Université de Lille UFR3S-Pharmacie
Année Universitaire 2023/2024

THESE
POUR LE DIPLOME D'ETAT
DE DOCTEUR EN PHARMACIE

Soutenue publiquement le 9 avril 2024
Par Mr Nicolas VERDIN

Thèse réalisée en commun avec Mr Xavier CZECH

CONTRIBUTION À L'INVENTAIRE BOTANIQUE ET MYCOLOGIQUE DES RÉSERVES NATURELLES DE LA GROTTE ET DES PELOUSES D'ACQUIN-WESTBECOURT, DES COTEAUX DE WAVRANS-SUR-L'AA ET DE LA FORTERESSE DE MIMOYECQUES

Partie 1 : inventaire floristique

Membres du jury :

Président : Monsieur Pierre-Arthur MOREAU, Maître de conférences des Universités

Directeur, conseiller de thèse : Monsieur Pierre-Arthur MOREAU, Maître de conférences des Universités

Assesseur : Madame Eiya AYED, Docteur en Pharmacie

Membres extérieurs :
Monsieur Régis COURTECUISSE, Professeur des Universités (retraité)
Monsieur Jean-Baptiste COKELAER, Docteur en Pharmacie

REDACTION	VERIFICATION	APPROBATION
Audrey Hennebelle **Assistante de direction**	**Cyrille Porta** **Responsable des Services**	**Delphine Allorge** **Doyen**

Université de Lille

Président	Régis BORDET
Premier Vice-président	Etienne PEYRAT
Vice-présidente Formation	Corinne ROBACZEWSKI
Vice-président Recherche	Olivier COLOT
Vice-président Ressources humaines	Bertrand DÉCAUDIN
Directrice Générale des Services	Anne-Valérie CHIRIS-FABRE

UFR3S

Doyen	Dominique LACROIX
Premier Vice-Doyen, Vice-Doyen RH, SI et Qualité	Hervé HUBERT
Vice-Doyenne Recherche	Karine FAURE
Vice-Doyen Finances et Patrimoine	Damien CUNY
Vice-Doyen International	Vincent DERAMECOURT
Vice-Doyen Coordination pluriprofessionnelle et Formations sanitaires	Sébastien D'HARANCY
Vice-Doyenne Formation tout au long de la vie	Caroline LANIER
Vice-Doyen Territoire-Partenariats	Thomas MORGENROTH
Vice-Doyen Santé numérique et Communication	Vincent SOBANSKI
Vice-Doyenne Vie de Campus	Anne-Laure BARBOTIN
Vice-Doyen étudiant	Valentin ROUSSEL

Faculté de Pharmacie

Doyen	Delphine ALLORGE
Premier Assesseur et Assesseur à la Santé et à l'Accompagnement	Anne GARAT
Assesseur à la Vie de la Faculté et Assesseur aux Ressources et Personnels	Emmanuelle LIPKA
Responsable des Services	Cyrille PORTA
Représentant étudiant	Honoré GUISE
Chargé de mission 1er cycle	Philippe GERVOIS
Chargée de mission 2eme cycle	Héloïse HENRY
Chargé de mission Accompagnement et Formation à la Recherche	Nicolas WILLAND
Chargé de mission Relations Internationales	Christophe FURMAN
Chargée de Mission Qualité	Marie-Françoise ODOU
Chargé de mission dossier HCERES	Réjane LESTRELIN

Professeurs des Universités - Praticiens Hospitaliers (PU-PH)

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
Mme	ALLORGE	Delphine	Toxicologie et Santé publique	81
M.	BROUSSEAU	Thierry	Biochimie	82
M.	DÉCAUDIN	Bertrand	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	81
M.	DINE	Thierry	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	81
Mme	DUPONT-PRADO	Annabelle	Hématologie	82
Mme	GOFFARD	Anne	Bactériologie - Virologie	82
M.	GRESSIER	Bernard	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	81
M.	ODOU	Pascal	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	80
Mme	POULAIN	Stéphanie	Hématologie	82
M.	SIMON	Nicolas	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	81
M.	STAELS	Bart	Biologie cellulaire	82

Professeurs des Universités (PU)

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
M.	ALIOUAT	El Moukhtar	Parasitologie - Biologie animale	87
Mme	AZAROUAL	Nathalie	Biophysique - RMN	85
M.	BERLARBI	Karim	Physiologie	86
M.	BERTIN	Benjamin	Immunologie	87
M.	BLANCHEMAIN	Nicolas	Pharmacotechnie industrielle	85
M.	CARNOY	Christophe	Immunologie	87
M.	CAZIN	Jean-Louis	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	86

M.	CUNY	Damien	Sciences végétales et fongiques	87
Mme	DELBAERE	Stéphanie	Biophysique - RMN	85
Mme	DEPREZ	Rebecca	Chimie thérapeutique	86
M.	DEPREZ	Benoît	Chimie bioinorganique	85
M.	DURIEZ	Patrick	Physiologie	86
M.	ELATI	Mohamed	Biomathématiques	27
M.	FOLIGNÉ	Benoît	Bactériologie - Virologie	87
Mme	FOULON	Catherine	Chimie analytique	85
M.	GARÇON	Guillaume	Toxicologie et Santé publique	86
M.	GOOSSENS	Jean-François	Chimie analytique	85
M.	HENNEBELLE	Thierry	Pharmacognosie	86
M.	LEBEGUE	Nicolas	Chimie thérapeutique	86
M.	LEMDANI	Mohamed	Biomathématiques	26
Mme	LESTAVEL	Sophie	Biologie cellulaire	87
Mme	LESTRELIN	Réjane	Biologie cellulaire	87
Mme	LIPKA	Emmanuelle	Chimie analytique	85
Mme	MELNYK	Patricia	Chimie physique	85
M.	MILLET	Régis	Institut de Chimie Pharmaceutique Albert Lespagnol	86
Mme	MUHR-TAILLEUX	Anne	Biochimie	87
Mme	PERROY	Anne-Catherine	Droit et Economie pharmaceutique	86
Mme	RIVIÈRE	Céline	Pharmacognosie	86
Mme	ROMOND	Marie-Bénédicte	Bactériologie - Virologie	87
Mme	SAHPAZ	Sevser	Pharmacognosie	86
M.	SERGHERAERT	Éric	Droit et Economie pharmaceutique	86

M.	SIEPMANN	Juergen	Pharmacotechnie industrielle	85
Mme	SIEPMANN	Florence	Pharmacotechnie industrielle	85
M.	WILLAND	Nicolas	Chimie organique	86

Maîtres de Conférences - Praticiens Hospitaliers (MCU-PH)

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
Mme	CUVELIER	Élodie	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	81
Mme	DANEL	Cécile	Chimie analytique	85
Mme	DEMARET	Julie	Immunologie	82
Mme	GARAT	Anne	Toxicologie et Santé publique	81
Mme	GENAY	Stéphanie	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	81
M.	GRZYCH	Guillaume	Biochimie	82
Mme	HENRY	Héloïse	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	80
M.	LANNOY	Damien	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	80
Mme	MASSE	Morgane	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	81
Mme	ODOU	Marie-Françoise	Bactériologie - Virologie	82

Maîtres de Conférences des Universités (MCU)

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
Mme	ALIOUAT	Cécile-Marie	Parasitologie - Biologie animale	87
M.	ANTHÉRIEU	Sébastien	Toxicologie et Santé publique	86
Mme	AUMERCIER	Pierrette	Biochimie	87
M.	BANTUBUNGI-BLUM	Kadiombo	Biologie cellulaire	87
M.	BERTHET	Jérôme	Biophysique - RMN	85

M.	BOCHU	Christophe	Biophysique - RMN	85
M.	BORDAGE	Simon	Pharmacognosie	86
M.	BOSC	Damien	Chimie thérapeutique	86
Mme	BOU KARROUM	Nour	Chimie bioinorganique	
M.	BRIAND	Olivier	Biochimie	87
Mme	CARON-HOUDE	Sandrine	Biologie cellulaire	87
Mme	CARRIÉ	Hélène	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	86
Mme	CHABÉ	Magali	Parasitologie - Biologie animale	87
Mme	CHARTON	Julie	Chimie organique	86
M.	CHEVALIER	Dany	Toxicologie et Santé publique	86
Mme	DEMANCHE	Christine	Parasitologie - Biologie animale	87
Mme	DEMARQUILLY	Catherine	Biomathématiques	85
M.	DHIFLI	Wajdi	Biomathématiques	27
Mme	DUMONT	Julie	Biologie cellulaire	87
M.	EL BAKALI	Jamal	Chimie thérapeutique	86
M.	FARCE	Amaury	Institut de Chimie Pharmaceutique Albert Lespagnol	86
M.	FLIPO	Marion	Chimie organique	86
M.	FRULEUX	Alexandre	Sciences végétales et fongiques	
M.	FURMAN	Christophe	Institut de Chimie Pharmaceutique Albert Lespagnol	86
M.	GERVOIS	Philippe	Biochimie	87
Mme	GOOSSENS	Laurence	Institut de Chimie Pharmaceutique Albert Lespagnol	86
Mme	GRAVE	Béatrice	Toxicologie et Santé publique	86
M.	HAMONIER	Julien	Biomathématiques	26
Mme	HAMOUDI-BEN YELLES	Chérifa-Mounira	Pharmacotechnie industrielle	85

Mme	HANNOTHIAUX	Marie-Hélène	Toxicologie et Santé publique	86
Mme	HELLEBOID	Audrey	Physiologie	86
M.	HERMANN	Emmanuel	Immunologie	87
M.	KAMBIA KPAKPAGA	Nicolas	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	86
M.	KARROUT	Younes	Pharmacotechnie industrielle	85
Mme	LALLOYER	Fanny	Biochimie	87
Mme	LECOEUR	Marie	Chimie analytique	85
Mme	LEHMANN	Hélène	Droit et Economie pharmaceutique	86
Mme	LELEU	Natascha	Institut de Chimie Pharmaceutique Albert Lespagnol	86
M.	LIBERELLE	Maxime	Biophysique - RMN	
Mme	LOINGEVILLE	Florence	Biomathématiques	26
Mme	MARTIN	Françoise	Physiologie	86
M.	MENETREY	Quentin	Bactériologie - Virologie	
M.	MOREAU	Pierre-Arthur	Sciences végétales et fongiques	87
M.	MORGENROTH	Thomas	Droit et Economie pharmaceutique	86
Mme	MUSCHERT	Susanne	Pharmacotechnie industrielle	85
Mme	NIKASINOVIC	Lydia	Toxicologie et Santé publique	86
Mme	PINÇON	Claire	Biomathématiques	85
M.	PIVA	Frank	Biochimie	85
Mme	PLATEL	Anne	Toxicologie et Santé publique	86
M.	POURCET	Benoît	Biochimie	87
M.	RAVAUX	Pierre	Biomathématiques / Innovations pédagogiques	85
Mme	RAVEZ	Séverine	Chimie thérapeutique	86
Mme	ROGEL	Anne	Immunologie	

M.	ROSA	Mickaël	Hématologie	
M.	ROUMY	Vincent	Pharmacognosie	86
Mme	SEBTI	Yasmine	Biochimie	87
Mme	SINGER	Elisabeth	Bactériologie - Virologie	87
Mme	STANDAERT	Annie	Parasitologie - Biologie animale	87
M.	TAGZIRT	Madjid	Hématologie	87
M.	VILLEMAGNE	Baptiste	Chimie organique	86
M.	WELTI	Stéphane	Sciences végétales et fongiques	87
M.	YOUS	Saïd	Chimie thérapeutique	86
M.	ZITOUNI	Djamel	Biomathématiques	85

Professeurs certifiés

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement
Mme	FAUQUANT	Soline	Anglais
M.	HUGES	Dominique	Anglais
Mme	KUBIK	Laurence	Anglais
M.	OSTYN	Gaël	Anglais

Professeurs Associés

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
M.	DAO PHAN	Haï Pascal	Chimie thérapeutique	86
M.	DHANANI	Alban	Droit et Economie pharmaceutique	86

Maîtres de Conférences Associés

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
M.	COUSEIN	Etienne	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	
Mme	CUCCHI	Malgorzata	Biomathématiques	85
M.	DUFOSSEZ	François	Biomathématiques	85
M.	FRIMAT	Bruno	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	85
M.	GILLOT	François	Droit et Economie pharmaceutique	86
M.	MITOUMBA	Fabrice	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	86
M.	PELLETIER	Franck	Droit et Economie pharmaceutique	86

Assistants Hospitalo-Universitaire (AHU)

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
M.	BOUDRY	Augustin	Biomathématiques	
Mme	DERAMOUDT	Laure	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	
Mme	GILLIOT	Sixtine	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	
M.	GISH	Alexandr	Toxicologie et Santé publique	
Mme	NEGRIER	Laura	Chimie analytique	

Hospitalo-Universitaire (PHU)

	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
M.	DESVAGES	Maximilien	Hématologie	
Mme	LENSKI	Marie	Toxicologie et Santé publique	

Attachés Temporaires d'Enseignement et de Recherche (ATER)

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement	Section CNU
Mme	BERNARD	Lucie	Physiologie	
Mme	BARBIER	Emeline	Toxicologie	
Mme	COMAPGNE	Nina	Chimie Organique	
Mme	COULON	Audrey	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	
M.	DUFOSSEZ	Robin	Chimie physique	
Mme	KOUAGOU	Yolène	Sciences végétales et fongiques	
M.	MACKIN MOHAMOUR	Synthia	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	

Enseignant contractuel

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement
M.	MARTIN MENA	Anthony	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière
M.	MASCAUT	Daniel	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique
Mme	NDIAYE-BOIDIN	Maguette	Anglais
M.	ZANETTI	Sébastien	Biomathématiques

CYCLE DE VIE DU DOCUMENT

Version	Modifié par	Date	Principales modifications
1.0		20/02/2020	Création
2.0		02/01/2022	Mise à jour
2.1		21/06/2022	Mise à jour
2.2		01/02/2024	Mise à jour

Remerciements

À Monsieur Pierre-Arthur Moreau,
Maître de Conférences des Universités UFR3S

Je vous remercie pour toute l'aide que vous m'avez apportée dans la réalisation de cette thèse.
Veuillez trouver ici le témoignage de ma profonde et respectueuse gratitude pour le grand honneur que vous me faites en acceptant de présider cette thèse.

À Monsieur le Professeur Régis Courtecuisse,
Professeur des Universités UFR3S

Veuillez trouver ici le témoignage de ma profonde reconnaissance pour toute l'aide que vous nous avez apportée dans la réalisation de cette thèse.

À Eiya Ayed,
Docteur en Pharmacie et Maître de Conférences Associée des Universités UFR3S.

Avec mes remerciements pour avoir voulu accepter de faire partie du jury de cette thèse.

À Monsieur Jean-Baptiste Cokelaer,
Docteur en Pharmacie

Avec mes remerciements pour avoir voulu accepter de faire partie du jury de cette thèse.

À Madame Sophie Delplace,
Chargée de Mission Équipements Culturels Patrimoniaux

En reconnaissance du temps que vous m'avez consacré personnellement pour la visite du site de la Forteresse de Mimoyecques et la remise de documents m'ayant permis de consigner les faits historiques du site dans cette thèse.

À Monsieur le Président du conseil départemental du Pas-de-Calais Jean-Claude Leroy.

À mes grands-parents, mes parents, mon frère et sa compagne, Clotilde et sa famille.
À Xavier.

Nicolas Verdin

À Monsieur Pierre-Arthur Moreau,

Je vous remercie pour avoir accepté de reprendre cette thèse en tant que directeur. Je vous témoigne également ma profonde gratitude pour votre aide et vos conseils tout au long de sa réalisation ainsi que l'honneur que vous me faites en présidant cette thèse. Au réel plaisir de pouvoir continuer à échanger et à apprendre auprès de vous à travers la SMNF.

Au Professeur Régis Courtecuisse,

Je vous exprime mon immense reconnaissance pour avoir accepté l'initiation de cette thèse, pour toute l'aide que vous m'avez apportée à la réalisation de celle-ci. Je vous remercie également pour votre temps et votre patience face à mon perfectionnisme à travers les nombreuses journées consacrées à la microscopie. J'ai grandement apprécié nos échanges qui ont contribué à agrandir mes connaissances. Ce sera avec grand plaisir de les poursuivre dans d'autres cadres.

À Eiya Ayed,

Je te remercie d'avoir tenu à accepter de faire partie du jury de cette thèse. Celle-ci terminée, il sera temps de profiter à nouveau de notre amitié comme il se doit.

À Monsieur Jean-Baptiste Cokelaer,

Je vous témoigne mes remerciements pour avoir voulu accepter de faire partie du jury de cette thèse.

À mes parents,

Je vous remercie pour le soutien et l'aide que vous m'avez apporté notamment par de longues relectures ainsi qu'au cours de toutes ces années d'études. Je vous suis reconnaissant des valeurs que vous m'avez transmises qui contribuent à faire de moi l'homme que je suis.

À ma sœur Chloé et son compagnon Vianney,

Je vous remercie de m'avoir plusieurs fois hébergé afin de me donner un cadre aux conditions de travail adéquates. Pour votre agréable humeur, qui m'a permis de relâcher les tensions. Je te suis infiniment reconnaissant, Chloé, pour toute l'aide que tu m'as donnée à plusieurs reprises, dont les nombreuses et fastidieuses relectures, corrections ainsi que pour ton soutien.

À Soline,

Je te remercie grandement et suis particulièrement reconnaissant pour ta bienveillance, nos échanges, nos discussions profondes et tes conseils avisés. Ils m'ont permis de prendre des décisions cruciales à un carrefour essentiel de ma vie, qui ont contribué à l'aboutissement de cette thèse. Je te remercie également pour nos agréables moments partagés et ta joie de vivre qui m'ont apporté un bien-être dans une période emplie de stress et de doutes. J'espère sincèrement que ces échanges et ces moments pourront reprendre et perdurer à la suite de l'achèvement de cette thèse.

À Nicolas,

Je te remercie pour l'aide technique fournie à la réalisation de ma partie et pour ta patience vis-à-vis de mon grand perfectionnisme.

Flavien et Agathe,

Je remercie Flavien et Agathe pour leur bienveillance et leur écoute ayant contribué à l'aboutissement de cette thèse.

Enfin, je remercie Ariel pour son soutien émotionnel indéfectible.

Je dédie cette thèse à Wuja et Babcia qui auraient certainement aimé voir son aboutissement. Je la dédie également à mon cousin Harold en lui souhaitant une bonne continuation dans l'installation de son cabinet.

Xavier Czech

Sommaire

Avant-propos 22

Avant-propos à l'inventaire botanique par N. VERDIN 23

Avant-propos à l'inventaire mycologique par X. CZECH 24

I. Première partie : Définition et généralités sur les pelouses calcicoles 25

1. Les pelouses sèches 26

1.1. Généralités 26

1.2. Les différentes catégories de pelouses sèches 26

2. La dynamique des pelouses 28

3. Les pelouses calcicoles 31

3.1. Les pelouses calcicoles, un type de pelouse sèche 31

3.2. Quelques types de pelouses calcicoles 32

4. La classification phytosociologique des pelouses calcicoles 33

4.1. Définition de la phytosociologie 33

4.2. Le système de classification phytosociologique 33

4.3. Les grandes alliances de végétation entrant en jeux dans notre région 34

4.3.1. Les pelouses du Nord de la France appartiennent à la classe des *Festuco-brometea* 34

4.3.2. Les pelouses du Nord de la France appartiennent à l'ordre des *Brometalia erecti* et au sous-ordre des *Mesobromenalia* 34

4.3.3. L'alliance du *Mesobromion* et *Gentianello amarellae - Avenulion pratensis* 34

II. Deuxième partie : Description des sites inventoriés 37

Premier site : Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux calcaires de Wavrans-sur-l'Aa 38

1. Localisation 39

2. Description sommaire du site 42

3. Statut foncier 43

4. Statuts réglementaires et de protection du site 45

4.1. Le site de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa : une Réserve Naturelle Nationale (RNN) 45

4.1.1. Définition 45

4.1.2. Les différents types de Réserve Naturelle 45

4.2. Le site de Wavrans-sur-l'Aa : un site Natura 2000 46
4.2.1. Définition 46

5. Statuts d'inventaires et contractuels 47

5.1. Le site de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa : une ZNIEFF Continentale de type I 47
5.1.1. Définition 47

6. Histoire du site 48

6.1. Usages, vocations et évolution de l'occupation des sols 48
6.1.1. Au paléolithique 48
6.1.2. À partir du VII^{e} siècle 48
6.1.3. Au cours de la Seconde Guerre mondiale 48
6.1.4. En 1952 48
6.1.5. À partir des années 1960 49
6.1.6. Dépôt de déchets dans les années 1970 et 1990 49

6.2. Historique de la conservation 49

7. Description des différents habitats phytosociologiques du site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa décrits en 2019 51

7.1. Globalité de la végétation du site 51

7.2. La mosaïque des végétations du site 52
7.2.1. La végétation des sols nus 52
7.2.2. Les végétations pelousaires 52
7.2.3. La végétation prairiale 54
7.2.4. Les ourlets 54
7.2.5. Les fourrés et boisements 56
7.2.6. La végétation liée à l'activité humaine 57

7.3. Le dynamisme trophique du site 58

8. Contexte climatique et météorologique 62

8.1. Présentation générale du contexte climatique du site 62

8.2. Climat et températures ressenties sur les années de prospection 62

9. Patrimoine géologique du site 64

9.1. Roches présentes 64

Deuxième site : RNR de la Forteresse de Mimoyecques et coteau de Landrethun-le-Nord 66

1. Localisation 67

2. Description sommaire du site 69

2.1. En surface de la forteresse 69

2.2. Les parties souterraines de la forteresse 69

3. Statut foncier 71

4. Histoire du site 72
4.1. Le système d'armement V3 destiné à frapper Londres 72
4.2. Principe de fonctionnement et objectifs de l'arme V3 72
4.3. Le choix du site de Mimoyecques 73
4.4. Le programme initial du site de tir 73
4.5. Construction de la forteresse 73
4.6. Les difficultés du programme allemand et sa progressive construction 74
4.7. Repérage du chantier de Mimoyecques et bombardements par les alliés 74

5. Description des habitats phytosociologiques du site 75
5.1. Les pelouses et ourlets calcicoles 75
5.1.1. Les pelouses calcicoles du site de Mimoyecques, comparaison avec les pelouses des Hauts-de-France 75
5.1.2. Les ourlets calcicoles du site 75
5.2. Les différents types de friches du site 76
5.3. La végétation ligneuse du site 76

6. Contexte climatique et météorologique 78
6.1. Présentation générale du contexte climatique du site 78
6.2. Climat et températures ressentis durant les années de prospection 78

7. Patrimoine géologique du site 80
7.1. Les roches présentes 80

III. Troisième partie : Contribution à l'inventaire floristique des Réserves Naturelles de la grotte des pelouses d'Acquin-Westbécourt, des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et de la Forteresse de Mimoyecques 82

1. Méthodologie employée pour réaliser l'inventaire floristique 83

Premier site : Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux calcaires de Wavrans-sur-l'Aa 84

1. Description des espèces floristiques les plus présentes ou emblématiques du site 85
1.1. Les orchidées 85
1.1.1. Systématique et généralités sur les orchidées 85
1.1.2. Les espèces d'orchidées repérées sur le site 91
1.2. Les *Cyperaceae* 110
1.2.1. Généralités et rappels sur les *Cyperaceae*, famille des *Carex* 110
1.2.2. Les *Carex* relevés sur le site 110
1.3. Les *Juncaceae* 113
1.3.1. Généralités sur les *Juncaceae* 113
1.3.2. Les *Juncaceae* relevées sur le site 113

1.4. Les *Renonculaceae* 115
1.4.1. Généralités sur la famille des *Renonculaceae* 115
1.4.2. Les *Ranonculaceae* relevées sur le site 116
1.5. Les *Celastraceae* 123
1.5.1. Généralités sur la famille des *Celastraceae* 123
1.5.2. Les *Celastraceae* relevées sur le site 123
1.6. Les *Fabaceae* 125
1.6.1. Généralités sur la famille des *Fabaceae* 125
1.6.2. Les Faboideae relevées sur le site 128
1.7. Les *Rosaceae* 131
1.7.1. Généralités sur la famille des *Rosaceae* 131
1.7.2. Les *Rosaceae* repérées sur le site 133
1.8. Les *Gentianaceae* 138
1.8.1. Généralités sur les *Gentianaceae* 138
1.8.2. Les *Gentianaceae* relevées sur le site 138
1.9. Les *Rubiaceae* 143
1.9.1. Généralités sur les *Rubiaceae* 143
1.9.2. Les *Rubiaceae* relevées sur le site 143
1.10. Les *Adoxaceae* 145
1.10.1. Généralités sur les *Adoxaceae* 145
1.10.2. Les *Adoxaceae* repérées sur le site 145
1.11. Les *Asteraceae* 147
1.11.1. Généralités sur la famille des *Asteraceae* 147
1.11.2. Les *Asteraceae* relevées sur le site 150
1.12. Les *Orobanchaceae* 152
1.12.1. Généralités sur les *Orobanchaceae* 152

2. Inventaire et analyses 155

2.1. Liste des taxons recensés 155
2.2. Analyses 158
2.2.1. Limites taxonomiques 158
2.2.2. Méthode de prospection, avantages et inconvénients 159
2.2.3. Contraintes de déplacement liées à la crise sanitaire du Covid-19 159
2.2.4. Contraintes liées à la protection du site 159
2.2.5. Nombre de taxons recensés et cotation UICN du niveau de menace en région Nord-Pas-de-Calais 160

Deuxième site : RNR de la Forteresse de Mimoyecques et coteau de Landrethun-le-Nord 162

1. Description des espèces floristiques les plus présentes ou emblématiques du site 163

1.1. Les espèces d'orchidées relevées sur le site 163

2. Inventaire et analyses 166

2.1. Liste des taxons recensés 166
2.2. Analyses 168
2.2.1. Limites taxonomiques 168

2.2.2. Méthode de prospection, avantages et inconvénients 168
2.2.3. Contraintes liées à la protection du site 168
2.2.4. Nombre de taxons recensés et cotation UICN du niveau de menace en région Nord-Pas-de-Calais 168
2.2.5. Observation de l'influence du pâturage sur la végétation 168

Conclusion à la partie botanique 170

IV. Quatrième partie : Contribution à l'inventaire mycologique des Réserves Naturelles de la grotte des pelouses d'Acquin Westbécourt, des coteaux de Wavrans sur l'Aa et de la Forteresse de Mimoyecques 171

Introduction à l'inventaire mycologique 172

1. Méthodologie pour l'inventaire et la description mycologique 183

1.1. Les points à prendre en considération en amont de la récolte 183
1.1.1. Méthodes d'échantillonnages 183
1.1.2. Programmation des sorties en fonction des conditions climatiques 188

1.2. La récolte : quelques consignes à respecter 188

1.3. La photographie 192

1.4. La réalisation d'une sporée 193

1.5. Les réactifs macrochimiques 195

1.6. La description et l'identification à proprement parler 198
1.6.1. Prérequis pour faciliter l'identification 198
1.6.2. Décrire un champignon 198

1.7. La conservation 201

1.8. La microscopie 202
1.8.1. Les caractères microscopiques à observer en mycologie 202
1.8.2. Comment réaliser une préparation microscopique 202
1.8.3. Quelques réactifs pouvant être utilisés en microscopie 203

1.9. L'utilisation de l'ADN 205

1.10. Conclusion 206

2. Le champignon : un organisme vivant particulier 207

2.1. Qu'est qu'un champignon ? 207
2.1.1. Définition et généralités sur le champignon 207
2.1.2. Généralités sur la structure cellulaire d'une hyphe 213

2.2. Caractères macroscopiques 225
2.2.1. Morphologie des *Basidiomycota* 225
2.2.1.1. La silhouette du sporophore 226
2.2.1.2. Les caractères macroscopiques de l'hyménophore 228
2.2.1.3. Les caractères macroscopiques du chapeau chez les *Basidiomycota* 237
2.2.1.4. Les caractères morphologiques du stipe 242
2.2.1.5. Les caractères morphologiques de la chair 251
2.2.1.6. Quelques formes particulières gastéroïdes chez les *Basidiomycota* 253
2.2.2. Morphologie des *Ascomycota* 255
2.2.2.1. La silhouette de l'hyménophore 255

2.3. Caractères microscopiques 257
2.3.1. Les différents types d'hyphes 257
2.3.2. Les pigmentations présentes au niveau des hyphes 270
2.3.3. La présence de boucles 273
2.3.4. Les revêtements 277
2.3.5. L'aspect gélifié 285
2.3.6. Structure de l'hyménophore 287
2.3.7. Les cystides 293
2.3.8. Les pyrames 299
2.3.9. Les poils 299
2.3.10. Les pseudoparaphyses 299
2.3.11. Les spores 301
2.3.12. Asques, paraphyses et autres structures hyméniales des *Ascomycota* 312
2.3.13. Les basides, structures retrouvées chez les *Basiodiomycota* 319

2.4. Les méthodes de reproduction chez les champignons 324
2.4.1. La reproduction sexuée 325
2.4.2. La reproduction asexuée 348
2.4.3. Les facteurs de la reproduction 368

3. Classification phylogénétique des champignons 370

3.1. Les bases de la classification 370

3.2. Classification des champignons dans le monde du vivant 371
3.2.1. La localisation du règne fongique dans le vivant 371
3.2.2. Les divisions composant le règne fongique 373
3.2.3. Classification générale des *Ascomycota* 376
3.2.4. Classification générale des *Basidiomycota* 378
3.2.5. D'autres termes artificiels utilisés dans la classification des champignons 380

4. Relations avec son environnement 381

4.1. Les différents types de trophismes liés aux champignons 382
4.1.1. Les saprophytes ou décomposeurs 382
4.1.2. Le parasitisme 389
4.1.3. La symbiose ou mutualisme 392
4.1.3.1. L'association avec des animaux 392
4.1.3.2. Les mycorhiziens 394
4.1.3.3. Les endophytes 448
4.1.3.4. Les mycophycobioses 449
4.1.3.5. Les lichens 450

4.2. Modes de vie des champignons des pelouses 461

4.3. Le champignon, un bioindicateur 462

4.4. Conservation de l'environnement propice aux champignons 463

4.5. Conclusion 471

5. Les syndromes d'intoxication 472

5.1. Précaution pour une consommation en toute sécurité 473

5.2. Les syndromes d'incubation courte, moins de 6 heures 475
5.2.1. Le syndrome gastro-intestinal ou résinoïdien 475
5.2.2. Le syndrome résinoïdien sévère 478
5.2.3. Le syndrome hémolytique 479
5.2.4. Le syndrome muscarinien, muscarinique, sudorien ou cholinergique 480

5.2.5. Le syndrome panthérinien, muscarien, anticholinergique, myco-atropinien ou folie panthérinienne 482
5.2.6. Le syndrome narcotinien ou psilocybien 485
5.2.7. Le syndrome coprinien ou flush-syndrome 488
5.2.8. Le syndrome paxillien 490
5.2.9. Les syndromes particuliers d'incubation courte 491
5.3. Les syndromes d'incubation longue, plus de 6 heures 492
5.3.1. Le syndrome phalloïdien 492
5.3.2. Le syndrome orellanien 501
5.3.3. Le syndrome proximien 503
5.3.4. Le syndrome gyromitrien 504
5.3.5. Le syndrome acromélalgien, érythermalgique ou érythromélalgie 507
5.3.6. Le syndrome myopathique ou rhabdomyolytique 509
5.3.7. La dermatose à zébrures 510
5.3.8. Les syndromes particuliers d'incubation longue 511
5.4. Récapitulatifs 511
6. Description des espèces rencontrées sur les deux sites 513
Premier site : Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux calcaires de Wavrans-sur-l'Aa 514
6.1. Les espèces intéressantes rencontrées à Wavrans-sur-l'Aa entre 2020 et 2022 515
6.1.1. Les *Hygrophoraceae* 515
6.1.1.1. Rappels généraux sur les *Hygrophoraceae* 515
6.1.1.2. Les *Hygrophoraceae* rencontrées sur le site 517
6.1.2. Les *Tricholomataceae* 570
6.1.2.1. Rappels généraux sur les *Tricholomataceae* 570
6.1.2.2. Les *Tricholomataceae* rencontrées sur le site 571
6.1.2.3. Description des espèces rencontrées sur le site appartenant à la sous-famille des *Clitocyboideae* 572
6.1.2.4. Description des espèces appartenant aux *Entolomoideae* rencontrées sur le site 589
6.1.3. Les *Pseudoclitocybaceae* 625
6.1.3.1. Rappels généraux sur les *Pseudoclitocybaceae* 625
6.1.3.1. Les *Pseudoclitocybaceae* rencontrées sur le site 625
6.1.4. Les « mycènes » 631
6.1.4.1. Rappels généraux sur les anciennes « mycènes » 631
6.1.4.2. Les *Mycenaceae* 632
6.1.4.3. Les *Porotheleaceae* 639
6.1.4.4. Les « *incertae sedis* » 649
6.1.5. Les *ex-Melanoleucaceae* 654
6.1.5.1. Rappels généraux sur l'ancienne famille des *Melanoleucaceae* 654
6.1.5.2. Les *Melanoleucaceae* rencontrées sur le site 655
6.1.6. Les *Pluteaceae* 679
6.1.6.1. Rappels généraux sur la famille des *Pluteaceae* 679
6.1.6.2. Les *Pluteaceae* rencontrées sur le site 681
6.1.7. Les *Psathyrellaceae* 687
6.1.7.1. Rappels généraux sur les *Psathyrellaceae* 687
6.1.7.2. Les *Psathyrellaceae* rencontrées sur le site 691
6.1.8. Les *Strophariaceae* 750
6.1.8.1. Rappels généraux sur les *Strophariaceae* 750
6.1.8.2. Les *Strophariaceae* rencontrées sur le site 752
6.1.9. Les *Panaeolaceae* 770
6.1.9.1. Rappels généraux sur les *Panaeolaceae* 770
6.1.9.2. Les *Panaeolaceae* rencontrées sur le site 770
6.1.10. Les *Bolbitiaceae* 775

6.1.10.1.Rappels généraux sur les *Bolbitiaceae* 775
6.1.10.2.Rappels généraux sur le genre *Conocybe* 776
6.1.10.1.Les *Conocybe* rencontrées sur le site 777
6.1.11. Les *Hymenogastraceae* 804
6.1.11.1.Rappels généraux sur les *Hymenogastraceae* 804
6.1.11.1.Les *Hymenogastraceae* rencontrés sur le site 806
6.1.12. Les *ex-Lepiotaceae* 828
6.1.12.1.Rappels généraux sur les *ex-Lépiotaceae* 828
6.1.12.2.Les *ex-Lepiotaceae* rencontrées sur le site 831
6.1.13. Les *Clavariaceae* 838
6.1.13.1.Rappels généraux sur les *Clavariaceae* 838
6.1.13.2.Les *Clavariaceae* rencontrées sur le site 839
6.1.14. Les *Pucciniaceae* 845
6.1.14.1.Rappels généraux sur les *Pucciniaceae* 845
6.1.14.2.Les *Pucciniaceae* rencontrées sur le site 845
6.1.15. Les *Geoglossaceae* 848
6.1.15.1.Rappels généraux sur les *Geoglossaceae* 848
6.1.15.2.Les *Geoglossaceae* rencontrées sur le site 849

Deuxième site : RNR de la Forteresse de Mimoyecques et coteaux de Landrethun-le-Nord 857

6.2. Les espèces intéressantes rencontrées sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la Forteresse de Mimoyecques entre 2020 et 2022 858
6.2.1. Les *Hygrophoraceae* 858
6.2.1.1. Les *Hygrophoraceae* rencontrées sur le site 858
6.2.2. Les *Strophariaceae* 871
6.2.2.1. Les *Strophariaceae* rencontrées sur le site 871
6.2.3. Les *Russulaceae* 876
6.2.3.1. Rappels généraux sur les *Russulaceae* 876
6.2.3.2. Les *Russulaceae* rencontrées sur le site 878
6.2.4. Les *Clavariaceae* rencontrées sur le site 883
6.2.5. Les *Bolbitiaceae* rencontrées sur le site 889
6.2.6. Les « *incertae sedis* » des *Schyzophyllales* rencontrées sur le site 894
6.2.7. Les *Coriolaceae* 900
6.2.7.1. Rappels généraux sur les *Coriolaceae* 900
6.2.7.2. Les *Coriolaceae* rencontrées sur le site 901
6.2.8. Les *Fomitaceae* 904
6.2.8.1. Rappels généraux sur les *Fomitaceae* 904
6.2.8.2. Les *Fomitaceae* rencontrées sur le site 904

7. Analyses 908

7.1. Inventaire et analyse des espèces relevées sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes 908
7.1.1. Les limites analytiques 908
7.1.2. Liste des espèces inventoriées et effectifs récoltés 908
7.1.3. Les espèces observées une seule fois au cours des inventaires 910
7.1.4. Nombre de taxons recensés et Liste rouge des espèces fongiques du Nord-Pas-de-Calais 911
7.1.5. Indice patrimonial du site 912
7.1.6. Statut trophique et statut patrimonial 913
7.1.7. Évolution du site et indice de représentativité 915
7.1.7.1. Obtention de l'indice de représentativité 915
7.1.7.2. Interprétation de l'indice de représentativité 917
7.1.8. Les contraintes liées aux sites 919

7.2. Inventaire et analyse des espèces relevées sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord 919
7.2.1. Les limites analytiques 919
7.2.6. L'indice de représentativité 924
7.2.7. Les contraintes liées aux sites 925
7.2.8. Observation de l'influence du pâturage sur la végétation 926

8. Conclusion 927
8.1.1. Contraintes de déplacement liées à la crise sanitaire du Covid-19 927
8.1.2. Autres contraintes 927
8.1.3. Les bénéfices personnels à la réalisation de cette thèse 928
8.1.4. Excipit 928

V. Quelques espèces d'insectes repérées sur les sites au cours des inventaires et leurs relations avec les plantes 929

1. Les Orthoptères 930
1.1.1. Une espèce exceptionnelle dans le Nord-Pas-de-Calais : le dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus*) 930
1.1.2. *Phaneroptera falcata* : le phanéroptère commun 932

2. Les Lépidoptères 933
2.1.1. *Melanargia galathea* : le demi-deuil 933
2.1.2. *Pyrausta nigrata* : l'ennychie cordelière 935
2.1.3. *Pararge aegeria* : le tircis 935
ANNEXE 937
Glossaire : 948
Bibliographie : 992



Avant-propos

Avant-propos à l’inventaire botanique par N. VERDIN

Certaines espèces de fleurs ne se rencontrent pas n’importe où dans la biosphère. Par exemple, la gentiane acaule* est une fleur symbolique de la montagne. Les botanistes la recherchant, savent qu’ils ne la rencontreront qu’au tout début de l’été sur les pelouses alpines. Cette espèce particulière illustre parfaitement le fait que des facteurs écologiques peuvent interagir sur la présence ou non d’une plante dans un milieu. Ainsi, nous savons aujourd’hui que des propriétés liées au sol constituent un facteur écologique abiotique*.

La partie sud du Nord-Pas-de-Calais est connue pour ses terrains crayeux et calcaires. Ce calcaire, soluble dans le sol, influence la répartition des végétaux. Certaines espèces le fuient, elles sont calcifuges, tandis que d’autres dites calcicoles apprécient ces conditions.

Les Réserves Naturelles de la grotte et des pelouses d’Acquin-Westbécourt, des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et de la forteresse de Mimoyecques regroupent des ensembles calcicoles remarquables qui abritent des espèces floristiques rares dans notre région.

Le but de cette thèse est donc de réaliser un inventaire floristique de ces sites sur une durée de deux ans à compter de juin 2020.

En pratique, pour réaliser un inventaire floristique, il convient de respecter certaines règles importantes lors du repérage des espèces. C’est pourquoi nous ferons dans une première partie, un bref rappel sur la méthodologie de l’inventaire floristique.

La seconde partie de notre étude est réservée à l’inventaire des sites, avec les descriptions des plantes intéressantes ou à valeur patrimoniale.

Enfin, la troisième partie permettra de conclure en comparant les relevés obtenus sur les deux sites et d’émettre des remarques concernant cet inventaire. Elle permettra également d’évoquer les limites rencontrées au cours de ce travail.

Avant-propos à l’inventaire mycologique par X. CZECH

Depuis mon plus jeune âge, j’ai été animé par une curiosité sur l’univers qui nous entoure et à sa compréhension. Mon intérêt, s'est orienté sur de vastes domaines, dont celui de la « science de la vie et de la terre » ainsi que « la nature ». C’est donc naturellement que j’ai porté mon regard intrigué sur le monde fongique sans pouvoir le comprendre dans son entièreté.

Les études de pharmacie ont pu renouer avec cette curiosité des champignons et l’assouvir en partie dans un but de connaissances personnelles, mais aussi d’un éventuel apport. J’ai eu également la capacité de découvrir le rôle traditionnel du pharmacien sur le plan mycologique et botanique. De plus, face aux demandes d’identification émanant des patients sur leurs récoltes et aux multiples intoxications alimentaires possibles dues à la consommation de champignons, le pharmacien est un acteur majeur.

Ainsi, par ces quelques raisons parmi tant d’autres, je me suis déterminé à entamer une thèse sur le thème de la mycologie axé dans une démarche environnementale dans l’espoir d’apporter une modeste contribution bénéfique.

L’objectif de cette thèse est d’effectuer un inventaire mycologique des sites calcicoles de la réserve naturelle de la grotte et des pelouses d’Acquin-Westbécourt, des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et de la forteresse de Mimoyecques sur une durée de 3 ans à compter de novembre 2019.

La partie mycologique se découpera en 4 axes principaux.

Tout d’abord, après une introduction présentant le champignon et son impact sur le monde à travers le temps, un premier axe fera état de la méthodologie utilisée et des règles à respecter durant un inventaire.

Un second sera destiné à la présentation du champignon d’un point de vue microscopique et macroscopique, ses modes de reproduction, ainsi que sa place au sein de l’écosystème. Un bref rappel phylogénétique sera également réalisé pour replacer le champignon dans le monde du vivant.

Le troisième axe s’intéressera à l’inventaire des espèces observées, agrémenté de descriptions macroscopiques et microscopiques.

Pour finir, nous analyserons les données obtenues par cet inventaire afin de conclure sur l’intérêt de ces deux sites naturels.

I. Première partie : Définition et généralités sur les pelouses calcicoles

Partie rédigée en commun par X. CZECH et N. VERDIN

1. Les pelouses sèches

1.1. Généralités

Les pelouses sèches sont des formations végétales rases composées essentiellement de plantes herbacées vivaces et normalement peu colonisées par des arbres et des arbustes. Elles forment un tapis plus ou moins ouvert sur un sol drainant assez pauvre en éléments nutritifs. L'eau s'infiltre alors rapidement dans les couches profondes du sol, laissant ainsi un substrat sec et compact en surface (1, 2).

La formation d'une pelouse sèche nécessite des conditions topographiques particulières. Elle apparaîtra en effet de préférence sur :

i. des surfaces en pente où l'eau ne peut stagner ;

ii. des surfaces bénéficiant d'un éclairement important ;

iii. des surfaces soumises à des conditions climatiques et édaphiques* particulièrement sèches.

Les pelouses sèches sont fortement liées à l'histoire et à l'activité humaine. Elles sont pour la plupart issues du défrichement des forêts et ont été maintenues par le pâturage traditionnel et la fauche. Cependant, la diminution du pâturage de ces milieux a contribué à leur régression (1, 2).

1.2. Les différentes catégories de pelouses sèches

Trois catégories de pelouses sèches ont été définies en fonction de leur histoire, de leur mode de gestion, de leur positionnement dans la succession végétale, ou encore de leur situation dans le contexte environnemental (2) (*voir* **Figure 3**).

- <u>Les pelouses primaires</u>

C'est une pelouse relativement stable et naturelle en équilibre avec les facteurs écologiques. Elle est issue de la colonisation progressive par des végétaux se développant dans un milieu avec des conditions contraignantes. Ces contraintes sont des facteurs limitants qui bloquent naturellement la dynamique de végétation, ce qui assure sa conservation. Ces facteurs sont essentiellement : le vent érodant continuellement le sol, les éboulis, les pentes ou toute autre pression non anthropogène* comme l'activité des lapins (broutage, grattis). Ils empêchent toute colonisation par les ligneux (1–4).

- Les pelouses secondaires

Ce sont des pelouses semi-naturelles issues généralement d'une déforestation ancienne ou parfois d'une utilisation ancienne du sol (carrière ou cultures) ou par toute autre perturbation physique ou chimique. Ces pelouses ont la particularité d'avoir une évolution végétale lente et de pousser sur un sol généralement pauvre et superficiel. Elles sont entretenues et maintenues par les usages agricoles, comme le pâturage, ou bien parfois par la fauche ou le brûlis. La dynamique végétale est donc régressive puis maintenue artificiellement. Sans gestion, elle dériverait vers un stade forestier (1–4).

- Les pelouses tertiaires

Ce sont des pelouses moins naturelles résultant généralement de la recolonisation d'anciennes cultures, pâtures, ou vignes abandonnées. Cette exploitation passée se répercute sur la nature du sol qui est enrichi et approfondi ainsi que sur la composition floristique qui, par conséquent, les distingue des pelouses secondaires. De plus, le sol sera alors tassé ou déstructuré avec une composante élevée d'espèces rudérales. La dynamique végétale* est donc progressive et rapide car favorisée par l'enrichissement du sol (1–4). Cette catégorie de pelouses peut être entretenue par le pâturage (4).

2. La dynamique des pelouses

Les pelouses calcicoles sous un climat tempéré de plaine ne peuvent être qu'un stade de la colonisation végétale au sein d'une succession d'états de la couverture végétale* constituant une ou des séries dynamiques naturelles ou dirigées par des activités humaines (1). En effet, ces milieux sont susceptibles de se boiser de manière progressive en quelques dizaines d'années en l'absence de pratiques extensives (pâturage, fauche...). Il se produit d'abord une étape d'envahissement par de hautes herbes et par une accumulation de débris et de feuilles mortes en décomposition que l'on appelle litière. Ceci favorise l'apparition d'ourlets* puis de fourrés*. S'ensuit une colonisation de ligneux pionniers formant un manteau de recolonisation forestier favorisant peu à peu l'apparition d'un boisement (1, 2, 5) (*voir* **Figure 1***,* **Figure 2**).

Au cours de ce processus, les orchidées et les espèces héliophiles (espèces qui aiment le soleil) ont tendance à régresser ou à disparaitre au profit d'espèces dites sciaphiles (espèces qui tolèrent un ombrage plus important). Cette modification du milieu, tend donc à limiter voire à faire disparaitre la diversité floristique, fongique et faunistique qui peuple les biotopes des pelouses calcicoles (1).

Ainsi, durant leur évolution, les milieux se transforment donc par modification progressive de leur flore constitutive (4). Cependant, cette évolution reste réversible par l'instauration d'un pâturage extensif ou de débroussaillage (6).

De même, des activités anthropiques telles que l'expansion de l'urbanisation, l'intensification agricole ou l'eutrophisation* par apport de matière azotée peuvent également fragmenter cette pelouse calcicole et à terme la faire disparaitre (2).

De plus, la présence ou l'absence de certaines interventions humaines (mise en culture, pâturage extensif, brûlis, coupe) couplées à des pressions naturelles peuvent faire passer également une pelouse à travers les diverses catégories des pelouses sèches (primaire, secondaire, tertiaire) (2, 3) (*voir* **Figure 3**).

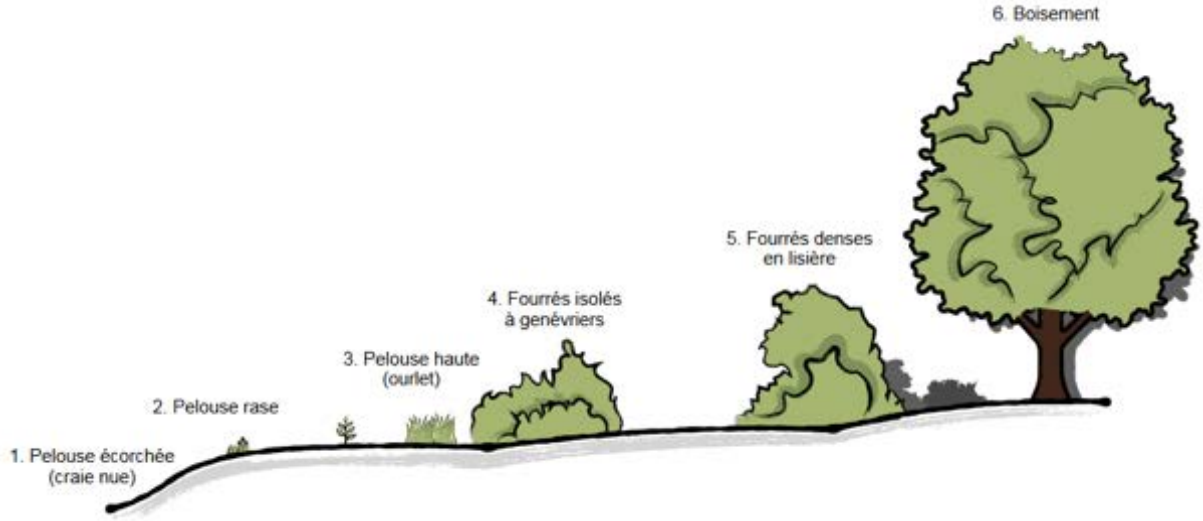


Figure 1 : Dessin représentant l'embroussaillement naturelle des pelouses calcicoles en l'absence de pression.
Source : X.CZECH et N.VERDIN, schéma adapté d'après le rapport (2).

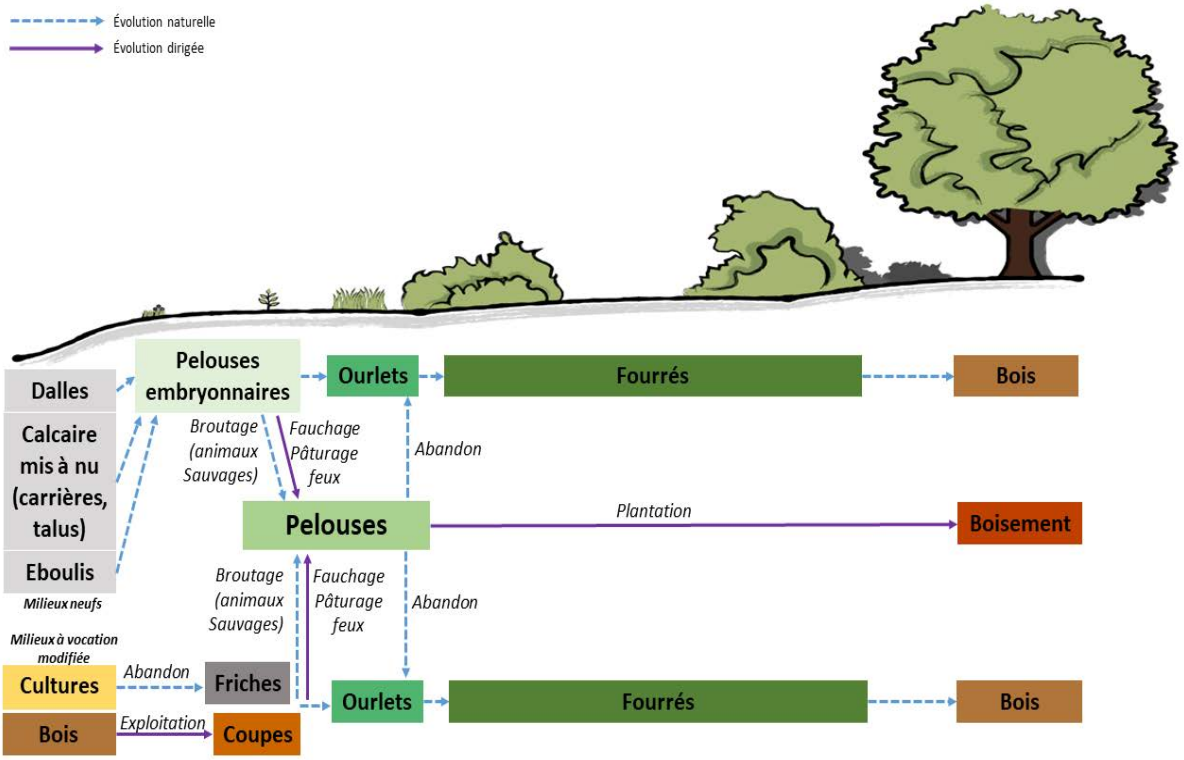


Figure 2 : Schéma du dynamisme des pelouses selon les pressions naturelles ou dirigées.
Source : X.CZECH et N.VERDIN, illustration adaptée d'après (4).

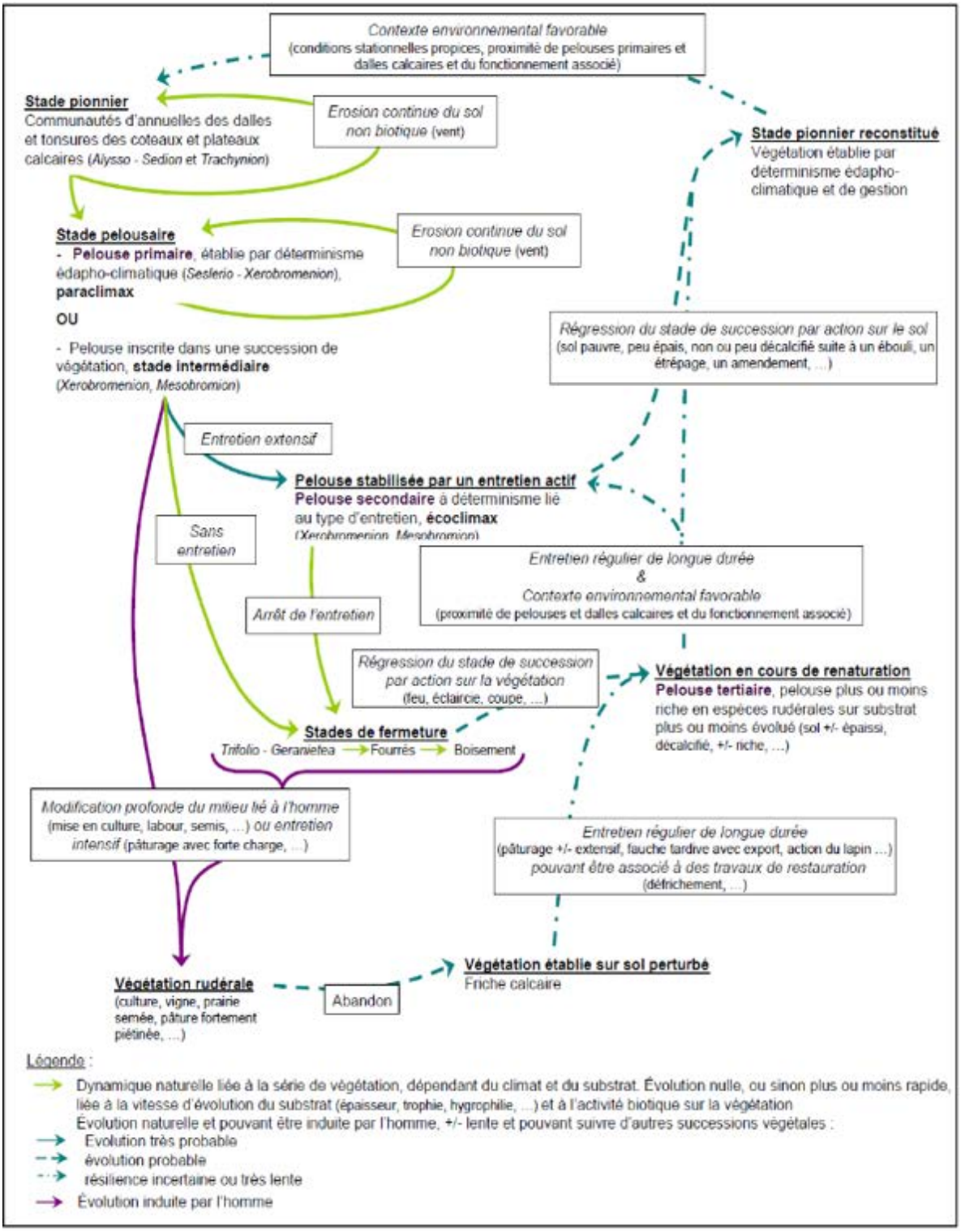


Figure 3 : Schéma synthétique de la dynamique temporelle de la végétation des coteaux calcaires liée ou non à l'intervention humaine.
Source : schéma extrait du rapport (2).

3. Les pelouses calcicoles

3.1. Les pelouses calcicoles, un type de pelouse sèche

Parmi les pelouses sèches, on distingue les pelouses calcaires ou dites « calcicoles ». Ces pelouses sont formées de milieux herbacés vivaces peu denses et se développent exclusivement sur sols riches en calcaire, pauvres en humus et éléments minéraux nutritifs (1, 2, 4, 7). Elles forment un tapis plus ou moins ouvert sur le sol et subissent un éclairement intense et une période de sécheresse climatique ou édaphique* (4). De par leur sol peu profond et leur roche affleurante, ces pelouses sont aisément identifiables en période de sécheresse estivale avec un jaunissement des espèces herbacées (5).

Les pelouses calcicoles sont issues pour la plupart d'une déforestation ancienne suivie d'une exploitation en pâturage. Elles peuvent également être le résultat d'un espace cultivé abandonné ayant été recolonisé progressivement par des espèces calcicoles après un passage intermédiaire en pelouse tertiaire (4).

Ces pelouses sont soumises à des conditions particulières en termes de chaleur, d'aridité, et de pauvreté en éléments nutritifs qui influent sur la répartition végétale. Ainsi, les pelouses calcicoles sont pour la plupart constituées d'espèces plus ou moins montagnardes ou méditerranéennes et d'une grande richesse botanique en orchidées notamment. Elles sont composées en outre (4) :

- majoritairement de plantes herbacées vivaces (hémicrytophytes*) ;
- de plantes bulbeuses (géophytes*) comme les orchidées et les chaméphytes (par exemple les hélianthèmes) ;
- et d'espèces annuelles (thérophytes*) qui sont minoritaires (par exemple le lin purgatif).

Suivant le sol, le relief et le contexte climatique, de multiples types de pelouses calcicoles se développent avec chacune leur spécificité et leur richesse (1, 2).

3.2. Quelques types de pelouses calcicoles

Selon le type de sol et les conditions environnementales, climatiques et géographiques, différentes pelouses calcicoles peuvent se former avec une végétation qui leur est propre. D'une manière globale, on rencontre des pelouses dites (3, 8, 9) :

Xérophiles : pelouses caractérisées par leur sécheresse élevée où se développe une communauté végétale* adaptée à la sécheresse de l'air et/ou du sol. Elles sont capables de survivre grâce à des adaptations aux milieux très secs.

Mésophiles : pelouses ayant un gradient sécheresse-humidité intermédiaire. Les pelouses mésophiles ont donc un niveau de sécheresse moins extrême que les pelouses xérophiles. Ce terme peut également qualifier une espèce ou une communauté végétale vivant dans des conditions moyennes de valeur d'un facteur écologique, notamment d'humidité, de température.

Mésoxérophiles : pelouses composées d'une communauté végétale relativement xérophile, mais ne résistant pas à de très grandes conditions de sécheresse.

Le terme mésohygrophile peut être également rencontré, il qualifie une plante ou une communauté végétale moyennement hygrophile*.

Au cours de notre étude, le terme marnicole apparaîtra pour désigner certaines pelouses. Cette pelouse marnicole pousse sur un sol plutôt de craie marneuse correspondant à un mélange de calcaire et d'argile (6, 10).

4. La classification phytosociologique des pelouses calcicoles

4.1. Définition de la phytosociologie

Dans un contexte botanique et de gestionnaire naturaliste, il a été nécessaire de s'intéresser à la phytosociologie. Cette discipline peut être définie comme étant la science qui caractérise les communautés végétales (4). Pour réaliser cette étude, il est impératif d'effectuer une analyse qualitative et quantitative de la composition floristique des communautés végétales. La démarche phytosociologique repose donc sur l'identification d'unités de végétation répétitives et homogènes, sur leur caractérisation floristique, écologique, dynamique et phytogéographique et enfin sur leur dénomination selon une nomenclature codifiée. Cette démarche d'identification permet théoriquement d'attribuer toujours le même nom à des communautés végétales identiques, dans certaines limites statistiques sur le plan floristique et écologique (11). Cette science est encore relativement jeune. Cependant, les pelouses calcicoles ont fait l'objet de synthèses importantes à l'échelle du domaine atlantique français par V. Boullet et de l'Europe entière par J-M. Royer concourant à avoir une vision plus précise (4).

4.2. Le système de classification phytosociologique

Le système de classification phytosociologique est établi par une hiérarchie et un emboitement successif dont chaque niveau est caractérisé par un ensemble de plantes qui lui sont liées. Celles-ci sont soit des plantes strictement inféodées à ce niveau hiérarchique (on parle d'espèces caractéristiques) ou soit des plantes présentant une fréquence plus élevée que dans les groupements végétaux voisins de même niveau (on parle d'espèces différentielles). Pour les identifier chaque groupement possède un suffixe latin spécifique à son niveau de hiérarchisation (*voir* **Tableau 1**) (4).

Niveaux hiérarchiques de la classification phytosociologique :	Terminaison du nom latin des syntaxons :
Classe	*-etea*
Sous-classe	*-enea*
Ordre	*-etalia*
Sous-ordre	*-enalia*
Alliance	*-ion*
Sous-alliance	*-enion*
Association	*-etum*
Sous-association	*-etosum*

Tableau 1 : Synthèse des niveaux de classification phytosociologique élaborés.
Source : tableau extrait du rapport (4).

4.3. Les grandes alliances de végétation entrant en jeux dans notre région

4.3.1. Les pelouses du Nord de la France appartiennent à la classe des *Festuco-brometea*

D'après cette classification phytosociologique, les pelouses du Nord de la France font partie de la classe des *Festuco-brometea*. Il s'agit de l'ensemble des pelouses calcicoles euro-sibériennes neutrophiles (végétation préférant un pH neutre) ou acidiclines (végétation qui présente une légère préférence pour les sols acides) (4, 6, 10).

Cette classe contient plusieurs ordres dont :

i. l'ordre des *Brometalia erecti*, localisé au domaine floristique atlantique et à la partie occidentale de la région médioeuropéenne ;

ii. l'ordre des *Festucetalia valesiacea* couvrant la majeure partie du domaine medioeuropéen ;

iii. et l'ordre des *Ononidetalia striatae* développé en altitude moyenne au contact de la région méditerranéenne (4).

4.3.2. Les pelouses du Nord de la France appartiennent à l'ordre des *Brometalia erecti* et au sous-ordre des *Mesobromenalia*

L'ordre des *Brometalia erecti* correspond à des pelouses calcicoles à répartition subatlantique subméditerranéenne occidentale. Cet ordre nous intéresse tout particulièrement, car il contient (parmi trois divisions) le sous-ordre des *Mesobromenalia* correspondant aux pelouses mésophiles et mésoxérophiles de notre région (4).

4.3.3. L'alliance du *Mesobromion* et *Gentianello amarellae - Avenulion pratensis*

Enfin, ce sous-ordre contient deux alliances qui vont créer une mosaïque de communautés végétales sur nos sites étudiés.

- **L'alliance du *Mesobromion***

L'alliance du *Mesobromion* qui rassemble des pelouses subatlantiques et médioeuropéennes. Elle est limitée essentiellement aux régions planitiaires collinéennes et montagnardes occidentales et d'Europe centrale. On observe

également un gradient d'appauvrissement floristique du sud vers le nord notamment avec une disparition progressive des espèces méditarranéo-atlantiques et subméditérranéennes (4).

- **L'alliance *Gentianello amarellae - Avenulion pratensis***

Le *Mesobromion* des îles Britanniques et de la Scandinavie étant particulier et fortement appauvri, J-M. Royer l'a considéré comme une alliance autonome et la nommée alliance *Gentianello amarellae - Avenulion pratensis*. Cette alliance se caractérise négativement par l'absence de nombreuses espèces caractéristiques de la classe et de l'ordre. La rareté ou l'absence de *Bromus erectus* (brome-des-prés dressé) et *Brachypodium pinnatum* (le brachypode penné) favorise le développement *d'Avenula pratensis* (avoine des près) et de diverses poacées inhabituelles dans les pelouses calcaires comme *Festuca pratensis* (fétuque des prés) (4).

CLASSE :	ORDRE :	SOUS-ORDRE :	ALLIANCE :
Festuco-Brometea	***Brometalia erecti***	***Mesobromenalia***	*Mesobromion*
			Gentianello amarellae - Avenulion pratensis

Tableau 2 : Synthèse de la classification des groupements végétaux des pelouses du Nord de la France.
Source : tableau inspiré d'après le document (4).

Ainsi, ces deux alliances vont créer une zone de transition dans nos secteurs étudiés. En effet l'alliance *Gentianello amarellae - Avenulion pratensis* (présente dans les îles Britanniques, au Danemark et en France uniquement dans son extrême nord jusqu'au Boulonnais) vient rencontrer l'alliance centre-ouest européenne du *Mesobromion erecti* qui est présente sur le plateau Picard et va s'appauvrir aux limites nord de son aire de répartition dans la région du Nord-Pas-de-Calais (6, 10).

Enfin d'après Natura 2000 et les plans de gestion de la RNN (Réserve Naturelle Nationale), les pelouses rencontrées sur nos sites d'étude peuvent être classées sous le regroupement de deux ordres appelés « Pelouses sèches semi-naturelles et faciès d'embuissonnement sur calcaire (*Festuco-Brometalia*) [EUR27 : 6210*] ». Cet habitat est considéré comme prioritaire au niveau européen, car il peut présenter un cortège imposant d'espèces d'orchidées. Cette formation se développe sur des sols squelettiques calcaires de type rendzine* et est liée aux systèmes pastoraux extensifs hérités des traditions de parcours ovin. Ces pelouses calcicoles représentent, de plus,

un enjeu régional et national fort. Elles sont considérées comme relictuelles et en voie de régression au niveau national et européen (6, 9, 10).

Ce groupement rassemble de nombreux sous-types et pelouses dont la pelouse calcicole mésoxérophile nord-atlantique qui fait partie de l'alliance nord-atlantique du *Gentianello*-Avenulion. Au niveau national, elle est uniquement représentée dans l'extrême nord et trouve son optimum sur la cuesta* sud boulonnaise. Dans le reste de la France, ces formations ne seraient présentes que sur les côtes normandes et bretonnes. Bien que la structure et la composition floristique des pelouses ne soient pas optimales sur le site, leur intérêt patrimonial reste indéniable pour la région (9, 10).

Dans cet ensemble, on y retrouve aussi des pelouses mésophiles du *Mesobromion* qui est une végétation souvent dominée par *Bromus erectus* et/ou *Brachypodium pinnatum* (espèces caractéristiques et différentielles du *Mesobromion*), et souvent associées à d'autres espèces mésophiles telles que *Briza media* (la brize intermédiaire), *Cirsium acaulon* (le cirse acaule), *Galium verum* (gaillet vrai)*, Linum catharticum* (le lin purgatif), *Plantago media* (le plantain moyen), *Pimpinella saxifraga* (le petit boucage) et quelques espèces liées aux végétations prairiales comme *Centaurea jacea* (la centaurée jacée)*, Lotus corniculatus* (le lotier corniculé) ou aux ourlets calcaires, avec *Knautia arvensis* (la knautie des champs) par exemple (3, 6, 9, 10).

Les différentes pelouses appartenant à ces deux grandes alliances rencontrées sur les sites seront précisées dans leurs parties dédiées.

II. Deuxième partie : Description des sites inventoriés

Partie rédigée en commun par X. CZECH et N. VERDIN

Premier site : Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux calcaires de Wavrans-sur-l'Aa

1. Localisation

La Réserve Naturelle Nationale (RNN) de la grotte et des pelouses de d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa se trouve dans le département du Pas-de-Calais dans une zone de transition entre les marais de l'Audomarois et les herbages du Boulonnais (10).

Cette réserve correspond au regroupement de deux entités séparées de 4,5 kilomètres à vol d'oiseau. L'une est située dans la partie nord sur la commune de d'Acquin-Westbécourt et l'autre plus au sud sur la commune de Wavrans-sur-l'Aa (10).

On retrouve également, en continuité directe cette réserve, le site des coteaux d'Elnes (partie non classée en RNN, mais gérée par le Conservatoire des Espaces Naturels), l'ensemble formant un continuum écologique cohérent regroupant des milieux similaires (10).

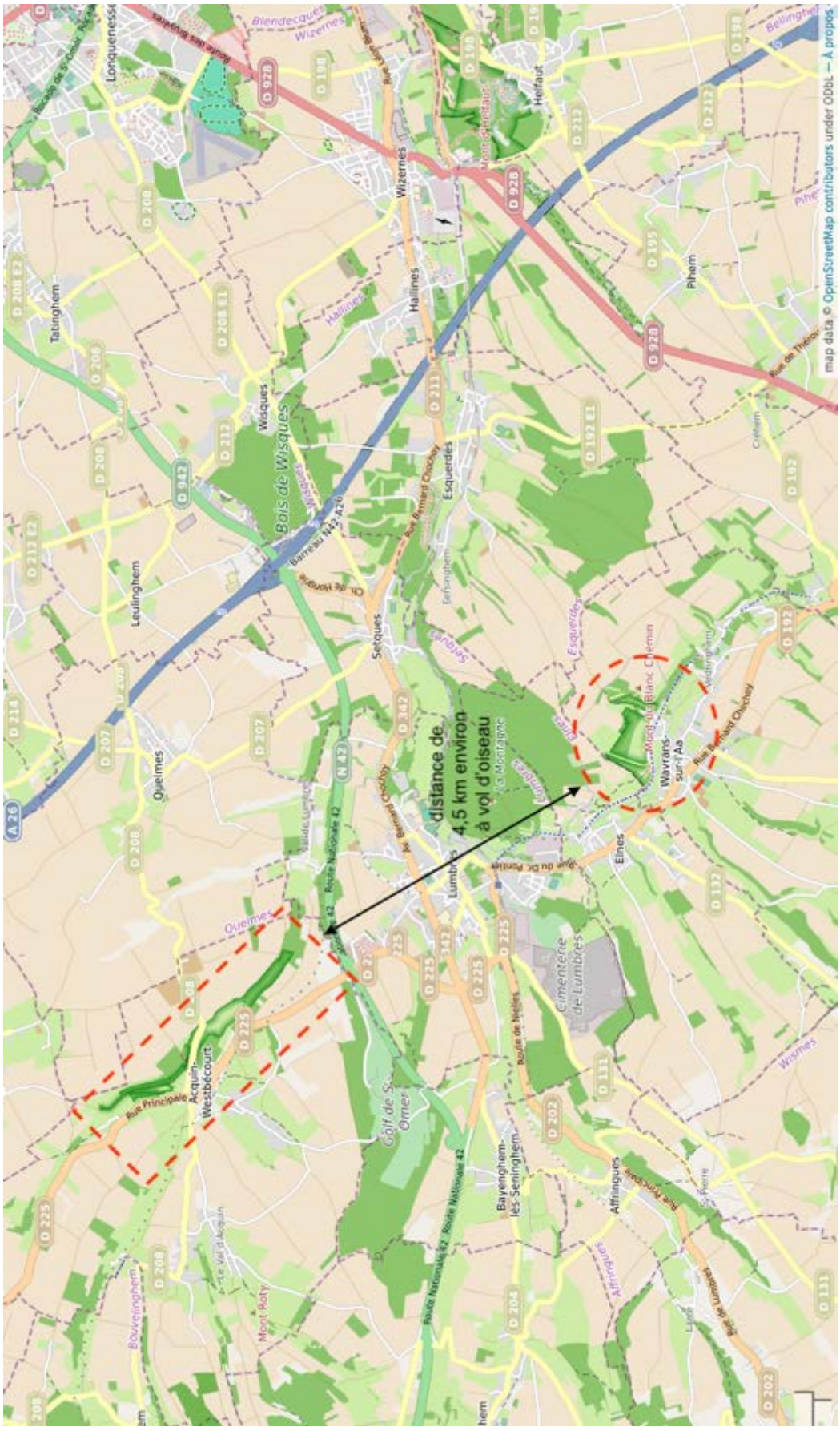
La première partie de la réserve correspond au versant nord, particulièrement abrupt qui surplombe le Ruisseau d'Acquin, un affluent de l'Aa (10). La seconde partie de la réserve ainsi que les coteaux d'Elnes quant à eux surplombent le cours moyen de l'Aa, rivière prenant source à Bourthes [62] et qui se jette dans la Mer du Nord à Gravelines [59] (12).

Les coordonnées géographiques respectives de ces sites sont les suivantes :

- Acquin-Westbécourt : +50,68998°N +2,13364°E ;
- Wavrans-sur-l'Aa : +50,68801°N +2,14218°E ;
- Elnes : +50,68998° N+2,13364° E.

Département :	PAS-DE-CALAIS
Arrondissement :	SAINT-OMER
Pays :	SAINT-OMER
Syndicat / PNR / etc. :	Communauté de communes du Pays de Lumbres / Parc Naturel Régional des Caps et Marais d'Opale
Communes :	ACQUIN-WESTBECOURT
	WAVRANS-SUR-L'AA
	ELNES

Tableau 3 : Localisation administrative.
Source : tableau extrait de (10).



Carte 1 : Localisation de la RNN de la Grotte et pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa.
Source : fond de carte par OpenStreetMap France, sous licence CC BY-SA.

2. Description sommaire du site

Les Monts d'Elnes et de Wavrans-sur-l'Aa représentent la partie méridionale du promontoire crayeux qui débute à Remilly-Wirquin et au pied duquel serpente l'Aa. Les Pelouses d'Acquin-Westbécourt quant à elles, marquent le revers occidental du plateau et des collines crayeuses de Quelmes-Boisdinghem.

Ces deux milieux aux pentes abruptes, sont couverts d'une mosaïque de pelouses voilées de genévriers et d'arbustes divers. Ils constituent un remarquable complexe paysager, vestige des anciens parcours à moutons qui jalonnaient autrefois la plupart des versants crayeux de l'Artois et du Boulonnais (10).

L'originalité et la valeur écologique exceptionnelle de ces sites sont illustrées par la présence d'une série de végétations calcicoles allant des groupements herbacés tels que les pelouses ou ourlets, aux groupements pré-forestiers et forestiers liés à la dynamique naturelle ou issus de plantations. De grandes formations herbeuses pâturées ou abandonnées piquetées de genévriers côtoient ainsi les fourrés et boisements calcicoles (10).

Les coteaux d'Acquin-Westbécourt, Elnes et Wavrans-sur-l'Aa, de même que d'autres coteaux crayeux des cuestas du Pays de Licques et du Boulonnais, forment donc une entité biologique et paysagère remarquable juxtaposée à un complexe de plateaux de grandes cultures (plateau d'Artois) et à un paysage bocager de prairies et de cultures (pays de Licques) (10).

3. Statut foncier

COMMUNE	SECTION	LIEU-DIT	N° DE PARCELLE	SUPERFICIE	PROPRIETAIRES
Acquin-Westbécourt	A	Mont Nordal	411	01 ha 07 a 01 ca	Commune d'Acquin
			948	01 ha 07 a 01 ca	
			949	02 ha 81 a 92 ca	
		Choux Loups	588	91 a 96 ca	Privé
	B	Montagne d'Acquin	109	26 ca	Commune d'Acquin
			110	20 ha 30 a 96 ca	
			385	02 ha 49 a 41 ca	
Wavrans-sur-l'Aa	A	Montagne d'Elnes	109	04 ha 93 a 94 ca	Commune de Wavrans
		Mont Carrière	110	17 a 18 ca	
			910	15 ha 25 a 60 ca	
		Mont du Blanc Chemin	976	02 ha 42 a 43 ca	
		Buisson Cappel	116	67 a 10 ca	
			117	15 a 85 ca	
			118	30 a 98 ca	
SUPERFICIE TOTALE :				**53,9067 ha**	

Tableau 4 : Descriptif du statut foncier et des maîtrises d'usage de la RNN de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa.
Source : tableau extrait de (10).

COMMUNE	SECTION	LIEU-DIT	N° DE PARCELLE	SUPERFICIE	PROPRIETAIRES
Acquin	ZB	Terres Bataille	2	18 a 67 ca	CEN (03/11/2008)
		Terres Bataille	3	24 a 01 ca	CEN (18/01/2008)
		Terres Bataille	6	03 ha 25 a 12 ca	CEN (18/04/2007)
Elnes	D	Les Terres Lengagne (ou les verts Lengagne)	374	11 a 59 ca	Privé
			375	19 a 38 ca	CEN (13/03/2003)
			377	21 a 77 ca	Privé
			378	15 a 11 ca	
		Montagne d'Elnes	495	09 ha 30 a 22 ca	Commune d'Elnes
			497	40 ca	
		La garenne	515	25 a	CEN (19/11/2010)
		Rietz	331	16 a 70 ca	CEN (27/11/2015)
			332	11 a 95 ca	
			333	12 a 35 ca	
			334	10 a	
			335	17 a 60 ca	
SUPERFICIE TOTALE :				**14,71 ha**	

Tableau 5 : Descriptif du statut foncier et des maîtrises d'usage des parcelles gérées par le CEN et situées hors périmètre RNN.
Source : tableau extrait de (10).



Carte 2 : Découpage parcellaire des sites. En haut, la carte représente le découpage parcellaire du site de la Grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt, en bas la carte représente le découpage parcellaire du site de Wavrans-sur-l'Aa. L'ensemble de ces deux sites forme une seule et même réserve.
Source : cartes extraites de (10).

4. Statuts réglementaires et de protection du site

4.1. Le site de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa : une Réserve Naturelle Nationale (RNN)

4.1.1. Définition

Une réserve naturelle est un outil de protection au long cours, d'espaces, d'espèces et d'objets géologiques ou caractéristiques. C'est de surcroît un outil qui permet la protection de milieux naturels fonctionnels et représentatifs de la diversité biologique en France. Ces réserves sont gérées par un organisme local en concertation avec les acteurs du territoire. Elles sont soustraites à toute intervention artificielle susceptible de les dégrader, mais peuvent faire l'objet de mesures de réhabilitation écologique ou de gestion en fonction des objectifs de conservation (13).

Les réserves naturelles poursuivent trois missions indissociables (14) :

i. protéger les milieux naturels et le patrimoine géologique ainsi que les espèces animales et végétales ;

ii. gérer les sites ;

iii. sensibiliser le public.

4.1.2. Les différents types de Réserve Naturelle

En France métropolitaine et d'outre-mer, les réserves naturelles sont nationales, régionales ou de Corse lorsqu'elles sont respectivement crées par l'État, les Régions, les Régions et la Collectivité territoriale de Corse (14).

TYPE	NOMBRE EN 2021	SURFACE EN HECTARES
RNN (Réserve Naturelle Nationale)	167	72 068 006
RNR (Réserve Naturelle Régionale)	179	41 292
RNC (Réserves Naturelles Corses)	7	86 624
TOTAL :	**353**	**72 195 922**

Tableau 6 : Nombre de réserves naturelles en France par type et surface en hectares.
Source : tableau inspiré de (14).

Le site de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa possède le statut de Réserve Naturelle Nationale (RNN) (10, 15). En France en 2021, sur les 353 réserves naturelles, seulement 167 réserves ont ce statut (**Tableau 6**, **Tableau 7**). Les coteaux d'Elnes quant à eux ne font pas partie de la Réserve Naturelle Nationale (RNN).

4.2. Le site de Wavrans-sur-l'Aa : un site Natura 2000

4.2.1. Définition

Le réseau Natura 2000 rassemble des sites naturels ou semi-naturels de l'Union européenne ayant une grande valeur patrimoniale, par la faune et la flore exceptionnelles qu'ils contiennent.

5. Statuts d’inventaires et contractuels

5.1. Le site de la grotte et des pelouses d’Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l’Aa : une ZNIEFF Continentale de type I

5.1.1. Définition

Lancé en 1982, l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) a pour objectif d'identifier et de décrire, sur l'ensemble du territoire national, des secteurs de plus grand intérêt écologique abritant la biodiversité patrimoniale dans la perspective de créer un socle de connaissance, mais aussi un outil d'aide à la décision (protection de l'espace, aménagement du territoire) (16).

On distingue deux types de ZNIEFF :

i. les ZNIEFF de type I : espaces homogènes écologiquement, définis par la présence d'espèces, d'associations d'espèces ou d'habitats rares, remarquables ou caractéristiques du patrimoine naturel régional. Ce sont les zones les plus remarquables du territoire (16) ;

ii. les ZNIEFF de type II : espaces qui intègrent des ensembles naturels fonctionnels et paysagers, possédant une cohésion élevée et plus riches que les milieux alentours (16).

L'inventaire des ZNIEFF concerne l'ensemble du territoire français : métropole et territoires d'Outre-Mer, milieu continental et marin (16). Cet inventaire est devenu aujourd'hui un des éléments majeurs de la politique de conservation de la nature (16). Il a l'obligation d'être consulté dans le cadre de projets d'aménagement du territoire (document d'urbanisme, création d'espaces protégés, élaboration de schémas départementaux de carrière...) (16).

6. Histoire du site

6.1. Usages, vocations et évolution de l'occupation des sols

6.1.1. Au paléolithique

Les mardelles au sommet du Mont Carrière de Wavrans-sur-l'Aa, excavations de trois à quatre mètres de profondeur correspondant au fond de huttes, sont les vestiges d'une implantation de villages préhistoriques (10).

Par la suite, les populations se sont déplacées dans la vallée et les coteaux ont été exploités par le pâturage, seule activité possible du fait de la déclivité élevée et de la pauvreté de leur sol. Toutefois, la persistance de plantes messicoles dans certaines zones (sommets et pentes plus douces) peuvent laisser supposer qu'elles ont été cultivées épisodiquement (10).

En revanche, il est à noter qu'il n'existe pas de mentions dans les écrits ou de traces sur le terrain témoignant de ces occupations sur les coteaux d'Acquin-Westbécourt (10).

6.1.2. À partir du VII^{e} siècle

Le VII^{e} siècle sera marqué essentiellement par l'exploitation de la craie comme pierre de taille pour les édifices communaux. La marne est exploitée à des fins agricoles le plus souvent jusqu'à la réglementation de son utilisation (10).

6.1.3. Au cours de la Seconde Guerre mondiale

Durant la Seconde Guerre mondiale, un projet de création d'une base de lancement de V2 a été défini en bas du Mont Carrière à Wavrans-sur-l'Aa. Le début d'un tunnel souterrain, toujours visible depuis la rue du Vert Gazon ainsi que les nombreux cratères issus du bombardement du site sont les derniers vestiges de ce projet durant ce conflit (10).

6.1.4. En 1952

En 1952, à la demande de la commune de Wavrans, une plantation de pins noirs d'Autriche au sommet du Mont Carrière sur une superficie de 8 hectares est réalisée. La pratique du brûlis est donc interdite cependant, en 1955, un incendie involontaire provoqué par une locomotive embrase les pins implantés quelques années auparavant. À Acquin-Westbécourt, l'implantation de pins noirs d'Autriche aura lieu plus tardivement à partir des années soixante (10).

6.1.5. À partir des années 1960

Du fait de la régression de l'élevage ovin et de la modification de la politique agricole, les besoins en pâturage et en foin chutent. Les parcelles les moins productives sont alors délaissées ou boisées. Pour la plupart abandonnées, les pelouses se densifient progressivement par l'action d'une graminée : le brachypode penné (10).

En parallèle, certaines parcelles avec une faible déclivité, sont longtemps utilisées comme terres de labour. C'est le cas de certaines parcelles situées vers Elnes par exemple, où le labour a été abandonné récemment (10).

6.1.6. Dépôt de déchets dans les années 1970 et 1990

Des déchets verts ou des déchets inertes (c'est-à-dire des déchets pour la plupart minéraux) sont déposés sur Acquin, et des déchets dangereux ou polluants sont déposés sur le Mont d'Elnes. Une première partie de ces déchets a été retirée entre 2006 et 2007 grâce au Conservatoire des Espaces Naturels (CEN) (10).

6.2. Historique de la conservation

C'est dans les années 1920 que débutent les premières descriptions naturalistes du site grâce à l'Abbé Auguste Collet, curé des communes des paroisses d'Elnes et de Wavrans-sur-l'Aa entre 1858 et 1893 (10, 17). L'Abbé Collet relate en outre de nombreuses découvertes archéologiques faites dans la région et retrace la chronologie des Barons et des Seigneurs d'Elnes depuis le XVe siècle (18).

Dans les Années 1960, on note un intérêt grandissant des botanistes pour les pelouses calcicoles de Wavrans-sur-l'Aa et d'Elnes du fait de la présence de nombreuses espèces rares en région Nord-Pas-de-Calais. Les sites ne bénéficiaient en ce temps d'aucune protection réglementaire ou de gestion de conservation. L'arrêt du pâturage dans les années 1950 avait entrainé un retour d'une écologie pré-forestière (10, 17).

Dans les années 1984, une première expérimentation de restauration des pelouses calcicoles d'Elnes et de Wavrans a été réalisée par le Parc Naturel Régional, cependant les résultats n'ont pas permis de poursuivre cette expérimentation (10).

En 1989, la commune de Wavrans-sur-l'Aa et le Parc Naturel Régional travaillent sur la mise en œuvre d'un statut de protection et d'une modalité de gestion pérenne. Cette réflexion a abouti en 1990 à l'élaboration d'un dossier technique et d'un projet de règlement pour la mise en Réserve Naturelle Volontaire (RNV) du communal de Wavrans-sur-l'Aa. C'est le 19 décembre 1991 que sera signé l'Arrêté préfectoral

d'agrément en Réserve Naturelle Volontaire (10, 17, 19). En revanche, la démarche de classement au titre des RNV du coteau d'Elnes n'a pas pu aboutir à cette date (17).

En 1993, le Parc et ses partenaires naturalistes effectuent le recensement des sites souterrains susceptibles d'héberger des chauves-souris. La grotte d'Acquin sur la commune d'Acquin-Westbécourt fait partie de ces sites et révèle rapidement être le premier site français pour le murin des marais (*Myotis dasycneme*). Un travail avec le Conseil municipal permet d'aménager l'entrée du site pour en interdire l'accès au public en 1997 et la mise en place d'un groupe de réflexion communal en 1999 (17).

