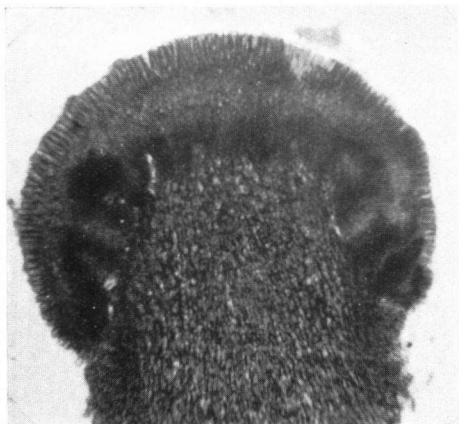
70



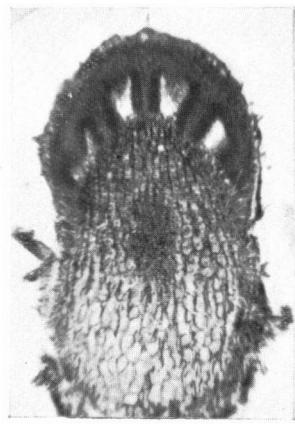
71



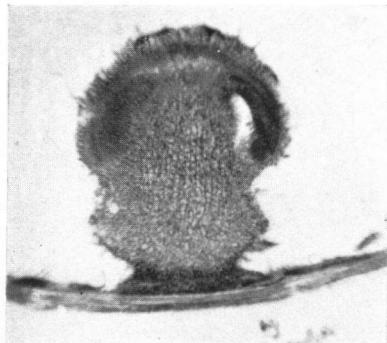
72



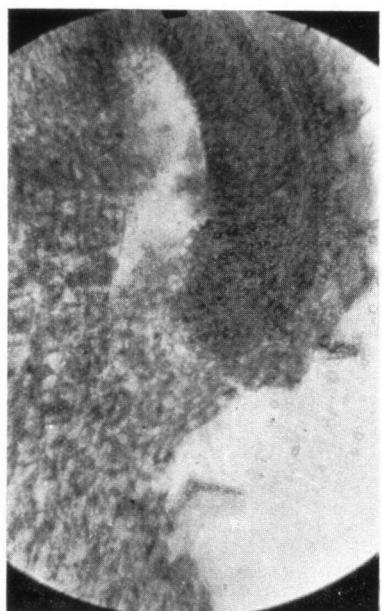
73



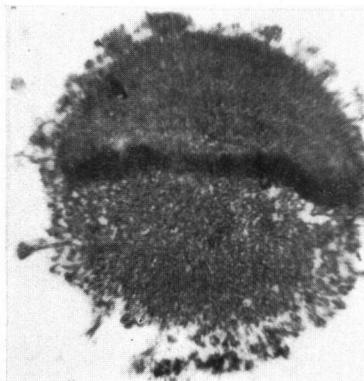
74



75



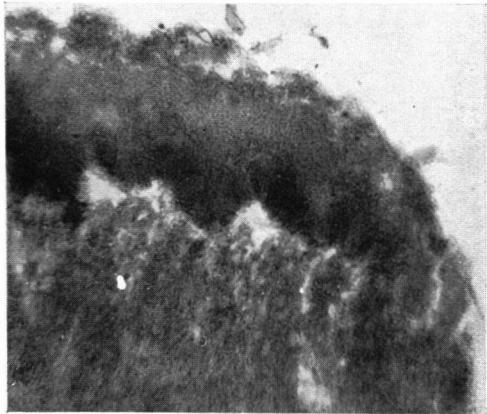
76



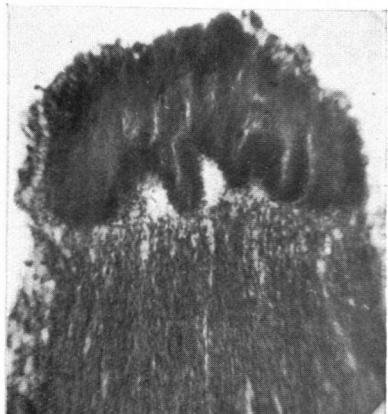
78



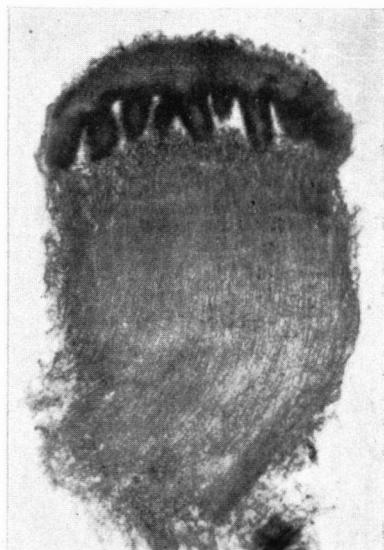
77



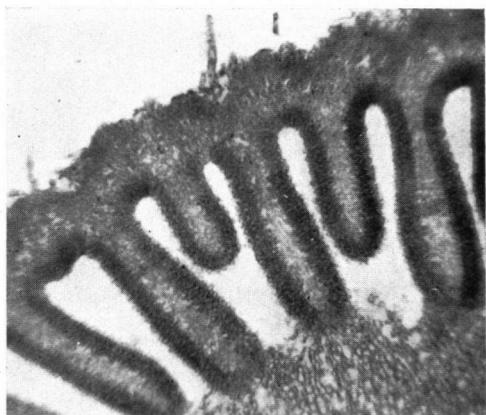
79



80



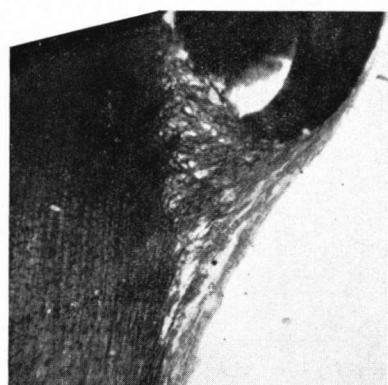
81



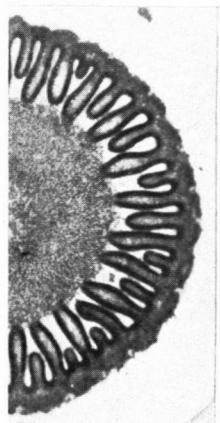
85



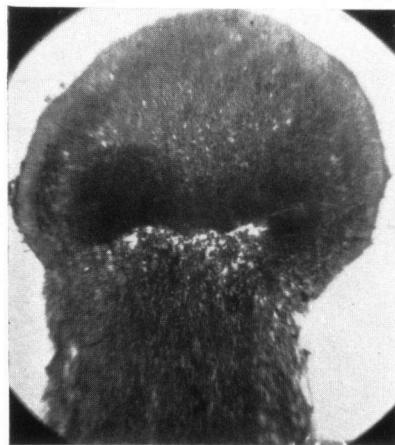
82



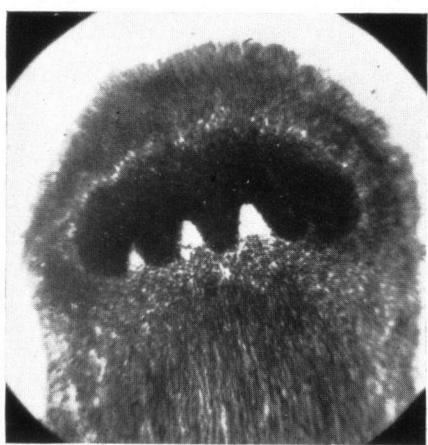
83



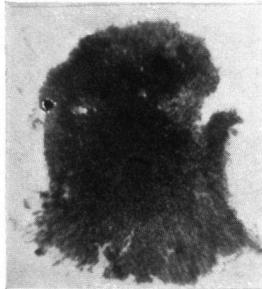
