

ULTRASTRUCTURE DES PAROIS SPORIQUES DES APHYLLOPHORALES—I

Les Bankéracées

J. KELLER

Laboratoire de Cryptogamie, Institut de Botanique, Neuchâtel et
Laboratoire de Cryptogamie, Institut de Botanique, Lausanne*

(Avec Planches 64—69)

Les observations faites au microscope électronique permettent d'affirmer que la famille des Bankéracées est bien distincte de la famille des Théléphoracées et que sa suppression comme le proposent certains auteurs serait une erreur. Les parois sporiques montrent en effet des différences si nettes en ce qui concerne la composition des strates, la structure de la coriotunica, l'architecture des ornements et la pigmentation que les opinions de Donk (créateur de la famille, 1961) et de Maas Geesteranus (défenseur de la famille, 1974) sont pleinement confirmées.

La famille des Bankéracées (Donk, 1961) comprend les genres *Bankera* et *Phellodon*. Ces deux genres ont été séparés des genres voisins *Sarcodon*, *Hydnellum* et *Hydnodon* (famille des Théléphoracées) pour être réunis sur la base de différences observées au niveau des spores surtout; elles sont en effet, contrairement aux Théléphoracées, blanches, non sinueuses et jamais fortement échinulées ou tuberculeuses.

Dès la parution de la publication de Donk (1961), de nouvelles recherches ont montré que certains critères utilisés pour définir la famille des Bankéracées ne sont pas aussi convaincants comme on l'aurait souhaité; certains auteurs en sont même venus à se demander si cette nouvelle famille a sa raison d'être et si elle doit subsister. Bresinsky & Rennschmid (1971) par exemple mirent en évidence la présence d'acide théléphorique dans quelques espèces des deux familles, supprimant ainsi l'un des critères utilisés par Donk; de plus, à l'opposé de ce dernier, les deux auteurs pensent que l'on ne peut expliquer les ressemblances très étroites des carpophores, des spores et de la pigmentation par une simple convergence, même si elle est extrême. Grand & Moore (1970) pour leur part publièrent des photographies réalisées au microscope électronique à balayage; les documents obtenus ne leur permirent pas de constater une différence notable entre les spores des deux familles et ils soulignèrent même la similitude de structure des ornements qui sont arrondies aux extrémités dans

* Rue E. Argand 11, 2000 Neuchâtel, Switzerland.

les deux cas. Harrison (1972) enfin, découvre, contrairement à la définition des Bankéracées de Donk, la présence de boucles chez *Phellodon fibulatus* Harrison.

Ces quelques exemples que nous venons de citer semblent assez clairement démontrer la fragilité de la position de la famille des Bankéracées; Maas Geesteranus (1974) cependant, estima qu'il était trop tôt pour envisager sa suppression et suggéra au contraire la poursuite des recherches et la prudence car:

1. Bresinsky & Rennschmid (1971) ont trouvé dans le chromatogramme des Théléphoracées une zone fluorescente aux rayons ultraviolets que l'on ne retrouve pas chez les Bankéracées.
2. Les spores, très peu différentes au premier abord, mériteraient une étude approfondie car « only electron microscope photographs of sectioned spores can give the answer ».
3. Les spores des Bankéracées sont blanches et non brunes.
4. L'odeur du fenugrec n'est perceptible chez les Bankéracées qu'après une première phase de dessiccation et n'existe pas chez les espèces des genres *Hydnellum* et *Sarcodon* à l'état sec.

Toutes ces considérations nous conduisent donc à penser que les spores jouent un rôle prépondérant dans la caractérisation de la famille des Bankéracées. Comme nous en avions déjà observées quelques-unes (Keller, 1974) ainsi que plusieurs spores de Théléphoracées (Keller, 1973 et 1974), il nous a paru intéressant de poursuivre et compléter ces premiers résultats.

Nous tenons à exprimer ici nos très vifs remerciements à M. le Dr. R. A. Maas Geesteranus pour son aide précieuse, ses conseils, ses déterminations ainsi que pour le matériel mis à notre disposition. Grâce à cette collaboration, nous avons été en mesure de passer en revue les Bankéracées d'Europe, c'est-à-dire *Bankera fuligineo-alba* (Schmidt ex Fr.) Pouz., *B. violascens* (Alb. & Schw. ex Fr.) Pouz., *Phellodon confluens* (Pers.) Pouz., *P. melaleucus* (Sw. apud Fr. ex Fr.) P. Karst., *P. niger* (Fr. ex Fr.) P. Karst. et *P. tomentosus* (L. ex Fr.) Banker.