En 1997, à la demande de la commune d'Elnes, aboutit un dossier de remise en pâturage du coteau d'Elnes (17).

En 2005, le Parc Naturel Régional, le Conservatoire des Espaces Naturels du Nord-Pas-de-Calais ainsi que les communes de Wavrans-sur-l'Aa, d'Elnes, d'Acquin et la Communauté de communes du Pays de Lumbres signent une convention hexapartie pour la préservation et la gestion des sites de Wavrans, d'Elnes et d'Acquin (10).

Le 5 mars 2008, est signé le Décret n°2008-219 portant sur la création de la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa (10, 20).

7. Description des différents habitats phytosociologiques du site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa décrits en 2019

Avant la réalisation de notre étude, une cartographie des différents types d'habitats présents sur le site a été élaborée. Cette carte issue du plan de gestion datant de 2019 permet de replacer les différents habitats préalablement décrits avant la réalisation de notre inventaire.

7.1. Globalité de la végétation du site

Le site de la Réserve Naturelle Nationale représente une grande mosaïque d'habitats et sa description reste délicate, car les coteaux du pays de Lumbres occupent une position particulière au sein de la répartition phytogéographique des pelouses calcicoles du Nord-Pas-de-Calais (10).

En effet, il se trouve dans une zone de transition entre les pelouses du Nord-ouest européen du *Gentianello amarellae – Avenulion pratensis* présentes dans le Boulonnais (qui est une alliance phytosociologique d'affinité nord-atlantique présente dans les îles Britanniques, au Danemark et dans le nord de la France) et les pelouses centre-ouest européennes du *Mesobromion erecti* présentes sur le plateau Picard (alliance répartie dans la France et s'appauvrissant selon un gradient sud-nord) (10). Malgré cette zone de transition, cet ensemble d'alliances fait partie des pelouses calcicoles d'Europe occidentale de la classe des *Festuco – Brometea* qui héberge une forte diversité végétale et animale (21).

Au sein de chaque alliance, en fonction de la qualité de la craie (sèche ou marneuse), se développent 2 types de pelouses (10) :

i. dans l'alliance nord atlantique du *Gentianello amarellae – Avenulion pratensil* :

   - association mésoxérophile sur craie sèche : pelouse à serpolet occidental et fétuque hérissée (*Thymo Britannici – Festucetum hirtulae*) ;

   - association mésohygrophile sur craie marneuse : pelouse à parnassie des marais et succise des près (*Succiso pratensis – Brachypodietum pinnati*).

ii. Dans l'alliance subatlantique à atlantique du *Mesobromion erecti* :

- association mésoxérophile sur craie sèche : pelouse à avénule des près et fétuque de léman (*Avenulo pratensis – Festucetum lemanii*) ;

- association mésohygrophile sur craie marneuse : pelouse à parnassie des marais et thym occidental (*Parnassio palustris – Thymetum praecocis*).

Les pelouses de la RNN présentent donc un noyau intérieur thermophile isolé, que l'on peut rattacher au *Mesobromion erecti* du fait de la présence de plusieurs espèces caractéristiques de cette alliance comme l'aspérule à l'esquinancie (*Asperula cynanchica*) et d'espèces thermophiles telles que l'epipactis brun-rouge (*Epipactis atrorubens*), l'hippocrépide en ombelle (*Hippocrepis comosa*) (10).

7.2. La mosaïque des végétations du site

7.2.1. La végétation des sols nus

On observe dans les zones dégagées une végétation héliophile des éboulis calcaires (*Leontodontion hyoseroidis*) (10).

Cette formation pionnière exceptionnelle se maintient au niveau des éboulis plutôt frais de la carrière du Blanc Chemin. Cette végétation basse, très ouverte tend à être colonisée, en absence de perturbations, par les espèces de pelouses qui favorisent alors la fixation de l'éboulis. Les mentions historiques de *Lactuca perennis* et *Leotodon hyoseroides* sur le site confortent néanmoins le rattachement de cette végétation aux formations du *Leontodontion hyoseroides* (au moins potentiel) plutôt qu'à une forme pionnière du *Mesobromion erecti* (10).

7.2.2. Les végétations pelousaires

- **Pelouse calcicole à avénue des près et fétuque de Léman** (Ass/ *Avenulo pratensis – Festucetum lemanii*)

C'est une formation vivace, relativement rase qui se développe de manière plus ou moins conséquente au sein des différents parcs de Wavrans. Le retour d'un pâturage ovin extensif a permis sa restauration aux dépens des ourlets calcicoles (10).

Sa constitution est marquée par des espèces graminiformes. Elle présente également de nombreuses espèces à floraison spectaculaire comme le lotier

corniculé, la renoncule bulbeuse. Cet habitat ayant une affinité subatlantique est particulièrement riche en orchidées et est typique des sols oligotrophes sur craie blanche ou peu marneuse en exposition chaude (10).

Enfin, ce type de pelouse constitue un habitat de prédilection pour de nombreuses espèces de l'entomofaune notamment pour les Lépidoptères (10).

Contrairement à Wavrans, du côté d'Acquin, la présence d'un pâturage bovin et équin mal maîtrisé conduisent à une eutrophisation des systèmes pelousaires et leur évolution progressive vers des formations prairiales à cynosure crételle. Cette pelouse calcicole a tout de même été observée sous forme fragmentaire dans ce secteur, car elle y subsiste entre les formations en « gradins », due aux parcours des bovins sur le flanc de coteau (10).

- **Pelouse calcicole à faciès à *Helianthemum nummularium* et *Epipactis atrorubens*** (Ass/ *Avenulo pratensis – Festucetum lemanii*)

Le sol retourné par les grattis (grattage des animaux pour marquer leur territoire) et le broutage des jeunes arbres et broussailles (abroutissement) notamment par les lapins permettent le maintien d'un stade pelousaire. Cette formation est présente également dans les parties hautes de la Montagne d'Elnes où elle forme des tapis ras maintenus en l'état grâce au pâturage des ovins (10).

- **Pelouse marnicole à parnassie des marais et thym couché** (Ass/ *Parnassio palustris – Thymetum praecocis*)

Cette pelouse fraîche marnicole (présence de craie marneuse) est constatée au niveau du bas des versants des Montagnes de Wavrans, et plus ponctuellement d'Elnes, et en remontant dans le fond de la creuse médiane. Au niveau de cette dernière, l'exposition nord-ouest du coteau permet un développement plus important de cette pelouse qui a tendance à remonter sur le flanc. On la retrouve aussi dans certains cratères d'explosifs. L'hydromorphie de cette formation est illustrée par la présence d'espèces de bas-marais telles que la parnassie des marais ou encore l'épipactis des marais. On retrouve d'ailleurs cette dernière de manière fugace sur le coteau du Blanc Chemin où les dépôts marneux issus de l'exploitation de l'ancienne carrière (située hors périmètre RNN) offrent un substrat propice à son développement (10).

- **Pelouse basophile mésophile** (All/ *Mesobromion erecti*)

Ce sont des formations pelousaires pionnières transitoires et très ouvertes se développant sur la carrière du Blanc Chemin. Elles ont colonisé le substrat grâce à la fixation des éboulis permettant le développement d'espèces pionnières de pelouses (lin purgatif, thym faux-pouliot). Sur le Mont Nordal, on retrouve également cette structure fragmentaire dans les secteurs les plus pentus sous forme de mosaïque avec la prairie calcicole. Cette formation pionnière qui était présente à la suite des déboisements de 2008 et 2010 semble avoir disparu, dû à l'action insuffisante l'action des moutons pour empêcher l'ourlification de cette zone (10).

7.2.3. La végétation prairiale

On constante des prairies mésophiles appartenant à la sous-alliance de *Centaureo jaceae – Arrhenatherenion elatiori.* Elles ne sont pas très présentes et n'ont été recensées que sur trois parcelles dernièrement (10).

7.2.4. Les ourlets

- **Ourlet à bunium noix-de-terre et brachypode penné** (Ass/ *Bunio bulbocastani – Brachypodietum pinnati*)

Cet ourlet se démarque par l'existence d'une ombellifère, le bunium noix de-terre (*Bunium bulbocastanum*). Sa présence serait un indicateur d'anciennes parcelles cultivées. Ces formations sont retrouvées du côté des pentes du Blanc Chemin, qui présentent une déclivité plus faible et qui anciennement ont pu être mises en culture (10).

- **Ourlet marnicole à eupatoire chanvrine** (groupement à *Brachypodium pinnatum* et *Eupatorium cannabinum*)

En absence d'intervention qu'elle soit par pâturage ovin, par abroutissement par les lapins ou par fauche, cet ourlet colonise progressivement les pelouses à parnassie des marais dans la série marnicole (10).

Cet ourlet est donc retrouvé dans les mêmes secteurs que la pelouse marnicole, c'est-à-dire dans les bas de coteau, creux et cratères. À l'heure actuelle, le pâturage mis en place ainsi que l'action des lapins au niveau des cratères, qui sont pour eux des secteurs fortement appréciés, et les boisements des bas de coteaux limitent son expression (10).

Seule une station a été observée au sein du boisement du Mont Carrière, au niveau d'une clairière qui correspond pour partie à un ancien cratère. Elle reste néanmoins mal exprimée dans cette zone, du fait de l'ombrage important (10).

- **Ourlet calcicole à origan commun et brachypode penné** (*Ass/ Centaureo nemoralis – Origanetum vulgaris*)

Cette association est le stade dynamique naturel qui succède aux pelouses du *Mesobromion erecti* sur craie blanche (10).

Par manque de pression comme une fauche absente ou des pâturages insuffisants, les espèces sociales telles que le brachypode penné, colonisent rapidement les systèmes pelousaires et dominent physionomiquement ces ourlets. La végétation herbacée est alors plus haute que la pelouse calcicole (30-60 cm) et s'en distingue également par la disparition des espèces ne supportant pas la concurrence comme le *Linum catharticum* (lin purgatif), la *Gentianella germanica* (gentiane d'Allemagne), ou l'*Ophrys sphegodes subsp araneola* (ophrys petite araignée) (10).

Sans intervention, cet ourlet est rapidement colonisé par le stade arbustif du *Tamo communis – Viburnenion lantanae* (tamier commun-viorne lantane) qui lui succède. De ce fait, par dégradation trophique, les espèces calcicoles disparaissent et laissent place à une arrhénathéraie eutrophe qui est une prairie mésophile de fauche (formation herbacée haute) caractérisée par la présence d'avoine élevée (*Arrhenatherum elatius*) (10).

Sur le site, cet ourlet se retrouve avec les pelouses calcicoles au niveau des parcs où le pâturage ovin extensif permet le maintien de cette mosaïque (10).

- **Ourlet prairial mésoeutrophe à brachypode penné et fromental élevé** (groupement à *Brachypodium pinnatum* et *Arrhenatherum elatius*)

Comme pour les systèmes pelousaires calcicoles, la dégradation trophique de l'ourlet typique à origan et brachypode conduit à son appauvrissement en espèces calcicoles et laisse place à l'apparition d'espèces prairiales telles que l'avoine élevée (*Arrhenatherum elatius*) ou la dactyle agglomeré (*Dactylis glomerata*) (10).

On retrouve ces formations le plus souvent sur le haut des coteaux où se rencontrent les ruissellements provenant des cultures du plateau. De manière plus isolée, on le retrouve également le long de la route d'Acquin à Quelmes (10).

7.2.5. Les fourrés et boisements

- **Junipéraies calcicoles / voile de genévrier commun** (Ass/ *Rubo ulmifolii – Juniperetum communis*)

Les formations à genévrier commun sont liées aux habitats pelousaires voire indissociables. Ce groupement, qui est favorisé par la persistance d'un sous-pâturage (pâturage partiel, inférieur aux possibilités de l'aire), correspond à une strate arbustive de la phytocoenose pelousaire. Ce dernier se présente de manière éparse sur les différents secteurs avec une densité plus ou moins grande. Cette junipéraie est paucispécifique (nombre d'espèces faibles) voire monospécifique (10).

Elle est particulièrement bien exprimée au sein des flancs de la Montagne de Wavrans. Tandis que sur Elnes, les plantations artificielles ont conduit à la régression de ce voile héliophile. En outre, du côté d'Acquin, l'intensification des pratiques agricoles et la gestion par brûlis semblent avoir conduit à la disparition de la junipéraie (10).

- **Fourré calcicole méso-eutrophe appauvri à prunier épineux et à aubépine à un style** (All/ *Tamo communis – Viburnion lantanae*)

Dans les zones où la pression de pâturage n'est pas suffisante ou absente, la dynamique naturelle de colonisation par les arbustes s'est déclenchée. Ces fourrés sont principalement situés en bas des coteaux et sur le flanc ouest du Mont Carrière. Actuellement, ils présentent un aspect fragmenté qui s'explique par leur implantation récente (10).

Malgré leur stade précoce, ce manteau calcicole présente une diversité intéressante (notamment en bas de la Montagne d'Elnes) sur le plan arbustif avec des espèces comme *Rhamnus cathartica*, *Viburnum opulus*, *Crataegus monogyna*, *Tamus communis*, et sur le plan herbacé qui est dominé par les géophytes avec pour exemple l'*Orchis purpurea* ou l'*Arum maculatum* (10).

- **Fourré de recolonisation à aubépine à un style** (groupement à *Crataegus monogyna* / *Prunetalia spinosae*)

Il s'agit de faciès monospécifiques d'aubépine à un style (*Crataegus monogyna*) colonisant les végétations prairiales sur Acquin. La pression inadaptée de pâturage et l'eutrophisation du milieu ne permettent pas le développement du fourré calcicole typique des coteaux (10).

- **Hêtraie-frênaie-érablaie neutrocalcicole à mercuriale vivace** (Ass/ *Mercuriali perennis – Aceretum campestris*)

Cet écosystème forestier méso-eutrophe neutro-calcicole se retrouve au niveau de la Montagne d'Acquin et au-dessus du Mont Carrière à Wavrans. (10).

La strate arborescente est dominée par des faciès de hêtre commun, frêne commun ou d'érable sycomore en fonction des plantations et exploitations effectuées. La strate arbustive est diversifiée et fournie en essences ligneuses (fusain d'Europe, noisetier, viorne obier) (10).

La strate herbacée est composée majoritairement par la mercuriale vivace et se ponctue de quelques floraisons colorées par exemple via l'orchis pourpre, la pervenche couchée, ou la primevère élevée (10).

Il s'agit de l'association de stade climacique de la série neutrophile à neutro-calcicole des affleurements calcaires des versants crayeux à pentes abruptes. Parallèlement, l'absence de pentes escarpées sur une partie du boisement du Mont Carrière favorise la rétention en eau et le développement de nitrophiles tels que les orties dioïques et les gaillets gratteron. Le groupement peut de ce fait évoluer localement vers un groupement forestier rudéral nitrophile à sureau noir, orme champêtre et érable sycomore (10).

7.2.6. La végétation liée à l'activité humaine

- **La végétation annuelle commensale des cultures sur sol calcaire** (All/ *Caucalidion lappulae*)

C'est une association des cultures sur craie. Elle ne s'exprime que de manière fragmentaire sur une petite parcelle de quelques centaines de mètres carrés située sur Acquin. Cette portion est une partie du flanc de coteau anciennement cultivé. L'existence de cette association devenue rare dans nos régions de France par l'intensification des pratiques agricoles (10).

- **Prairie tondue** (Ass/ *Festuco – Crepidetum capillaris*)

Cette association se retrouve uniquement sur une étroite zone en bordure du parking régulièrement tondue (10).

7.3. Le dynamisme trophique du site

À travers les différentes descriptions des divers habitats phytosociologiques du site, on constate parfaitement cette mosaïque qui le compose. De plus, on s'aperçoit que la présence de chaque environnement est intrinsèquement liée à la présence ou l'absence de pression qu'elle soit naturelle ou humaine et également liée entre eux par un dynamisme progressif via différents stades d'habitats (10). En voici un bref récapitulatif du dynamisme trophique pouvant être présent sur le site (*voir* **Figure 4**) (10).

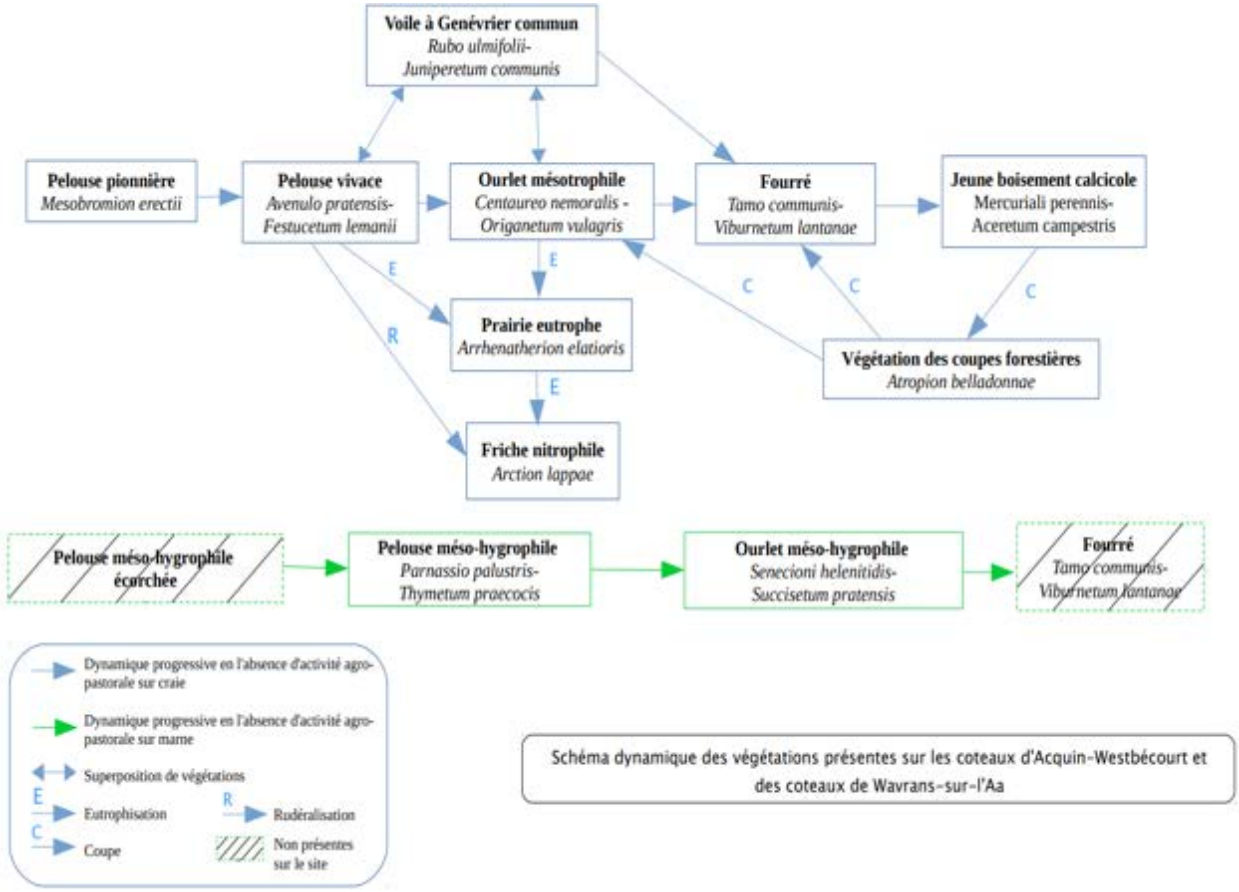
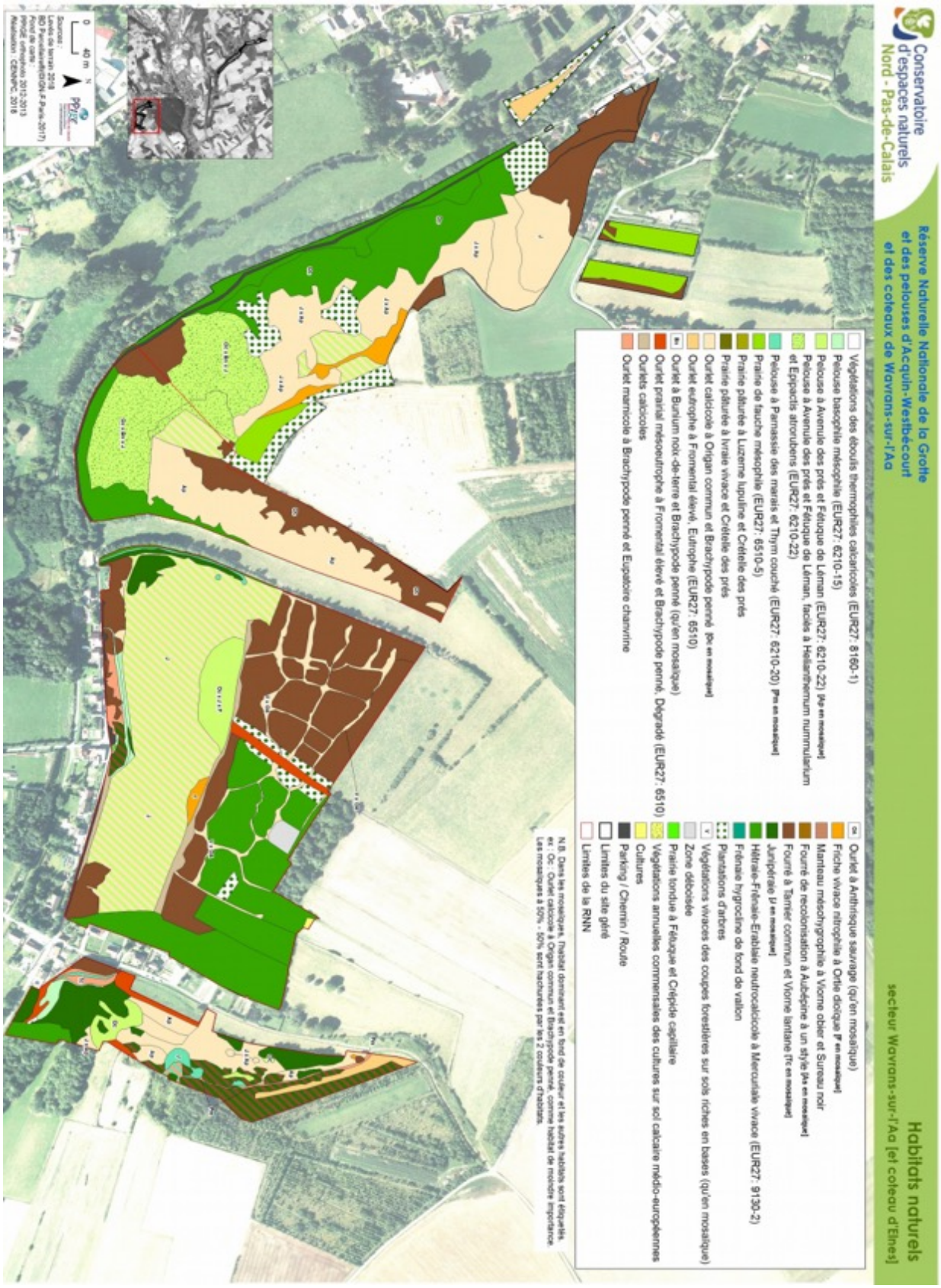
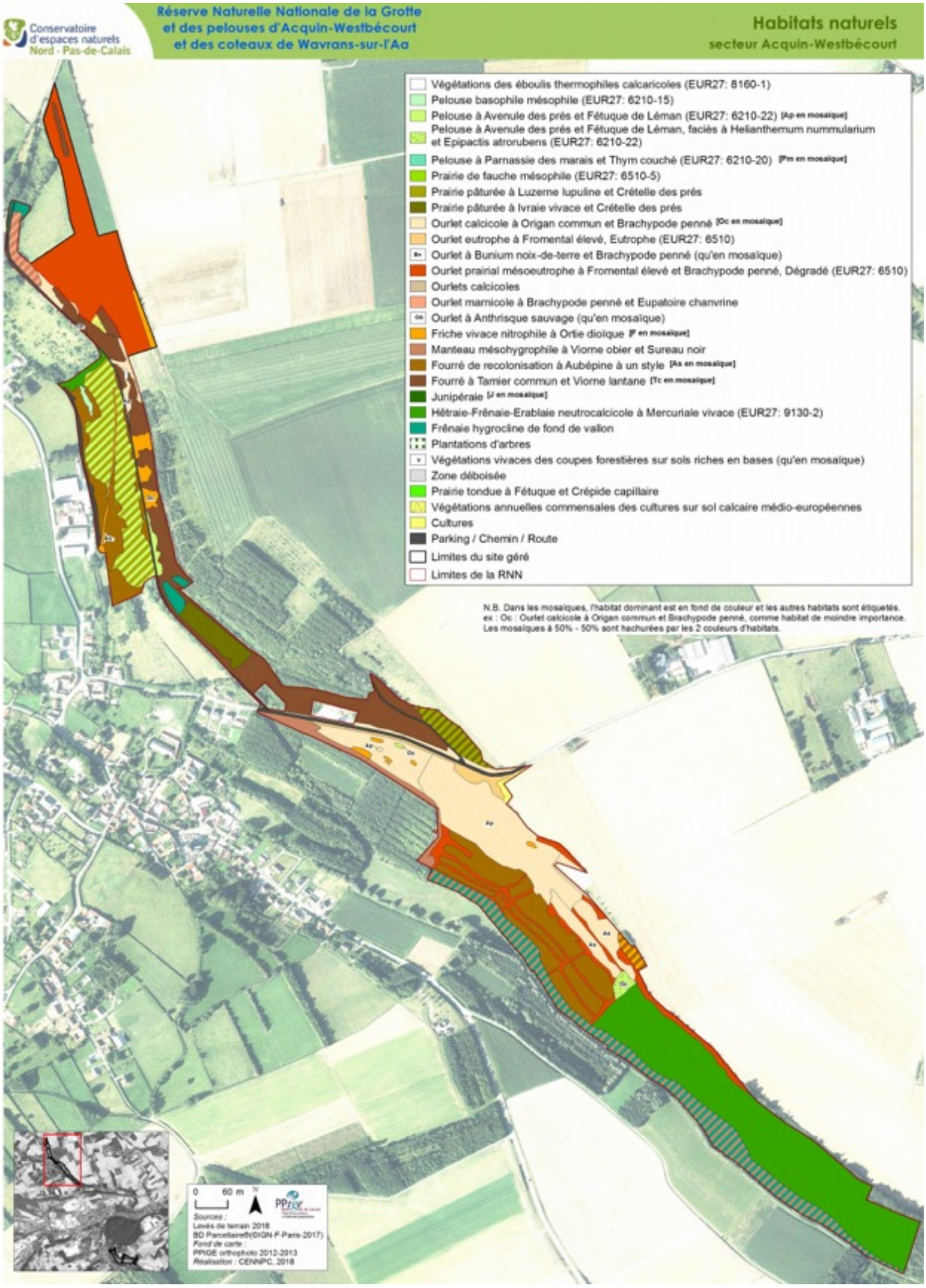


Figure 4 : Représentation des différents stades évolutifs du dynamisme des végétations présentes sur les coteaux d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa.
Source : schéma extrait de (10).



Carte 3 : Répartition des différents habitats naturels sur les secteurs des coteaux d'Elnes et de la Réserve Naturelle Nationale des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa.
Source : carte tirée de (10).



Carte 4 : Répartition des différents habitats naturels sur le secteur d'Acquin-Westbécourt et de la Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt.
Source : carte extraite de (10).

8. Contexte climatique et météorologique

8.1. Présentation générale du contexte climatique du site

Le site bénéficie d'un climat océanique franc qui peut se traduire par des hivers peu rigoureux et des étés doux marqués par peu de jours froids ou chauds et une amplitude thermique annuelle assez faible. Les températures sont moyennes et très homothermes : l'amplitude annuelle (moins de 13°C d'écart entre juillet et janvier), le nombre de jours froids (moins de quatre) et chauds (moins de quatre) et la variabilité interannuelle sont minimaux. Les précipitations sont annuellement abondantes (un peu plus de 1000 mm) et fréquentes en hiver (plus de treize jours en janvier). L'été est également pluvieux (huit à neuf jours en juillet) mais les cumuls sont réduits. Le climat océanique se caractérise enfin par une forte variation interannuelle des précipitations d'hiver (10).

Il est à noter toutefois qu'au niveau du territoire de Lumbres – St Omer, ce climat tend déjà à s'altérer à l'est d'abord légèrement puis franchement dans la plaine de Flandre sous l'influence du climat semi-continental qui occupe l'est du territoire régional, en Avesnois. Le climat océanique altéré est lui caractérisé par des contrastes plus forts que dans le climat océanique franc. La température moyenne annuelle est assez élevée (12,5°C) avec un nombre faible de jours froids (entre quatre et huit par an) et un nombre soutenu de jours chauds (entre quinze et vingt-trois par an). L'amplitude thermique annuelle (juillet-janvier) est proche du minimum et la variabilité interannuelle moyenne. Les précipitations, moyennes en cumul annuel (800-900 mm) tombent surtout l'hiver, l'été étant relativement sec (10).

La configuration du site de Wavrans (vigueur et exposition du coteau, présence du cours d'eau à son pied) expliquerait des conditions micro-climatiques particulières observées bien que non mesurées : températures tamponnées, humidité supérieure et brouillard (10).

8.2. Climat et températures ressenties sur les années de prospection

Lors du démarrage de l'inventaire au cours de la fin d'année 2019, un climat pluvieux accompagné de températures douces allant de 10 à 18°C entre septembre et mi-novembre, puis froides vers mi-novembre étaient ressenties. Ce climat facilitait la prolifération des champignons.

L'année 2020 fut différente. En effet, un printemps sec accompagné de températures élevées s'est installé, laissant place également à une saison estivale sèche et chaude se prolongeant jusqu'à fin octobre. Ces conditions n'ont donc pas été

propices au développement des plantes notamment des orchidées durant la saison estivale, ni pour la pousse des champignons durant la période automnale où quelques espèces apparurent aux alentours de novembre lors de la baisse des températures et l'apparition des premières gelées.

En 2021, la période printanière et estivale est davantage pluvieuse par rapport à 2020 avec des températures relativement basses pour la saison. De manière globale, les orchidées ont été plus présentes que sur l'année 202 mais en nombre toutefois limité. Du côté fongique, les sporophores ont été plus présents qu'en 2020 mais en nombre relativement faible. Ceci peut s'expliquer par une saison automnale composée de températures douces ainsi que de pluies par intermittence ne favorisant pas le développement fongique.

Sur l'année 2022, à la suite de températures douces avec une pluviométrie plutôt élevée, puis de températures plus chaudes et d'un climat ensoleillé durant le printemps, le développement des plantes notamment des orchidées s'est vu très favorisé. Le début du printemps a ensuite évolué vers un climat caniculaire et un assèchement qui s'est poursuivi durant l'été et jusqu'à fin octobre. Ce manque de pluie s'étalant de la période printanière à la fin automnale n'a donc pas été concluant pour un développement fongique.

9. Patrimoine géologique du site

9.1. Roches présentes

Parmi les roches présentes sur le site de Wavrans-sur l'Aa et sur le coteau d'Elnes on retrouve :

i. du lœss ;

ii. de la craie du Coniacien moyen à supérieur ;

iii. de la marne blanc-verdâtre (« Dièves »), du Turonien moyen et inférieur (10).

- Le lœss

Le lœss est une roche sédimentaire meuble composée de débris, formée par l'accumulation de limons déposés par le vent (22).

Le lœss est très peu présent sur le site. En effet, on ne retrouve qu'une partie réduite de ce type de sol au nord-est du site au niveau de la partie haute de la parcelle 910.

En ce qui concerne sa composition minéralogique, cette roche est composée de carbonate de calcium et de quartz dans les fractions sableuses et limoneuses. Elle contient en plus faible quantité du feldspath, des micas (muscovite, biotite) et des minéraux lourds (22).

- La craie du Coniacien moyen à supérieur

Une partie conséquente du sous-sol du nord de la France est constituée de craie à silex dont l'âge varie du Turonien supérieur au Santonien (*voir* **Tableau 7**). À Wavrans-sur-l'Aa, c'est essentiellement de la craie du Coniacien moyen à supérieur que l'on retrouve. Le Coniacien est le troisième étage géologique du Crétacé supérieur. On le situe entre 89,8 ±0,3 Millions d'années et 86,3 ±0,5 Millions d'années (23).

Les deux tiers supérieurs du Coniacien sont constitués d'une craie blanche, fine et tendre. La partie inférieure du Coniacien, quant à elle, est marquée par des craies durcies encore appelées *hardgrounds* (24).

Période :		Étage :	Age en Millions d'années (Ma)
Paléogène	…		
Crétacé	Supérieur	Maastrichtien	66.0 72.1 ±0.2
		Campanien	72.1 ±0.2 83.6 ±0.2
		Santonien	83.6 ±0.2 86.3 ±0.5
		Coniacien	86.3 ±0.5 89.8 ±0.3
		Turonien	89.8 ±0.3 93.9
		Cénomanien	93.9 100.5
	Inférieur	…	
Jurassique	…		

Tableau 7 : Tableau synthétique repositionnant le Coniacien par rapport aux autres périodes géologiques. Le Coniacien est le 3e étage géologique du Crétacé supérieur. En gris, sont représentés les étages qui constituent une majeure partie du sous-sol du Nord de la France.
Source : adapté à partir de (23).

Deuxième site : RNR de la Forteresse de Mimoyecques et coteau de Landrethun-le-Nord

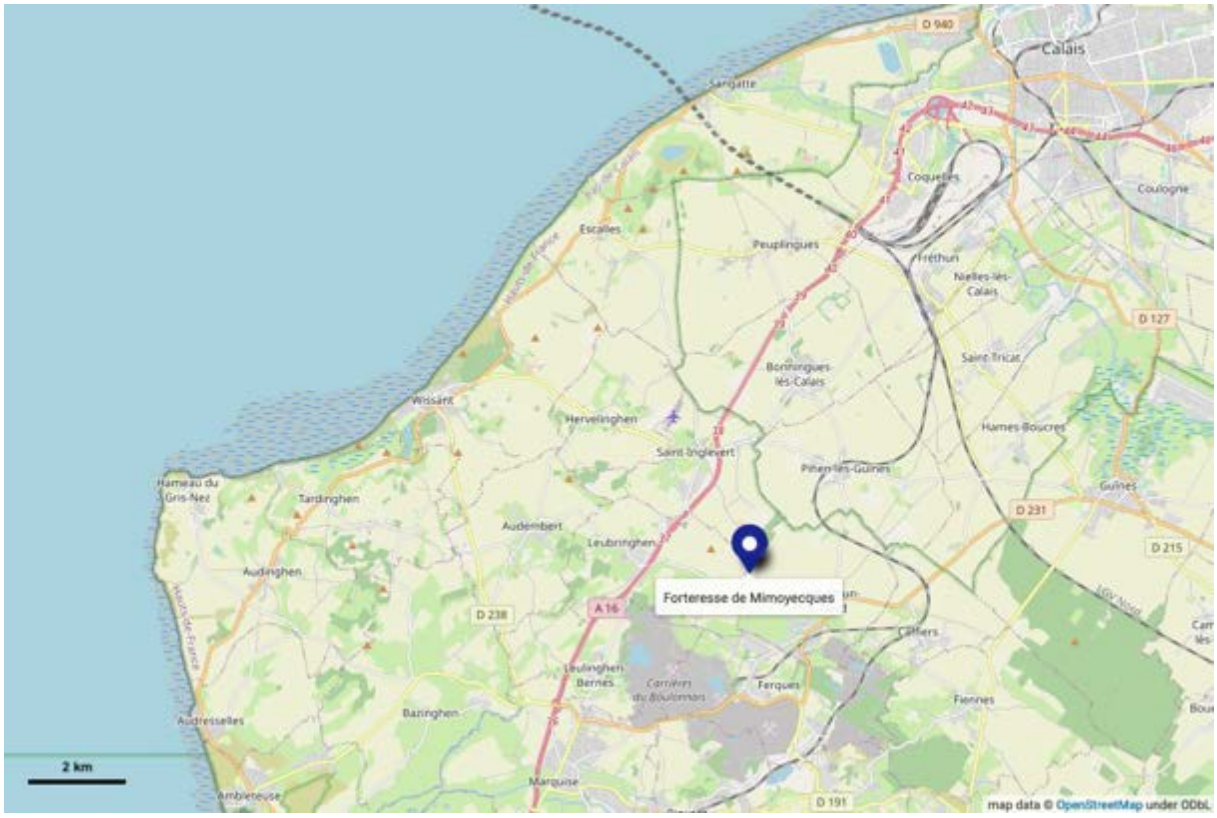
1. Localisation

La Forteresse de Mimoyecques, appelée également « le site du canon de Londres » est l'un des édifices situé à quelques kilomètres du site des « 2 Caps » sur la commune de Landrethun-le-Nord dans le Pas-de-Calais [62]. Cette forteresse se trouve à huit kilomètres du rivage, à quinze kilomètres de la ville de Calais et à cent soixante-cinq kilomètres de la capitale britannique.

Ce bunker est inclus dans une Réserve Naturel Régionale (RNR) qui protège la zone d'entrée des galeries souterraines de cet édifice sur une surface de 1,57 hectares (6).

Département :	PAS-DE-CALAIS
Arrondissement :	BOULOGNE-SUR-MER
Intercommunalité / syndicats	PNR des Caps et des Marais d'Opale Pays du Boulonnais Communauté de communes de la Terre des 2 Caps
Communes :	LANDRETHUN-LE-NORD
	LEUBRINGHEM

Tableau 8 : Localisation administrative.
Source : tiré de (6).



Carte 5 : Localisation de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques. Fond de carte par OpenStreetMap France, sous licence CC BY-SA.

2. Description sommaire du site

Creusée dans le massif crayeux du nord du Boulonnais, la Forteresse de Mimoyecques est non seulement un lieu de mémoire mais aussi un site naturel remarquable. Cet ancien bunker de la Seconde Guerre mondiale originellement destiné à abriter un canon V3 durant la guerre, est constitué d'un réseau important de galeries souterraines. Ce site constitue aujourd'hui un site d'hibernation important d'une dizaine d'espèces de chauves-souris (6).

Outre le réseau souterrain, la surface de la Forteresse de Mimoyecques est intéressante également sur le plan botanique (6).

2.1. En surface de la forteresse

La Forteresse de Mimoyecques trouve son entrée au pied du coteau calcaire. L'entrée est entourée par un large front de taille pouvant atteindre par endroits vingt mètres de hauteur et d'une longueur d'environ cent cinquante mètres (6). Le sommet du coteau ainsi que les pentes sont quant à elles occupées par des pelouses calcicoles et un boisement (6). Ces parties du coteau sont très accidentées, notamment à cause des bombardements qui ont eu lieu durant le Seconde Guerre mondiale (6). L'intensité des bombardements est d'ailleurs parfaitement visible au sommet de la forteresse, plus précisément aux sorties des rampes de lancement, où on peut y observer d'imposants blocs de béton qui constituaient autrefois la dalle de l'édifice (6).

2.2. Les parties souterraines de la forteresse

La forteresse en elle-même débute au pied du front de taille creusé dans la craie. Elle a été construite sur plusieurs niveaux, mais n'a nullement eu la capacité d'être achevée. En effet, certains secteurs des souterrains sont entièrement aménagés, alors que d'autres laissent affleurer les niveaux de la craie (6).

Le premier niveau de la forteresse, se compose de différentes galeries et salles qui se développent à trente mètres sous la surface du coteau. Les deux autres niveaux sont situés respectivement à soixante-cinq mètres et à cent mètres environ sous la surface du coteau (6). Le plan de ces niveaux ne serait pas connu à ce jour (6). Le deuxième niveau ne peut être approché que via un conduit d'un ancien monte-charge. Il est à noter que ce conduit était presque entièrement comblé par des gravats de craie à la réouverture de la forteresse en 1970 mais il a tout de même était fouillé en 1984 sur une profondeur de trente-cinq mètres par un groupe d'historiens amateurs (6). Ces fouilles ont mis à jour du matériel destiné au creusement de la forteresse (6).



Photo 1 : Entrée de la Forteresse de Mimoyecques entourée par un front de taille creusé dans la craie.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 2 : Galeries souterraines de la Forteresse de Mimoyecques, avril 2022.
Photographie de N. VERDIN.

3. Statut foncier

COMMUNE	SECTION	LIEU-DIT	N° DE PARCELLE	SUPERFICIE	PROPRIETAIRES
Landrethun-le-Nord	0B	Les Quatorze	914	1 47 63 m^2	CEN
			915	1 24 22 m^2	
	0A	Le Bois de l'Abbaye	001	2 06 60 m^2	
Leubringhem	AD	Le Vauleux	021	1 24 56 m^2	
			024	96 57 m^2	
Landrethun-le-Nord	0B	Le Communal	001	7 20 m^2	
			002	4 10 20 m^2	
			003	27 90 m^2	
	0A	Le Bois de l'Abbaye	002	56 50 m^2	
			008	3 04 90 m^2	
			014	2 00 20 m^2	
Landrethun-le-Nord	La Côtière	AD	023	40 71 m^2	
			022	1 25 39 m^2	
SUPERFICIE TOTALE :				**7 ha 79 a 58 ca**	

Tableau 9 : Descriptif du statut foncier et des parcelles en cours d'acquisition par le CEN.
Source : tableau extrait de (6).

4. Histoire du site

4.1. Le système d'armement V3 destiné à frapper Londres

Entre l'année 1943 et l'année 1945, l'Allemagne nazie tenue en échec sur le front de l'Est, cherche à développer des systèmes d'armement novateurs pour frapper l'Angleterre. Ces armes dites de « représailles », appelées « Vergeltungswaffen » en allemand, sont destinées essentiellement à cibler Londres afin de contraindre les anglais à accepter une paix contribuant à renforcer les forces allemandes sur le front soviétique (25).

Parmi ces « armes de représailles », ce sont essentiellement la bombe volante V1 ainsi que la fusée stratosphérique V2 qui restent les plus connues du grand public à l'heure actuelle. Cependant, un troisième système d'armement peu connu a été développé depuis le printemps 1943. Ce système, d'une conception nouvelle, correspond à un canon de longue portée dont la mise en œuvre a nécessité la construction de gigantesques installations souterraines. Pour ce faire, c'est le site de Mimoyecques, près de la ville de Calais qui a été choisi par l'armée allemande (25).

4.2. Principe de fonctionnement et objectifs de l'arme V3

Le concept de l'arme V3 est élaboré en 1942 par l'ingénieur et expert en obus spéciaux August Coenders. Il imagine alors un canon à charges multiples dont la portée devrait dépasser celle des canons classiques déjà existants. En augmentant la vitesse initiale du projectile à l'intérieur du tube et en perfectionnant l'aérodynamisme de l'obus à l'aide d'ailettes, il espère frapper la ville de Londres à plus de cent cinquante kilomètres du site. Pour ce faire, le tube d'un diamètre de quinze centimètres devra être long de cent vingt-sept mètres. De plus, l'obus propulsé par une charge située dans la culasse, verra sa course accélérée par l'explosion successive de charges additionnelles placées dans des chambres latérales (25).

Comme la bombe volante V1 et la fusée V2, mais aussi comme l'emblématique « *Pariser Kanonen* » ou « canon de Paris » de 1918, le canon V3 est conçu pour lancer des attaques à caractère « terroriste » contre la population civile anglaise sans but militaire direct (25, 26). En raison de la faiblesse de la charge explosive unitaire contenue dans un obus du canon V3, cette arme doit pouvoir délivrer un nombre considérable de projectiles sur une longue période. C'est pourquoi le projet initial prévoyait cinquante canons pouvant délivrer trois mille projectiles par jour (25).

Les premiers essais du « canon à charges multiples » débutent en mai 1943, mais révèlent de redoutables problèmes de conception tant que pour la structure du canon que pour celle des obus. Néanmoins, Hitler donne son accord en août 1943

pour réaliser, dans le nord de la France, les travaux nécessaires à l'aménagement du site de tir (25).

4.3. Le choix du site de Mimoyecques

Plusieurs facteurs ont été pris en compte par l'armée allemande et l'Organisation Todt quant au choix du site d'implantation du canon V3 (25).

Du point de vue stratégique, le canon devait être établi le plus proche possible de la ville de Londres pour respecter la portée de tir de l'arme. De plus, il devait être implanté en retrait du littoral afin d'éviter une exposition aux tirs des forces navales anglaises ou encore à l'intervention de commandos ennemis (25).

Du point de vue logistique, le site d'implantation devait être desservi par une voie ferrée pour permettre l'approvisionnement en munitions et en charges explosives. Enfin, le site devait être situé à proximité d'une ligne électrique à haute tension et la structure géologique devait être homogène sur une profondeur de cent mètres (25).

Pour ces raisons, c'est donc le lieu-dit de « Mimoyecques », sur la commune de Landrethun-le-Nord qui est finalement retenu (25).

4.4. Le programme initial du site de tir

Le programme initial prévoit deux ensembles identiques implantés à un kilomètre de distance. Ce projet prévoyait deux tunnels ferroviaires de six cents mètres de long localisés à trente mètres de profondeur sous le coteau. À ce niveau, un vaste réseau de galeries devait concourir à stocker la poudre, les munitions et héberger une garnison de mille deux cents hommes. A cent mètres de profondeur, des galeries sont prévues pour charger les canons (25).

La partie active de l'ouvrage prévoyait dix puits inclinés, longs de cent vingt-sept mètres creusés dans le sol, et abritant un faisceau de cinq canons chacun, soit un total de cinquante canons. À la surface, une dalle de béton épaisse de cinq mètres et des plaques d'acier de vingt centimètres de section étaient prévues pour protéger la sortie des tubes (25).

4.5. Construction de la forteresse

Les premiers ouvriers arrivent sur le site en juin 1943. La main d'œuvre se constitue de soldats du Génie de l'armée de terre, de mineurs de la Ruhr, de volontaires recrutés dans les environs, de requis français du STO, de travailleurs italiens, d'*Ostarbeiter* (« Travailleurs de l'Est ») soviétiques, ainsi que de déportés (25).

4.6. Les difficultés du programme allemand et sa progressive construction

Le chantier de Mimoyecques se poursuit pendant l'hiver 1943-1944. Cependant, les essais en Allemagne de prototypes de ce canon révèlent une fragilité des tubes et une insuffisance de vitesse de sortie des obus. Fin 1943, il est donc décidé de réduire le nombre de canons initialement prévu à vingt-cinq et d'arrêter le forage du deuxième tunnel ferroviaire. Malgré la persistance des échecs, Hitler ordonne de poursuivre le programme dès le printemps 1944, mais en réduisant à nouveau le nombre de canons à trois batteries de cinq tubes (25).

4.7. Repérage du chantier de Mimoyecques et bombardements par les alliés

L'existence d'une activité anormale sur le site de Mimoyecques est observée par les Britanniques à l'aide de photographies aériennes. À la suite de ces repérages, deux premiers bombardements sont réalisés sur le site les 5 novembre et 8 novembre 1943. Les destructions sont très limitées et n'affectent pas les travaux souterrains. (25).

Par la suite, le site est frappé à deux reprises en mars 1944, à quatre reprises en avril 1944 et à trois reprises en mai 1944. Si ces bombardements ont eu pour conséquence de dévaster les alentours, ils n'ont en revanche pas affecté les travaux souterrains (25).

À la suite du débarquement en Normandie, en juin 1944, le site est une nouvelle fois attaqué, avec cette fois un tonnage cumulé en bombe considérable. En effet, le site aurait été frappé par 1 407 tonnes de bombes (25).

Dès juillet 1944, les attaques précédentes ayant peu affecté le site, les alliés décident d'employer des bombes spéciales de 12 000 livres, les « Tallboy ». L'attaque orchestrée est exceptionnellement précise (25). L'intensité de cette attaque est d'ailleurs encore visible en surface du site, avec des cratères pouvant aller de vingt-cinq à trente-cinq mètres de diamètre et de quinze mètres de profondeur. Les parties souterraines étant fortement endommagées lors de ce raid aérien, les Allemands prennent conscience que le site de tir est condamné (25). L'essentiel de la main-d'œuvre quitte alors les lieux le 26 septembre 1944 (25).

5. Description des habitats phytosociologiques du site

Le site de la Réserve Naturelle de Mimoyecques correspond à une mosaïque de différentes pelouses et habitats. En effet, on peut observer sur ce site, des pelouses et ourlets calcicoles, différents types de friches ainsi que des végétations ligneuses (6).

5.1. Les pelouses et ourlets calcicoles

5.1.1. Les pelouses calcicoles du site de Mimoyecques, comparaison avec les pelouses des Hauts-de-France

Pour rappel, les pelouses du Nord de la France correspondent à une zone de transition entre :

i. les pelouses nord-ouest européennes présentes dans le Boulonnais, constituées d'une alliance de type *Gentianello amarellae – Avenulion pratensis* d'une part (6) ;

ii. les pelouses centre-ouest européennes présentes dans le plateau Picard, constituées d'une alliance de type *Mesobromion erecti* d'autre part (6).

Sur le site de la Forteresse de Mimoyecques, les pelouses peuvent être rattachées à l'alliance *Gentianello amarellae – Avenulion pratensis*, du fait de la situation du site sur la cuesta nord du boulonnais et de la présence de plusieurs espèces caractéristiques de cette alliance (6). Cette végétation herbacée vivace relativement rase, plus ou moins dense, forme une étroite mosaïque avec les ourlets calcicoles. Sur le site il semblerait que cette végétation ait été maintenue, sous une forme appauvrie, grâce au passage d'engins ayant empêché le développement des espèces sociales telles que le brachypode penné (6).

5.1.2. Les ourlets calcicoles du site

Les ourlets calcicoles présents sont de type mésotrophe à brachypode penné et origan commun (association *Centaureo nemoralis – Origanetum vulgaris*). Cette association végétale correspond au stade dynamique naturel succédant aux pelouses du *Mesobromion erecti*. En l'absence de pression (fauche, pâturage ou passage d'engins motorisés en ce qui concerne Mimoyecques) les espèces sociales, telles que le brachypode penné, colonisent rapidement les systèmes pelousaires et dominent physionomiquement ces ourlets. Ainsi s'installe la végétation herbacée, plus haute que la pelouse (30-60 cm), plus dense et moins riche en espèces. Les espèces

caractéristiques de ces ourlets sont le brachypode penné (*Brachypodium pinnatum*) et l'origan (*Origanum vulgare*). Quelques espèces prairiales, plus ou moins abondantes, peuvent être présentes comme les *Arrhenatherum elatius*, *Leucanthemum vulgare*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus pratensis*, ou encore *Centaurea scabiosa* (6).

Ces deux types d'habitat présentent un intérêt patrimonial à l'échelle européenne. Ils appartiennent tous deux aux pelouses sèches semi-naturelles et au faciès d'embuissonnement sur calcaire (*Festuco-Brometalia*) (6).

5.2. Les différents types de friches du site

Concernant les friches, nous observons sur le site :

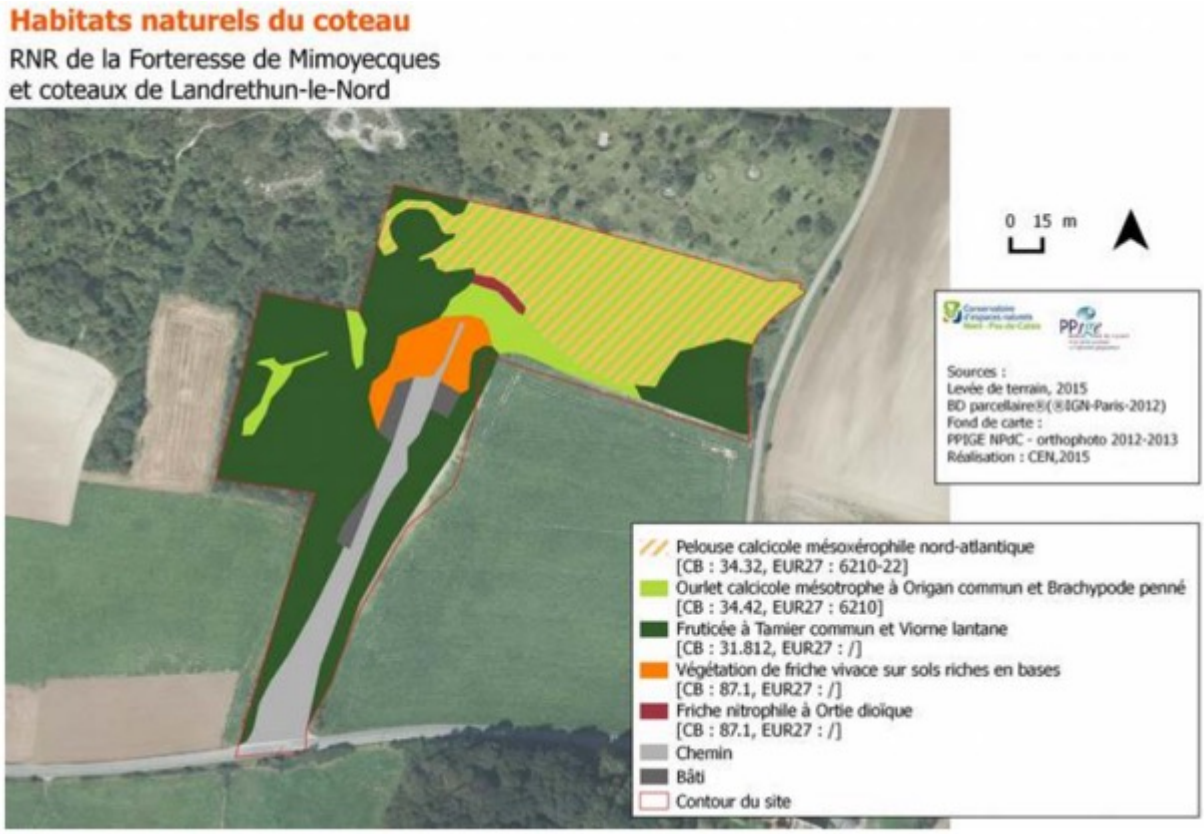
i. une friche nitrophile à ortie dioïque : il s'agit d'une friche colonisée presque exclusivement par l'ortie dioïque (*Urtica dioica*) qui se développe sur le site le long de la rupture de la pente à l'ouest et de la mosaïque pelouse-ourlet (*voir* **Carte 6**) (6) ;

ii. une végétation de la friche vivace sur sols riches en bases (pH > 7) : elle se développe sur le front de taille situé au niveau de l'entrée du souterrain (*voir* **Carte 6**), elle est riche en espèces vivaces de grande taille, d'espèces de friche et accompagnée de pelouses et d'ourlets calcicoles (6).

5.3. La végétation ligneuse du site

Une autre végétation est également présente sur le site. Il s'agit d'une végétation ligneuse qui démontre une fruticée* (formation végétale constituée d'arbustes, arbrisseaux et buissons) c'est-à-dire que, sans intervention, un emboisement fait suite au stade d'ourlet calcicole. Cette fruticée se caractérise par la présence de tamier commun, viorne lantane, troène, prunellier, d'aubépine, de fusain d'Europe et de saule marsault. La transformation de ces ourlets en jeunes boisements peut être également amorcée par le développement de frênes et d'érables (6).

On observe donc une dynamique de la végétation sur le site de la Forteresse de Mimoyecques. En effet, à certains endroits, la matière organique s'accumule et l'horizon superficiel du sol s'épaissit. La composition et la structure de la végétation se modifient, elle devient plus dense et plus haute et la diversité spécifique diminue. Les pelouses calcicoles mésoxérophiles nord-atlantiques subissent une ourlification pour donner des ourlets calcicoles mésotrophes à origan commun et brachypode penné qui vont à leur tour devenir des fourrés calcicoles à tamier commun et viorne lantane. On a donc une implantation de petits ligneux éparses dans un premier temps puis de plus en plus denses pour donner des arbres avec comme finalité une forêt (6).



Carte 6 : Découpage et localisation des différents habitats phytosociologiques de la Forteresse de Mimoyecques.
Source : carte tirée de (6).

6. Contexte climatique et météorologique

6.1. Présentation générale du contexte climatique du site

La RNR de la forteresse de Mimoyecques se trouve à l'extrémité ouest du département du Pas-de-Calais de la Cuesta nord du Boulonais à environ 7,5 km du littoral. À cause de cette conformation géographique, elle bénéficie d'un climat océanique franc qui concerne l'ensemble de la façade ouest de la région tandis que le reste de la région Nord-Pas-de-Calais se trouve majoritairement sous climat océanique modéré voir sous climat continental vers l'Avesnois. Le site est donc soumis à des hivers doux et à des étés tempérés (6).

La température moyenne annuelle avoisine les 10°C avec de faibles écarts thermiques entre les saisons. Elle varie entre 4,1°C en janvier et 17°C en juillet. Il y a très peu de jours de gelées (6).

Concernant les précipitations, la hauteur moyenne annuelle est proche des 700 mm sur la côte puis s'accroît en direction des reliefs du haut-Boulonnais pour atteindre les 800 à 900 mm dans la région de Landrethun-le-Nord et jusqu'à 1000 mm dans la région de Desvres (6).

La proximité d'étendues maritimes de la Manche et de la Mer du Nord apporte une composante essentielle aux conditions climatiques de la région de Landrethun-le-Nord : le vent. En effet, ce vent en provenance majoritairement du Sud-ouest, souffle une grande partie de l'année, parfois violemment (6).

6.2. Climat et températures ressentis durant les années de prospection

Au début de la prospection en fin d'année 2019, le temps était très humide pluvieux et venteux associé à des températures douces, ce qui a permis dans l'ensemble une prolifération correcte des champignons.

L'année 2020, a connu une période de sécheresse durant une bonne partie du printemps, de l'été, et même de l'automne jusque fin octobre. Ce manque de pluie et ces températures supérieures à la normale n'ont donc pas été propices à la pousse des champignons et des orchidées. Ce n'est qu'en fin d'année, aux alentours de novembre, que les températures ont chuté et qu'un retour des pluies accompagnées de rafales ont été enregistrées. À ce moment quelques fructifications fongiques ont eu lieu.

L'année 2021, a été dans son ensemble plus humide que l'année précédente, avec des pluies par intermittence accompagnées d'un vent faible et de températures

plus douces. Le développement des végétaux au printemps et des champignons vers mi-octobre a pu se réaliser sans atteindre une présence significative. Le nombre d'individus était donc plus important qu'en 2020, mais restant néanmoins plus faible par rapport à 2019. Ce contexte est vraisemblablement lié à un sol relativement humide sans l'être tout autant que 2019.

L'année 2022 dans l'ensemble, jusqu'au mois de novembre, s'est caractérisée par peu de pluies, l'absence ou peu de vent et des températures relativement hautes. Ce contexte n'a donc pas favorisé le développement fongique dû à un sol trop asséché. Mais ce contexte a néanmoins contribué à un épanouissement de nombreuses orchidées.

7. Patrimoine géologique du site

7.1. Les roches présentes

Le front de taille qui constitue l'entrée du site, mais également les souterrains permettent l'observation de différents types de roches présentes sur plusieurs mètres d'épaisseur (6). Dans l'ensemble, on retrouve le même type de roches que sur le site de Wavrans-sur-l'Aa et des Coteaux d'Elnes, à savoir :

i. de la craie blanche ;

ii. de la craie durcie ou « *hardgrounds* » ;

iii. des silex ;

iv. de la marne (6).

- La craie blanche

La craie blanche correspond à un type de roche calcaire tendre, formée de granules fins et grossiers aisément perceptibles en effritant des fragments (6). La porosité de cette roche est de l'ordre de 30 à 40%, c'est pourquoi cette roche est relativement légère lorsqu'elle est sèche (6).

La microscopie électronique permet d'en savoir davantage sur la composition et l'origine de cette roche. En effet, l'observation d'un seul grain de craie à l'aide de cet outil permet de mettre en évidence des structures appelées coccolithes. Ces structures particulières correspondent à des facettes de calcite (minéral riche en carbonate de calcium), qui constituent le squelette externe (appelé coccosphère) de certaines microalgues unicellulaires marines. Lorsque ces algues meurent, les squelettes riches en calcium se déposent rapidement au fond de l'eau pour former dans un premier temps des boues. Ces boues vont sédimenter par la suite pendant plusieurs centaines de milliers d'années pour former la craie (6).

- Les surfaces durcies ou « hardgrounds »

Les surfaces durcies ou « hardgrounds » sont constituées de craies identiques à la craie blanche. Cependant, les grains sont plus grossiers et sont cimentés par de la calcite, ce qui rend ces roches moins friables et beaucoup plus difficiles à casser. Ces surfaces témoignent d'un arrêt de sédimentation par la présence de courants marins responsables d'un déplacement des particules, d'un tassement des fonds marins, mais également d'un apport de substances chimiques qui cimentent les particules constituant la craie. Au sein de ces surfaces durcies sont souvent inclus des fossiles ou des silex (6).

- Les silex

Les silex sont des roches siliceuses en forme de rognon ou en lit, de couleur allant du jaune clair au noir et à cassure translucide lisse et conchoïdale, c'est-à-dire en forme de coquille. Leur surface, généralement blanche et granuleuse, constitue l'interface entre la roche encaissante et la silice qui constitue l'essentiel des silex. Ils se forment uniquement dans les roches calcaires dont ils constituent des « accidents » de sédimentation. Dans la région, on les trouve dans la craie, en bancs intercalés entre les niveaux de craie (6).

La formation des silex s'est effectuée au cours de périodes durant lesquelles un arrêt de la sédimentation des coccolithes a eu lieu. Les silex se sont ainsi formés d'une part grâce à la silice présente naturellement dans l'eau de mer sous forme dissoute et d'autre part grâce à silice du squelette de différents organismes comme les éponges par exemple (6).

- La marne

Les marnes sont des roches sédimentaires composées d'un mélange d'argile et de calcaire, avec une teneur en calcaire comprise entre 35 et 65 % (6). Les marnes sont donc considérées comme des intermédiaires entre les argiles et les calcaires **Tableau 10**.

Teneur en calcaire en %.	Moins de 5 %	Entre 5 et 35 %	**Entre 35 et 65 %**	Entre 65 et 95 %	Plus de 95 %
Nom de la roche :	Argile	Argile calcaire	**Marne**	Calcaire argileux	Calcaire

Tableau 10 : Terminologie des roches sédimentaires du pôle argile au pôle calcaire.
Source : tableau élaboré d'après (6).

Comme les argiles, les marnes sont tendres, finement poreuses, friables quand elles sont sèches, plastiques lorsqu'elles sont mouillées. Cependant, à la différence des argiles, elles forment une effervescence en présence d'acides à cause de la présence du calcaire (27).

La plupart du temps, les marnes sont désignées selon leur couleur. On distingue par exemple dans d'autres régions, les Marnes grises du Callovien dans le Gard, Marnes grises de l'Aptien dans le Vaucluse, ou encore les Marnes bleues d'Argenteuil (27).

III. Troisième partie : Contribution à l'inventaire floristique des Réserves Naturelles de la grotte des pelouses d'Acquin-Westbécourt, des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et de la Forteresse de Mimoyecques

Partie rédigée par Nicolas VERDIN

1. Méthodologie employée pour réaliser l'inventaire floristique

En pratique, pour réaliser un inventaire floristique, il convient de respecter certaines règles importantes lors du repérage des espèces en ce qui concerne notamment leur localisation. En effet, la précision de la localisation du relevé est essentielle, et pour ce faire différentes techniques peuvent être utilisées (28). Lorsque cela était possible et en particulier avec des espèces peu présentes sur les sites, nous avons donc opté pour la technique du pointage GPS. Cette technique est plus précise, plus facile à intégrer informatiquement et surtout beaucoup plus rapide avec les outils dont on dispose aujourd'hui (28).

Toutefois, certaines plantes étant repérées sur de grandes superficies, le pointage GPS est alors difficile à mettre en place. Nous avons donc utilisé le découpage parcellaire décrit par le conservatoire d'espaces naturels (CEN) des Hauts-de-France. De ce fait, certains repérages floristiques ne disposent pas de coordonnées GPS, mais uniquement d'un numéro de parcelle dans laquelle les plantes ont été localisées. Ce découpage parcellaire est décrit dans le **Tableau 4***,* **Tableau 5** et dans le **Tableau 9**. Le **Tableau 4** décrit l'ensemble des parcelles appartenant à la Réserve Naturelle Nationale (RNN) et le **Tableau 5** décrit les parcelles gérées par le Conservatoire des Espaces Naturels (CEN) des Hauts-de-France, mais situées hors du périmètre de la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa.

Premier site : Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux calcaires de Wavrans-sur-l'Aa

1. Description des espèces floristiques les plus présentes ou emblématiques du site

1.1. Les orchidées

Le site de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes représente un site important pour la conservation d'orchidées terrestres.

1.1.1. Systématique et généralités sur les orchidées

Les orchidées appartiennent à l'ordre des *Asparagales* et à la famille des Orchidacées (29). Il s'agit d'une très grande famille de plantes avec presque 25 000 espèces. Ainsi, les orchidées représentent environ 10 % des espèces de plantes à fleurs (29). Ce sont des plantes très répandues sur toute la surface du globe malgré le fait que l'on retrouve une majeure partie des orchidées dans les régions chaudes et intertropicales pluvieuses (29, 30).

Les premières orchidées seraient apparues, il y a 80 millions d'années durant la période du Crétacé. Cette estimation a été réalisée suite à la découverte du plus ancien fossile d'orchidée connu à l'heure actuelle datant du Miocène supérieur, il y a environ 15 millions d'années (31).

- **Reconnaître une orchidée : anatomie d'une orchidée**

En règle générale, les orchidées se distinguent très facilement des autres plantes surtout lorsqu'elles sont en fleur, car elles possèdent une série de caractères particuliers.

- <u>L'appareil végétatif</u>

Sous les climats chauds et humides, il arrive que certaines orchidées puissent se présenter sous la forme de lianes herbacées à tige grêle avec sur chaque nœud, une ou deux racines adventives aériennes (29). À titre d'exemple, les vanilliers sont des orchidées ayant cette forme bien particulière de liane grimpante herbacée pouvant atteindre plusieurs mètres de long.

Le plus souvent, les Orchidacées vivent sur les arbres en épiphytes et sont alors pourvues de racines chlorophylliennes, parfois pendantes ou parfois appliquées sur l'arbre hôte. Ces racines n'ont pas de poils absorbants. Ainsi, pour absorber l'eau des pluies et de l'atmosphère, elles ont donc développé un voile formé de plusieurs couches de cellule mortes agissant comme une véritable éponge (29). Du point de vue morphologique, ce type d'orchidées ressemble aux hybrides d'orchidées horticoles disponibles en jardinerie.

Sous nos climats, ce sont toujours des plantes terrestres vivaces, pourvues d'un rhizome plus ou moins court et pourvues ou non de tubercules. Chez la listère par exemple, le rhizome prend un aspect classique avec de nombreuses racines adventives grêles. Chez les *Orchis* et les *Ophrys*, les pousses rhizomateuses sont plus courtes voire pratiquement nulles, et chacune d'elles sont garnies d'un tubercule. En règle générale, on énumère deux tubercules par plante à la floraison, mais certaines espèces peuvent en posséder trois ou plus (29, 32, 33).

La tige des orchidées européennes est simple et donc dépourvue de ramifications. Elle est de section plus ou moins circulaire, rarement anguleuse, pleine ou creuse, glabre ou parfois pourvue de poils. Les feuilles ne sont jamais découpées ou composées, elles possèdent des nervures longitudinales et parfois des nervures secondaires transversales chez certaines espèces. Parfois, les feuilles sont réduites à des écailles ou à des gaines lorsqu'elles ont moins de fonctions, en particulier chez les espèces d'orchidées très mycotrophes. En revanche lorsque les feuilles sont développées, elles peuvent être réparties à la base de la tige (en rosette) ou réparties le long de la tige. À l'exception de quelques espèces présentes en France, les orchidées possèdent des feuilles vertes, parfois tachées de brun-rouge **Photo 3** (32, 33).

- <u>L'appareil reproducteur</u>

Du fait de leur proche parenté au sein des Monocotylédones, les pièces florales des Orchidacées et des Liliacées partagent de grandes similitudes. La comparaison entre les structures florales de ces deux espèces voisines permet de mieux appréhender leurs analogies (32).

En effet, les Liliacées possèdent des fleurs hermaphrodites trimères, c'est-à-dire que toutes les parties florales sont présentes par multiple de trois. Elles sont régulières et disposées symétriquement par rapport au centre de la fleur. Le périanthe est donc composé de 6 tépales pétaloïdes, c'est-à-dire que trois sépales forment le calice et 3 pétales forment la corolle (32).

Chez les Orchidacées, la structure trimère est toujours présente, mais l'adaptation aux insectes pollinisateurs au cours de l'évolution a entrainé la réduction de deux pétales par rapport aux sépales. Le troisième pétale appelé labelle est quant à lui bien visible, il est souvent porteur de signaux particuliers attracteurs pour les insectes qui l'utilisent comme surface d'atterrissage (32, 33). Les parties sexuées, à l'exception de l'ovaire, se sont soudées en une colonne que l'on appelle le gynostème. L'ovaire est uniloculaire et il est localisé sous le périanthe. Il est donc devenu infère contrairement aux liliacées où l'ovaire est supère, c'est-à-dire situé au-dessus du périanthe. Il contient à maturité une grande quantité de petites graines minuscules

d’une longueur de 0,5 mm environ (32). Les étamines sont au nombre de trois chez les Orchidacées alors qu’elles sont au nombre de six chez les Liliacées. Pour la plupart des orchidées de France (excepté chez les *Cypripedioideae*, sous-famille de *Cypripedium calceolus* par exemple), une seule étamine est restée fertile. Les deux autres ne subsistent plus que sous la forme de staminodes (étamines stériles) complètement intégrés dans la paroi de cavité stigmatique ou parfois intégrées uniquement sous la forme de petites taches colorées que l’on appelle points staminodiaux. La seule étamine fertile comporte deux loges placées près du sommet du gynostème, abritant chacune une ou deux pollinies constituées des grains de pollen rassemblés en tétrades elles-mêmes groupées en masses polliniques parfois prolongées par un pédoncule que l’on appelle le caudicule (32, 33).



Photo 3 : Feuilles d'orchidées vertes à nervures longitudinales maculées de brun-rouge ; RNN de Wavrans-sur-l'Aa à gauche et RNR de la Forteresse de Mimoyecques à droite, 2021. Photographies de N. VERDIN.



Photo 4 : *Ophrys apifera*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, 2021.
Photographie de N VERDIN.

- **La symbiose entre orchidées et mycorhizes**

Étant munies de feuilles vertes, on a longtemps supposé que les orchidées européennes étaient autotrophes*, c'est-à-dire que la photosynthèse permettait d'élaborer la totalité des substances nutritives dont les orchidées avaient besoin (32). Mais ce n'est qu'à l'aide de travaux récents, et notamment grâce aux progrès de la génétique, que l'on a découvert que les orchidées dépendaient essentiellement de champignons mycorhiziens pour l'achèvement de leur cycle de vie (34). Des recherches ont même permis de démontrer que les orchidées s'associaient couramment à plusieurs champignons simultanément (35).

Par ailleurs, de par leur petite taille, les graines des orchidées manquent de réserves nutritives pour stimuler leur croissance après la germination et c'est pourquoi, les champignons jouent également un rôle important dans ce processus (34).

- **Les relations orchidées-insectes**

En France, très peu d'espèces d'orchidées sont autogames, c'est-à-dire capables de pratiquer de l'autopollinisation. L'ophrys abeille (*Ophrys apifera*) est un exemple typique d'orchidée autogame capable, par simple courbure des pollinies, de déclencher une pollinisation (30).

Cependant, la plupart des orchidées présentes sur le sol français sont entomophiles strictes. La pollinisation est donc réalisée grâce aux insectes. Les orchidées utilisent pour ce faire trois types de stratégies d'attraction des pollinisateurs (30) :

i. la production d'une ressource alimentaire ;
ii. le piège à odeur ;
iii. le leurre visuel ou sexuel.

- <u>La production d'une ressource alimentaire</u>

Un tiers des espèces françaises produisent du nectar comme ressource alimentaire pour récompenser l'insecte pollinisateur. Le nectar est alors produit soit au fond d'un éperon situé à l'arrière de la fleur (comme c'est le cas chez les espèces des genres *Platanthera* et *Spiranthes*), soit directement sur le labelle grâce à un petit réceptacle situé sur celui-ci (comme chez les *Epipactis*) ou grâce à un sillon situé au centre que l'on appelle : sillon nectarifère (*Neottia ovata*) (30, 33).

Il s'agit d'une relation mutualiste non-spécifique dans laquelle la plante offre une ressource alimentaire qui attire les pollinisateurs. Ce type de fleurs s'adresse à des

pollinisateurs particuliers. En effet, il y a nécessité d'une concordance morphologique entre la longueur des pièces buccales de l'insecte et la profondeur de l'éperon par exemple. Ainsi des papillons, à trompe longue et fine, sont capables d'aller visiter des fleurs munies d'un éperon tubulaire long. En revanche, les Coléoptères et les abeilles qui possèdent des pièces buccales de taille moyenne, vont s'orienter vers des fleurs à éperon peu profond et plus massif. Les insectes à pièces buccales courtes, comme c'est le cas chez les fourmis ou les guêpes, vont se nourrir du nectar produit par le labelle (30).

- Les pièges à odeur

Les autres espèces présentes en France sont pollinisées par tromperie. Le piège à odeur consiste en un premier mode d'attraction de ce type. Celui-ci est uniquement représenté par le sabot de Vénus (*Cypripedium calceolus*), dont le labelle est en forme de poche dans lequel tombent certaines abeilles attirées par le parfum de la fleur (30). Au sein de cette poche, les insectes suivent un trajet orienté vers les structures reproductives de la fleur. Ce trajet oblige l'insecte piégé à passer entre les staminodes et les étamines. Ainsi, à leur contact, du pollen visqueux se colle sur le dos de l'insecte qui ira en déposer dans une autre fleur de sabot de Vénus, dont le stigmate se trouve sur le trajet du visiteur (30).

- Leurres visuels ou sexuels

Les autres orchidées de France qui ne produisent pas de nectar utilisent un leurre visuel ou sexuel pour attirer les insectes pollinisateurs. Les stratégies employées sont très diverses d'une espèce à l'autre.

Chez certaines espèces, en particulier chez l'orchis pyramidal (*Anacamptis pyramidalis*), la stratégie pour attirer les insectes repose sur l'imitation morphologique d'une fleur productrice de nectar. Cette orchidée en effet, qui ne produit pas de nectar, possède une inflorescence dont les caractères telles que la forme, la taille ou encore la couleur imitent des fleurs productrices de nectar afin d'attirer visuellement les insectes (30).

D'autres orchidées, comme celles du genre *Ophrys* vont quant à elles présenter un mimétisme sexuel en plus du leurre visuel. Outre leur labelle qui mime la forme, la taille, la pilosité et les couleurs d'insectes femelles, le labelle émane également des odeurs voisines à des phéromones sexuelles femelles. Les mâles sont alors attirés par ce leurre sexuel et vont rentrer en contact avec les pollinies qui se collent sur leur tête ou leur abdomen. En essayant de s'accoupler avec une autre fleur, ils déposent ainsi les pollinies et assurent alors la pollinisation de la plante. Il est à noter que ce type de pollinisation est très spécifique étant donné qu'il repose principalement sur l'imitation par la fleur, des caractères et des phéromones sexuelles des insectes (30).

Il est à noter également que certaines espèces sont dotées de mécanismes encore plus sophistiqués. Chez l'ophrys araignée (*Ophrys sphegodes*), la quantité de phéromones produite par une fleur pollinisée diminue. De plus, après la pollinisation, elle produit un composé particulier, le farnésyl hexanoate, qui est normalement émis par la femelle du pollinisateur après fécondation par le mâle. La fleur de cette ophrys imite donc le signe de non-réceptivité émis par la femelle du pollinisateur, ce qui conduirait le mâle à orienter sa visite vers les autres fleurs encore réceptives de la plante (30).

1.1.2. Les espèces d'orchidées repérées sur le site

La Réserve Naturelle de Wavrans-sur-l'Aa est reconnue pour la conservation de plusieurs espèces d'orchidées.

Les différentes espèces d'orchidées repérées sur le site entre 2020 et 2022 sont répertoriées dans le **Tableau 11**. Les genres les plus fréquemment rencontrés sur le site sont les genres *Neottia*, *Orchis* et *Ophrys*.

FAMILLE :	NOM DE GENRE :	ESPECES :
ORCHIDACEAE	***Cephalanthera***	*C. damasonium*
	Neottia	*N. ovata*
	Epipactis	*E. atrorubens*
	Platanthera	*P. chlorantha*
	Gymnadenia	*G. conopsea*
	Orchis	*O. anthropophora*
		O. purpurea
		O. mascula
	Ophrys	*O. apifera*

Tableau 11 : Liste des espèces d'orchidées repérées sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes entre 2020 et 2022.

- **Le genre *Cephalanthera***

Cephalanthera damasonium (Mill.) Druce, 1906

La céphalanthère blanche (*Cephalanthera damasonium*) est une plante haute de quinze à soixante centimètres, dont la tige est sinueuse, glabre ou parfois un peu pubescente au sommet (32).

Les deux à six feuilles vertes sont courtes, planes à légèrement carénées, en forme de lance (elles sont dites lancéolées) (32).

Les bractées*, organes qui sous-tendent les fleurs, sont vertes et ressemblent aux feuilles. Elles sont plus longues que l'ovaire (32).

Lorsque l'agencement floral se compose de plusieurs fleurs comme c'est le cas chez la céphalanthère, on parle alors d'inflorescence. Celle-ci peut être lâche avec très peu de fleurs ou dense avec jusqu'à quinze à vingt fleurs. Les fleurs sont blanches à jaunâtres, dressées et presque fermées. Les fleurs comportent un labelle d'une dizaine à une quinzaine de millimètres. Ce labelle est dépourvu d'éperon (32).

La floraison de la céphalanthère blanche s'étale de fin mai à fin juin sur le site de Wavrans-sur-l'Aa. Sur le site, elle est observable au sommet du coteau d'Elnes, dans les sous-bois mi-ombragés.

La céphalanthère blanche est considérée comme une plante vulnérable dans la région du Nord-Pas-de-Calais, il est donc important de la préserver.



Photo 5 : Inflorescence de *Cephalanthera damasonium*, coteau d'Elnes, mai 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 6 : *Rhagonycha fulva* dans une fleur de *Cephalanthera damasonium*, coteau d'Elnes, mai 2022.
Photographie de N. VERDIN.

- **Le genre *Neottia***

Neottia ovata (L.) Bluff & Fingerh, 1837

La listère à feuilles ovales ou grande listère (*Neottia ovata*) est une orchidée facilement reconnaissable. Il s'agit d'une plante assez élancée, avec une taille comprise entre vingt et soixante centimètres (32).

Cette orchidée, entièrement verte, est pourvue d'une tige relativement longue pourvue de poils blanchâtres à son extrémité supérieure (32).

Les deux feuilles, insérées sur le tiers inférieur de la tige, sont ovales, opposées et nettement nervurées. Les feuilles sont mucronées, c'est-à-dire terminées à leur extrémité par une petite pointe aigüe appelée mucron (32).

Contrairement à d'autres orchidées, l'inflorescence est plutôt lâche et comporte entre vingt et quatre-vingts fleurs relativement écartées les unes des autres (32).

Les fleurs vertes sont constituées de sépales et de pétales peu rapprochés les uns des autres, mais peuvent toutefois donner l'impression de former un casque lâche. Le labelle est mince mais très allongé et orienté vers le bas. Il présente une cupule nectarifère à sa base qui attire un grand nombre d'insectes. Il est muni d'un sillon longitudinal descendant jusqu'à une échancrure qui divise le label en deux lobes. Les fleurs sont dépourvues d'éperon (32).

- **Le genre *Epipactis***

Epipactis atrorubens (Hoffm.) Besser, 1809

L'épipactis brun-rouge (*Epipactis atrorubens*) est une orchidée des pelouses calcicoles exceptionnelle et en danger critique d'extinction dans les départements du Nord et du Pas-de-Calais. Autrefois plus répandue, l'espèce s'est raréfiée à la suite de l'abandon du pâturage sur les coteaux calcaires. Seules trois stations sont encore connues dans le Nord et le Pas-de-Calais, deux sont situées dans l'Artois septentrional et une dans l'Avesnois sur le Mont de Baives (10).

L'épipactis brun-rouge est une orchidée haute de vingt à quatre-vingts centimètres, munie d'une tige verte grisâtre à violacée et pubescente au sommet (32).

Sur cette tige, sont attachées cinq à quinze feuilles caulinaires, embrassantes (englobant la tige), vertes parfois lavées de violet. Les feuilles inférieures sont parfois ovales alors que les feuilles supérieures sont généralement lancéolées (c'est-à-dire en forme de lance). Les bractées, sortes de feuilles modifiées qui sous-tendent les fleurs, sont vertes et fines. On note une différence de taille entre les bractées supérieures et inférieures. En effet, ces dernières sont souvent plus longues que les fleurs alors que les bractées supérieures sont plus courtes (32).

L'inflorescence de l'*Epipactis atrorubens* comptabilise entre dix à cinquante fleurs bien souvent espacées les unes des autres et réparties sur une hauteur de dix à vingt-cinq centimètres en moyenne. Lorsque les fleurs sont assez espacées, l'inflorescence est dite laxiflore*. Les fleurs pourpre-violacé parfois lavées de brun-verdâtre sont pendantes, munies de sépales et de pétales pubescents à l'extérieur. La partie proximale du labelle appelée hypochile est cupulaire (en forme de petite coupe) et nectarifère (32).



Photo 7 : *Epipactis atrorubens*, Wavrans-sur-l'Aa, 2021.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 8 : Fleurs de l'*Epipactis atrorubens*, Wavrans-sur l'Aa, 2021.
Photographie de N VERDIN.

- **Le genre *Platanthera***

***Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb., 1828**

La platanthère verte (*Platanthera chlorantha*) est une plante d'aspect robuste, haute de trente-cinq à cinquante-cinq centimètres en moyenne (32).

Elle comporte généralement deux grandes feuilles basilaires (rarement trois) elliptiques à ovales de couleur verte (32).

Les bractées foliacées vertes sont assez larges. Les bractées de la partie supérieure de l'inflorescence sont aussi larges que l'ovaire. En revanche, les bractées inférieures sont un peu plus courtes que les fleurs (32).

L'inflorescence de vingt-trois centimètres de hauteur est sublaxiflore*. Elle contient de huit à une trentaine de fleurs. Toutefois, certains spécimens peuvent contenir jusqu'à une quarantaine de fleurs (32).

Les fleurs sont blanches et légèrement verdâtres. Elles sont légèrement odorantes, surtout la nuit. Les sépales latéraux sont écartés ou étalés, le sépale dorsal est large, cordiforme* (en forme de cœur) et connivent en casque. Le labelle est relativement étroit, linguiforme, pendant à plus ou moins recourbé en arrière. La base du labelle est relativement blanche alors que la partie terminale est de couleur verte jaunâtre ou vert citron. Les loges polliniques sont divergentes et écartées de trois à cinq millimètres à la base. La floraison de la platanthère verte s'étale de mai à août (32).

Platanthera chlorantha est souvent confondue avec d'autres espèces relativement proches sur le plan morphologique. Par ailleurs, la répartition des espèces proches telles que *Platanthera fornicata* et *Platanthera bifolia*, reste assez incertaine. Certaines différences morphologiques, comme la variation des insertions des loges polliniques par exemple (**Tableau 12**), permettraient de différencier sur le terrain ces différentes espèces, mais ne semblent pas être décisives (32).

ESPECE :	INSERTION DES LOGES :	CAUDICULES DES POLLINIES :
P. chlorantha	Loges divergentes (/ \), écartées de 3 à 5 mm.	Longs (1 à 2,5 mm)
P. fornicata	Loges rapprochées et parallèles (II).	Très courts (0,2 à 0,5 mm)
P. bifolia	Loges parallèles (II) très rapprochées, écart de 1 mm.	Très courts (0,2 à 0,5 mm)

Tableau 12 : Différences entre les espèces de plantanthères afin d'éviter les confusions.
Source : tableau élaboré d'après (32).

La plantanthère verte a été observée sur le coteau d'Elnes dans les ourlets calcicoles.



Photo 9 : *Plantanthera chlorantha*, coteau d'Elnes, juin 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 10 : Labelle de *Platanthera chlorantha*, coteau d'Elnes, juin 2022.
Photographie N. VERDIN.

- **Le genre *Gymnadenia***

Le genre *Gymnadenia* est représenté à Wavrans-sur-l'Aa par l'espèce *Gymnadenia conopsea*.

Gymnadenia conopsea (L.) R.Br., 1813

L'orchis moucheron (*Gymnadenia conopsea*), est une orchidée relativement élancée, haute de vingt à soixante centimètres (32).

Les feuilles basales sont dressées, vertes, linéaires, canalicules, c'est-à-dire en marquées d'un canal en forme de gouttière. Les bractées sont linéaires, vertes parfois teintées de violet (32).

L'inflorescence comporte entre vingt à quatre-vingts fleurs (32). Les fleurs sont de couleur lilas ou parfois de couleur rose pâle. Le sépale dorsal ainsi que les pétales latéraux sont connivents en casque. Ces pièces florales sont, en effet, très rapprochées donnant un aspect de casque, mais ne sont pas soudées entre elles. Le labelle est trilobé, avec des lobes latéraux égalant en taille le lobe médian. Les fleurs sont munies d'un éperon filiforme, arqué* vers le bas et nettement visible avec une taille deux fois supérieure à celle de l'ovaire. Les fleurs sont agréablement parfumées (32).

La floraison de cette espèce débute vers la fin du mois de mai et peut durer jusqu'en août (32).

L'orchis moucheron est présente sur une grande partie de la parcelle 109 de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa, y compris sur la partie ouest de la parcelle 495 du coteau d'Elnes. En 2021, très peu d'individus ont été répertoriés, en revanche en 2022 plus d'une centaine d'individus pouvaient être observés à la fois sur les parcelles 109 et 495.



Photo 11 : Orchis moucheron (*Gymnadenia conopsea*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mai 2022. Photographie de N. VERDIN.



Photo 12 : Orchis moucheron (*Gymnadenia conopsea*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, juillet 2021. Photographie de N. VERDIN.

- **Le genre *Orchis***

Le genre orchis est présent à Wavrans-sur-l'Aa avec, notamment, trois espèces bien développées au sein du site telles que *Orchis anthropophora*, *Orchis pupurea* et *Orchis mascula*.