84



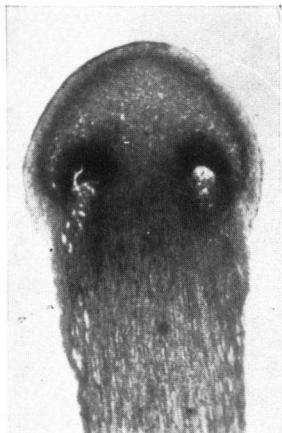
87



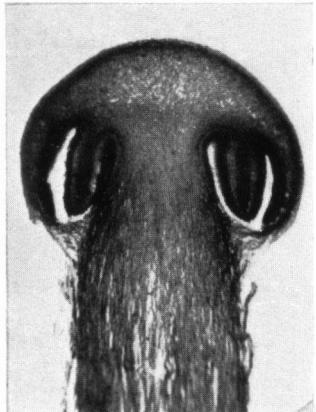
88



86



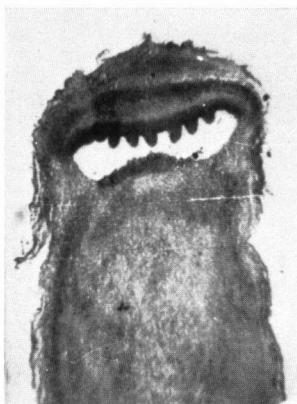
89



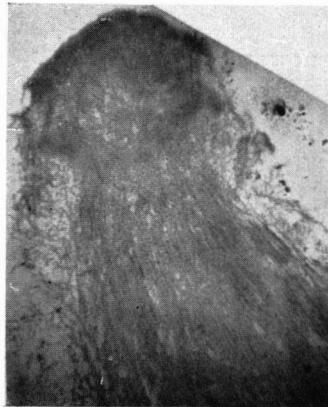
90



91



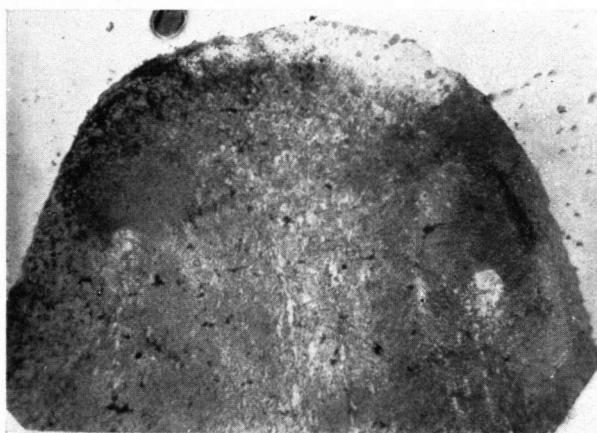
92



93



94



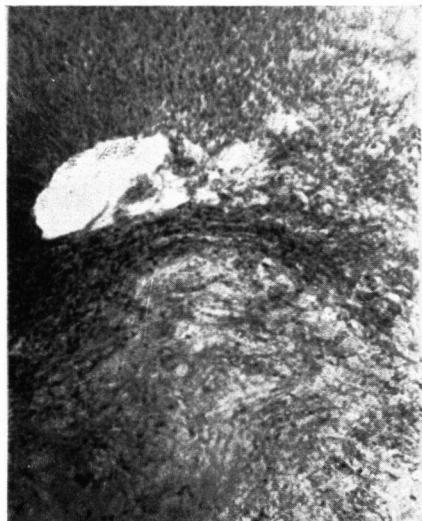
95



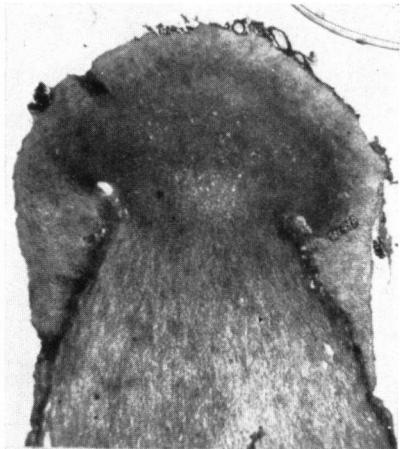
96



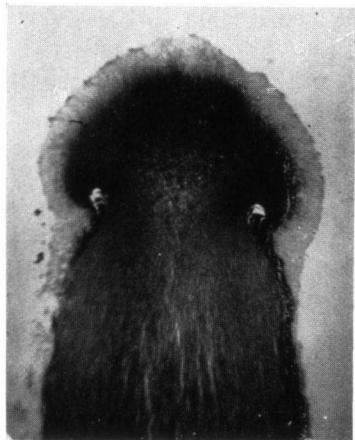
97



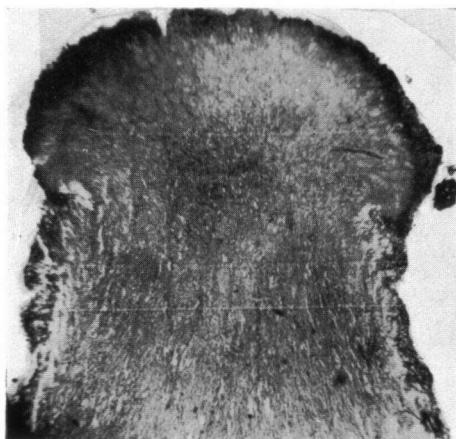
99



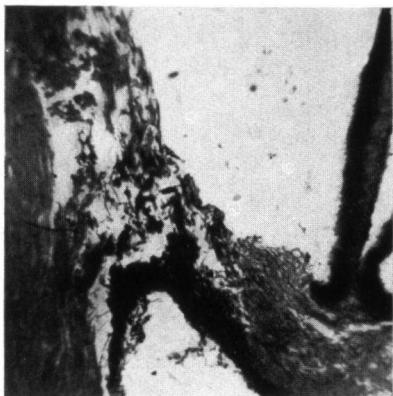
98



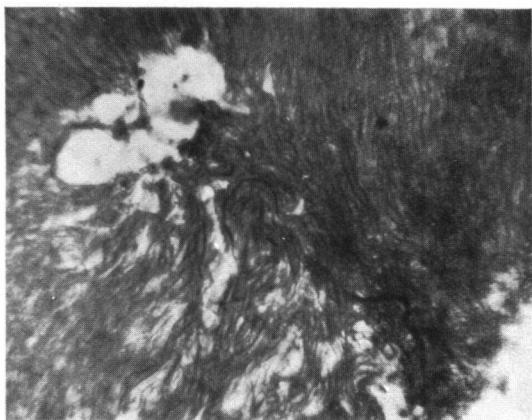
100



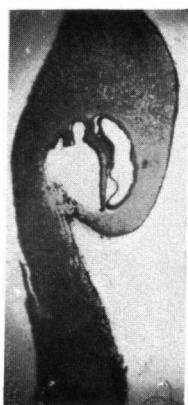
101



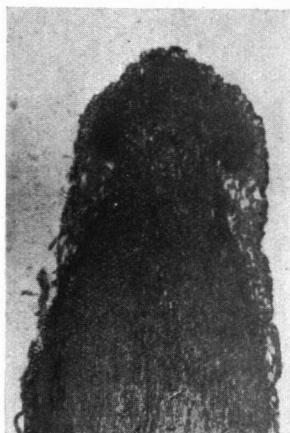
104