M A T E R I E L E T M E T H O D E

Nous avons fixé les spores fraîches de *P. niger* et *P. tomentosus* alors que dans les quatre autres cas nous les avons prélevées sur des exsiccata.

Des aiguillons entiers ont été fixés au $KMnO_4$ à 1,5% dans un tampon cacodylate, puis deshydratés, inclus, coupés et contrastés par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb (Reynolds, 1963).

R E S U L T A T S E T D I S C U S S I O N

L'examen des parois sporiques des six Bankéracées montre une remarquable identité de structure. Toutes les spores possèdent une paroi formée de deux strates, toutes sont échinulées et toutes enfin, présentent la même architecture au niveau des ornements ce qui est sans nul doute leur principale caractéristique.

La jeune ébauche de spore qui naît à l'extrémité du stérigmate présente déjà très tôt deux strates (*P. niger*, Pl. 64 fig. 1). La strate externe qui semble limitée à la spore est le *sporotheceum* (terminologie de Cléménçon 1970, modifiée dans Keller 1974). Encore floconneux à ce stade précoce, il devient plus dense par la suite à tel point même qu'il constitue la strate la plus opaque de la paroi (particulièrement bien visible chez *P. confluens* et *P. tomentosus*, Pl. 65 fig. 1 et 2). Dans cet exemple, le *sporotheceum* n'est pas, à l'opposé de ce qui se passe dans la majorité des cas, une pellicule continue qui se déchire à maturité pour se résoudre en fins flocons, mais il prend au contraire de la consistance avec l'âge; une observation analogue a été faite par Huguéney (1972) chez *Coprinus cineratus* Quél. var. *nudisporus* Kühn.

La strate interne qui se poursuit légèrement dans le stérigmate est la *coriotunica* (*P. niger*, Pl. 64 fig. 1); encore très dense à ce stade, elle perd de son opacité par la suite et devient grise, homogène, épaisse (toujours plus épaisse que le *sporotheceum*) et floue (typique chez *P. confluens*, Pl. 65 fig. 1). Cette *coriotunica* se caractérise d'autre part par le fait qu'elle conflue avec le *sporotheceum* au sommet des ornements alors qu'à sa base se détache un feuillet très mince qui s'épaissit au centre de manière à lui donner une forme lenticulaire (*P. niger*, Pl. 64 fig. 2 et 3 et *P. melaleucus*, Pl. 66 fig. 1). Il s'agit du feuillet basal de la *coriotunica* que l'on observe parfois chez les Aphyllophorales (*Amphinema byssoides* (Pers. ex Fr.) J. Erikss., *Coniophora betulae* (Schum.) P. Karst., *C. puteana* (Schum. ex Fr.) P. Karst. et *Pachykytospora tuberculosa* (DC. ex Fr.) Kotl. & Pouz., Keller 1974) et chez les Agaricales. Dans ce dernier cas, le feuillet basal a été nommé *endocorium* par Kühner (1973) chez *Hebeloma radicosum* (Bull. ex Fr.) Rick. et *subendospore* par Huguéney (1975) chez *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr.

A remarquer encore qu'entre ce feuillet basal et le reste de la *coriotunica* subsiste une grande zone blanche qui occupe un volume important de l'ornement; cette zone n'est pas vide comme on pourrait le croire au premier abord car, en bien des endroits, elle est parcourue par des éléments noirs qui prouvent que l'ornement est bien un ensemble solide (*P. melaleucus*, Pl. 66 fig. 1).

Un dernier caractère commun à toutes les spores est qu'elles sont pourvues d'une ornementation au sommet de chaque protubérance protoplasmique.

Connaissant maintenant la structure des parois sporiques des Bankéracées, il devient indispensable de les comparer à celles observées chez les Théléphoracées puisque certains auteurs n'hésitent pas à dire qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre les deux familles en question.

La paroi sporique des Théléphoracées est le plus souvent constituée de deux strates, la *coriotunica* et la *tunica*; certaines espèces cependant (*H. suaveolens* (Scop. ex Fr.) P. Karst., Pl. 68 fig. 2) possèdent une strate supplémentaire, l'*épécorium* (Keller, 1974).

La *coriotunica* est la strate interne et épaisse comme chez les Bankéracées mais s'en distingue par sa structure et sa formation; en effet, contrairement à la spore de *P. niger* mentionnée ci-dessus, la *coriotunica* se compose d'abord de masses grises isolées (futurs verrues) réunies seulement par la suite, après la mise en place du feuillet

basal (*H. concrescens* (Pers. ex Schw.) Banker, Pl. 67 fig. 2 et 3); il est toutefois possible que cette formation de *coriotunica* soit l'apanage de quelques espèces seulement et qu'il ne faille pas, pour l'instant, considérer ce caractère comme typique avant d'avoir complété les observations.