Orchis anthropophora (L.) All., 1785

Orchis anthropophora ou orchis homme-pendu, est une orchidée des pelouses calcicoles très rare et vulnérable dans le Nord et le Pas-de-Calais (10).

Il s'agit d'une plante haute de dix à quarante centimètres en moyenne. La tige est glabre et cylindrique (32).

Les feuilles, comprises entre cinq à dix en moyenne, sont vertes un peu glauque et non maculées. Les nervures des feuilles sont longitudinales et nettement visibles. Elles ont une forme oblongue à lancéolée. Elles sont réparties en rosette à la base du pied et les feuilles médianes sont dressées (32).

L'inflorescence est allongée, plus dense au sommet de la plante, et peut contenir jusqu'à cinquante fleurs. Les pétales latéraux et le sépale dorsal ont la particularité, comme chez la plupart des orchis, d'être connivents et de former ainsi un casque. Les sépales sont verts, bordés de rouge, et parfois marqués de lignes rouges-orangées très discrètes. Les pétales sont linaires, verts pâles, et cachés dans le casque. Le labelle, pendant, comporte trois lobes relativement longs de dix à quinze millimètres. Le lobe médian est plus long en comparaison aux deux autres et il a la particularité d'être divisé en deux. Le labelle est de couleur jaune à jaune-verdâtre au centre, et les bords sont rouges à rouge-orangé (32, 33).

Dans les cladogrammes, *Orchis anthropohora* semble être une espèce ancestrale caractérisée par la présence d'une cupule à la base du labelle. Cette structure est en réalité une ébauche d'éperon (32). L'absence d'éperon avait conduit semblerait-il, les botanistes du XIX^{e} siècle, à classer cette espèce dans un genre particulier qu'ils ont nommé *Aceras*, signifiant « sans corne ». Cependant les travaux de phylogénie moléculaire ainsi que l'hybridation fréquente de cette espèce avec d'autres orchis du groupe *Orchis militaris* ont permis aux spécialistes de replacer cette espèce dans le genre *Orchis* (33).

L'orchis homme-pendu est une orchidée que l'on peut observer sur les parcelles 910 et 109 de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa. On peut également observer cette orchidée sur la partie ouest du sommet du coteau d'Elnes, sur la parcelle 495. En 2020

et 2021, l’orchis homme-pendu était relativement peu observable sur l’ensemble du site. En effet, quelques individus ont été observés de façon sporadique sur les parcelles 910 et 109 sur le site de Wavrans-sur-l’Aa. Néanmoins, peut-être en vue de conditions climatiques plus favorables, plusieurs individus ont été comptabilisés entre fin avril et fin mai 2022 surtout sur la parcelle 109 et y compris sur la parcelle 495 du coteau d’Elnes.



Photo 13 : *Orchis anthropophora*, Wavrans-sur-l'Aa, avril 2021.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 14 : Fleur de l'*Orchis anthropophora*, Wavrans-sur-l'Aa, avril 2021.
Photographie de N. VERDIN.

Orchis purpurea Huds., 1762

L’orchis pourpre (*Orchis pupurea*) est une orchidée haute de trente à quatre-vingts centimètres en moyenne, munie d’une tige robuste teintée de pourpre au sommet (32).

On compte entre trois à huit feuilles basilaires dressées, lancéolées, vertes non maculées, plutôt brillantes sur le dessus. Les feuilles caulinaires, au nombre de trois à huit, sont beaucoup plus petites que les feuilles basilaires. Les bractées rosâtres qui sous-tendent les fleurs, sont très discrètes avec une taille comprise entre deux et trois millimètres environ (32).

L’orchis pourpre compte entre vingt-cinq et deux cents grandes fleurs. Le casque est ovoïde à fond vert ponctué et veiné de pourpre foncé. Le labelle est trilobé, avec des lobes latéraux plus étroits que le lobe médian. Ce dernier est échancré et pourvu d’une petite dent à l’angle d’incision. Il est de couleur blanche, parfois lavé de rose pourpre sur les bords et ponctué de petits poils pourpres en son centre. Les fleurs sont munies d’un éperon rose, courbé vers le bas, et long de quatre à huit millimètres (32).

L’orchis pourpre est très polymorphe dans la découpure de son labelle et ses couleurs. En effet, plus de trente formes différentes ont été décrites (32).

On peut observer la floraison de l’orchidée pourpre à Wavrans-sur-l’Aa entre le mois d’avril et le mois de juin. Elles sont présentes aussi bien sur les pelouses calcaires que dans les parties boisées de la parcelle 0109.



Photo 15 : Inflorescence de l'*Orchis pupurea*, Wavrans-sur-l'Aa, mai 2023. Le labelle blanc est trilobé avec un lobe médian incisé et pourvu d'une dent à l'angle d'incision.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 16 : Fleurs de l'*Orchis purpurea*, Wavrans-sur-l'Aa, 2021. Sur cette photographie les poils roses du labelle son bien visibles. *Orchis purpurea* est assez polymorphe, avec des formes et des couleurs assez variables.
Photographie N. VERDIN.

Orchis mascula (L.) L., 1755

L’orchis mâle (*Orchis mascula*) est une plante robuste haute de vingt à soixante centimètres en moyenne. La tige est verte à la base, rougeâtre dans la partie haute (32).

Les feuilles basilaires, au nombre de deux à quatre, sont regroupées en rosette. Elles sont assez larges et souvent maculées de noir-violacé ou de brun-violacé. Les deux à quatre feuilles caulinaires sont généralement plus petites. La dernière feuille caulinaire est souvent engainante, c'est-à-dire qu’elle forme une gaine ou un manchon autour la tige (32).

Les bractées sont assez courtes, elles sont membraneuses et prennent une couleur presque similaire aux fleurs (32).

Les fleurs sont bien colorées avec des couleurs variant du rouge purpurin au violacé. Les sépales latéraux sont ovales et dressés verticalement. Le sépale dorsal et parfois légèrement dressé ou connivent en casque avec les pétales latéraux. Le labelle est souvent plié vers le bas lui donnant un aspect convexe. Ce labelle est formé de trois lobes, avec un lobe médian ainsi que deux lobes latéraux. Le lobe médian est lui-même divisé en deux parties parfois séparées par une petite dent très discrète. Il est à noter également que ce lobe médian est nettement plus long et plus large que les lobes latéraux qui, lorsqu’ils s’orientent vers l’arrière, donnent l’impression qu’ils vont passer sous le labelle. La fleur est également munie d’un éperon relativement long pouvant avoisiner les uns à deux centimètres (32).

La floraison de cette orchidée est relativement précoce, en effet, on peut l’observer dès le mois d’avril sur les coteaux de Wavrans-sur-l’Aa surtout sur la parcelle 910.



Photo 17 : Orchis mâle (*Orchis mascula*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, avril 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 18 : Fleur de l'orchis mâle (*Orchis mascula*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, avril 2022. Sur cette photographie, on observe les sépales latéraux dressés ainsi que le sépale dorsal connivent en casque.
Photographie N. VERDIN.

- **Le genre *Ophrys***

Ophrys apifera Huds., 1762

L'ophrys abeille (*Ophrys apifera*) est une plante relativement robuste, haute de vingt à soixante centimètres (32).

Les feuilles vertes sont disposées en rosette à la base. Les feuilles caulinaires sont lancéolées et engainantes. Les bractées sont vertes grisâtres et dépassent les fleurs (32).

L'inflorescence est laxiflore*, elle contient entre quatre à douze fleurs au maximum. Les sépales des fleurs sont lancéolés à ovales, de couleur rose plus ou moins foncé, parfois même de couleur très claire ou blanche. Les sépales comportent une nervure verte longitudinale et médiane bien visible. Le sépale dorsal est d'abord dressé puis se rabat fortement en arrière. Les pétales de couleur verte et de très petite taille sont obliquement dirigés en avant. Ils sont triangulaires, relativement velus, et à bords fortement enroulés. Chez certaines variétés, les pétales peuvent prendre d'autres couleurs ou d'autres formes. Le labelle est profondément trilobé à la base. Il est long et étalé sur une dizaine de millimètres. Il est velouté, brun-rougeâtre à noirâtre, muni d'une pilosité marginale brune ou blanche. Les lobes latéraux sont aigus, courts, dressés en avant et munis d'une forte pilosité de couleur généralement brunâtre. Le lobe médian est bombé brun à brun-vert, orné en son centre d'un dessin brun bordé de jaune-vert. Ce dessin englobe, à la base du lobe médian une partie plus orangée. Le labelle se termine par un appendice de deux à trois millimètres de long, recourbé vers le bas. Le gynostème de couleur verte est très développé et présente un bec sinueux. Il forme un angle obtus avec le labelle (32).

L'ophrys abeille est autogame. En effet, les pollinies sorties de leurs loges pendent souvent vers le stigmate. Le vent peut donc à lui seul déclencher la pollinisation. Cette autogamie serait à l'origine de variations. On pense qu'elle serait responsable de la transmission de variations à la fois dans le dessin, dans la coloration du labelle, ou encore dans la forme des pétales, aux descendants. Quelques formes variables repérées à plusieurs reprises ont donné naissance à des variétés (32, 33). Parmi les variétés décrites dans la littérature, on peut citer :

i. la variété *aurita* ;
ii. la variété *friburgensis* ;
iii. la variété *botteronii* ;
iv. la variété *bicolor* ;
v. la variété *trollii.*

La floraison de l'ophrys abeille, s'étale d'avril à juillet. Cette orchidée préfère les habitats de pleine lumière, comme c'est le cas à Wavrans-sur l'Aa où on peut l'observer sur le versant sud de la parcelle 0109.



Photo 19 : Oprhys abeille (*Ophrys apifera*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, juin 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 20 : Fleurs de l'ophrys abeille (*Ophrys apifera*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, juin 2022.
Photographie de N. VERDIN.

1.2. Les *Cyperaceae*

1.2.1. Généralités et rappels sur les *Cyperaceae*, famille des *Carex*

Les *Carex* ou laîches représentent un genre de plantes appartenant à la famille des *Cyperaceae*. L'aspect des *Cyperaceae* est voisin de celui des *Poaceae*, famille des céréales en général, auxquelles on les compare habituellement (29).

Ainsi, les *Carex* ont un port graminoïde, des fleurs regroupées en une inflorescence prenant le nom d'épi et un ovaire uniloculaire (29).

Toutefois, on note certaines différences avec les *Poaceae*. En effet chez les *Carex*, les feuilles s'insèrent sur trois génératrices et la tige a une section triangulaire contrairement aux *Poaceae*, où la section est ronde. De plus, les fleurs des *Carex* comportent des structures anatomiques différentes : les écailles, les soies et les utricules. Ces fleurs sont d'ailleurs, pour la plupart des *Carex*, unisexuées c'est-à-dire que l'on distingue d'une part des fleurs uniquement mâles et d'autre part des fleurs uniquement femelles sur un même pied (29).

Les *Cypereraceae* sont essentiellement des plantes des milieux humides. Leurs feuilles sont riches en silice et coupantes, c'est pourquoi elles ne peuvent être consommées par le bétail. Seuls les fruits peuvent être consommés par les oiseaux, mais ils sont en revanche trop petits pour être consommés par l'homme (29).

1.2.2. Les *Carex* relevés sur le site

- **La laîche printanière (*Carex caryophyllea* Latour., 1785)**

La laîche printanière (*Carex caryophyllea*) est une plante vivace appartenant au groupe des Hétérostachyés.

La tige, haute d'une dizaine de centimètres ou plus, est engainée par les feuilles sur plus de cinq à vingt pourcents de sa hauteur.

Les feuilles sont toutes inférieures à quatre millimètres de large. La feuille supérieure présente un limbe généralement rudimentaire. La bractée inférieure est normalement engainante.

Les inflorescences sont relativement longues. La plante présente des épis morphologiquement différenciés (particularités des Hétérostachyés). On distingue deux épis femelles et un épi mâle terminal, souvent claviforme, d'un diamètre supérieur à deux millimètres et qui, avec une taille comprise entre un à quatre

centimètres, dépasse largement les épis femelles. Les épis femelles, plus courts avec une taille avoisinante le centimètre, sont écartés par rapport à l'épi mâle. Les fleurs femelles présentent généralement trois stigmates. Les utricules mûrs sont souvent inférieurs à cinq millimètres et présentent des faces pubescentes.

La floraison de la laîche printanière a lieu de fin mars à mai. Celle-ci est relativement présente sur l'ensemble des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.



Photo 21 : Laîche printanière (*Carex caryophyllea*) à Wavrans-sur-l'Aa, avril 2021. Sur cette photographie, on observe l'épi mâle avec les étamines (en haut), ainsi que les deux épis inférieurs femelles plus courts (en bas).
Photographie de N. VERDIN.

1.3. Les *Juncaceae*

1.3.1. Généralités sur les *Juncaceae*

La famille des *Juncaceae* comprend environ quatre cents espèces. Cette famille regroupe essentiellement des plantes herbacées des milieux humides, des zones froides à tempérées. Au sein de cette famille, on trouve les joncs du genre *Juncus* et les luzules du genre *Luzula* (29).

1.3.2. Les *Juncaceae* relevées sur le site

- **La luzule des champs (*Luzula campestris* (L.) DC., 1805)**

La luzule des champs (*Luzula campestris*) est une plante vivace appartenant à la famille des *Juncaceae*.

Cette plante stolonifère, haute de dix à quarante centimètres, comporte des feuilles linéaires, étroites, alternes* et poilues. Les feuilles des luzules sont planes, ainsi, elles se distinguent des feuilles cylindriques des joncs.

L'inflorescence, divisée en deux à six rameaux, est assez dense. Elle comporte de nombreuses fleurs brunâtres disposées en épis ovoïdes. Ces épis dépassent généralement les feuilles florales. En ce qui concerne les étamines, elles comportent des anthères* trois fois plus longues que le filet.



Photo 22 : *Luzula campestris*, Coteau d'Elnes, avril 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 23 : Inflorescences de *Luzula campestris*, Coteau d'Elnes, avril 2022.
Photographie de N. VERDIN.

1.4. Les *Renonculaceae*

1.4.1. Généralités sur la famille des *Renonculaceae*

Les *Ranunculaceae* ou Renonculacées en français représentent une famille qui renferme de nombreuses espèces dont la majorité sont vivaces dans nos régions tempérées. Beaucoup d'espèces présentes en France attirent l'attention et l'œil des observateurs par rapports à la plupart des autres fleurs, du fait de leur floraison printanière. Parmi les espèces les plus représentatives du site de Wavrans-sur-l'Aa, on peut citer : l'anémone sylvie (*Anemone nemorosa*), la ficaire (*Ficaria verna*) ou encore l'ancolie commune (*Aquilegia vulgaris*).

Les Renonculacées sont connues pour renfermer, en quantités variables en fonction des espèces, un certain nombre de composés toxiques pouvant s'avérer dangereux pour l'homme et l'animal. Elles peuvent en effet contenir des alcaloïdes, des hétérosides ou encore des lactones telles que la protoanémonine (36).

La protoanémonine est une molécule produite à partir de la ranunculine grâce à des enzymes végétales endogènes, en particulier lorsque la plante est blessée. Cette lactone est connue pour ses propriétés irritantes pouvant être à l'origine de dermatites, lors du contact de la plante blessée avec la peau ou les muqueuses (37, 38).

Cependant, malgré sa toxicité, la protanémonine aurait démontré des propriétés antimicrobiennes et fongicides intéressantes sur le plan pharmacologique. Elle serait active sur un large éventail de bactéries aérobies et anaérobies* Gram-positives et Gram-négatives, ainsi que sur certaines espèces de levures (38).

De plus, la famille des Renonculacées est connue pour son utilisation en médecine traditionnelle et complémentaire. La pertinence pharmaceutique de cette famille de plantes se reflète dans le fait qu'un certain nombre de monographies de renonculacées font partie de pharmacopées nationales (38). À titre d'exemple, la Pharmacopée française répertorie une monographie pour la préparation homéopathique d'une teinture mère à partir de *Clematis vitalba* avec une teneur maximale en protoanémonine de 0,1 % (m/m) de protoanémonine exprimée en α-angélicalactone (38–40).

1.4.2. Les *Ranonculaceae* relevées sur le site

L'ensemble des *Ranonculaceae* relevées sur le site est résumé dans le tableau suivant :

FAMILLE :	NOM DE GENRE :	ESPECES :
RANONCULACEAE	***Anemone***	*A. nemorosa*
	Ficaria	*F. verna*
	Aquilegia	*A. vulgaris*
	Ranunculus	*R. bulbosus*

Tableau 13 : Liste des espèces de *Ranunculaceae* relevées sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes entre 2020 et 2022.

- **L'anémone sylvie (*Anemone nemorosa* L., 1753)**

L'anémone des bois ou anémone sylvie (*Anemone nemorosa*) est une plante à souche horizontale, allongée, charnue et cassante.

Le pédoncule floral, haut de dix à trente centimètres, est relativement grêle et légèrement pubescent. Ce pédoncule, étant dépourvu de feuilles, prend le nom de hampe florale.

Loin de la hampe, seules deux à trois feuilles sont présentes. Elles sont palmatiséquées, c'est-à-dire divisées jusqu'au pétiole en trois à cinq segments répartis comme une main. Ces segments incisés-dentés sont pétiolulés, c'est-à-dire portés par un pétiolule.

Les fleurs, de couleur blanche à rose purpurine, sont solitaires et comportent de cinq à jusqu'à huit (six la plupart du temps) tépales pétaloïdes ovales et glabres. Les fleurs comportent de nombreuses étamines. Les carpelles sont pubescents, étalés, à bec glabre n'égalant pas la moitié de leur longueur.

En ce qui concerne leur écologie, l'anémone des bois est comme son nom l'indique, une plante typique des sous-bois.

Cette fleur forme au printemps, entre mars et avril, de jolis tapis floraux qui bordent les chemins de randonnée du site de Wavrans-sur-l'Aa et du coteau d'Elnes.



Photo 24 : Anémone des bois (*Anemone nemorosa*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mars 2022. Photographie de N. VERDIN.



Photo 25 : anémone des bois (*Anemone nemorosa*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mars 2021. Photographie de N. VERDIN.

- **La ficaire (*Ficaria verna* Huds., 1762)**

La ficaire (*Ficaria verna*) est une plante herbacée vivace haute de cinq centimètres en moyenne et d'une dizaine de centimètres au maximum.

La plante comporte une tige souterraine portant de fines racines ainsi que des tubercules fusiformes capables de stocker de l'amidon au sein d'amyloplastes.

Les feuilles de la ficaire possèdent un limbe en forme de cœur, glabre et de couleur verte. Ce limbe est sillonné de nervures plus claires qui se rejoignent toutes vers le pétiole. Ce pétiole est bien souvent cannelé et parfois légèrement renflé à la base.

Les fleurs sont facilement reconnaissables par leur couleur jaune brillant. Ces fleurs s'insèrent sur un pédoncule qui, en règle générale, n'excède pas la dizaine de centimètres. Néanmoins, il arrive parfois que ce pédoncule puisse prendre des tailles disproportionnées chez certains spécimens. En ce qui concerne le reste des pièces florales, les fleurs sont munies de trois sépales verts et de six à douze pétales qui composent la corolle. Les fleurs comportent de nombreuses étamines ainsi que de nombreux carpelles.

Les fleurs de la ficaire, pouvant paraître très anodines, ont la particularité de s'ouvrir le matin et de se refermer le soir. Cette pratique de mouvements intermittents liés à un cycle circadien s'appelle : la nyctinastie (41, 42). Plusieurs expériences déjà menées ont démontré que ces mouvements sont influencés par un certain nombre de facteurs exogènes tels que la lumière, l'humidité, la température mais aussi par des facteurs endogènes comme les hormones ou encore les nutriments (41, 43).

À maturité, le fruit appelé polyakène, se compose de plusieurs akènes globuleux et très légèrement pubescents à la loupe.

La ficaire est parfois confondue avec le populage des marais (*Caltha palustris*), une autre Renonculacée typique des milieux humides tels que les prairies humides, les marécages, ou le bord des cours d'eau (*voir* **Photo 28**). Même si les feuilles de cette dernière peuvent à première vue présenter des similitudes, elles sont souvent bien plus grandes que celles de la ficaire et sont denticulées. De plus, les fleurs ne sont munies que de cinq à huit sépales pétaloïdes jaunes (44).

La ficaire est une plante assez commune. Sur la Réserve Naturelle de Wavrans-sur-l'Aa, sa floraison a lieu essentiellement entre février et mai, où elle forme des tapis fleuris dans les parties boisées des coteaux.



Photo 26 : Ficaire (*Ficaria verna*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mars 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 27 : Fleur de ficaire (*Ficaria verna*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mars 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 28 : Le populage des marais (*Caltha palustris*), RNN des étangs du Romelaëre, avril 2019.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 29 : Fleurs de populage des marais (*Caltha palustris*), RNN des étangs du Romelaëre, avril 2019.
Photographie de N. VERDIN.

- **L’ancolie commune (*Aquilegia vulgaris* L., 1753)**

L’ancolie commune (*Aquilegia vulgaris*) est une plante vivace herbacée haute de trente centimètres à un mètre.

La tige est pubescente et rameuse sur les parties hautes.

Les feuilles inférieures sont longuement pétiolées, biternées*, à folioles larges de quatre centimètres environ. Les feuilles supérieures sont sessiles à lobes souvent entiers.

Les fleurs sont souvent bleues, voire bleu-violet, grandes et longuement pédonculées. Les éperons sont recourbés en crochet. Ils égalent bien souvent les lames florales, ou sont parfois légèrement plus courts. Les étamines dépassent légèrement les lames. La floraison de l’ancolie commune s’échelonne de mai à juillet.

L’origine du nom latin de l’ancolie commune « *aquilegia* » proviendrait de la racine latine *aquilegus*, ce qui signifierait « recueille d’eau ». Mais pour d’autres auteurs, ce nom dériverait de la racine *aquila* qui signifie aigle, car les éperons des fleurs ressembleraient aux serres d’un aigle. C’est pourquoi, l’ancolie commune est parfois appelée aiglantine par d’anciens botanistes. De même, l’ancolie est surnommée colombine, car la fleur représenterait cinq colombes en train de boire à une coupe (45).



Photo 30 : Fleur d'ancolie commune, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mai 2021.
Photographie de N. VERDIN.

1.5. Les *Celastraceae*

1.5.1. Généralités sur la famille des *Celastraceae*

La famille des *Celastraceae* se compose de 98 genres et de 1 200 espèces environ. Il s'agit d'une famille qui, pour l'essentielle, se compose de plantes tropicales et regroupe surtout des arbres, des arbustes et des lianes (46). Dans nos régions, cette famille est représentée par le fusain et la parnassie des marais (*Parnassia palustris*).

1.5.2. Les *Celastraceae* relevées sur le site

- **La parnassie des marais (*Parnassia palustris* L., 1753)**

La parnassie des marais (*Parnassia palustris*) est une plante de la famille des *Celastraceae*.

Il s'agit d'une plante vivace, glabre, à souche courte. La tige verte, haute de dix à trente centimètres, est dressée (47), simple et anguleuse.

La plante possède des feuilles radicales disposées en rosette. Ces feuilles sont longuement pétiolées, c'est-à-dire à dire munies d'un long pétiole qui réunit le limbe de la feuille à la tige. Elles prennent une forme ovale ou de cœur et présentent des nervures convergentes. La tige ne possède qu'une seule feuille caulinaire, elle aussi de forme ovale ressemblant à un cœur. Cependant, cette feuille n'est pas pétiolée, on dit alors qu'elle est sessile, autrement dit, le limbe se fixe directement à l'axe de la tige. Cette dernière est de plus embrassante, ce qui signifie que le limbe entoure la tige (47).

Les fleurs sont solitaires et terminales. La corolle se compose de cinq pétales blancs d'une dizaine de millimètres, relativement plus longs que les sépales. Les pétales sont marqués par des veines convergentes transparentes. La fleur comporte cinq étamines, cinq staminodes (étamines stériles) à cils glanduleux et quatre stigmates (*voir* **Photo 31**) (47).

Le fruit se compose d'une capsule à quatre valves (47).

Cette plante préfère les zones marécageuses ou encore marnicoles comme c'est le cas à Wavrans-sur-l'Aa.



Photo 31 : La parnassie des marais (*Parnassia palustris*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, septembre 2020. Sur cette photographie, on observe les cinq pétales blancs, les cinq étamines, la capsule composée de quatre valves. On aperçoit également les staminodes munis de cils glanduleux jaunes.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 32 : La parnassie des marais (*Parnassia palustris*) après section de la capsule en deux, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, novembre 2021.
Photographie de N. VERDIN.

1.6. Les *Fabaceae*

1.6.1. Généralités sur la famille des *Fabaceae*

Les *Fabaceae* ou Fabacées que l'on appelle également légumineuses, comportent environ 19 500 espèces répandues dans le monde entier. Les *Fabaceae* forment une famille qui regroupe des plantes herbacées, des arbustes, des arbres, et même des lianes (29).

Les *Fabaceae* peuvent être divisées en trois sous-familles (29) :

i. les *Mimosoideae* : sous-famille qui regroupe des arbres et des arbustes tropicaux, pour la plupart à fleurs actinomorphes*, c'est-à-dire dont les pièces fleurales sont disposées en rayons autour d'un axe (symétrie radiaire) (29) ;

ii. les *Caesalpinioideae* : sous-famille qui regroupe des arbres et arbustes pour la plupart des tropiques, mais avec quelques genres cependant présents dans les régions tempérées (29) ;

iii. les *Faboideae* : il s'agit de la sous-famille principale des *Fabaceae* qui reste la plus connue de tous étant donné qu'elle regroupe un grand nombre de légumineuses cultivées telles que les pois, les haricots, le soja, etc. C'est aussi une sous-famille qui regroupe un certain nombre d'arbres et d'arbustes dont la répartition est cosmopolite. Les plantes de cette sous-famille ont la particularité de posséder des fleurs zygomorphes dites papilionacées. En effet, les pièces florales sont disposées selon une symétrie bilatérale (symétrie selon un axe) qui évoque bien souvent la forme d'un papillon. Les *Faboideae* représentent la majorité des *Fabaceae* de nos régions (29).

FAMILLE :	SOUS-FAMILLES :	PARTICULARITES DES FLEURS :
FABACEAE	***Mimosoideae***	Actinomorphes
	Mimosoideae	Zygomorphes à étendard de petite taille recouvert par les pétales latéraux
	Faboideae	Zygomorphes et papilionacées, étendard de grande taille recouvrant les pétales latéraux

Tableau 14 : Synthèse des sous-familles des *Fabaceae* et de leurs particularités florales.
Source : tableau élaboré d'après (29).

- **Les particularités anatomiques de la sous-famille des *Faboideae***

Les fleurs des *Faboideae* ont un calice à cinq dents, qui se regroupent parfois en deux lèvres, comme chez le genêt par exemple. La corolle dite « papilionacée » possède généralement un pétale supérieur très important que l'on appelle : étendard. Celui-ci recouvre deux pétales latéraux appelés ailes qui recouvrent eux-mêmes les pétales inférieurs. Ces pétales inférieurs, plus ou moins soudés forment un ensemble que l'on appelle : la carène (29).

Les feuilles des *Faboideae* peuvent être de plusieurs types (*voir* **Figure 5**), on distingue :

i. les feuilles composées-imparipennées* ;

ii. les feuilles composées pennées avec vrille terminale, chez les vesces par exemple ;

iii. les feuilles composées avec disparition de la foliole terminale, comme chez les fèves ;

iv. les feuilles avec développement de petites stipules directement au niveau des folioles, ce sont les stipelles, comme chez les haricots par exemple.

v. les feuilles composées pennées avec réduction du nombre de folioles à trois, comme chez les trèfles ou les lotiers ;

vi. les feuilles composées pennées avec division des folioles, comme on peut l'observer chez les lupins.

Enfin, les racines des *Faboideae* présentent des renflements ou nodosités formés par des bactéries anaérobies : les *Rhizobium* (29). Ce genre de bactéries présente la capacité d'entrer en symbiose avec la plante hôte. En effet, elle exploite les sucres produits par la plante comme source d'énergie, et en retour, elle fixe l'azote atmosphérique et transmet à la plante de l'ammonium.

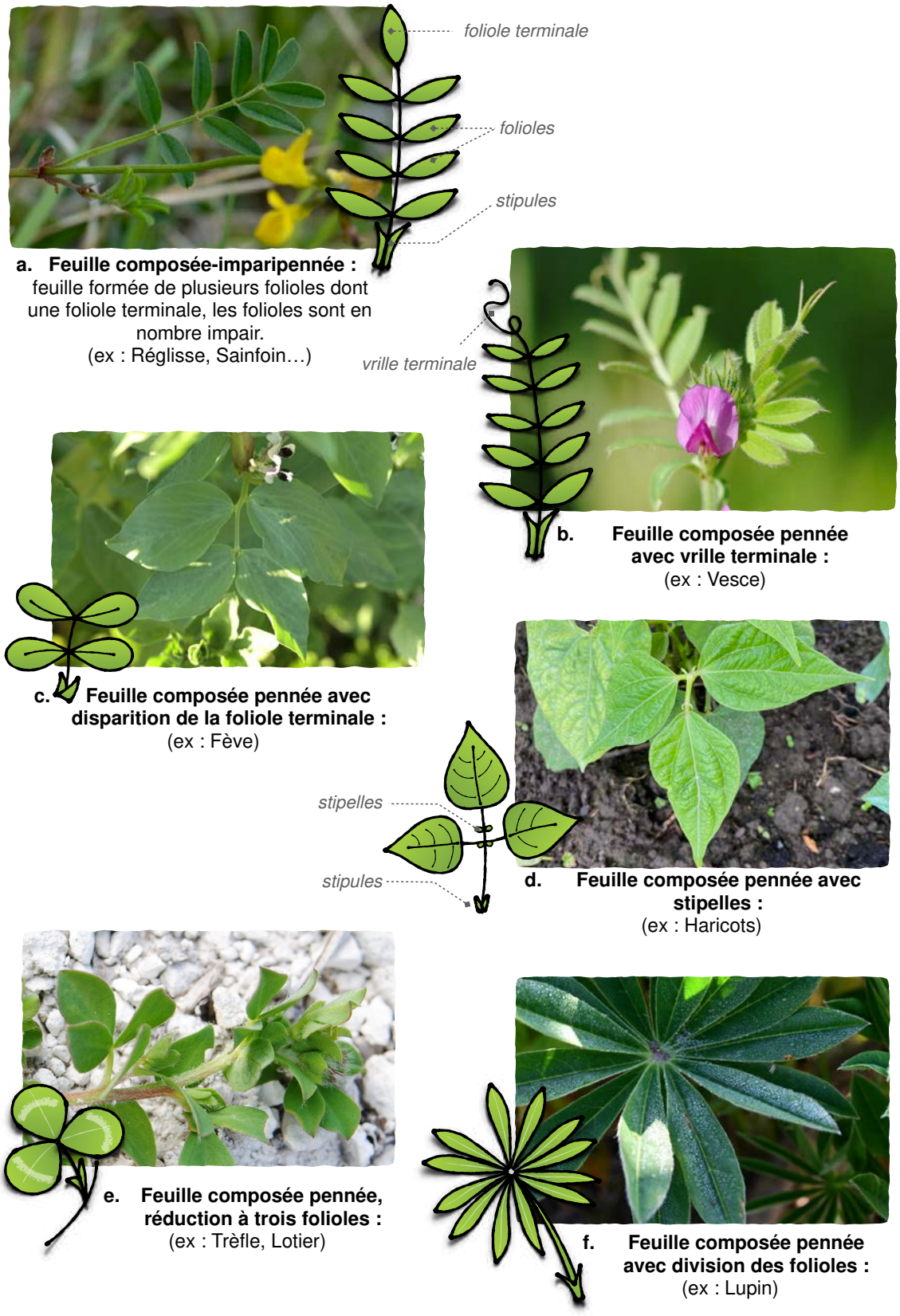


Figure 5 : Les différents types de feuilles des *Faboideae*.
Figure réalisée par N. VERDIN.

1.6.2. Les Faboideae relevées sur le site

Les *Fabaceae*, de la sous-famille des *Faboideae* relevées sur le site de Wavrans-sur-l'Aa, sont listées dans le tableau suivant :

FAMILLE :	SOUS-FAMILLE :	NOM DE GENRE :	ESPECES :
FABACEAE	FABOIDEAE	***Ononis***	*O. spinosa subsp. procurrens*
		Lotus	*L. corniculatus*
		Hyppocrepis	*H. comosa*
		Anthyllis	*A. vulneraria*

Tableau 15 : Liste des espèces de *Fabaceae* relevées sur le site de Wavrans-sur-l'Aa entre 2020 et 2022.

- **La bugrane rampante (*Ononis spinosa* subsp. *procurrens* (Wallr.) Briq., 1913)**

La bugrane rampante (*Ononis spinosa subsp. procurrens*) est une plante vivace velue et glanduleuse pouvant atteindre jusqu'à soixante centimètres de haut.

La tige est, à sa partie médiane, pourvue de poils simples en partie supérieurs à au moins un millimètre. Ils sont plus ou moins étalés et de densité uniforme ou non.

Les feuilles de cette bugrane sont trifoliées, les folioles sont obovales à oblongues, denticulées et stipulées. Elles sont pourvues de petites glandes de l'aspect cireux au toucher.

Les rameaux supérieurs sont épineux ou au contraire, inermes, c'est-à-dire dépourvus d'épines. Ces rameaux sont de longueur variable, mais ils portent chacun une grappe assez dense de plus de trois fleurs. La grappe terminale, lorsque celle-ci est bien développée, peut contenir plus de douze fleurs (48).

Le calice est lui aussi pubescent et glanduleux. La corolle est rose et comporte un étendard pubescent à l'extérieur. Les fleurs ont tendance à rester dressées après la fécondation contrairement à d'autres espèces d'*Ononis* (48).

Il existe une confusion possible avec la subsp. *spinosa*, beaucoup plus rare, d'une part à cause de l'avortement fréquent (total ou partiel) de la grappe terminale chez la subsp. *procurrens* (caractère important dans leur différenciation) et d'autre part à cause des descriptions erronées décrivant cette dernière comme étant traçante, stolonifère et/ou toujours inerme (48).



Photo 33 : *Ononis spinosa subsp. procurrens*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, août 2021.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 34 : Tige et feuilles de l'*Ononis spinosa subsp. procurrens*, avec en cartouche un zoom sur les glandes pourvues sur les feuilles. RNN de Wavrans-sur-l'Aa, août 2021.
Photographie N. VERDIN.

L’anthyllide vulnéraire (*Anthyllis vulneraria* L., 1753)

L’anthyllide vulnéraire (*Anthyllis vulneraria*) est une plante herbacée vivace prostrée à dressée. La tige, pouvant avoisiner les soixante centimètres, est pubescente. Cette plante est très polymorphe, beaucoup de formes ont été décrites.

Les feuilles de l’anthyllide vulnéraire sont pennées sans vrille terminale. Les feuilles inférieures sont souvent réduites à une grande foliole terminale solitaire.

Le calice est renflé et couronné de poils laineux blancs. Les fleurs jaunes (parfois rougeâtres), grandes de douze à quinze millimètres, sont disposées en double ombelle, entourées de bractées foliacées. La floraison de l’anthyllide vulnéraire s’étale de juin à septembre.

Les fruits se présentent sous la forme de gousses glabres, d’environ trois millimètres de long.

L’anthyllide est une plante considérée comme dépolluante. En effet, ses racines seraient capables d’aspirer certains métaux toxiques présents dans le sol tels que le zinc, le plomb, le cadmium.

L’*Anthyllis vulneraria* est une plante que l’on retrouve dans toute l’Europe, essentiellement sur les pelouses calcicoles, les falaises maritimes ou encore les corniches rocheuses. Sur le site de Wavrans-sur-l’Aa, cette plante peut être observée essentiellement sur le versant sud de la parcelle 109.

1.7. Les *Rosaceae*

1.7.1. Généralités sur la famille des *Rosaceae*

La famille des *Rosaceae* ou Rosacées comporte environ 5 000 espèces réparties sur l'ensemble du globe. Leur répartition reste néanmoins plus abondante dans certaines régions tempérées de l'hémisphère Nord.

Au même titre que les Poacées, la famille des Rosacées prend une place considérable dans le monde de l'industrie agroalimentaire. En effet, la majorité des fruits que nous consommons sont produits par des membres de cette famille : le pommier (*Malus domestica*), le prunier (*Prunus domestica*), le pêcher (*Prunus persica*), le griottier (*Prunus cerasus),* ou encore les fraisiers (*Fragaria sp.*). Cette famille occupe également une place importante dans nos parcs et jardins pour ses qualités ornementales. À titre d'exemple, on citera le rosier qui reste la plante cultivée la plus populaire au monde.

Avec ces différents exemples, on comprend alors que les Rosacées peuvent prendre des formes végétatives diverses. Il peut s'agir d'arbres (pommiers, poiriers, cerisiers, etc.), d'arbustes pourvus ou non d'épines (ronces, framboisiers, rosiers, etc.), ou encore de plantes herbacées (fraisiers, aigremoine etc.).

- **Description de l'appareil végétatif des *Rosaceae***

Les plantes appartenant à la famille des *Rosaceae* sont toujours pourvues de feuilles alternes* et stipulées*. Les *Rosaceae* les plus primitives ont des feuilles composées imparipennées* avec des folioles dentées. Elles peuvent être d'ailleurs alternativement grandes et petites chez certaines espèces, comme c'est le cas pour l'aigremoine ou la reine des près par exemple. Par la suite, deux évolutions possibles sont observables chez les *Rosaceae* les plus évoluées :

i. d'une part, on peut retrouver une réduction du nombre de folioles en trois (comme chez le fraisier par exemple) ou même en une seule (comme chez la majorité des arbres fruitiers : pommier, poirier, cerisier, etc.). Parfois, la réduction à trois folioles s'accompagne d'une surévolution par le développement de folioles de 3^{e} ou de 4^{e} ordre sur les deux folioles latérales, donnant une disposition digitée (feuille de la potentille), avec parfois, soudure des folioles (*Alchemilla*) ;

ii. d'autre part, une confluence des folioles entre elles comme chez le sorbier par exemple.

- **Description de l'appareil reproducteur**

Les fleurs peuvent être disposées en grappes (lauriers), en épi (aigremoine), ou en corymbe (pommiers, poiriers, etc.).

Les fleurs sont composées d'un calice en règle générale formé de cinq sépales. Il arrive toutefois que certaines espèces disposent d'un calice formé de trois sépales.

La corolle est formée de cinq pétales libres et entiers. Certaines espèces de Rosacées ne sont composées uniquement que de trois pétales.

Les étamines sont relativement nombreuses. Elles sont souvent au nombre de vingt (chez les pommiers, poiriers et pruniers par exemple), mais peuvent être encore plus nombreuses chez les espèces de *Rosaceae* les plus évoluées (environ quarante chez les cerisiers, cent chez les rosiers).

En ce qui concerne les carpelles, leur nombre varie en fonction des espèces. En effet, les Rosacées les plus primitives comptent un nombre de cinq carpelles pluriovulés (contenant plusieurs ovules). Cependant, avec l'évolution, le réceptacle floral s'est creusé pour certaines espèces ou bombé chez d'autres offrant alors une place plus importante au sein du gynécée permettant une augmentation du nombre de carpelles. Parallèlement à l'augmentation de leur nombre de carpelles, les espèces les plus évoluées ont vu leur nombre d'ovules diminuer. On parle alors de carpelles pauciovulés*, c'est-à-dire qui ne contiennent plus qu'un ou deux ovules.

- **Description des fruits**

Les fruits peuvent être relativement variables en fonction des espèces. La nature du fruit dépend étroitement de la structure du réceptacle floral.

Lorsque le réceptacle floral est plan ou légèrement concave, les cinq carpelles pluriovulés engendrent à maturité cinq follicules.

Lorsque la partie femelle du réceptacle floral est bombée et forme un thalamus*. Dans ce cas, les fruits peuvent être :

i. des akènes, où le thalamus* quant à lui reste sec comme chez les potentilles ou encore la benoîte. Mais le thalamus* peut aussi devenir charnu comme c'est le cas chez les fraisiers ;

ii. des petites drupes ou drupéoles comme chez les framboisiers où le thalamus reste sec et où l'ensemble des drupéoles sont comestibles.

Lorsque la partie femelle du réceptacle floral est creusée en coupe, les fruits peuvent être :

i. des akènes poilus et très nombreux chez les églantiers où le réceptacle devient charnu et rouge (le cynorhodon). Les akènes sont en revanche peu nombreux chez l'aigremoine où le réceptacle réduit devient membraneux ;

ii. des drupes volumineuses à maturité et où le nombre de carpelles est réduit. Chez les pommiers et les poiriers, les cinq drupes proviennent des cinq carpelles plus ou moins soudés latéralement et concrescents au réceptacle. Les drupes sont alors elles aussi soudées entre elles et avec le réceptacle, les parties comestibles de la pomme et de la poire sont ainsi formés par la partie externe et charnue des drupes et aussi par le réceptacle devenu charnu lui également.

Enfin, la coupe peut devenir caduque chez tous les *Rosaceae* du genre *Prunus* et de façon générale chez les *Rosaceae* à noyau dont la fleur ne comporte qu'un seul carpelle. La drupe est alors nue à maturité et au sommet de la cerise, ou de la pêche par exemple, on ne trouve pas les restes des sépales, des pétales ou des étamines, mais simplement l'insertion du style. La dépression longitudinale visible sur les fruits correspond à la ligne de suture du carpelle.

1.7.2. Les *Rosaceae* repérées sur le site

FAMILLE :	NOM DE GENRE :	ESPECES :
ROSACEAE	***Poterium***	*P. sanguisorba*
	Agrimonia	*A. eupatoria*
	Rosa	*R. canina*

Tableau 16 : Liste des espèces de *Rosaceae* relevées sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes entre 2020 et 2022.

- **La petite pimprenelle (*Poterium sanguisorba* L., 1753 subsp. *Sanguisorba*)**

La petite pimprenelle (*Poterium sanguisorba*) est une plante herbacée vivace, à tiges dressées, qui peut atteindre jusqu'à soixante centimètres de hauteur. La tige peut être simple ou ramifiée.

Les feuilles sont alternes* et sont composées d'un nombre impair (entre 9 à 25 folioles), ont dit que les feuilles sont imparipennées*. Les folioles dentées sont relativement glabres ou très peu velues. Elles présentent une forme ovale ou une forme de cœur.

Les fleurs sont disposées en têtes ou en épis terminaux globuleux ou ovoïdes. Elles possèdent un calice composé de quatre sépales verts parfois légèrement rosés sur la marge. Les fleurs ne possèdent pas de pétales. Les fleurs femelles sont composées de styles de couleur rouge à rose fuchsia. Elles sont disposées en haut des épis (*voir* **Photo 35**). Les fleurs inférieures correspondent aux fleurs mâles. Celles-ci possèdent un long filet* fin pendant ainsi que des anthères* jaunes (*voir* **Photo 36**). La floraison s'étale de la fin du printemps au début de l'automne.

Les fruits sont des akènes à paroi extérieure sillonnée de crevasses peu profondes.

En France métropolitaine, cette espèce est commune dans toutes les régions. Son habitat privilégié correspond aux zones incultes rudérales et délaissées, les friches et les décombres. Mais on la retrouve également sur les sols calcaires. Elle affectionne beaucoup les pelouses non entretenues et les pâtures.

Sur la Réserve Naturelle de Wavrans-sur-l'Aa, la petite pimprenelle est présente sur l'ensemble des parcelles 109, 910 et 495.



Photo 35 : Fleurs femelles de *Poterium sanguisorba*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, avril 2021. Photographie de N. VERDIN.



Photo 36 : Fleurs mâles de *Poterium sanguisorba*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, avril 2021. Photographie de N. VERDIN.

- **L’aigremoine eupatoire (*Agrimonia eupatoria* L., 1753)**

L’aigremoine eupatoire (*Agrimonia eupatoria*) est une plante dressée de trente à soixante centimètres de haut.

La tige velue est pourvue de poils hérissés. La tige de couleur verte (parfois rougeâtre) est en règle générale simple mais peut parfois être un peu rameuse.

Les feuilles sont imparipennées*. Les folioles qui les composent, sont alternativement grandes et petites, on parle alors de feuilles interruptipennées. Les feuilles sont pourvues à la base de stipules* incisées dentées et embrassantes* (*voir* **Photo 38**).

L’inflorescence se compose de fleurs jaunes disposées en épi. Les fleurs sont composées de cinq sépales jaunes et comportent une dizaine d’étamines voire plus (*voir* **Photo 37**).

Le fruit se compose d’un carpelle à maturité.

La floraison de l’aigremoine eupatoire s’effectue de juin à septembre. On peut l’observer en contrebas du versant sud du coteau d’Elnes dans la partie boisée, dans l’habitat hêtraie-frêneraie-érablaie neutrocalcicole à mercuriale vivace.



Photo 37 : Inflorescence de l'aigremoine eupatoire (*Agrimonia eupatoria*), Coteau d'Elnes, juin 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 38 : Feuille interruptipennée de l'aigremoine eupatoire (*Agrimonia eupatoria*), Coteau d'Elnes, juin 2022.
Photographie de N. VERDIN.

1.8. Les *Gentianaceae*

1.8.1. Généralités sur les *Gentianaceae*

Les *Gentianaceae* ou Gentianacées constituent une famille de 1 600 espèces comprenant des plantes herbacées à feuilles opposées et sessiles. Les fleurs sont souvent bleues, bleu-violacé, ou jaunes (29).

Parmi les plantes de cette famille, la gentiane jaune (*Gentiana lutea*) reste la plus connue, car ses racines sont récoltées pour préparer des vins et apéritifs. La gentiane acaule (*Gentiana acaulis*) est une très jolie gentiane calcicole rencontrée dans le milieu alpin. Cette dernière exige des milieux particuliers pour s'épanouir, c'est pourquoi elle ne pousse qu'à des emplacements ensoleillés, dotés d'un sol perméable argilo-tourbeux et calcaire.

1.8.2. Les *Gentianaceae* relevées sur le site

Sur le site de la Réserve Naturelle de Wavrans-sur-l'Aa, cette famille est représentée par la gentiane d'Allemagne (*Gentianella germanica*) ainsi que la chlore perfoliée (*Blackstonia perfoliata*).

FAMILLE :	NOM DE GENRE :	ESPECES :
GENTIANACEAE	***Gentianella***	*G. germanica*
	Blackstonia	*B. perfoliata*

Tableau 17 : Liste des espèces de *Gentianaceae* relevées sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes entre 2020 et 2022.

- **La gentiane d’Allemagne (*Gentianella germanica* (Willd.) Börner, 1912)**

La gentiane d’Allemagne (*Gentianella germanica*) est une Gentianacée facilement remarquable sur les coteaux de Wavrans-sur-l’Aa.

Il s’agit d’une plante annuelle de cinq à trente centimètres de hauteur en moyenne, dotée d’une tige dressée, simple ou rameuse.

Les feuilles sont très étalées avec des feuilles radicales obovales. Les autres feuilles sont quant à elles ovales à lancéolées. Elles présentent entre trois à cinq nervures.

Les fleurs sont assez nombreuses, violacées, relativement grandes avec une taille comprise entre vingt-cinq et trente millimètres de long. Le calice de couleur verte et violacée, est divisé en cinq lobes égaux qui atteignent la moitié du tube de la corolle. Les dents du calice sont relativement égales ou peu inégales en taille. La corolle est nettement ciliée à la gorge. Les stigmates sont roulés en dehors.

La floraison de la gentiane d’Allemagne a lieu d’août à octobre. Cette plante est présente en nombre important sur les coteaux de Wavrans-sur-l’Aa à la fois sur les parcelles 109 et 910. Elle est aussi présente sur le site d’Acquin-Westbécourt.



Photo 39 : Fleurs de *Gentianella germanica*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, octobre 2020. Sur cette photographie, on observe nettement la gorge ciliée de la corolle ainsi que les cinq lobes qui la constituent. Photographie de N. VERDIN.



Photo 40 : *Gentianella germanica*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, octobre 2021. Vue sur les étamines et les stigmates, après une coupe de la corolle. On observe sur cette photographie les stigmates roulés en dehors. Photographie de N. VERDIN.

- **La chlore perfoliée (*Blackstonia perfoliata* (L.) Huds., 1762)**

La chlore perfoliée (*Blackstonia perfoliata*) est une plante annuelle dressée, haute de quarante-cinq centimètres en général.

Les feuilles de la chlore perfoliée sont de couleur verte glauque. Les feuilles radicales disposées en rosette, grandes de un à deux centimètres sont obovales avec une forte nervure médiane et des nervures latérales moins nettes au revers. Les feuilles caulinaires sont opposées et soudées ce qui donne l'impression que le limbe est traversé par la tige, d'où l'appellation perfoliée. Certains ouvrages utilisent le terme « conné » pour décrire cette particularité des feuilles. Il s'agit en réalité d'un synonyme de perfolié (48).

La corolle des fleurs comporte entre six à huit, parfois jusqu'à dix, pétales jaunes. La floraison de la chlore perfoliée s'étale de juin à octobre.

La chlore perfoliée est présente sur l'ensemble du site de Wavrans-sur-l'Aa, mais on la retrouve essentiellement sur les parcelles 910 et 109 du site.



Photo 41 : Fleur de *Blackstonia perfoliata*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, août 2021.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 42 : Inflorescences de *Blackstonia perfoliata*, avec en cartouche sa feuille perfoliée. RNN de Wavrans-sur-l'Aa, août 2021.
Photographie de N. VERDIN.

1.9. Les *Rubiaceae*

1.9.1. Généralités sur les *Rubiaceae*

Les *Rubiaceae* de France sont pour la plupart herbacées. Le genre *Rubia* (les garances), *Galium* (les gaillets ou « caille-lait ») ou encore le genre *Asperula* (les aspérules) comptent parmi les genres les plus représentatifs de nos régions. Si nous nous focalisons uniquement que sur ces genres, cette famille nous paraît alors très rudimentaire ou dérisoire. En réalité, les *Rubiaceae* forment une famille très vaste avec environ 10 900 espèces, dont la plupart sont présentes sous les tropiques. Si cette famille est importante étant donné son nombre d'espèces, elle l'est aussi du point de vue pharmaceutique, alimentaire et économique. En effet, les *Rubiaceae* sont la famille du quinquina, plante exploitée pour son écorce riche en quinine, et du caféier cultivé pour ses graines à l'origine du café (29).

1.9.2. Les *Rubiaceae* relevées sur le site

Sur le site de la Réserve Naturelle de Wavrans-sur-l'Aa, cette famille est représentée par l'herbe à l'esquinancie (*Asperula cynanchica*).

- **L'herbe à l'esquinancie (*Asperula cynanchica* L., 1753)**

L'herbe à l'esquinancie (*Asperula cynanchica*) est une plante vivace de vingt à quarante centimètres de hauteur. Les tiges sont nombreuses, grêles, lisses et rameuses.

Les feuilles sont verticillées par quatre, linéaires, étroites et fines. Les bractées sont lancéolées.

Les fleurs sont blanches-rosées, subsessiles, en petits fascicules disposés en panicule lâche et diffus. La corolle est en entonnoir, un peu rude en dehors, à tube à peine plus long que le limbe.

Les fruits sont glabres et finement tuberculeux.

En ce qui concerne son habitat, cette plante préfère les lieux secs et arides, surtout calcaires. Sur le site de Wavrans-sur-l'Aa, l'herbe à l'esquinancie est relativement présente en effectif important sur l'ensemble des pelouses calcicoles. Sa floraison a lieu du mois de juin à septembre. L'herbe à l'esquinancie est un taxon quasi-menacé dans le Nord et le Pas-de-Calais.



Photo 43 : L'herbe à l'esquinancie (*Asperula cynanchica*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, août 2021.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 44 : Fleurs de l'herbe à l'esquinancie (*Asperula cynanchica*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, août 2021.
Photographie de N. VERDIN.

1.10. Les *Adoxaceae*

1.10.1. Généralités sur les *Adoxaceae*

Proche des *Caprifoliaceae*, la petite famille des *Adoxaceae* comporte environ deux cents espèces. Dans les régions tempérées, cette famille comprend deux genres d'arbustes, à savoir les viornes et les sureaux, et un seul petit genre herbacé : *Adoxa* (29).

1.10.2. Les *Adoxaceae* repérées sur le site

- **La moscatelline (*Adoxa moschatellina* L., 1753)**

La moscatelline (*Adoxa moschatellina*) est une plante vivace de cinq à quinze centimètres, glabre, munie de rhizomes filiformes.

La tige herbacée, grêle, et dressée porte deux feuilles opposées. Celles-ci peuvent être qualifiées de ternées, c'est-à-dire qu'elles se composent de trois parties plus ou moins égales et qui peuvent elles-mêmes être subdivisées. Les feuilles sont brièvement pétiolées, elles comportent un petit pétiole qui va réunir le limbe à la tige.

Les feuilles radicales, poussant à la base de la plante, sont quant à elles longuement pétiolées. Elles sont biternées (c'est-à-dire deux fois ternées), ce qui signifie qu'elles sont divisées en trois parties qui sont elles-mêmes subdivisées en trois parties (42).

Les quatre à six fleurs de l'inflorescence sont verdâtres. Leur calice comporte deux à trois lobes obtus et étalés. La corolle comporte quatre à cinq lobes plans. Les étamines, au nombre de huit à dix en apparence, sont en réalité au nombre de quatre à cinq. En effet, chaque filet* est fendu en deux branches portant chacune une loge de l'anthère*. La fleur comporte entre quatre à cinq styles.

Les fruits se présentent sous la forme de baies globuleuses composées de quatre à cinq loges.

Cette plante préfère les lieux frais et ombragés. On peut l'observer dans les bois ou sous-bois de mars à mai. La moscatelline est observable en contrebas de la parcelle 495 du coteau d'Elnes, dans la partie boisée.



Photo 45 : *Adoxa moscatellina*, Coteau d'Elnes, avril 2022.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 46 : Fleurs de l'*Adoxa moschatelina*, Coteau d'Elnes, avril 2022.
Photographie de N. VERDIN.

1.11. Les *Asteraceae*

1.11.1. Généralités sur la famille des *Asteraceae*

Les *Asteraceae* ou Astéracées représentent la famille la plus importante des Angiospermes. C'est une famille répandue dans le monde entier, et pour l'essentiel dans les régions tempérées (29).

- **Notions générales sur l'anatomie des *Asteraceae***

- L'appareil végétatif

Les plantes de la famille des *Asteraceae* peuvent se présenter sous une multitude de formes végétales. En effet, ce peut être des plantes herbacées annuelles ou vivaces, des arbres et des arbustes dans les régions montagneuses africaines (séneçon géant par exemple) ou des Andes, des lianes, et même des espèces plus ou moins cactiformes sous les tropiques (29).

En ce qui concerne les feuilles des *Asteraceae*, elles sont souvent alternes*, mais peuvent être aussi opposées, ou rarement verticillées c'est-à-dire disposées en cercle et au même niveau autour de la tige (29).

La tige est généralement dressée mais elle peut aussi être prostrée ou plus rarement encore grimpante, comme c'est le cas par exemple chez *Ampelaster carolinianus*, un aster grimpant originaire du sud des Etats-Unis.

- L'appareil reproducteur

Les fleurs des *Asteraceae* pouvant paraître très anodines, sont en réalité très particulières. En effet, ce que l'on considère bien souvent comme étant une seule fleur pour la plupart d'entre nous, correspond en réalité à une multitude de petites fleurs minuscules. Ces petites fleurs appelées fleurons, sont réunies en une inflorescence que l'on appelle le capitule (*voir* **Figure 6*a***) (29).

Le capitule comprend un réceptacle sur lequel sont insérés à la base, des bractées stériles souvent de couleurs vertes, parfois écailleuses ou épineuses comme chez les chardons par exemple, (*voir* **Figure 6*a***). Cet ensemble de bractées prend le nom d'involucre chez les *Asteraceae* (29).

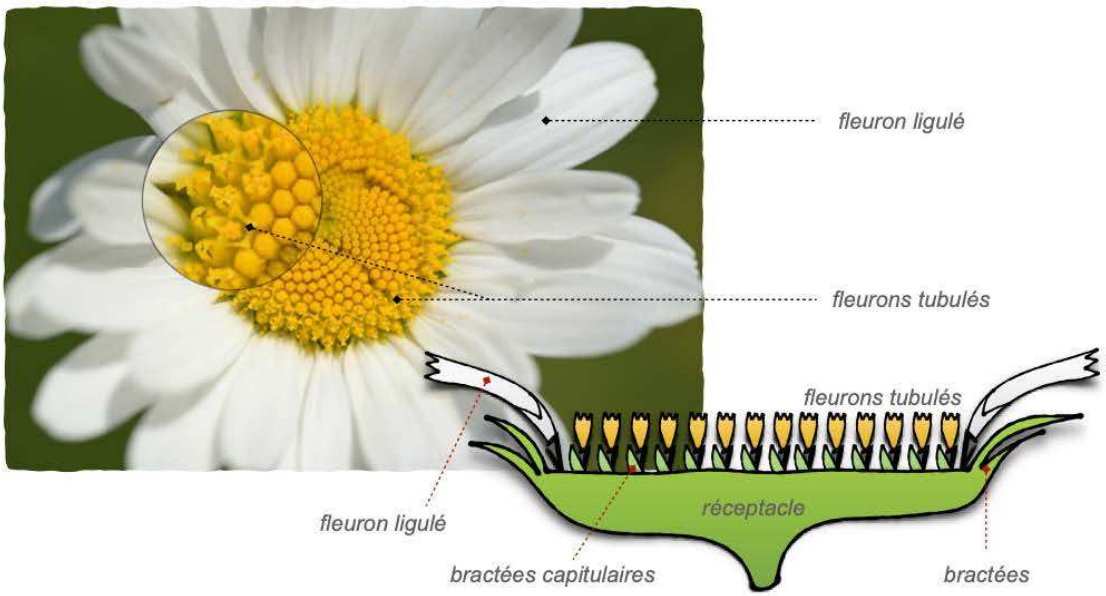
Sur ce réceptacle, vont s'insérer les fleurons. Ils sont généralement sessiles, c'est-à-dire qu'ils ne disposent pas de pédoncules et s'insèrent directement sur le réceptacle (29).

Les fleurons peuvent être :

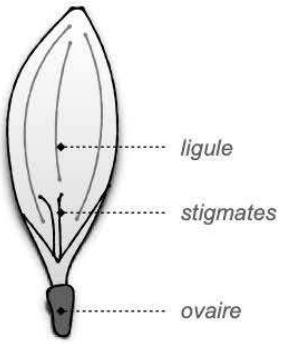
i. Des fleurons ligulés : situés souvent à la périphérie, ils comportent une ligule qui simule un pétale de fleur. Cette ligule peut prendre des couleurs variées (*voir* **Figure 6*b***) (29). Parfois, les capitules de certaines *Asteraceae* ne sont composés que de fleurons ligulés, comme c'est le cas par exemple chez les pissenlits.

ii. Des fleurons tubulaires : situés généralement au centre du réceptacle du capitule, ces fleurons forment un tube terminé par cinq lobes (*voir* **Figure 6*d***). Il arrive parfois que chacun de ces fleurons tubulaires soit sous-tendu par une bractée capitulaire que l'on appelle également bractée fertile (*voir* **Figure 6*a***) (29). Cette bractée peut prendre différentes colorations en fonction des espèces. Il important de noter que ces fleurons tubulaires sont absents chez des espèces pourvues uniquement de fleurons ligulés.

Chez les *Asteraceae*, beaucoup d'espèces, notamment celles de la sous-famille des *Asteroideae*, comportent des capitules pourvus de ces deux types de fleurons (**Figure 6*a***). Cependant, il est important de noter que certaines espèces ne sont dotées que d'un seul type de fleuron. Ainsi, certaines *Asteraceae* ne sont pourvues que de fleurons ligulés, on parle alors d'inflorescence liguliflore comme chez le pissenlit par exemple. D'autres en revanche ne sont pourvues que de fleurons tubulés (29).



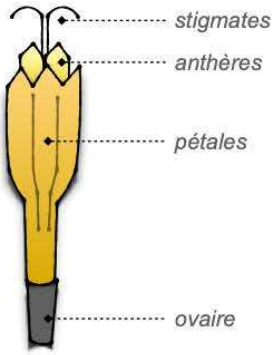
a. **Photographie d'un capitule d'une Marguerite commune à gauche et schéma d'une coupe d'un capitule d'Asteraceae à droite**



b. **Schéma d'un fleuron ligulé**



c. **Fleuron ligulé de Marguerite commune**



d. **Schéma d'un fleuron tubulé**



e. **Fleuron tubulé de Marguerite commune**

Figure 6 : Photographies et schémas explicatifs de l'appareil reproducteur des *Asteraceae*. Figure réalisée par N. VERDIN.

1.11.2. Les *Asteraceae* relevées sur le site

FAMILLE :	NOM DE GENRE :	ESPECES :
ASTERACEAE	***Carlina***	*C. vulgaris*
	Picris	*P. hieracioides*
	Cirsium	*C. acaule*
	Tragopogon	*T. pratensis*
	Eupatorium	*E. cannabinum*
	Pilosella	*P. officinarum*
	Centaurea	*C. nigra*
		C. scabiosa
	Achillea	*A. millefolium*

Tableau 18 : Liste des espèces d'*Asteraceae* relevées sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes entre 2020 et 2022.

- **La carline commune (*Carlina vulgaris* L., 1753)**

La carline commune (*Carlina vulgaris*) est une plante bisannuelle de la famille des *Asteraceae* (49).

Cette plante de vingt à cinquante centimètres est dressée et souvent rameuse au sommet. Il arrive cependant que la tige ne soit pas ramifiée (48, 49).

Les feuilles médianes et supérieures sont alternes*, embrassantes, lobulées à pennatifides. Elles présentent une marge ondulée au niveau des segments. Elles sont bordées d'épines inégales et non parallèles (48, 49).

La plante est cotonneuse, c'est-à-dire qu'elle est recouverte de poils longs et blancs relativement doux au toucher (49).

Les capitules sont en règle générale de trois à quinze, mais il arrive de rencontrer plus rarement des individus avec un seul capitule ou parfois même avec vingt-deux capitules. Les capitules comportent un réceptacle floral pourvu de bractées extérieures de couleurs vertes. Elles sont foliacées*, c'est-à-dire semblables aux feuilles, et sessiles*. Il comporte également des bractées intérieures de couleur jaune pâle pouvant être confondus à première vue avec des fleurons ligulés. Ces bractées sont linéaires et très étroites avec une largeur ne dépassant généralement pas plus d'un millimètre dans leur partie la plus large. Elles sont plus longues que les bractées extérieures et se terminent en pointe plus effilée et aigüe (49).

Les fleurons s'insérant sur le réceptacle sont tous tubulés (48).

La carline commune fleurit de juin à septembre (49).

La carline commune peut être observée sur l'ensemble du territoire français. On la retrouve préférentiellement sur des pelouses xérophiles basophiles. Sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa, on la retrouve essentiellement sur les pelouses calcicoles.

1.12. Les *Orobanchaceae*

1.12.1. Généralités sur les *Orobanchaceae*

Les *Orobanchaceae* ou Orobanchacées sont une famille de plantes dicotylédones qui comprend notamment les orobanches.

Ce sont pour la plupart des plantes herbacées, à feuilles simples alternes, plus ou moins parasites, des régions tempérées à subtropicales, surtout dans l'hémisphère nord.

Depuis la classification phylogénétique APG (Angiosperm Phylogeny Group), la famille des *Orobanchacea* a été remodelée et inclut désormais des genres supplémentaires comme celui par exemple des *Rhinanthus,* auparavant classé dans la famille des *Scrophulariaceae*.

Cette famille comprend des genres hémiparasites (genres *Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, etc.), qui possèdent de la chlorophylle, mais qui meurent après germination de la graine s'ils ne trouvent pas à se fixer sur une racine hôte. Elle contient également des genres holoparasites (genre *Orobanche* par exemple), qui sont dépourvues de chlorophylle et qui dépendent alors uniquement de la plante hôte pour les nutriments dont elles ont besoin.

- **Petit rhinanthe (*Rhinanthus minor* L., 1756)**

Il s'agit d'une plante annuelle de cinq à cinquante centimètres de hauteur.

Les tiges sont quadrangulaires, c'est-à-dire qu'elles présentent quatre arrêtes bien visibles. Les tiges sont effilées, simples ou rameuses (50).

Les feuilles sont opposées et sessiles*. Elles sont dentées avec parfois une présence de dents plus ou moins arrondies dites crénelées*. Elles sont oblongues*-lancéolées ou lancéolées (48, 50).

Les bractées sont vertes ou rougeâtres, glabres, atténuées à dents inégales. Elles sont rhomboïdales* à triangulaires (50).

Le calice est glabre, renflé, à quatre dents conniventes aigües (48, 50).

La corolle est relativement petite en comparaison à d'autres espèces de rhinanthes. Elle mesure entre 10 à 18 mm de longueur. La corolle jaune est bilabiée, c'est-à-dire constituée de deux lèvres inégales, avec une lèvre supérieure plus grande et une lèvre inférieure plus petite. La lèvre supérieure de la corolle en tube de

Rhinanthus minor, comporte deux toutes petites dents, plutôt ovales à arrondies prenant une coloration blanchâtre et rarement violâtre (48, 50).

Rhinanthus minor est classée vulnérable dans la Liste rouge de la flore vasculaire du Nord-Pas-de-Calais.



Photo 47 : Inflorescence de *Rinanthus minor*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mai 2022. Sur cette photographie, on aperçoit la corolle jaune en tube avec la lèvre supérieure et la lèvre inférieure. Le calice est lui aussi visible, il est légèrement rougeâtre à proximité des dents visible sur cette vue. Photographie de N. VERDIN.



Photo 48 : Partie supérieure de *Rhinanthus minor*, avec sa tige, ses feuilles et son inflorescence. RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mai 2022. Photographie de N. VERDIN.

2. Inventaire et analyses

2.1. Liste des taxons recensés

Taxon :	Nom vernaculaire :	Statut LR NPDC :	Année des relevés :
Famille des ADOXACEAE E. Mey., 1839			
Adoxa moschatellina L., 1753	Moscatelline	LC	2022
Famille des APIACEAE Lindl., 1836			
Daucus carota L., 1753	Carotte sauvage	LC	2021-2022
Pimpinella saxifraga L., 1753	Petit boaucage	LC	2021
Famille des ARACEAE Juss., 1789			
Arum maculatum L., 1753	Arum tacheté	LC	2020-2021-2022
Famille des ASPARAGACEAE Juss., 1789			
Polygonatum multiflorum (L.) All., 1785	Sceau-de-Salomon	LC	2021
Famille des ASTERACEAE Bercht. & J.Presl, 1820			
Carlina vulgaris L., 1753	Carline commune	LC	2021
Picris hieracioides L., 1753	Picride fausse épervière	LC	2021
Cirsium acaulon (L.) Scop., 1769	Cirse acaule	LC	2021-2022
Tragopogon pratensis L., 1753	Salsifis des prés	LC	2021
Eupatorium cannabinum L., 1753	Eupatoire chanvrine	LC	2021-2022
Pilosella officinarum F.W.Schultz & Sch.Bip., 1862	Pilloselle officinale	LC	2020-2021-2022
Centaurea nigra L., 1753	Centaurée noire	LC	2020-2021
Centaurea scabiosa L., 1753 subsp. scabiosa	Centaurée sacabieuse	LC	2020-2021
Achillea millefolium L., 1753	Achillée millefeuille	LC	2020-2021
Famille des BRASSICACEAE Burnett, 1835			
Cardamine hirsuta L., 1753	Cardamine hirsute	LC	2022
Famille des CAPRIFOLIACEAE Juss., 1789			
Knautia arvensis (L.) Coult., 1828	Knautie des champs	LC	2020-2021
Scabiosa columbaria L., 1753	Scabieuse colombaire	LC	2022
Famille des CELASTRACEAE R.Br., 1814			
Parnassia palustris L., 1753	Parnassie des marais	LC	2021-2022

Taxon :	Nom vernaculaire :	Statut LR NPDC :	Année des relevés :
Famille des CISTACEAE Juss., 1789			
Helianthemum nummularium (L.) Mill., 1768	Hélianthème nummulaire	NT	2021-2022
Famille des CUPRESSACEAE Gray, 1822			
Juniperus communis L., 1753	Genévrier commun	NT	2020-2021-2022
Famille des CYPERACEAE Juss., 1789			
Carex caryophyllea Latourr., 1785	Laîche printanière	LC	2020-2021
Famille des FABACEAE Lindl., 1836			
Ononis spinosa L., 1753 subsp. spinosa	Bugrane étalée	LC	2020-2021-2022
Lotus corniculatus L., 1753 subsp. corniculatus	Lotier corniculé	LC	2020-2021
Hippocrepis comosa L., 1753	Hippocrépide chevelue	LC	2020-2021-2022
Anthyllis vulneraria L., 1753	Anthyllide vulnéraire	LC	
Famille des GENTIANACEAE Juss., 1789			
Gentianella germanica (Willd.) Börner, 1912	Gentiane d'Allemagne	LC	2020-2021-2022
Blackstonia perfoliata (L.) Huds., 1762 subsp. perfoliata	Blackstonie perfoliée	LC	2020-2021
Famille des HYPERICACEAE Juss., 1789			
Hypericum perforatum L., 1753	Millepertuis perforé	LC	2020-2021-2022
Famille des JUNCACEAE Juss., 1789			
Luzula campestris (L.) DC., 1805	Luzule champêtre	LC	2022
Famille des LAMIACEAE Martinov, 1820			
Prunella vulgaris L., 1753	Brunelle commune	LC	2020-2021-2022
Thymus pulegioides L., 1753	Thym faux pouillot	LC	2020-2021-2022
Origanum vulgare L., 1753	Origan commun	LC	2020-2021
Clinopodium vulgare L., 1753	Clinopode commun	LC	2021
Famille des ORCHIDACEAE Juss., 1789			
Orchis purpurea Huds., 1762	Orchis pourpre	LC	2021-2022
Orchis mascula (L.) L., 1755	Orchis mâle	LC	2021-2022
Orchis anthropophora (L.) All., 1785	Orchis homme-pendu	VU	2021-2022
Epipactis atrorubens (Hoffm.) Besser, 1809	Epipactis brun-rouge	CR	2021
Ophrys apifera Huds., 1762	Ophrys abeille	LC	2021-2022
Gymnadenia conopsea (L.) R.Br., 1813	Orchis moucheron	LC	2021-2022

Taxon :	Nom vernaculaire :	Statut LR NPDC :	Année des relevés :
Neottia ovata (L.) Bluff & Fingerh., 1837	Grande listère	LC	2021-2022
Platanthera chlorantha (Custer) Rchb., 1828	Platanthère verdâtre	LC	2022
Cephalanthera damasonium (Mill.) Druce, 1906	Céphalanthère blanche	VU	2022
Famille des PLANTAGINACEAE Juss., 1789			
Linaria vulgaris Mill., 1768	Linaire commune	LC	2021
Veronica persica Poir., 1808	Véronique de Perse	LC	2022
Famille des POACEAE Barnhart, 1895			
Briza media L., 1753	Amourette commune	LC	2021
Brachypodium pinnatum (L.) P.Beauv., 1812	Brachypode penné	LC	2020-2021-2022
Bromopsis erecta (Huds.) Fourr., 1869	Brome érigé	LC	2020-2021-2022
Dactylis glomerata L., 1753 subsp. glomerata	Dactyle aggloméré	LC	2021-2022
Famille des POLYGALACEAE Hoffmanns. & Link, 1809			
Polygala vulgaris L., 1753 subsp. vulgaris	Polygale commun	LC	2020-2022
Famille des PRIMULACEAE Batsch ex Borkh., 1797			
Primula veris L., 1753	Primevère officinale	LC	2020-2021-2022
Famille des RANUNCULACEAE Juss., 1789			
Aquilegia vulgaris L., 1753	Ancolie commune	LC	2020-2021-2022
Anemone nemorosa L., 1753	Anémone sylvie	LC	2020-2021-2022
Ficaria verna Huds., 1762	Ficaire printanière	LC	2020-2021-2022
Ranunculus bulbosus L., 1753	Renoncule bulbeuse	LC	2021-2022
Famille des RESEDACEAE Martinov, 1820			
Reseda lutea L., 1753	Réséda jaune	LC	2020-2021
Famille des ROSACEAE Juss., 1789			
Poterium sanguisorba L., 1753	Petite pimprenelle	LC	2020-2021-2022
Agrimonia eupatoria L., 1753	Aigremoine eupatoire	LC	2021
Prunus spinosa L., 1753	Prunellier	LC	2020-2021-2022
Crataegus monogyna Jacq., 1775	Aubépine à un style	LC	2020-2021-2022

Taxon :	Nom vernaculaire :	Statut LR NPDC :	Année des relevés :
Famille des RUBIACEAE Juss., 1789			
Asperula cynanchica L., 1753	Herbe à l'esquinancie	NT	2020-2021
Famille des OROBANCHACEAE Vent., 1799			
Rhinanthus minor L., 1756	Petit rhinanthe	VU	2022
Famille des URTICACEAE Juss., 1789			
Urtica dioica L., 1753	Grande ortie	LC	2020-2021
Famille des VIOLACEAE Batsch, 1802			
Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau, 1857	Violette de Reichenbach	LC	2020-2021-2022
Viola odorata L., 1753	Violette odorante	LC	2022

Tableau 19 : Inventaire des espèces de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa, des coteaux d'Elnes entre 2020 et 2022.

Taxon :	Nom vernaculaire :	Statut LR NPDC :	Année des relevés :
Famille des APIACEAE Lindl., 1836			
Daucus carota L., 1753	Carotte sauvage	LC	2022
Famille des GENTIANACEAE Juss., 1789			
Gentianella germanica (Willd.) Börner, 1912	Gentiane d'Allemagne	LC	2022
Famille des OROBANCHACEAE Vent., 1799			
Euphrasia officinalis L., 1753	Euphraise officinale	VU	2022

Tableau 20 : Inventaire des espèces de la RNN de la grotte d'Acquin-Westbécourt, 2022.

2.2. Analyses

2.2.1. Limites taxonomiques

Notre champ d'investigation se limite presque uniquement aux plantes herbacées. On rassemble sous le terme « herbacé » les plantes grêles et tendres et qui ne sont ni ligneuses, ni sans racines (mousses, hépatiques), ni sous forme d'algues. Seuls quelques ligneux ont cependant été référencés afin d'établir un lien

avec l'inventaire mycologique, comme l'aubépine, le prunelier ou encore le genévrier. Ce choix, nous conduit à n'avoir qu'une vision partielle de la diversité floristique.

2.2.2. Méthode de prospection, avantages et inconvénients

Les résultats obtenus dépendent également de la méthode de prospection employée. Nous avons choisi la technique des transects aléatoires. Cette technique est plus adaptée pour les grands espaces tels que ceux des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes. Elle permet de plus de repérer plus facilement les espèces rares. Toutefois, elle présente certaines limites telles qu'une sous-estimation de certaines espèces, une pression d'inventaire inégalement répartie etc.

2.2.3. Contraintes de déplacement liées à la crise sanitaire du Covid-19

L'année 2020 a été marquée par la pandémie de Covid-19. Dans le but de freiner la diffusion du virus responsable de cette pandémie, plusieurs mesures sanitaires ont été mises en place. Parmi ces mesures, l'interdiction de déplacement a été mise en place à trois reprises par le gouvernement français :

i. du 17 mars 2020 au 11 mai 2020 ;

ii. du 30 octobre 2020 au 15 décembre 2020 ;

iii. du 3 avril au 3 mai 2021.

Les déplacements nous permettant d'inventorier et de comptabiliser les espèces ont donc été rendus impossibles au cours de ces périodes. En ce qui concerne l'inventaire botanique, il s'agit essentiellement de la période comprise entre mi-mars 2020 et mi-mai 2020, ainsi que la période comprise entre début avril 2021 et début mai 2021 qui ont affecté le plus l'inventaire. En effet, ces périodes printanières correspondent à des périodes importantes de poussée et de floraison de plantes, et en particulier de certaines orchidées. De ce fait, plusieurs prospections n'ont pas pu être réalisées et certaines plantes ont peut-être été sous-estimées ou non inventoriées, rendant l'estimation de leur état de population parfois impossible.

2.2.4. Contraintes liées à la protection du site

Sur les Réserves Naturelles étudiées, il existe une réglementation qui fixe l'interdiction de cueillir les plantes, les fleurs, les baies, et même les champignons. Si le prélèvement d'échantillons mycologiques a été accordé par le CEN, le prélèvement d'échantillons floristiques n'a pas été autorisé. Si cette réglementation a pour but de préserver les plantes des sites, elle a pour inconvénient de limiter la détermination et l'indentification de certaines espèces voire sous-espèces. En effet, beaucoup de clés

d'identification nous invitent à analyser avec plus de précision certains caractères peu visibles à l'œil nu et qui nécessitent l'observation sous loupe binoculaire d'un échantillon. C'est pourquoi dans notre étude, certaines plantes ont été identifiées au rang de l'espèce et la sous-espèce n'a pu être déterminée.

2.2.5. Nombre de taxons recensés et cotation UICN du niveau de menace en région Nord-Pas-de-Calais

Un total de 64 taxons différents a été recensé sur les coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes entre 2020 et 2022 sur l'ensemble des sorties effectuées.

Sur ces 64 espèces, 57 sont classées dans le statut « Préoccupation mineure » (LC), 3 sont classées dans le statut « Quasi menacé » (NT), 3 sont classées dans le statut « Vulnérable » (VU) et 1 espèce est classée dans le statut « En danger critique » (CR) (*voir* **Tableau 21**).

Les quelques sorties effectuées sur la commune d'Acquin-Westbécourt n'ont pas été très concluantes. Quelques espèces intéressantes ont été relevées, en particulier l'*Euphrasia officinalis* classée comme « Vulnérable » ainsi que *Gentianella germanica*. Cependant, on regrettera l'absence de la *Spiranthes spiralis* pourtant déjà inventoriée sur le site et figurant dans les plans de gestion antérieurs. Cependant, la gestion de ce site est différente par rapport à celle de Wavrans-sur-l'Aa. En effet, si sur Wavrans-sur-l'Aa le pâturage est effectué par des moutons, le pâturage du site d'Acquin est surtout effectué par des bovins. Il serait donc intéressant de retourner plus régulièrement sur ce site pour vérifier si la gestion du pâturage n'a pas d'influence sur l'état de population de ces espèces.

Statut de menace dans le Nord-Pas-de-Calais :	Nombre d'espèces :
Taxons classés LC	57
Taxons classés NT	3
Taxons classés VU	3
Taxons classes CR	1
Total des espèces inventoriées :	**64**

Tableau 21 : Répartition des espèces inventoriées de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes en fonction de leur statut de menace dans le Nord-Pas-de-Calais.

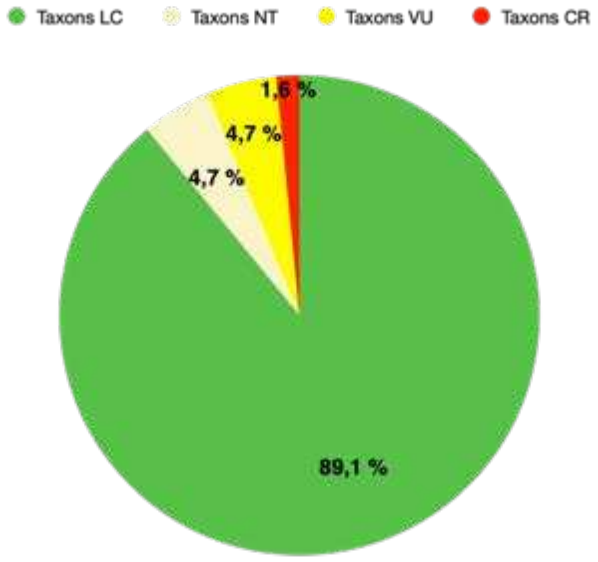


Figure 7 : Répartition en pourcentage des espèces inventoriées de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes en fonction de leur niveau de menace dans le Nord-Pas-de-Calais.

Deuxième site : RNR de la Forteresse de Mimoyecques et coteau de Landrethun-le-Nord

1. Description des espèces floristiques les plus présentes ou emblématiques du site

1.1. Les espèces d'orchidées relevées sur le site

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la Forteresse de Mimoyecques, plusieurs espèces d'orchidées ont pu être relevées durant les deux années de prospection. Les orchidées repérées sur le site entre 2020 et 2022 sont répertoriées dans le **Tableau 22**.

FAMILLE :	NOM DE GENRE :	ESPECES :
ORCHIDACEAE	***Neottia***	*N. ovata*
	Platanthera	*P. chlorantha*
	Dactylorhiza	*D. fuchsii*
	Ophrys	*O. apifera*

Tableau 22 : Liste des espèces d'orchidées repérées sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et des coteaux de Landrethun-le-Nord.

- **Dactylorhize de Fuchs (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, 1962)**

Dactylorhiza fuchsii est une orchidée relativement élancée, haute de trente à cinquante centimètres en moyenne. Elle peut cependant atteindre une taille minimale de quinze centimètres et une taille maximale de soixante-dix centimètres (32).

La tige est pleine, mince, parfois un peu fistuleuse et sillonée (32).

Les cinq à onze (parfois quinze au maximum) feuilles caulinaires sont dressées, arquées vers l'extérieur, carénées puis planes. Elles sont densément maculées sur la face supérieure tandis que la face inférieure est colorée d'un vert grisâtre brillant. Les feuilles médianes sont plutôt lancéolées, plus ou moins obtuses. Elles mesurent entre huit à vingt et un centimètres de longueur sur deux à cinq centimètres de largeur (32).

Les bractées sont foliacées, assez courtes mais plus longues que l'ovaire (32).

L'inflorescence est dense à lâche, conique puis subcylindrique, haute de quatre à dix centimètres. Elle compte généralement entre vingt à cinquante fleurs (parfois quinze au minimum) (32).

Les fleurs sont blanchâtres à lilas foncé, parfois pourprées. Les sépales latéraux sont longs de six et demi à dix millimètres. Le labelle mesure entre six à dix centimètres par huit à seize millimètres. Le labelle est profondément trilobé, orné surtout autour de l'axe médian de dessins violacés souvent foncés. Ces dessins sont formés de points, de tirets et d'anneaux et d'une à trois boucles centrales plus ou moins régulières. Les

lobes latéraux sont assez écartés, arrondis, falciformes ou tronqués obliquement, avec des bords parfois crénelés*. Le lobe médian quant à lui est triangulaire, presque aussi large, mais un peu plus long que les lobes latéraux. L'éperon est pâle et mesure entre six à dix millimètres de long. Il est plutôt subcylindrique, plus ou moins droit, horizontal à dirigé un peu vers le bas (32).

La floraison de *Dactylorhiza fuchsii* s'étale de juin à juillet, et parfois jusqu'au mois d'août si les conditions le permettent.

La répartition de cette espèce reste mal connue, d'autant plus qu'elle est souvent confondue avec l'espèce *Dactylorhiza maculata* (Dacthylorhize tachée) (32).



Photo 49 : *Dactylorhiza fuchsii*, RNR de la Forteresse de Mimoyecques, juillet 2021.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 50 : *Dactylorhiza fuchsii*, RNR de la Forteresse de Mimoyecques, juin2023.
Photographie de N. VERDIN.

2. Inventaire et analyses

2.1. Liste des taxons recensés

Taxon :	Nom vernaculaire :	Statut LR NPDC :	Année des relevés :
Famille des APIACEAE Lindl., 1836			
Daucus carota L., 1753	Carotte sauvage	LC	
Famille des ARACEAE Juss., 1789			
Arum maculatum L., 1753	Arum tacheté	LC	
Famille des ASTERACEAE Bercht. & J.Presl, 1820			
Carlina vulgaris L., 1753	Carline commune	LC	
Centaurea scabiosa L., 1753 subsp. scabiosa	Centaurée scabieuse	LC	
Cirsium eriophorum (L.) Scop., 1772	Cirse laineuse	LC	
Pilosella officinarum F.W.Schultz & Sch.Bip., 1862	Pilloselle officinale	LC	
Tussilago farfara L., 1753	Tussilage	LC	
Famille des BORAGINACEAE Juss., 1789			
Myosotis arvensis (L.) Hill, 1764	Myosotis des champs	LC	
Famille des CAPRIFOLIACEAE Juss., 1789			
Knautia arvensis (L.) Coult., 1828	Knautie des champs	LC	
Famille des CARYOPHYLLACEAE Juss., 1789			
Silene vulgaris (Moench) Garcke, 1869	Silène enflé	LC	
Famille des CYPERACEAE Juss., 1789			
Carex flacca Schreb., 1771	Laîche glauque	LC	
Famille des ELAEAGNACEAE Juss., 1789			
Hippophae rhamnoides L., 1753	Argousier faux nerprun	LC	
Famille des FABACEAE Lindl., 1836			
Lotus corniculatus L., 1753	Lotier corniculé	LC	
Trifolium campestre Schreb., 1804	Trèfle champêtre	LC	
Trifolium pratense L., 1753	Trèfle des prés	LC	
Trifolium repens L., 1753	Trèfle rampant	LC	
Vicia sativa L., 1753	Vesce cultivée	LC	
Famille des GERANIACEAE Juss., 1789			
Geranium robertianum L., 1753	Géranium herbe-à-Robert	LC	
Famille des LAMIACEAE Martinov, 1820			
Glechoma hederacea L., 1753	Lierre terrestre	LC	

Taxon :	Nom vernaculaire :	Statut LR NPDC :	Année des relevés :
Famille des ORCHIDACEAE Juss., 1789			
Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó, 1962	Dactylorhize de Fuchs	LC	
Neottia ovata (L.) Bluff & Fingerh., 1837	Grande listère	LC	
Ophrys apifera Huds., 1762	Ophrys abeille	LC	
Platanthera chlorantha (Custer) Rchb., 1828	Platanthère à fleurs verdâtres	LC	
Famille des OROBANCHACEAE Vent., 1799			
Orobanche minor Sm., 1797	Orobanche à petites fleurs	LC	
Famille des PLANTAGINACEAE Juss., 1789			
Plantago lanceolata L., 1753	Plantain lancéolé	LC	
Famille des POLYGALACEAE Hoffmanns. & Link, 1809			
Polygala vulgaris L., 1753	Polygale commun	LC	
Famille des PRIMULACEAE Batsch ex Borkh., 1797			
Primula veris L., 1753	Primevère officinale	LC	
Famille des RESEDACEAE Martinov, 1820			
Reseda lutea L., 1753	Réséda jaune	LC	
Famille des ROSACEAE Juss., 1789			
Fragaria vesca L., 1753	Fraisier sauvage	LC	
Prunus spinosa L., 1753	Prunellier	LC	
Famille des SALICACEAE Mirb., 1815			
Salix caprea L., 1753	Saule marsault	LC	
Famille des URTICACEAE Juss., 1789			
Urtica dioica L., 1753	Grande ortie	LC	

Tableau 23 : Inventaire des espèces de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques entre 2020 et 2022.