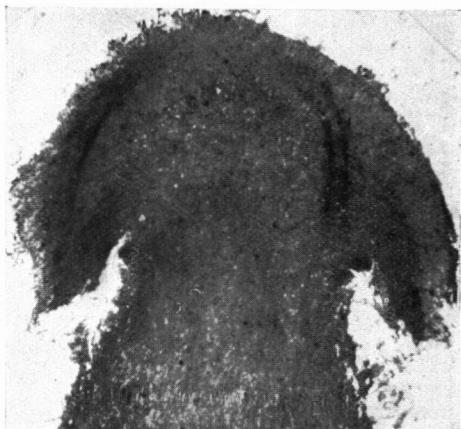
102



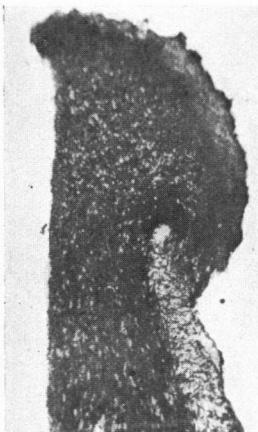
103



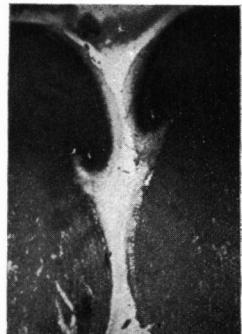
105



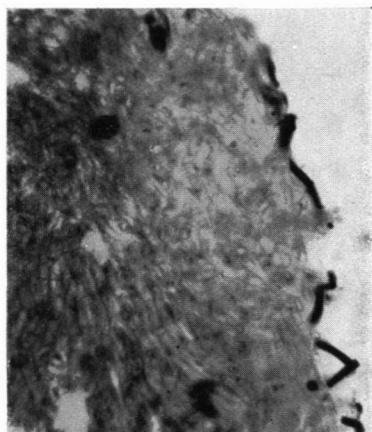
107



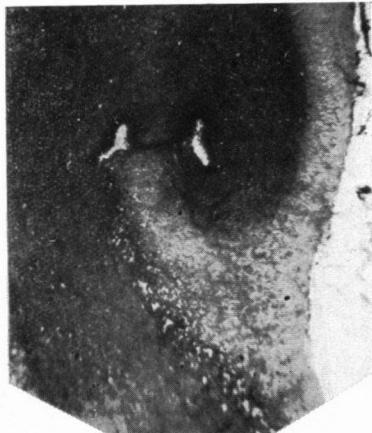
106



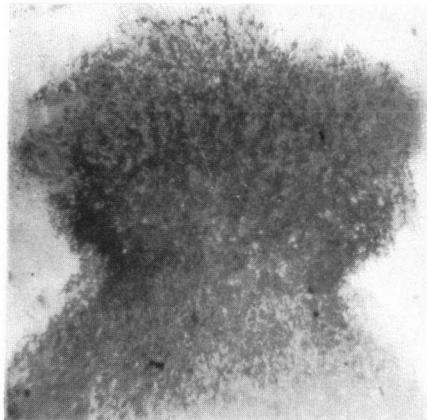
108



109



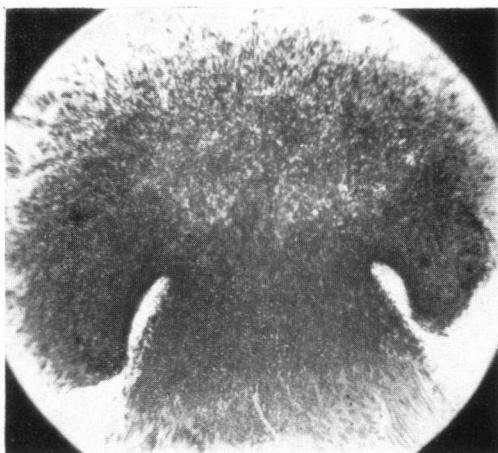
110



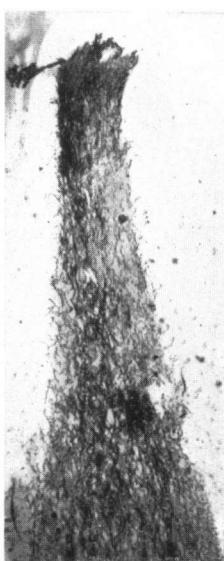
112



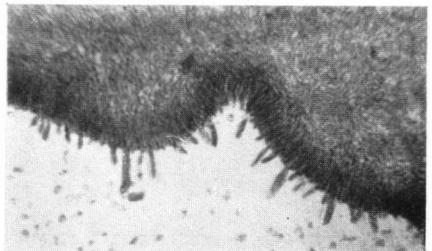
113



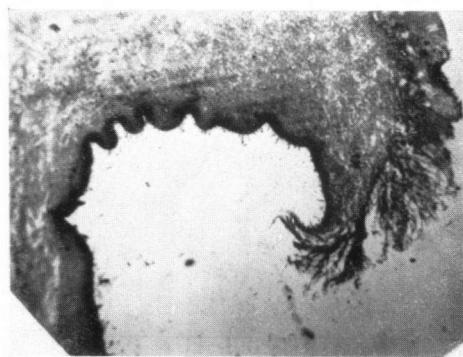
114



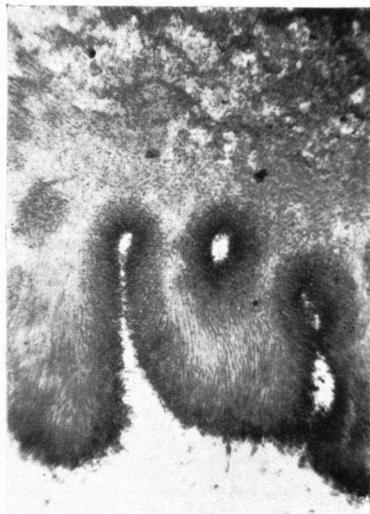
115



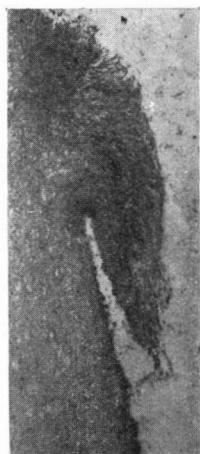
116



117

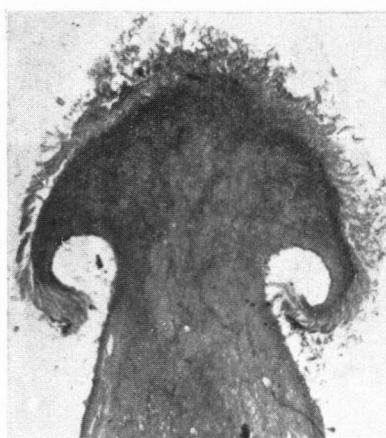
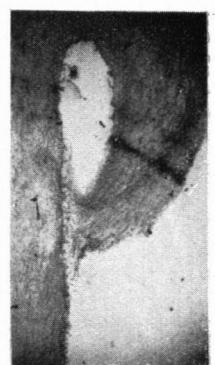