A maturité, la *coriotunica* se caractérise parfois par la présence d'un feuillet interne opaque entouré d'un feuillet clair d'inégale épaisseur (*Sarcodon imbricatus* (L. ex Fr.) P. Karst. et *H. suaveolens*, Pl. 68 fig. 1 et 2), mais le plus souvent, par l'épaississement considérable au niveau des tubercules; ceux-ci sont effectivement occupés par une masse grise plus ou moins structurée et non, comme chez les Bankéracées, par une masse claire. Par contre, les ornements sont solides dans les deux familles.

La strate externe est la *tunica* à cause de sa consistance, de son opacité et de son épaisseur. Cette prise de position est également étayée par le fait que le passage de la *coriotunica* à la *tunica* est progressif, preuve de l'appartenance des deux strates au même tégument, c'est-à-dire à l'*eusporium*. La *tunica* offre aussi une curieuse particularité observée jusqu'ici chez les Théléphoracées uniquement; elle éclate au sommet des tubercules que nous avons appelés, pour cette raison « verrues ouvertes » (Keller, 1973). Il est possible qu'il ne s'agisse là que d'un artefact car les images obtenues au microscope électronique à balayage montre des verrues lisses et arrondies régulièrement à leur sommet (*H. concrescens* et *S. imbricatus*, Pl. 69 fig. 3, 4 et 5, ainsi que chez Grand & Moore, 1970). Il n'empêche que ce caractère est très fréquent chez de nombreuses espèces (*H. concrescens*, pl. 67 fig. 3, *H. peckii* Banker apud Peck, Pl. 68 fig. 3, *S. imbricatus*, Pl. 68 fig. 1, *H. suaveolens*, Pl. 68 fig. 2 et *Boletopsis leucomelaena* (Pers. ex Pers.) Fayod, Pl. 69 fig. 2) et démontre, puisque toutes les spores ont été traitées de la même façon, que la consistance ou la structure de cette *tunica* est particulière à la famille des Théléphoracées.

En résumé, cette brève analyse aura permis de constater que les familles des Bankéracées et des Théléphoracées sont très différentes l'une de l'autre si l'on prend en considération les caractéristiques de leurs parois sporiques. Elles se différencient par les strates qui les composent, par la structure et la formation de la *coriotunica* ainsi que par l'architecture des ornements.

TABLEAU DES DIFFERENCES

BANKERACEES

THELEPHORACEES

Strates

coriotunica
sporotheceium

coriotunica
tunica
épícorium (parfois)

C o r i o t u n i c a

homogène	parfois hétérogène (feuillet basal opaque et feuillet externe clair)
séparé du sporothecium par une strate blanche	passage progressif vers la tunica

O r n e m e n t s

forme régulière (spore échinulée)	verrues assez souvent irrégulières (spores verruqueuses ou tuberculeuses)
confluence coriotunica-sporothecium (sommet)	fréquent éclatement de la tunica (sommet)
principalement occupé par une masse claire (coriotunica)	principalement occupé par une masse grise plus ou moins structurée (coriotunica)
présence (parfois) d'un feuillet basal, mais toujours localisé au niveau de l'ornement seulement.	s'il existe un feuillet basal, il est continu et non limité à l'ornement.

P i g m e n t a t i o n

spores blanches	spores brunes
-----------------	---------------

S U M M A R Y

Electron microscope observations allow the conclusion to be drawn that the family Bankeaceae is clearly distinct from the family Thelephoraceae. The spore walls show such obvious differences as to the composition of layers, the structure of the *coriotunica*, the construction of the ornament and the pigmentation, that the opinions of Donk (author of the family, 1961) and Maas Geesteranus (defender of the family, 1974) are strongly confirmed.

R É F É R E N C E S

- BRESINSKY, A. & RENNSCHMID, A. (1971). Pigmentmerkmale, Organisationsstufen und systematische Gruppen bei Höheren Pilzen. *In* Ber. dt. bot. Ges. **84**: 313-329.
- CLÉMENÇON, H. (1970). Bau der Wände der Basidiosporen und ein Vorschlag zur Benennung ihrer Schichten. *In* Z. Pilzk. **36**: 113-133.
- DONK, M. A. (1961). Four new families of Hymenomycetes. *In* Persoonia **1**: 405-407.
- GRAND, L. F. & MOORE, R. T. (1970). Ultracytotaxonomy of Basidiomycetes. 1. Scanning electron microscopy of spores. *In* J. Elisha Mitchell scient. Soc. **86**: 106-117.
- HARRISON, K. A. (1972). A new species of *Phellodon* possessing clamp connections. *In* Can. J. Bot. **50**: 1219-1221.