2.2. Analyses

2.2.1. Limites taxonomiques

Comme pour la Réserve Naturelle Nationale de Wavrans-sur-l'Aa et d'Acquin-Westbécourt, nous avons limité essentiellement notre champ d'investigation sur les plantes herbacées. Seules quelques espèces d'arbustes ou de ligneux ont été recensées sur le coteau afin de signaler un embroussaillement éventuel et la présence de champignons en lien avec ces essences.

2.2.2. Méthode de prospection, avantages et inconvénients

Afin d'établir un comparatif entre les sites étudiés, la méthode des transects aléatoires a été également choisie pour la Réserve Naturelle de la Forteresse de Mimoyecques.

2.2.3. Contraintes liées à la protection du site

Au même titre que pour le site de Wavrans-sur-l'Aa, le prélèvement d'échantillons de plantes n'a pas été autorisé sur la Réserve Naturelle de la Forteresse de Mimoyecques, rendant l'identification de certaines plantes plus complexe.

2.2.4. Nombre de taxons recensés et cotation UICN du niveau de menace en région Nord-Pas-de-Calais

Sur les deux années de prospection, un total de 32 taxons différents a été recensé sur les coteaux de la Forteresse de Mimoyecques.

L'ensemble de ces 32 espèces sont classées dans le statut « Préoccupation mineure » (LC).

2.2.5. Observation de l'influence du pâturage sur la végétation

Au cours de juillet 2023, nous avons effectué une sortie organisée par le CEN sur le coteau de la Forteresse de Mimoyecques. L'objectif de cette sortie était pour nous, de retourner sur le site sur lequel nous avions travaillé les deux années précédentes. Ce que nous avons pu constater au premier abord, c'est que la gestion du site avait été modifiée. Monsieur Denis Tirmarche, conservateur bénévole pour le CEN, nous avait alors expliqué que le pâturage était désormais effectué à la fois par des ânes et des moutons. Cette nouvelle gestion semble avoir considérablement modifié la végétation car les ânes se nourrissent préférentiellement de matières sèches (herbes sèches, arbrisseaux etc.). De ce fait, nous avons constaté visuellement une diminution de la taille des graminées et des arbustes au profit des

petites herbacées. C'est d'ailleurs au cours de cette visite que nous avons pu observer *l'Anacamptis pyramidalis*, jusque-là encore non inventoriée lors de nos précédentes prospections (*voir* **Photo 51**).



Photo 51 : *Anacamptis pyramidalis*, RNR de la Forteresse de Mimoyecques, juin 2023. Photographie de N. VERDIN.

Conclusion à la partie botanique

Cet inventaire a permis d'inventorier sur une période de deux ans, à savoir de 2020 à 2022, des plantes pour la plupart calcicoles.

Malgré les contraintes limitant le nombre de prospections, liées notamment à la crise sanitaire du Coronavirus, nous avons pu relever un total de 64 espèces différentes sur la Réserve Naturelle de Wavrans-sur-l'Aa et de 32 espèces sur la Réserve Naturelle de la Forteresse de Mimoyecques.

Du fait que certaines espèces soient classées dans un statut de menace plus important sur les sites de Wavrans-sur-l'Aa et d'Acquin-Westbécourt, laisse à supposer que ces sites sont plus intéressants. Néanmoins, le site de la Forteresse de Mimoyecques reste tout aussi important dans la conservation d'espèces rares pour la région.

IV. Quatrième partie : Contribution à l'inventaire mycologique des Réserves Naturelles de la grotte des pelouses d'Acquin Westbécourt, des coteaux de Wavrans sur l'Aa et de la Forteresse de Mimoyecques

Partie rédigée par Xavier CZECH

Introduction à l'inventaire mycologique

Depuis son apparition sous sa forme la plus primitive, se rapprochant des Chytridiomycètes, estimée à -2,4 milliards d'années, le champignon a contribué à façonner notre environnement, notre culture et notre Histoire (51). En voici quelques exemples venant étayer ces propos :

- **Les champignons ont participé à l'élaboration de notre paysage et de notre atmosphère**

Tout d'abord, les plantes primitives ont pu gagner les continents grâce à la symbiose* avec les champignons leur permettant d'altérer les minéraux et de former les premiers sols. Puis au Dévonien*, une flore de faible hauteur et peu profonde s'est installée pour ensuite laisser place durant le Carbonifère* à une végétation plus haute sur des sols plus profonds grâce à l'apparition de la synthèse de la lignine*. Ainsi, sont apparues les forêts, composées de gymnospermes* primitifs produisant d'énormes quantités de lignine et de cellulose dans un milieu riche en CO_2 atmosphérique. Cette teneur élevée en CO_2, couplée à de fortes températures, permettait une photosynthèse* importante. De plus, le Carbonifère est une période d'accumulation du carbone dans les sols et les sédiments. Celle-ci trouverait son explication par l'absence ou l'insuffisance de champignons capables de dégrader la lignine, la cellulose et l'hémicellulose. De ce fait, la matière organique produite grâce à l'endomycorhize* et à la photosynthèse importante, ne pouvait donc plus être recyclée. Ce cycle du carbone déséquilibré par le carbone piégé dans la biomasse* provoqua une baisse du niveau de CO_2 atmosphérique et des températures. La modification de ce cycle serait probablement à l'origine de la glaciation du permo-carbonifère*. La vie aurait donc pu s'arrêter à ce stade. Fort heureusement, les basidiomycètes* sont apparus avec la capacité de dégrader la lignine et ses dérivés. Au jurassique, la diversification des basidiomycètes permit la minéralisation de la matière organique et l'augmentation de la teneur en CO_2 atmosphérique (51).

- **Les champignons ont également participé à la formation des montagnes**

Lorsque la vie était présente uniquement dans les océans, l'altération des minéraux dits primitifs avait lieu par action de l'eau et du gaz carbonique. Après l'émergence de la vie sur terre avec les premiers organismes phototrophes*, cette altération s'est accentuée par l'acidification des sols primitifs engendrant une alcalinisation des océans par transfert de cations (type sodium, calcium, potassium…). Cette acidification s'est ensuite brusquement accélérée, il y a -450 millions d'années (au silurien), avec l'apparition des champignons endomycorhiziens. La conséquence

fut l'augmentation des quantités d'argile dans les sols, puis dans les océans par érosion entrainant alors un transfert de carbonates, de bicarbonates et d'ions alcalins qui ont abouti à la formation de sédiments calcaires et de schistes dans les fonds marins. Ces dépôts ont été érigés en montagnes (chaîne Varisque) lors de l'orogenèse Hercynienne*, il y a -400 millions d'années (51, 52).

- **Les champignons lignivores ont contribué à l'augmentation de la dégradation des matières organiques**

Par la suite, à l'ère Mésozoïque (entre -250 et -70 Ma), les champignons lignivores* ont contribué à l'augmentation de la dégradation des matières organiques accumulées à la fin de l'ère primaire, c'est-à-dire du Paléozoïque (s'étalant de -541 à -250 Ma). Ils ont ainsi permis la libération d'une remarquable quantité de minéraux dans les océans responsables de la sédimentation essentiellement calcaire notamment au Crétacé. Ces sédiments calcaires ont ensuite été élevés sur les strates supérieures des montagnes lors de l'orogenèse Alpine et Himalayenne (51, 52).

- **L'amadouvier aurait contribué à la maîtrise du feu**

L'histoire et la culture humaine sont également fortement liées aux champignons à travers les âges. En effet, l'amadouvier (*Fomes fomentarius*) aurait contribué à la maîtrise du feu. On estime le premier foyer entretenu à -400 000 ans. Parmi les techniques utilisées pour initier un feu, il y avait la percussion d'un silex sur du sulfure de fer (pyrite ou marcassite) et la friction entre deux morceaux de bois. Cependant, quelle que soit la technique utilisée, un combustible était nécessaire, comme des herbes sèches ou de l'amadou qui est la chair de l'amadouvier (51, 53).

Nous ne connaissons pas exactement la période de sa première application, mais la seule preuve actuelle de sa possible utilisation préhistorique est la présence, dans une bourse en cuir, d'un fragment d'amadouvier associé à des particules de pyrite sur l'homme Ötzi daté entre 3 350 et 3 100 avant J.C. Par la suite, jusqu'au XIXe siècle, l'amadou était employé dans des briquets à silex venant se percuter sur un acier riche en carbone (51).

- **La religion et les champignons**

Plusieurs espèces de champignons furent utilisées dans le domaine religieux notamment par les chamanes des peuples indo-européens et américains en passant par les peuples d'Amérique du Sud. L'amanite tue-mouche (*Amanita muscaria*) fut utilisée par les peuples Aryens* et Sibériens, elle aurait été décrite dans les premiers écrits sanskrits « Rig-Veda » de l'Inde antique. Des espèces plus tropicales ont

également été retrouvées dans des populations andines et néo-tropicales comme la civilisation pré-colombienne. En 1954, des céramiques et œuvres picturales, décrivant des rituels avec ces champignons, ont notamment été retrouvées dans le Mexique actuel par Robert Wasson. Parmi ces espèces tropicales, nous pouvons citer l'espèce *Psilocybe mexicana* découverte par Roger Heim (54, 55).

- **Les champignons ont façonné notre histoire**

Durant les guerres Napoléoniennes, les navires durent être construits à la hâte avec du bois de mauvaise qualité, insuffisamment sec et non traité, les rendant vulnérables aux champignons. En effet, la mérule pleureuse (*Serpula lacrymans*) mit à mal la flotte anglaise de l'Amiral Nelson (1758-1805) vainqueur des batailles d'Aboukir et Trafalgar. À leur retour, les vaisseaux rapporteront en Angleterre ce champignon qui détruira la flotte de moitié (après Waterloo, 550 vaisseaux sur 1140 furent démolis, en raison de leur état déplorable causé par la mérule). Par exemple « le Formidable » bâtiment de 110 canons fut totalement détruit en quelques semaines ou encore le « Victory » d'un montant initial de 63 000 livres lors de sa construction qui reviendra finalement à 372 000 livres à la suite des nombreuses réparations (56–59).

Ce désastre économique et stratégique incita la Royal Navy à employer des navires à coque métallique. On estime que la France aurait pu envahir l'Angleterre sous Napoléon 1er, si ce champignon avait fait son œuvre plus tôt ou si le pays avait fait preuve de plus de patience (56–59).

Apparu en Europe à partir de 1845, provenant probablement d'Amérique du Sud, le mildiou de la pomme de terre est à l'origine de la « Grande famine » d'Irlande. Cette espèce est un oomycète (*Phytophthora infestans*) contenant de la cellulose et non de la chitine* dans ses parois contrairement aux champignons dits « vrai ». Le mildiou s'attaque aux tubercules l'hiver et les restes de parties aériennes, puis lors de la saison de végétation, il s'attaque aux feuilles puis aux tubercules (51, 60, 61).

Tout commence en 1649, après la révolte des catholiques, la loi oblige les terres catholiques à être morcelées à chaque génération. Ce morcellement a permis en 1801, lors de l'intégration de l'Irlande au Royaume-Uni, aux riches protestants d'acheter des terres et d'imposer un loyer excessif aux paysans catholiques vivants uniquement de la pomme de terre (51, 60, 61).

Dès 1845, le mildiou détruisit une grande partie des productions de pommes de terre sur les différentes années successives. À cela, s'ajoute l'exportation par la Grande-Bretagne des denrées alimentaires hors de l'Irlande malgré la famine, le manque d'aide venant du Royaume-Uni et du climat rude des hivers. Ceci engendra l'impossibilité de payer les loyers pour plusieurs milliers d'Irlandais qui se verront ainsi

expulsés par les Anglais. Sur les 4 années de famine, on estime que le mildiou et les décisions du Royaume-Uni ont causé jusqu'à 1 million de morts, dont deux tiers par la faim elle-même et un tiers par les maladies induites chez une population affaiblie (choléra, typhus, fièvre typhoïde). Environ 2 millions d'Irlandais furent contraints de migrer vers les USA ou le Canada. Ils constituent aujourd'hui 10 % de la population des USA, dont la famille de John Fitzgerald Kennedy et Joe Biden (51, 60, 61).

- **L'ergot de seigle responsable du mal ardent**

L'ergot de seigle (*Clavipes purpurea*) est responsable du mal ardent ou feu de Saint Antoine, aujourd'hui appelé ergotisme, et de l'apparition du LSD. C'est un ascomycète* formant des sclérotes* noirs dans les épis de seigle, d'orge ou de blé. Les personnes consommant du pain de seigle contaminé peuvent être sujettes à des hallucinations voire ressentir d'atroces douleurs qui, dans certains cas, conduiront à la mort (51, 56).

En l'an 994 dans le limousin, une épidémie inconnue fait 40 000 victimes. Elle provoque une forme de gangrène qui brûle les membres. On donne alors comme nom à cette maladie : feu sacré, mal ardent, et feu de Saint Antoine en raison de la création de l'ordre religieux des Antonins destiné à venir en aide aux malades (51, 56).

Puis en 1130, une nouvelle épidémie tue 14 000 personnes. On note chez les malades des hallucinations, convulsions et des crises d'hystérie qui conduiront certains au bûcher pour sorcellerie. Il faut attendre 1670 et une nouvelle épidémie pour que le botaniste et médecin Denis Dodart fasse le lien entre la gangrène et le pain au seigle contaminé (51, 56).

L'ergot de seigle possède également d'autres propriétés. Le médecin Adam Lonicer démontre notamment que celui-ci facilite l'accouchement au XVI^{e} siècle. Il sera alors utilisé par les sages-femmes pour accélérer le travail sous forme de poudre appelée « *Pulvis parturiens* ». Au cours du XX^{e} siècle, les chimistes Arthur Stoll et Albert Hofmann isolent, du champignon, des alcaloïdes possédant une activité vasoconstrictrice* avec une structure commune : l'acide lysergique, comme l'ergotamine pour traiter les migraines et l'ergométrine pour traiter les hémorragies du post-partum. De cette découverte, apparaîtra le LSD via hémisynthèse*, créé par Hoffman en 1943 (51, 56).

- **Le LSD, dérivé de l'ergot de seigle**

Le LSD sera utilisé au cours des années 60 dans diverses études cliniques aux USA dans le domaine de la psychiatrie. Puis son utilisation en tant que psychotrope* va participer au mouvement « Beat Generation » qui inspirera le milieu artistique, le 7éme art, la musique et qui sera précurseur de certains mouvements contestataires sur la guerre du Vietnam, le mouvement hippie ou mai 68, etc.

Cette drogue sera également à l'origine de certaines dérives comme les expérimentions illégales menées par la CIA au cours du Projet MK ultra* (62).

La peur du gouvernement d'une société chaotique conduira alors à l'arrêt de distribution du LSD par Sandoz et les essais cliniques seront refusés par la FDA (*Food and Drug Administration*). Son interdiction est ensuite décrétée et le LSD finit classé comme substance psychotrope placée sous contrôle international en vertu de la convention unique en 1971.

Actuellement, une nouvelle étude clinique est autorisée depuis 2011 sous suivi psychothérapeutique dans les soins palliatifs en phase terminale (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- **L'économie autour des champignons**

Dans le domaine économique et commercial, le champignon est également un acteur important. En effet, sa vente peut aller de quelques dizaines à des centaines d'euros selon le spécimen. Il rentre également en jeux dans la création de produits alimentaires comme les pains boulangers ou les produits fermentés comme l'alcool. L'espèce *Saccharomyces cerevisiae* (ou levure de bière) est par exemple présente dans le monde entier avec des souches différentes selon les continents. Les souches varient également selon son usage comme la vinification pour l'Europe ou la fabrication de saké en Asie. De nos jours, cette levure est produite par des bioréacteurs ou fermenteurs contenant du substrat de canne à sucre ou de mélasse de betterave (51).

À lui seul, le champignon présente aussi une qualité gastronomique indéniable induisant au fil du temps le perfectionnement des méthodes de culture pour arriver à des productions industrielles ou semi-industrielles. Toutefois, le nombre d'espèces sujettes à la culture reste faible à cause des paramètres de fructifications complexes et aléatoires (humidité, températures, pH…). Cependant, cette industrie constitue une part importante de la production mondiale qui se compte en dizaine de milliers de tonnes. (51, 54, 63).

Nous pouvons citer les fameux champignons de Paris (*Agaricus bisporus*), les pleurotes (*Pleurotus ostreatus*), l'oreille-de-Juda (*Auricularia auricula judae*), shiitakés. À l'opposé des morilles ou truffes dont la culture industrielle reste difficile (51, 63).

La production de truffes se fait donc à partir de récolte naturelle ou de sylviculture truffières réparties sur l'ensemble du territoire national notamment au sud-ouest, sud-est et centre-ouest pour la truffe du Périgord et au centre-est pour la truffe de Bourgogne. Les truffes sont des champignons vivant avec un nombre restreint de végétaux, principalement des arbres (chênes, charmes, hêtres) dont leurs techniques de plantation sont contrôlées par l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique). Ces truffières représentent actuellement 18 000 hectares et 50 tonnes de récoltes françaises par an. De nos jours, plusieurs échanges commerciaux viennent concurrencer nos truffes, par exemple l'Australie qui produit des truffes du Périgord en contre saison, ou la Chine qui récolte et exporte en masse des peuplements naturelles de *Tuber indicum* (51, 63).

Évoquons, rapidement la culture du champignon de Paris (*Agaricus bisporus*). Sa culture apparait au XVII^{e} siècle sur couches, c'est-à-dire en agençant différentes couches de fumier recouvertes par du terreau ayant servi à la culture de melon. Ses couches subissent ensuite un lardage (inoculation d'un substrat de fructification stérilisé ou pasteurisé avec une source de mycélium), avant d'être recouverte d'une nouvelle couche de terreau puis de fumier. Ce type de production se faisant à l'air libre est soumis aux aléas climatiques. Or, la construction de Paris avait nécessité à l'époque l'extraction de calcaire dans d'immenses carrières souterraines. Les maraîchers eurent alors l'idée d'utiliser ces carrières. Vers 1880, on pouvait compter 250 champignonnistes à Paris. Cependant, cette production nécessite un apport en eau important pour l'humidification des couches sous terre (51, 63).

À partir du début du XX^{e} siècle, les champignonnistes se sont progressivement installés en dehors de Paris, dans les carrières du Val de Loire en Touraine et dans la région de Saumur avec une meilleure maitrise des substrats, de l'humidité, et de la température. À titre indicatif, nous pouvons compter 115 000 tonnes de champignons produites en 2019 dans la région du Val de Loire. Cette production industrielle *d'Agaricus bisporus*, s'est également exportée vers d'autres pays comme la Chine (51, 63).

Hormis son aspect commercial, le champignon présente un intérêt nutritionnel par ses composés peu caloriques, sa faible teneur en corps gras et sodium, ainsi que sa composition riche en minéraux et oligoéléments. Toutefois, une consommation en quantité limitée est préconisée en raison de la présence de composés difficilement

assimilables par l'homme et à la capacité du champignon à fixer les métaux lourds (54, 63).

Récemment, quelques « start-ups » ont mis au point des alternatives au cuir ou encore aux isolants thermiques dans le bâtiment à partir de champignons. Des recherches sont également effectuées sur les genres *Chrysosporium, Penicillium, Acrémonium* dans le but de développer des biocarburants (51).

Ces différents modèles économiques autour du commerce du champignon engendrent donc la création de nombreux emplois au sein de notre société.

- **Les champignons dans le domaine de la santé**

Certains champignons peuvent avoir des effets néfastes sur la santé. Les champignons peuvent tout d'abord être responsables d'intoxications pouvant aboutir au décès. Citons la plus importante, « le syndrome phalloïdien » qui représente 90 à 95 % des intoxications mortelles dont le principal auteur est l'*Amanita phalloïdes*. Elle contient des amatoxines qui inhibent les ARN-polymérases 2* et des phallotoxines*. Seulement 0,1mg/kg d'amatoxines, soit l'équivalent d'un chapeau, suffit à obtenir la dose létale. On retrouve cette espèce dans toutes les forêts de feuillus d'Europe de la Méditerranée jusqu'à l'Oural, ainsi qu'en Afrique du Nord naturellement. Actuellement, on la retrouve également aux Etats-Unis, en Australie et en Afrique du Sud par introduction accidentelle (51, 54).

Au-delà des intoxications, les champignons sont responsables de diverses pathologies chez l'homme. Ces infections, provoquées par des champignons microscopiques, portent le nom de mycoses*. Celles-ci peuvent être soit superficielles, au-dessus de la lame basale* (non-mortelles, mais contagieuses), soit profondes, c'est-à-dire sous la lame basale dont la plupart peuvent être mortelles. Il est également possible que certaines mycoses puissent passer de l'état superficiel à profond et inversement.

Les espèces responsables de ces infections peuvent être des opportunistes extérieurs profitant d'un sujet affaibli ou immunodéprimé* pour s'installer. Elles peuvent être également au départ des organismes commensaux* (tire profit de son hôte sans nuire à ce dernier) qui deviennent des opportunistes. À l'opposé, nous pouvons avoir des pathogènes responsables de primo-infections, celles-ci peuvent alors survenir chez un sujet immunocompétent* dès qu'une porte d'entrée se créait.

Voici quelques exemples non-exhaustifs de différentes mycoses superficielles et profondes. Parmi les mycoses superficielles, il y a les dermatophytoses touchant la peau et les phanères* comme les mycoses des plis provoquées par *Trichophyton*

rubrum ou *Trichophyton mentagrophytes,* la teigne des cheveux dont les agents pathogènes sont *Microsporum canis* ou *Microsporum audouinii.* Les candidoses peuvent faire partie des mycoses superficielles et être, à titre d'indication, oropharyngées, ou la plus connue, vaginale induite par *Candida albicans*.

Concernant les mycoses profondes, nous avons premièrement les endosaprophytes (le champignon est d'abord commensal*) qui concernent les trichosporonoses et les géotrichoses, et deuxièmement les exosaprophytes. Dans ce second cas, le champignon provient de l'extérieur, soit via une porte d'entrée cutanée provoquée par des blessures, piqûres, comme les mycétomes responsables du « pied de Madura », soit via une porte d'entrée respiratoire. Se propageant par voie respiratoire, ces champignons peuvent être de nature pathogène, ils peuvent donc infecter un sujet immunocompétent (concerne les histoplasmoses ou blastomycoses par exemple) ou être de nature opportuniste (comme le sont les aspergilloses ou cryptococcoses) (64).

À contrario, les champignons peuvent être aussi bénéfiques à notre santé. En effet par leur richesse de métabolites, les champignons sont de bons candidats pharmacologiques potentiels. Cependant, les recherches restent insuffisantes dans ce domaine.

À l'origine de la synthèse de certains médicaments, voici les champignons qui peuvent être mentionnés (51, 65–67) :

- *Aspergillus terreus* pour les statines, notamment la lovastatine ; *Russula paludosa* et *Pleurotus ostreatus* en contiennent également ;

- *Monascus purpureus* produit la monacoline K dont la structure se rapproche de la lovastatine ;

- *Acremonium sp* (anciennement *Cephalosporium*) donnant les céphalosporines ;

- *Arthrinium sphaerospermum* synthétisant l'échinocandine inhibiteur de la synthèse des bêta-glucanes de la paroi fongique ;

- le *Tolypocladium inflatum* produisant des ciclosporines ;

- *Lactarius camphoratus* et *Russula paludosa* qui contiennent des polysaccharides et sesquiterpènes brevetés, car elles peuvent inhiber en partie la réplication du VIH et ralentir le développement des cellules cancéreuses (68) ;

- *Omphalotus illudens* donnant de l'hydroxyméthylacylfulvene (irofulven) par hémisynthèse de l'illudine S au pouvoir anti-tumoral ;

- enfin le cas le plus connu, celui de la pénicilline par *Penicillium notatum* découverte par Fleming.

Tout commence avec Gabriel Roux en 1895, assistant en parasitologie à la faculté de médecine de Lyon et directeur du bureau municipal d'hygiène. Il réalise diverses cultures de moisissures dont *Penicillium glaucum* qui semble posséder un effet antagoniste sur les bactéries. En 1896, il propose alors à Ernest Duchesne de réaliser sa thèse sur ce sujet. Duchesnes effectue donc des co-cultures de *Penicillium glaucum* et du bacille d'Eberth et s'aperçoit que le champignon disparait en présence de la bactérie. Il s'interroge donc sur la possibilité d'un résultat inverse sous certaines conditions. Il inocule alors le bacille et une culture de *Penicillium glaucum* à des cobayes. Seuls les cobayes ayant reçu les deux cultures survivent, mais cette expérience souffre d'un manque de reproductibilité (51).

Puis arrive Alexander Fleming, qui publie en 1929, un article sur ses travaux intitulé « *On the antibacterial action of cultures of a penicillium, with special reference to their use in the isolation of B. influenzae* »*,* dans lequel il adresse ses remerciements à ses trois collaborateurs Frederic Ridley, Stuart Craddock et Charles La Touche pour leur participation. Il y explique avoir laissé volontairement sur la paillasse de son laboratoire des cultures de divers staphylocoques dans des boîtes de Petri qu'il examine de temps à autre. Les boîtes, régulièrement ouvertes, se contaminent par divers micro-organismes issus de l'atmosphère. Il observe alors, autour d'une large colonie de moisissures qui avaient contaminé le milieu, que les staphylocoques sont détruits et que les colonies sont devenues transparentes. Il constate que les souches identifiées par Charles La Touche, *Eidamia viridiscens*, *Botrytis cinerea*, *Aspergillus fumigatus*, *Sporotrichum*, *Cladosporium* et huit souches de *Penicillium* induisent ce phénomène. Sur les huit souches de *Penicillium*, une était particulièrement active. Elle fut dénommée *Penicillium notatum* une fois isolée par Charles La Touche (51).

Fleming démontre que le bouillon de culture avec les moisissures développées à température ambiante sur 1 à 2 semaines possède des propriétés inhibitrices, bactéricides et bactériolytiques sur les principales bactéries pathogènes. Il nomme ce composé « pénicilline ». De plus, il indique que le bouillon porté à ébullition ou même dilué 800 fois est capable de garder ses propriétés et ne présente pas de toxicité lorsqu'il est injecté à des souris. Il suggère donc que ce composé pourrait être utilisé en injection contre des bactéries sensibles telles que les staphylocoques, gonocoques, pneumocoques contrairement aux entérocoques (51).

À partir de 1938, Howard Walter Florey et Ernst Boris Chain isolent le composé actif et réussissent à caractériser une partie de sa structure chimique qui sera définitivement élucidée en 1945 par Dorothy Hodgkin.

En 1940, un premier essai sur huit souris est réalisé. Sur les huit infectées par un streptocoque, seules quatre souris ayant reçu une injection de pénicilline survivent. Les premiers essais sur l'homme sont rapidement publiés en 1941. Une fois cette étape passée, c'est l'« Office of Scientific Research and Development » qui prend le relais en 1942 et conçoit une production sur des quantités plus industrielles. Les souches de *Penicillium* sont alors cultivées dans d'immenses fermenteurs de 200 m^3 (51).

Le prix Nobel sera attribué en 1945 à Fleming, Walter Florey et Ernst Boris Chain (51).

Les domaines médicaux dans lesquels l'utilisation des champignons est faite sont donc nombreux : cancérologie, antibiothérapie, parasitologie, diabétologie, neuropsychiatrie, etc.

Enfin, pour exemple, le cas de *Ganoderma lucidum* ou Ling-zhi, traditionnellement utilisé en médecine chinoise, démontre via diverses études cliniques des propriétés anti-tumorales par renforcement et stimulation directe ou indirecte du système immunitaire de l'hôte. Ces activités sont produites par la présence de polysaccharides de type bêta-D-glucane qui stimulent l'immunité et de triterpènes de type lucialdéhyde C ou d'acide ganodermique A et H possédant des activités anti-prolifératives. Les effets anti-tumoraux et anti-prolifératifs de cette espèce sont prometteurs quant à leur utilisation en tant que traitements d'appoints aux traitements conventionnels (54) (*et d'après le document inédit Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Cependant, il est intéressant de mentionner que le *Ganoderma lucidum* typique est strictement européen. Un profil chromatographique a permis de dévoiler que *Ganoderma lucidum* ne présentait pas d'acide ganodermique contrairement à son homologue asiatique *Ganoderma sichuanense* utilisé réellement en médecine traditionnelle chinoise. Il est donc indispensable de bien identifier les espèces d'un point de vue taxonomique* et chimique (54).

- **En conclusion**

À travers ces différents exemples, nous pouvons voir l'importance du règne fongique pour notre société ainsi que le lien existant entre le monde médical, pharmaceutique et celui du champignon.

Pour conclure, l'approfondissement de nos connaissances et leur prise en compte dans les milieux naturels, sont essentiels à la protection de ce patrimoine fongique qui nous est bénéfique.

1. Méthodologie pour l'inventaire et la description mycologique

Lors de la réalisation d'un inventaire ou d'une cueillette à titre personnel, des protocoles sont à respecter aussi bien pour la récolte que pour la conservation et l'identification des spécimens. Cette méthodologie sera étudiée à travers différentes étapes.

Un inventaire est tout d'abord le recensement des champignons pendant une durée définie avec une fréquence établie sur une superficie délimitée. La présence de champignons constituants de l'écosystème, apporte des informations d'une part descriptives sur le milieu, et d'autre part, fonctionnelles en rapport à l'activité de cet écosystème. Par l'inventaire, on obtient donc des données sur le fonctionnement, la dynamique et la santé de l'écosystème étudié.

L'inventaire réalisé au cours de cette étude a pu être mené à bien grâce à l'analyse principale des sporophores*, c'est-à-dire l'appareil reproducteur du champignon.

Les relevés ont été effectués à partir de l'automne 2019 jusqu'à l'automne 2022.

1.1. Les points à prendre en considération en amont de la récolte

1.1.1. Méthodes d'échantillonnages

La méthode d'échantillonnage doit être précisée et identique entre les deux sites afin d'éviter les comparaisons biaisées. Une méthode doit être également appliquée pour des raisons humaines, puisqu'il est impossible d'inventorier la totalité des données et d'être présent en tout lieu en un temps donné.

Il existe trois grandes méthodes d'échantillonnage, chacune ayant ses avantages et ses limites.

- <u>Le recensement sur transect</u>

Tout d'abord, il existe le recensement sur transects aléatoires (divagation) (voir **Photo 52**) qui consiste à se déplacer à travers le site et à réaliser des prélèvements au hasard, au fur et à mesure du trajet. Cette méthode est intuitive, elle permet d'avoir une vaste surface couverte et un recensement efficace des espèces rares. Elle est facile à mettre en œuvre, car ne demande pas de technique particulière. Cependant, la localisation spatiale des espèces est plus difficile et imprécise, une analyse par milieu peut être donc moins significative dans le contexte intrasite (*d'après le doc. inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Le recensement sur quadrats

Ensuite, il existe le recensement sur quadrats (échantillonnage stratifié) (voir **Photo 53**). Il s'agit de délimiter de petites zones que l'on énumère. Celles-ci sont réparties à travers le site, soit aléatoirement soit dans des zones homogènes si l'on s'intéresse à l'écologie. Dans ce dernier cas, les quadrats ne doivent pas être superposés à deux zones écologiques différentes. Cette méthode permet de mener des analyses écologiques des espèces en associant, par exemple, des espèces à un type de milieu ou à son trophisme* et en comparant des milieux sur un même site. Cette technique est donc adaptée à l'analyse écologique des espèces. En revanche, elle demande plus de temps étant donné que les espèces seront bien souvent en dehors de la zone délimitée du fait de n'occuper qu'une toute petite surface pour la récolte de données. Les espèces rares risquent également d'être sous-représentées et les résultats seront orientés selon le choix du positionnement, donnant des sous ou sur-représentations. Enfin, elle nécessite du matériel de délimitation (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Recensement sur placettes

Une dernière méthode peut être employée consistant à recenser les espèces sur des placettes de taille variable (échantillonnage stratifié) (voir **Photo 54**). Les placettes sont en nombre et de tailles variables, placées dans différents types de milieux homogènes et mosaïqués. Toutefois, on essaye de comparer des groupes de placettes de superficies équivalentes à celles d'autres groupes de placettes. L'intérêt est de se déplacer plus facilement et donc d'avoir un recensement équilibré entre les espèces abondantes et rares. Cependant, il est supposé que le milieu soit homogène sur chaque placette et cela demande d'éviter les milieux qui se superposent ou se touchent. Les parcelles délimitées sont de grandes surfaces irrégulières et les types de milieux ne sont pas forcément faciles à délimiter selon les saisons. Il est donc possible de passer à côté de certaines espèces. Cette méthode permet une approche qualitative (bio-indication), c'est-à-dire qu'elle détermina la présence ou l'absence d'espèces et une approche quantitative (bio-évaluation) qui est une interprétation écologique et statistique (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- **Méthode appliquée à l'inventaire**

Pour notre inventaire, après l'étude des cartes et reconnaissance des limites des parcelles appartenant au Conservatoire d'espaces naturels des Hauts-de-France, nous avons fait le choix du recensement sur transects aléatoires. Cette méthode permet un meilleur échantillonnage quantitatif et qualitatif des espèces, mais aussi de s'assurer de la présence ou de l'absence d'individus sur les différents milieux à travers

les saisons. Elle s'adapte également aux inventaires patrimoniaux et locaux tout en permettant la comparaison entre sites voisins.

Toutefois, pour l'inventaire concernant la pelouse du coteau calcaire, nous avons pris soin d'éviter les zones de sous-boisements présentes sur les parcelles, celles-ci ne correspondant plus à notre milieu écologique.

Enfin face à la vastitude des parcelles à étudier et n'étant que deux personnes pour réaliser cette étude mycologique et botanique, il a fallu que nous adaptions une méthode de déplacement. Nous avons donc décidé de nous déplacer à la manière d'une battue ce qui nous a permis de couvrir un plus grand territoire en un minimum de temps tout en prélevant le maximum de spécimens différents (*voir* **Photo 55**).



Photo 52 : Exemple d'un recensement sur transect aléatoire sur une parcelle de Wavrans sur l'Aa.
Source : X. CZECH.



Photo 53 : Représentation d'un recensement sur quadrat d'une parcelle de Wavrans sur l'Aa.
Source : *X. CZECH.*



Photo 54 : Exemple de recensement sur placette d'une parcelle de Wavrans sur l'Aa.
Source : X. CZECH.



Photo 55 : Représentation de la méthode de recensement utilisée lors de l'étude.
Source : X. CZECH.

1.1.2. Programmation des sorties en fonction des conditions climatiques

La nécessité de programmer une sortie sur le terrain est également requise. En effet, le déclenchement de la fructification des champignons repose sur des paramètres dont la réunion simultanée explique son inconstance. Les deux principaux critères sont la température et l'eau. La quantité d'eau est essentielle, tout comme le degré d'humidité du sol car, sur des sols secs, les pluies modérées sont insuffisantes pour réhydrater le substrat et s'infiltrent trop rapidement dans les horizons du sol*, d'autant plus si celui-ci est calcaire. Une bonne quantité d'eau tombée sur un laps de temps important est donc indispensable. De plus, les pluies n'ont d'intérêt que si elles sont continues ou survenant sur un sol déjà humidifié (63).

La température est également un paramètre à prendre en considération. Elle est importante pour les espèces thermophiles*, qui réclament de la chaleur et qui peuvent ainsi sortir en avance par rapport à l'automne, mais qui demandent tout de même un rafraichissement nocturne pour stimuler leur pousse. À l'opposé, certaines espèces sont dites hiémales* et n'apparaissent que tardivement après un coup de gèle qui activera leur développement, comme c'est le cas pour les hygrocybes (63).

Les saisons sont aussi à prendre en compte, car si beaucoup de champignons poussent en automne, certaines espèces préfèrent le printemps ou un climat estival. À titre d'exemple, l'*Entoloma clypeatum* est plutôt une espèce printanière, l'*Amanita caesarea* est une espèce essentiellement estivale, tandis que la *Flammulina velutipes* préfère un climat hivernal (69).

1.2. La récolte : quelques consignes à respecter

- Élaboration d'un code d'archivage

Une fois sur le terrain, les spécimens ramassés sont directement associés à un code d'archivage. Ce dernier comporte les initiales du ou des cueilleurs, la date de récolte, un numéro de série établi en fonction de l'ordre de prélèvement et enfin la parcelle où il a été trouvé (voir **Figure 8**). Ce code est affilié à l'échantillon durant tout le processus d'inventaire : lors de la récolte, de l'identification, du séchage et du stockage. Étant donné que la localisation GPS n'a pas été utilisée dans cet inventaire, en raison du manque de fiabilité du matériel à disposition, les coordonnées n'ont pas été incluses. Ainsi, seule la parcelle comportant l'échantillon fut relevée pour des raisons techniques et intégrée dans le code d'archivage.

CV191119-22-P976 Wavrans-sur-l'Aa 2019-11-19 976

Figure 8 : X. CZECH et N. VERDIN, exemple de code d'archivage utilisé lors de l'étude.

- Les bonnes pratiques de prélèvement

Lors de la récolte d'un spécimen de champignon, il est important de respecter certaines règles. Elles servent avant tout à assurer sa bonne identification et à préserver son environnement. Ces règles ont été appliquées lors des sorties effectuées pour l'inventaire, mais peuvent aussi bien concerner toute personne désireuse de ramasser des champignons à titre de loisir ou à des fins culinaires (54, 63, 67, 69, 70) :

- ne pas ratisser tous les individus présents d'une même espèce afin de laisser des sujets reproducteurs, ainsi, il est préférable de ne prélever que le matériel nécessaire à l'identification ;

- ne pas cueillir les champignons trop jeunes appelés primordium*, plus difficiles à déterminer, tout en permettant de garder une réserve pour l'écosystème ;

- éviter de prendre les sujets trop âgés également plus difficiles à identifier et contenant encore des spores utiles à perpétuer l'espèce. De plus, un sujet beaucoup trop avancé peut, au même titre qu'un fruit, être avarié et de ce fait passer de l'état comestible à impropre à la consommation ;

- les meilleures collections d'échantillons sont composées de plusieurs individus à différents stades de développement pour mieux identifier l'espèce ;

- durant le prélèvement, il est également important de noter certaines informations pouvant être oubliées par la suite et qui constitueront une aide pour l'identification et la description de l'espèce. Ces informations concernent le mode de vie du champignon (saprophyte, parasite, mycorhizien, tous ces modes de vie sont décrits plus tard dans un autre chapitre), l'habitat (sous des conifères, en prairie, sur sol etc). La flore aux alentours, à savoir la présence de chênes, bouleaux, hêtres, peut être également une information cruciale pour l'identification. En effet, beaucoup de champignons sont inféodés à une ou à quelques espèces d'arbres (54, 58, 69) ;

- faire attention à la pollution puisque les champignons sont composés en grande majorité d'eau et donc d'éléments dissous dans celle-ci. Ils pourraient donc contenir des substances nocives pour notre santé. De plus, beaucoup d'espèces ont la capacité d'assimiler les métaux lourds et la radioactivité, qu'ils soient naturels ou industriels. Il est donc déconseillé

de récolter en bord de route, dans les champs et les prairies amendés, aux abords des habitations ou des lieux enrichis en nitrates ;

- ne pas saccager les sous-étages* pour accéder aux zones de cueillettes ;

- ne pas piétiner les périmètres de concentration des espèces poussant en groupes, ni détruire les espèces jugées toxiques ou non-comestibles ;

- il peut être intéressant de porter une tenue adaptée et voyante, facilitant le repérage en période de chasse concomitante à la récolte pour assurer sa sécurité ;

- il est important de ne pas ramasser les champignons dans des sacs plastiques. En effet, ces derniers écrasent et accélèrent la dégradation des champignons. De plus, l'atmosphère confinée du sac plastique, ainsi que la forte teneur en eau des champignons, favorise le développement de bactéries et de microchampignons. Ceci aura pour conséquence d'accélérer la dégradation des champignons en quelques heures, mais aussi de les rendre impropres à la consommation en provoquant des désagréments intestinaux, ceci même s'ils étaient réputés comestibles à l'origine ;

- favoriser les paniers et séparer les individus dans diverses barquettes, afin d'éviter une éventuelle intoxication, car les spores sont réputées pour contenir des toxines. Ceci permet également de limiter la confusion entre deux espèces récoltées à des moments différents. Dans notre cas, nous avons utilisé une boite à outils permettant de protéger les individus des contraintes physiques et d'isoler chaque sujet par un séparateur ;

- éviter de couper le pied mais plutôt extraire délicatement le pied afin d'assurer une bonne identification ;

- être précautionneux lors de leur manipulation et limiter la surface touchée, afin d'éviter de dégrader certains caractères particuliers utiles à leur description comme la cortine, les anneaux, la pruine etc ;

- dans le même ordre d'idées, il est judicieux de regarder le champignon et de noter certains détails potentiellement fugaces comme des flocons, ou des écailles.

- Législation encadrant la récolte des champignons

En plus de ces gestes éthiques et techniques, il existe une réelle réglementation sur la cueillette de champignons dans le milieu naturel. Cet encadrement permet d'éviter le pillage et ainsi de protéger l'intégrité de l'écosystème (63).

Les champignons sont des produits issus de la forêt ou de prairies et appartiennent de plein droit au propriétaire du terrain. En ramasser sur un terrain privé, sans l'autorisation du propriétaire, est donc considéré comme du vol même si celui-ci n'est pas délimité par une clôture ou, à défaut, par une signalisation. Dans les espaces publics sauf exception, la récolte est autorisée tant qu'elle n'excède pas cinq litres. Enfin, il est interdit ou strictement réglementé de glaner dans les parcs nationaux, régionaux et autres zones naturelles protégées (69).

En effet, l'article L. 163-11 du code forestier stipule que : « *Le fait sans l'autorisation du propriétaire du terrain, de prélever des truffes, quelle qu'en soit la quantité, ou volume supérieur à 10 litres d'autres champignons, fruits ou semences des bois et forêts est puni conformément aux dispositions des articles 311-3, 311-4, 311-14 et 311-16 du code pénal jusqu'à 45 000 euros d'amende* » (63, 71).

L'article réglementaire R. 163-5 du code forestier décrit plus en détails à quoi s'expose le contrevenant et indique les quotas à respecter : « *Le fait, sans l'autorisation du propriétaire du terrain, de prélever un volume inférieur à 10 litres de champignons, fruits et semences dans les bois et forêts est puni de l'amende prévue pour les contraventions de la 4e classe (jusqu'à 750 euros). Toutefois, dans les bois et forêts relevant du régime forestier, sauf s'il existe une réglementation contraire, l'autorisation est présumée lorsque le volume prélevé n'excède pas 5 litres. Lorsque l'infraction est le fait du concessionnaire d'un pâturage, ou de son préposé, et qu'elle est commise sur le terrain concédé, elle est punie de l'amende prévue pour les contraventions de la 3e classe lorsque le volume prélevé est inférieur à 5 litres, et de celle prévue pour les contraventions de la 5e classe lorsqu'il est compris entre 5 et 10 litres* » (63, 72).

Enfin, nous pouvons citer l'article 547 du Code civil qui précise que : *« Les fruits naturels appartiennent aux propriétaires par droit d'accession* » (63, 73).

En résumé, il est donc nécessaire pour le cueilleur de se renseigner sur la réglementation en vigueur du lieu où il se rend, s'il est privé ou non malgré une absence de signalisation, et de ne pas dépasser cinq litres de récolte.

L'Office national des forêts a, dans la même mesure, mis en place dans la plupart des forêts domaniales, un quota de prélèvements avec des jours autorisés distincts de ceux de la chasse.

Enfin, il est possible que certaines forêts ou domaines privés octroient, à la demande, des cartes individuelles (exemple de carte : voir **Annexe 1**) contre une redevance saisonnière allant de 10 à 100 euros. Elles donnent alors le droit, au détenteur de la carte, de cueillir durant les jours autorisés et pour une période donnée. Il faut néanmoins respecter un plafond de 3 à 5 kg de champignons par jour (63).

Il est intéressant d'évoquer cette législation, bien que les articles fassent partie du code forestier et que cet inventaire s'effectue au sein de prairies calcicoles, car elle permet de mettre en évidence l'existence d'un encadrement juridique pour les personnes voulant s'adonner à cette pratique. De plus, il y est fait mention de terrains privés qu'ils soient forestiers ou non. Elle pourrait donc s'appliquer en cas de récolte sur un domaine de type prairie.

1.3. La photographie

Lors de l'inventaire, il peut s'avérer nécessaire d'immortaliser le sujet dans son état frais et dans son environnement par le biais de la photographie. Cet outil permet de figer d'éventuels indicateurs manqués lors de la récolte et qui peuvent être primordiaux dans l'identification de l'individu. De plus, certaines espèces sont dites hygrophanes*, c'est-à-dire qu'elles changent de couleur en fonction du taux d'humidité. La photographie peut permettre de comparer la couleur d'un spécimen à diverses étapes de dessiccation du champignon. Elle permet également de conserver les caractères de l'individu en cas de détérioration, voire de perte du spécimen (58, 67).

Pour la réalisation de la photo, le sujet est déterré soigneusement, puis placé de façon à ce que tous les détails utiles soient bien visibles : le dessus et le dessous du chapeau, l'insertion des lames, éventuellement les anneaux ou les dépôts de spores* sous le chapeau, la base du pied et l'environnement autour du lieu de pousse (mousses, souches, herbes …). Il ne faut pas hésiter à effectuer plusieurs angles de prise de vue pour capturer le plus d'éléments possibles (67).

Pour ne pas détériorer la couleur du champignon ou son aspect sur la photographie, il est préférable d'utiliser la lumière naturelle. En cas de zones trop ombragées ou de temps trop nuageux, il est possible d'utiliser une feuille blanche comme réflecteur ou une lumière à LED blanche tout en jouant avec son intensité pour ne pas dénaturer au maximum la coloration du champignon. En cas de plein soleil, il peut être nécessaire d'ombrager le spécimen. Les flashs et photos à contre-jour sont à proscrire. Le meilleur temps pour la photographie reste un climat couvert avec une couverture nuageuse mince ou un soleil brumeux (58).

Le meilleur compromis est d'utiliser un appareil avec une optique fixe et une bonne capacité macro. L'ouverture et la vitesse d'obturation doivent être réglées manuellement afin d'obtenir une petite ouverture (grand chiffre) et une longue exposition en prise de vue standard. Ceci nécessite donc l'utilisation d'un trépied pour obtenir une image nette et sans flou de bougé* (58).

Chaque photographie est ensuite rattachée à l'individu de l'inventaire par le même code d'archivage qui lui est attribué lors de la récolte.

1.4. La réalisation d'une sporée

Il est important de profiter que le champignon soit encore à l'état frais pour réaliser une sporée*. En effet, cette sporée est un élément souvent nécessaire pour l'identification d'une espèce et elle permet d'éviter certaines confusions. Par exemple, le bolet amer (*Tylophis felleus*) peut être confondu avec les cèpes (*Boletus),* pourtant sa sporée est rose et celle des cèpes est brun olive (69).

Une sporée consiste en un dépôt de spores en tas sur un support afin d'en apprécier leur couleur. Pour l'exécuter, il suffit de se munir d'une feuille de papier blanc ou d'une feuille plastique transparente type « rhodoïd » qui permettent de déterminer avec précision la couleur (67, 74).

Une première méthode consiste à déposer à plat des chapeaux séparés de leur pied, en veillant à ce que l'hyménophore* soit bien disposé du côté de la feuille (*voir* **Figure 9**). Toutefois dans le cas où l'on ne possède qu'un seul sujet de très petite taille, on peut couper proprement une petite partie du chapeau qui sera dédiée à la sporée afin de préserver l'autre partie restante pour la description du champignon. L'ensemble de la préparation est ensuite mis à l'abri des courants d'air en le recouvrant d'un dôme comme un saladier. Les spores mettront alors quelques heures à une journée pour se déposer sur le support. Une fois obtenues, elles peuvent être directement observées ou rassemblées à l'aide d'une lame de rasoir puis comparées aux descriptions des clefs d'identification ou à un code couleur (67, 74).

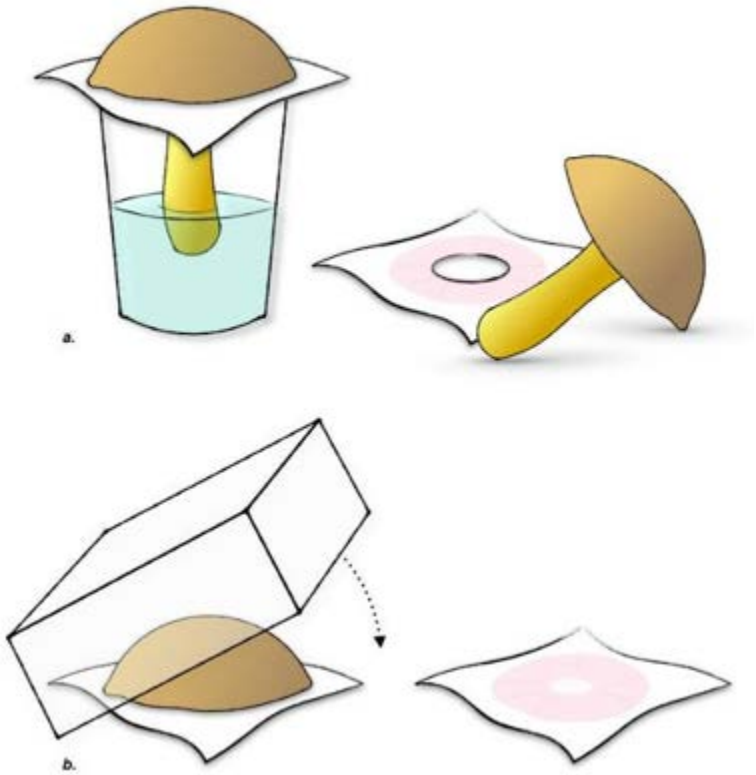


Figure 9 : Figure montrant deux techniques utilisées pour la réalisation d'une sporée.
Source : X. CZECH et N. VERDIN.

Il est possible d'utiliser une seconde méthode qui consiste à percer un trou dans une feuille de papier blanc puis d'y glisser le pied du champignon afin que l'hyménophore repose sur la feuille. L'ensemble est déposé dans un verre contenant un fond d'eau pour maintenir le sujet hydraté, le tout recouvert afin de limiter les courants d'air et de conserver une atmosphère humide (*voir* **Figure 9**). Ce procédé empêche le spécimen de sécher durant l'opération et permet, par conséquent, d'obtenir une sporée plus épaisse et donc une évaluation de la couleur plus précise (67). Cependant, cette technique nous aurait privés du sujet récolté à l'état frais pour la suite des descriptions et des identifications. De plus, cette méthode aurait été plus complexe à appliquer, au cours de l'inventaire, puisque la plupart des sujets étaient de trop petite taille. Elle n'a donc pas été utilisée au cours de ce travail.

La couleur des sporées peut être diverse et nuancée. Nous pouvons avoir des spores de couleur blanche, rose, verte, jaune, crème, lilas, noire, brune allant du brun pâle aux brun gris, en passant par des brun-rouille ou encore brun sombre (58).

1.5. Les réactifs macrochimiques

Certaines substances chimiques solides ou liquides peuvent provoquer des réactions colorées lorsqu'elles sont en contact avec certaines parties du sporophore (ensemble de la partie fertile du champignon produisant les spores, bien souvent visible lors de sa fructification), comme le chapeau ou la chair. Cette réaction colorée peut être spécifique à une espèce et être une aide à l'identification, car la couleur prise sera différente selon le genre, le groupe d'un même genre voire les espèces d'un même groupe.

À noter que des précautions sont à prendre lors de la manipulation de ces réactifs puisque certains sont toxiques ou corrosifs (69, 74–77).

Les principaux réactifs, ainsi que leur utilité en fonction des genres, sont décrits dans le tableau ci-après (*voir* **Tableau 24***,* **Tableau 25**). Les plus toxiques ou corrosifs ont été indiqués en rouge.

Durant l'étude, les réactifs macrochimiques n'ont pas été utilisés. Toutefois, il a été jugé intéressant de les décrire pour donner, aux mycologues désireux d'en savoir plus sur ce sujet, les outils indispensables à leur utilisation.

Réactifs	Composition	Principaux genres où le réactif est utile	Exemples de coloration
Phénol	Solution aqueuse à 2 % - 3 %	Russules	Violette, pourpre ou pour la plupart brunâtre
Ammoniaque	Solution concentrée d'ammoniaque NH3	Lépiotes	
		Russules	Rose pour *R. sardonia*
		Xerocomus	Rouge sur *X. chrysenteron*
Sulfate de Fer (FeSO4)	Sous forme de solution diluée dans l'eau ou sous forme de cristaux	Russules	Teinte rose-orangé pour le groupe *cyanoxantha* Ou verdâtre pour le groupe *Xerampelina*
		Leccinum	Verdâtre avec des nuances de gris ou de bleu selon l'espèce
Alpha naphtol	0,5 g d'alpha naphtol dans 3,5 ml d'éthanol dilué dans 6,5 ml d'eau	Agarics	Peut donner des colorations violettes grisâtres.
Teinture de Gaïac	Solutions de résines de gaïac à 10 % dans de l'alcool à 80 %	Russules	Bleue +/- vif ou turquoise
Potasse	Solution aqueuse à 10 % ou 20 %	Agarics	
		Clitocybes	
		Cortinaires	Rose-rouge chez *C. sodagnitus* ou jaune pour la section *Variecolores*
		Hygrophores	Brun-jaune
		Russules	Rouge chez certaines d'entre elles
		Amanites	Jaune vif sur *Amanita virosa*

Tableau 24 : Récapitulatif des réactifs chimiques.
Source : tableau réalisé d'après (69, 74–78).

Réactifs	Composition	Principaux genres où le réactif est utile	Exemples de coloration
Sulfoformol	Dissolution d'un aldéhyde souvent le formol dans l'acide sulfurique	Lactaires Russules Tricholomes	Bleue sur la chair
Soude	Solution aqueuse à un pourcentage variable selon les auteurs de 10 % 30 % ou 40 %	Cortinaires, Hygrophores, Russules	Donne une coloration noire sur le pied du cortinaire semsanguineus
PDAB	P-diméthylaminobenzaldéhyde 1 g de PDAB avec 38 cc d'alcool éthylique à 95 % et 12 cc d'acide chlorhydrique pur	Inocybes	Bleue, verte ou turquoise
Sulfovanilline	Grains de vanilline diluée dans 1 goutte d'acide sulfurique	Russules	
TL4	Oxyde de thallium III dissout dans une solution concentrée d'acide chlorhydrique et nitrique	Cortinaires	Verte, jaune, rouge ou violette
		Lactaires	Verdâtre sur *L. evosmus*
		Tricholomes	Verte pour *T. pseudoalbum* et rose chez *T. album*
		Amanites	Jaune vif chez *Amanita citrina* Bleu gris lilacin sur l'anneau de *A. porphyrea*

Tableau 25 : Suite du récapitulatif des réactifs chimiques.
Source : tableau réalisé d'après (69, 74–78).

1.6. La description et l'identification à proprement parler

1.6.1. Prérequis pour faciliter l'identification

Lors de l'identification, il est important de bannir certaines légendes urbaines afin d'éviter tout risque de confusion et d'accident. Seule la reconnaissance de caractères morphologiques permet l'identification des espèces, c'est pourquoi il est important de délaisser certains préjugés tels que : « *un champignon consommé par un animal est comestible pour l'homme* » ou « *un champignon toxique fait noircir une pièce en argent lors de sa cuisson* » (69).

De plus, il est indispensable de se munir d'un guide récent d'identification ainsi que de clefs dichotomiques, car celles-ci sont essentielles pour l'identification des espèces. Elles se présentent sous la forme d'une succession de plusieurs questions aboutissant à un nom scientifique d'une espèce.

Pour le repérage de critères macroscopiques, mais à une échelle plus petite, il est conseillé d'utiliser une loupe. Ceci permet d'observer plus facilement l'insertion des lames pour les sujets plus petits, comme les psathyrelles ou encore les panéoles, tout comme l'observation de la cuticule, de la marge du chapeau ou encore de la coloration et la morphologie des arêtes des lames. Pour ce faire, il est recommandé d'utiliser une loupe avec un grossissement de x 10 à x 20 et possédant une ouverture d'au moins 20 mm afin de laisser passer suffisamment la lumière, avec ou sans LED intégrées (58, 69).

1.6.2. Décrire un champignon

Pour la description en elle-même, il est conseillé de regarder les critères morphologiques par paliers. Ainsi, on peut (54, 58, 67) :

- prendre note de la silhouette globale du champignon ;

- observer le chapeau à différents stades de développement si possible, avec caractérisation de sa forme en vue de dessus et de profil, de sa taille de son diamètre, de sa surface (striée, visqueuse…), de sa couleur, de la présence ou de l'absence d'ornementations comme des flocons, mais également de sa marge, c'est-à-dire son bord (strié, lisse, cannelé, etc.) ;

- regarder le type d'hyménophore (lames, tubes), l'insertion entre le pied et celui-ci, la présence ou non d'un latex, sa forme vue de dessous, la densité, sa couleur sur différents grades de maturité, la morphologie de

l'arête des lames, l'espacement entre les lames ou la présence de lamellules ;

- concernant le pied appelé stipe*, nous pouvons constater sa silhouette et la forme de sa base, son insertion avec le chapeau, sa taille et son diamètre, sa couleur et sa surface (lisse, en réseaux, fibrilleuse, striée…), la présence ou non d'une ornementation (comme un anneau) et enfin son aspect en coupe longitudinale, c'est-à-dire si le pied est creux, caverneux, plein, ainsi que sa consistance ;

- décrire également sa chair comme son épaisseur, sa couleur, l'absence ou la présence de latex.

Lors de la description d'un champignon, tous les sens peuvent être amenés à être utilisés pour identifier divers critères organoleptiques* : le goût, les odeurs, la consistance, la couleur.

- <u>Le goût</u>

Il peut être un bon indicateur dans certains cas et permet au sein d'un même genre, par exemple celui des russules, de dissocier différentes espèces grâce à leur saveur douce ou âcre. Ainsi, et selon les circonstances, il est possible de croquer un petit morceau de champignon. Lors de cet exercice, il est primordial de connaître le genre auquel nous avons affaire (russules) et de ne croquer qu'une infime partie de lame du champignon avant de la recracher aussitôt pour éviter toute intoxication (69, 79).

Il existe diverses saveurs, elles peuvent être douces, discrètes ou sapides ; d'autres parfois sont amères, poivrées, piquantes, voire âcres. Certaines rappellent des saveurs de légumes, de bois de cèdre ou de sucre (58, 79).

- <u>Les odeurs</u>

Les champignons développent un nombre très vaste d'odeurs souvent très utiles à l'identification, mais qui restent parfois très complexes à déterminer. Il est donc nécessaire d'exercer son odorat à la reconnaissance de cette large gamme olfactive. Pour percevoir au mieux l'odeur, il est possible de froisser les lames (ou les tubes ou aiguillons) du bout des doigts, ou encore de gratter la base du pied ou de casser un bout du chapeau pour humer la zone blessée. On peut citer, en guise d'exemples, *Entoloma bloxamii* avec son odeur de farine mouillée, ou encore *Russula amoenolens* avec une odeur d'artichaut très caractéristique (69).

Les odeurs peuvent être classées en groupes contenant toute une gamme de nuances (58, 79) :

- les odeurs suaves (agréables et non-violentes) dans lesquelles on inclut, les parfums de fruits (comme la pomme ou la poire), de fleurs, de plantes aromatiques (l'anis, les senteurs balsamiques et mentholiques), ou sucrées ;

- les odeurs vives (nettes et marquées), dites poivrées, de farine ou de légumes ;

- les odeurs grasses beaucoup moins agréables, fétides, animales, alliacées, de gaz, soufrées, de terre, spermatiques ;

- les odeurs chimiques, comme celles du phénol, de l'iode, du chlore ou l'acide nitrique ou du cyanure.

- La consistance

L'appréciation de la consistance n'est pas facile, puisque chaque personne a une sensibilité propre tout comme l'odorat. La consistance peut être dite friable et grenue à l'instar des lactaires et les russules. La chair peut avoir une consistance coriace avec un aspect élastique, tenace ou subéreux comme le liège. Il est possible qu'elle soit également gélatineuse avec des aspects visqueux ou spongieux. Enfin, nous pouvons avoir des chairs à consistance charnue dure ou molle (79).

- La couleur

L'appréciation de la couleur est un élément à prendre en compte lors de la description d'une espèce. Cependant, il s'agit d'un critère difficile à manier et qui ne suffit absolument pas à identifier une espèce. La coloration de la cuticule*, des lames, des tubes, des spores, et de la chair du pied ou du chapeau sont à prendre en considération. Néanmoins, il faut savoir que certaines teintes peuvent varier pour la cuticule* d'une même espèce. De plus, certaines espèces sont, comme nous l'avons déjà décrit précédemment, à chapeau hygrophane* et vont donc changer de couleur en fonction du taux d'humidité, ce qui rend encore plus complexe la description de leur couleur. Pour finir, la chair peut se teinter à l'air ou à la cassure, il en est de même pour certaines lames ou tubes après contact avec les doigts (79).

Pour chaque sortie dédiée à l'inventaire, les spécimens récoltés ont été décrits en observant ou en constatant l'absence de ces différents critères. Ces observations sont alors répertoriées dans un tableau Excel, échantillon par échantillon, tout en les associant à leur code d'archivage attribué lors de la récolte.

1.7. La conservation

Tout d'abord, le champignon étant surtout composé d'eau, il n'est donc pas conseillé de le nettoyer à l'eau, ni de le laisser tremper avant sa conservation. Éventuellement, il peut être nettoyé avec une petite brosse pour éliminer les petits animaux et autres dépôts organiques.

Pour la conservation, il est déconseillé de congeler le champignon, car cette technique le liquéfie par éclatement des cellules dû au gonflement du volume d'eau gelée contenu dans la cellule (58, 69). On préférera donc la technique de séchage à l'air libre qui évitera leur dégradation dans le temps.

Pour sécher un champignon, il est conseillé d'utiliser un déshydrateur électrique avec différents étages délimités par un tamis favorisant la circulation de l'air. Ce dernier doit être doté d'un thermostat, afin de régler la température entre 40 et 55 degrés, pour ne pas dénaturer l'ADN en vue d'éventuelles analyses macromoléculaires (58, 67). Il est essentiel de déposer les individus minuscules sur une petite feuille pour ne pas les perdre lors du séchage. Les plus gros peuvent être coupés proprement, longitudinalement, pour accélérer leur séchage (58). Chaque espèce est disposée à proximité de son code d'archivage afin d'éviter d'intervertir les différents échantillons après déshydratation.

Selon le gabarit des spécimens et du taux d'humidité, le temps de séchage peut varier de quelques heures à deux jours.

Une fois secs, les exemplaires sont placés, avec une étiquette marquée de leur code d'archivage respectif, dans des pochettes plastiques zippées ou de papier. Puis les échantillons sont ensuite entreposés dans un carton, où l'on a pris soin d'y mettre au préalable un peu de terre de diatomée ayant la propriété d'être insecticide, pour éviter toute altération. Ce carton est veillé à être entreposé dans un espace aéré, à l'abri de l'humidité et de la lumière. Ce stockage permet de constituer un herbier appelé *fungarium*, pouvant servir à de futurs prélèvements en vue d'analyses microscopiques ou macromoléculaires.

1.8. La microscopie

1.8.1. Les caractères microscopiques à observer en mycologie

Le matériel fongique vivant ou mort peut être soumis à un examen microscopique, sachant que les cellules vivantes peuvent présenter des caractéristiques différentes de celles des cellules mortes. L'identification microscopique se focalise bien souvent sur les particularités des spores (taille, forme, ornementation) et des cellules qui les produisent, appelées basides* et asques*. D'autres éléments pouvant avoir des aspects morphologiques et organisationnels variés sont à prendre en considération, comme les cystides*, les paraphyses* ou les soies, qui sont des types de cellules appartenant au tissu reproducteur. Le type d'hyphe* (cellules filamenteuses qui constituent la structure du champignon), leur organisation dans la chair, la présence de boucles, sont également des informations à prendre en compte pour l'identification (58, 67). Le microscope permet donc de confirmer les hypothèses émises lors de la détermination macroscopique (70) ou de distinguer deux espèces qui se ressemblent au niveau des caractères macroscopiques (67).

1.8.2. Comment réaliser une préparation microscopique

Pour réaliser la microscopie, il est fondamental d'avoir un grossissement x 100 à immersion d'huile, un bon éclairage intégré, et que l'un des oculaires possède une échelle de mesure micrométrique (58, 67). L'utilisation d'une caméra intégrée au microscope est conseillée pour saisir les caractères microscopiques utiles à la détermination, pour effectuer des mensurations à l'aide d'un logiciel adapté, ou tout du moins, pour visualiser des détails pratiques à la réalisation d'un dessin (58).

En mycologie, la préparation de lames minces pour l'observation microscopique est plus simple à réaliser qu'en botanique, puisque les hyphes ne sont pas disposées en trois dimensions contrairement aux végétaux. Néanmoins, elle demande le prélèvement d'un très petit échantillon à peine visible à l'œil nu pour garantir une transparence. Le prélèvement peut être déposé dans une goutte d'eau ou dans différents réactifs selon le constituant recherché. Une lamelle de protection est déposée sur le dessus, puis l'ensemble est tapoté délicatement. Cette action permet de séparer les différents tissus et éléments garantissant une meilleure observation. Enfin, l'excédent du produit utilisé est absorbé par un papier buvard. L'utilisation d'une fine lame ou d'une pince sera nécessaire pour prélever les échantillons, notamment pour le revêtement du chapeau ou l'arête des lames (58).

1.8.3. Quelques réactifs pouvant être utilisés en microscopie

Les réactifs en microscopie sont tout aussi importants que ceux employés en macroscopie, puisqu'ils permettent l'observation de certains éléments difficiles à distinguer. En outre, ils permettent de mettre en évidence des réactions spécifiques nécessaires à la détermination d'un caractère. Les réactifs de Lugol ou de Melzer sont utilisés pour teindre en bleu ou en brun rouge des substances, de type amidon, contenues dans les spores ou les tissus. On parle de réaction amyloïde* ou dextrinoïde*. Le bleu coton, quant à lui, rend davantage visible les ornementations des spores. La potasse (KOH) à 3 % ou l'ammoniaque à 5-10 % permettent de regonfler les cellules sur un échantillon ayant subi une déshydratation. Un des avantages de l'ammoniaque est qu'elle peut être combinée à d'autres réactifs ou colorants contrairement à la potasse (58, 67, 80).

La liste de quelques principaux réactifs, ainsi que leur utilité en microscopie, est décrite dans le tableau ci-après (*voir* **Tableau 26**) (58, 67, 77, 80) :

Durant l'étude de cet inventaire, ne disposant pas de microscope personnel, dans l'immédiat, le matériel n'a pas été observé à l'état frais mais sous forme séchée. Le rouge de Congo et le réactif de Melzer furent essentiellement utilisés. Chaque observation a été consignée et associée au code d'archivage de chaque échantillon, puis comparée à diverses clefs d'identifications spécifiques à la microscopie.

Réactifs	Composition	Utilisation/coloration
KOH potasse	À 3 %	Pour l'étude de matériel sec
	À 10 – 20 %	Permet une meilleure dissociation en cas de spécimens coriaces (ex : polypores)
Ammoniaque	À 5-10 %	Pour la préparation de matériel sec
Chloral-lactophénol	Mélange d'hydrate de chloral, phénol et d'acide lactique	Permet un milieu d'observation très clair ; les membranes apparaissent très fines ; idéal pour les mesures ; cependant manque de contraste
Eau bidistillée	Eau distillée deux fois, donc sans impuretés	Milieu d'observation naturel qui n'altère pas les pigments ; mais possède un indice de réfraction mauvais rendant difficilement lisible les préparations
Réactifs de Melzer	1 g d'iode et 3 g d'iodure de potassium dissous dans 40 ml d'eau puis ajout de 80 g d'hydrate de chloral	Colore en bleu → réaction amyloïde par la présence d'amidon
		Colore en brun vineux → réaction dextrinoïde par la présence de dextrine
Réactifs de Lugol	1 g d'iode et 3 g d'iodure de potassium dans 100 ml d'eau	Même réaction que le réactif de Melzer
Rouge de Congo	1 % dans l'eau ou dans 10 % d'ammoniaque	Colore en rouge les parois et regonfle les cellules par l'ammoniaque
Bleu coton au lactophénol (bleu de méthyle)	Dissous dans l'acide lactique	Réaction cynophile ; elle mets en évidence des ornementations ; spécifique de la callose constituant des parois ; utilisée pour les sujets frais

Tableau 26 : Récapitulatifs de réactifs chimiques utilisés en microscopie.
Source : tableau réalisé d'après (58, 77, 81).

1.9. L’utilisation de l’ADN

De nombreuses espèces fongiques sont très difficiles à identifier en se basant uniquement sur les caractères morphologiques macroscopiques ou microscopiques. Le séquençage ADN peut donc s’avérer utile dans cette situation (58, 70). L’extraction de l’ADN, le séquençage de certains gênes, l’analyse phylogénétique des résultats, permettent de situer précisément une récolte voire d’affirmer qu’il s’agisse d’une espèce nouvelle (70). Dans le cas de notre étude, quelques rares sujets ont subi un séquençage génétique.

Il est intéressant de noter qu’actuellement, grâce à l’apport d’analyses génétiques, un remaniement de la taxonomie*, de la classification systématique et phylogénétique* s’opère. En effet, certains champignons ont longtemps été considérés comme des espèces à part entière, alors qu’ils n’étaient en réalité que des variétés d’espèces existantes. Par ailleurs, certains champignons ont dû être reclassés dans une nouvelle famille, un nouveau genre voire un nouvel ordre (58, 70).

Le *DNA barcoding* est une méthode d’identification des espèces fondée sur la comparaison de séquences d’ADN précises présentes dans un échantillon ou un spécimen vivant ou mort (67).

Quel en est le principe ? Chaque cellule des champignons (hyphe) renferme le support de son hérédité et des éléments de la programmation cellulaire sous forme d’ADN et d’ARN dans le noyau et dans d’autres organites*. À partir d’un fragment de champignon frais ou séché, on procède à la séparation des noyaux au moyen d’une centrifugeuse et, après divers traitements, l’ADN ou l’ARN est extrait. Après cette étape d’extraction, certaines parties du génome réputées porteuses d’informations utiles sont isolées et amplifiées par PCR (réaction en chaîne par polymérisation). Le séquençage est alors possible, correspondant à la lecture de la séquence des nucléotides constituant l’ADN et à la restitution sous forme de chromatogramme. Le résultat obtenu est interprété après alignement et comparaison des séquences nucléotidiques avec des banques de données publiques disponibles. La proximité statistique entre l’échantillon analysé et les données déjà connues est évaluée pour permettre la construction d’arbres phylogénétiques (67, 70). De plus, la variabilité au sein de la signature génétique, permet de caractériser et de distinguer deux espèces morphologiquement identiques (67).

1.10. Conclusion

Les différentes méthodes et étapes nécessaires, aussi bien à la récolte qu'à la description, demandent du temps pour obtenir un matériel de qualité dédié à l'inventaire patrimonial. Cependant, il est préférable d'avoir peu de spécimens d'étude suffisamment bien annotés, plutôt qu'une plus grande quantité moins bien exploitée voire inexploitable.

À travers ces différentes grandes étapes bien détaillées, nous avons pu voir les diverses réglementations, les protocoles et outils qu'un mycologue peut utiliser, et qui nous ont inspirés lors de cette étude. De plus, cette partie pourra donner les fondamentaux aux personnes désirant s'initier à la mycologie.

2. Le champignon : un organisme vivant particulier

2.1. Qu'est qu'un champignon ?

2.1.1. Définition et généralités sur le champignon

Le champignon n'est ni un végétal ni un animal, il forme donc un règne à part entière (54). Le champignon est un organisme dépourvu de tiges, de feuilles et de racines. Il s'agit donc d'un thalle qui est un ensemble de cellules végétatives ne formant pas de tissus au sens fonctionnel donc pas d'organes différenciés (54). Ce thalle est généralement constitué de cellules allongées formant des structures appelées hyphes si les cellules sont cloisonnées et articulées* bout à bout (54, 74, 82) (une hyphe divisée en article), ou des structures appelées siphon si les cellules ne disposent pas de cloisons pour les séparer. Ces siphons, où les noyaux partagent le même cytoplasme, forment une structure dite cœnocytique (54, 67, 82–84) (*voir* **Figure 10**). Ces cellules sont issues de la germination des spores qui sont des cellules produites en grandes quantités et qui assurent la reproduction sexuée (54, 58, 69, 74).

Les hyphes forment des filaments microscopiques qui se propagent en un immense réseau (le mycélium*) ayant un aspect de feutrage arachnéen plus ou moins dense dépourvu de caractères ne pouvant permettre son identification. Le mycélium assure le rôle d'appareil végétatif chez les champignons (54, 58, 67, 74, 83) et peut être considéré, soit comme un assemblage de plusieurs cellules, soit comme une seule et unique grande cellule ramifiée (58). Parfois, ces filaments prennent une structure soudée et/ou étroitement enchevêtrée, on parle alors de plectenchyme (85). Ce plectenchyme peut prendre différents aspects, comme celui d'un gros cordon ramifié et différencié dit rhizomorphe, ou celui d'un tubercule appelé sclérote, ou de diverses formes massives et compactes : les stromas* ou les sporophores (86).

L'allongement des hyphes et par conséquent le développement du mycélium sont théoriquement infinis, pourvu que les conditions de l'environnement et les ressources nutritionnelles le permettent. La taille du mycélium varie donc de quelques micromètres à plusieurs kilomètres (67). Bien souvent, ce mycélium est souterrain ou enfoui dans le bois et dans diverses matières organiques, le rendant invisible (54, 70, 74). Toutefois, lorsqu'il est particulièrement dense, celui-ci peut être visible à l'œil nu (78).

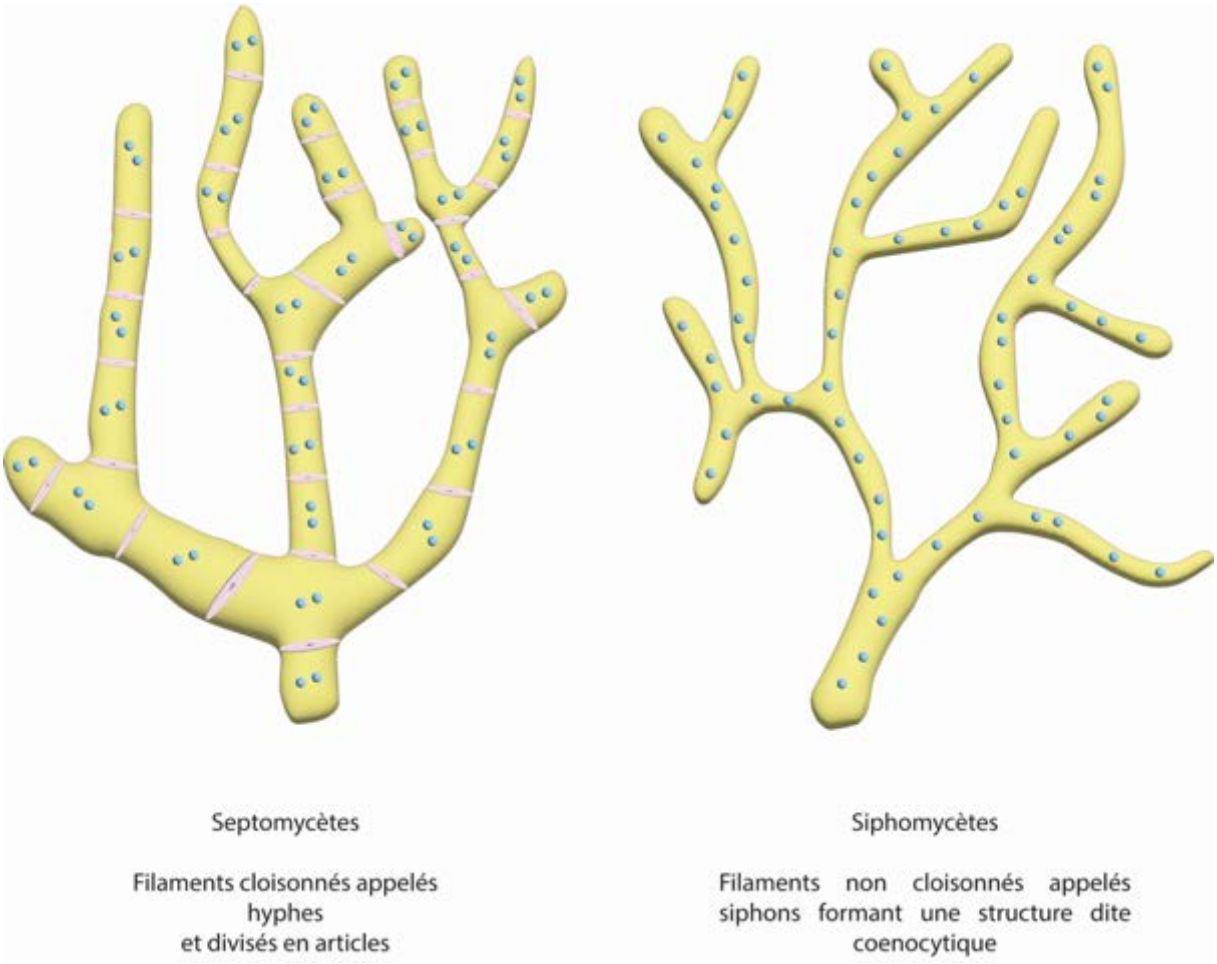


Figure 10 : Représentation schématique d'une hyphe cloisonnée et d'une hyphe siphonnée.
Source : X. CZECH, illustration adaptée de (88).

Le champignon se définit par sept caractères fondamentaux :

- il est eucaryote, c'est-à-dire que ces cellules sont composées d'un ou de plusieurs noyaux renfermant l'ADN (54, 67, 70) ;

- il est hétérotrophe vis-à-vis du carbone ce qui signifie qu'il doit trouver le carbone dans la matière organique de son environnement (54, 67, 70, 78, 83). Vis-à-vis de l'azote, le champignon peut être autotrophe (besoin d'azote minéral) ou hétérotrophe (besoin d'azote organique) selon les espèces. En-dehors du carbone, le champignon a besoin d'autres éléments pour vivre comme l'oxygène (organisme aérobique) bien que certains soient anaérobiques (ex : les levures), d'hydrogène, de phosphore, de potassium, de fer, de cuivre, de zinc, de soufre, de magnésium, de manganèse et de vitamines (54, 82, 83, 87) ;

- il est absorbotrophe, c'est-à-dire qu'il se nourrit par absorption. Cette technique permet d'acquérir la matière organique (54, 67, 70, 83). Pour cela, le champignon doit excréter des enzymes extracellulaires à savoir, des phosphatases, des laccases et protéases, dans son environnement pour réaliser la digestion de la matière organique en dehors de la cellule (82, 87). Une fois dissoute en petits éléments, la matière organique est absorbée par plusieurs procédés, soit par des canaux* ou des récepteurs, soit par des transporteurs*, ou par endocytose* (*voir* **Figure 11***,* **Figure 12**) (*d'après le document inédit du Pr Régis Courtecuisse, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

  Cette absorbotrophie caractérise les champignons et les différencie des végétaux, qui procèdent par assimilation, et des animaux qui procèdent par ingestion (54, 70, 82, 83).

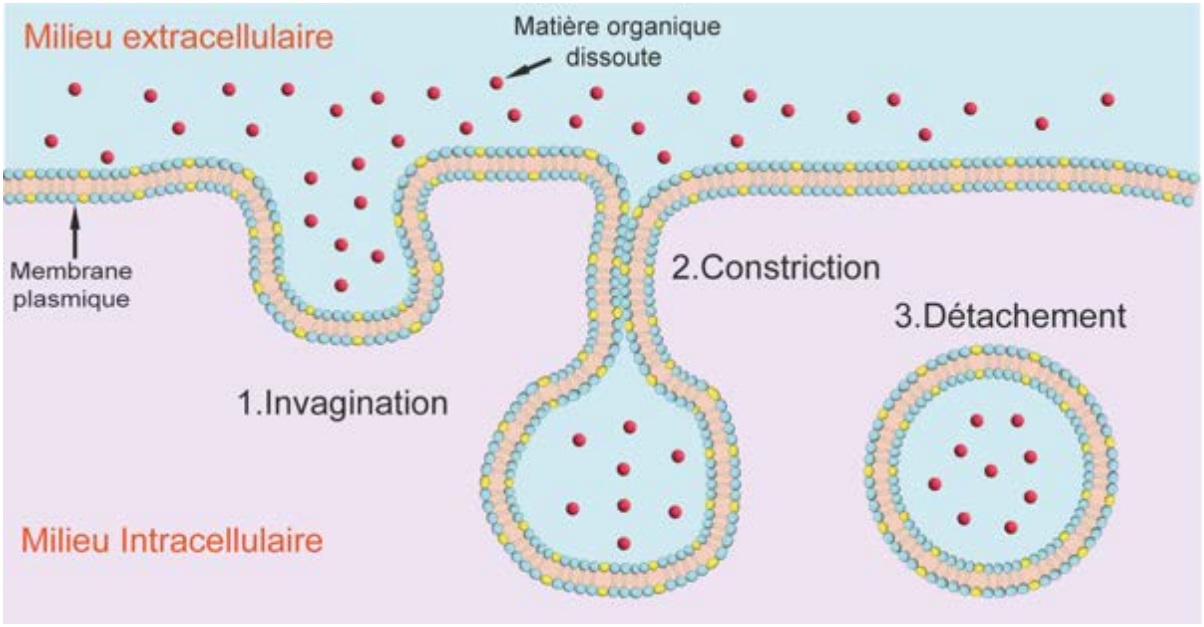


Figure 11 : Représentation d'une endocytose.
Source : X. CZECH.

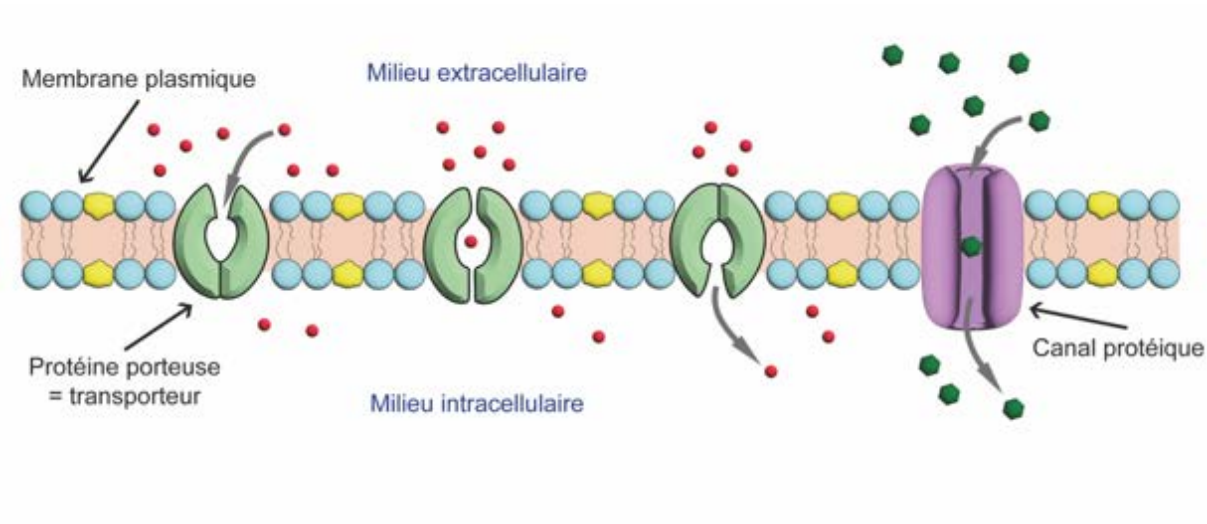


Figure 12 : Schéma d'un canal membranaire sur la gauche et d'un transporteur sur la droite.
Source : X. CZECH, adaptée de (89).

- c'est un appareil végétatif ramifié, diffus et tubulaire (54, 67, 82). La constitution est donc filamenteuse (70, 82). Certains groupes de champignons, ceux des levures par exemple, ne forment pas d'hyphes mais seulement de microscopiques cellules arrondies qui se multiplient de façon asexuée par bourgeonnement et dont quelques-unes d'entre-elles peuvent apparaitre sous forme de « levure » ou filamenteuse selon les conditions (58) ;

- la reproduction se fait par des spores non flagellées ou des conidies* qui diffèrent par leur mode de formation, à une exception chez les *Chytridiomycota*, où les spores possèdent un flagelle (54, 67, 70) ;

- leur paroi est composée de chitine (54, 67, 70, 83, 90), une macromolécule qui est un complexe polymère, (*voir* **Figure 13**) retrouvée à la fois dans le règne animal (comme chez les arthropodes* et les insectes) et le règne fongique (deux règnes tous deux regroupés au sein des *Opisthocontes**). La chitine oppose donc les champignons aux plantes qui possèdent ,quant à elles, une paroi cellulosique (67, 70, 83, 91). La structure de la chitine est composée d'un enchaînement de monomères N-acétyl-β-D-glucosamine reliés par une liaison glycosidique (1→4) (90, 91).

  La chitine peut également donner le chitosane (*voir* **Figure 14**), une molécule très peu répandue dans la nature. On ne la retrouve uniquement dans les exosquelettes de certains insectes, comme les reines des termites, et dans la paroi cellulaire d'une seule classe de champignons, les Zygomycètes. C'est un ensemble de monomères β-D-glucosamine avec une liaison glycosidique (1→4) (90, 91).