119

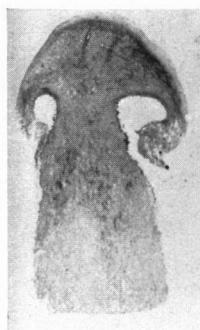


121

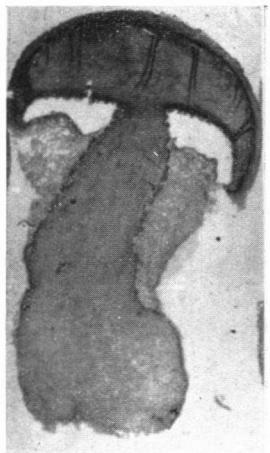
124



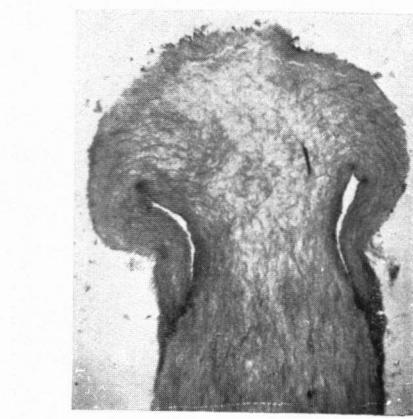
120



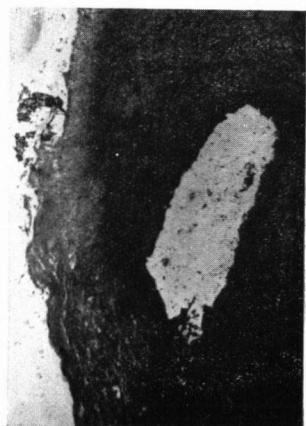
125



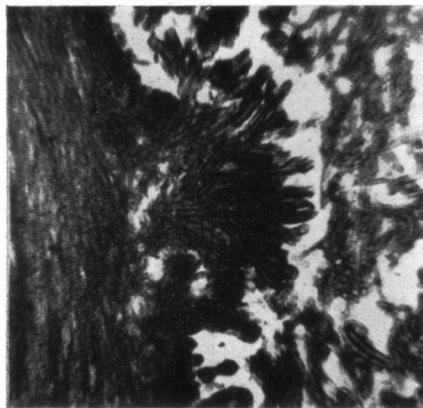
127



122



123



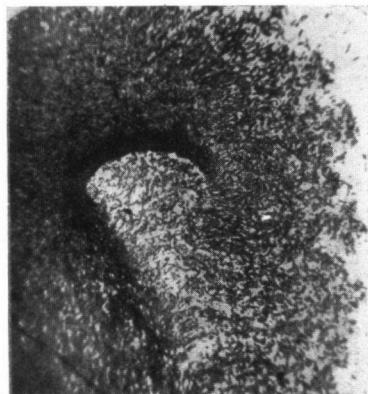
I26



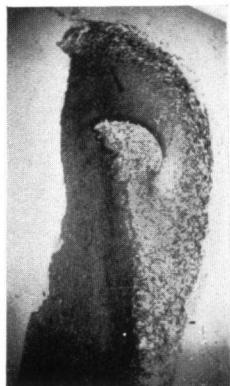
I28



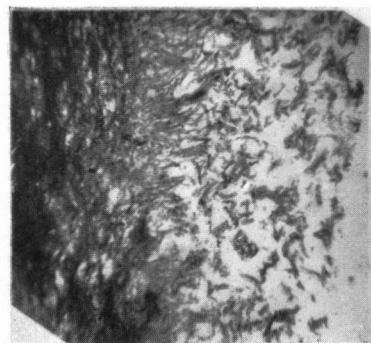
I29



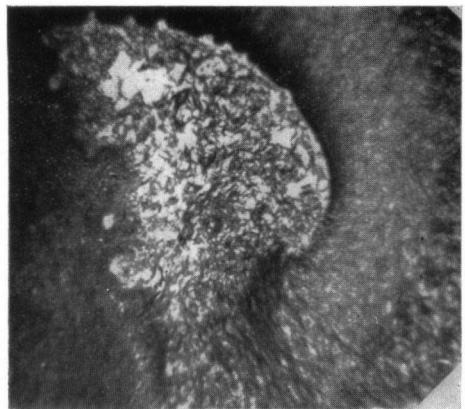
I30



I32



I31



I33

secondaires (excroissances du chapeau et de la surface du pied):	<i>type métavélangiocarpe</i>
I. primordium non velatum:	<i>typus nudus</i>
a. primordium non velatum apertum:	„ <i>gymnocarpus</i>
β. primordium non velatum clausum:	„ <i>angiocarpus</i>
1°. primordium non velatum pileo clausum:	„ <i>pilangiocarpus</i>
2°. primordium non velatum stipite clausum:	„ <i>stipitangiocarpus</i>
3°. primordium non velatum pileo et stipite clausum:	„ <i>mixangiocarpus</i>
II. typus velatus:	„ <i>velangiocarpus</i>
a. primordium velo universali velatum: (primordium velo universali tenuissimo velatum):	„ <i>monovelangiocarpus</i>
β. primordium lipsanenchymo velatum:	„ <i>hypovelangiocarpus</i>)
γ. primordium velo universali et lipsanenchymo velatum:	„ <i>paravelangiocarpus</i>
δ. primordium initio velatum velo universali, deinde pileo aut (et) stipite clausum:	„ <i>bivelangiocarpus</i>
	„ <i>metavelangiocarpus</i>

*Il faut avoir présent à l'esprit que ce classement ne se rapporte qu'au mode du développement (interne ou non) de l'hyménium. Ceci concerne au premier lieu la disposition des voiles, car elle détermine à un haut degré la situation couverte ou non de l'hyménophore au début. On a toujours regardé ce critère comme essentiel, vu l'addition qu'une espèce est gymnocarpe ou angiocarpe dans les diagnoses, le seul détail du développement, dont on fait souvent mention.*¹⁾

1) R. Heim (Les champignons des termitières, Revue Scientifique, année 80, fasc. 2) discute la valeur restreinte de la présence des structures vélaires pour la taxonomie. „Les espoirs nés de l'étude du développement de ces „témoignages doivent être ramenés à leur juste valeur, différente selon les „groupes auxquels on s'adresse” (p. 78). Dans une certaine mesure nous approuvons cette prudence; le lecteur aura aperçu que l'angiocarpe, née par le voile inné faible (hypovélangiocarpe) ou par le voile émané peut être non éloignée de la gymnocarpe, de sorte qu'une réunion d'espèces qui démontrent l'une ou l'autre structure, dans un seul genre nous paraît souvent licite. De l'autre côté on ne doit pas conclure à l'incertitude dans l'usage de ces structures en s'inspirant des genres tels qu'on en discerne encore de nos jours. Il existe des séries de développement phylogénétique; sous ce rapport des formes vélangiocarpes peuvent prouver leur affinité avec les