- HUGUENEY, R. (1972). Ontogénèse des infrastructures de la paroi sporique de *Coprinus cineratus* Quéél. var. *nudisporus* Kühner (Agaricales). In C.r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris **275** (D): 1495-1498.
- (1975). Morphologie, ultrastructure et développement de l'apicule des spores de quelques Coprinacées: Etude particulière du punctum lacrymans. In Bull. mens. Soc. Linn. Lyon **44**: 249-256.
- KELLER, J. (1973). Ultrastructure des parois sporiques de trois champignons de la famille des Théléphoracées. In Schweiz. Z. Pilzk. **51**: 171-175.
- (1974). Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Aphyllophorales. Thèse. Univ. Neuchâtel.
- KÜHNER, R. (1973). Architecture de la paroi sporique des Hyménomycètes et de ses différenciations. In *Persoonia* **7**: 217-248.
- MAAS GEESTERANUS, R. A. (1974). Notes on Hydniums. IX. In Proc. K. Ned. Akad. Wet. (C) **77**: 215-227.
- REYNOLDS, E. S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. In J. Cell. Biol. **17**: 208-212.

LÉGENDES DES PLANCHES 64-69

EXPLICATION DES ABRÉVIATIONS. — CoTu, *coriotunica*. — EpCo, *épicorium*. — Tu, *tunica*. — S, *sporothecium*. — f.b., feuillet basal de la *coriotunica*.

Le trait porté sur chaque Figure équivaut à 1 μm (trois exceptions).

PLANCHE 64

Fig. 1-3. *Phellodon niger*. — 1. Ebauche d'une jeune spore montrant un *sporothecium* floconneux à l'extérieur et une *coriotunica* continue à l'intérieur. — 2. Détail d'une ornementation. La *coriotunica* conflue avec le *sporothecium* au sommet de la protubérance alors qu'à sa base se détache le feuillet basal. — 3. Les ornementations régulières sont situées au sommet des protubérances protoplasmiques. La forme lenticulaire du feuillet basal est bien visible à gauche en bas (flèche).

PLANCHE 65

Fig. 1. *Phellodon confluens*. La *coriotunica* est la strate grise, épaisse et floue, le *sporothecium* la strate opaque et mince.

Fig. 2. *Phellodon tomentosus*. La forme des ornements est très régulière et le *sporothecium* d'une grande opacité.

PLANCHE 66

Fig. 1. *Phellodon melaleucus*. Le détail de l'ornement montre le feuillet basal de la *coriotunica* et l'importance de la grande masse blanche chargée d'éléments noirs.

Fig. 2, 3. *Bankera violascens* et *B. fuligineo-alba*. Les ornements sont réguliers, la *coriotunica* est floue, le *sporothecium* mince, opaque et bien délimité.

PLANCHE 67

Fig. 1-3. *Hydnellum conrescens*. — 1. La très jeune spore n'est pourvue que d'une seule strate, la *tunica*. — 2. En murissant, la spore acquiert des ornements qui sont occupés intérieurement par une substance grise (*coriotunica*). — 3. A maturité, la spore comprend distinctement deux strates, une *coriotunica* grise à l'intérieur et une *tunica* foncée à l'extérieur.

PLANCHE 68

Fig. 1. *Sarcodon imbricatus*. La *coriotunica* comprend un feuillet basal opaque surmonté d'un feuillet clair. Tout à l'extérieur est la *tunica* qui a éclaté au sommet de l'ornement.

Fig. 2. *Hydnellum suaveolens*. La *coriotunica* se compose, comme dans le cas précédent, de deux feuillet englobant par place une strate réticulée appelée *épicorium*.

Fig. 3. *Hydnellum peckii*. La paroi est caractérisée par la *coriotunica* (interne) et la *tunica* (externe); cette dernière éclate au sommet des verrues qui sont alors « ouvertes ».

PLANCHE 69

Fig. 1, 2. *Sarcodon versipellis* et *Boletopsis leucomelaena*. Ces deux exemples montrent une *coriotunica* à feuillet basal clair (les spores ne sont peut-être pas totalement mûres) et à masses grises (dans les ornements); tout à l'extérieur est la *tunica*.

Fig. 3, 4, *Hydnellum conrescens*, et 5, *Sarcodon imbricatus*. Les verrues sont irrégulières (flèches) de forme et de disposition (irrégulièrement distribuées), mais leurs extrémités sont arrondies ce qui tendrait à prouver que l'éclatement des verrues « ouvertes » est un artéfact.