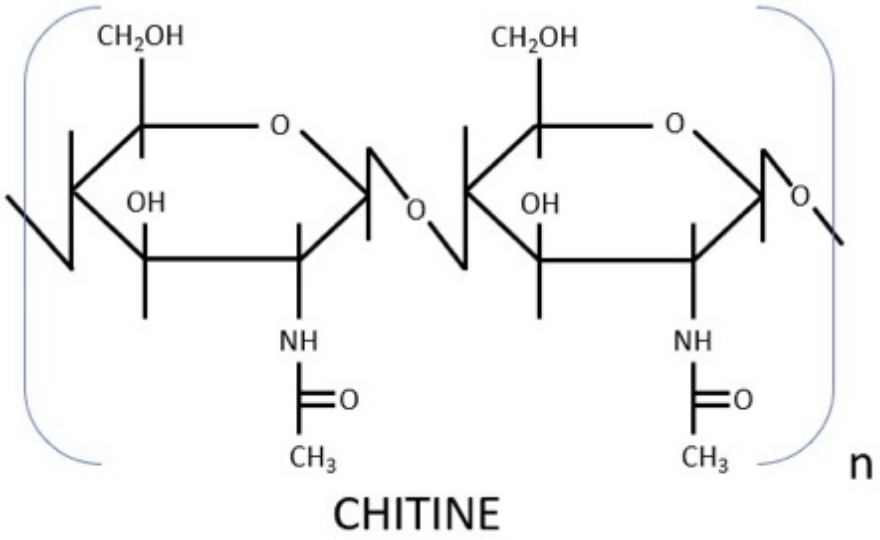


Figure 13 : Représentation d'un monomère de chitine.
Source : X. CZECH d'après l'article (91).

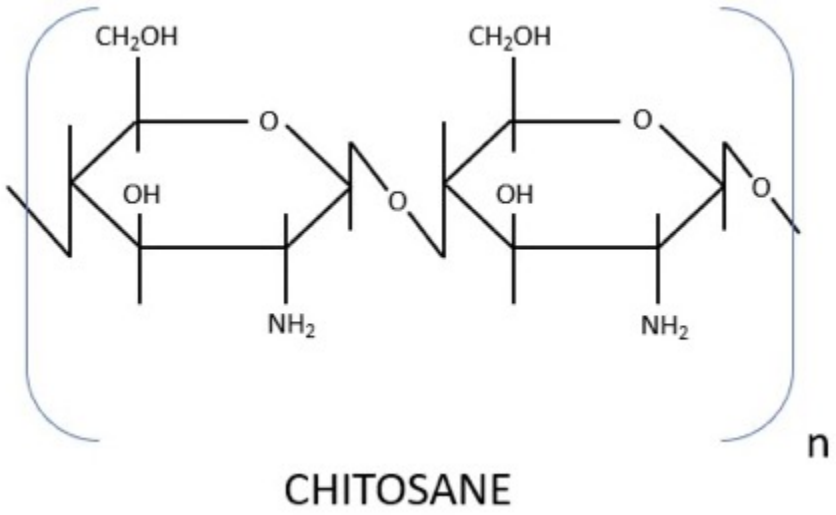


Figure 14 : Représentation d'un monomère de chitosane.
Source : X. CZECH d'après l'article (91).

.

2.1.2. Généralités sur la structure cellulaire d'une hyphe

- **Composition de la structure extracellulaire**

La cellule fongique est composée d'une « capsule », sorte de « matrice » indifférenciée, contenant un certain nombre de molécules en contact avec l'environnement comme des enzymes pour l'exodigestion et des lectines* pour la reconnaissance de son milieu (*d'après le document inédit de P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Seul *Cryptococcus neoformans* possède une réelle capsule externe à proprement dite, composée de glucuronoxylomannane et d'une quantité moindre de galactoxylomannane (92, 93).

Sous cette capsule, se trouve la paroi qui est le squelette externe de la cellule. Elle en assure sa rigidité nécessaire à sa résistance aux changements de pression et joue le rôle de barrière avec le milieu extérieur (82, 83, 90, 94, 95).

La description d'une structure généralisée de la paroi fongique est assez compliquée, en raison des variations significatives de composition possible entre les espèces et entre les types de cellules différenciées et les conditions de croissance au sein d'une même espèce. Toutefois, une architecture et la présence de composants principaux, semblent se conserver dans les différents embranchements des champignons (92, 95). Néanmoins, la modélisation de la composition de base de la paroi fut complétement réinterprétée suite à des travaux de l'ultrastructure utilisant des modèles scalaires à l'aide de la microscopie électronique et l'utilisation de divers marquages publiés en 2020 (96).

Il est constaté que cette paroi se compose d'une couche interne plus transparente aux électrons en microscopie électronique à l'épaisseur uniforme et d'une couche externe plus dense aux électrons à l'épaisseur variable (95, 96).

La partie interne se compose de polymères fibrillaires inertes disposés plutôt horizontalement et fortement interconnectés. Elle contient divers polysaccharides qui représentent la majorité de la masse de la paroi dont le plus abondant (70 à 80 %) est le β-(1-3)-glucane. Les β-glucanes sont des macromolécules constituées d'unités élémentaires de D-glucose reliées entre elles par des liaison β(1-3), β(1-6) ou β(1-4). Les polymères β(1-3)-glucane sont également reliés par des liaison β(1-6) et forment ainsi des ramifications de chaînes de β(1-3)-glucane. Par endroits, les chaînes de β(1-3)-glucane sont reliées à des protéines ou d'autres polysaccharides. (82, 83, 90, 92, 94, 95, 97–99). Quelques chaînes β-(1-3)-glucane s'étendent jusque dans la couche externe (96) (*voir* **Figure 16**). Ces glucanes sont essentiels à la cellule fongique, c'est le cas des β-(1-3)-glucanes dont la conformation supposée hélicoïdale, confère à la

paroi une résistance à la traction et maintient la forme de la cellule chez tous les individus fongiques (92, 95, 98).

La couche interne comporte également des β-(1-6)-glucanes qui créaient des liens croisés entre les β-(1-3)-glucanes, la chitine et les ancrages GPI (glycosylphosphatidylinositol) (82, 83, 90, 92, 94, 95, 97–99) (*voir* **Figure 16**).

Les glucanes peuvent être rattachés par des liaisons hydrogène à la chitine qui renforce la paroi de la cellule tout en offrant une certaine flexibilité (82, 83, 90, 92, 94, 95, 97). Il a été démontré que la chitine n'était pas disposée comme une sous-couche bien distincte, mais intercalée entre les chaines des β-(1-3)-glucanes (*voir* **Figure 16**) (96). La chitine et les β (1-3)-glucanes représentent chacun moins de 10 % de la masse de la paroi (82, 83, 90, 92, 94, 95, 97).

Généralement, c'est au sein de la partie interne de la paroi, lorsqu'elle est présente, que se trouve la mélanine responsable de la couleur brun-noir de certaines espèces et qui assure aussi une certaine protection mécanique contre les agressions et la dégradation en raison de sa difficulté à être détériorée (82, 95).

La partie externe, plus variable en composition et dimension, est composée d'une couche fibrillaire disposée verticalement qui émerge perpendiculairement de la couche interne. Celle-ci correspond à des mannanes libres et des mannanes reliés à des glycoprotéines pour former des mannoprotéines qui peuvent être des protéines de la paroi à ancrage GPI (glycosylphosphatidylinositol) (82, 83, 90, 92, 94–97). Les mannoprotéines à ancrage GPI typiques sont pourvues d'un domaine globulaire qui est rattaché aux chaines de N-mannanes puis d'un domaine en tige relié à des chaines de O-mannanes et à la chitine ou aux β(1-3)-glucanes par des β(1-6)-glucanes (92, 96). Les mannanes sont des manno-oligassacharides liés, soit à l'azote (N-mannanes aux chaines longues et ramifiées), soit à l'oxygène (O-mannanes aux chaines courtes et linéaires) (*voir* **Figure 16**) (82, 83, 90, 92, 94–97).

Ces mannoprotéines sont réparties dans la paroi et certaines sont également distribuées dans toute la paroi interne voire jusqu'à la membrane plasmique avec un enrichissement des protéines à l'interface couche interne – couche externe (*voir* **Figure 16**) (96).

La paroi comporte aussi des domaines extracellulaires de protéines transmembranaires et une variété de glycoprotéines non monnosylées ou sans ancrage GPI. De façon globale, les protéines de la paroi ont des propriétés diverses liées à l'adhérence, l'absorption des nutriments, la signalisation, la détection ou encore la glomaline retrouvée notamment chez les *Glomeromycota* qui bouche les fissures de la paroi et assure son intégrité structurelle (82, 83, 90, 94) (*voir* **Figure 16**).

Les hydrophobines sont aussi un type de protéines associées à la paroi et sont exclusives aux cellules fongiques. Elles sont riches en cystéine. Elles sont constituées d'une face hydrophile, d'une face hydrophobe et forment un revêtement en monocouche amphipathique* à la surface de la paroi fongique aux interfaces hydrophobes-hydrophiles. Les hydrophobines sont présentes sur les hyphes aériennes, les conidies et les spores (82, 95, 100, 101).

La face hydrophile se fixe à la paroi fongique et empêche la cellule de se dessécher quand l'hyphe sort d'un milieu humide. La face hydrophobe orientée vers l'extérieur forme une barrière à l'eau et en réduit sa pénétration dans la cellule. En son absence, l'eau diluerait le cytoplasme et endommagerait l'hyphe. La présence de cette phase reste perméable aux échanges gazeux. Cette face permet l'adhérence aux éléments externes (bactéries, spores, particules du sol, plantes…). Les hydrophobines réduisent la tension superficielle à l'interface eau/air permettant aux hyphes dans un milieu aqueux de croître vers le milieu aérien. Il existe différents types d'hydrophobines réparties dans deux classes avec des fonctions spécialisées (communication interne ou externe entre cellules, renforcement structurel, contrôle de flux membranaire) (82, 95, 100, 101).

La composition de la paroi dépend de chaque champignon et des types d'hyphes (82, 95). Des espèces aux hyphes végétatives non mélanisées, peuvent synthétiser de la mélanine dans des structures spécifiques, comme dans les *appressoria*, destinées à l'invasion des plantes afin de résister à la pression de turgescence exercée par cette structure ou dans la paroi de certaines conidies. Un autre exemple est la présence, chez certaines espèces, d'α-1-3-glucane dans la partie externe de la paroi de leur *haustorium* et *appressorium* qui empêche le champignon d'être reconnu jouant ainsi un rôle de protection contre la dégradation enzymatique induite par l'hôte (92, 95).

Sous-jacent à la paroi, se situe la membrane plasmique aussi appelée plasmalemme. Cette membrane est constituée de phospholipides organisés en bicouche lipidique et d'ergostérols qui assurent la plasticité de la membrane (*voir* **Figure 15***,* **Figure 16**). Elle délimite la partie vivante de la cellule nommée cytoplasme (90). La présence d'ergostérol différencie l'organisme fongique des animaux qui disposent, à la place, du cholestérol au niveau membranaire. C'est dans cette membrane que se situent la chitine synthase et la glucane synthase qui contribuent à l'élaboration de la paroi. La membrane plasmique contient également différentes enzymes, protéines de transports utiles à la diffusion ou l'osmose des nutriments, de l'eau, des déchets, etc (82, 95).

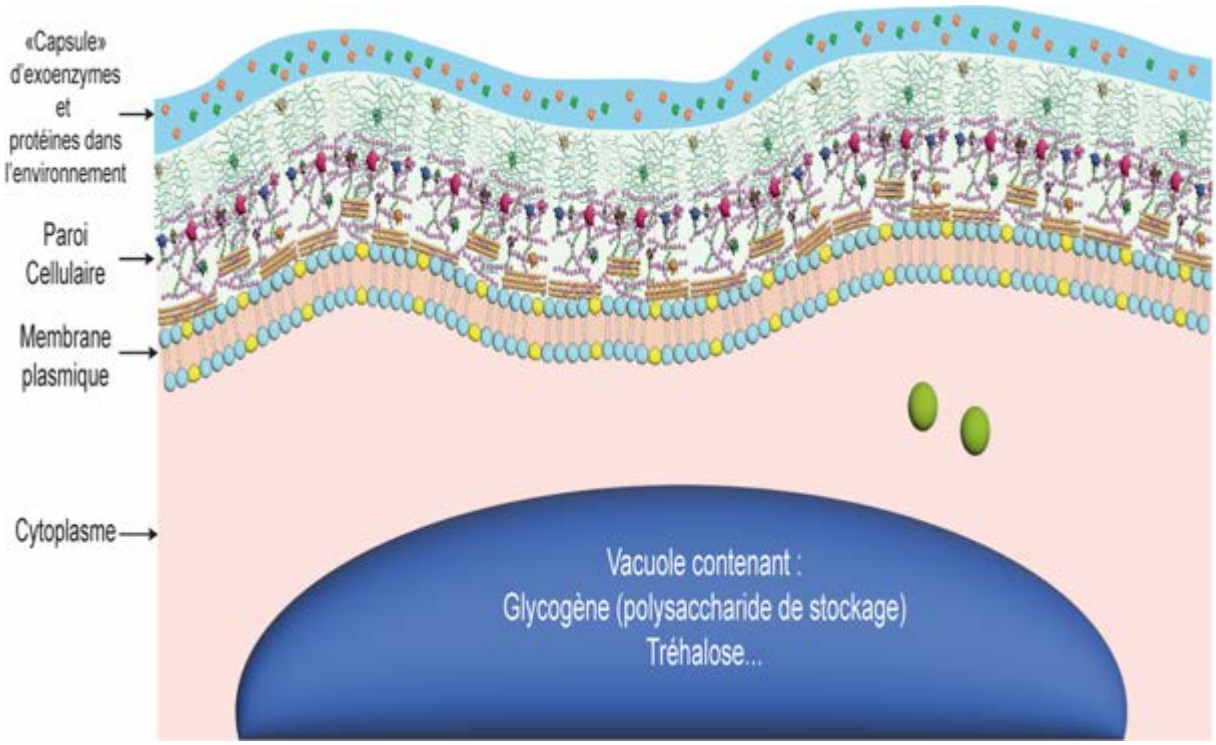


Figure 15 : Schéma montrant les différentes successions de couches constituant la cellule fongique. *Source : X. CZECH, schéma adapté du document inédit de P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*.

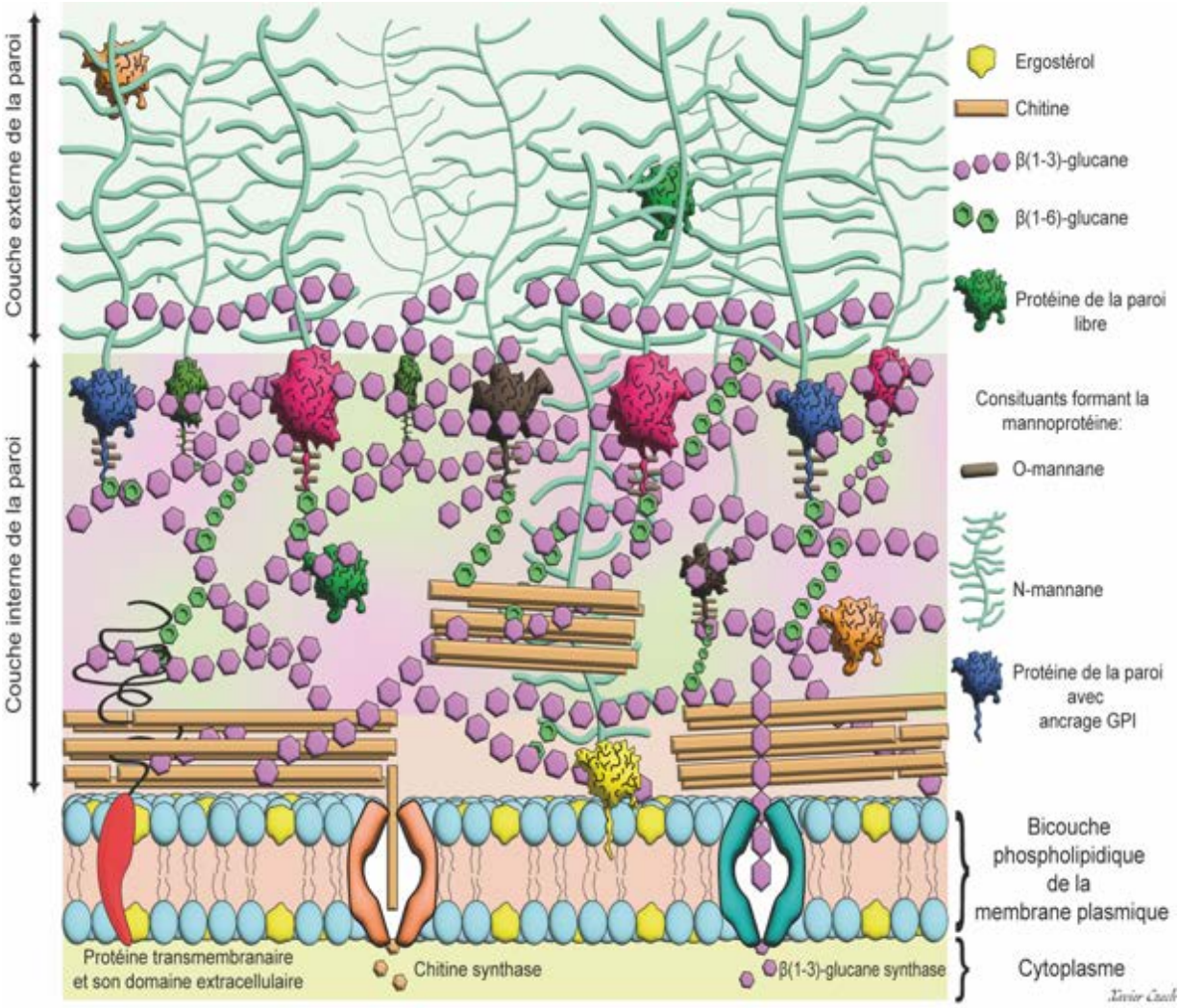


Figure 16 : Schéma de l'organisation structurale basique de la paroi fongique.

Remarque : la variété dans les couleurs des protéines a été choisie dans le but de montrer l'existence d'une panoplie de protéines au sein de la paroi et dans un cadre esthétique. Elles n'ont pas pour fonction de décrire un type particulier de protéines. Toutefois, une attention sur la forme fut choisie pour distinguer les protéines libres des les protéines à ancrage GPI qui possèdent un domaine globuleux et un domaine terminal en tige où se trouve l'ancrage GPI.

Source : X. CZECH, schéma inspiré des ouvrages de (90, 92–96, 98, 99).

- **Composition intracellulaire**

  - Cytoplasme et organites

À l'intérieur des cellules se trouve le cytoplasme, fluide dans lequel baigne l'ensemble des organites, des noyaux et des vacuoles. Le champignon comporte une grande vacuole contenant des substances de réserve, comme des glucides sous forme de glycogène et non pas d'amidon, comme c'est le cas pour les plantes (67, 83, 83, 90) (*voir* **Figure 17***)* (54, 82, 90). D'autres composés sont aussi présents comme le tréhalose et le mannitol (54, 90). Le tréhalose est un sucre composé de deux molécules de glucose liées par une liaison 1,1 α-glycosidique, et qui n'est digéré que par une molécule enzymatique nommée la tréhalase. Le mannitol est quant à lui un polyol (54).

Les organites présents se composent en partie : de mitochondries, d'un réticulum endoplasmique, d'un appareil de golgi et de leucoplastes qui sont des vacuoles possédant des fonctions digestives ou de stockage (*voir* **Figure 17***)*. Contrairement aux végétaux, les cellules du champignon ne contiennent pas de chloroplastes (67, 82, 90).

  - Structure interne de l'apex de l'hyphe

De plus, au niveau de la partie apicale* de l'hyphe des champignons supérieurs (Ascomycètes* et Basidiomycètes), se situe une structure particulière incluse dans un cytoplasme plus dense qui dériverait de l'appareil de Golgi. Elle se nomme Apical Vesicular Cluster (AVC) ou Spitzenkörper (SPK). Elle est constituée d'un regroupement d'amas en couches distinctes de macrovésicules et microvésicules d'exocytose*, de ribosomes, de microfilaments d'actine et de microtubules (*voir* **Figure 18***,* **Photo 56**) (82, 90, 102–104). À l'intérieur de ces vésicules se trouvent des précurseurs de la paroi, des enzymes lytiques* de la paroi comme des chitinases et des glucanases. S'ajoute à cela, des enzymes de synthèse de la paroi telles que la chitine synthase (contenue dans des microvésicules appelées chitosomes (90, 103) et la glucane synthase destinées au rassemblement de composants de la paroi et ainsi accroître la taille de l'hyphe (90, 103–105).

L'une des principales fonctions attribuées au SPK est d'agir comme un réceptacle des vésicules sécrétoires et de synchroniser leur livraison à la membrane plasmique où elles fusionnent pour produire une nouvelle surface de paroi cellulaire (103). De plus, en raison de son rôle dans la détermination de la direction et de la morphologie de la croissance des hyphes, le SPK entretiendrait des relations étroites avec les complexes macromoléculaires tels que le polarisome* et l'exocyste*, qui se co-localisent dans le dôme apical (103).

Au sein d'une espèce fongique donnée, le SPK est un complexe multi-composant hautement dynamique et pléomorphe* qui change de forme, de taille et de position au sein de l'apex des hyphes, tout en conservant une organisation structurelle de base (102–104). À un niveau plus large, divers modèles de SPK ont été observés parmi certains des différents taxons fongiques voire espèces. Ainsi, de nombreux *Ascomycota* et *Basidiomycota*, affichent un SPK bien visible à leurs extrémités d'hyphes. Des analyses, en microscopie optique et électronique, ont révélé qu'il y avait plusieurs modèles de Spitzenkörper parmi les champignons *Dikarya* (*voir* **Figure 19**) (102–104). Cependant, chez les autres classes de champignons, l'observation d'un Spitzenkörper au sens strict n'a pas été faite. Certains auteurs décrivent tout de même une accumulation plus lâche de vésicules à l'apex des hyphes de ces taxons, mais ne les décrivent pas comme des SPK (90, 103, 104, 106).

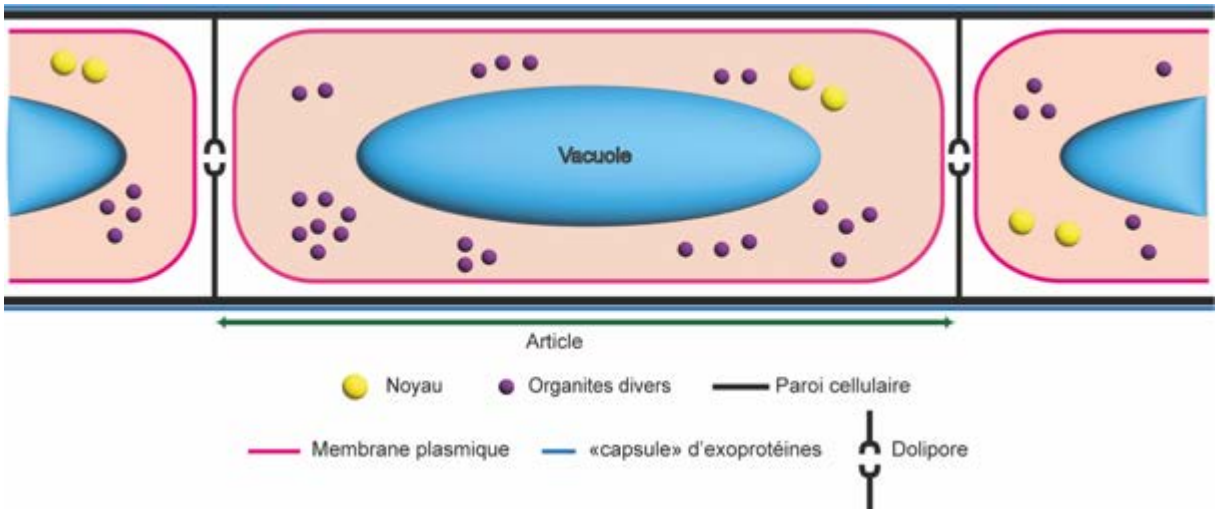


Figure 17 : Représentation schématique de la composition d'un article d'hyphe cloisonnée d'un basidiomycète.
Source : X. CZECH, schéma adapté du document inédit de P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille.

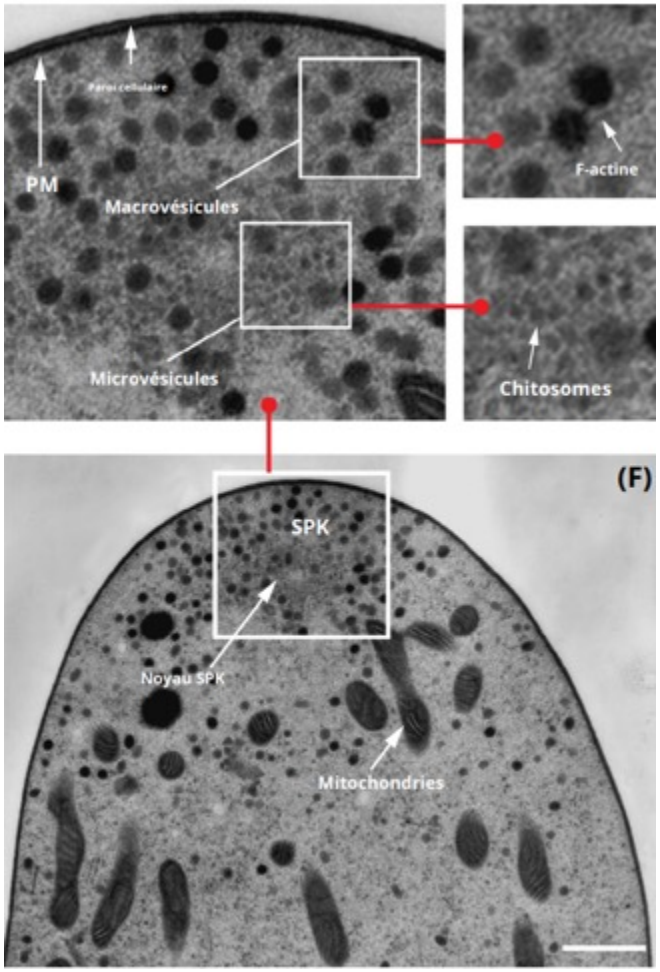


Photo 56 : Ultrastructure d'une pointe d'hyphe de *Neurospora crassa* imagée par microscopie électronique à transmission (Barre d'échelle à 500 nm).
Source : photographie extraite de (103).

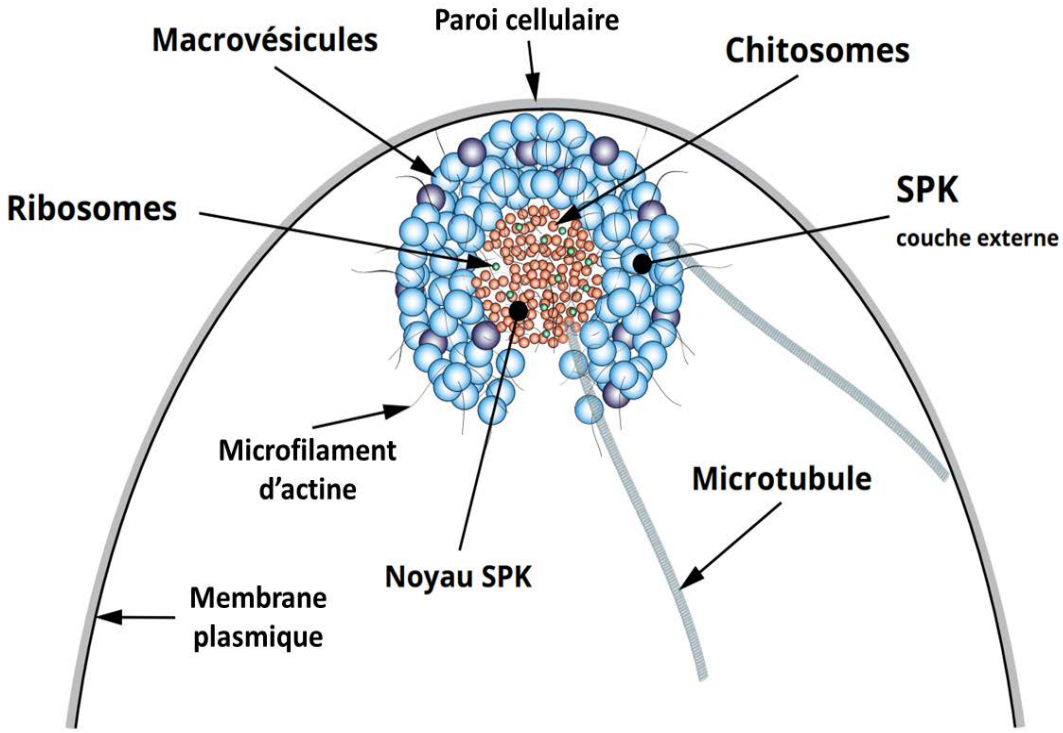


Figure 18 : Schéma illustrant la répartition proposée des principaux composants du Spitzenkörper dans *Neurospora Crassa.*
Source : extrait de (103).

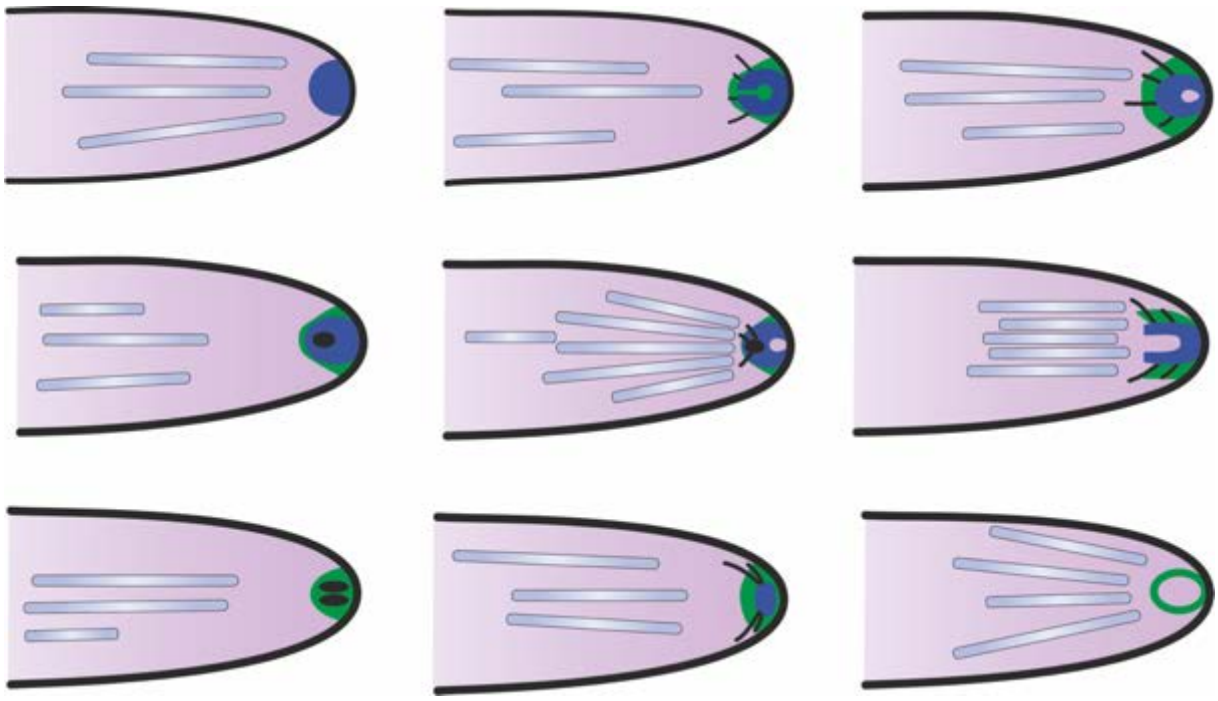


Figure 19 : Représentations schématisées de quelques modèles de Spitzenkörper observés en microscopie électronique sur différents Dikarya.
Source : X. CZECH, adapté de (102).

- Différents types de cloisons

Enfin, dans le cadre d'une hyphe cloisonnée, il est observé une membrane nommée septum, formée à partir d'une extension de la couche interne de la paroi parfois composée d'un pore permettant la communication entre chaque article constituant l'hyphe (*voir* **Figure 17**) (67, 83, 90). Ainsi, est permise la circulation du cytoplasme à l'intérieur des compartiments cellulaires de l'hyphe (articles), tout en transportant des minéraux, des enzymes, des organites et autres matériels intracellulaires d'une cellule à une autre (82).

Les septa ont plusieurs fonctions. Ils servent de piliers en renforçant et en stabilisant les longs tubes que sont les hyphes et offrent une protection au mycélium. En effet, lors d'une cassure de l'hyphe, ils se ferment et isolent l'article touché du reste de l'hyphe, protégeant celle-ci du milieu extérieur (90, 107, 108).

Il existe plusieurs types de septa. Du coté des Zygomycètes, on rencontre parfois des septa complétement clos, formés dans le but d'isoler des sections endommagées ou de vieilles sections du mycélium (82, 109).

Chez les *Ascomycota*, les septa sont perforés d'un pore relativement grand (150 à 500 nm) facilitant le passage des organites voire même des noyaux (82, 90, 109). Ce pore peut être obstrué ou non par un corps membraneux et globuleux composé de protéines et d'un noyau dense qui dérivent des peroxysomes* appelés corps de Woronin (90, 108, 109) (*voir* **Photo 57**). Une fois obstrué, la perméabilité du pore n'est cependant pas réversible (109).

Enfin, les *Basidiomycota* ont leurs hyphes divisées par des septa possédant un pore central, relativement étroit (100-150 nm) appelé dolipore (*voir* **Photo 59***,* **Photo 60**) (107). Il permet la communication intercellulaire en autorisant le mouvement de la plupart des organites, à l'exception des noyaux. La migration des noyaux est associée à une dissolution enzymatique du dolipore (90, 110). Ce dernier peut se fermer complètement ou s'ouvrir. Surplombant le pore de chaque côté, se trouve une partie spécialisée du réticulum endoplasmique, le parenthésome, qui ressemble à une paire de parenthèses, la plupart du temps perforée (*voir* **Figure 20**) et qui agirait à l'instar d'un filtre laissant passer certains organites (107). En effet, chez de nombreux homobasidiomycètes, les parenthésomes sont perforés contrairement à de nombreux hétérobasidiomycètes où il n'y a qu'une seule ou aucune perforation. Dans certains cas un second parenthésome peut être présent. Ainsi, les variations dans l'ultrastructure (visible uniquement en microscopie électronique) peuvent être caractéristiques de différents groupes de *Basidiomycota* (*voir* **Photo 58***)*. Ce complexe dolipore/parenthésome est considéré comme ayant une importance taxonomique selon les auteurs (90).

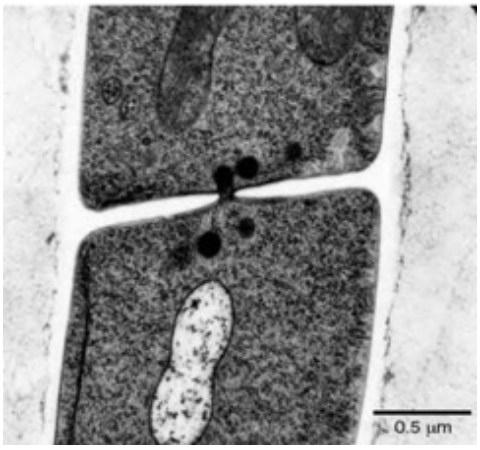


Photo 57 : Vue transversale d'un septum d'une hyphe de *Emericella nidulans* montrant cinq corps de Woronin près du pore central du septum.
Source : extraite de (90).

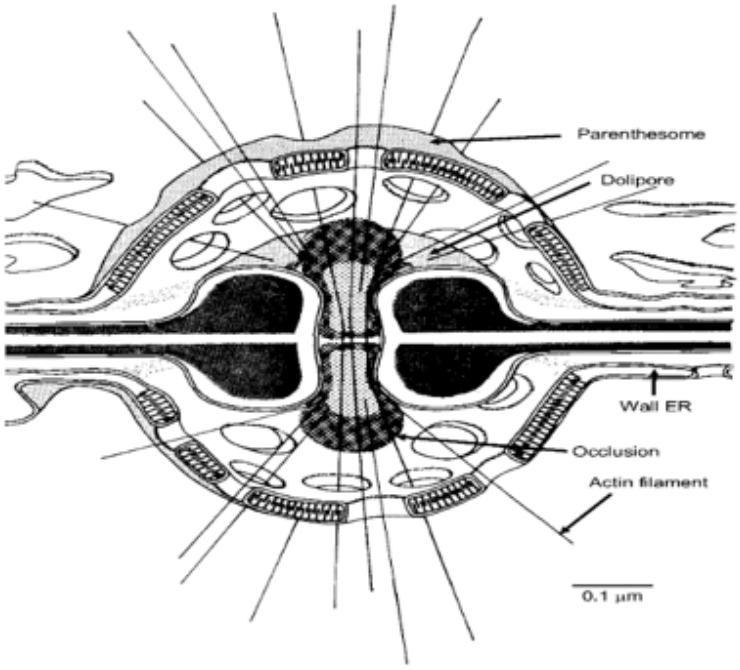


Figure 20 : Schéma d'un dolipore/parenthésome d'un basidiomycète.
Source : extrait de (90).

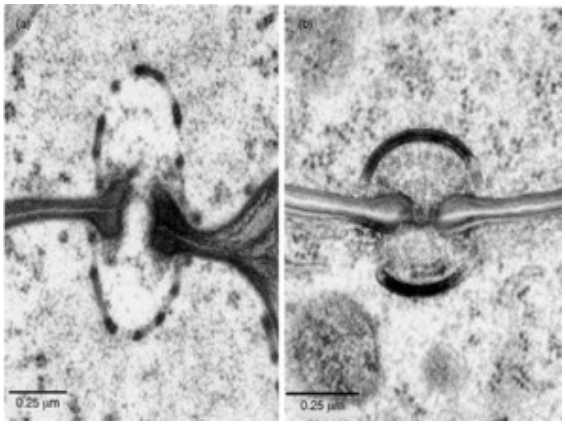


Photo 58 : Sections longitudinales de septum dans deux basidiomycètes vus au microscope à transmission. À gauche un homobasidiomycète avec un parenthésome perforé (*Auriscalpium vulgare*). À droite, un hétérobasidiomycète possédant un parenthésome imperforé (*Auricularia auricula-judae*).
Source : extraite de (90).

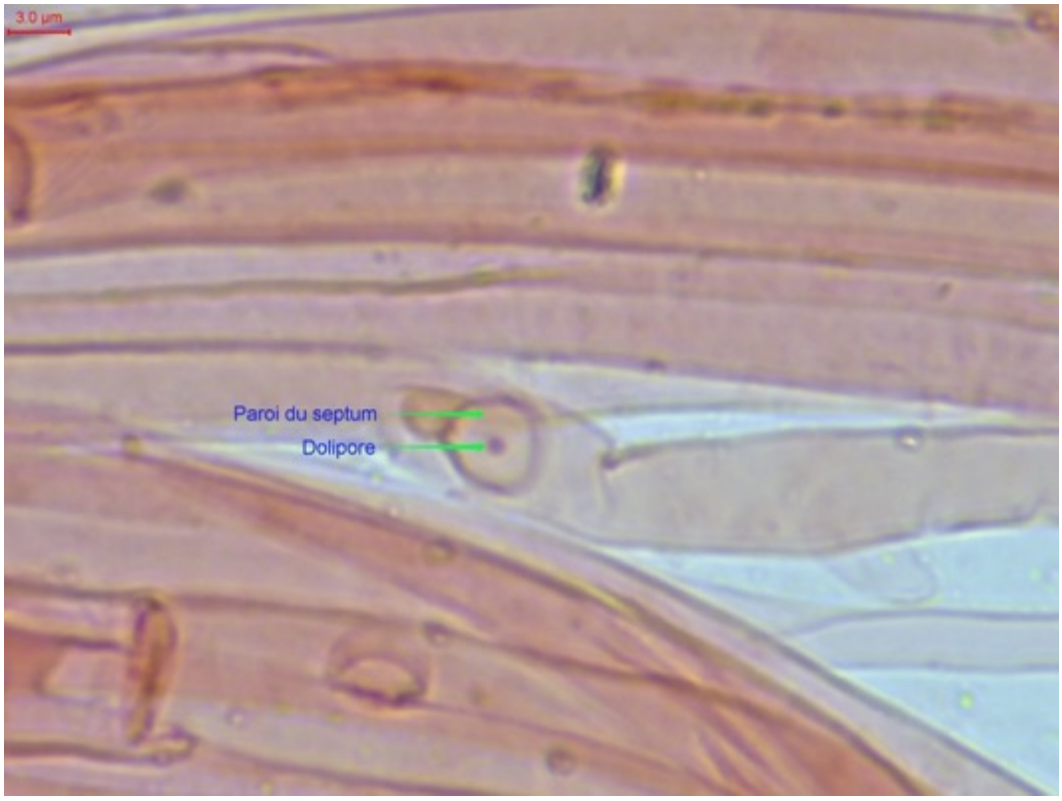


Photo 59 : Hyphe septée et son dolipore chez *Psathyrella clivensis.*
Photographie de X. CZECH.

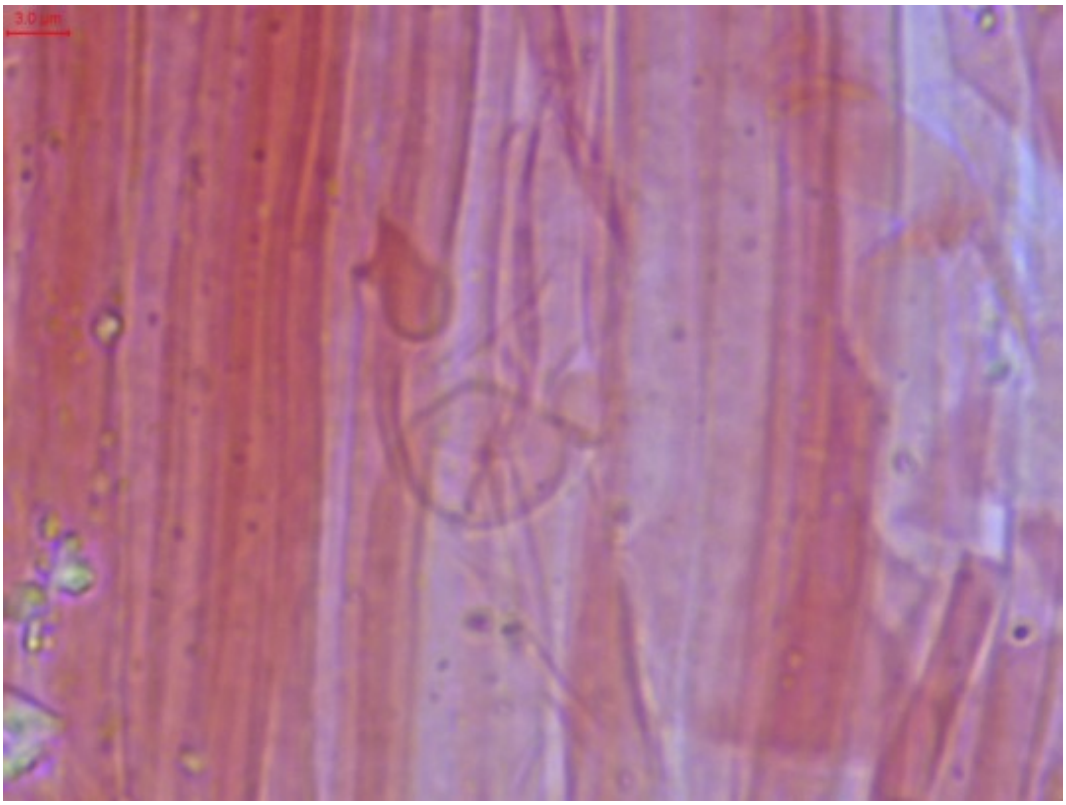


Photo 60 : Hyphe septée et son dolipore chez *Psathyrella clivensis*.
Photographie de X. CZECH.

2.2. Caractères macroscopiques

Lorsque les conditions sont favorables, le mycélium souterrain est capable de produire les appareils reproducteurs que nous consommons et qui se nomment sporophores ou anciennement carpophores. Cette forme plus ou moins éphémère, allant de quelques heures à des périodes s'étalant sur toute l'année, n'est que la partie émergée du champignon (74). Ce sporophore, dans le règne fongique, prend de très nombreuses morphologies et aspects (67).

2.2.1. Morphologie des *Basidiomycota*

D'une manière globale, le sporophore (basidiome) appartenant aux *Basidiomycota* est constitué d'un chapeau pourvu d'un revêtement (ou cuticule) correspondant à la « peau » du chapeau. Sur ce chapeau se trouve éventuellement des restes du voile général (58, 67, 74).

Ce chapeau est le support de l'hyménophore, partie fertile, à la surface de laquelle se trouve l'hyménium, généralement orienté vers le bas et qui est composé d'une palissade de cellules reproductrices. L'hyménophore peut être de différents types (**Photo 61**) (58, 67, 74) :

- soit lisse, si la surface qui porte l'hyménium est lisse (exemple les *Craterellus,* les *Tremelles* et les *Clavaria)* (58, 67, 74, 84) ;

- soit lamellé, si l'hyménophore est constitué de lames, lamelles et lamellules (exemple les *Agaricus)* (58, 67, 74, 84) ;

- soit tubuleux, lorsqu'il est constitué de tubes ouverts à l'extérieur par des pores (exemple les *Boletus* ou les *Polyporus*) ; dans ces tubes murissent les spores ; ces tubes sont collés les uns aux autres et ouverts à leur extrémité par un pore (58, 67, 74, 84) ;

- soit aculéolé*, c'est-à-dire à aiguillons ou à pointes (exemple chez les *Hydnum*) pendantes comme des « stalactites » généralement sous un chapeau (58, 67, 74, 84) ;

- soit sublisse à pliciforme, si l'hyménophore est composé de plis plus ou moins alvéolés, ramifiés ou larges voire veinés (exemple chez les *Cantharellus*) (58, 67, 74, 84).

L'ensemble est porté par un pied nommé stipe. Ce dernier comprend divers caractères macroscopiques, comme sa silhouette, sa forme à la base, ses ornementations comme la présence ou non d'un voile partiel formant éventuellement

un anneau membraneux (58, 74). Toutefois, ce stipe peut se retrouver absent (on dit aussi sessile) chez certaines espèces appartenant aux *Basidiomycota* (67).

Il existe en dehors de ce schéma classique, une multitude de morphologies de sporophores. Chez les trémelles par exemple, le sporophore peut prendre un aspect difforme ou cérébriforme. Les clavaires ou les ramaires ont une forme arbustive parfois ramifiée donnant l'aspect d'un corail, le sporophore est alors dit « claviforme » ou « coralliforme ». D'autres sporophores peuvent exister, comme la forme en massue ou en croûte (résupiné). Celles-ci poussent généralement sur le bois, comme *Phlebia radiata* (58, 67).

Parfois, la production de spores est interne, ce qui induit des morphologies plus particulières telles que chez les gastéroïdes (anciennement les gastéromycètes) (58, 67).

Il existe donc chez les *Basidiomycota* une grande richesse morphologique (58, 67).

2.2.1.1. La silhouette du sporophore

Plusieurs formes sont possibles comme réniforme en forme de rein, sphérique, dimidié (84). Chez les *Agaricomycetes*, la silhouette générale permet en principe d'obtenir une idée approximative du groupe auquel appartient un champignon. Ainsi, une silhouette collyboïde peut faire penser à un champignon appartenant au groupe des collybies, une silhouette tricholomoïde aux tricholomes, omphaloïde aux omphales, clitcyboïde aux clitocybes, et marasmioïde aux marasmes (70, 78, 84) (**Figure 21**).

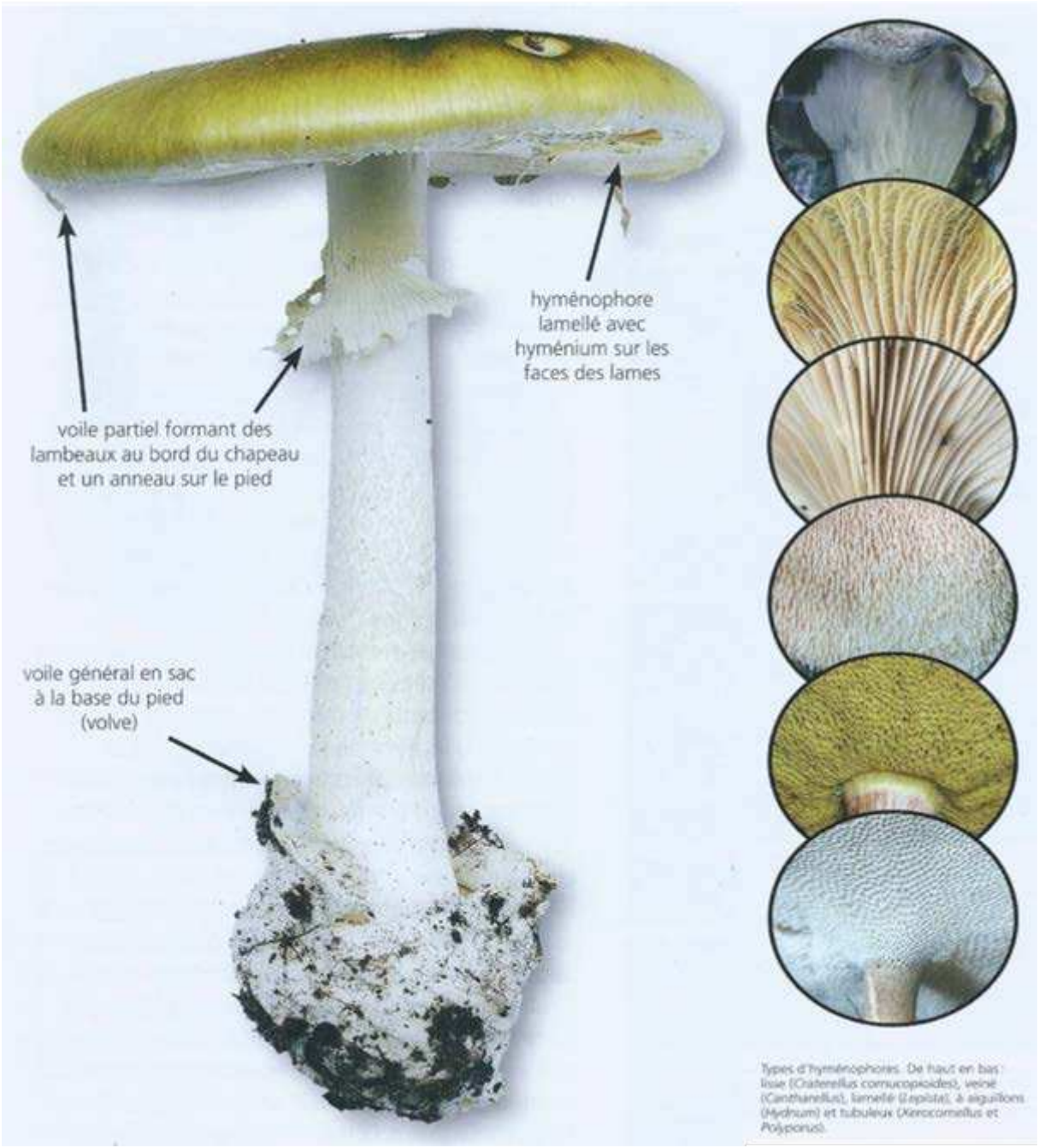


Photo 61 : Basidiome et les différents types d'hyménophores.
Source : photographie extraite de (58).

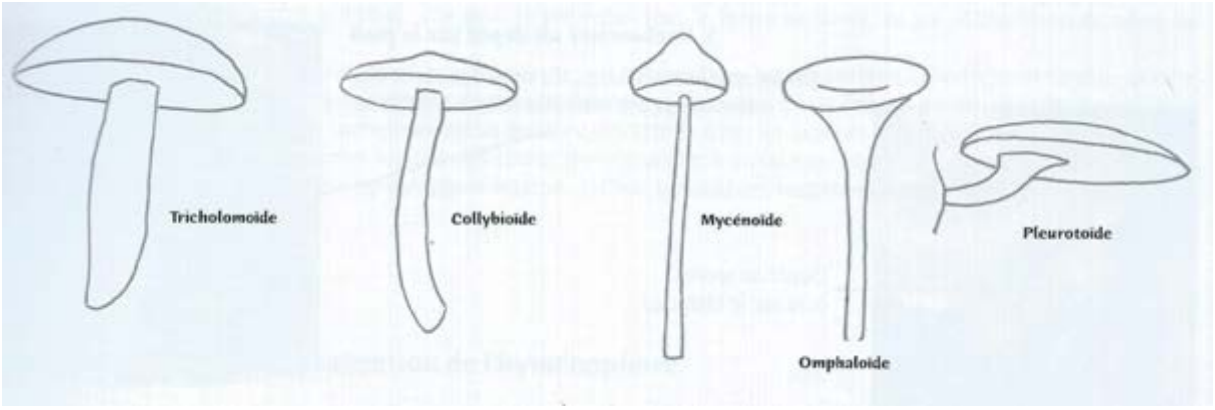


Figure 21 : Exemples de silhouettes du basidiome.
Source : extrait de (78).

2.2.1.2. Les caractères macroscopiques de l'hyménophore

- **Les lames**

Lorsque le champignon est lamellé, les lames correspondent à la partie fertile. Elles partent du bord du chapeau et atteignent plus ou moins le pied. Elles sont disposées radialement autour de ce pied. Lorsque les lames sont longues sans atteindre le pied, elles sont désignées comme « libres ». Si elles sont attachées, elles peuvent être sublibres, adnées*, échancrées, décurrentes ou encore adnées avec une petite dent décurrente. Une particularité se retrouve chez le groupe des *Marasmius*, où les lames forment une petite structure circulaire autour du pied appelé collarium (58, 67).

Les lames peuvent présenter d'autres caractères, elles sont possiblement étroites, larges, épaisses ou minces, espacées ou distantes avec une gamme d'intermédiaires et de couleurs (58).

Enfin, l'arête des lames dispose de nombreux caractères. En effet, elle peut être lisse, denticulée, ou encore d'une couleur différente de celle de la face des lames (58).

Pour une meilleure observation des caractères macroscopiques des lames, notamment pour leur forme, leur insertion et leur couleur, il est préférable de découper le champignon dans le sens de sa longueur (c'est-à-dire de bas en haut) (84).

- <u>Description théorique des lames</u>

L'extrémité libre des lames, dirigée vers le bas se nomme arête. Les termes « face » ou « profil » font référence aux deux côtés latéraux des lames. La distance entre l'arête et la zone d'encrage à la chair du chapeau prend le nom de largeur. La zone d'attachement de la lame au pied prend le terme d'insertion. Enfin, la distance entre chaque face de la lame correspond à son épaisseur (84).

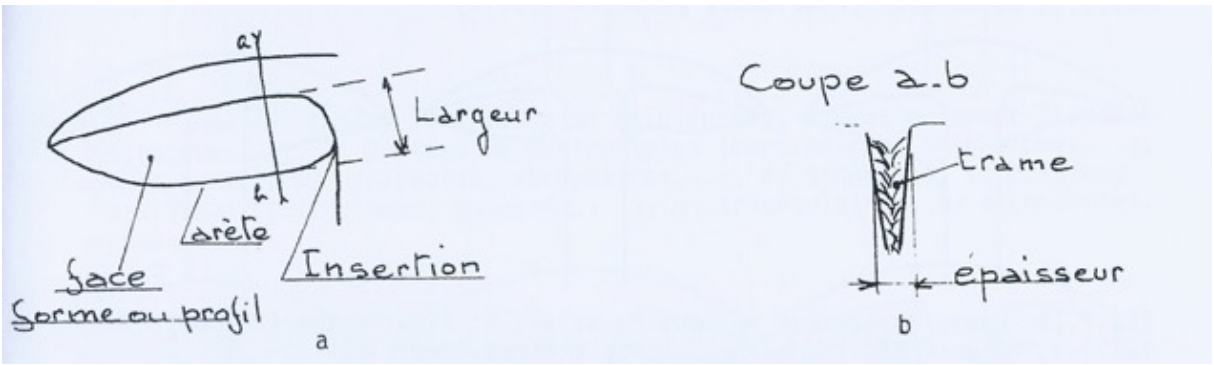


Figure 22 : Description théorique d'une lame ; **a)** lame en vue de profil ; **b)** coupe d'une lame dans le sens de la largeur.
Source : extrait de (84).

- Les différents types de lames en vue de dessous

✓ Lames inégales, les lamelles et lamellules

Les lamelles et lamellules correspondent à de petites lames qui partent de la marge, mais qui ne s'insèrent pas sur le pied (qui ne l'atteignent pas). Elles sont plus ou moins courtes (**Figure 23**) (67, 84).

Le terme « lamelle » ne doit pas être utilisé, à tort, pour désigner les lames. Ces lamelles et lamellules peuvent être libres. Dans ce cas, elles s'arrêtent sans toucher les lames. Elles sont dites d'interruption tronquée si elles sont perpendiculaires à l'arête (84).

✓ Lames fourchues

Il est possible que les lames soient dites fourchues, lorsque des lamelles se soudent aux lames (rameuses, ramifiées, bifides) (**Figure 23**) (84).

✓ Lames interveinées

Les lames sont désignées interveinées lorsqu'elles se réunissent entre elles, tout en étant présentes dans le fond de l'espace inter-lamellaire (**Figure 23**) (84).

✓ Lames anastomosées

Enfin, ces lamelles et lamellules sont dites anastomosées* quand elles réunissent des veines et nervures entre les lames (**Figure 23**) (84).

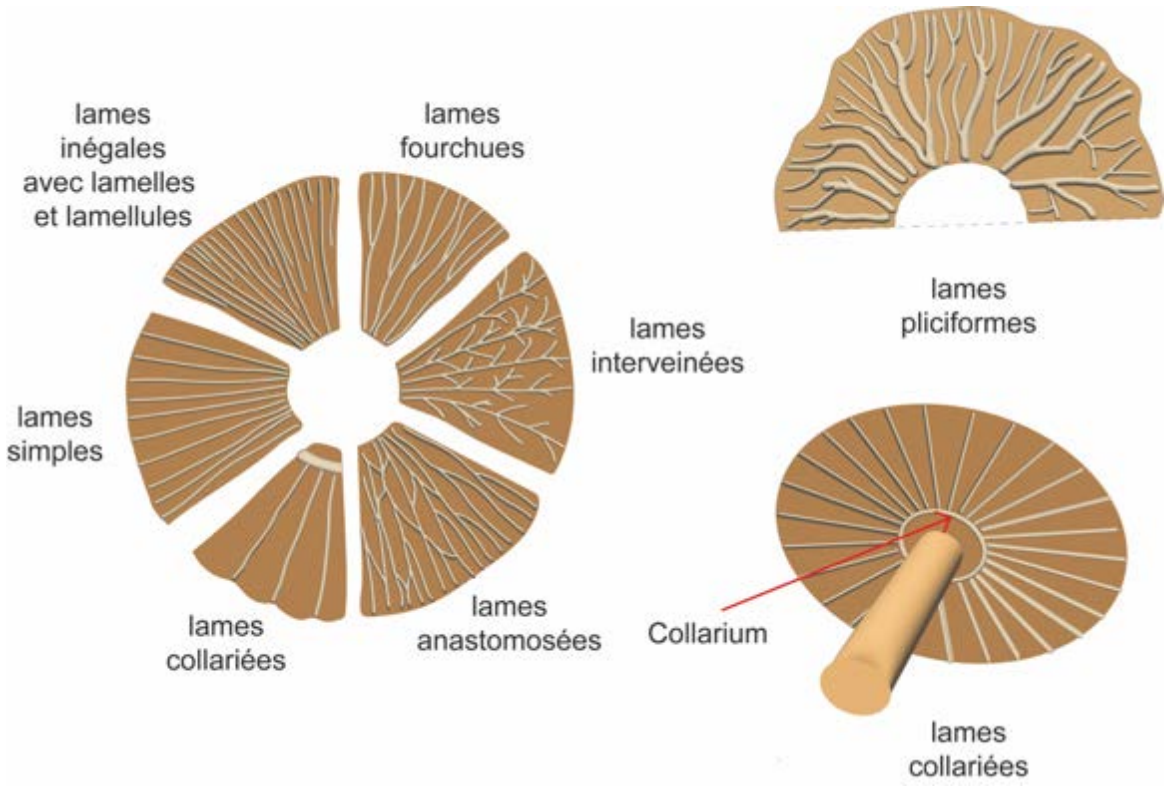


Figure 23 : Schéma représentant les types morphologiques de lames en vue de dessous.
Source : figure de X. CZECH, adaptée de (54, 111).

- L'insertion des lames

L'insertion des lames se classe en trois types principaux (**Figure 24**) (67, 84) :

- les lames n'atteignant pas le stipe (84) ;
- les lames soudées au stipe, ne descendant pas le long de celui-ci (84) ;
- les lames soudées au stipe et descendant le long de celui-ci (84).

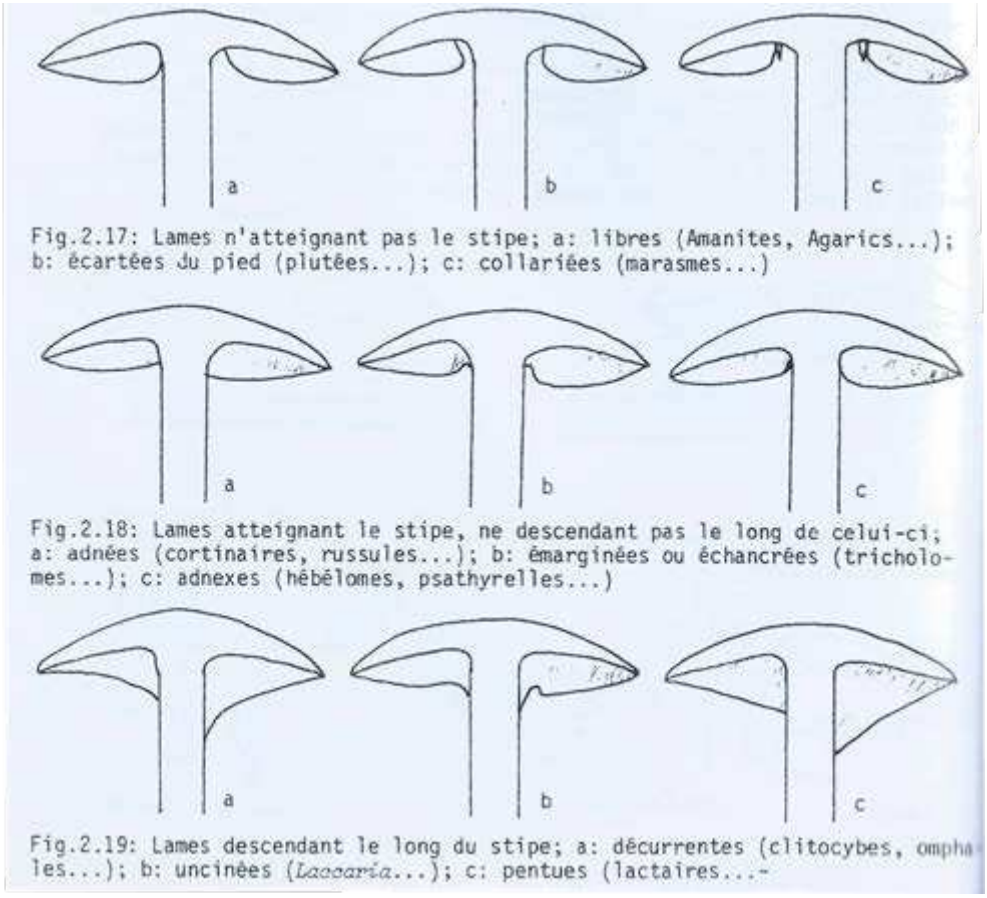
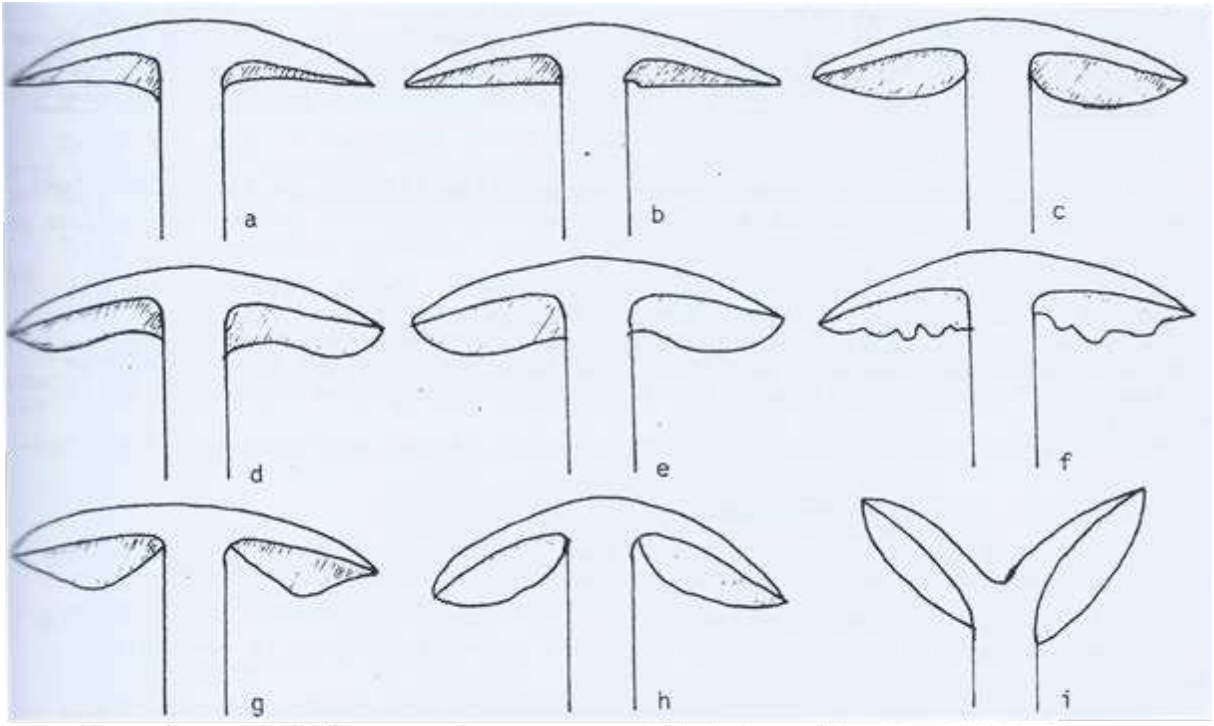


Figure 24 : Exemples d'insertions des lames.
Source : extrait de (84).

- La forme des lames

Les lames peuvent prendre différentes formes souvent influencées par la courbure de l'arête. Un premier caractère visible en lien avec la forme est sa largeur. Elle est dite large ou aussi haute, lorsque la largeur est grande, et dite étroite ou basse lorsqu'elle présente une largeur faible. Cette appréciation de taille de la largeur est assez approximative, car elle est exprimée en rapport avec la taille du champignon ou à l'épaisseur de la chair de celui-ci (84) (**Figure 25**).



a) arquées ou falciformes, aigues en avant (lactaires, clitocybes); b) droites ou horizontales (cotinaires, tricholomes); c) bombées ou ventrues (panéoles, strophaires); d) sinueuses; e) obtuses; f) irrégulières (tricholomes, *laccaria*); g) triangulaires; h) ascendantes.

Figure 25 : Différentes formes de lames.
Source : extrait de (84).

- L'arête des lames

L'arête des lames rentre parfois en compte lors de l'observation d'un sujet, car ce caractère est éventuellement déterminant dans les clés d'identification. Cette arête présente différentes morphologies. Elle peut être lisse ou prendre diverses ornementations définies par des termes variés. Elle est aussi capable de présenter une coloration différente de la lame (54, 84) (**Figure 26**).

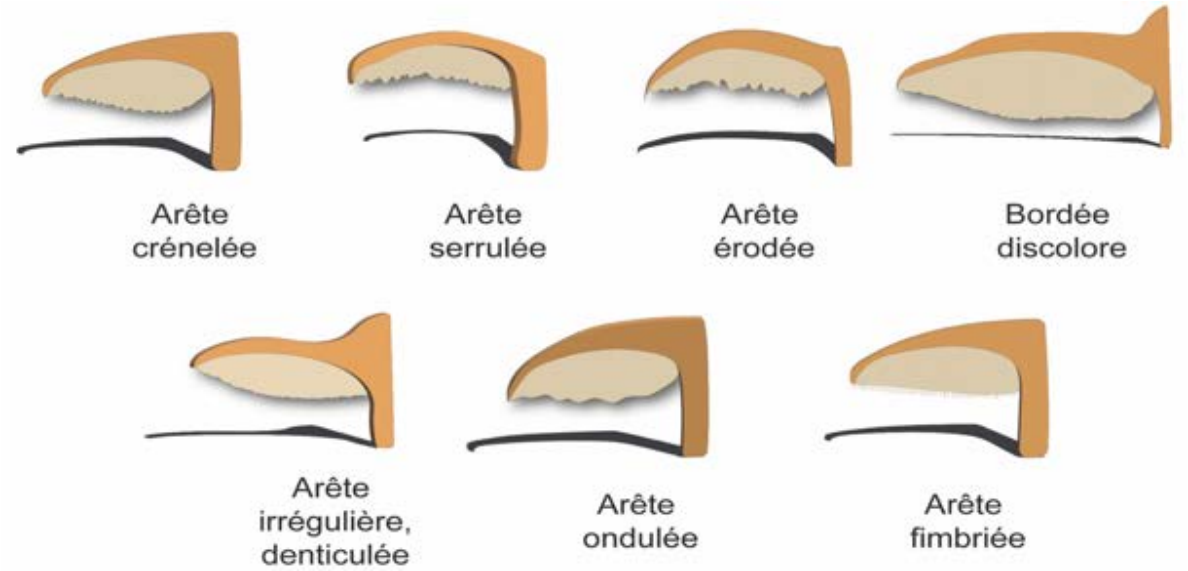


Figure 26 : Représentation des différentes morphologies d'arêtes des lames.
Source : figure de X. CZECH, adaptée de (54, 111, 84).

- L'espacement des lames

De manière générale, les lames sont qualifiées de « très serrées », « serrées » ou « espacées ». D'autres qualifications peuvent être employées par d'autres auteurs. Cet espacement augmente proportionnellement avec la vétusté du spécimen. Ainsi, toute description employant un nombre de lames au centimètre à la marge est biaisée (67, 84).

- L'épaisseur des lames

Cette appréciation est relative. Les lames espacées sont bien souvent « épaisses » et les lames serrées sont régulièrement de type « mince » ou « fine » (84).

- La consistance des lames

Plusieurs termes viennent décrire cette consistance :

- il est possible que ces lames soient lardacées c'est-à-dire grasses au toucher (sensation de toucher « un morceau de lard ») (84) ;

- elles sont dites céracées lorsqu'elles ont une consistance de cire comme chez les hygrophores (84) ;

- lorsque les lames se cassent ou se fendent en donnant un léger coup d'ongle sur l'arête, la qualification de fissible ou friable est utilisée (84) ;

- quand les lames se liquéfient à maturité (exemple *Coprins),* ces dernières sont qualifiées de déliquescentes (84).

Certaines lames peuvent être lubrifiées voire très visqueuses (58). Enfin, il est intéressant de noter que chez un groupe particulier appelé lactaire*,* la cassure des lames engendre une excrétion d'un latex. Celui-ci peut avoir différentes couleurs, volumes, et saveurs selon l'espèce (54, 58).

- La séparation des lames

La possibilité de détacher facilement les lames de la chair du chapeau est un autre caractère qui est essentiellement observé dans les espèces à lames chez certaines *Boletales* (comme chez les gomphides*,* ou les paxilles par exemple) ou chez quelques *Agaricales* (comme chez les *Rhodopaxillus* et *Leucopaxillus*) (84).

- Particularités de certaines lames

Chez certaines espèces, telles que les panéoles ou quelques psathyrelles, les lames présentent un effet dit pommelé ou nuageux dû à la maturation irrégulière des spores de couleur sombre (84, 112).

En effet, des hyméniums dits inéquihyménifères, ont une maturation des basides commençant par une région précise, pour ensuite progresser à l'ensemble de la lame vers la fin de son cycle de vie. C'est le cas des coprins, dont la ligne de front de maturation part de l'arête vers la zone d'insertion de la lame et vers le chapeau, suivi par la liquéfaction de la lame suivant progressivement la maturation. D'autres hyméniums sont de type équihyménifère selon Buller et ont des basides qui commencent leur maturation en même temps dans toutes les régions d'une lame. Nonobstant, cette maturation est soit isotrope où la maturation se fait de manière synchrone sur la totalité de la surface de la lame, soit anisotrope où de petites zones irrégulières de maturation synchrone se développent partout en même temps sur la lame et avoisinées par des zones immatures donnant cet aspect de marbrure, nuageux, ou pommelé (chez les *Paneolus*) (112) (**Figure 27**).

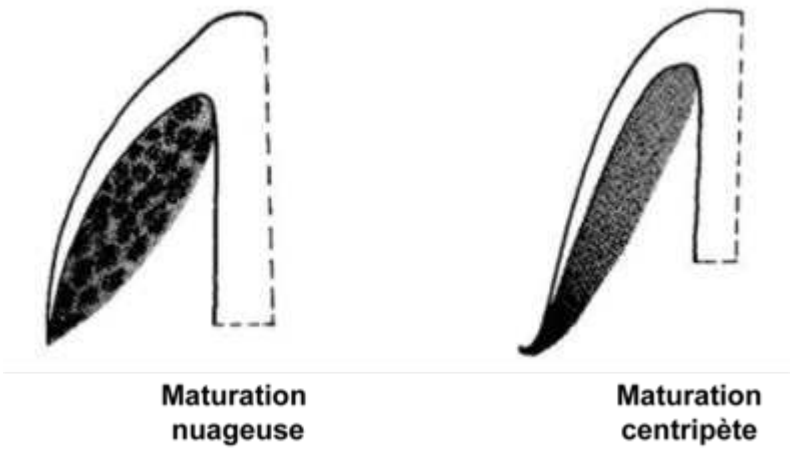


Figure 27 : Maturation irrégulière des lames.
Source : extrait et adapté de (54).

- La couleur des lames

Avant de caractériser définitivement la couleur des lames, il est nécessaire de prendre en considération le degré de maturité du sporophore. En effet, l'observation de la couleur propre des lames est facilitée sur des sporophores jeunes ou immatures. En revanche, elle est plus complexe sur des sujets adultes ou mûrs, car la couleur des lames est modifiée voire totalement masquée par la teinte de la sporée (84).

En pratique, il est préférable d'observer la couleur fondamentale des lames chez le champignon jeune ou immature. Cette couleur fondamentale peut-être : blanche ou crème, bistre*, jaune, orangée, rougeâtre, bleue, violacée, ou encore lilacine (84).

Sur des sporophores adultes ou mûrs, la coloration des spores mûres peut se superposer à la couleur fondamentale des lames. Cette superposition peut alors former des couleurs définitives pour l'œil de l'observateur et ainsi fausser l'interprétation ou l'appréciation de la couleur fondamentale des lames (**Tableau 27**) (84).

À noter qu'il existe des couleurs intermédiaires qui peuvent fausser l'appréciation de la couleur définitive des lames par la coloration des spores encore immatures (84).

- **Les pores**

La description d'un hyménophore de bolet consiste à décrire la longueur et la forme des tubes ou la forme des pores (*voir* **Figure 28**). Les pores ont la capacité, chez certaines espèces notamment des bolets, de changer de teinte lors de blessures ou d'un simple touché (84).

Comme pour les lames, les pores atteignent le pied selon différents modes. Ils peuvent être donc libres, adnés ou encore décurrents (79).

Sur le haut du pied, des tubes atrophiés peuvent éventuellement s'étirer longuement pour former un réseau de lignes appelé réticulum qui est également fertile (67).

Chez les bolets, l'ensemble des tubes accolés engendre une masse spongieuse à maturité, séparable de la chair. Chez les polypores en revanche, les tubes donnent souvent une masse généralement rigide et solidaire de la chair (67).

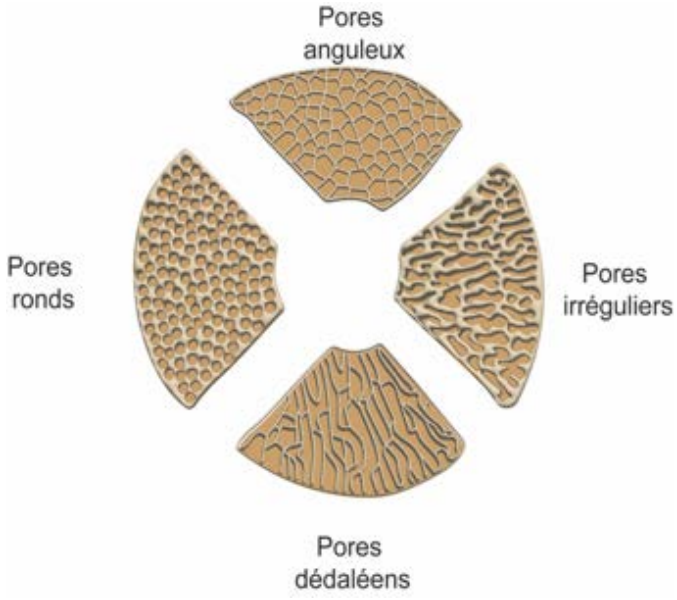


Figure 28 : Schéma représentant, les différentes morphologies des pores.
Source : figure de X. CZECH, adaptée de (54, 84).

- **La sporée**

Dans la méthodologie, furent abordées les techniques pour obtenir une sporée exploitable pour l'identification. Dans cette partie, sont abordées les différentes couleurs de cette sporée et l'estimation de la couleur de la sporée selon les caractères observables sur les lames (*voir* **Tableau 27**) (113).

Les principales couleurs de sporée sont de l'ordre de six : la couleur blanche, jaune, rose, brun, violacée et le noir (78).

La forme de la sporée est également influencée par celle de l'hyménium (*voir* **Figure 29**) (79).

Enfin la sporée lorsqu'elle est colorée, prend le terme de chromosporée et se divise en 5 catégories en référence à sa couleur.

- leucosporé : est une sporée de couleur blanche ;
- rhodosporé : signifie une sporée de couleur rose ;
- ochrosporé : fait référence à une sporée de couleur ocre à brun rouille
- phaeosporé : est une sporée de couleur brune ;
- ianthinosporé : correspond à une sporée de couleur violette, violacée ;
- mélanosporé : est une sporée de couleur noire (114).

Couleur des lames d' un spécimen adulte	Estimation de la sporée	Couleur des lames d'un spécimen jeune						
	X	Blanche	Ocre pâle	Jaune vif à verdâtre	Brune	Rosée	Violacée	Noire
	Blanches	Blanche	X	X	X	X	X	X
	Ocre pâle	Jaunâtre à brun claire	Blanche à brun clair	Brun claire	X	X	X	X
	Jaune vif à verdâtre	Jaune	Jaune	Blanche à jaune pâle	X	X	X	X
	Rosée	Rose	Rose	Rose	Rose	Blanche à rose pâle	X	X
	Brune	Brun jaune à brun rouille	Brun jaune à brun rouille	Brun rouille	Blanche à brun sombre	Brun rouille à brun sombre	Brun rouille à brun sombre	X
	Violacée	Violacée	Violacée	Violacée	Violacée	X	Blanche, brun sombre à violacée	X
	Noire	Noire	Noire	Noire	Noire	Noire	Noire	Brun sombre à noire

Tableau 27 : Tableau représentant l'estimation de la sporée selon la différence de couleur des lames au stade juvénile par rapport au stade adulte.
Source : extrait de l'ouvrage (78).

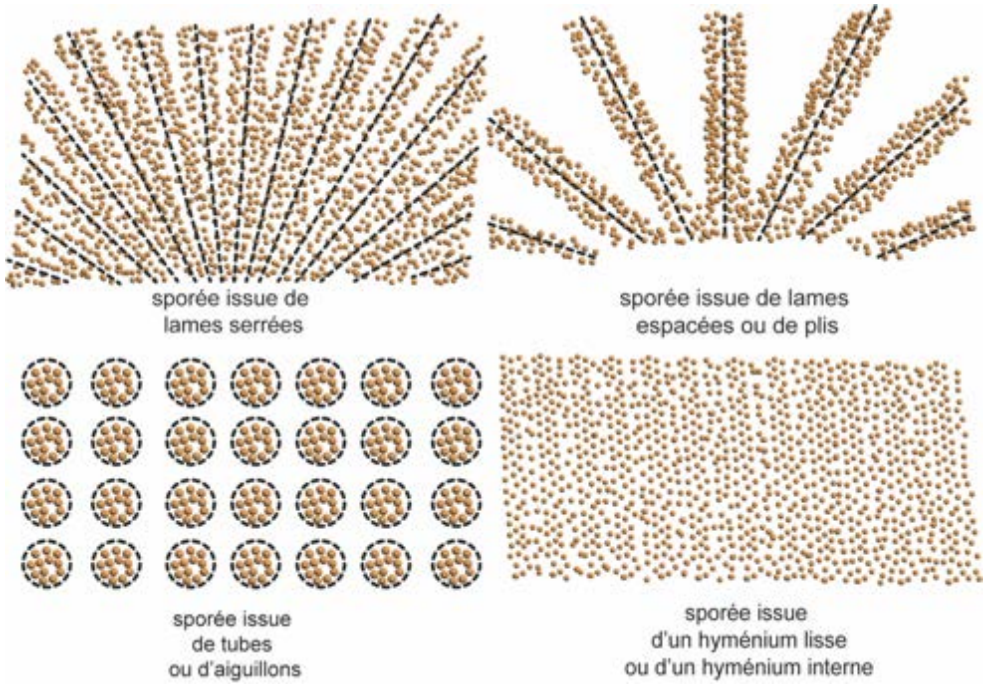


Figure 29 : Représentation schématique de la sporée obtenue selon le type d'hyménophore.
Source : figure de X. CZECH, adaptée de (79).

2.2.1.3. Les caractères macroscopiques du chapeau chez les *Basidiomycota*

Au niveau du chapeau, on distingue différents caractères macroscopiques qui peuvent entrer en compte dans les clefs de détermination des champignons. Il s'agit de la dimension, de la couleur, de la forme du chapeau de manière générale, du disque et de la marge, du revêtement (dit aussi cuticule ou epicutis, *pileipellis*), des ornementations possibles et de la chair du chapeau (58, 84).

- **La dimension**

Elle s'exprime en centimètres ou en millimètres s'il s'agit d'une très petite espèce. La dimension peut caractériser le diamètre du chapeau. Ces mesures entrent en compte dans beaucoup de clefs et de descriptions (84).

- **La silhouette du chapeau**

Le chapeau peut évoluer dans le temps. Il peut être convexe au départ, mais s'aplatir par la suite, ou se creuser pendant la croissance du sporophore (*voir* **Figure 30**) (58).

- **Le disque**

Le disque correspond à la partie centrale du chapeau. Ce caractère est important, car il peut modifier la silhouette générale du sporophore. Ainsi, le disque peut présenter un large mamelon, ou une papille, ou être ombiliqué au centre (*voir* **Figure 31**) (84).

- **La marge**

La marge correspond à la partie externe du chapeau. Elle peut être mince ou épaisse selon l'épaisseur de la chair. Elle peut être de formes diverses : droite ou aigue chez les mycènes, les galères ou les coprins par exemple ; incurvée, infléchie ou obtuse chez les collybies ou chez certains tricholomes ; enroulée chez les paxilles par exemple ; récurvée ou réfléchies surtout sur de vieux sporophores ; révolutée par exemple sur de vieux coprins ; ou encore débordante ou excédente (*voir* **Figure 32**) (67, 84).

Un autre caractère observable sur la marge est son relief. Elle sera définie comme lobée, sinueuse, cannelée, appendiculée* (**Figure 33**) (84).

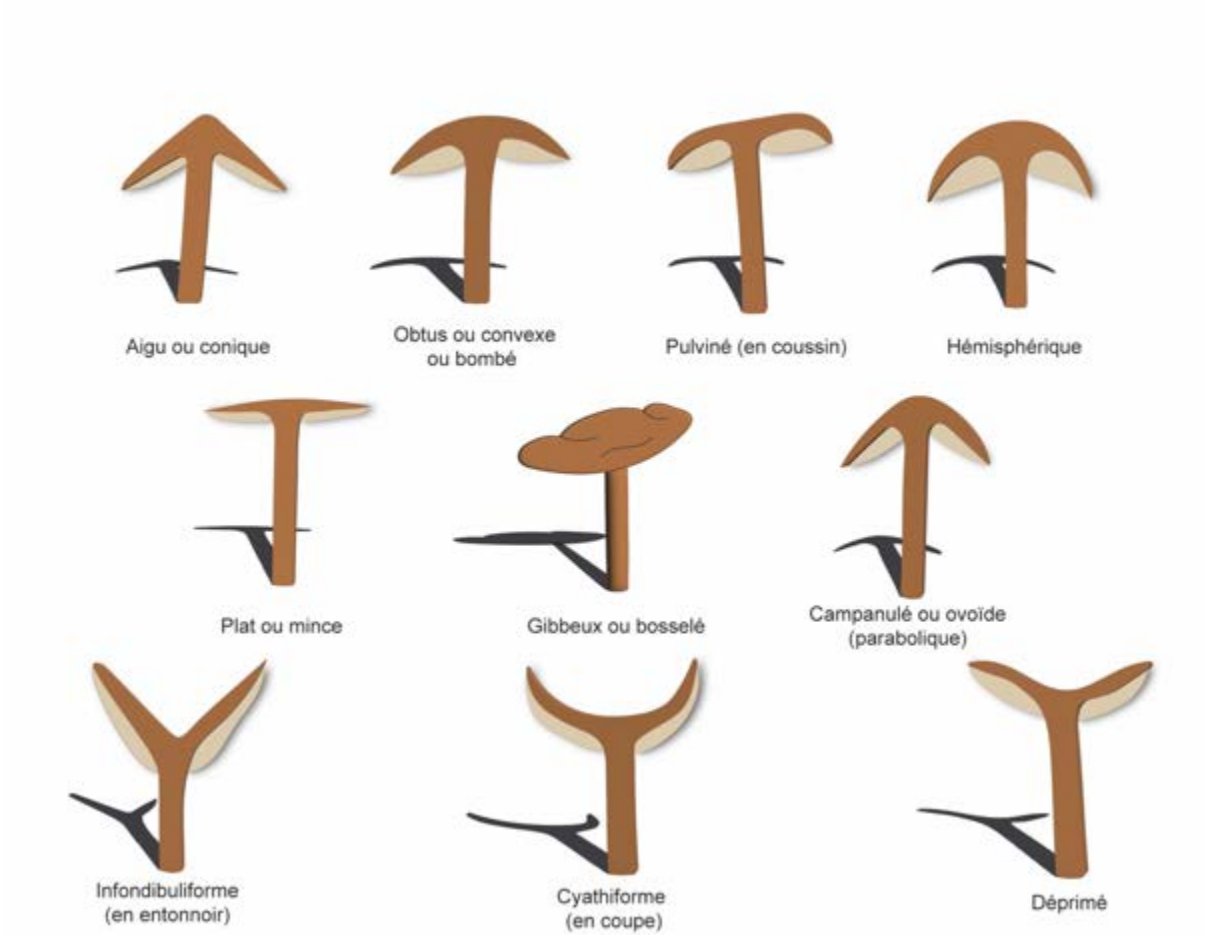


Figure 30 : Différentes formes du chapeau vues en coupe longitudinale.
Source : figure de X CZECH, adaptée de (78).