L'ordre de la naissance des structures les plus importantes du champignon n'est certainement pas moins notable. Les auteurs américains ont toujours fait beaucoup d'attention à ce caractère. Fayod croyait que le chapeau naît toujours le premier, il supposait l'existence d'une „couche piléogène” chez tous les Agarics. Les investigations plus récentes ont prouvé que cette généralisation est intolérable; il y a des formes où le pied naît le premier, parfois le rudiment du chapeau se marque avant que les autres parties apparaissent, tandis que dans d'autres cas encore nous voyons les différenciations primitives de l'hyménophore se dessiner dans un protenchyme par ailleurs homogène. Probablement une priorité du pied marque les types les plus primitifs. *Collybia tuberosa* (Moss 1923, Reijnders 1933) montre d'abord une pédicule à la partie apicale de laquelle le chapeau se forme par la courbure en dehors des hyphes. Le même mode se présente chez *Ixocomus bovinus* et *Nyctalis parasitica* (Reynders 1933). Il se peut aussi, que chez les types gymnocarpes, le chapeau et le pied soient séparés l'un de l'autre par un étranglement annulaire que se forme sous le bout du primordium. Dans les espèces vélangiocarpes il y a souvent (mais pas toujours) d'abord un plectenchyme homogène dans lequel le stipe ou le chapeau se dessinent par une coloration plus forte due à la ramification plus vive de ses éléments. Nous sommes toujours d'avis qu'une naissance précédente du pied indique un état plus primitif de l'espèce que celle du chapeau.

Moss (1923) fait l'énumération de quelques espèces qui se rangent dans un des trois groupes susmentionnés. Le rudiment de l'hyménophore se montre le premier chez: *Ag. campestris*, *Ag. arvensis*, *Ag. Rodmani*, *Armillaria mellea*, *Stropharia ambigua*, *Stroph. (?) epimyces*. Le chapeau paraît le premier chez: *Hypoloma fasciculare*, *Hyph. sublateritium*, *Amanitopsis vaginata*. On voit d'abord le pied chez: *Lepiota cristata*, *Lep. seminuda*, *Cortinarius spec.*, *Pholiota spec.*, *Inocybe spec.*, *Tubaria furfuracea*.

Quant aux espèces examinées par nous, l'ordre primitif de la

gymnocarpes. Mais on a réuni bien des espèces dont on ne connaît pas encore les affinités plus profondes. Nous défendons l'usage des critères primordiaux à cause de leur constance (même en classant les carpophores adultes on se sert fréquemment des restes peu abondants de ces structures, comme des fibrilles qui se trouvent sur le chapeau et le stipe, etc. et on ne doute pas de leur applicabilité) et à cause de leur valeur de premier ordre (dans un sens strict). *Nous sommes convaincus que les primordia peuvent nous décoverir des relations qui disparaissent dans la maturité à cause de l'hypertrophie des parties hyméniales.* Mais ces affinités ne sont point toujours en premier lieu exprimées par nos types de développement; en distinguant plus de modes, nous nous sommes en outre plus ou moins distanciés de la valeur prétendue de l'angiocarpe.

naissance du pied, suivie de celle du chapeau et finalement de l'apparition du rudiment de l'hyménophore se trouve dans la plupart des cas: les *Mycènes* examinées, *Cystoderma carcharias*, *Leucocoprinus cepaestipes*, *Naucoria escharoides*, *Hebeloma crustuliniforme*, probablement *Galerina paludosa*, *Coprinus stercorarius* (selon Brefeld et Levine; *tuberosus*) et les espèces d'*Ixocomus* révèlent une pareille succession des parties. De plus il est à remarquer qu'il n'y a pas d'uniformité absolue chez ces espèces quant à cet ordre de développement: les *Mycènes* examinées p.e. et *Ixocomus bovinus* ont d'abord un primordium sous la forme d'une pédicule, à la partie apicale de laquelle le chapeau se forme. Les hyphes dans le primordium ont déjà au début de celui-ci un cours longitudinale. Le primordium de *Leucocoprinus cepaestipes* est plutôt constitué d'un plectenchyme, le pied s'y dessine pas une coloration plus foncée. Chez *Cystoderma carcharias* le chapeau se forme par une excroissance particulière qui est dirigée vers les côtés et un peu vers le bas. Nous ne visons pourtant pas à répéter tous ces détails. Notre plus jeune stade de *Stropharia merdaria* montre la différenciation simultanée des rudiments du pied et du chapeau, nous trouvons une situation pareille chez *Psilocybe ericaea* et probablement chez *Galerina paludosa*, quoiqu'il ne soit pas impossible que chez ces dernières espèces le pied se soit formé le premier dans un stade encore plus jeune. On peut supposer vrai que le pied et le chapeau se distinguent chez *Xerocomus parasiticus* par la formation du sillon hyménial, par conséquent aucune de ces parties n'est préformée. Quant à *Limacium hypothecum* et les espèces de *Gomphidius* nos stades les plus jeunes ne permettent pas de déterminer l'ordre de l'apparition des parties d'une manière catégorique, mais il nous semble fort probable que dans ce cas encore le pied naît le premier, tandis que l'hyménophore se montre le dernier. C'est aussi le cas de *Strobilomyces strobilaceus*. Il ne reste qu'à mentionner que chez *Coprinus niveus*, *Copr. ephemerus*, *Copr. miser* et *Psathyrella sub-atrata* le rudiment de l'hyménophore se dessine le premier; cette constatation n'est pas privée d'intérêt au point de vue des affinités, surtout des trois dernières espèces.

Quoiqu'il ne faille pas exagérer la mesure de la fixation, relative à l'ordre de l'apparition, des parties principales du primordium (Atkinson, Mem. New York Bot. Gardens 1916, p. 223 mentionne qu'une variation dans l'ordre de la naissance est possible à un certain degré), nous sommes convaincus qu'elle peut nous fournir des renseignements importants au point de vue des affinités.

Il en est de même en ce qui concerne le mode de développement de l'hyménophore et de l'hyménium. Sans doute une uniformité pronon-

cée se manifeste pour ce qui regarde ce détail chez les Agarics; néanmoins la recherche a découvert quelques déviations intéressantes. En premier lieu nous rappelons le mode particulier du développement des lames dans le genre *Amanita*, où les lames se différencient comme des barres („trabeculae”) qui sont continues avec la trame du chapeau et avec le protenchyme en-dessous le l'hyméno-phore. Une déviation pas moins notable se manifeste dans le genre *Coprinus*, où Levine avait constaté la naissance de l'hyménium au moyen de groupes de palissades chez *Coprinus micaceus*, *Copr. ephemerus*, et dans une certaine mesure chez *Copr. atramentarius* (Voir la litt. sur le développement des lames dans le genre *Copr.*, etc.). Nous croyons avoir confirmé catégoriquement l'existence de ce mode particulier chez *Copr. ephemerus* et l'avoir prouvé de plus pour *Coprinus miser* (malgré les critiques en vogue), quoique l'examen détaillé nous ait conduits à rejeter plusieurs suggestions de Levine (p.e. la manière de la formation des lamelles, etc.).

Et finalement il faut que les recherches futures sur le développement des Agarics prêtent l'attention à *la naissance des formations cutanées*, c'est-à-dire des tissus spéciaux qui couvrent le chapeau et le pied à l'exclusion des voiles (sous lesquels ils apparaissent souvent). Il est p.e. possible que le voile un. s'adhère au chapeau, mais au contraire il peut aussi être séparé du tissu de la trame piléique par un cutis, etc. (le premier mode est le type subangiocarpe de Fayod). Il est évident que ces différences structurelles sont d'une importance relativement grande (quoique les rapports vélaires, l'ordre de l'apparition des parties et la naissance des lames et de l'hyménium prévaudront dans la plupart des cas). Mais en considérant ces tissus superficiels nous nous approchons du terrain de l'examen histologique des carpophores adultes. Inutile de dire que l'on s'en est servi ces derniers temps avec tant de succès.

Néanmoins l'étude des stades plus jeunes sera parfois indispensable pour déterminer l'origine d'une couverture et pour dépister sa vraie nature. (Voir p.e. la comparaison des espèces examinées de *Lepiota* et la vue générale du développement dans le genre *Coprinus*, etc.).

L'étude histologique des champignons adultes et l'examen du développement doivent collaborer au profit d'une classification rationnelle.

Au bout de ce travail nous sommes heureux de pouvoir exprimer les sentiments de notre reconnaissance sincère

à Mr. Prof. Dr. A. Pulle, directeur de l'institut pour la botanie

systématique et de l'Herbier d'Utrecht, qui nous a bénévolement fourni l'occasion de photographier nos coupes dans l'institut,
 à Mr. J. Vollema, qui s'est donné bien de la peine en faveur de la rédaction en français;
 à Mr. Dr. W. Beyerinck, directeur de la „Biologisch Station à Wyster” qui m'a aidé tant de fois à la recherche de primordia.
 à Mr. Dr. K. Kuiper, pour son assistance fort appréciée à la traduction de quelques termes en latin et en grec,
 et finalement à Mr. A. Middelhoek pour avoir fait quelques dessins soignés.

Amersfoort, Pays-Bas, 1943.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, C. A., 1906. The development of some species of *Hypholoma*. Ann. myc. 4, p. 387-394.
- ATKINSON, G. F., 1906. The development of *Agaricus campestris*. Bot. Gaz. 42, p. 241-264.
- , 1914. The development of *Lepiota clypeolaria*. Ann. myc. 12, p. 346-356.
- , 1914. The development of *Amanitopsis vaginata*. Ann. myc. 12, p. 369-392.
- , 1914. The development of *Agaricus arvensis* and *Agaricus comtulus*. Am. Journ. Bot. 1, p. 3-22.
- , 1914. The development of *Armillaria mellea*. Myc. C. bl. 4, p. 113-121.
- , 1915. Morphology and development of *Agaricus Rodmani*. Proc. Americ. Phil. Soc. 54, p. 309-343.
- , 1915. Homology of the universal veil in *Agaricus*. Myc. C. bl. 5, p. 13-19.
- , 1916. Origin and development of the lamellae in *Coprinus*. Bot. Gaz. 61, p. 89-130.
- , 1916. Development of *Lepiota cristata* and *Lepiota seminuda*. Mem. N.Y. Bot. Gard. 6, p. 209-228.
- BARY, A. DE, 1866. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Hofmeister, Handbuch der Bot. Bd. II, Abt. I, Jena.
- , 1884. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien, Leipzig, 558 p.
- BEER, R., 1911. Notes on the development of the carpophore of some Agaricaceae. Ann. Bot. 25, p. 683-689.
- BLIZZARD, A. W., 1917. The development of some species of Agarics. Am. Journ. Bot. 4, p. 221-240.
- BREFELD, O., 1877. Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft III, Basidiomyceten I, Leipzig, 227 p.

- BULLER, A. H. R., 1924. Researches on fungi III, London.
- CHOW CHUNG HWANG, 1932. Le cycle évolutif du *Coprinus tomentosus*. *Le Botaniste*, série 24, p. 188.
- DOUGLAS, G. E., 1916. A study of development in the genus *Cortinarius*. *Amer. Journ. Bot.* 3, p. 319-335.
- , 1918. The development of some exogenous species of Agarics. *Amer. Journ. Bot.* 5, p. 36-54.
- , 1920. Early development of *Inocybe*. *Bot. Gaz.* 70, p. 211-220.
- FAYOD, M. V., 1889. *Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinés*. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 7^e série, Tome IX, p. 179-411.
- FISCHER, C. C. E., 1909. On the development of the fructification of *Armillaria mucida*. *Ann. Bot.* 23, p. 503-507.
- GILBERT, E. J., 1931. *Les Bolets*. Paris, 254 p.
- , 1934. Méthode de Mycologie descriptive. Paris, 566 p.
- , 1947. Essai de terminologie des organes véliformes etc. *Bull. Soc. Myc. de Fr.*, tome 63, p. 42-57.
- GREIS, H., 1937. Zur Entwicklungsgeschichte von *Lepiota acutesquamosa* Weim. *Jahrb. f. Wiss. Bot.* 84, p. 449.
- HARTIG, R., 1874. *Wichtige Krankheiten der Waldbäume*. Berlin.
- HEIM, R., 1931. Le genre *Inocybe*. Paris, 429 p.
- , 1946. Les champignons des termitières. *Revue scientifique*, année 80, fasc. 2, p. 69-86.
- HOFFMANN, H., 1856. Pollinarien und Spermatien bei *Agaricus*. *Bot. Ztg.* 14, p. 137-148, p. 153-163.
- , 1860. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Agaricinées. *Bot. Ztg.* 18, p. 389-395, p. 397-404.
- , 1861. *Icones Analytiae Fungorum*, Giessen, 195 p.
- HUYSMAN, H. S. C., 1943. Observations sur le „genre” *Lepiota*. *Med. Ned. Myc. Ver.* XXVIII, Wageningen, 60 p.
- JOHNSON, G. T., 1941. The development of a species of *Coprinus*. *Mycologia* 33, p. 188-195.
- KAVINA, K., 1928. Contribution à l'ontogénie de carposome du genre *Mycena*. *Preslia*, T. 6, p. 20-24.
- KONRAD, P. et MAUBLANC, A., 1924-1937. *Icones Selectae Fungorum*, T. I-VI. Paris.
- KÜHNER, R., 1925. Le développement de *Lentinus tigrinus*. *Bull. C. R. Ac. Sc.*, T. 180, p. 137.
- , 1926. Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés. *Le Botaniste*, série 17, p. 1-215.
- , 1926. Le développement du *Boletinus cavipes* Kalch. *Le Botaniste*, série 17-18, p. 177-181.
- , 1929. Le développement et la position taxonomique de l'*Agaricus disseminatus* Pers. *Le Botaniste*, série 20.
- KÜHNER, R. (et M. JOSSEURAND), 1934. Description de quelques espèces du groupe de *Coprinus plicatilis* (Curt.) Fr. *Bull. Soc. Myc. de Fr.*, T. L., p. 53-63.
- , 1935. Le genre *Galera*. (*Encyclopédie Myc.*, T. VII), Paris, 240 p.
- , 1936. Observations sur le genre *Hypholoma*. *Bull. Soc. Myc. de Fr.*, T. LII, p. 9-30.
- , 1936. Recherches sur le genre *Lepiota*. *Bull. Soc. Myc. de Fr.*, T. LII, p. 175-238.
- , 1938. Le genre *Mycena*. (*Encyclopédie Myc.*, T. X), Paris, 710 p.
- LANGE, J. E., 1914-1938. *Studies in the Agarics of Denmark*, Part. I-XII. Copenhagen.
- , 1935-1940. *Flora Agaricina Danica*, Vol. I-V. Copenhagen.