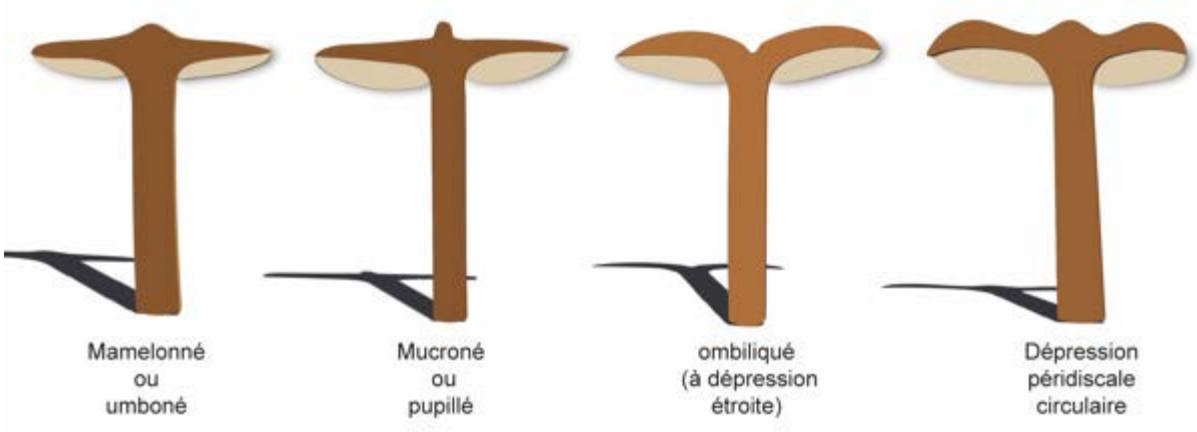


Figure 31 : Différentes formes du disque vues en coupe longitudinale (suite).
Source : figure de X. CZECH, adaptée de (78).

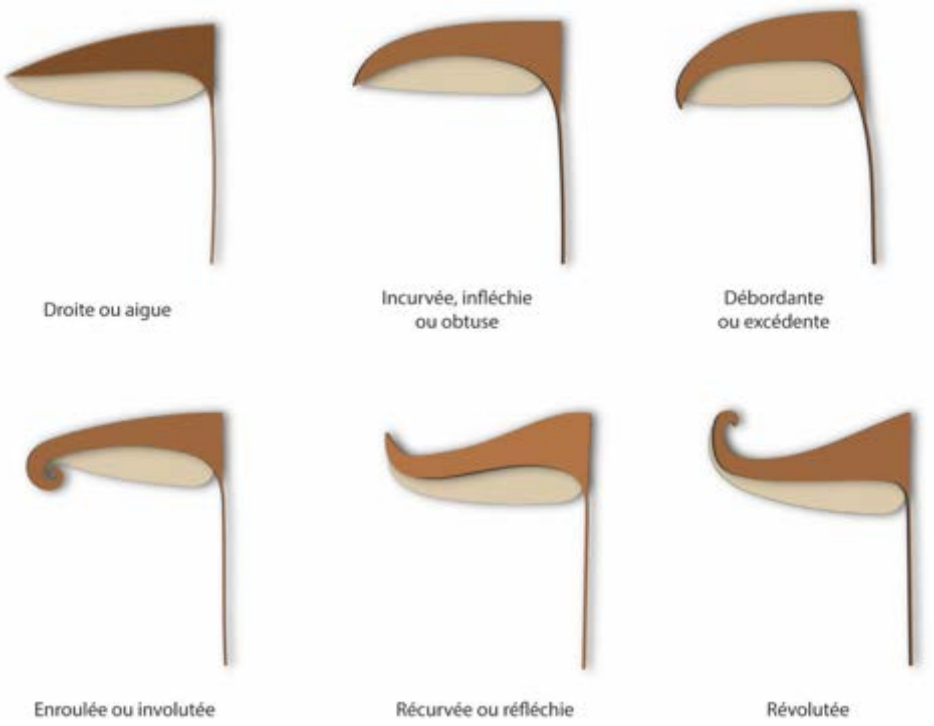
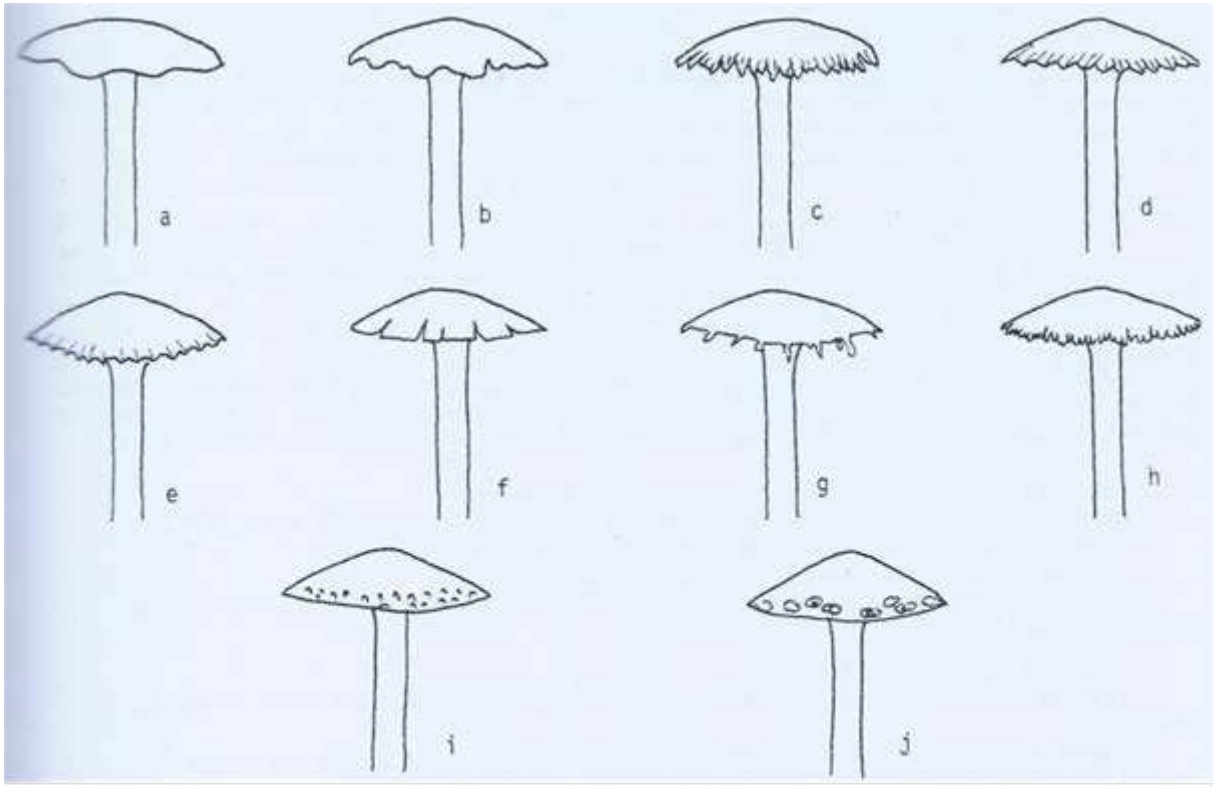


Figure 32 : Différentes formes générales de la marge.
Source : figure de X. CZECH, adaptée de (84).



a) lobée, flexueuse (amanite vireuse...); b) ondulée, sinueuse; c) frisée ou crispée (chanterelle sinueuse); d) striée-cannelée, pectinée, sillonnée (nombreuses russules, mycènes...); e) cotelée; f) incisée, fissile (inocybe); g) appendiculée; h) fimbriée; i) granuleuse; j) scrobiculée.

Figure 33 : Relief de la marge.
Source : extrait de (84).

- **Le revêtement**

Le revêtement correspond à la surface du chapeau et pourrait être assimilé à la cuticule au sens large ou pileipellis, que l'on pourrait traduire par « pellicule » ou « peau » recouvrant le chapeau. Du fait de sa texture, elle est plus ou moins résistante au gel, ou imperméable préservant alors le chapeau de l'imbibition. Par exemple, une cuticule veloutée permet à l'eau de perler, alors qu'une cuticule visqueuse ou épaisse limite la déshydratation et les effets du gel (67).

Cette cuticule peut être séparable ou non de la chair du *pileus* (chapeau) comme chez certaines russules (84).

Le revêtement lisse peut avoir plusieurs aspects :

i. un aspect brillant : soyeux, satiné, lustré, glabre (84) ;

ii. un aspect mat : velouté, pruineux, feutré (84) ;

iii. un aspect visqueux : pour connaitre cette viscosité sur les champignons plus ou moins secs, il est possible d'appliquer le « test du baiser » qui consiste à appliquer les lèvres humides sur le champignon, afin de le réhydrater et de produire une adhérence plus ou moins sensible (84).

Cette viscosité, quand elle est faible, le revêtement est qualifiée de lubrifié, gras, humide, viscidule (exemple : les hygrophores, les collybies) (84).

Si la viscosité est forte, les qualificatifs utilisés sont : glutineux, gluant, gélifié, visqueux (comme chez les hygrophores, bolets, lactaires) (84).

- **Les ornementations**

  - Les ornementations à reliefs

    - ✓ Reliefs cuticulaires positifs

Ce type d'ornementation correspond à des revêtements écailleux, squamuleux, tomenteux, fibrilleux, ou méchuleux par exemple. Il existe une grande panoplie de noms pour désigner les divers reliefs positifs possibles au niveau de la cuticule (84).

L'aspect présentant des écailles et les mèches, s'associe à plusieurs désignations selon qu'elles ne présentent pas de bords libres (adnées, appliquées, apprimés*), qu'elles paraissent en continuité avec le fond (innées), qu'elles ont leurs

extrémités redressées (écailles ou mèches retroussées) ou encore si on peut les détacher du chapeau sans effort (écailles détersibles ou labiles) (84).

Concernant l'aspect poilu, il est employé le nom de velouté pour désigner des poils parallèles courts et serrés. Le terme tomenteux désigne plutôt des poils serrés, fins, courts, mous flexueux et plus ou moins feutrés. Enfin, le revêtement est dit villeux, lorsque les poils sont assez lâches, fins, plutôt longs et dirigés en tous sens (84).

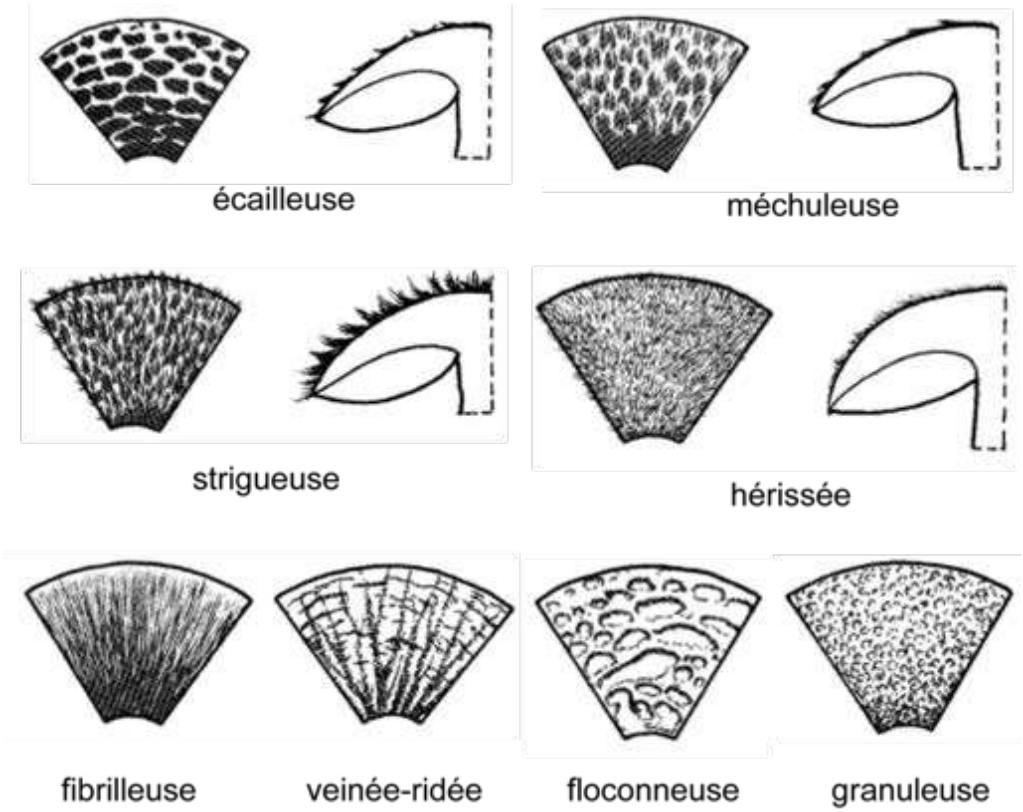


Figure 34 : Ornementations aux reliefs positifs.
Source : extrait et adapté de (54).

✓ Reliefs cuticulaires négatifs

Ces ornementations correspondent plutôt à des crevasses, des fossettes prenant divers noms selon leurs conformations (rimeux, rivuleux [si dans le sens de la circulaire] ou scrobiculé) (**Figure 35**) (84).

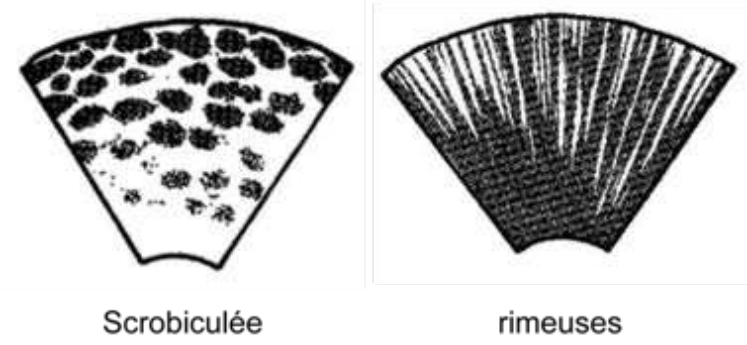


Figure 35 : Ornementations aux reliefs négatifs.
Source : extrait et adapté de (54).

- Les ornementations sans reliefs

Ce type d'ornementation fait référence à la localisation des couleurs irrégulièrement réparties. À titre d'exemple, le nom de guttules est utilisé pour de petites tâches arrondies contrastant avec le fond par la teinte donnant l'aspect de fossettes sans reliefs. Ou encore celui de marbrures pour des condensations de couleurs évoquant des veines sans relief. Enfin, concernant les zonations, les termes de disques concentriques, couronnes marginales ou marques annulaires sont utilisés pour des éléments colorés, nombreux et serrés, contrairement aux cocards faisant référence à quelques éléments assez larges et peu nombreux (84).

2.2.1.4. Les caractères morphologiques du stipe

Le pied (ou stipe) soutient l'hyménophore. Il surélève l'hyménophore par rapport au substrat à une hauteur pouvant égaler jusqu'à 30 cm et parfois au-delà pour s'adapter à un environnement particulier. Il procure ainsi une stabilité et une position avantageuse à l'hyménophore pour la dissémination des spores. Certains groupes de champignons n'ont pas véritablement de pied et sont uniquement soutenus par un simple point d'attache au support, comme par exemple chez les crépidotes (67).

Le pied comprend différents caractères morphologiques. La silhouette peut être plus ou moins ventrue, en massue, cylindrique, ou encore atténuée. La base peut aussi varier et être bulbeuse ou radicante (58, 67). Ce pied peut être également creux ou solide, et recouvert de diverses ornementations, comme le restant d'un voile partiel ou général. L'insertion du pied sur le chapeau peut aussi varier (58).

La présence d'un pied avec différents caractères et différentes morphologies est également observable dans diverses espèces appartenant aux *Ascomycota* (67).

- **Position du stipe par rapport à l'hyménophore**

Le pied se positionne généralement au centre de l'hyménophore. Toutefois, il arrive que ce pied puisse être décentré (ou excentrique), voire complétement latéral. Lorsque le pied est latéral et concerne des espèces poussant sur le bois, il est parfois amené à se courber progressivement via l'action du géotropisme assurant ainsi l'horizontalité de l'hyménophore (58, 67) (**Figure 36**).

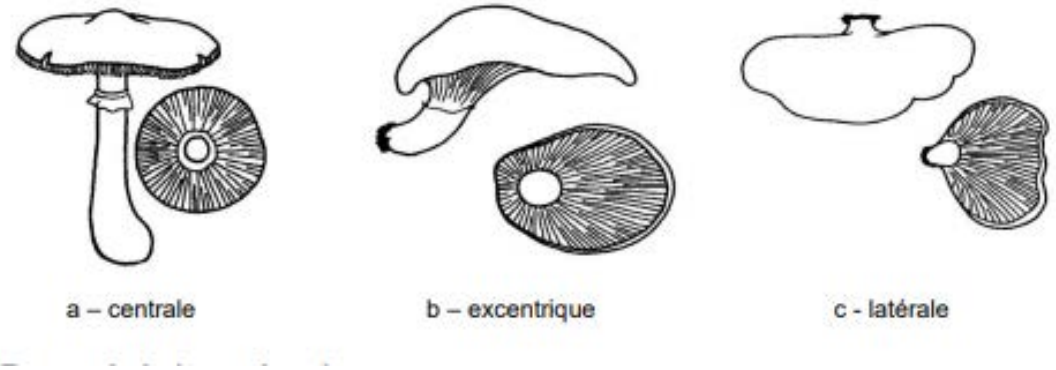


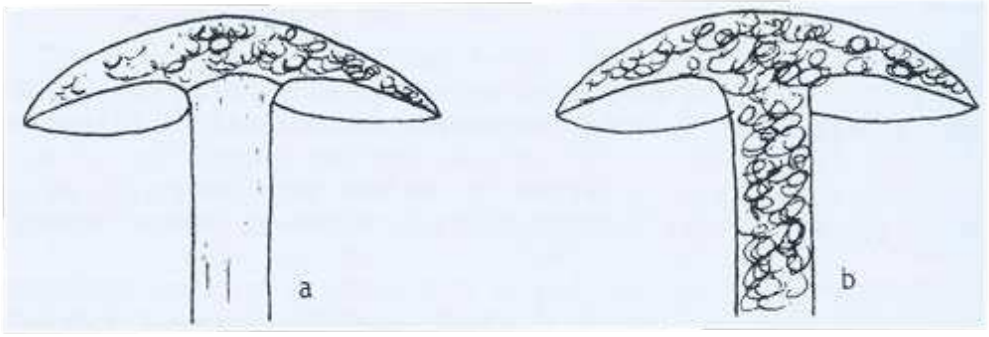
Figure 36 : Position du stipe par rapport au chapeau.
Source : extrait de (54).

- **La séparabilité du pied par rapport au chapeau**

Le stipe est séparable ou non du chapeau selon la contexture de la chair du chapeau (84).

Lorsque le stipe est facilement séparable, ceci est la conséquence d'une chair grenue dans le chapeau et d'une chair fibreuse dans le pied. Dans ce cas, les lames sont toujours libres. Ceci concerne les lépiotes, les plutées, les agarics et les amanites (84) (**Figure 37**).

Lorsque le stipe ne se sépare pas du chapeau, ceci est la conséquence d'une chair fibreuse dans le stipe et le chapeau (exemple chez les tricholomes et cortinaires) ou d'une chair grenue dans les deux parties du sporophore (exemple chez les russules et les bolets) (84) (**Figure 37**).



a) textures différentes : stipe séparable; b) texture homogène : stipe non séparable

Figure 37 : Représentation de la texture de la chair au contact du pied et du chapeau.
Source : extrait de (84).

- **L'ornementation propre du stipe**

Ces ornementations ne proviennent pas des voiles, mais des caractères propres de la surface caulinaire. Le stipe peut par exemple, tout comme le chapeau, être d'aspect lisse, squamuleux, méchuleux, réticulé, riduleux, scrobiculé, ou chiné (67, 84) (**Figure 38**).

Certains sont dotés d'une pruine délicate qui constitue une ornementation du pied qui s'efface au moindre contact, par exemple chez certains *Inocybe*, *Melanoleuca*, ou *Conocybe* (84).

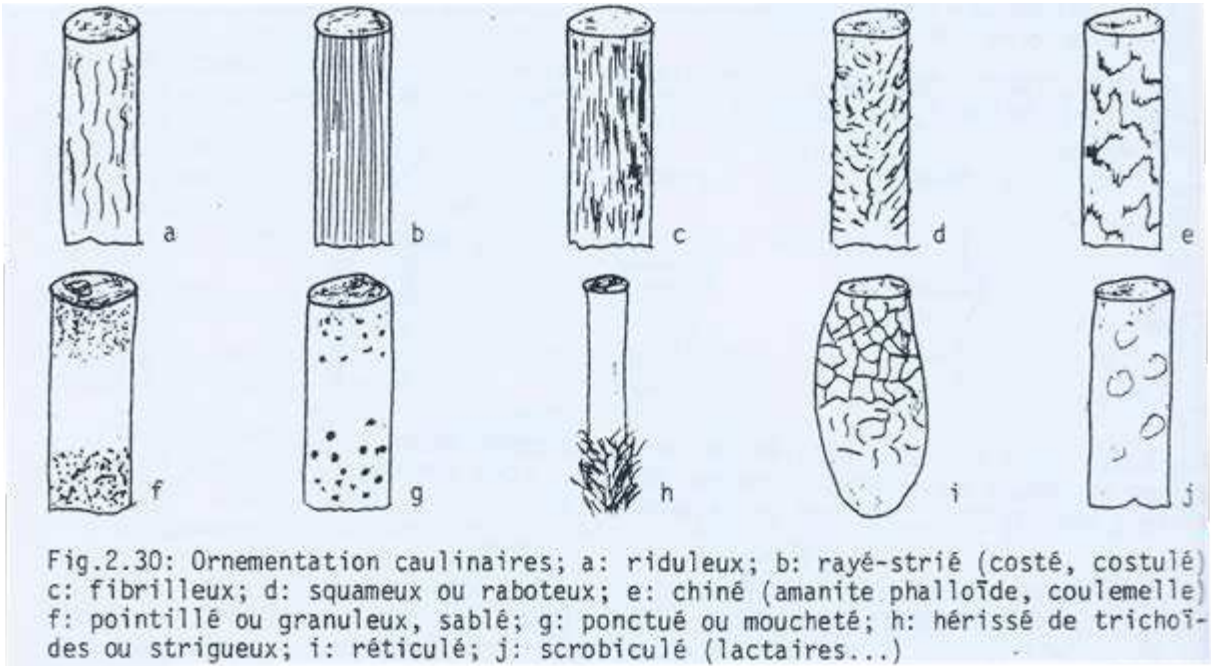


Fig.2.30: Ornementation caulinaires; a: riduleux; b: rayé-strié (costé, costulé) c: fibrilleux; d: squameux ou raboteux; e: chiné (amanite phalloïde, coulemelle) f: pointillé ou granuleux, sablé; g: ponctué ou moucheté; h: hérissé de trichoïdes ou strigueux; i: réticulé; j: scrobiculé (lactaires...)

Figure 38 : Différentes ornementations du stipe.
Source : extrait de (84).

- **Les ornementations liées au voile général et au voile partiel**

  - <u>Les ornementations liées au mode de déchirement du voile général</u>

L'ensemble du sporophore, lorsqu'il est à l'état jeune (primordium), est possiblement enveloppé par un voile général protecteur qui se fragmente ou se brise progressivement au cours de la croissance du champignon. Ces fragments persistent occasionnellement à la surface du chapeau et/ou du pied notamment à la base sous forme de volve ou d'armille* (58, 67, 84). Ce voile général peut être plus ou moins membraneux, fragile, résistant ou visqueux. Lorsqu'il est visqueux, le champignon prend un aspect « baveux » comme chez les *Gomphidius* (58).

- ✓ La volve

Cette volve est formée par la partie inférieure du voile général qui se brise lors de la croissance. Dans certains cas, le voile général se brise de manière à ce que sa partie supérieure soit entrainée par le chapeau lors de l'allongement du stipe et subséquemment former des plaques sur la surface piléique (84).

De façon simplifiée, il existe quatre modes principaux de déchirement du voile général donnant respectivement quatre types de volves (84).

- La volve en sac

Dans cette situation, le voile général subit une rupture sommitale uniquement accompagnée d'une absence de reste sur la surface piléique. Ce type de volve est retrouvé par exemple chez l'emblématique *Amanita phalloides,* ou encore chez des volvaires (84) (**Figure 39**).

- La volve circoncise hémisphérique

Elle est obtenue par la rupture médiane du voile général donnant un bourrelet net à angle droit à la base du pied. La partie supérieure sera emportée par le chapeau puis se craquèle pour donner des flocons sur le revêtement piléique (comme c'est le cas chez *Amanita citrina*) (84) (**Figure 39**).

- La volve floconneuse friable

Ce type de volve survient lorsque le voile général subit de multiples ruptures dispersées sur toute sa surface. Ce phénomène produit à la base du pied plusieurs flocons friables. La partie supérieure du voile qui est emportée par le chapeau, se présente quant à elle sous forme de verrues (comme c'est le cas chez l'*Amanita pantherina* ou l'*Amanita muscaria*) (84) (**Figure 39**).

- La volve subnulle ou pulvérulente napiforme

Ce type de volve apparait lorsque le voile général s'ouvre à partir de la base puis est entrainé presque dans son entièreté par le chapeau. Dans ce cas, des plaques, ou des lambeaux irréguliers du voile se retrouvent sur le revêtement piléique (revêtement du chapeau). La base du pied, quant à elle, ne présente pas ou très peu de traces de ce voile (84) (**Figure 39**).

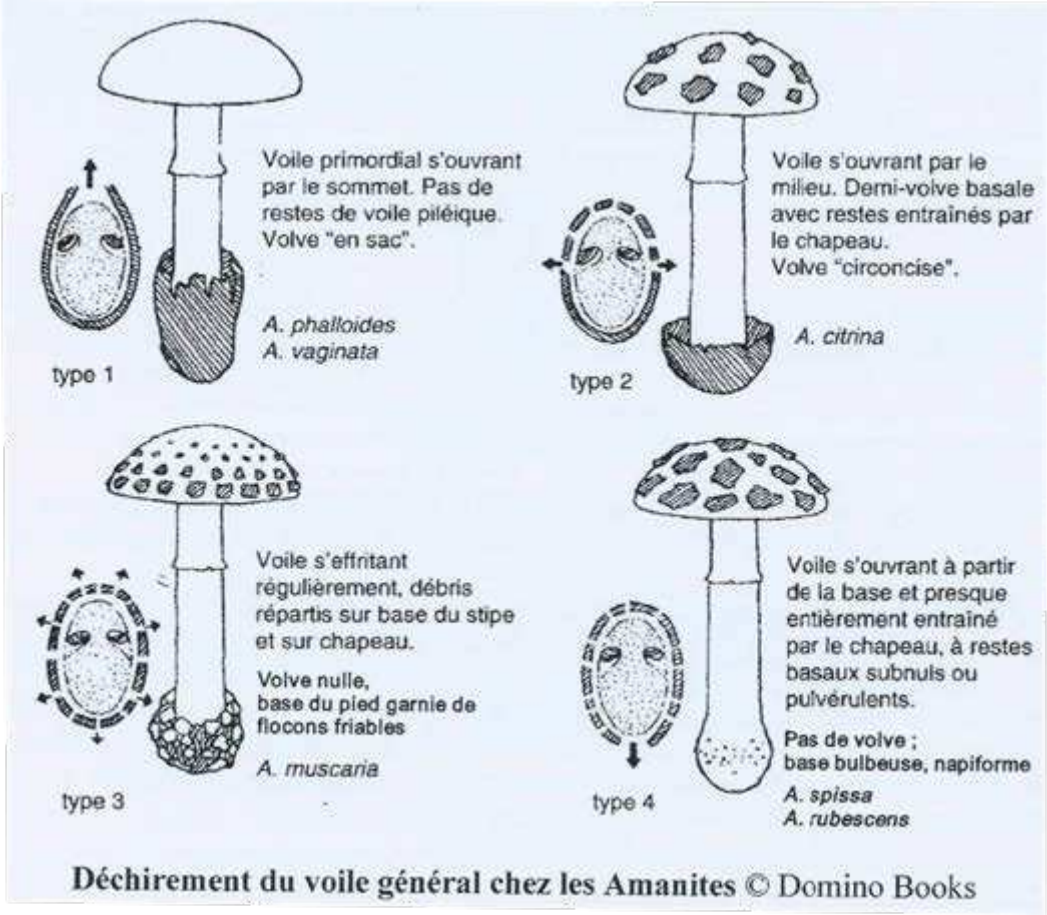


Figure 39 : Les différentes volves selon le développement du basidiome.
Source : extrait de (70).

- <u>Les ornementations liées au reste de voile partiel</u>

Les champignons sont pourvus, selon les espèces, d'un voile partiel qui protège le jeune hyménophore durant sa croissance. Celui-ci relie le pied avec le bord du chapeau. De même que pour le voile général, il se déchire graduellement au cours du développement du chapeau. Ce voile partiel persiste sous la forme d'un anneau, d'une zone annulaire sur le pied et/ou sous forme de vestiges comme des lambeaux ou des dents à la marge du chapeau. Ce voile partiel peut être membraneux, fibreux (cortine) ou visqueux (58, 67, 84).

Les restes de voile partiel peuvent être à l'origine de certaines ornementations telles que : l'armille, la cortine ou encore l'anneau (70, 84).

✓ <u>L'armille</u>

Elle correspond à un voile particulier remontant le long du stipe à l'instar d'une de chaussette (70, 84) (**Figure 40**).

✓ <u>La cortine</u>

Elle correspond à un voile partiel plutôt fugace, fragile et filamenteux (70) (**Figure 40**).

✓ L'anneau

L'anneau peut présenter différentes consistances et morphologies. En effet, il peut être solide (comme chez les agarics), pelucheux et fugace (chez les lépiotes ou les galères), très ténu tout comme la cortine ou d'aspect crémeux (chez *Amanita ovoidea* par exemple). Du côté de sa configuration, l'anneau a soit une orientation descendante (dite également supère), soit une configuration ascendante* (dite également infère). L'anneau est possiblement simple ou double. Dans ce dernier cas, les deux parties de l'anneau peuvent être orientées dans la même direction ou alors dans deux sens opposés (84) (**Figure 40**).

L'anneau peut être pourvu ou non d'ornementations. En cas d'absence d'ornementations, l'anneau est simplement lisse. Lorsqu'elles sont présentes, l'anneau est plus ou moins strié longitudinalement ou denté sur ses bords. Enfin, l'anneau peut présenter d'autres particularités, il peut par exemple être coulissant le long du stipe comme c'est le cas chez les *Macrolepiota* (84) (**Figure 40**).

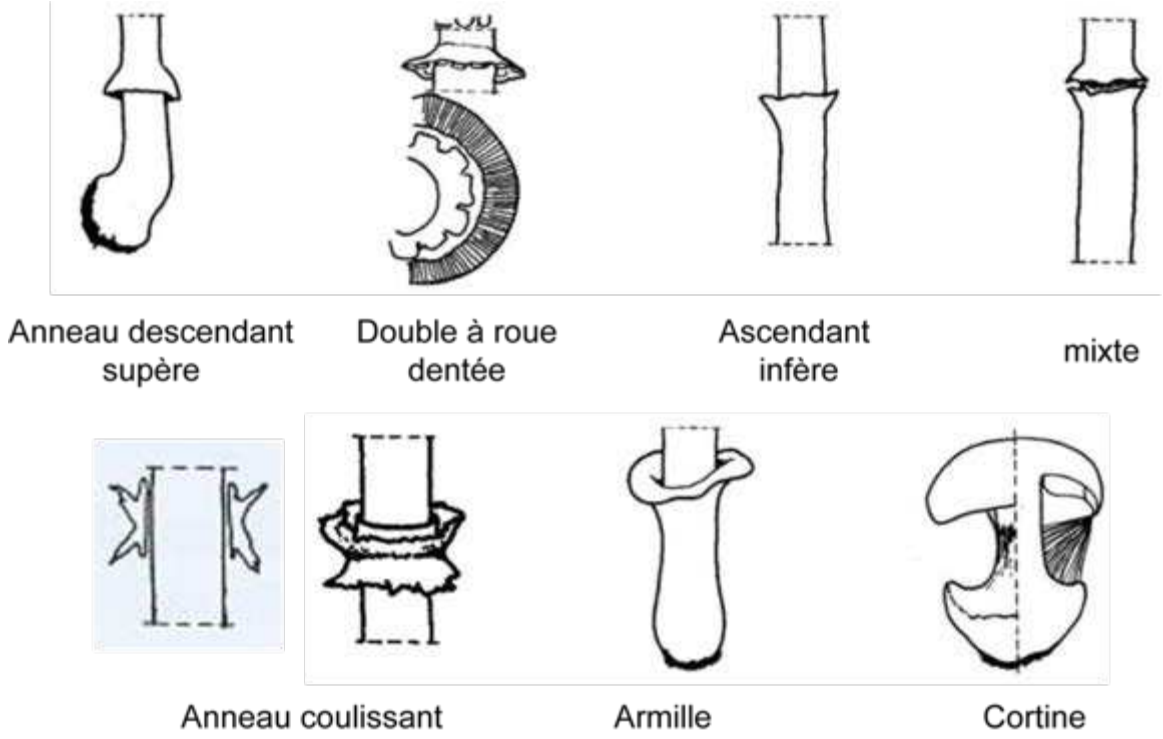


Figure 40 : Différentes ornementations liées au voile partiel.
Source : extrait de (54).

- **La forme du stipe**

  - <u>La forme générale du stipe</u>

La silhouette générale du stipe prend de variables noms avec parfois même des différences dans les interprétations des qualificatifs des caractères macroscopiques de ces formes (4,70,78,79,84) (**Figure 41**).

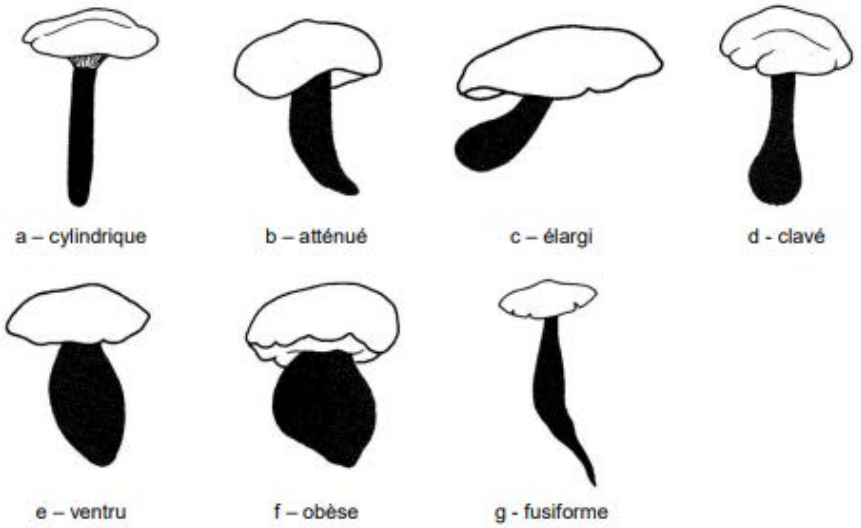


Figure 41 : Silhouette du stipe
Source : tiré de (54).

  - <u>Les formes de la base du stipe</u>

Le stipe peut être bulbeux, cylindrique, claviforme ou radicant (67).

La base bulbeuse peut également prendre différentes morphologies. Par exemple, le bulbe* prend le terme de napiforme lorsqu'il évoque une forme de navet (70) (**Figure 42**).

Lorsque le pied est radicant, il s'enfonce dans le substrat avec une profondeur variable (70).

Sur certains sporophores, la base du pied peut posséder des rhizoïdes qui sont des filaments épaissis (70).

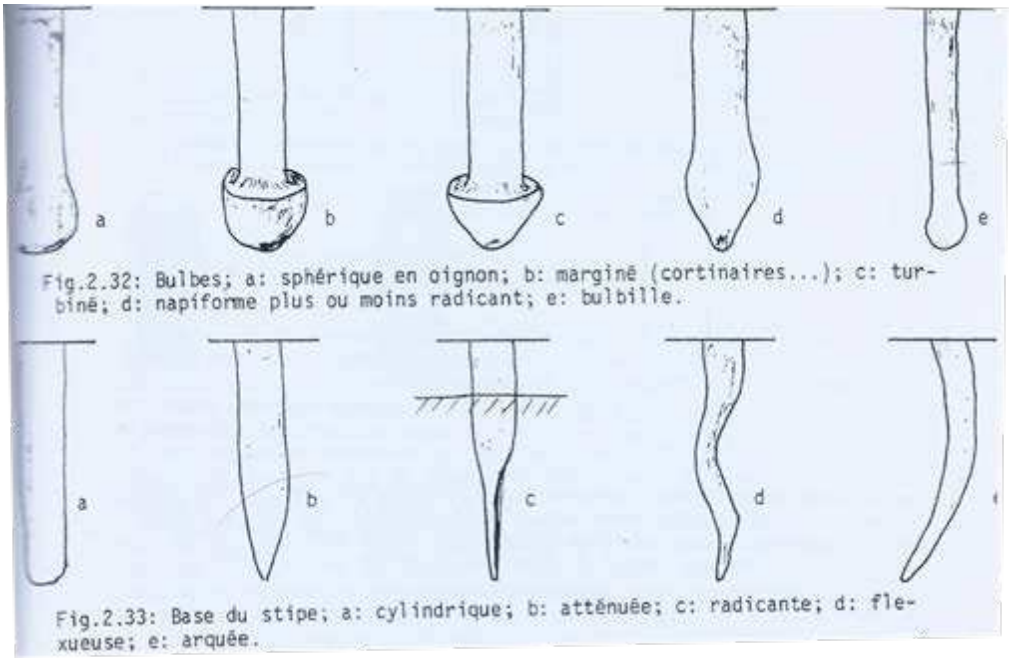


Figure 42 : Les différentes bases du stipe.
Source : extrait de (84).

- <u>La morphologie du pied en coupe</u>

En plus d'avoir des silhouettes générales variées ou des bases de configurations diverses, le stipe peut présenter une conformation différente en vue transversale après une coupe de celui-ci (84).

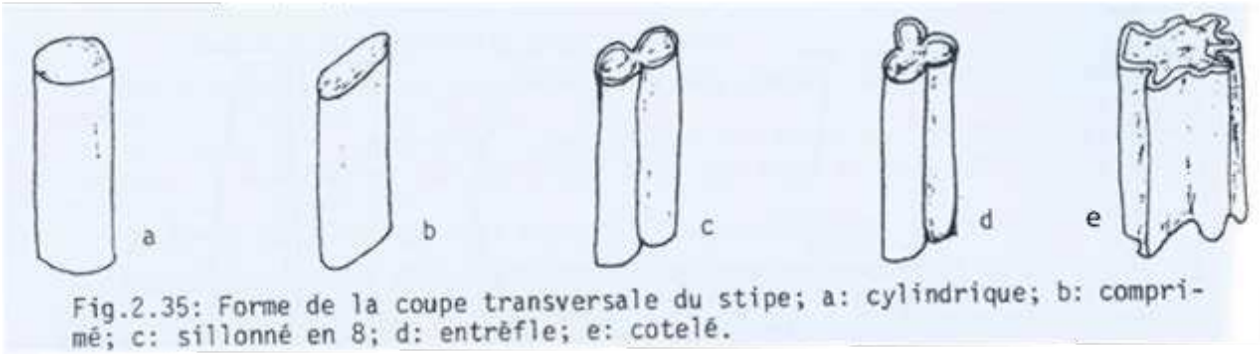


Figure 43 : les morphologies du stipe en coupe.
Source : extrait de (84).

- <u>Le type de port</u>

Les champignons se développant en touffes sont dits, cespiteux lorsque l'ensemble de leurs pieds se regroupent au niveau du substrat et ils sont dits connés lorsque les stipes se regroupent en un pied unique à la base (70, 84).

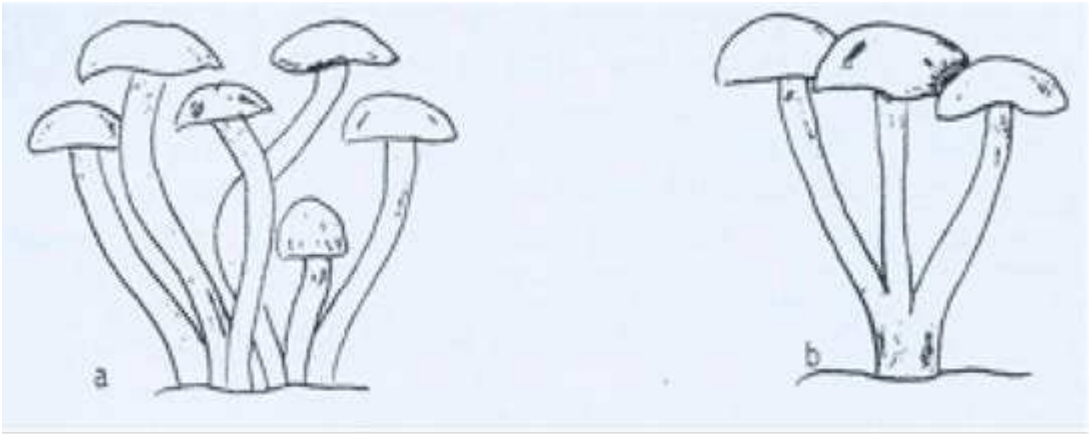


Figure 44 : le type de port des en touffe.
Source : extrait de (84).

- **Les caractères internes du stipe**

  - <u>L'aspect général interne</u>

Le stipe des champignons n'est pas forcément plein. Effectivement, il est possible que celui-ci soit creux. De plus, selon la disposition et le diamètre de ces creux, plusieurs termes les caractérisant sont associés (**Figure 45**) (84).

Nonobstant, il est important de prendre en compte que la configuration interne du stipe peut également être variable dans le temps. Par exemple, le stipe peut être plein puis farci pour finir caverneux sur d'anciens sporophores (84).

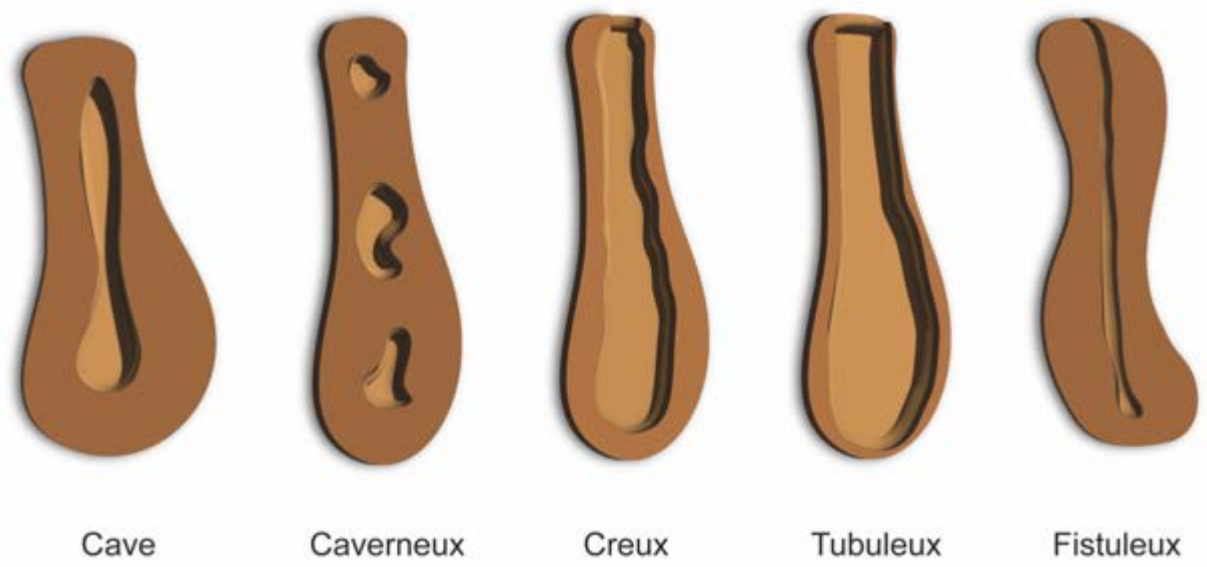
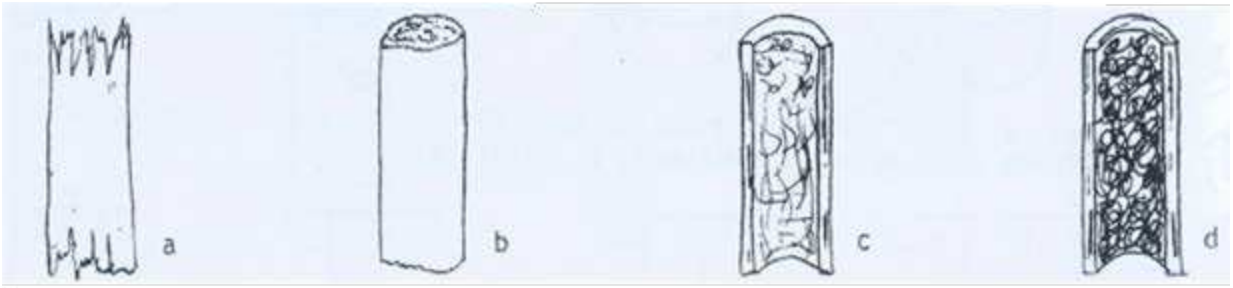


Figure 45 : Illustration de coupes longitudinales de stipes non remplis et les différentes morphologies possibles.
Source : X. CZECH, adaptée de (54, 84).

- La consistance interne du stipe

La consistance interne est possiblement différente de celle observée à l'extérieur. Elle est qualifiée de fragile ou solide, de mole ou spongieuse, cassante, fibreuse. Sur certains pieds, une zone périphérique plus dense que celle centrale est remarquable notamment en coupe ou en comprimant le pied. Cette zone dense est désignée comme cortex donnant au stipe le qualificatif de cortiqué (84) (**Figure 46**).



a) fibreux (collybie, tricholome); b) cassant (russules, lactaires); c) méduleux cortiqué; d) spongieux cortiqué.

Figure 46 : Consistance interne du stipe.
Source : extrait et adapté de (84).

2.2.1.5. Les caractères morphologiques de la chair

Qu'il s'agisse de la chair du chapeau ou du pied, la chair sera décrite par son épaisseur, sa consistance, sa lactescence et son changement de couleur.

- L'épaisseur de la chair

Elle est définie par les termes de charnue lorsqu'elle est épaisse et à contrario de mince (84).

- La texture ou consistance de la chair

La chair selon l'agencement cellulaire peut prendre une texture (67, 84) :

- aqueuse, comme chez quelques lactaires, russules et hygrophores ;
- friable ou fragile, par exemple pour certaines amanites ;
- grenue, notamment pour les russules et les lactaires ;
- gélatineuse, par exemple chez les trémelles ;
- tendre, chez les paxilles par exemple ;
- tenace comme du cuir ou dure à coriace comme du bois chez les *Aphyllophorales* ;

- ferme, comme chez les cortinaires et les tricholomes ;

- membraneuse, très mince, comme chez les mycènes, omphales, et marasmes ;

- élastique, comme chez les *Lyophyllum* ou certains *Laccaria* ;

- ou encore cassante comme les lépiotes ou crémeuse comme quelques « gastéromycètes »*,* et certains anneaux d'amanites et enfin fibreuse.

- La lactescence

Dans certains groupes notamment dans celui des lactaires, la chair peut présenter un écoulement d'un latex (67). La chair est dite alors lactescente. Subséquemment, devront être observées les différentes colorations de ce lait mais aussi leurs variations dans le temps. En effet, il peut passer du blanc au violet (*Lactarius uvidus*)*,* de blanc à jaune (*Lactarius resimus*), de blanc à vert ou encore devenir grisâtre en séchant (84).

- Le changement de couleur de la chair

Ces changements interviennent selon une rapidité variable ; soit sur des parties abimées préalablement par l'environnement, des animaux ou lors de la manipulation du sujet ; soit à la coupe ; soit lors de la maturation (84).

Selon les espèces, la chair est capable d'avoir :

- un bleuissement comme chez *Neoboletus erythropus* ;

- un jaunissement comme chez *Agaricus xanthoderma* ;

- un verdissement comme chez *Krombholziella axydabilis* ;

- un noircissement comme chez *Russula nigricans* (à la coupe) ou chez *Hygrocybe conica* (lors du vieillissement).

- un rosissement soit grisonnant (*Russula adusta*), soit plus vineux (rougissement) (exemple *Amanita rubescens*), soit davantage violacée (notamment pour le groupe des *Russules grisea*) (84).

2.2.1.6. Quelques formes particulières gastéroïdes chez les *Basidiomycota*

Ces champignons gastéroïdes en forme de poire, de balle, d'œuf, de nid dont les spores murissent à l'intérieur d'une enveloppe ont longtemps étaient désignés sous le terme de Gastéromycètes. Or, la biologie moléculaire a permis de rendre cette classification désuète et de les disperser dans différentes familles au sein des *Basidiomycota.* Des formes gastéroïdes sont également observables chez les *Ascomycota* (67, 84).

Pour décrire ces champignons gastéroïdes, il est employé, selon les auteurs, le terme d'angiocarpe lorsque l'hyménium est interne. Une distinction est alors faite entre les champignons à angiocarpie complète comme les sclerodermes, les géastres et les champignons à angiocarpie partielle dont leur déhiscence libère la surface de l'hyménium, par exemple chez la famille des *Phallaceae* et des *Clathraceae*. Cette angiocarpie s'oppose aux gymnocarpes et hémi-angiocarpes étudiés précédemment (84) (**Figure 47**).

À maturité, la membrane externe de ces champignons appelée péridium se déchire et dévoile l'intérieur du sporophore. Du côté des sclérodermes, des vesse-de-loup, des bovistes, le péridium se déchire entièrement laissant apparaitre complètement la masse sporale, ou encore se déchire simplement au sommet laissant seulement apparaitre une ouverture (67) (**Figure 47**).

Chez les géastres, la membrane externe s'ouvre en une étoile et laisse apparaitre un sac qui s'ouvre à son tour pour libérer les spores (67).

Dans le groupe des mutins ou celui des satyres, le déchirement du péridium est provoqué par la croissance d'une partie interne, dévoilant une structure composée d'un pied creux et d'une « tête » recouverte d'une gléba visqueuse et nauséabonde (67) (**Figure 47**).

En guide de dernier exemple, les cyathes et les crucibules ont une membrane fragile située au sommet du sporophore. Celle-ci se rompt et laisse apparaitre de minuscules structures rondes appelées péridioles faisant alors penser à un nid d'oiseaux (67).

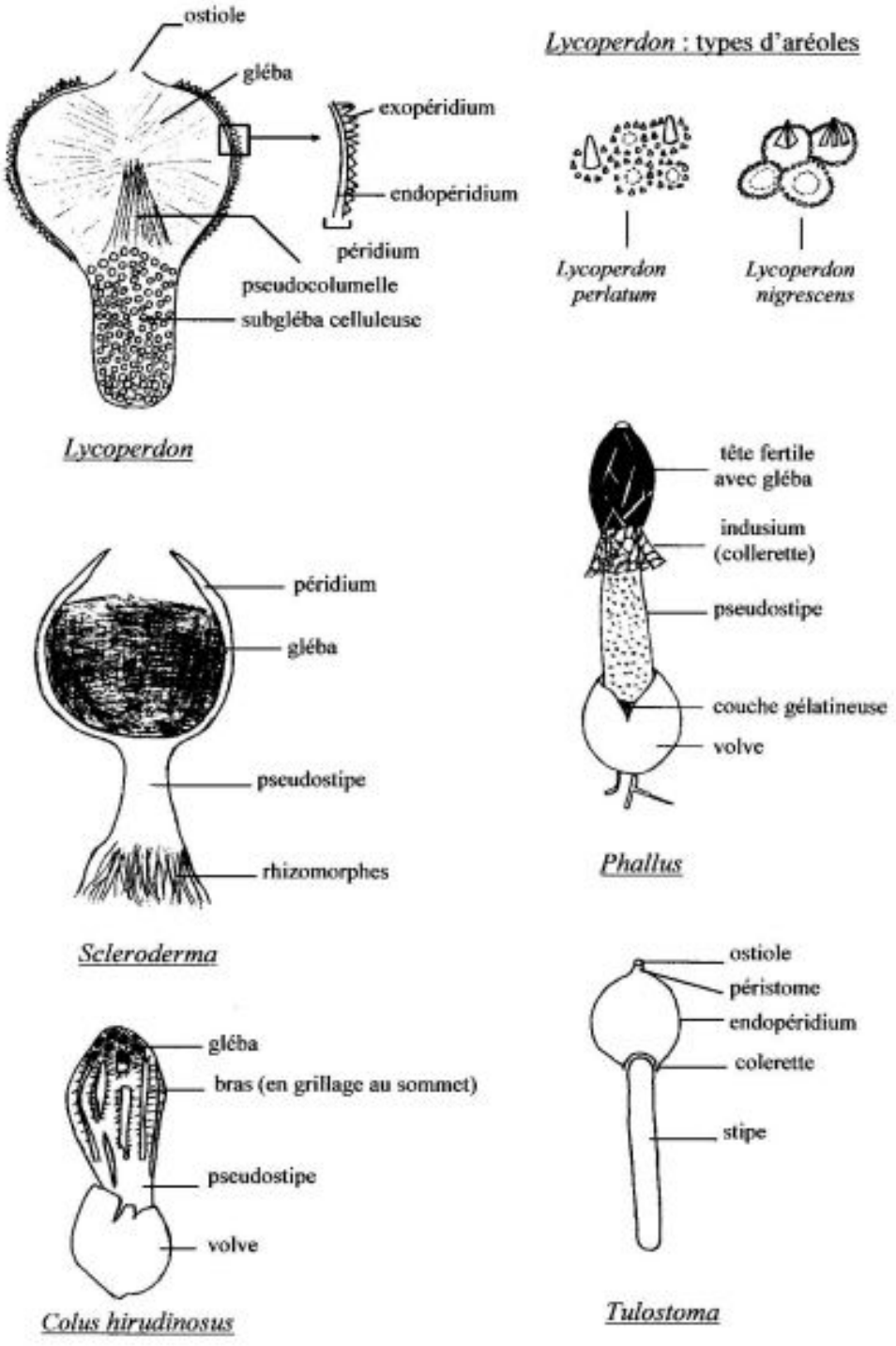


Figure 47 : Exemples de formes gastéroïdes.
Source : extrait de (115).

2.2.2. Morphologie des *Ascomycota*

2.2.2.1. La silhouette de l'hyménophore

Chez les *Ascomycota*, les sporophores (appelés ascomes) sont capables de prendre différentes formes associées à des termes correspondant à chacune de ces morphologies où l'hyménium est bien souvent orienté vers le haut (58). Tout comme les basidiomes, les ascomes peuvent avoir des formes épigées, de croûtes et également gastéroïdes hypogées (67).

- **Les apothécies**

Dans cette structure, l'hyménium est entièrement exposé à maturité, ainsi les asques peuvent libérer simultanément les spores (58, 67).

Les apothécies peuvent se présenter sous forme d'une coupe sans stipe directement reposante sur le substrat. Cette structure est rencontrée notamment chez les pézizes (58, 67) (**Figure 48**).

Il arrive toutefois que les apothécies soient soutenues par un stipe, comme c'est le cas chez les verpes, les morilles, les géoglosses et les helvelles.

Cette structure peut prendre également des aspects variés, par exemple chez les gyromitres, où l'apothécie crée des lobes cérébriformes.

Chez *Helvella elastica*, l'apothécie forme un repli faisant penser à une « selle de cheval ».

L'apothécie est également capable de s'orienter en une spatule ou en doigt, comme chez les *Geoglossum* ou les *Cordyceps*.

L'apothécie peut aussi ressembler à une cloche comme chez les verpes.

Enfin, les morilles sont composées de plusieurs apothécies juxtaposées les unes aux autres formant alors une structure en alvéole (20).

- **Les périthèces**

Les périthèces ont la forme d'une bouteille et sont presque totalement clos. Ils sont pourvus d'une ouverture minuscule, appelée ostiole, à travers de laquelle les spores sont dispersées après que chaque asque mature se soit étirée successivement jusqu'à l'ouverture (58, 67) (**Figure 48**).

Ce mécanisme limite la taille des périthèces qui peuvent atteindre maximum 2 mm de diamètre. Les périthèces sont soit superficiels, soit immergés dans des tissus stériles d'aspect duveteux, charnus, ou charbonneux nommés stroma (58).

Les périthèces chez les *Ascomycota*, composés d'asques à deux parois (*voir* **paragraphe 2.3.12**), sont souvent appelés pseudothèces. Ils correspondent à de petits périthèces libres. Des périthèces encore plus petits, peuvent être sous forme aplatie circulaire, prenant alors le nom de thyriothèces. Lorsque les périthèces sont latéralement comprimés et associés à un ostiole en forme de fente, alors ils prennent le nom d'hystérothèces (58, 67).

- **Les cléistothèces**

Les cléistothèces sont clos et en général minuscules. La partie externe du sporophore se désagrège à maturité, de sorte que les spores puissent se disperser sans être libérées activement. Certaines exceptions peuvent survenir comme chez les oïdiums, où les cléistothèces se fissurent au printemps pour éjecter les spores activement. Enfin, il existe des cléistothèces de grande taille qui nécessitent une dispersion des spores par des animaux fouisseurs, comme c'est le cas chez les truffes par exemple (58, 67) (**Figure 48**).

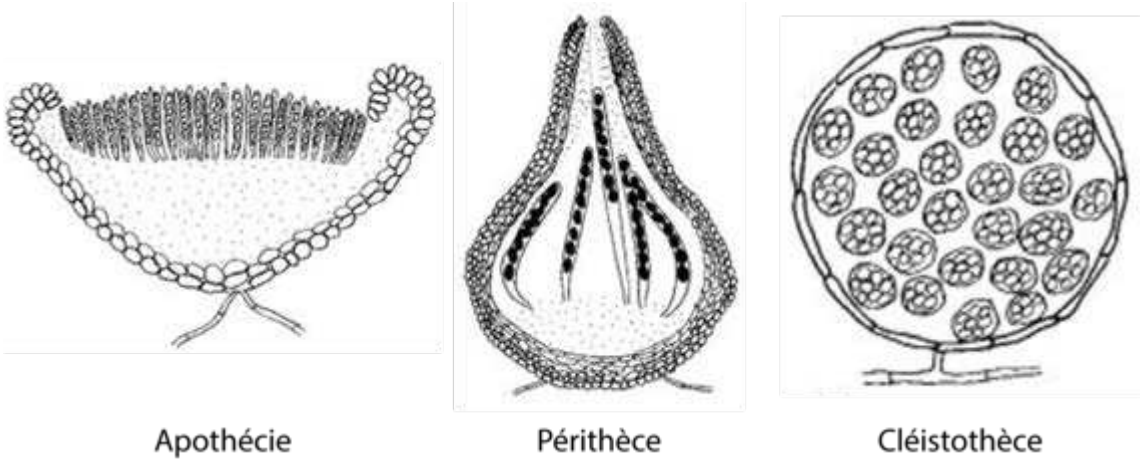


Figure 48 : Exemples de morphologies d'ascomes.
Source : adapté de (90).

2.3. Caractères microscopiques

Dans le but d'une identification adéquate, notamment pour les petites espèces qui jalonnent les pelouses des coteaux calcaires, il est intéressant d'aborder quelques notions microscopiques afin de comprendre l'organisation microscopique du champignon.

2.3.1. Les différents types d'hyphes

- **Les hyphes influencent la texture**

Les cellules qui constituent la chair des champignons sont nommées soit siphon ou hyphes. Les hyphes peuvent présenter des formes diverses. La plupart du temps, elles révèlent un aspect de tubes allongés mis bout à bout formant un long filament. Il arrive que les hyphes prennent un aspect plus particulier, comme c'est le cas avec les sphérocystes qui ont une forme ronde (84).

Cette compréhension de l'organisation des hyphes à l'échelle microscopique permet de faire le lien avec certains critères visibles à l'échelle macroscopique. Effectivement, les hyphes allongées entremêlées donnent aux champignons une texture fibreuse, tandis que les sphérocystes juxtaposées donnent à la chair une texture grenue-cassante comme chez les russules et lactaires (67, 84).

On peut, au même titre, utiliser cette spécificité dans la distinction entre des genres ou des sections. C'est le cas des sections *Inauratae* et *Vaginatae* du genre *Amanitopsis*. La première section a une volve friable riche en sphérocystes, tandis que la deuxième a une volve plus membraneuse constituée d'hyphes banales allongées (84).

- **Les hyphes influencent la structure**

La structure du sporophore, peut être un élément discriminant sur certaines familles ou certains genres. Tout d'abord, les sporophores possédant simplement des hyphes de génératrices sont dits monomitiques (58, 81, 84). Ces espèces auront alors tendance à se casser facilement et à se décomposer rapidement (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau et Régis Courtecuisse, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Puis lorsqu'un deuxième type d'hyphe est présent, bien souvent squelettique associé aux génératrices, les sporophores sont dits dimitiques (58, 81, 84). Les espèces sont alors plus ou moins souples et dures tout en se dégradant moins vite.

Enfin, si les trois types d'hyphes responsables de la structure sont présentes, les sporophores sont dits trimitiques, c'est-à-dire composées d'hyphes génératrices avec des hyphes ligatives et avec des hyphes squelettiques (58, 81, 84). Cette particularité est très courante chez les *Polyporaceae* et les *Aphyllophorales* (84).

En outre, en fonction de la forme, de la densité et de l'agencement des différents types de cellules, la texture et la structure du sporophore sont déterminées (67).

- **La taille des hyphes**

La dimension des hyphes est très variable. Elles peuvent mesurer seulement 1 µm de diamètre, alors que d'autres mesurent plus de 50 µm (84). Selon certains auteurs, la dimension des hyphes entre en considération dans les clefs d'identifications (84).

- **Les différentes hyphes et leurs modifications**

✓ Les hyphes végétatives et génératrices

Les Hyménomycètes sont tous composés d'hyphes. Les hyphes qui constituent le mycélium de base s'appellent des hyphes végétatives et sont des hyphes indifférenciées. En revanche, les hyphes qui forment le basidiome sont appelées hyphes génératrices. Ces dernières sont vivantes, nucléées, parfois bouclées, généralement de grande dimension, longues, septées, parfois ramifiées et avec une paroi plus ou moins mince. Elles forment le plectenchyme des basidiomes (58, 84, 116) et donnent naissance aux basides (58).

Les hyphes indifférenciées et génératrices peuvent subir diverses modifications telles que la turgescence, la sclérification, la gélification, l'endosécrétion ou l'excrétion de substances. Ces nombreuses modifications sont également capables de se combiner pour produire plusieurs nouveaux types d'hyphes (116).

Les cinq types de modifications que peuvent subir les hyphes végétatives ou génératrices sont décrites ci-après.

- La sclérification

Cette modification produit des hyphes sclérifiées. Elles sont caractérisées par une paroi épaissie, par du matériel additionnel dur non-gélatineux, et sont parfois incrustée. Elles constituent le tissu de support des basidiomes durs et résistants, comme ceux de nombreux polypores. Les hyphes sclérifiées sont de trois types (116).

✓ Les hyphes squelettiques

Les hyphes squelettiques sont appelées hyphes fibreuses par Clémençon. Les hyphes squelettiques ne sont pas ou rarement ramifiées, à paroi épaisse, sans cloisons et leur croissance se fait au niveau de l'apex où la paroi est mince (58, 116). Ces hyphes issues d'hyphes génératrices considérées comme mortes, confèrent une résistance mécanique et chimique. Elles se développent de manière autonome, car seule l'extrémité est encore vivante, le reste de l'hyphe est vidée de son contenu (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau et Régis Courtecuisse, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Le cytoplasme apical est parfois séparé des zones à paroi épaissie par de fins septa secondaires qui peuvent disparaître après un certain temps (116) (**Photo 62**).

Elles se transforment parfois en hyphes ligatives et prennent alors le nom d'hyphes squeletto-ligatives (116).

✓ Les hyphes ligatives

Les hyphes ligatives, aussi appelées hyphes conjonctives, hyphes liantes ou hyphes collectives, sont fortement ramifiées. Elles sont petites, emmêlées, plus ou moins épaisses, ne sont pas septées et sont souvent coralloïdes. Elles ont une croissance limitée et une lumière très étroite ou même inexistante (58, 116). Ce sont des hyphes également mortes. Elles permettent de faire le lien entre les hyphes génératrices et squelettiques rendant la structure encore plus coriace ou dure (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau et Régis Courtecuisse, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*) (**Photo 62**).

✓ Les hyphes de type bovista

Les hyphes de type bovista correspondent à un type particulier d'hyphes ligatives. Elles ont des parois épaisses et des ramifications dichotomiques dont le diamètre s'amenuise en s'éloignant de la bifurcation. Elles sont caractéristiques des genres *Dichomitus*, *Piptoporus*, *Polyporus* et *Ganoderma* (116) (**Photo 62**).

✓ Les hyphes de support

Les hyphes de support sont aussi appelées hyphes squelettoïdes ou hyphes génératrices à paroi épaissie. Ces hyphes diffèrent des autres hyphes sclérifiées par la présence de vrais septa qui les constituent, et par la présence occasionnelle de boucles. Les hyphes squelettoïdes se différencient des hyphes génératrices par leur paroi épaissie et par leur fonction de support des basidiomes, comme le font les autres hyphes sclérifiées (116) (**Photo 62**).

- Le stockage

✓ Les hyphes de stockage

Les hyphes de stockage sont des hyphes ayant subi une transformation en réserve de nourriture. Ces hyphes stockent de la nourriture, en général du glycogène, de nombreux polysaccharides, et divers lipides. Ces hyphes sont fréquentes dans les sclérotes, dans plusieurs mycéliums et dans certains sporophores (116) (**Photo 62**).

Lorsqu'elles se situent dans le mycélium, elles ont souvent une paroi mince à modérément épaissie et contiennent du glycogène (116).

Tandis que, si elles se trouvent dans le sporophore mature notamment des agarics, elles ont généralement une paroi mince et contiennent des lipides ou du glycogène (116).

- La turgescence

✓ Les hyphes physaloïdes

Lorsque les hyphes génératrices ou végétatives subissent un gonflement turgescent, elles deviennent des hyphes dites physaloïdes, également appelées hyphes fondamentales. Ces hyphes à paroi mince et fragile, prennent la coloration du Rouge Congo. Ces hyphes possèdent de longs articles et des septa avec ou sans boucles. Lors du gonflement en général, les septa et les boucles ne changent pas de dimension pendant le gonflement, ainsi la plupart des hyphes physaloïdes sont étranglées ou resserrées au niveau des septa (116) (**Photo 62**).

Pendant la croissance du sporophore, la formation d'hyphes physaloïdes assure une augmentation rapide du volume sans augmentation significative de la biomasse. Plus tard, la stabilité mécanique des sporophores peut être augmentée par une sclérification, en général modérée, de la paroi de ces hyphes (116).

Les hyphes physaloïdes forment la majorité des hyphes chez les agarics (116). La turgescence des hyphes peut donner lieu à l'obtention d'hyphes de type particulier.

I. Les acrophysalides

Ce sont des terminaisons d'hyphes allongées et gonflées, qui donnent au stipe et au *pileus* des basidiomes, leur rigidité et leur structure caractéristique, comme pour les *Amanita*. Elles se retrouvent également dans les trames lamellaires bilatérales divergentes des *Amanita* en position inclinée, ce qui produit de l'épaisseur à la lame sans ajouter de la biomasse (116) (**Photo 63**).

II. Les sphérocytes

Les sphérocytes sont des articles globuleux retrouvés dans certains *pileipellis* et dans le voile de champignons comme les *Amanita* et les *Coprinus* (**Photo 63**).

III. Les sphérocystes

C'est un type d'hyphe particulier de sphérocytes. Elles sont caractérisées par de grandes cellules globuleuses, turgescentes, à paroi mince, groupées en îlots, et sont présentes surtout dans la chair du *pileus* et du stipe des *Russulaceae* et responsables de leur friabilité (116) (**Photo 63**).

IV. Les « hyphes fondamentales » de Fayot

Certains mycéliums produisent des hyphes physaloïdes sans septa servant de canalisation pour le transport de l'eau et de solutions. Fayot les a dénommées « hyphes fondamentales » et le contexte qu'elles forment est nommé « tissu fondamental » (116).

- La gélification
  - ✓ Les hyphes gélifères

La gélification engendre des hyphes gélifères. Bien souvent, ces hyphes qui ont un petit diamètre, sont cylindriques et septées, avec ou sans boucles, et dans la plupart des cas ont une paroi très mince. Ces hyphes ont soit la face externe de la paroi pouvant être gélatinisée ou soit elles peuvent sécréter une substance gélatineuse, formant un contexte ou une surface gélatineuse (116) (**Photo 62**).

La gélification est une alternative pour fabriquer de volumineux basidiomes à partir d'une faible biomasse dans le but de stocker de l'eau et de sceller la surface pour réduire la perte d'eau par évaporation (116).

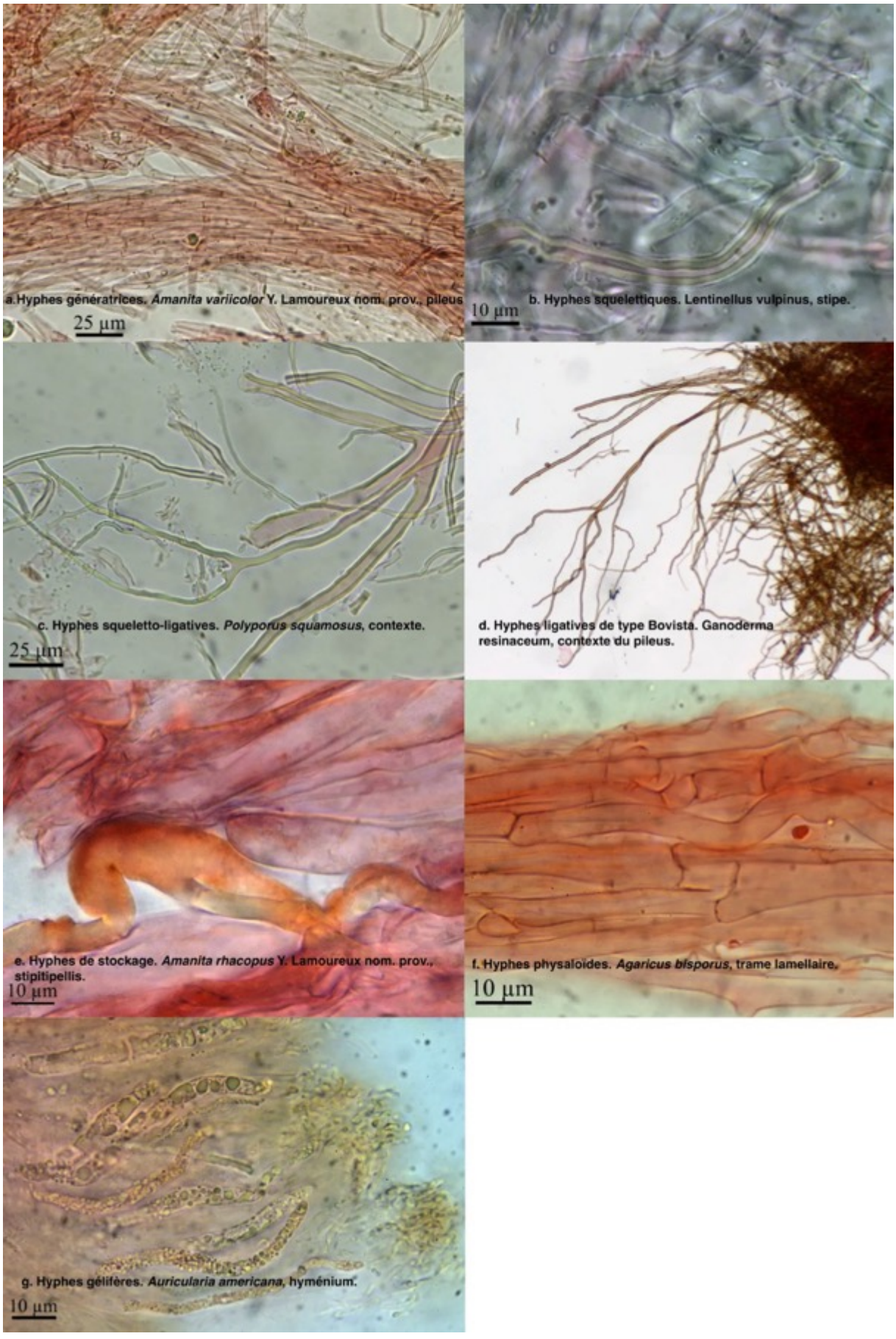


Photo 62 : Photographies de différents types d'hyphes.
Source : extraites de (116)

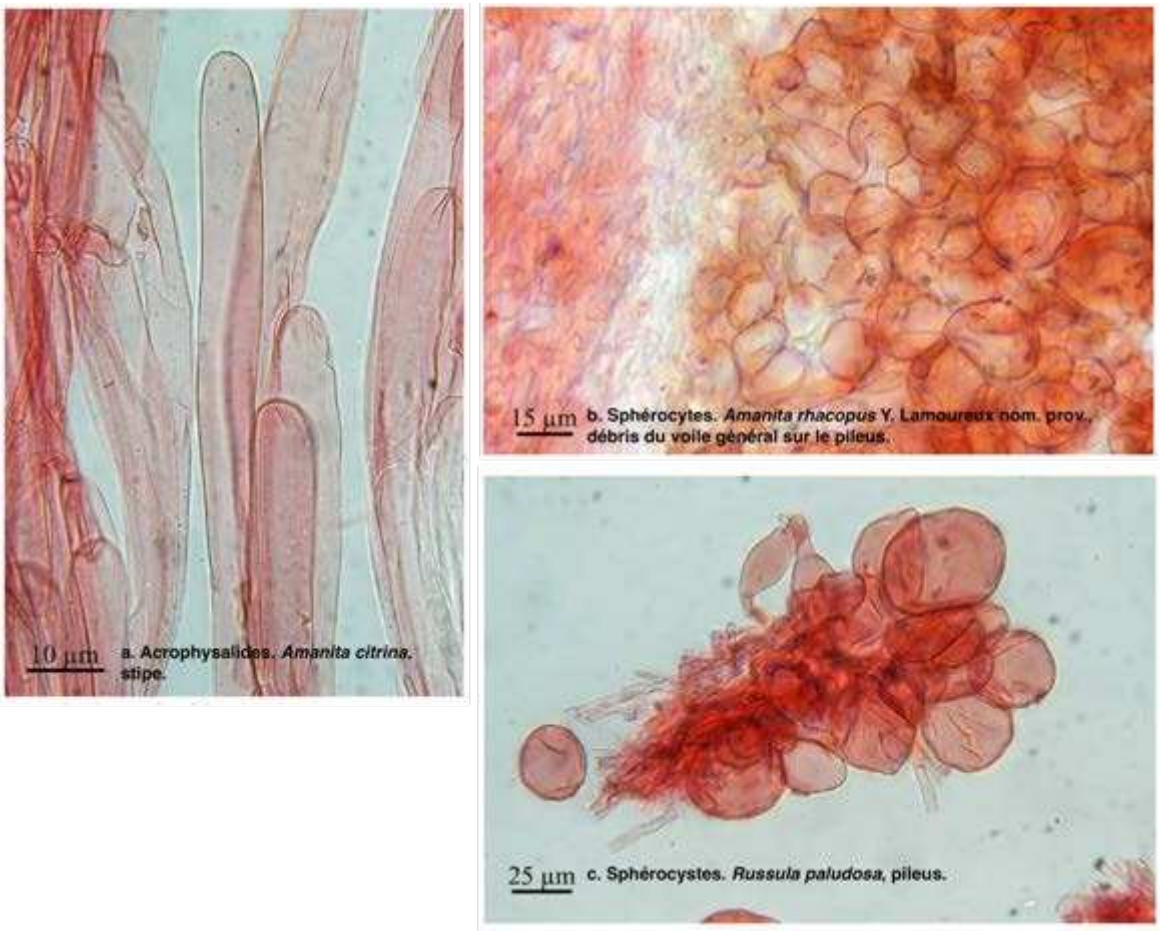


Photo 63 : Photographies de différents types d'hyphes.
Source : extraites de (116).

- L'endosécrétion

✓ Les hyphes sécrétrices

L'endosécrétion produit des hyphes sécrétrices, également prénommées hyphes conductrices. Le cytoplasme de ces hyphes est comblé partiellement ou totalement par des dépôts de métabolites secondaires et prend le nom de deutéroplasme. Les dépôts s'observent sous forme de gouttelettes, de masse hétérogènes ou homogènes, ou sous forme d'amas de cristaux emmêlés (116).

Il est important de noter que malgré le nom d'hyphes conductrices, elles ne forment pas un système conducteur (116).

✓ La terminologie conventionnelle des hyphes sécrétrices

Les hyphes sécrétrices sont classées en fonction de la présence ou de l'absence de septa, de l'aspect de leur contenu (laiteux, huileux), de la coloration des parois et du deutéroplasme par des colorants et réactifs (117).

I. Les hyphes sécrétrices laticifères

Ces hyphes produisent et transportent une substance nommée latex. Elles ont une paroi mince, elles sont non septées et ramifiées (117). Elles se présentent généralement comme des hyphes à contenu plus coloré ou plus réfringent (plus brillant) (84). Elles n'absorbent pas nécessairement le bleu de crésyl et ne deviennent pas nécessairement bleu foncé dans la sulfovanilline ou noires dans le sulfobenzaldéhyde (117). Ce type d'hyphes est retrouvé chez les lactaires. Leur nombre et leur répartition sont variables selon les espèces, et sont des paramètres à retenir (84).

Les hyphes laticifères incluent les hyphes lactifères.

II. Les oléifères (dans le sens de Fayot)

Ce sont des hyphes qui ne transportent pas de latex, mais contiennent une huile, une graisse, une résine ou une substance d'apparence huileuse, graisseuse ou résineuse. Bien souvent, les hyphes oléifères virent au bleu dans la sulfovanilline, au brun dans la sulfoformaline ou au noir dans le sulfobenzaldéhyde (117).

III. Les gléoplères

Ces hyphes sont renommées *gloeplerous* par Donk ou *gloeo-vessels* par Singer. Les hyphes gléoplères sont reliées aux gléocystides qui proviennent de la trame et se colorent en bleu foncé dans le bleu de crésyl. Elles ont un contenu granulaire et peuvent se gélifier. Il est possible qu'elles transportent aussi du latex (117).

Elles diffèrent des hyphes laticifères par la quantité de deutéroplasme exsudé lorsqu'elles se brisent (117).

IV. Les coscinoïdes

Ce sont des hyphes de transport. Elles possèdent une couleur foncée, avec une surface ressemblant à un tamis. Elles se situent dans toutes les parties des saprotrophes de *Linderomyces* et d'autres genres comme les *Paxillus.* Ce sont des hyphes filiformes spongieuses émergeant en coscinocystides dans l'hyménium (117).

V. Chrysovaisseaux

Les hyphes chrysovaisseaux ressemblent aux gléoplères et aux oléifères, mais possèdent un contenu granulaire ou résineux proche de celui des chrysocystides virant au jaune dans les alcalis. Ces hyphes se retrouvent dans quelques genres des *Strophariaceae*, notamment dans le genre *Pholiota* (117).

✓ La terminologie moderne des hyphes sécrétrices

Cette terminologie se base sur l'apparence ou la réactivité chimique du deutéroplasme (117). Celui-ci est, en règle générale, insoluble ou légèrement soluble dans l'eau. Il apparait sous forme de gouttelettes qui s'accumulent et pourra devenir une suspension laiteuse lorsqu'elles sont suffisamment nombreuses. Cette suspension s'écoulera ou non de l'hyphe selon sa viscosité, la grosseur de l'hyphe et la pression de turgescence interne. Si un écoulement à lieu alors il s'agit d'un latex (117).

Progressivement, la substance sécrétée s'accumule et les gouttelettes peuvent fusionner pour former une masse d'apparence grumeleuse ou homogène, ou cristalliser et induire un deutéroplasme plus ou moins ferme (117).

Selon cette progression d'une solution aqueuse à une masse gélatineuse, des états de transformation du deutéroplasme ont été nommés et décrits par Clémençon (117) :

- Hydromorphe : désigne un deutéroplasme clair et liquide qui peut être coloré ou non ou qui se colore en s'écoulant de l'hyphe voire en séchant (117).

- L'état hétéromorphe correspond à un deutéroplasme formé de gouttelettes ou de cristaux en suspension dans le cytoplasme. Il peut être soit un liquide et s'écouler de l'hyphe en grande quantité sous forme de latex, soit être visqueux et ne pas s'écouler de l'hyphe (117).

- Isomorphe : cet état est un deutéroplasme qui est liquide pouvant s'écouler de l'hyphe et qui n'est ni laiteux, ni aqueux, mais d'apparence homogène comme de l'huile (117).

- Diplomorphe : désigne un deutéroplasme liquide, isomorphe, dans lequel sont dispersés des gouttelettes ou des granules d'une autre sécrétion. Cette masse isomorphe étant liquide, le deutéroplasme diplomorphe peut s'écouler d'une hyphe brisée (117).

- Méromorphe : correspond à un deutéroplasme qui ne contient ni gouttelettes, ni granules, mais des grumeaux plus gros, des caillots ou des cristaux, directement en suspension dans ce deutétoplasme (117).

- L'état thrombomorphe : est un deutéroplasme gélatineux, ferme et surtout homogène. Ce deutéroplasme ne s'écoule pas, mais surgit de l'hyphe brisée et forme un exsudat en forme de petit boutons (117).

Selon cette description morphologique du deutéroplasme, il est possible de définir une classification des hyphes sécrétrices.

Lorsque le deutéroplasme est hydromorphe, le contenu des hyphes sécrétrices est liquide et clair et la substance sécrétée est dissoute dans un basidiome. Celui-ci exsude un jus aqueux, parfois coloré, lorsqu'il est coupé. Les hyphes sécrétrices sont alors des hydroplères (117).

Lorsque deutéroplasme est opalescent, avec un contenu des hyphes sécrétrices plutôt laiteux, granuleux, avec des cristaux, ou gélatineux et ferme, alors deux choix dichotomiques sont possibles (117) :

- soit le deutéroplasme est hétéromorphe ou diplomorphe : le contenu des hyphes sécrétrices est liquide, mais parfois visqueux, le basidiome coupé exsude un latex laiteux ou non, alors les hyphes sécrétrices sont des hétéroplères (117) ;

- soit le deutéroplasme est thrombomorphe et le basidiome n'exsude jamais de latex alors les hyphes sécrétrices sont des thromboplères (117).

À noter que les hétéroplères englobent les hyphes gléoplères et laticifères de la classification conventionnelle, et que les thromboplères sont les hyphes oléifères (117).

Il est possible alors de résumer alors chaque type d'hyphes selon la classification moderne.

I. Les hyphes hydroplères

Ces hyphes exsudent un suc clair et transparent, soluble dans l'eau, limpide, mais pouvant être coloré ou non. Bien que les hydroplères exsudent une grande quantité de liquide lorsqu'elles sont brisées, comme le font les laticifères, le liquide qu'elles exsudent n'est pas un latex (qui lui est insoluble dans l'eau). Elles ne sont donc pas des laticifères. Les hyphes hydroplères se différencient à partir des hyphes génératrices. Cette différenciation s'effectue, éventuellement, progressivement d'un article à l'autre. Ces hyphes se reconnaissent souvent par la rareté ou l'absence de septa et par leur grand diamètre (117) (**Photo 64**).

L'*Hygrocybe conica* et les espèces apparentées sont des champignons comprenant des hyphes hydroplères dans leur basidiome, tout comme dans les genres *Mycena* et *Hydropus* (117).

II. Les hyphes hétéroplères

Le deutéroplasme est hétéromorphe ou diplomorphe. Il est constitué de gouttelettes ou de fines granules en suspension dans le cytoplasme ou dans un liquide isomorphe d'apparence huileuse. Soit le deutéroplasme est un latex et s'écoule alors en grande quantité de l'hyphe, soit il ne s'écoule pas en raison de son état visqueux (117) (**Photo 64**).

Le deutéroplasme hétéromorphe est laiteux ou opalescent. Il coagule généralement lorsqu'il est exsudé. Certains deutéroplasmes ont la caractéristique d'être colorés, ou de le devenir suite à une exposition à l'air. Par ailleurs, certains deutéroplasmes ont un goût âcre, ou qui le devient après une exposition à l'air (117).

Les hyphes hétéroplères peuvent être septées, mais ces septa sont parfois rares donnant un aspect de long conduit associé à un plus grand diamètre que les autres hyphes (117).

Les hétéroplères des espèces du genre *Lactarius* et d'autres champignons exsudant un latex sont connus sous le nom d'hyphes laticifères. Les hétéroplères similaires qui n'exsudent pas de latex (du moins en quantité suffisante pour être perceptible) sont nommées hyphes gléoplères. La différence entre les deux est uniquement liée à la quantité de deutéroplasme exsudé lorsque les hyphes sont blessées (117) (**Photo 64**).

La distinction entre ces deux types d'hétéroplères n'est pas toujours facile, car la quantité de deutéroplasme exsudée est dépendante de l'âge du sporophore et des conditions atmosphériques. De plus, il semblerait en réalité que les gléoplères exsudent également, mais en quantité microscopique (et donc en quantité peu

perceptible). Cela peut-être causé par une viscosité différente, une pression de turgescence différente, ou encore par un calibre des hyphes différent (117).

La plupart des espèces du genre *Lactarius* ont des laticifères dans leur basidiome alors que les espèces des genres *Russula*, *Lentinellus* et *Gomphus* ont des gléoplères (117).

III. Les hyphes thromboplères

Les hyphes thromboplères ont un deutéroplasme gélatineux qui ne contient pas de noyau. Dans la plupart de ces hyphes, le deutéroplasme est homogène, c'est-à-dire presque sans structure et réfringent rappelant de l'huile. Elles correspondent aux hyphes anciennement dénommées hyphes oléifères (117).

Lorsque les hyphes thromboplères sont complètement différenciées et presque totalement comblées par un deutéroplasme homogène, ce sont des hyphes thromboplères considérées comme mortes. Dans ce cas, ces hyphes, qui peuvent subir un étirement passif comme durant la croissance d'un stipe, voient le contenu de leurs articles se briser en fragments cylindriques de manière bien nette et perpendiculairement à l'axe de l'hyphe (117) (**Photo 64**).

Les fragments demeurent en place grâce à la paroi de l'hyphe étirée qui maintient le tout. Ainsi il est déduit que le deutéroplasme n'est ni liquide, ni dur, mais de consistance gélatineuse responsable de la délimitation nette des fragments et de l'aspect de caillot que prend le deutéroplasme qui surgit d'une hyphe brisée (117).

Ce type d'hyphes est présent dans de nombreuses espèces notamment au niveau du stipe (117).

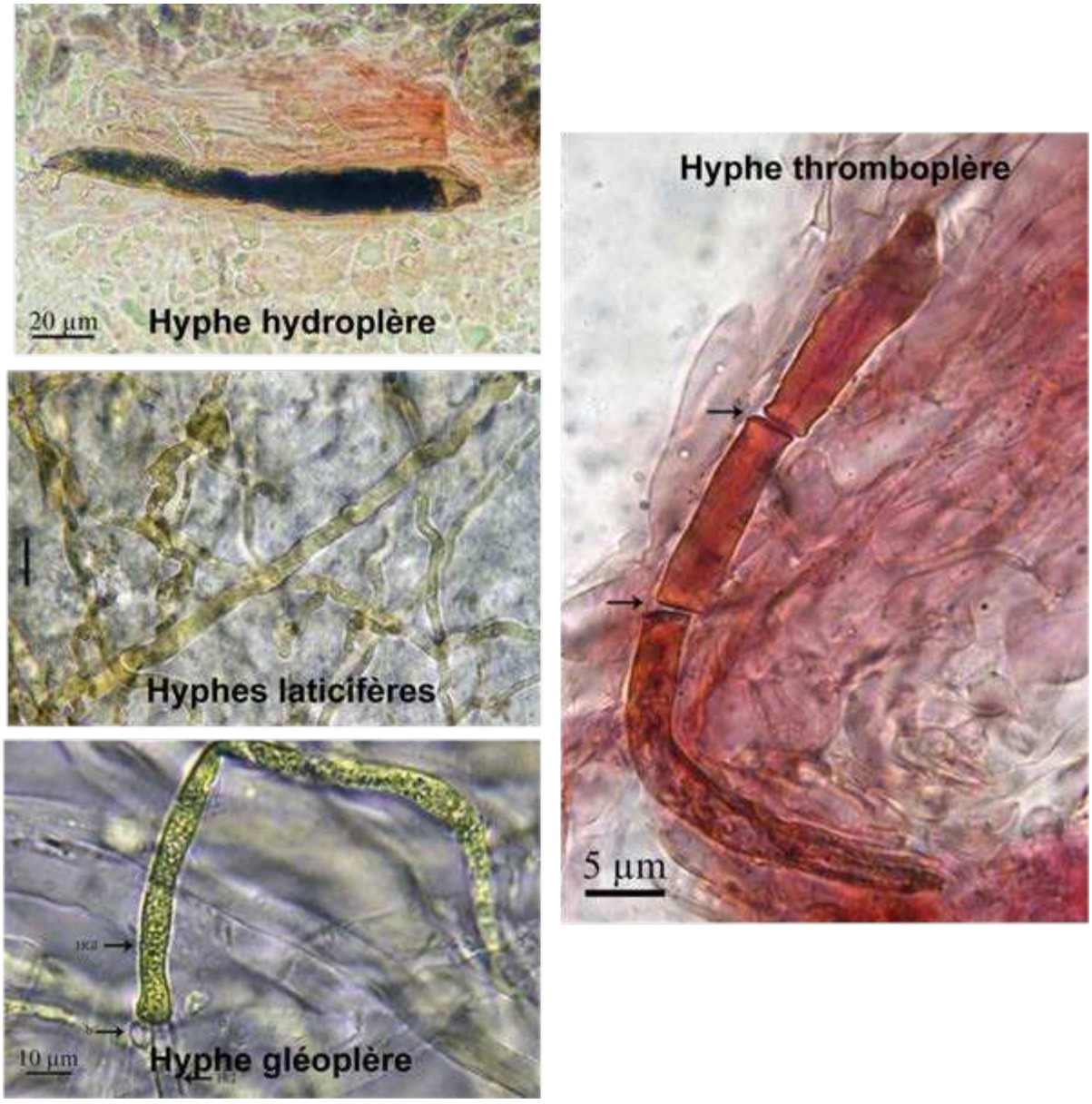


Photo 64 : Différentes hyphes sécrétrices.
Source : extraites de (117).

- Hyphes particulières

✓ Capillitium

Un cas particulier se retrouve chez les sporophores des vesses-de-loup et les genres proches possédant un ensemble d'hyphes à la fois ramifiées et plus ou moins élastiques, appelé capillitium, qui se redressent après compression, permettant aux spores d'être expulsées (58).

2.3.2. Les pigmentations présentes au niveau des hyphes

L'observation au microscope de la présence ou de l'absence de pigmentation des hyphes et leur localisation, aide à la détermination des espèces. L'intensité et la nature de la pigmentation, ainsi que sa répartition au niveau des coupes sont des critères importants à prendre en considération. Ces pigmentations peuvent être présentes dans plusieurs parties du sporophore, ou bien limitées à certaines parties telles que dans la cuticule du chapeau ou à la trame des lames (84). Il existe différents types de pigmentations dont les principaux sont les pigmentations intracellulaires, les pigmentations membranaires ou encore les nécropigments.

- Pigments intracellulaires

On distingue deux pigments intracellulaires :

✓ Les pigments vacuolaires

Les pigments vacuolaires sont contenus dans les vacuoles de l'hyphe. Ils sont hydrosolubles, c'est pourquoi ils peuvent être délavés par la pluie (81, 84, 118, 119) surtout au niveau du *pileipellis* qui s'affadit (119) (*voir* **Figure 49**).

✓ Les pigments cytoplasmiques

Les pigments cytoplasmiques dits protoplasmiques (*voir* **Photo 65**) sont contenus dans le cytoplasme et sont également hydrosolubles. C'est pourquoi lors de l'observation, ils apparaissent de manière plus ou moins uniforme sous l'aspect d'une texture granuleuse nuageuse (81, 119) (*voir* **Figure 49**).

- Pigments membranaires

✓ Les pigments intrapariétaux

Les pigments extracellulaires au niveau pariétal prennent le nom de pigments intrapariétaux lorsqu'ils sont disposés dans la paroi. Celle-ci est fréquemment plus épaisse, plus réfringente, plus foncée, avec la face interne ornementée et la face externe lisse (81, 84, 119) (*voir* **Figure 49**).

✓ Les pigments incrustants

Inversement, les pigments prennent le nom de pigments incrustants (ou épipariétaux) lorsqu'ils se situent sur la surface externe de la paroi. Ces pigments ont la forme de grains, de plaques ou bien de bandes transversales spiralées le long de l'hyphe. Dans ce dernier cas, on parle de pigments zébrants (*voir* **Photo 66***,* **Figure 49**) (81, 84, 119).

La pigmentation peut être mixte à savoir en même temps, membranaire et intracellulaire. Il est utile de noter leur répartition dans le sporophore et leurs proportions respectives pour la différenciation (84). C'est le cas des *Entolomes* qui nécessitent, dans leur clef de détermination, l'observation du ou des types de pigments présents au niveau de la cuticule (84, 120).

✓ Pigments particuliers

Il existe dans ces pigments extracellulaires, d'autres pigments moins fréquents tels que les pigments interhyphiques ou tramaux. Ils se retrouvent entre les hyphes et sont généralement formés de grains de taille variable. Ces pigments sont souvent issus des pigments incrustants s'étant détachés de l'hyphe sous forme de grain (81, 84, 119) (*voir* **Figure 49**).

Quelques fois des cristaux épars entre les hyphes appelés cristaux interhyphiques, de formes et de couleurs variables sont présents. Ils ont rarement une valeur systématique importante. Ils sont souvent le témoignage microscopique d'une écologie particulière ayant conduit le champignon à accumuler des substances cristallisables durant sa croissance (84) (*voir* **Figure 49**).

- Les nécropigments

Ils apparaissent à la mort ou après la mort de la cellule. D'une teinte allant du brun au noir, ils se rencontrent partout dans le champignon, de l'intérieur des vacuoles aux régions interhyphiques. Ils surviennent chez certains basidiomes qui prennent une teinte rouge, jaune, bleue, presque noir lorsqu'ils sont manipulés ou écrasés ou devenant orange, brun, foncée avec l'âge (119).

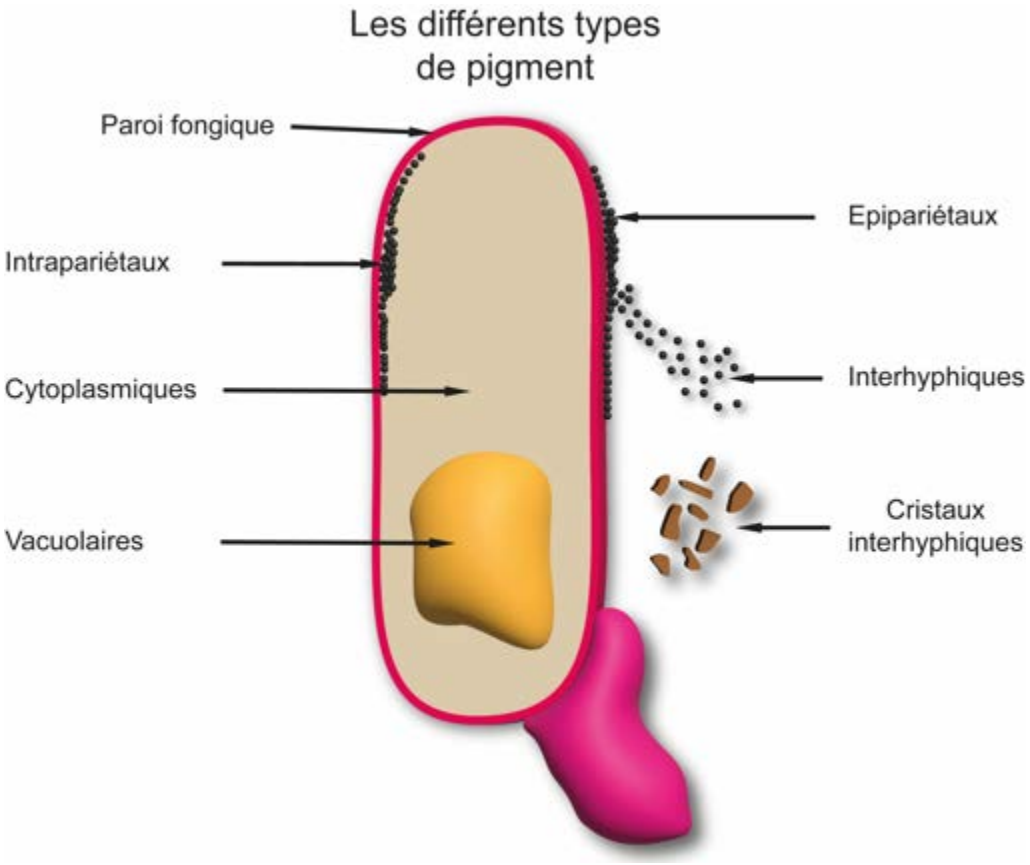


Figure 49 : Schématisation des différents pigments fongiques.
Source : X. CZECH, adapté de (119).

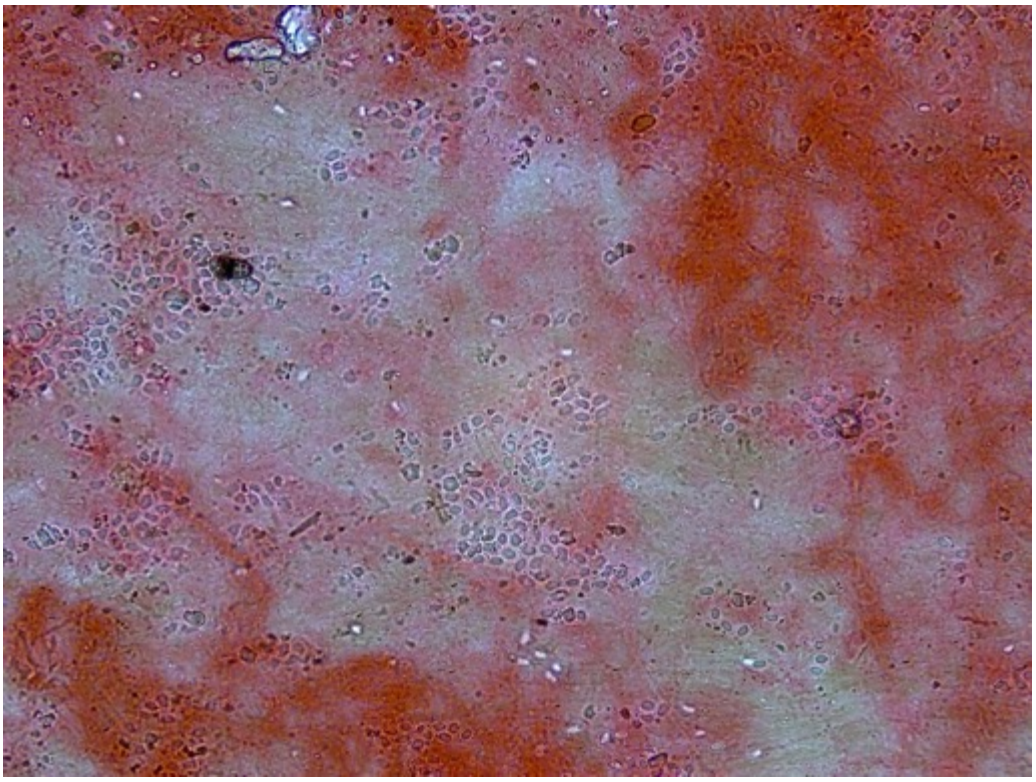


Photo 65 : Photographie présentant la présence de pigment intracellulaire jaune brunâtre ayant une texture nuageuse.
Photographie de X. CZECH.

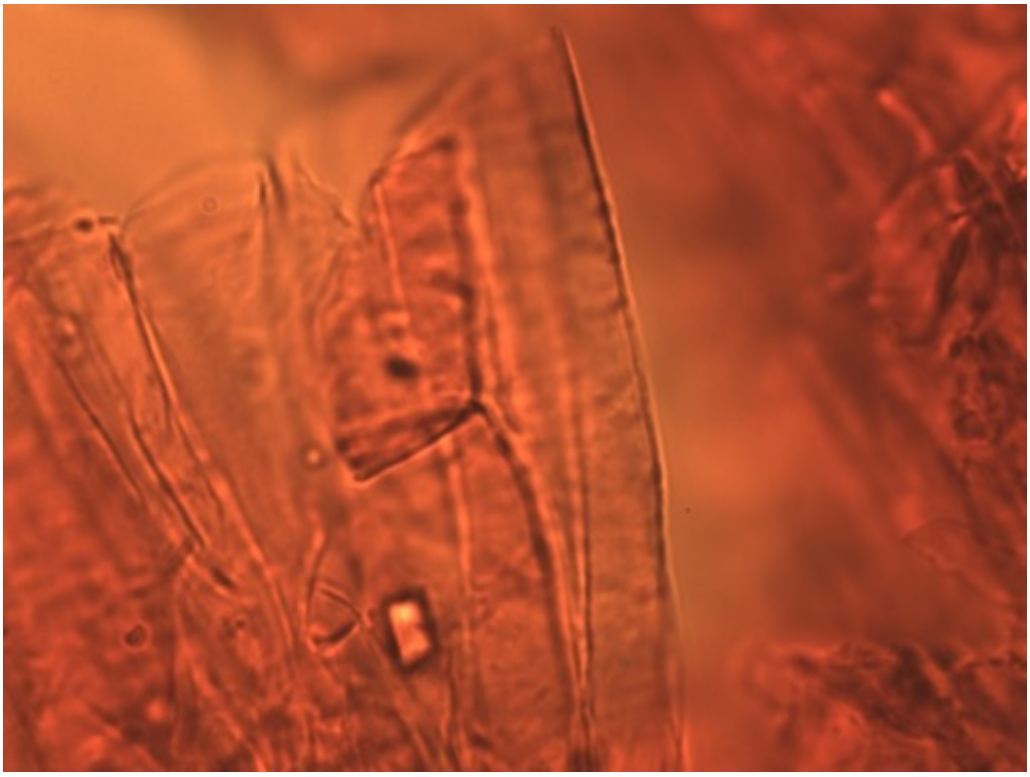


Photo 66 : photographie d'une hyphe possédant un pigment incrustant zébré.
Photographie de X. CZECH.

2.3.3. La présence de boucles

La présence ou l'absence de boucles, dites aussi « anses d'anastomose », « anses de conjugaison » ou encore « anses dangeardienne », est chez *les Basidiomycota*, un caractère morphologique de diagnostic important dans l'identification des espèces. Elles permettent parfois de distinguer des espèces proches (58, 84, 118). Lorsque les anses d'anastomoses s'avèrent rares, la détermination d'une espèce est entravée et réclame alors l'étude de nombreuses hyphes (118). Exceptionnellement, elles peuvent être uniquement présentes à la base des asques chez les *Ascomycota* et prennent alors le nom de crochet (58).

- Formation d'une boucle

Une partie de la vie du *Basidiomycota* et de l'*Ascomycota* est dikaryotique, c'est-à-dire avec deux noyaux sexuellement différents dans chaque article. Pour maintenir cette phase durant l'allongement des hyphes, certains champignons ont mis au point le système d'anse d'anastomose lorsque la division des noyaux est asynchrone (58). En effet, lorsque les deux noyaux se divisent de manière synchrone lors de la mitose, il y a formation d'une cloison (septa) entre les noyaux. Or, cette synchronisation des noyaux n'existe pas chez toutes les espèces. Dans ce cas, un noyau subit une division de manière excentrée par rapport à l'axe longitudinal de l'hyphe. Une « petite hyphe excentrée » se voit donc formée avec un seul noyau avec son propre Spitzenkörper et créé un second septum décalé par rapport à celui où le noyau s'est divisé

normalement. Cette excroissance va croitre dans la direction opposée à la croissance de l'hyphe pour revenir dans l'article subterminal de l'hyphe, créant ainsi une boucle (*voir* **Figure 50**) (90, 105, 110). Celle-ci est donc le témoignage du passage du noyau d'une cellule à une autre lors de la multiplication cellulaire (84). Dans le cas où la lumière du dolipore est suffisante pour la circulation du noyau, les boucles ne sont plus nécessaires (105).

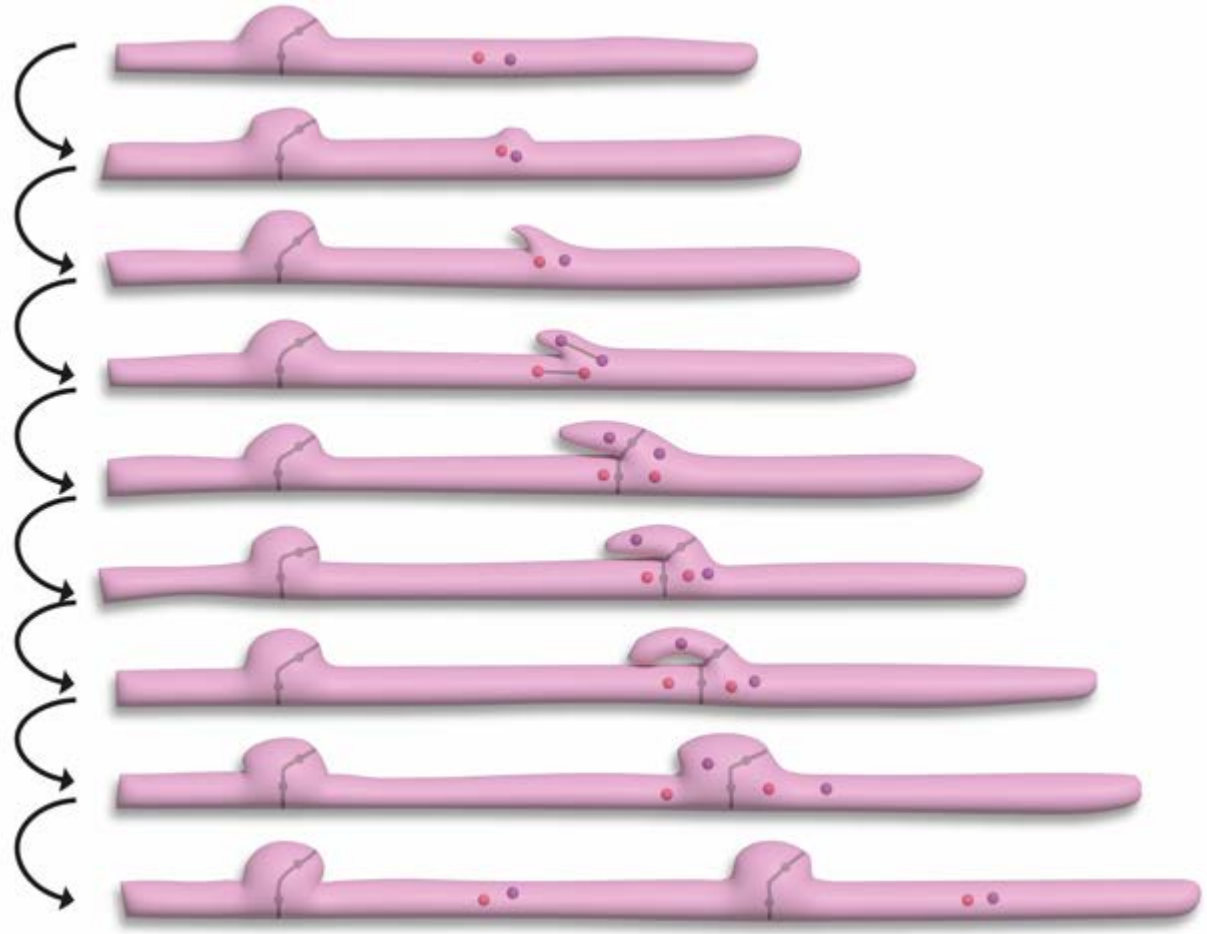


Figure 50 : Schéma décrivant la formation progressive d'une anse d'anastomose.
Source : X. CZECH, adaptée de (105).

- <u>Fréquence des boucles</u>

Les *Basidiomycota* peuvent présenter des hyphes bouclées à toutes les cloisons ou des hyphes bouclées occasionnellement voire rarement (*voir* **Figure 51**, **Figure 52**) (58, 81, 118). D'autres *Basidiomycota* en sont totalement dépourvus. C'est une caractéristique très intéressante, intervenant dans la définition des genres. Par exemple, les *Melanoleuca* n'ont jamais de boucles. La répartition anatomique est également importante à noter. Évoquons, à titre d'exemple, le groupe des entolomes où certains d'entre eux possèdent des boucles dans l'hyménium au pied des basides, mais nulle part ailleurs dans le reste du sporophore (84).

- Morphologie des boucles

On distingue trois types de boucles. Les boucles fermées tout d'abord, sont les plus simples et les plus fréquentes, elle ne laissant aucun espace. Les boucles en médaillon quant à elles, laissent un espace entre elle et l'hyphe. Enfin les boucles verticillées forment un groupe de plusieurs boucles autour du même septum. Toutes ces boucles peuvent se développer en même temps dans le mycélium (58, 105) (voir **Figure 53**).

- Caractéristiques particulières

Il arrive que la boucle soit stoppée et qu'elle ne fusionne pas avec l'article donnant alors une « fausse boucle » (81, 105). Il existe également, très exceptionnellement, des boucles opposées sur un même article sans explication (*voir* **Figure 54**) (105, 121).

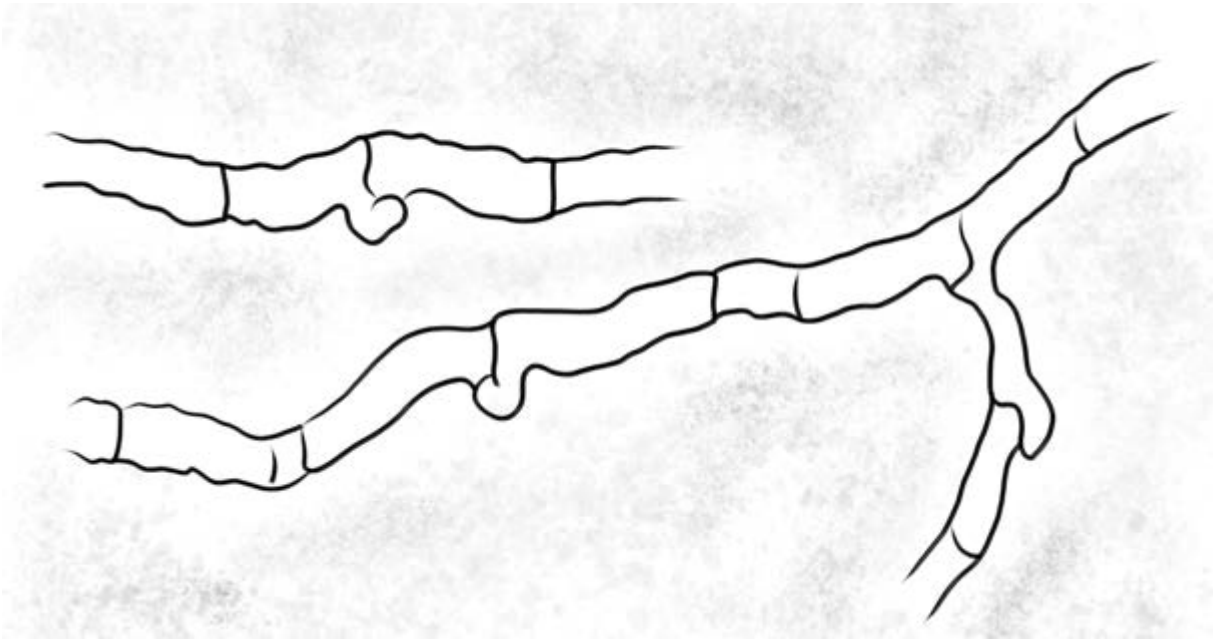


Figure 51 : Représentation d'hyphes bouclées occasionnellement.
Source : X. CZECH, inspiré de (118).

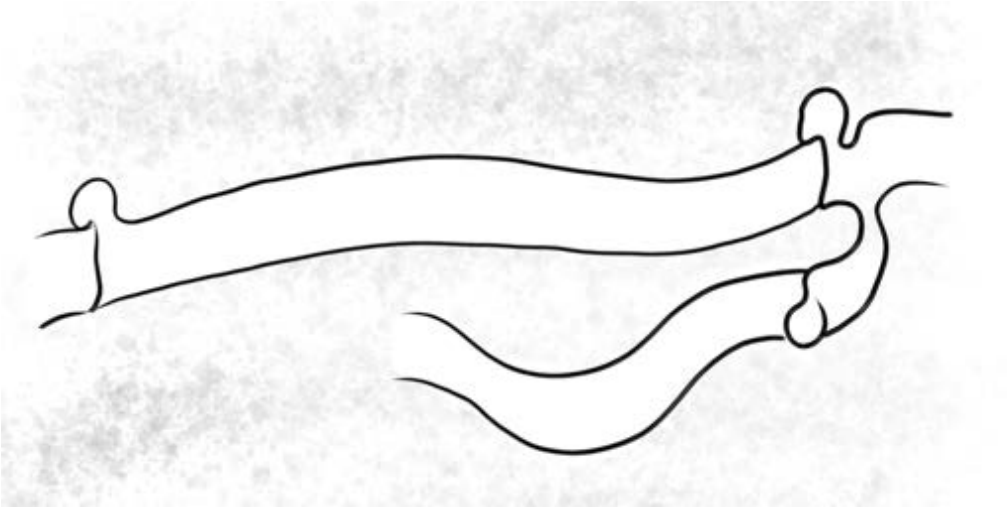


Figure 52 : Représentation d'hyphes bouclées à tous les septa.
Source : X. CZECH, inspiré de (118).

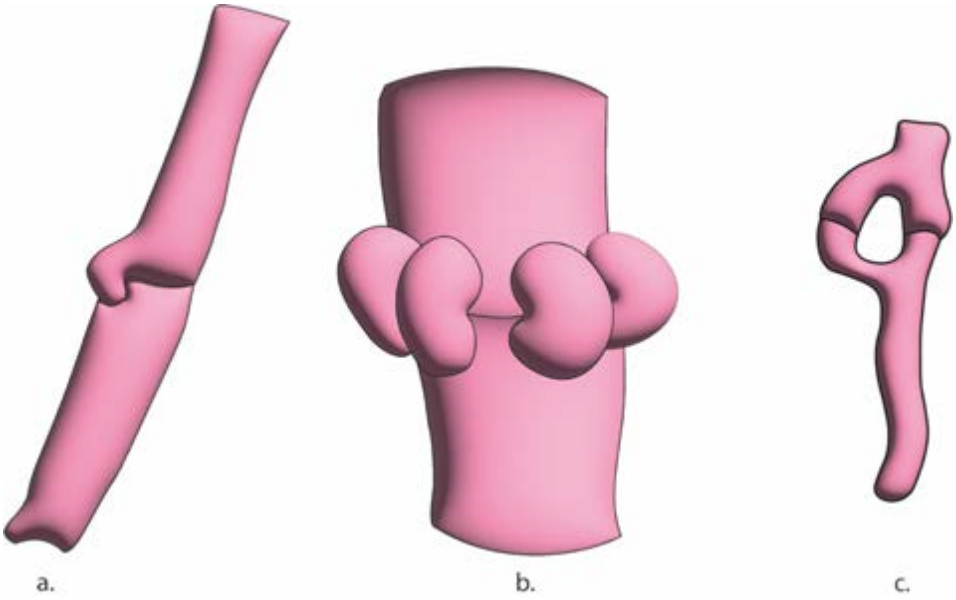


Figure 53 : Représentations des trois types de boucles possibles : **a)** boucle simple ; **b)** boucles verticillées ; **c)** boucle en médaillon.
Source : X CZECH, inspirées de (58).

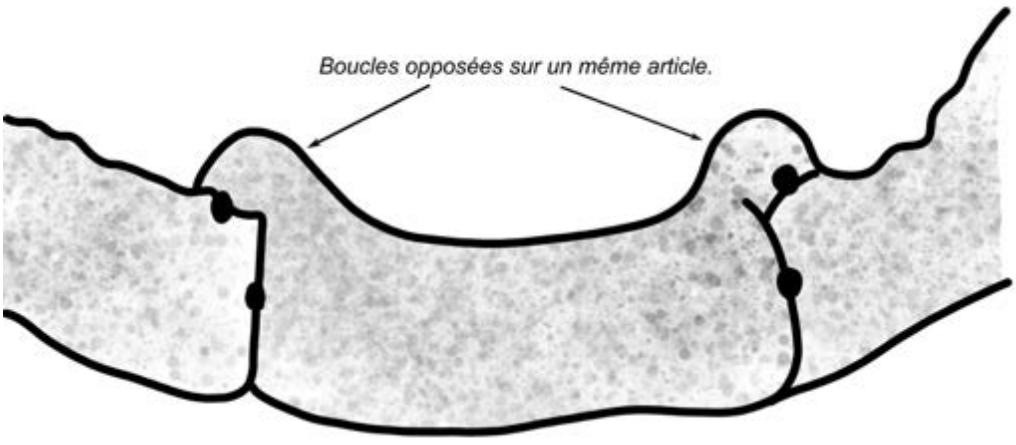


Figure 54 : Dessin de boucles opposées sur un même article.
Source : N. VERDIN, inspiré de (105, 121).

2.3.4. Les revêtements

La structure des revêtements, en particulier celle du revêtement piléique, est importante dans l'établissement de la classification. Il est donc indispensable de l'étudier lors de la description microscopique d'une espèce. Les revêtements correspondent aux couches corticales des parties stériles des basidiomes matures, en excluant toutes les parties des voiles. Bas proposa le nom de « *pellis* » pour désigner les couches corticales du sporophore (122).

❖ **La classification par terminologie topographique**

▪ **Le revêtement du stipe**

Le revêtement du pied prend le nom de *stipitipellis*. Ce revêtement comporte ou non des cellules ou des structures particulières comme des cystides, des hyphes superficielles plus ou moins différenciées en poils dressés. Leur localisation, sur une partie ou l'ensemble du stipe, oriente le choix d'un genre. Citons par exemple le genre *Inocybe*, dont la systématique repose sur la présence ou l'absence de cystides oxalifères et sur leur répartition le long du pied. Un prélèvement du haut et du bas du pied est donc nécessaire dans le but de vérifier s'il y a des cystides et si celles-ci sont limitées à la partie supérieure du stipe ou si elles descendent jusqu'en bas (84, 122).

Lorsqu'il s'agit des couches du revêtement du bulbe, le terme de *bulbipellis* est employé (122).

▪ **Le revêtement du chapeau**

La « peau » superficielle du chapeau (*pileus*) est appelée cuticule, *pileipellis* ou *pileicutis*. Les différentes manières pour ce revêtement d'être composé et structuré, ajoutent encore un critère déterminant dans l'identification d'espèces. Par exemple, il est composé d'hyphes disposées de façon plus ou moins radiale, ou d'hyphes dressées en palissade (58).

- Composition d'un *pellis*

Le *pellis*, qu'il soit un *stipitipellis*, un *bulbipellis* ou un *pileipellis*, peut être composé d'une à trois couches de cellules. La partie la plus externe correspond à l'epicutis (ou *suprapellis*) puis en dessous se trouve le *mediopellis* qui est suivi du *subpellis* (anciennement hypoderme ou *subcutis*) (84, 122).

Donc un *pellis* constitué d'une seule couche ne se compose que d'un *suprapellis*. Un *pellis* de deux couches est constitué d'un *suprapellis* et d'un *subpellis*, car ces termes ne sont définis que par leur position relative (122).

Sous le *pellis*, se trouve une quatrième zone définie par Clémençon appelée cortex, qui n'appartient pas au *pellis*. Il s'agit de la partie la plus externe, la plus dense et souvent non nettement délimitée du contexte* d'un sporophore. Cette zone possède le même agencement hyphal que le contexte, à la différence qu'il est formé d'hyphes qui s'amenuisent progressivement (122).

- Éléments particuliers visibles sur le *pileipellis*

Certains champignons produisent des éléments caractéristiques pour une détermination aisée. En effet, la cuticule présente ou non des dermocystides voire des dermochrysocystides comme chez *Clitocybe phaeophthalma* (84). Parfois, on retrouve également des poils cuticulaires de différents types sur le chapeau donnant une indication sur le genre (58, 84). En exemple, *Crinipellis stipitarius* possède des poils à parois épaisses et colorées (84).

On y retrouve occasionnellement des hyphes dites primordiales qui sont les hyphes les plus superficielles de la cuticule. Elles donnent un aspect velouté et plus mat aux *Russules* qui en possèdent. Un cas particulier concerne les hyphes primordiales à incrustation acido-résistantes. À la suite d'un traitement chimique à base de fuschine de Ziehl, suivi d'un lavage acide, ces hyphes présentent des granulations violettes qui leur sont plus ou moins adhérentes. Cet élément est notamment pris en compte dans la systématique des *Russules* (84).

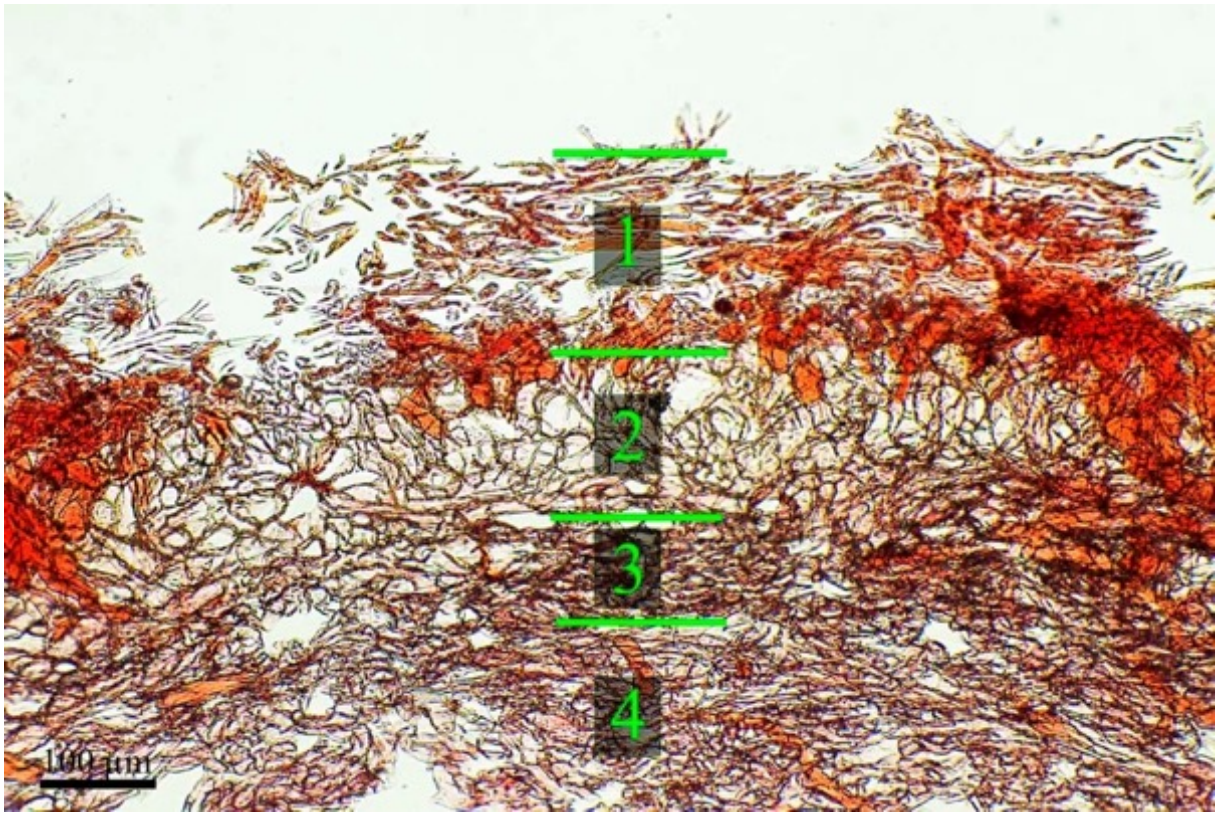


Photo 67 : photographie représentant un exemple de *pellis* à trois couches.
La zone 1 : *suprapellis* de type *ixorectocutis* ou *ixocutis* (hyphes subparrallèles radialement dans une masse gélatinisée) ;
La zone 2 : *mediopellis* de type paraderme cellulaire avec des hyphes polyédriques ;
La zone 3 : *subpellis* de type *cutis* ;
La zone 4 : cortex constitué d'hyphe du contexte dont les hyphes denses s'amenuisent graduellement vers le bas.
Source : photographie tirée de (122).

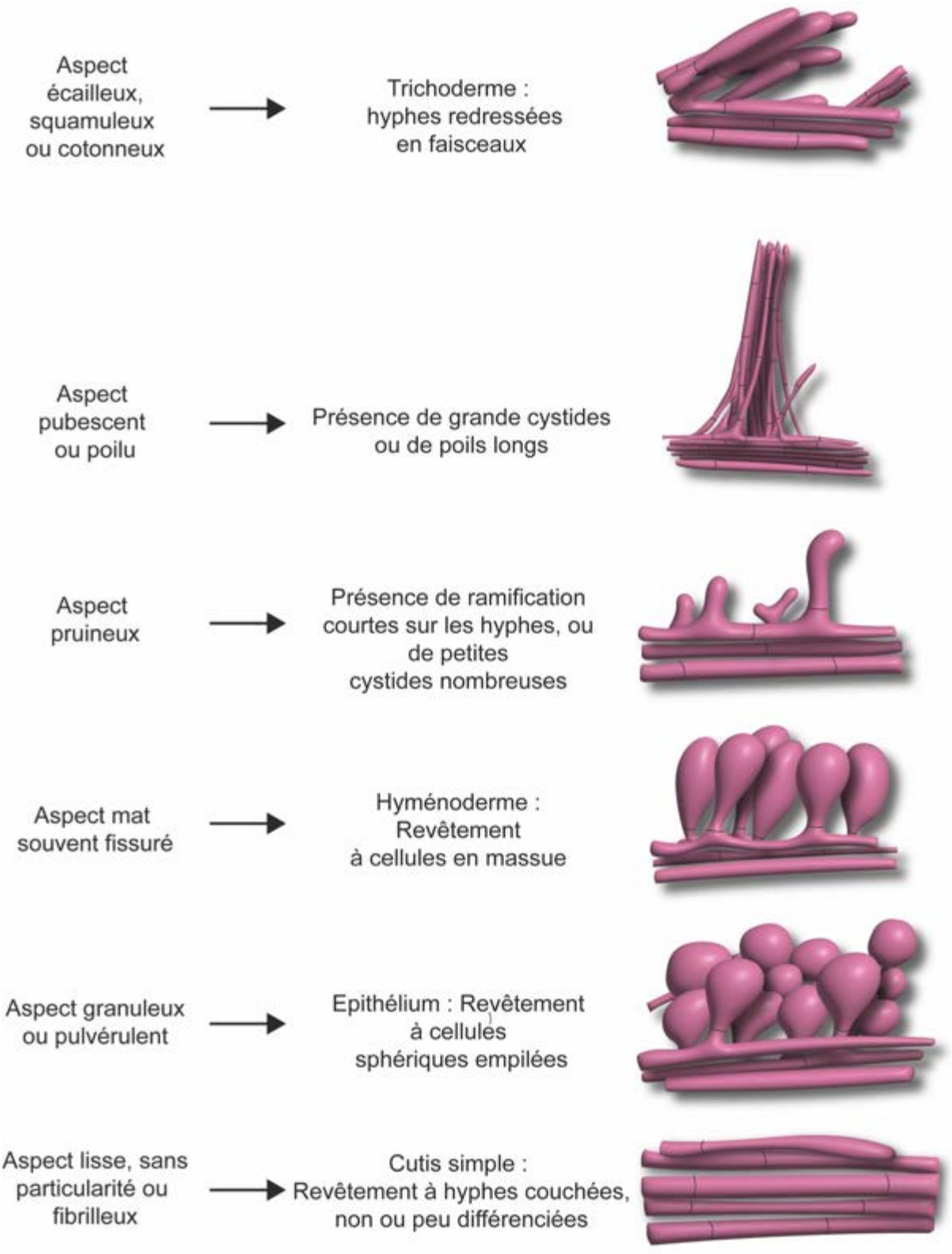


Figure 55 : Schéma de la structure microscopique de l'épicutis selon l'aspect du revêtement au niveau macroscopique.
Source : schéma de X. CZECH, inspiré de (78).

❖ **La classification par la terminologie morphologique**

- La structure à proprement dite du *pellis*

Le revêtement le plus simple et archaïque est le *cutis*. Il est composé d'hyphes couchées donnant ainsi au chapeau un aspect soit lisse, soit dilacéré en fibres radiales.

Les revêtements les plus complexes sont les plus évolués. Parmi eux, le trichoderme est formé d'hyphes redressées comme des poils donnant au revêtement un aspect mat, velouté.

L'hyménoderme quant à lui se constitue d'hyphes clavées ou en massues, ce qui donne au revêtement une tendance à former des rides ou à se craqueler en fissures.

Le revêtement formé d'hyphes raccourcies et sphériques est un épithélium. Le chapeau aura un aspect pruineux, poudré dû au détachement de cette couche du chapeau (*voir* **Figure 55**).

En-dehors de ces structures principales, il existe plusieurs intermédiaires donnant lieu à une autre classification. Le *pellis* se voit classé en trois types à savoir, le tomentum, hyphal, et cellulaire (122).

Tout d'abord le *pellis* de type tomentum qui prends potentiellement deux formes :

i. le plagiotrichoderme dont les hyphes basales sont penchées, périclinales* comme dans un cutis et dont la plupart des hyphes terminales sont obliques et ascendantes, à complètement relevées. C'est un intermédiaire entre un rectocutis et un trichoderme. De plus, il existe plusieurs formes intermédiaires entre un cutis et un plagiotrichoderme. Les articles redressés peuvent être isolés ou groupés et former un *pileipellis* lâche et incomplet ou une couche qui va de feutrée à fibrilleuse (122) (*voir* **Figure 56**) ;

ii. le tomentum, où toutes les hyphes sont disposées irrégulièrement et peuvent être parfois ramifiées ou peu gonflées. C'est un *pellis* relativement épais. Les tomentum ont une forte tendance anticlinale, (c'est-à-dire redressée, relevée en direction perpendiculaire à la surface), ils sont presque des trichodermes (122) (*voir* **Figure 56**).

Ensuite, le *pellis* peut être de type hyphal et comporte huit formes :

i. le tomentocutis possède des hyphes irrégulières, non gonflées, mais compactées en une mince couche ; les hyphes sont donc écrasées en position périclinale ; elles sont éventuellement tortueuses et emmêlées pour former une architecture dite « emmêlée », ou droites et disposées en réseau pour former une architecture dite « entrecroisée » (122) (*voir* **Figure 56**) ;

ii. le clavicutis a des hyphes irrégulières et dans lequel les hyphes terminales sont gonflées, de forme irrégulière ou claviforme et disposées irrégulièrement, plus ou moins de manière périclinale et qui parfois s'imbriquent comme dans un casse-tête (122) (*voir* **Figure 56**) ;

iii. le rectocutis (ou simplement cutis) possède des hyphes régulières, subparrallèles, gonflées ou non et souvent disposées radialement (122) (*voir* **Figure 56**) ;

iv. le cutis épidermoïde où les hyphes sont gonflées, souvent en casse-tête ou épidermoïdes et entremêlées ; il ressemble à un clavicutis compacté rendant les cellules anguleuses et entrecroisées ; il est plutôt rare dans les basidiomes et se rencontre plus souvent dans les sclérotes (122) (*voir* **Figure 56**) ;

v. le trichocutis dans lequel les hyphes emmêlées sont d'abord redressées, anticlinales comme un trichoderme puis dont les terminaisons hyphales sont penchées en position périclinale et agglutinées pour former une couche supérieure mince et lisse qui rappelle un cutis ; il forme la couche corticale massive de certains polypores (122) (*voir* **Figure 56**) ;

vi. le trichoderme, dont les hyphes sont redressées, anticlinales irrégulières ou sous-régulières (emmêlées) et modérément gonflées ou non (122) (*voir* **Figure 56**) ;

vii. le palissadoderme est un trichoderme où les hyphes, modérément gonflées ou non, sont redressées de manière plus ou moins parallèle et alignée, régulière ou sous-régulière ; il est légèrement gélatineux chez les bolets (122) (*voir* **Figure 56**) ;

viii. le physalo-palissadoderme et pallissadoderme dont les hyphes sont redressées, régulières ou sous-régulières et dont les articles sont

fortement gonflés ; il est fréquemment retrouvé chez les *Boletales* (122) (*voir* **Figure 56**) ;

Enfin le dernier type de *pellis* est cellulaire et peut prendre quatre formes :

i. le paraderme est un *pileipellis* multicouche formé de courtes cellules, polyédriques arrondies ; ce revêtement est plutôt rare chez les agarics ; il peut être considéré comme la transformation d'un cutis, d'un rectocutis ou d'un trichoderme par le gonflement extrême des articles jusqu'à ce que leur pression de turgescence mutuelle le rende polyédrique (122) (*voir* **Figure 56**) ;

ii. le conioderme qui possède des articles sphériques et disposés sur plusieurs couches ; il se forme lorsque le gonflement des articles d'un physalo-palissadoderme est tellement fort que les hyphes se désintègrent en cellules sphériques individuelles formant une couche poudreuse qui se retire facilement de la surface sous-jacente (122) (*voir* **Figure 56**) ;

iii. le sphérocystoderme dont les articles sont sphériques et disposés sur une seule couche ; il correspond à la réduction d'un paraderme à une seule couche de cellules sphériques (122) (*voir* **Figure 56**) ;

iv. l'hyménoderme est la réduction d'un physalo-palissadoderme en une seule couche de cellules claviformes ou piriformes (122) (*voir* **Figure 56**).

Cet ensemble de type de revêtement peut prendre le préfixe de « crusto- » s'ils sont résineux notamment chez quelques polypores du genre *Ganoderma* (122).

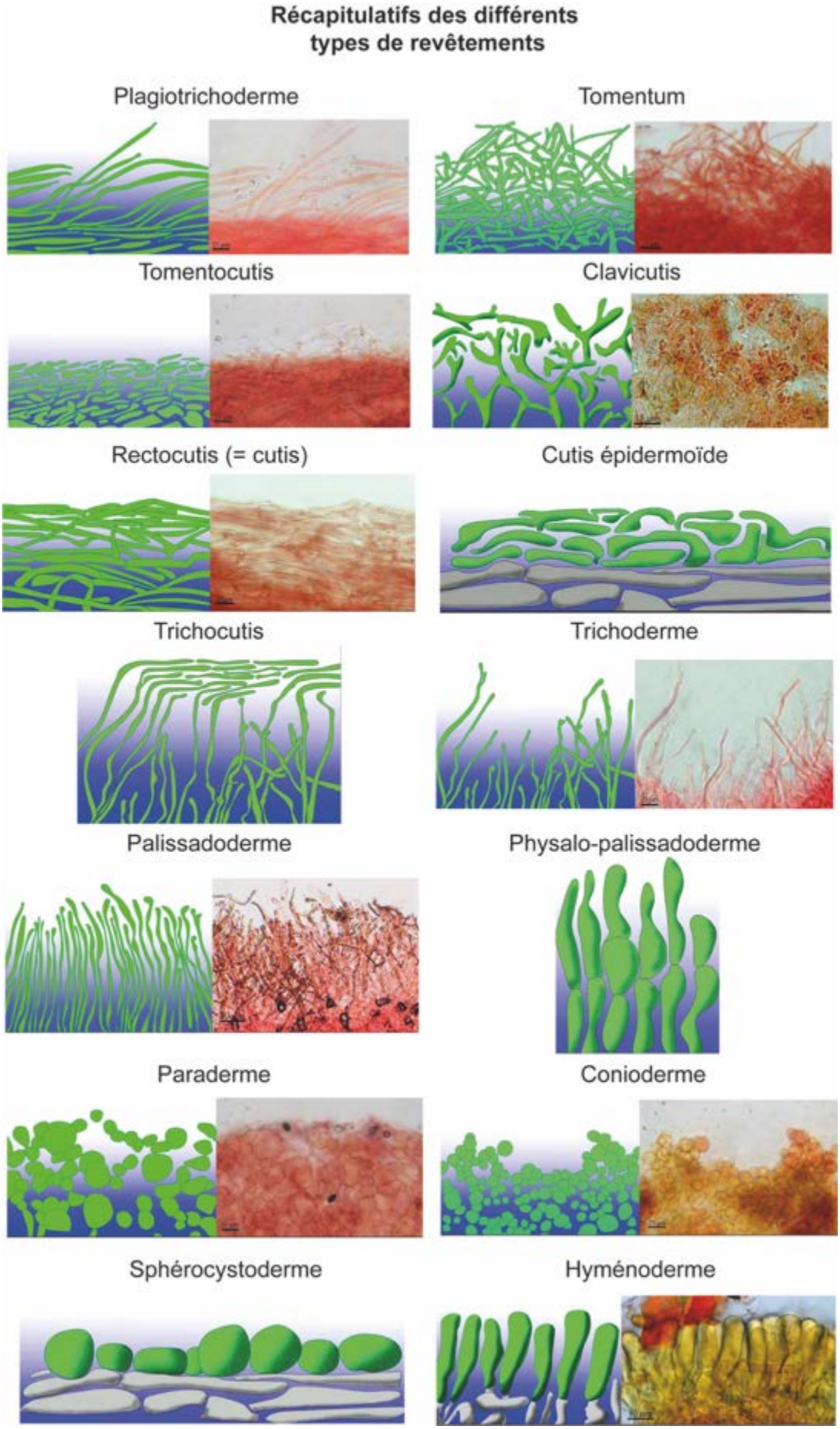


Figure 56 : Représentation et photographie des différents types de *pellis*.
Source : tiré de (122).

2.3.5. L’aspect gélifié

Le champignon peut être visqueux, collant ou le devenir après humidification ou encore d’aspect brillant, gras. Cet attribut discriminant pour des genres ou des espèces, présente des caractéristiques microscopiques permettant de confirmer cette gélification et entre également en compte dans certaines clefs d’identification.

Cette consistance visqueuse se retrouve parfois sur le pied, et la lame, mais surtout sur le revêtement externe (pileipellis) du chapeau (84, 123). Ce dernier peut prendre différentes structures qui portent des noms descriptifs comme *cutis*, trichoderme. Dans le cas où ce *pileipellis* est gélatinisé, on ajoute le préfixe « ixo- » à son nom (par exemple : ixocutis, ixotrichoderme) (123).

Cette couche gélatineuse se compose généralement d’hyphes minces, cylindriques plus ou moins tortueuses dont la paroi est mal définie, souvent largement espacées, disposées dans une matrice gélatineuse ne prenant pas les colorants (exemple : congophobe). Très hydrophile, elle gonfle en présence d’eau (84, 123). Cette matrice est sécrétée par des hyphes gélifères ou provient simplement de la face externe gélatinisée de la paroi d’hyphes, due à un gonflement et une dissolution de cette paroi. On note que la matrice gélifiée apparait incolore avec les colorants habituels, mais est mise en évidence par des colorants particuliers : le bleu alcian et l’hématoxyline zirconium (123). Sous-jacent à cette zone, se positionnent normalement des hyphes congophiles, d’une épaisseur moyenne normale (84) (*voir* **Photo 68**, **Photo 69**).

Cette couche aide à réduire la perte d’eau par évaporation et protège le champignon de la déshydratation rapide (67, 123), de même qu’elle protège contre les effets du gel (67).

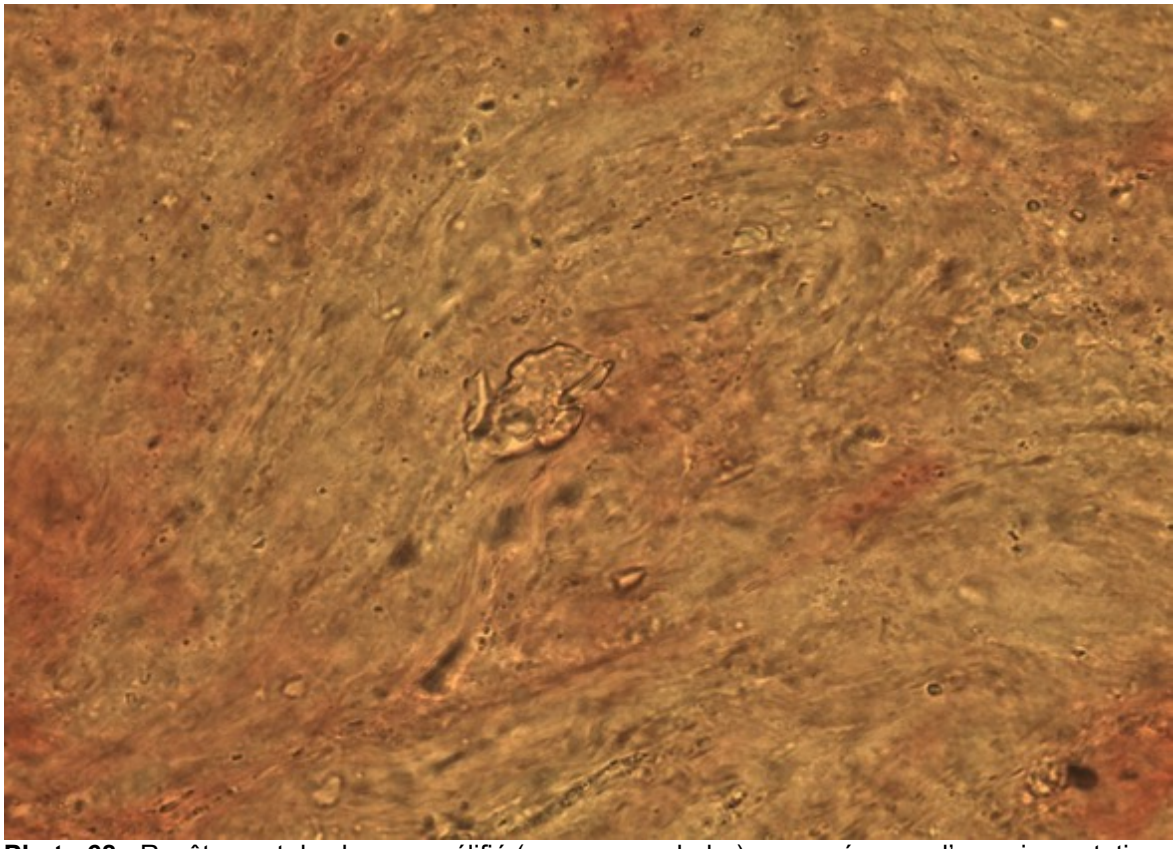


Photo 68 : Revêtement de chapeau gélifié (zone congophobe) avec présence d'une pigmentation intracellulaire.
Source : microscopie et photographie de X. CZECH.

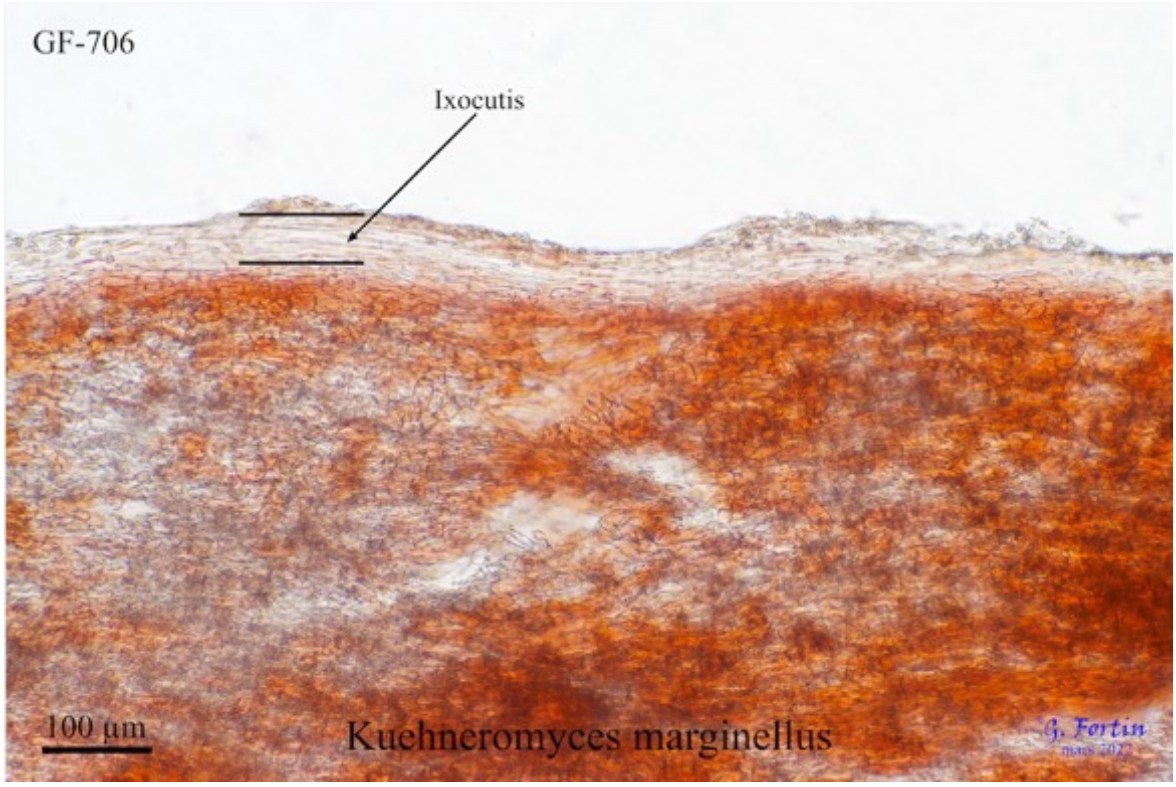


Photo 69 : Photographie décrivant une autre vue de la couche gélatinisée (*ixocutis*) d'un revêtement *pileipellis* de *Kuehneromyces marginellus.*
Source : tirée de (123).

2.3.6. Structure de l'hyménophore

- **La trame lamellaire**

La trame est assimilée à la « chair » des lames ou des tubes. Elle est constituée d'hyphes présentant les différents caractères abordés précédemment (boucles, pigmentations, forme, taille, gélification, etc.) (84). Dans la pratique, la trame servira à séparer des groupes, mais sera peu utile pour distinguer des espèces voisines (118).

La trame se situe entre deux sous-hyméniums ou deux hyménopodes. Au centre de cette trame, se situe une étroite région appelée la médiostrate (124) (*voir* **Photo 70**).

- Structure de la trame lamellaire

Pour observer cette structure d'une certaine importance dans quelques systématiques, il faut orienter la coupe à étudier, selon l'axe chapeau vers l'arête des lames. On distingue plusieurs structures tramaires, dont quatre importantes (84) :

✓ La trame parallèle ou sous-régulière à régulière

La trame parallèle caractérisée par une disposition régulière des hyphes toutes orientées dans le même axe (84). Le degré de régularité des hyphes varie avec l'âge du basidiome et aussi avec la distance de la base de lame. La médiostrate est soit formée d'hyphes génératrices, soit d'hyphes physaloïdes modérément ou fortement gonflées. Les strates latérales sont formées d'hyphes génératrices plus étroites souvent disposées de façon divergente rappelant la trame lamellaire primordiale. Ce type de trame est très répandu et se retrouve dans plusieurs genres comme les *Entoloma*, *Clitocybe*, *Galerina*, *Agaricus*, *Tricholoma*, *Inocybe* (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame emmêlée ou irrégulière

La trame emmêlée a, quant à elle, les hyphes disposées dans le même axe que précédemment, mais d'une façon irrégulière, s'entrecroisant en tous sens (84). Les hyphes sont soit serrées ou lâches avec des espaces comblés par une matière gélatineuse ou de l'air (124). Elle est retrouvée par exemple chez les omphales, les *Marasmius*, *Pleurotus* (84, 124) (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame bilatérale

La trame bilatérale où les hyphes se séparent du centre de la trame vers l'extérieur de part et d'autre tout en suivant un axe de haut en bas (84). Elle est formée d'hyphes physaloïdes et d'acrophysalides compactées, provenant de la médiostrate et inclinées vers le sous-hyménium, dans la direction de l'arête lamellaire. Certaines hyphes physaloïdes ne sont pas des acrophysalides terminales et se prolongent dans

le sous-hyménium par des hyphes génératrices. Le sous-hyménium dans cette structure est formé au début par des hyphes génératrices provenant de la médiostrate dont quelques-unes persistent chez l'hyménophore mature. Cette trame bilatérale est retrouvée dans les *Amanita* et *Limacella* (124) (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame inversée

En ce qui concerne la trame bilatérale inversée, les hyphes partent de chaque bordure pour se rejoindre au centre de la trame tout en conservant le même axe d'orientation de haut en bas (84). Cette structure est formée d'un hyménopode provenant de la trame primordiale. Des acrophysalides, entre lesquelles se rencontrent quelques hyphes génératrices résiduelles, arrivent de l'hyménopode et sont orientées vers la médiostrate. Le sous-hyménium ne devient pleinement cellulaire qu'à la maturité de la lame. La trame inversée est typique des genres *Pluteus* et *Volvariella* (124) (*voir* **Figure 57**).

- Structures intermédiaires de la trame

En plus de ces structures décrites par Fayod (1889), il existe plusieurs architectures intermédiaires ainsi, douze trames au total sont définies par Clémençon (2012) (124).

✓ La trame cellulaire ou sous-cellulaire

La trame cellulaire ou sous-cellulaire provient des trames irrégulières ou sous-régulières par gonflement turgescent important des courtes cellules des hyphes. Ceci éloigne les cellules fortement gonflées l'une de l'autre. L'espace laissé libre entre celles-ci est comblé par de l'air ou une masse gélatineuse. Cette trame est rencontrée dans le genre *Mycena* (124) (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame entremêlée

La trame entremêlée (intermixed) se caractérise par la présence de deux à trois types d'hyphes différents. Occasionnellement, des hyphes thromboplères sont présentes, mais ne sont pas caractéristiques des trames entremêlées, car elles peuvent être présentes dans d'autres types de trames. La trame entremêlée peut être composée d'hyphes génératrices originales et de sphérocystes, avec possiblement une matrice gélatineuse qui maintient les hyphes en place lorsque celles-ci sont très espacées l'une de l'autre. Cette structure est rencontrée chez les *Russulaceae.* (124) (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame bidirectionnelle

Elle se compose d'hyphes génératrices allant de la base à l'apex dans un arrangement sous-régulier et d'hyphes génératrices parallèles à l'apex dans un arrangement également sous-régulier. Un cortex lâche est formé dont les hyphes sont

grossièrement parallèles à l'hyménium, mais disposées selon deux directions principales comme les fibres d'un tissu. Cette trame se retrouve dans les genres *Panellus* et *Xeromphalina*, mais aussi régulièrement dans l'apex et à la base des lames de certains agarics (124) (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame pachypodiale

Une couche de courtes hyphes horizontales compose cette trame. Les hyphes sont disposées sous-régulièrement à irrégulièrement et se terminent directement sous les basides. Le sous-hyménium est absent dans cette structure, ainsi la trame est interprétée comme un large sous-hyménium. La trame comporte un médiostrate disposé de manière sous-régulière à irrégulière. La trame pachypodiale est retrouvée dans les genres *Chrysomphalina*, *Gerronema* par exemple (124) (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame trabéculaire

Dans cette structure les hyphes physaloïdes forment des poutres reliant les deux hyméniums. Entre ces hyphes se trouve de nombreux et grands espaces. Au départ, la trame primordiale est sous-régulière à régulière. Puis lors de la maturation, les hyphes génératrices latérales de la médiostrate sont poussées vers l'extérieur et forment l'hyménopode. C'est l'hyménopode qui forme par la suite des trabécules et des acrophysalides orientées vers l'intérieur et un sous-hyménium cellulaire à l'extérieur. Cette trame trabéculaire est rencontrée dans les *Leucocoprineae* (124) (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame physalo-irrégulière

Cette trame est sous-régulière chez les jeunes basidiomes et formée seulement d'hyphes génératrices. Une fois à maturité, un réarrangement irrégulier et un fort gonflement turgescent de plusieurs hyphes donnent de l'épaisseur à l'hyménophore. De plus, les hyphes génératrices et les hyphes physaloïdes qui restent, deviennent largement espacées dans une masse gélatineuse. Les acrophysalides se développent dans toutes les directions et plusieurs poussent sur l'hyménopode (124) (*voir* **Figure 57**).

✓ La trame divergente

Cette trame se divise en deux types. Le type « divergent permanent » qui est considéré comme une continuité de la trame primordiale sans modifications secondaires des strates latérales. Ce type est rencontré chez les *Hygrophorus* (124) (*voir* **Figure 57**).

Le type « bolétoïde » montre des strates latérales secondairement modifiées qui deviennent gélatineuses (124).

Dans les deux types, la médiostrate est souvent étroite et régulière (124).

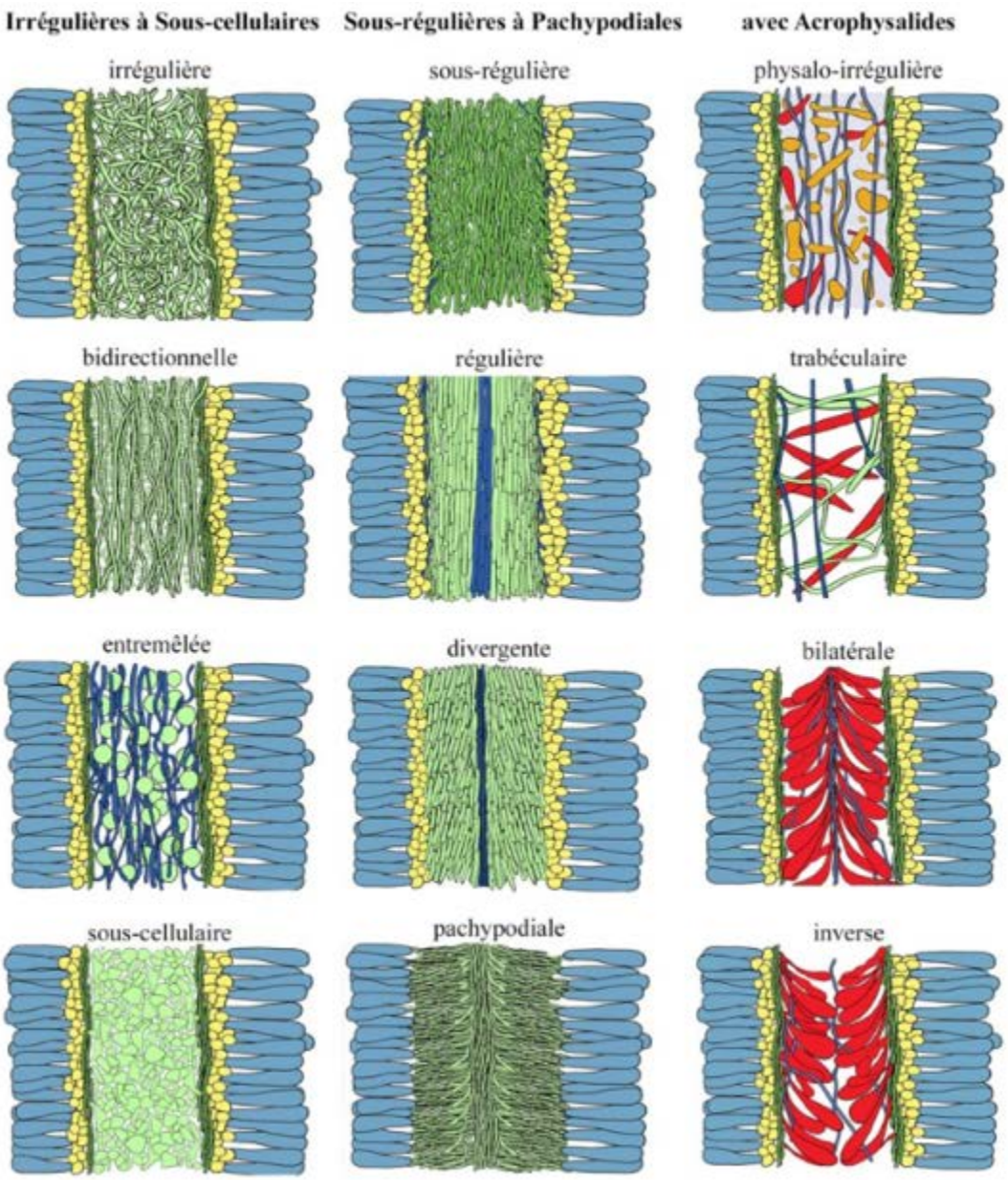


Figure 57 : Représentation des différentes trames décrites par Clémençon.
Source : schéma tiré de (124).

- <u>Réaction microchimique de la trame</u>

Éventuellement, on observe au niveau de la chair du champignon, ainsi qu'au niveau de la trame des lames, une réaction amyloïde ou dextrinoïde au contact d'un réactif iodé tel que le Melzer. Ce caractère est en particulier utilisé chez les mycènes (84).

- **L'hyménopode**

C'est une étroite région formée essentiellement d'hyphes génératrices situées entre le sous-hyménium et la trame. Il correspondent au vestige de la trame lamellaire primordiale qui s'est modifiée progressivement en gonflant les articles situés au milieu de la trame. Chez de nombreux champignons, l'hyménopode est très réduit voire absent (124) (*voir* **Photo 70**).

- **Le sous-hyménium**

Cette structure est façonnée par l'ensemble des cellules qui séparent la trame proprement dite de l'hyménium. Généralement, ces cellules ont une configuration particulière. On emploie, à titre d'exemple, le terme « sous-hyménium pavimenteux » si les cellules sont aplaties et disposées en couches superposées, et de « sous-hyménium celluleux » si elles sont de formes arrondies (84).

Le sous-hyménium est situé sous les basides. Il est constitué d'articles donnant naissance aux basides (124) (*voir* **Photo 70**).

- **L'hyménium**

Il correspond à la surface fertile du champignon où se crée les spores (84). Il tapisse la surface des lames, des aiguillons, et l'intérieur des tubes. Chez les gastéromycètes, l'hyménium n'existe pas. Il correspond à la *gleba* (118) (*voir* **Photo 70**).

Cet hyménium arbore des termes qui différent selon sa position dans l'hyménophore :

- on le dit supère lorsqu'il est tourné en direction du haut et exposé aux intempéries comme chez les *Discomycètes* (*Ascomycètes*) (84) ;

- il est amphigène quand il est dirigé dans toutes les directions, cette disposition concerne certains *Aphyllophorales* (Basidiomycètes) comme les clavaires (84) ;

- la grande majorité des Basidiomycètes sont pourvus d'un hyménium infère* orienté vers le bas et donc protégé des intempéries (84).

L'hyménium est assemblé par une grande variété d'éléments tous extrêmement importants pour l'identification des individus observés, à commencer par les spores

elles-mêmes, mais aussi les cellules qui leur donnent naissance (asques et basides), ainsi que de nombreuses cellules stériles aux particularités variées (cystides, poil, paraphyse…) (84).

Il existe des particularités comme chez certaines *Boletales*, qui présentent parfois des réticulations particulières qui sont un prolongement sur le stipe des tubes de l'hyménium. Cette manifestation macroscopique correspond à un caulohyménium. Ce dernier est formé de caulobasidioles, caulobasides fertiles, éventuellement de caulocystides et d'un caulosubhyménium. Les caulobasides sont entièrement semblables aux basides tubulaires (125).

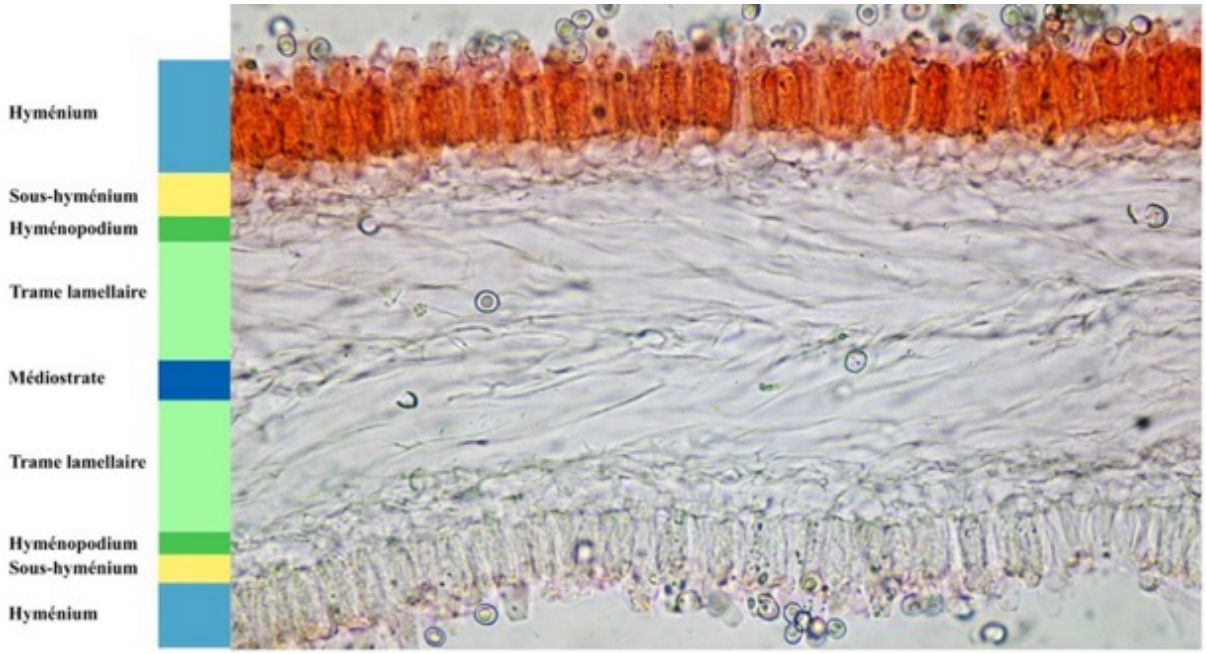


Photo 70 : Photographie d'une coupe transversale d'une lame représentant les différentes couches de sa structure interne.
Source : photographie tirée de (124).

- **L'assemblage de ces structures**

Au niveau de la chair comme au niveau des lames ou d'autres structures, il est possible d'observer si les cellules sont compactées entres-elles ou au contraire si elles sont disjointes et séparées par des espaces vides importants pour donner une texture aérifère* (84, 108). La répartition de ces zones, compactes et aérifères, est parfois intéressante à relever (84). On peut observer par exemple des textures spécifiques aérifères chez les morilles (108).

2.3.7. Les cystides

- Rôles

Les cystides sont des cellules stériles, rencontrées chez les Basidiomycètes, souvent discriminantes entre des espèces voisines (58, 118). Leurs rôles sont encore mal connus mais probablement liés aux fonctions de sécrétion, d'excrétion, de support et de protection. Elles sont associées à divers termes selon leurs localisations, leurs formes, leurs parois et spécificités (84, 90, 126).

- Termes selon la localisation

Au sein de l'hyménium, on trouve sur la face des lames réparties au « hasard » et de manière isolée, les pleurocystides. Sur l'arête des lames, sont réparties en groupe ou en « bouquet », les cheilocystides (*voir* **Figure 58**). Ces dernières présentent une tendance à être plus regroupée. Lorsqu'elles se situent sur le pied, ce sont des caulocystides. Les cystides sur la cuticule du chapeau sont appelées dermatocystides ou piléocystides (58, 70, 90, 118, 126).

Ces dermatocystides rappellent parfois, étant donné leurs formes, les cystides des lames. En outre, leur répartition est intéressante à étudier puisque dans certains cas, celles-ci n'existent qu'au disque et disparaissent progressivement au fur et à mesure que l'on s'approche de la marge comme chez les russules par exemple (84). Elles revêtent parfois une importance systémique parfois par leur microchimie. Effectivement quelques dermatocystides réagissent positivement en présence de sulfoaldéhydes ou dans des préparations ammoniacales ou aqueuses. Elles sont identifiables via leur contenu « pailleté » ou « réfringent ou marbré » les différenciant alors des poils cuticulaires qui restent d'aspect vide (84).

- Termes liés au contenu

D'un point de vue chimique, les cystides présentant une inclusion réfringente, jaune amorphe dans l'ammoniaque et fixant fortement le bleu de crésyl sont nommées chrysocystides (58, 70). Si elles sont remplies d'une substance huileuse qui grisonne dans la sulfovanille, ce sont des gléocystides (58).

- La paroi des cystides

Certaines cystides sont pourvues d'une paroi fortement épaissie (sauf parfois au sommet) et prennent le nom de lamprocystide. De plus, il en existe différents types (70).

- Ornementations

Des ornementations sont éventuellement présentes sur les cystides. Elles se présentent sous forme de cristaux situés au sommet comme chez certains *Melanoleuca* ou recouvrant l'intégrité de la cystide (cystides incrustées) (70, 118, 118, 126). Elles peuvent se présenter sous forme de manchons par exemple pour certains gomphides. Elles prennent le nom de cystides oxalifères lorsqu'elles sont couronnées de cristaux d'oxalate de calcium notamment chez les inocybes (84).

- Coloration et arête des lames

Sur l'arête des lames, il est primordial de faire la distinction entre les cystides et les jeunes basidioles* ou jeunes basides immatures qui peuvent ne jamais mûrir, rendant l'arête stérile au moins temporairement ou partiellement. Lorsque les arêtes ne présentent que des cheilocystides, elles sont dites hétéromorphes alors que les arêtes fertiles sont dites homomorphes (84).

Cette précision faite, on comprend aisément comment l'arête apparait de temps à autre d'un liseré de couleur différent au reste des lames. Soit les cheilocystides renferment des pigments vacuolaires comme chez certaines mycènes ou psathyrelles (84, 127), soit l'arête est stérile donc dépourvue de spores, agrémentée quelquefois de cheilocystides lui donnant un aspect givré ou blanchâtre (84).

- Diverses formes

Une multitude de termes sont liées à l'imposante pluralité morphologique des cystides. Elles foisonnent de sommets divers : diverticulées comme chez les mycènes, en brosse (ou échinides), en crochet pour le genre *Pluteus*, capité pour le genre *Conocybe*. Elles possèdent aussi une variété de silhouettes : en forme de bouteille (lagéniforme), de fuseau (fusiforme), forme d'outre (utriforme), etc (58, 70, 118, 126).

Quelques-unes apparaissent même septées. C'est le cas des cystides en « poil d'ortie » de quelques *Melanoleuca* (58, 70, 118, 126).

- Formes particulières

Des cystides possédant des particularités spécifiques se voient attribuées un autre terme que celui de « cystide » :

- pour certaines espèces, comme chez les corticiés, présentant dans l'hyménium des cystides très ramifiées, est employé le terme de « dendrophyse » (58) ;

- les cystides ayant une paroi épaisse, brune, à terminaison aigue se nomment « soies » (58).

- Réactions microchimiques

Excepté les chrysocystides, les cystides ont facultativement quelques particularités microchimiques pertinentes. La paroi des cystides oxalifères de certains inocybes jaunit à l'ammoniaque tandis que celle des russules devient grise ou noirâtre en présence de réactifs sulfoaldéhydiques (84). D'autres cystides présentant des cristaux incrustés se colorent fortement en vert bleuâtre en présence d'hydroxyde d'ammoniaque comme chez *Psathyrella lutensis* (127).

- Cystides aux fonctions particulières

Enfin, des cystides très spécialisées arborent une fonction bien précise.

Les cystides trabéculaires qui sont de très grandes tailles jusqu'à 200 µm, jouent le rôle d'éléments séparateurs empêchant les lames de se collapser entre elles (90, 128). L'écart suffisamment maintenu entre les lames permet aux spores de s'évacuer plus librement (67). On les retrouve par exemple chez le genre *Coprinus* (90, 128).

Les cystides toxocystes présentes sur les lames, mais encore mal connues, jouent potentiellement un rôle de prédation contre les nématodes. Cette cystide particulière est pourvue d'un sommet arrondi, prolongé par un pédicelle portant une sphère réfringente pouvant faire penser à une baside « monosporique » (128).

- Mensurations et fréquence

La taille est à relever avec sérieux, car elle peut varier au sein d'un même individu ou d'individus différents de même espèce. Dans d'autres cas, elle caractérise à elle seule une espèce (84). L'épaisseur de la paroi est parfois utile à mesurer (84). Une autre donnée, intéressante à quantifier de temps à autre, est la fréquence d'apparition. Certaines espèces présentent de très rares cystides, alors que d'autres en sont recouvertes (84).

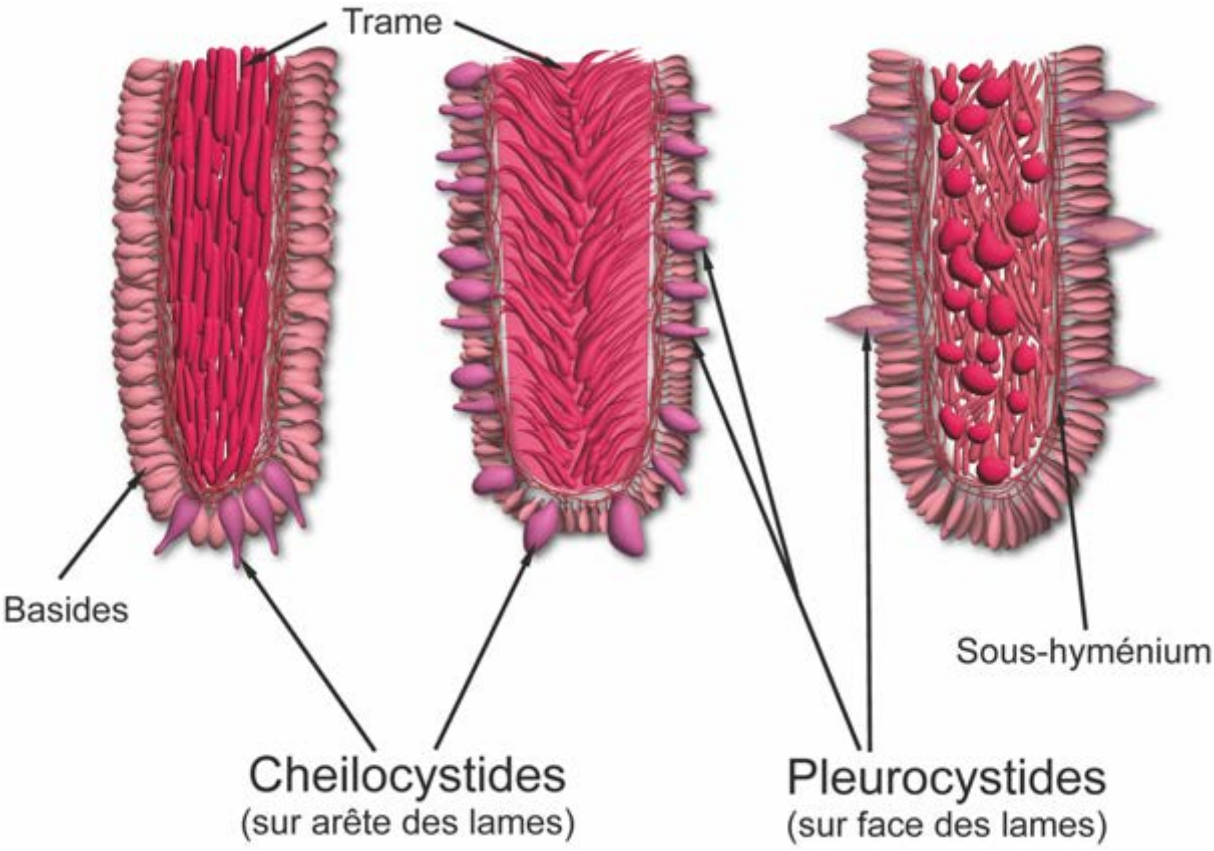


Figure 58 : Localisation des cheilocystides et pleurocystides sur une coupe de lame perpendiculaire.
Source : X. CZECH, inspiré de (118).