- LEVINE, M., 1914. The origin and development of the lamellae in *Coprinus micaceus*. Amer. Journ. Bot. 1, p. 343-356.
- , 1922. The origin and development of the lamellae in *Agaricus campestris* and in certain species of *Coprinus*. Amer. Journ. Bot. 9, p. 509-533.
- LOHWAG, H., 1941. Anatomie der Asco- und Basidiomyceten. (K. Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. VI, II Abt., 3 Teilband c, Lief. 40), Berlin, 572 p.
- MC. DOUGALL, W. B., 1919. The development of *Stropharia epimyces*. Bot. Gaz. 67, p. 258-263.
- Moss, E. H., 1923. Developmental studies in the genus *Collybia*. Trans. R. Can. Inst. 14, prt. 2, p. 321-332.
- PATOUILLARD, N., 1900. Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes, Lons-le-Saunier, 184 p.
- PERSOON, C. H., 1801. Synopsis methodica fungorum etc., 2 part., Göttingen, 706 p.
- RAYNER, M. C., 1927. Mycorrhiza (New Phytologist reprint, no. 15), Londen, 246 p.
- REYNDERS, A. F. M., 1933. De studie van de ontwikkeling van de basidio-carpen der Agaricales. Med. Ned. Myc. Ver. XXI, p. 135-208.
- RICKEN, A., 1915. Die Blätterpilze Deutschlands u.s.w., 2 T., Leipzig, 480 p.
- ROMAGNESI, H., 1941. Les Coprins. Revue de Myc., Suppl. T. VI, nr. 1, p. 20-35.
- SAWYER, W. H., 1917. The development of some species of *Pholiota*. Bot. Gaz. 64, p. 206-229.
- , 1917. The development of *Cortinarius pholideus*. Amer. Journ. Bot. 4, p. 520-532.
- WALKER, L. B., 1919. The development of *Pluteus admirabilis* and *Tubaria furfuracea*. Bot. Gaz. 68, p. 1-21.
- WEIR, J. R., 1911. Untersuchungen über die Gattung *Coprinus*. Flora (103), 3 N. F.
- YATES, H. S., 1916. The comparative histology of certain Californian Boletaceae. Un. Cal. Publ., Bot. 6, p. 221-274.
- ZELLER, S. M., 1914. The development of the carpophores of *Ceriomyces Zelleri*. Mycologia 6, p. 235-239.
- , 1914. The development of *Stropharia ambigua*. Mycologia 6, p. 139-145.

LISTE DES FIGURES

Comme les structures que figurent ces photographies, ont été décrites d'une manière détaillée dans le texte, nous nous restreignons à quelques indications brèves dans les légendes.

- Planche 3, 1. *Mycena epipterygia*, coupe médiane, jeune stade, gross. 141 \times .
2. ——, marge piléique, stade intermédiaire, gross. 202 \times .
3. ——, coupe médiane, stade avancé, gross. 8.4 \times .
4. ——, coupe transversale, à travers les lamelles, stade assez jeune, gross. 241 \times .
5. ——, coupe transversale, stade plus avancé, coupe en haut, gross. 29 \times .
- Planche 4, 6. ——, coupe transversale, stade plus avancé, coupe plus en bas, gross. 66 \times .
7. *Mycena osmundicola*, coupe médiane, jeune stade, gross. 104 \times .
- Planche 3, 8. ——, coupe tangentielle, stade intermédiaire, gross. 135 \times .
Planche 4, 9. ——, coupe médiane, stade avancé, gross. 27 \times .
10. ——, coupe médiane, détail de la partie supérieure du carpophore, gross. 132 \times .
11. ——, coupe transversale, jeune stade, gross. 106 \times .
12. ——, coupe transversale, un peu au-dessus de la marge piléique, jeune stade, gross. 108 \times .
13. ——, coupe transversale, primordium plus âgé, gross. 96 \times .
- Planche 5, 14. ——, forme téralogique, coupe médiane, jeune stade, gross. 45 \times .
15. ——, forme téralogique, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. \pm 50 \times .
16. ——, forme téralogique, coupe médiane, stade plus âgé, gross. 37 \times .
17. ——, forme téralogique, coupe médiane, détail de la partie inférieure de la néoformation, gross. 190 \times .
18. ——, détail du rhizome d'*Osmunda regalis*, montrant des fragments d'hypes et probablement des conidies dans les cellules, gross. 200 \times .
19. *Mycena galopoda*, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 14 \times .
20. *Cystoderma carcharias*, coupe médiane, jeune stade, gross. 134 \times .
- Planche 6, 21. ——, coupe médiane, stade un peu plus avancé, gross. 68 \times .
22. ——, coupe médiane, stade intermédiaire, montrant l'expansion de la marge piléique, gross. 58 \times .
23. ——, coupe médiane, stade avancé, gross. 8.5 \times .
24. ——, coupe médiane, le champignon avant que le chapeau s'étale, gross. 7.2 \times .
25. *Leucocoprinus cepaestipes*, coupe médiane, jeune stade, gross. 49 \times .

26. *Leucocoprinus cepaestipes*, coupe médiane, stade un peu plus avancé, gross. 66 \times .
 27. — —, coupe médiane, stade encore un peu plus avancé, gross. 60 \times .
- Planche 7, 28. — —, détail de la partie un peu au-dessus de l'étranglement du stipe, montrant les hyphes primordiales de l'hyménophore, gross. 333 \times .
 29. — —, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 58 \times .
 30. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 36 \times .
 31. — —, détail de la couverture du chapeau dans un primordium avancé, gross. 162 \times .
 32. — —, coupe tangentielle, stade avancé, gross. 8.5 \times .
 33. — —, coupe médiane, stade avancé, le jeune champignon avant le déploiement, gross. 7.7 \times .
 34. *Naucoria escharoides*, coupe médiane, jeune stade, gross. 70 \times .
- Planche 8, 35. — —, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 52 \times .
 36. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 53 \times .
 37. — —, coupe un peu tangentielle, stade encore plus avancé, gross. 31 \times .
 38. *Hebeloma crustuliniforme*, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 31 \times .
 39. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 27 \times .
- Planche 9, 40. *Galerina paludosa*, coupe médiane, jeune stade, gross. 69 \times .
 41. — —, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 162 \times .
 42. — —, coupe un peu tangentielle, stade avancé, gross. 67 \times .
 43. — —, détail de la marge piléique, stade avancé, gross. 166 \times .
 44. *Psilocybe ericaea*, coupe médiane, jeune stade, gross. 136 \times .
 45. — —, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 136 \times .
- Planche 10, 46. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 11 \times .
 47. — —, coupe médiane, marge piléique sous un agrandissement plus fort, gross. 123 \times .
 48. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 17 \times .
 49. *Coprinus stercoparius forma tuberosa*, coupe médiane, jeune stade, gross. 139 \times .
 50. — —, coupe tangentielle, stade un peu plus âgé, gross. 70 \times .
 51. — —, coupe tangentielle, naissance des plis lamellaires, rapports des voiles, gross. 233 \times .
 52. — —, coupe tangentielle, stade également un peu plus âgé, gross. 31 \times .
 53. — —, coupe médiane, stade plus avancé, gross. 76 \times .
- Planche 11, 54. *Coprinus stercorarius*, coupe médiane, stade avancé, gross. 12 \times .
 55. *Coprinus stercorarius forma tuberosa*, coupe transversale, stade avancé, gross. 140 \times .
 56. *Coprinus niveus*, coupe médiane, jeune stade, gross. 43 \times .
 57. — —, coupe médiane, début de l'hyménophore, gross. 80 \times .
 58. — —, coupe tangentielle, début de l'hyménophore, gross. 239 \times .
 59. — —, coupe tangentielle, stade plus avancé, gross. 123 \times .
- Planche 12, 60. — —, coupe médiane, stade plus avancé, montrant que le chapeau se développe dans une direction centripète, gross. 76 \times .
 61. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 27 \times .

62. *Coprinus niveus*, coupe transversale, stade avancé, gross. 42 X.
63. *Coprinus ephemerus*, coupe médiane, jeune stade, gross. 196 X.
64. — —, coupe tangentielle, stade un peu plus avancé, gross. 192 X.
65. — —, coupe tangentielle, stade encore plus avancé, gross. 195 X.
- Planche 13, 66. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 54 X.
67. — —, détail de l'épiderme, stade avancé, gross. 193 X.
68. — —, coupe transversale, stade avancé, gross. 70 X.
69. *Coprinus miser*, coupe tangentielle, jeune stade, hyphes palissadiques en groupes, gross. 192 X.
70. — —, coupe médiane, environ du même stade, gross. 172 X.
71. — —, coupe tangentielle, de l'échantillon de fig. 70, gross. 220 X.
72. — —, coupe tangentielle, stade un peu plus, avancé, gross. 116 X.
- Planche 14, 73. — —, coupe tangentielle, le chapeau plus détaillé, gross. 190 X.
74. — —, coupe tangentielle, stade encore un peu plus avancé, gross. 116 X.
75. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 27 X.
76. — —, la marge piléique sous un grossissement plus fort, gross. 124 X.
77. — —, la marge piléique dans un stade encore plus avancé, gross. 113 X.
78. *Psathyrella sub-atrata*, coupe tangentielle, jeune stade, gross. 117 X.
- Planche 15, 79. — —, coupe tangentielle, détail de la couche palissadique, gross. 273 X.
80. — —, coupe tangentielle, stade un peu plus avancé, gross. 113 X.
81. — —, coupe tangentielle, stade intermédiaire, gross. 75 X.
82. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 25 X.
83. — —, le voile marginal, plus détaillé, gross. 95 X.
84. — —, coupe transversale, stade avancé, gross. 44 X.
85. — —, coupe transversale, à grossissement plus fort, gross. 170 X.
- Planche 16, 86. *Stropharia merdaria*, coupe médiane, jeune stade, gross. 107 X.
87. — —, coupe tangentielle, stade un peu avancé, gross. 108 X.
88. — —, coupe tangentielle, stade intermédiaire, gross. 107 X.
89. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. 44 X.
90. — —, coupe à peu près médiane, stade encore plus avancé, gross. 25 X.
91. *Stropharia aeruginosa*, coupe tangentielle, stade assez jeune, gross. 45 X.
92. — —, coupe tangentielle, stade plus avancé, gross. 24 X.
- Planche 17, 93. *Limacium hypothecium*, coupe médiane, jeune stade, gross. 53 X.
94. — —, coupe médiane, détail de la périphérie environnant le primordium de l'hyménophore, montrant le commencement de la gélification, gross. 263 X.

95. *Limacium hypothejum*, coupe médiane, à travers la partie supérieure d'un primordium un peu plus avancé, gross. 56 \times .
96. —, coupe tangentielle, stade intermédiaire, gross. 54 \times .
97. —, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 34 \times .
- Planche 18, 98. —, coupe médiane, stade plus avancé, gross. 46 \times .
- Planche 17, 99. —, détail au niveau de l'hyménophore dans un stade avancé, montrant les hyphes de la marge piléique, qui sont intercalées sous et latéralement à la chambre lamellaire, gross. 358 \times .
- Planche 18, 100. —, coupe médiane, stade encore plus avancé, gross. 28 \times .
101. *Gomphidius roseus*, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 28 \times .
102. —, détail de l'enveloppe latéralement à l'hyménophore, montrant la réunion des hyphes, provenant de la périphérie du chapeau et du pied, stade intermédiaire, gross. 231 \times .
103. —, coupe médiane, stade avancé, gross. 5,1 \times .
104. —, détail de la liaison de la marge piléique avec les hyphes pédiculaires à un stade avancé, gross. 27 \times .
- Planche 19, 105. *Gomphidius glutinosus*, coupe médiane, jeune stade, gross. 55 \times .
106. —, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 35 \times .
107. —, coupe médiane, stade un peu plus avancé, gross. 46 \times .
108. —, détail de la couverture gélifiée d'un stade plus avancé latéralement au stipe, montrant les débris d'hyphes, collés à l'enveloppe, gross. 310 \times .
109. —, détail de la périphérie d'un primordium, montrant la marge piléique et les tissus du contour du stipe au-dessous d'elle à un stade environ conforme à celui de fig. 106, gross. 82 \times .
110. —, coupe médiane. La structure d'un primordium au niveau de l'hyménophore et dans l'angle entre le chapeau et le pied, à un stade relativement avancé, gross. 27 \times .
111. —, coupe médiane, stade avancé, gross. 5,4 \times .
- Planche 20, 112. *Xerocomus parasiticus*, coupe médiane, jeune stade, gross. 51 \times .
113. —, détail de la marge piléique future, l'hyménophore primitif et le sillon hyménial, montrant le voile, gross. 255 \times .
114. —, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 26 \times .
115. *Ixocomus bovinus*, coupe médiane, jeune stade, gross. 48 \times .
116. —, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 9,8 \times .
117. —, coupe médiane, partie latérale au chapeau, stade plus avancé, gross. 44 \times .
118. —, détail de la couche des hyphes génératrices des palissades sous le chapeau de fig. 117, gross. 193 \times .
- Planche 21, 119. —, détail de la face inférieure du chapeau à un stade très avancé, gross. 88 \times .
120. *Ixocomus variegatus*, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. 32 \times .
121. —, détail de la marge piléique à un stade plus avancé, gross. 27 \times .
122. *Ixocomus flavus*, coupe médiane, jeune stade, gross. 28 \times .

123. *Ixocomus flavus*, détail de la marge piléique à un stade plus avancé, gross. $44 \times$.
124. *Ixocomus luteus*, coupe médiane, jeune stade, gross. $44 \times$.
125. — —, coupe médiane, stade avancé, gross. $6 \times$.
- Planche 22, 126. — —, détail de la surface du pied, stade de fig. 127, gross. $162 \times$.
- Planche 21, 127. — —, coupe médiane d'un jeune champignon, dont le pseudovoile n'est pas encore déchiré, gross. $4,6 \times$.
- Planche 22, 128. — —, détail de l'hyménophore du stade de fig. 127, gross. $225 \times$.
129. *Strobilomyces strobilaceus*, coupe médiane, stade intermédiaire, gross. $5,8 \times$.
130. — —, coupe médiane, détail du primordium de fig. 129, montrant les tissus qui environnent la face inférieure du chapeau futur, gross. $\pm 26 \times$.
131. — —, détail du voile, latéralement au pied, gross. $\pm 40 \times$.
132. — —, coupe médiane, stade assez avancé, gross. $6 \times$.
133. — —, détail des tissus, limitant l'espace entre le chapeau et le pied et de la marge piléique (primordium de fig. 132), gross. $27 \times$.