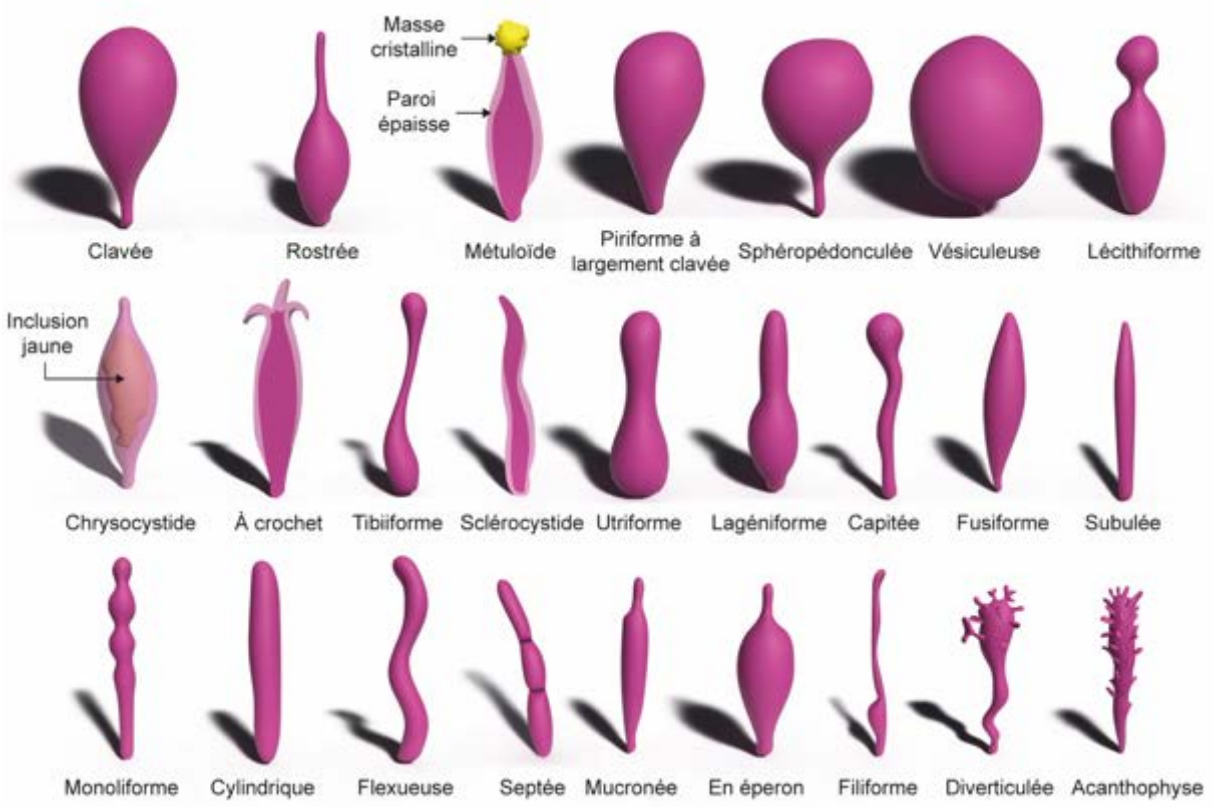


Figure 59 : Dessins illustrant diverses silhouettes de cystides.
Source : X. CZECH, adaptés de (126).

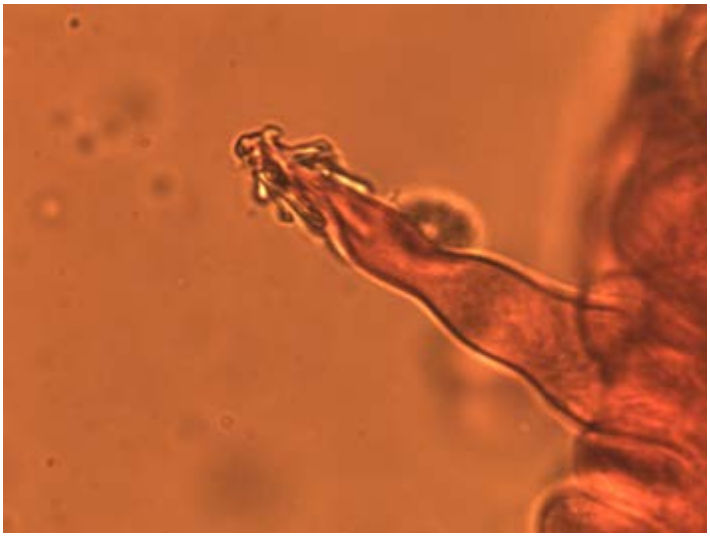


Photo 71 : Pleurocystide fusiforme à plusieurs cols d'étranglement avec un sommet incrusté de cristaux d'un *Melanoleuca Polioleuca*.
Photographie de X. CZECH.

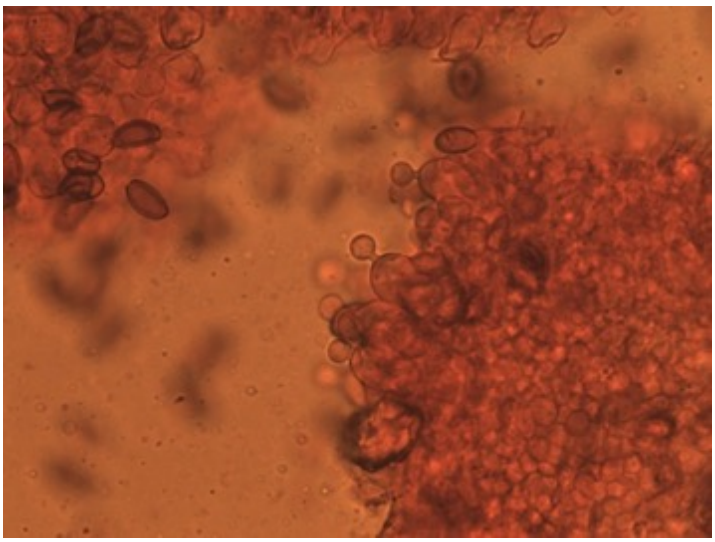


Photo 72 : Cheilocystides lécythiformes de *Conocybe magnicapitata*.
Photographie de X. CZECH.

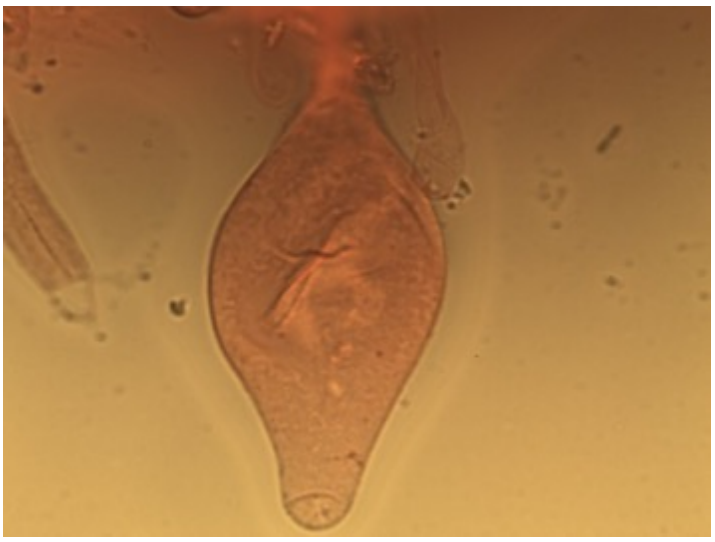


Photo 73 : Cystide lagéniforme, utriforme fortement renflée de *Pluteus murinus*.
Photographie de X. CZECH.

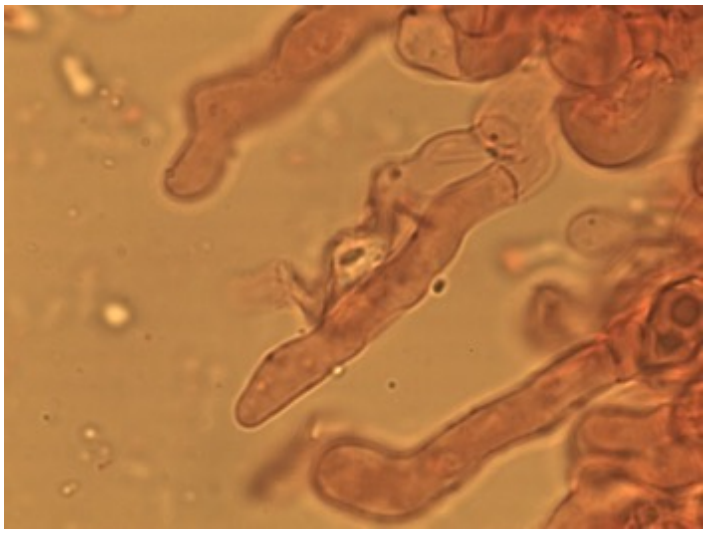


Photo 74 : Cystides subcylindriques et flexueuses d'*Entoloma hebes*.
Photographie de X. CZECH.

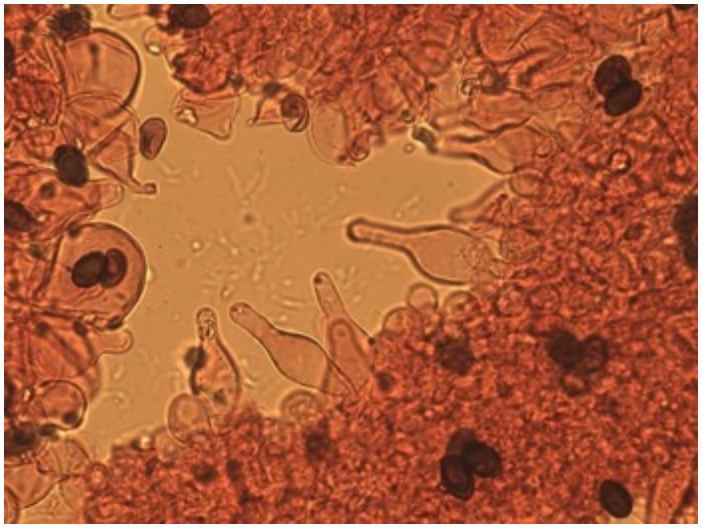


Photo 75 : Cheilocystides lagéniformes de *Psathyrella magnispora*.
Photographie X. CZECH.

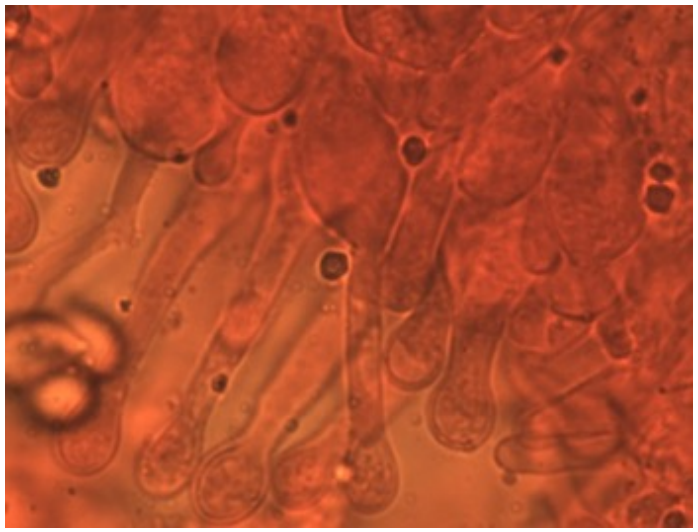


Photo 76 : Cheilocystides à col filiforme et à sommet capité de *Galerina Clavata*.
Photographie de X. CZECH.

2.3.8. Les pyrames

Les pyrames sont des constituants externes de la surface du pied de certains ascomycètes notamment des morilles. Elles prennent l'aspect d'amas pyramidaux plus ou moins volumineux composés principalement de sphérocystes à leur base et terminés en leur sommet par un empilement en chapelet de cellules. Cet empilement est ensuite surmonté par des éléments simples cylindracés, formant des poils plus ou moins longs, parfois septés. Les pyrames ont tendance à gagner en volume la maturation du champignon, facilitant leur observation (108) (*voir* **Photo 77**).

De plus, cette structure prend selon les espèces des teintes variées comme brun-gris chez *Morchella tomentosa* ou brun-noir dans la section des *Distantes* des morilles (108).

2.3.9. Les poils

Chez les discomycètes, la fructification se présente sous forme d'une petite coupe (apothécie) au bord de laquelle existe éventuellement des poils d'aspects divers, qui dénotent d'une grande importance systématique (84) (*voir* **Figure 60**).

L'épaisseur de la paroi, le nombre d'articles, la proportion de cellules colorées ou non, l'ornementation, ou encore la taille, sont des caractéristiques à noter lors de l'observation de ces composants (84). Les *Basidiomycota* peuvent également présenter différents types de poils sur le chapeau ou le stipe (58).

2.3.10. Les pseudoparaphyses

Les pseudoparaphyses sont une particularité hyméniale que l'on retrouve uniquement chez les coprins ou le genre *Leucocoprinus*. Elles correspondent à de grosses cellules arrondies, intercalées entre les basides à la manière des paraphyses parmi les asques. Elles donnent alors un aspect celluleux en vue de dessus (84) (*voir* **Photo 78**).

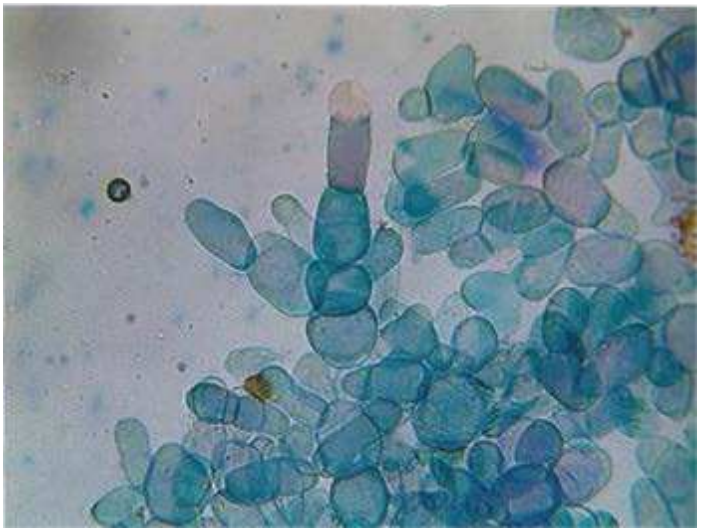


Photo 77 : Photographie de pyrames de *Morchella norvegiensis*.
Source : tirée de (108).

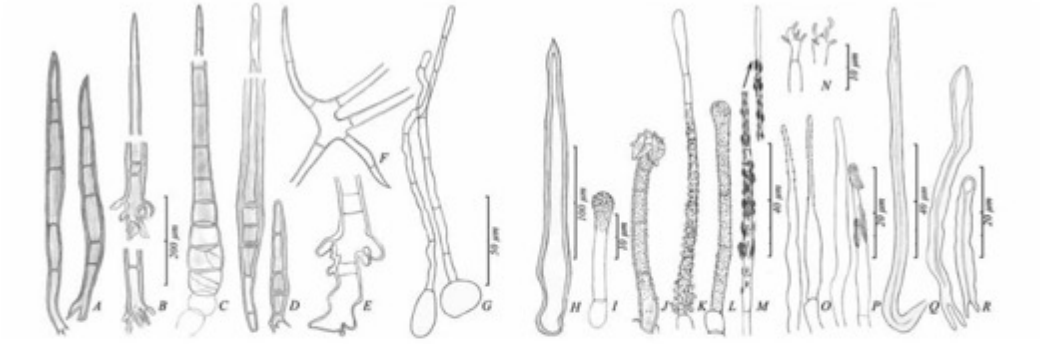


Figure 24 – Diverses formes de poils
Observés dans l'eau et reproduits en noir et blanc : A) *Scutellinia torrentis* (Rehm) T. Schumach. ; B) *Scutellinia scutellata* (L.: Fr.) Lambotte, 2 bases et 1 sommet ; C) *Spooneromyces laeticolor* (P. Karst.) T. Schumach. & J. Moravec, partie inférieure et supérieure ; D) *Trichophaea livida* (Schumach.) Boud., base et sommet et 1 court ; E) *Cheilymenia stercorea* (Pers.) Boud., base ; F) *C. stercorea* (Pers.) Boud., poil cruciforme ; G) *Tricharina ascophanoides* (Boud.) Chin S. Yang & Korf ; H) *Lasiobolus ciliatus* (J.C. Schmidt : Fr.) Boud. ; I) *Cistella acuum* (Fr.) Raitv. ; J) *Brunnipila fagicola* (W. Phillips) Baral, portant des cristaux au sommet ; K) *Dasyscyphella crystallina* (Fuckel) Raitv. ; L) *Lachnum nudipes* (Fuckel) Nannf. ; M) *Albotricha acutipila* (P. Karst.) Raitv. ; N) *Mollisina rubi* Höhn. ; O) *Hyaloscypha albohyalina* (P. Karst.) Boud. var. *albohyalina* ; P) *Hyaloscypha aureliella* (Nyl.) Huhtinen ; Q) *Urceolella crispula* (P. Karst.) Boud. ; R) *Urceolella carestiana* (Rabenh.) Dennis. Dessins : R. Dougoud.

Figure 60 : Dessins illustrant la variabilité morphologique des poils chez les discomycètes.
Source : extraits de (129).

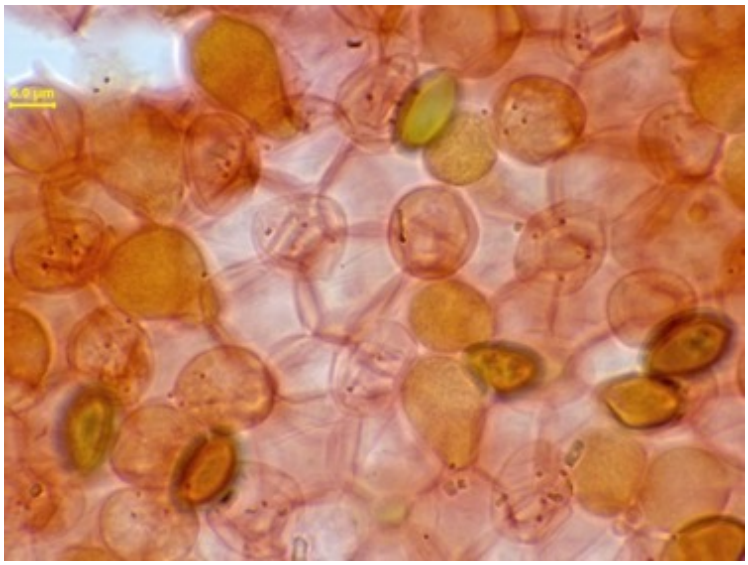


Photo 78 : Photographie de pseudoparaphyses entourant des basides tétrasporiques chez *Bolbitius titubans*.
Photographie de X. CZECH.

2.3.11. Les spores

Il existe une multitude de types de spores dans le règne fongique : zygospores, chlamydospores, ascospores, etc. Cette partie décrit brièvement les spores des *Basidiomycota* et *Ascomycota*, car ces groupes sont principalement rencontrés lors des inventaires contrairement aux autres.

Les spores sont des cellules de reproduction destinées à se disséminer. Elles sont issues d'un cloisonnement interne d'une cellule-mère (sporange) (90, 130). Il existe deux types de spores : les méiospores issues d'une méiose dans un méiosporange lors de la reproduction sexuée et les spores asexuée nommées mitospores ou conidies, produites par mitose dans un mitosporange lors de la reproduction (58).

Les méiospores sont des éléments microscopiques primordiaux dans l'identification d'un champignon.

- **Critères microscopiques des méiospores**

  - La morphologie des spores des *Basidiomycota*

Les spores des *Basidiomycota* (ou Basidiomycètes) sont presque toutes asymétriques (58) et possèdent un hile (zone d'attache de la spore à la baside) à proximité d'un apicule* (ou appendice hilaire*), c'est-à-dire une protubérance (58, 84, 90, 118, 130, 131). Cet apicule peut être trapu et court, ou au contraire long et effilé. Sa position sur la spore est soit axiale, c'est à dire qu'il est situé à l'extrême sommet de la spore, soit un peu décalée vers la face ventrale et il sera dit excentré ou latéral (84).

Jouxtant cet apicule coté adaxial*, se situe la plage supra-apiculaire (ou dépression hilaire, plage hilaire) qui est une zone lisse plus ou moins déprimée interrompant l'ornementation lorsque celle-ci existe. De surcroit, elle joue un rôle dans la décharge mécanique de la spore (58, 84, 90, 118, 130, 131).

À l'opposé de l'apicule, se trouve son sommet nommé apex où l'on peut parfois observer une interruption de la paroi sporique, un pore germinatif, bien souvent visible chez les spores à paroi épaisse, sous l'aspect d'une ligne plus pâle (*voir* **Figure 61**, **Figure 62**) (58, 84, 90, 118, 130, 131). L'observation de la présence de ce pore germinatif est primordiale dans la distinction de certains genres, sections, voire espèces. Malheureusement, ce pore peut être très ténu et échapper à notre observation. Mais dans d'autres cas, il est particulièrement évident et peut être souligné par la présence d'un CAL, sorte de bouchon proéminent et réfringent qui le recouvre, par exemple, chez les *Macrolepiota* (84).

Afin d'apprécier la silhouette de ces spores, il est conseillé de les examiner de profil (118), en effet la spore étant asymétrique, elle possède une face dorsale (abaxiale) et une face ventrale (adaxiale) (90) (*voir* **Figure 61**).

Pour terminer, l'ensemble de ces spores ont une grande variété de formes, telles que : fusiforme, allantoïde, réniforme, globuleuse, subglobuleuse, anguleuse, lenticulaire etc (*voir* **Figure 64**) (58, 84, 90, 118, 130, 131).

- La morphologie des spores des *Ascomycota*

Contrairement aux spores des *Basidiomycota* quasi toutes unicellulaires, les *Ascomycota* (ou Ascomycètes) possèdent des spores cloisonnées assez fréquemment pour certains groupes notamment chez les inoperculés (58, 90, 129). Les cloisons sont disposées de manière transversale, longitudinale ou en diagonale. Les spores prennent alors un aspect soit unicellulaire, soit bicellulaire voire pluricellulaire (58, 90). Il est alors important de noter le nombre de compartiments qui est souvent constant et spécifique d'espèce à maturité (84) et de prendre en compte leur visibilité précoce ou tardive (129). Chez les *Ascomycota*, les spores sont pour la grande majorité, symétriques sur l'axe de la longueur (58) accompagnées pour certaines, d'extrémités plus ou moins arrondies, aiguës, tronquées, ou ciliées (129). La paroi des spores provenant d'asques peut être mince ou épaisse, hyaline ou colorée, lisse ou rugueuse (129). Il est donc important de noter l'épaisseur de la paroi et l'éventuelle coloration de la spore (84). En plus de taille variable, elles sont composées d'une variété de morphologies allant de la forme globuleuse, ovale, elliptique cylindrique à des formes d'aiguilles (90) (*voir* **Figure 63**).

Enfin, il est possible chez certaines espèces que les spores à maturité se fragmentent en spores secondaires comme chez les genres *Trichoderma* ou *Tolypocladium*. D'autres spores germent en spores secondaires plutôt qu'en hyphe comme chez les *Ascocoryne*. Certaines spores, notamment chez de nombreux champignons gélatineux, produisent une nouvelle spore plus ou moins identique à la première, on parle de spores « répétitives » (58).

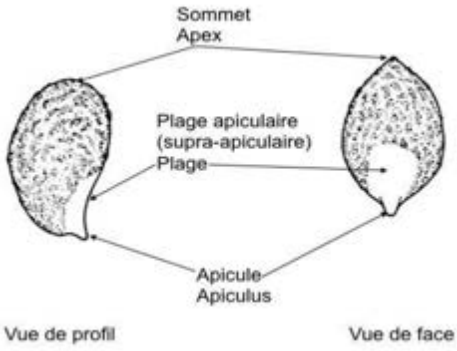


Figure 61 : Représentation de la morphologie d'une spore de *Basidiomycota*.
Source : extrait de (118).

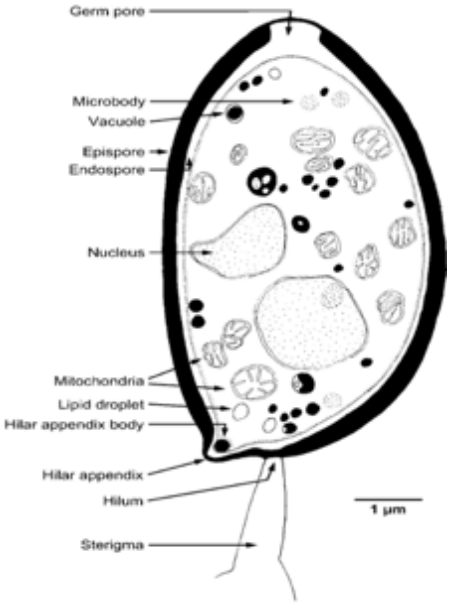


Figure 62 : Schématisation d'une spore, sans ornementation et de son contenu, fixée à son stérigmate.
Source : extrait de (90).

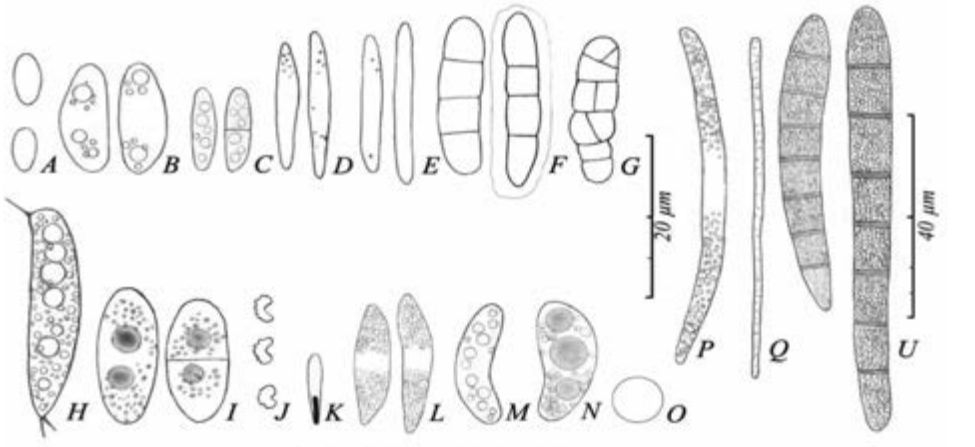


Figure 20 – Ascospores de discomycètes inoperculés
Exemples de formes et de contenus : A) *Neodasyscypha cerina* (Pers.) Spooner ; B) *Stromatinia rapulum* (Bull.) Boud. ; C) *Bisporella sulfurina* (Quél.) S.E. Carp. ; D) *Albotricha acutipila* (P. Karst.) Raitv. ; E) *Trichopeziza leucophaea* (Pers.) Rehm ; F) *Crocicreas culmicola* (Desm.) S.E. Carp. ; G) *Claussenomyces atrovirens* (Pers.) Korf & Abawi (ce type, dit muriqué est rare chez les inoperculés) ; H) *Hymenoscyphus scutula* (Pers.) W. Phillips var. *scutula* ; I) *Lanzia luteovirescens* (Roberge ex Desm.) Dumont & Korf ; J) *Orbilia delicatula* (P. Karst.) P. Karst. ; K) *Orbilia sarraziniana* Boud. ; L) *Phialina lutea* (Raschle) Raitv. ; M) *Rutstroemia petiolorum* (Roberge ex Desm.) W.L. White ; N) *Rutstroemia sydowiana* (Rehm) W.L. White; O) *Lachellula suecica* (De Bary ex Fuckel) Nannf. ; P) *Pirottaea trichostoma* (Kischt.) E. Müll. & Arx ; Q) *Arachnopeziza aurata* Fuckel ; U) *Geoglossum cookeanum* Nannf. Dessins : R. Dougoud.

Figure 63 : Dessin décrivant quelques formes de spores d'*Ascomycota* inoperculés.
Source : tiré de (129)

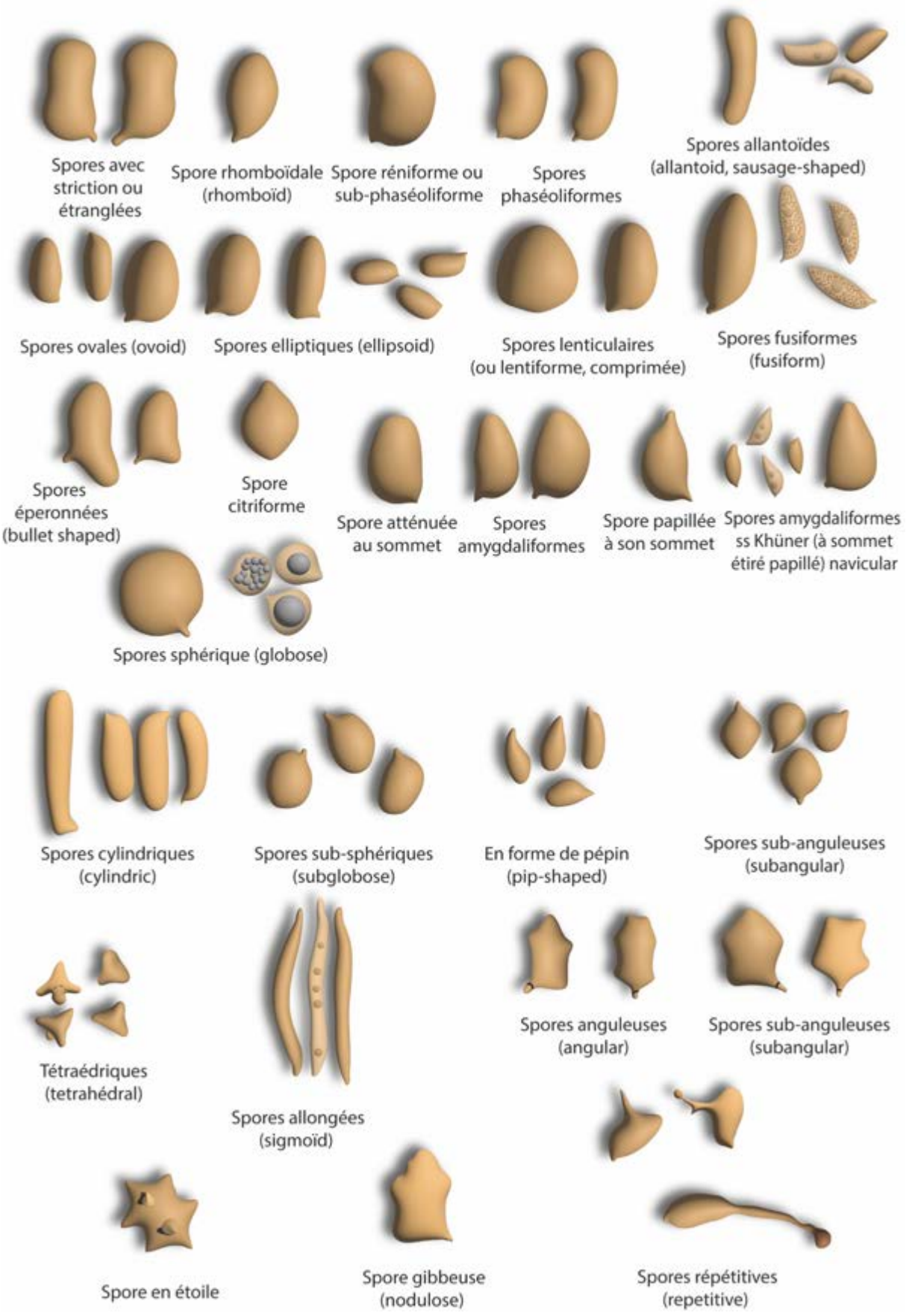


Figure 64 : Représentation de différentes formes de spore de *Basidiomycota*.
Source : X. CZECH, figure adaptée de (118).

- Les ornementations

Au microscope optique, l'observation de la paroi des spores d'*Ascomycota* ou de *Basidiomycota* montre qu'elle peut paraître mince ou épaisse, simple ou stratifiée, lisse ou non. En effet, elle peut être couverte d'ornementations en forme d'aiguilles, de verrues, de crêtes, de stries (présentes chez les morilles) etc. Ces ornementations sont utiles à la différenciation des espèces (*voir* **Figure 65**) (58, 90, 108, 118, 130, 131). Toutefois, la différenciation entre une ornementation de surface et une inhomogénéité du contenu d'aspect faussement granuleux, demande une vigilance soutenue. Vérifier si le contenu de la spore est bien lisse est d'une grande importance (118).

Sur des spores d'*Ascomycota*, notamment chez les *Morchellaceae*, des structures appelées spumosités ou granulations épiplasmiques sont éventuellement observables. Ce sont des amas gélatineux dans lesquels sont visibles de petites billes réfringentes réparties sous forme de calotte aux pôles des spores. En raison de la différence de volume constatée d'une espèce à l'autre, de la particularité d'être peu nombreuses ou non, de se présenter sous forme de billes de tailles variables, les spumosités représentent un caractère d'identification (108).



Photo 79 : Photographie de spumosités sur des spores de *Morchella esculenta*.
Source : photographie extraite de (108).

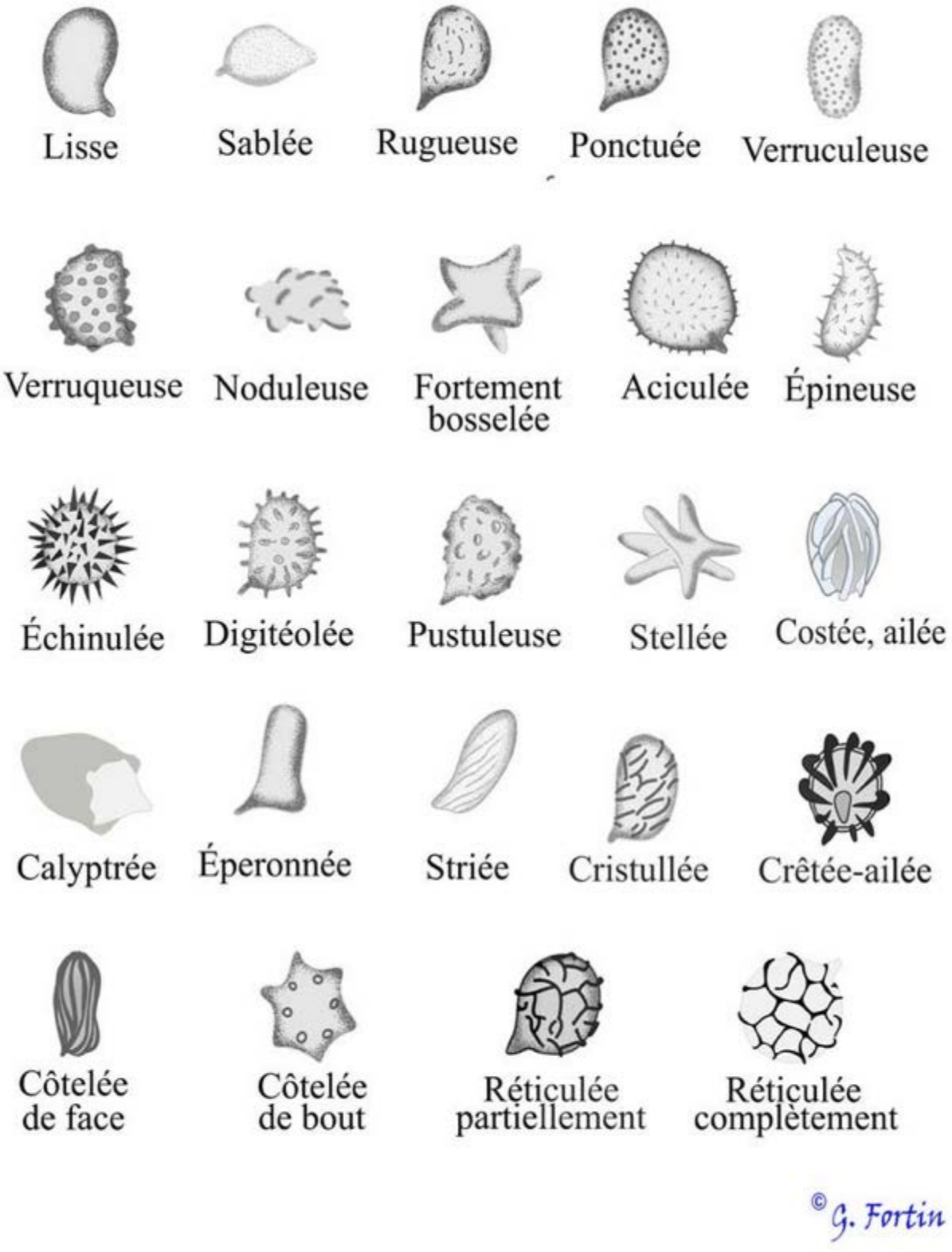


Figure 65 : Représentations de différentes ornementations de spore de *Basidiomycota*.
Source : tirée de (131).

- Contenu de la spore

Les spores des Ascomycètes et de Basidiomycètes renferment à l'intérieur parfois une ou plusieurs guttules de nature lipidique, plus ou moins visibles au microscope, on parle de spores « uni- », « bi- », « tri- » voire « pluriguttulées » (90). Les guttules nombreuses et de très petites tailles sont désignées par le terme « gouttelettes » ou « granulations » (129). Leur présence, leur nombre, leur taille, leur forme et position au sein de la spore, sont autant de caractères distinctifs de familles, de genres et d'espèces surtout pour les *Ascomycota* (84, 129) mais infiniment moins important pour les *Basidiomycota*. À titre d'exemple chez ces derniers, ce critère taxinomique est utilisé chez les *Hebeloma* (84).

Une autre structure est potentiellement observable à l'intérieur des spores d'*Ascomycota*, notamment chez les *Pezizales*, sous forme d'une bulle d'air. Ces bulles sont nommées « Bulles de De Bary ». Elles sont susceptibles de se former spontanément en milieux aqueux, mais bien plus facilement dans d'autres milieux comme le bleu coton lactique, le Melzer ou les milieux glycérinés. Leur vitesse d'apparition est, soit très rapide, soit demande un certain temps d'immersion dans ces milieux. Selon les espèces, ces bulles de De Bary apparaissent plus aisément après une dessiccation (129).

En complément de ces caractéristiques discriminantes, les spores contiennent du matériel cytoplasmique tel que des mitochondries, des ribosomes, des vésicules nutritives, mais qui sont sans intérêt pour la différenciation (130).

- La couleur des spores sous le microscope

En général sous le microscope, les spores perdent leurs nuances de couleurs. Elles apparaissent soit claires, soit plus ou moins foncées. C'est un critère qui a relativement peu d'importance chez les *Basidiomycota* sauf pour quelques cas particuliers. Ces cas concernent des espèces voisines à sporée de couleur similaire pouvant présenter tout de même une différence de couleurs sous le microscope (118), ou des espèces présentant une couleur de spore caractéristique du genre comme les chez les psathyrelles dont les spores présentent une couleur brun foncé. Par contre, chez les *Ascomycota*, la couleur des spores sous le microscope est importante (90, 90).

- Réactions microchimiques

Lors de l'observation microscopique, les spores sont sujettes à des colorations par des réactifs. Une caractéristique chimique intéressante est la réaction amyloïde ou parfois dextrinoïde de la spore qui est sa capacité à fixer l'iode sous le réactif de Melzer. Cette fixation peut, soit se faire sur la totalité de la spore qui apparaitra bleutée si elle est amyloïde ou rougeâtre si elle est dextrinoïde, soit être localisée uniquement

sur les ornementations (81, 90, 118, 130) ou la plage supra-apiculaire (84). L'action de l'iode permet de mettre en évidence plus facilement les ornementations, c'est aussi un élément dichotomique au sein des clefs d'identifications.

Les ornementations et différentes couches sporales peuvent fixer également le bleu coton, le bleu toluidine, le bleu de crésyl (81, 131). Elles sont qualifiées de cyanophiles si elles deviennent bleues au contact du bleu coton (58, 81, 129).

Le bleu de crésyl est particulièrement utilisé dans l'étude des lépiotes, des *Leucocoprinus*, et des *Leucoagaricus* (84). En cas de réaction rouge sur la paroi sporale ou du tractus porique du pore germinatif, la réaction est dite métachromatique. Dans le cas d'une réaction bleue, violette, la réaction est alors de coloration orthochromatique (81, 84).

Citons le traitement à l'hydroxyde de potassium qui éclaircit ou non la spore colorée (84, 127). L'éclaircissement ou non est une caractéristique utile dans la systématique des *Psathyrella* (127).

- Les mensurations

Il est bien souvent nécessaire de mesurer la taille des spores pour déterminer une espèce. La longueur et la largeur seront systématiquement à prendre en compte (67, 81, 118, 131). Leurs tailles varient de 2 à 3 µm de long à 20-25 µm, et même plus (84).

Les ornementations et l'apicule ne sont pas inclus dans les dimensions des spores. Néanmoins, il est parfois utile de les mesurer, tout comme le pore germinatif et l'épaisseur de la paroi (67, 118, 131).

De ces mesures, on peut déduire le quotient sporique qui apparait dans certaines clefs de détermination. Le quotient sporique est égal à la longueur sur la largeur en µm (118, 131).

$$Q = L/l$$

Ce quotient permet de qualifier la forme de la spore. Par exemple un $Q < 1,05$ correspond à une forme globuleuse (131).

- **Structure d'une spore d'hyménomycète**

Voici une brève description de la spore afin de parfaire la compréhension de son organisation interne. La parietologie sporique est l'étude de la paroi des spores. La dénomination des différentes couches de la paroi sporale est constituée du suffixe « -sporium » (107, 131).

On rencontre successivement de l'intérieur vers l'extérieur, l'eusporium puis le myxosporium (*voir* **Figure 66** et **Figure 67**) (107, 130, 131).

- L'eusporium

L'eusporium est formé de l'endosporium et de l'episporium. Il constitue la « vraie » paroi de la spore (84, 90, 107, 130, 131). L'eusporium est principalement un tissu de microfibrilles entrelacées constituées de chitine et de glucane, tous deux des polysaccharides polymères (130) qui lui confèrent une résistance à l'hydroxyde de potassium (KOH). Il est l'équivalent de la paroi des basides et des hyphes, il est aussi presque toujours incolore (90, 107, 131).

✓ L'endosporium

L'endosporium, est incolore et résistant au KOH. On le distingue parfois de l'episporium par son indice de réfraction différent. Lorsqu'il est assez épais, on voit deux parois incolores au microscope (107, 131).

✓ L'episporium

L'episporium est également incolore et résistant au KOH. Lorsque le pore germinatif est présent, il se caractérise par un trou comblé par du matériel provenant de l'endosporium (107, 131).

- Le myxosporium

Le myxosporium est quant à lui formé de l'exosporium, du perisporium et de l'ectosporium. Ils constituent la zone où se retrouvent les éventuelles ornementations, pigmentations ainsi que les structures amyloïdes et dextrinoïdes. Contrairement à l'eusporium, toutes les structures sont solubles dans le KOH (58, 107, 131).

✓ L'exosporium

L'exosporium est la couche qui contient les ornementations de la spore et qui parfois apparait aussi lisse. Incolore ou colorée, elle est également gélatineuse et peut aussi devenir cartilagineuse (107, 131).

✓ Le perisporium

Le perisporium est gélatineux et forme la paroi la plus externe visible au microscope optique (107, 131).

✓ L'ectosporium

L'ectosporium est la dernière couche sporale. Très mince et généralement invisible, elle forme chez la spore mature une surface gélatineuse destinée à la rendre collante afin qu'elle puisse adhérer au substrat (107, 130, 131).

En finalité, les spores lisses et incolores sont généralement composées d'un endosporium, d'un episporium et d'un ectosporium. Dans les spores colorées, l'episporium est suivi d'un exosporium pigmenté et d'un périsporium. Cette succession de couches, particularité des spores pigmentées, rend leur paroi toujours plus épaisse que celle qui est hyalines. Les spores ornées, présentent un exosporium structuré (130).

La spore est dotée d'une protection qui la prémunit contre les effets extérieurs lors de sa libération. C'est le type de paroi présent qui lui confère plus ou moins une résistance à la déshydratation et aux rayonnements ultraviolets (UV) (58, 90, 131). Les spores dont la paroi est mince et incolore, ne survivent que quelques jours dans le milieu extérieur, alors que celles à paroi épaissie et fortement colorée peuvent survivre plusieurs mois (107).

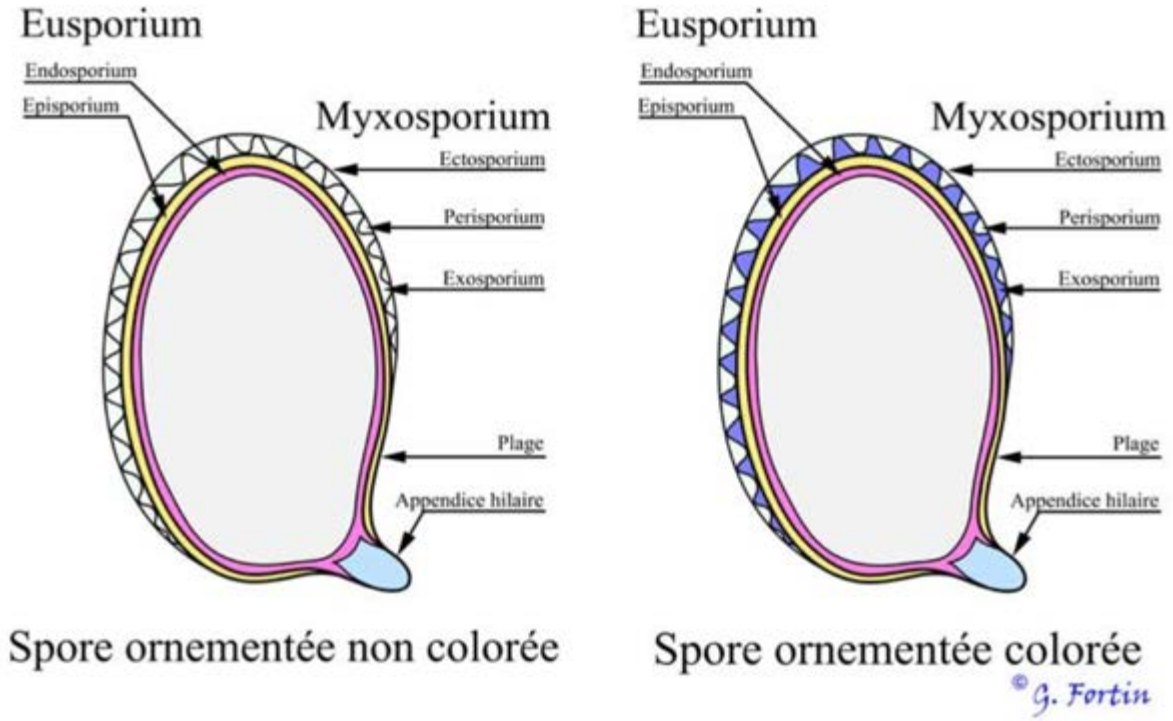


Figure 66 : Schématisation de la structure d'une spore ornementée non colorée et d'une spore colorée.
Source : figure tirée de (131).

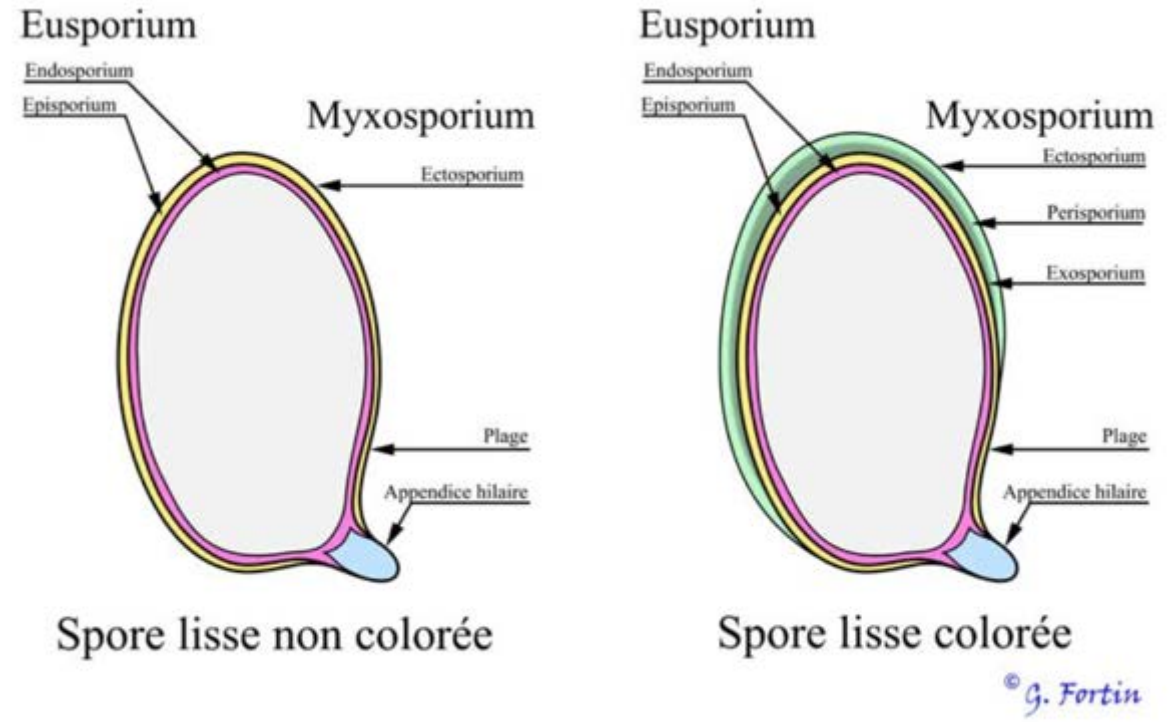


Figure 67 : Schématisation de la structure d'une spore lisse non colorée et d'une spore colorée.
Source : figure tirée de (131).

2.3.12. Asques, paraphyses et autres structures hyméniales des *Ascomycota*

- **Les asques**

- Une cellule productrice de spores

Les asques sont des méiosporanges correspondant à des articles terminaux modifiés situés au niveau de l'hyménium et dont leur fonction est la reproduction sexuée, c'est-à-dire la production de spores (58, 74, 90, 108). Ces éléments fertiles de l'hyménium se développent à partir d'hyphes ascogènes du sous-hyménium et après l'apparition des paraphyses (108). Les spores, appelées ascospores, sont formées à l'intérieur de ce tube sous pression permettant leur propulsion. Étant donné que ces spores ont une origine endogène, elles peuvent prendre également le terme d'endospore (58, 74, 84, 90, 108). Généralement, les asques comptent huit ascospores, mais il arrive exceptionnellement qu'elles en contiennent une, deux, quatre voire parfois plus (seize, trente-deux, soixante-quatre, etc).

- Les formes de l'asque

La forme des asques varie en fonction de celle des spores (84). Souvent cylindriques, parfois claviformes, utriformes et de tailles variables, ils ont tendance, chez les espèces à dispersions passives des spores, à être en forme de sac ou globuleux (*voir* **Figure 68**). Ces particularités morphologiques permettent l'identification d'espèces (58, 90).

Les asques comportent également d'autres caractères morphologiques supplémentaires qui aident à l'identification.

- L'agencement des spores

Premièrement, l'agencement des spores au sein de l'asque complète l'information sur les ascospores. Elles peuvent être unisériées ou monostiques lorsque leur alignement est simple dans l'asque. Au contraire, elles sont bisériées ou distiques lorsqu'elles forment deux rangs, voire multisériées lorsqu'elles sont regroupées en grappes (129) (*voir* **Figure 68**).

- Conformation de la paroi

Deuxièmement, les asques peuvent être unituniqués, c'est-à-dire composés d'une simple paroi cellulaire, généralement mince et hyaline. Par opposition, ils peuvent être bituniqués*, donc composés d'une double paroi (58, 70, 90, 129).

- Le mode de libération des spores

Un autre caractère de nature structurale repose sur le sommet des asques. En effet, ceux-ci sont dotés de mécanismes spéciaux, les appareils apicaux, qui contrôlent la libération de la pression lors de l'éjection des spores. Les asques sont soit operculés ou inoperculés.

Lorsqu'ils sont operculés, ils possèdent alors un clapet au sommet qui s'ouvrira pour permettre l'expulsion des spores.

Lorsqu'ils sont inoperculés, ils laissent place à une déhiscence apicale soit par une fente bilabiale (*voir* **Photo 81**), soit par une déchirure irrégulière ou par un foramen terminal (58, 70, 90, 129) obstrué grâce à un appareil apical de structure variable selon les genres et les espèces (*voir* **Figure 69**) (70, 90, 129, 132).

Ce foramen, une fois ouvert, laisse un orifice présentant une marge connivente ou en collerette correspondant respectivement à un foramen marginé et immarginé. (129). Ces appareils apicaux selon leur mode de fonctionnement peuvent également, pour certains d'entre eux, libérer les spores avec un intervalle régulier entre chaque expulsion (90). Enfin, chez certains Ascomycètes, c'est un sac externe qui s'ouvre, libérant à son tour un second sac interne qui éjecte les spores (58).

- Réaction microchimique

Chez certaines espèces, la paroi de l'asque peut se colorer en bleu avec les réactifs iodés comme le Melzer, tandis que chez d'autres, seul l'appareil apical se colore en bleu ou en rouge mettant en évidence l'opercule, un anneau, un canal ou des dispositifs plus ou moins complexes (*voir* **Photo 80**) (58, 84, 90, 129).

- Mensurations

Il est aussi raisonnable de quantifier la taille de ces cellules en termes de largeur et longueur exprimées en µm.

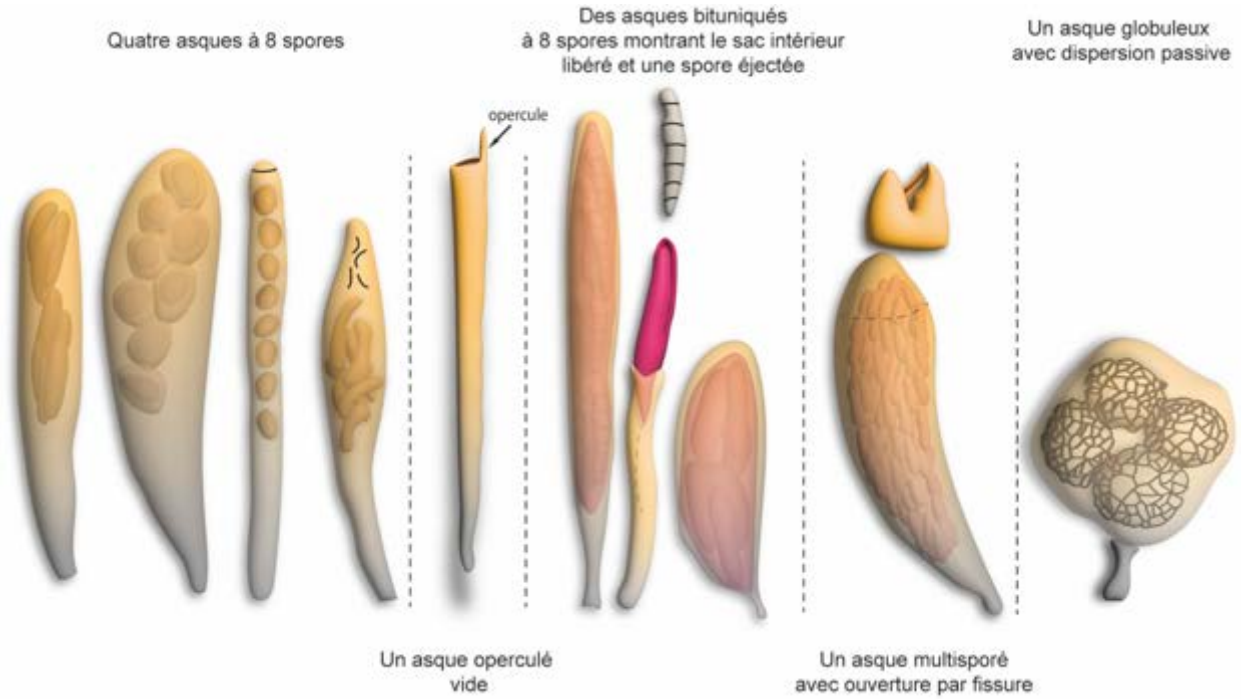


Figure 68 : Schéma représentant différentes formes possibles d'asques avec leurs ascospores.
Source : X. CZECH, figure inspirée de (58).

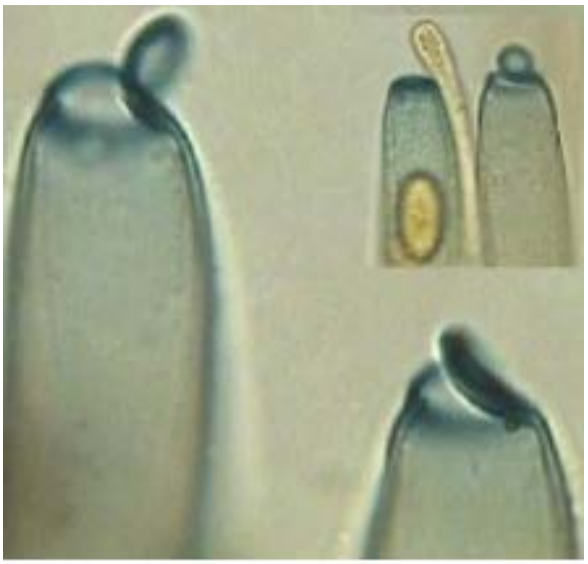


Photo 80 : Photographie exposant une réaction amyloïde d'un asque et de son opercule.
Source : tirée de (133).

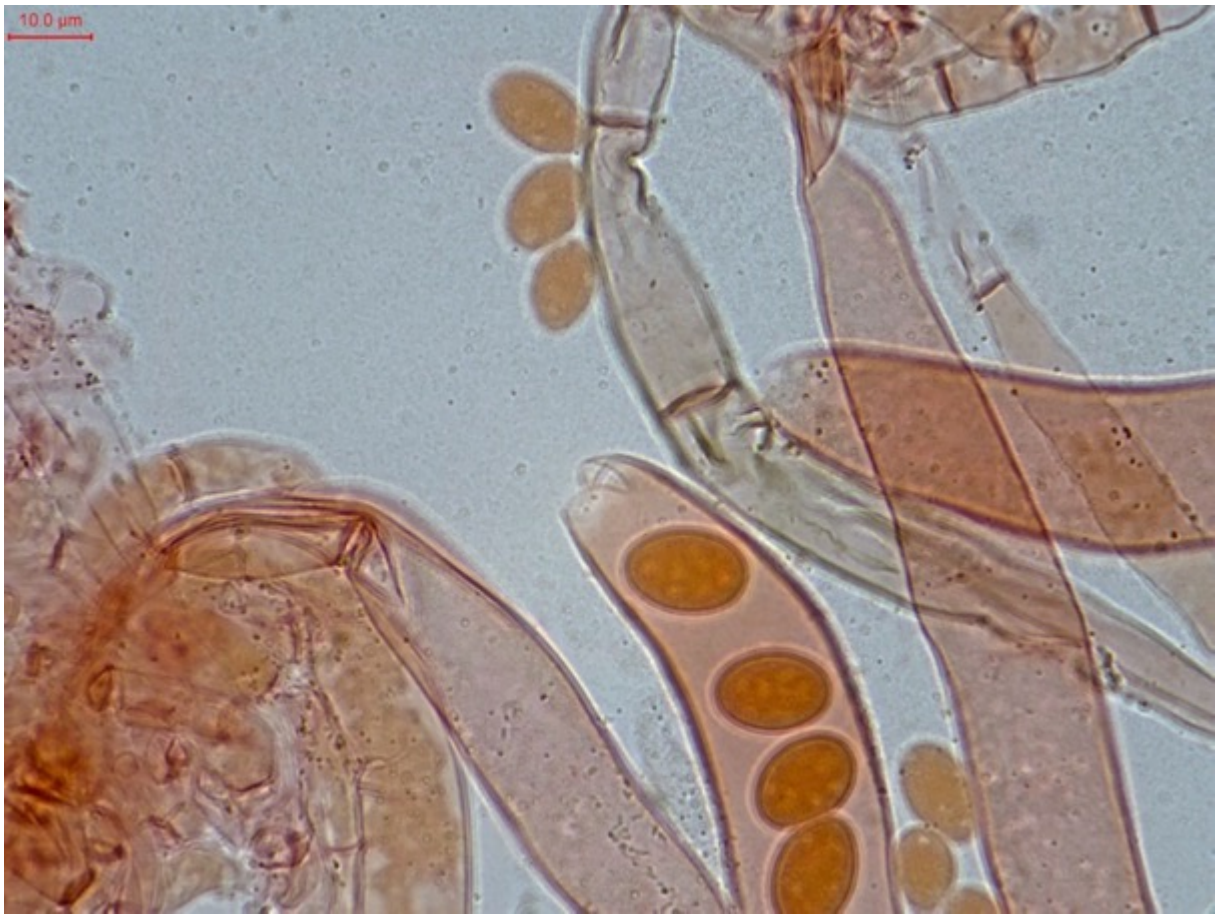


Photo 81 : Asque ouvert par une fente labiale chez *Morchella vulgaris*.
Photographie de X. CZECH.

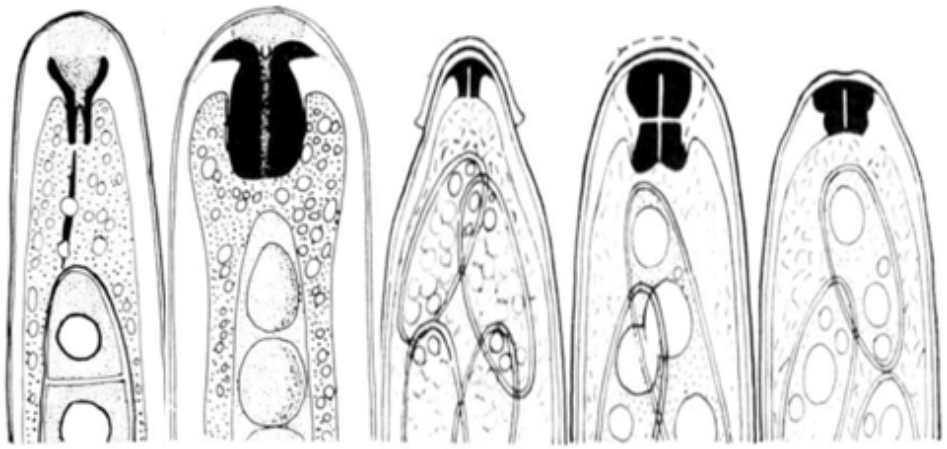


Figure 69 : Représentation d'exemples d'ultrastructures d'asques inoperculés à déhiscence par foramen.
Source : figure tirée de (132).

- **Les paraphyses**

  - Rôles

Chez les *Ascomycota*, un autre élément microscopique vient s'intercaler régulièrement entre les asques, il s'agit des paraphyses (*voir* **Photo 82**).

Ces paraphyses sont stériles et assurent plusieurs rôles. Elles assurent la coloration de l'hyménium (129), et créent un encombrement qui maintient alors la structure de l'hyménium et la pression au sein de l'asque (84, 134). Leur orientation vers le haut facilite de plus l'éjection des spores à maturité (84). Les paraphyses peuvent également former une couche protectrice au-dessus des asques. Celle-ci peut être dominée par des substances cireuses excrétées ou constituée de paraphyses à pointe très ramifiée (58).

Ces éléments, se forment initialement dès les premiers stades de développement de l'ascome, bien avant les asques (108).

  - Les formes de cette cellule

Les paraphyses offrent suffisamment de caractéristiques fiables et de constance pour déterminer des genres ou des espèces (*voir* **Figure 70**). Elles peuvent prendre diverses silhouettes morphologiques et peuvent être respectivement linéaires, moniliformes, fusiformes, simples ou ramifiées. Leur sommet peut présenter une variabilité d'aspects, comme des diverticules, un renflement, un sommet pointu, arrondi, droit, incliné ou en crosse. De plus, ces paraphyses peuvent être continues ou plus ou moins septées parfois même anastomosées entres elles. Le nombre de septum (cloisons transversales) varie selon les espèces voire les genres (108, 129).

  - Coloration naturelle et réaction microchimique

Les pigments sont également à prendre en considération. Les paraphyses ont un contenu qui est, soit incolore, soit variablement coloré. Ce pigment peut être vacuolaire, d'aspect spumeux ou lipidique emplissant totalement la paraphyse, ou fragmenté en gouttelettes de tailles variées voire en granulations. Certaines paraphyses sont donc remplies entièrement, alors que d'autres ont une pigmentation située vers le haut. On peut noter également des variations de couleurs dans quelques genres comme *Hymenoscyphus*, où le protoplasme libéré lors de blessure s'oxyde pour donner une couleur généralement rouge (129).

Enfin, sous l'action de certains réactifs, leur coloration peut varier. C'est le cas de certains genres comme *Scutellinia* possédant un pigment orange à base de caroténoïde virant au vert sous l'action de réactifs iodés ou au violet sous l'effet de l'acide sulfurique. Un autre exemple est le *Phialina* qui passe d'un pigment jaune à

jaune d'or sous le Melzer. D'autres paraphyses se colorent encore en bleu au niveau de la paroi sous l'action du Melzer tel que *Lachnum cyanoparaphysatum* (129).

- La taille des paraphyses

Outre les caractères morphologiques et pigmentaires, les mensurations sont aussi intéressantes pour l'identification comme leur longueur, mais surtout le diamètre des parties supérieures et inférieures ou de la partie la plus renflée (129).

- **Les acroparaphyses**

Ces structures portent aussi le nom de « poils des côtes ». Ces éléments jouent un rôle dans la détermination des ascomycètes, particulièrement dans celle des morilles. Elles peuvent prendre des morphologies et colorations différentes selon les espèces et les sections. Les acroparaphyses peuvent parfois être presque identiques aux paraphyses comme chez *Morchella anatolica*. À titre d'exemple, la section *Distante* présente des acroparaphyses cystidioïdes hyalines et peu colorées, légèrement épaissies au niveau de leur paroi. Elle développe par la suite, lors de la maturation, un pigment pariétal brun foncé à brun-noir donnant une couleur noirâtre des côtes. D'autres comme la section *Morchella* montre des acroparaphyses hyalines qui sont, par la suite, engluées dans un mucus orangé fortement incrustant donnant une couleur rouille aux côtes (108).

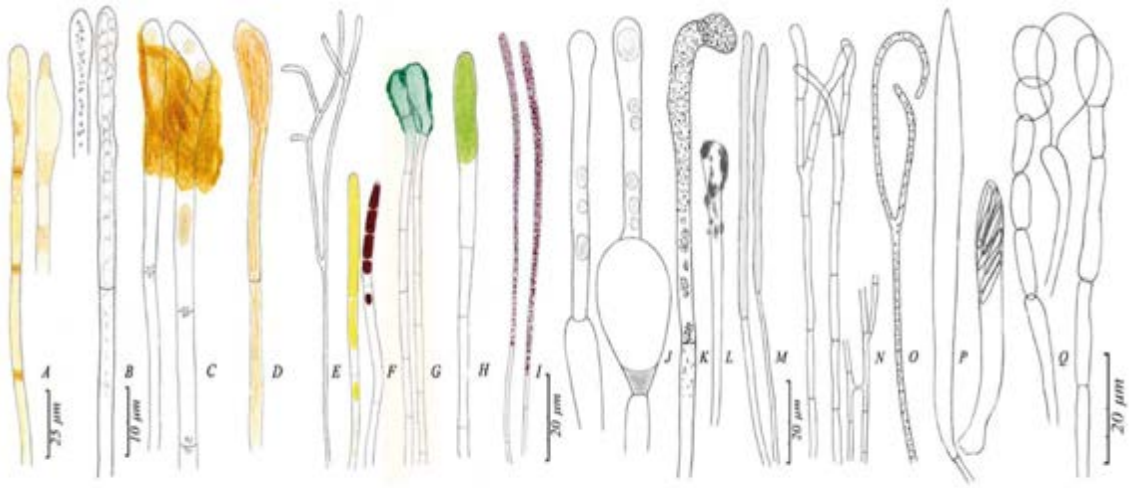


Figure 13 – Types de paraphyses

Parties supérieures ou *entières, de J à Q, dessinées en noir et blanc : A) *Cheilymenia raripila* (W. Phillips) Dennis ; B) *Aeruginoscyphus sericeus* (Alb. & Schwein.) Dougoud, celle de gauche, avec le protoplasme résorbé ; C) *Peziza depressa* Pers., reliées par une matière épithéliale ; D) *Scutellinia hyperborea* T. Schumach. ; E) *Claussenomyces prasinulus* (P. Karst.) Korf & Abawi ; F) *Calycellina alniella* (Nyl.) Baral, celle de droite, dans le Melzer ; G) *Ploettnera exigua* (Niessl) Höhn. ; H) *Velutaria rufo-olivacea* (Alb. & Schwein.) Korf ; I) *Hymenoscyphus ombrophilaeformis* Svrček ; J) *Peziza nivalis* (R. Heim & L. Rémy) M.M. Moser ; K) *Peziza tenacella* W. Phillips ; L) *Trichophaea abundans* (P. Karst.) Boud. à sommet encapuchonné ; M) **Mollisia ventosa* P. Karst., avec le protoplasme résorbé dans la partie inférieure ; N) *Lasiobolus macrotrichus* Rea, avec une anastomose ; O) *Pulvinula convexella* (P. Karst.) Pfister ; P) **Lachnum nudipes* (Fuckel) Nannf., avec pour comparaison de longueur, un asque mature ; Q) *Geoglossum glabrum* Pers. Dessins : R. Dougoud.

Figure 70 : Dessins de diverses paraphyses décrivant leurs diversités morphologiques et pigmentaires.
Source : figure et annotations tirées de (129).

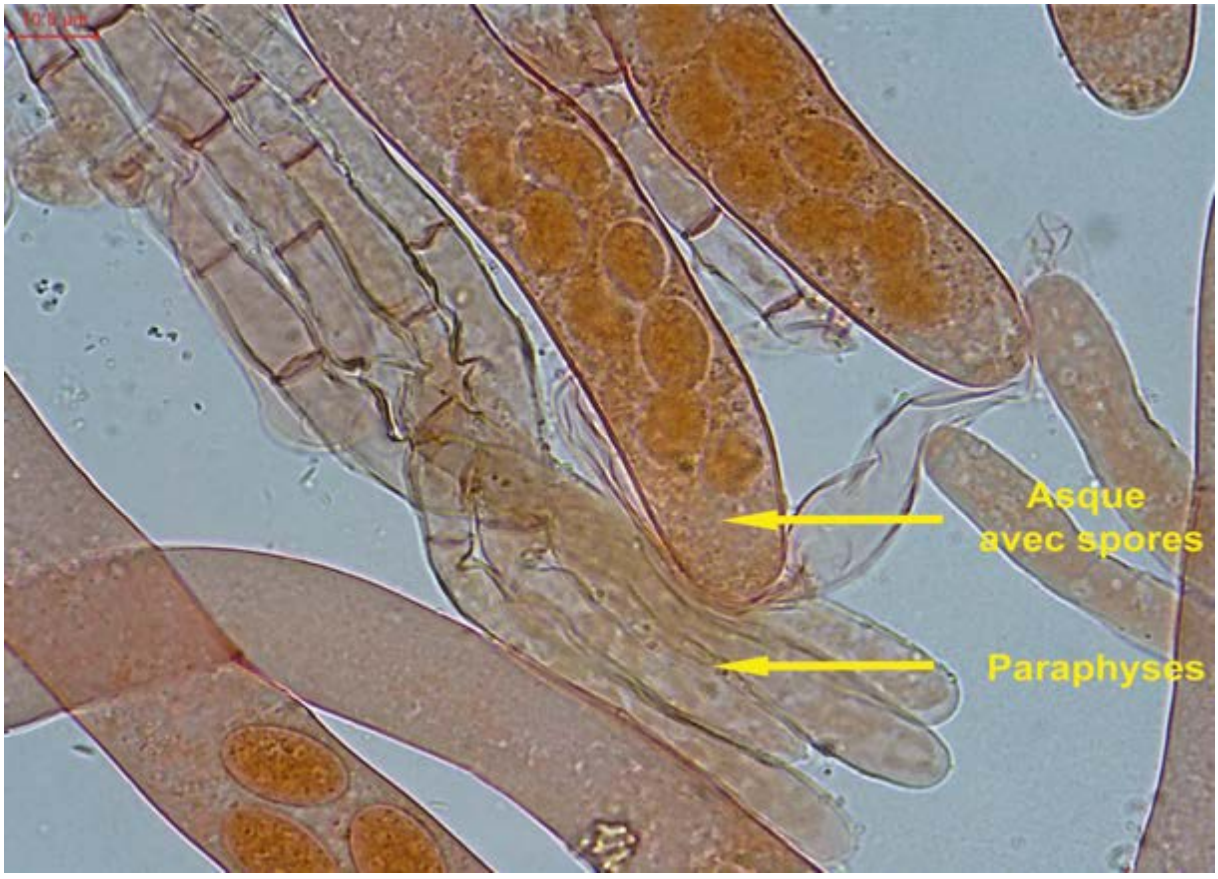


Photo 82 : Asques et paraphyses de *Morchella vulgaris*.
Photographie de X. CZECH.

2.3.13. Les basides, structures retrouvées chez les *Basiodiomycota*

- Rôle et localisation

Les basides sont des méiosporanges correspondant à des articles terminaux modifiés et spécialisés dans la reproduction sexuée des *Basidiomycota*. Elles sont situées à la surface de l'hyménium et produisent des spores appelées basidiospores fixées par un apicule sur l'extrémité d'un pédoncule nommé stérigmate (70, 90, 135). Les spores ont une origine exogène d'où le nom d'exospore (84, 136).

- Les stérigmates

Habituellement, il y a quatre stérigmates (tétrasporiques), mais il peut aussi n'y en avoir que deux (bisporiques) ou plus de quatre comme par exemple chez les hexasporiques ou octosporiques (58, 81, 84, 90, 118) (*voir* **Figure 73**, **Photo 83**).

Les stérigmates sont l'objet de variations morphologiques. Ils sont quelquefois courts, longs, fins ou trapus (84). Le mode de libération des spores impacte la morphologie des stérigmates. Effectivement, une baside libérant ses spores par propulsion verra ses stérigmates plus ou moins courbés et apicaux, tandis que les basides à dispersion passive des spores auront des stérigmates généralement droits et courts (58) (*voir* **Figure 73**).

- Configuration des basides

Les basides prennent des structures utiles à la détermination néanmoins, elles sont assez peu variables au sein d'une même famille. Tout d'abord, il existe les holobasides (ou homobasides) dont le contenu est non septé (58, 90, 118, 135). Elles constituent l'immense majorité des *Basidiomycota* (84). Ce type de baside possède une partie appelée métabaside où se déroule la méiose, puis les stérigmates, c'est-à-dire les extensions de la paroi de la métabaside par lesquelles un ou plusieurs noyaux migrent dans la basidiospore en développement (135) (*voir* **Figure 71**).

Ensuite, il existe les hétérobasides (ou phragmobasides) qui sont des basides d'aspect cloisonné au niveau de la métabaside (54, 58, 90, 118, 135). Chaque division correspond à un haplocyte qui est une cellule haploïde possédant une paroi, résultant de la méiose qui a eu lieu dans la baside (135). Ce cloisonnement est soit longitudinal et apparait en croix en vue de dessus, notamment chez les *Tremellales*, soit est transversal comme chez les *Auriculariales* (54, 58, 70, 90, 118, 135) (*voir* **Figure 71**, **Figure 72**).

Enfin, chez certains groupes de transition comme les *Dacrymycetales*, la séparation peut être partielle et donner un aspect fourchu à la baside dont chaque bras est pourvu d'une seule spore (58, 118, 70, 54, 90) (*voir* **Figure 72**).

- Le protostérigmate

Chez les basides cloisonnées dans un basidiome gélatineux, chaque haplocyte est situé profondément dans la matrice gélatineuse. De ce fait, de chaque haplocyte germe une hyphe appelée protostérigmate qui croît jusqu'à la surface du basidiome, où il produit un stérigmate et une basidiospore (70, 90, 135). Cette basidiospore peut être alors assimilée à une spore secondaire résultant d'une « germination par répétition » puisque l'haplocyte situé dans la baside peut être considéré comme étant la basidiospore primaire (135). À contrario, lorsque le basidiome est moins gélatineux, le protostérigmate n'est pas nécessaire et les haplocytes produisent directement les stérigmates (70, 135) (*voir* **Figure 71**, **Figure 72**, **Figure 73**).

- La téleutospore

Dans les basides septées transversalement, un groupe singulier de champignons (*Pucciniales* = *Urediniales*), présente des basides spécifiques issues d'une première spore particulière jouant le rôle de probaside appelée téliospore ou téleutospore. Cette téleutospore présente elle-même des caractéristiques entrant dans la reconnaissance d'espèces, comme des tailles et formes variables, des ornementations diverses ou une paroi lisse, un pédicelle, la présence ou non de cloisons (uni ou pluricellulaire) et de granulations, des couleurs différentes ou encore le nombre et l'emplacement des pores germinatifs (58, 67, 90, 137, 138) (*voir* **Figure 71**, **Figure 72**, **Figure 73**).

- Silhouettes et mensurations

En plus de ces structures, les basides ont des silhouettes variables : clavées, renflées, longues, urniformes, pédicellées (81, 135) ou sphéropédonculées rencontrées chez les coprins (84).

Les mensurations entrent parfois en considération dans l'identification de genres ou d'espèces (81, 135). La taille peut aller de 10 à 15 µm comme pour les tricholomes, 60 à 70 µm et plus pour les chanterelles ou les hygrophores (84). Une vigilance est nécessaire sur la taille des basides, car elle varie en fonction de l'état de maturité du champignon. Une baside mature sera plus grande qu'une basidiole. À noter que la prise des dimensions des stérigmates est éventuellement utile dans quelques cas (84).

- La présence de boucles

L'observation de la présence ou de l'absence de boucles au pied des basides, revêt une importance capitale dans certains cas, comme chez les entolomes. Celle-ci est souvent difficile, et demande de dissocier davantage la préparation afin d'obtenir des basides isolées. Cette analyse est d'autant plus complexe dans certaines

circonstances, car il existe des situations où avec le vieillissement du champignon, les boucles disparaissent.

Une base horizontale signifie que la baside est dépourvue de boucle. Par contre, une base tronquée en biseau marque la présence d'une boucle (84).

- Réactions microchimiques

Enfin, il existe une dernière caractéristique pour déterminer certains groupes notamment pour les *Lyophyllaceae* qui, à l'identique de certaines paraphyses des *Ascomycota*, sont carminophiles, c'est-à-dire sensibles au carmin. Un traitement au carmin acéto-férrique laissera alors apparaitre des granulations colorées (70, 84, 129). Le bleu coton met en évidence lui également des granulations, si elles sont cyanophiles (81).

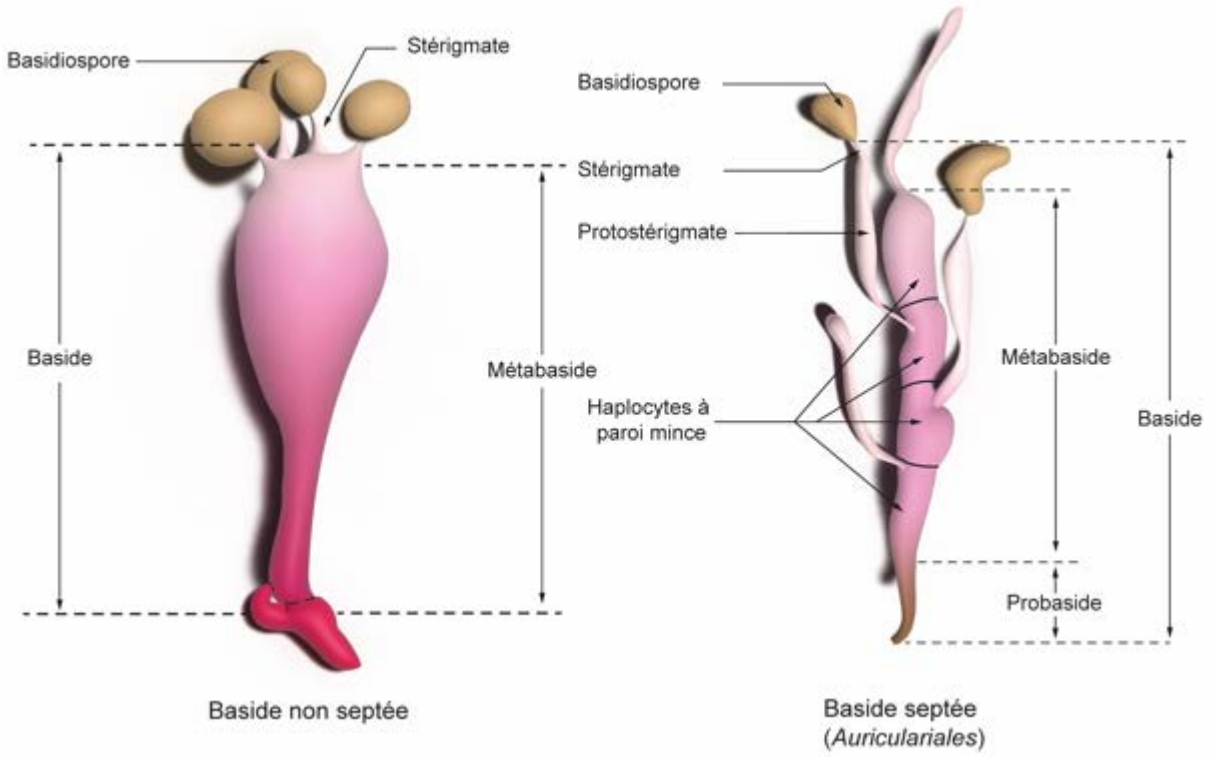


Figure 71 : Représentation d'une baside non cloisonnée à gauche et d'une baside cloisonnée à droite.
Source : X. CZECH, figure adaptée de (135).

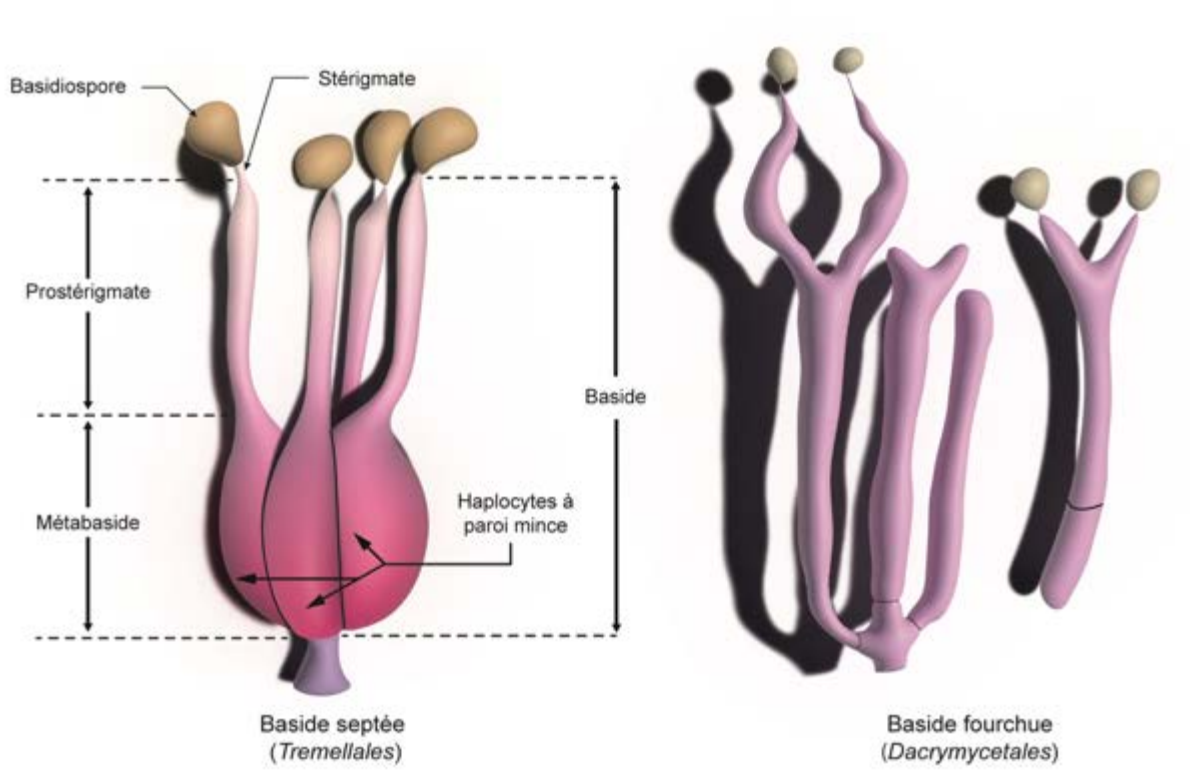


Figure 72 : À gauche, représentation d'une baside cloisonnée verticalement. À droite, représentation d'une baside partiellement septée.
Source : X. CZECH, figure de gauche adaptée de (135)*, figure de droite adaptée de* (118)*.*

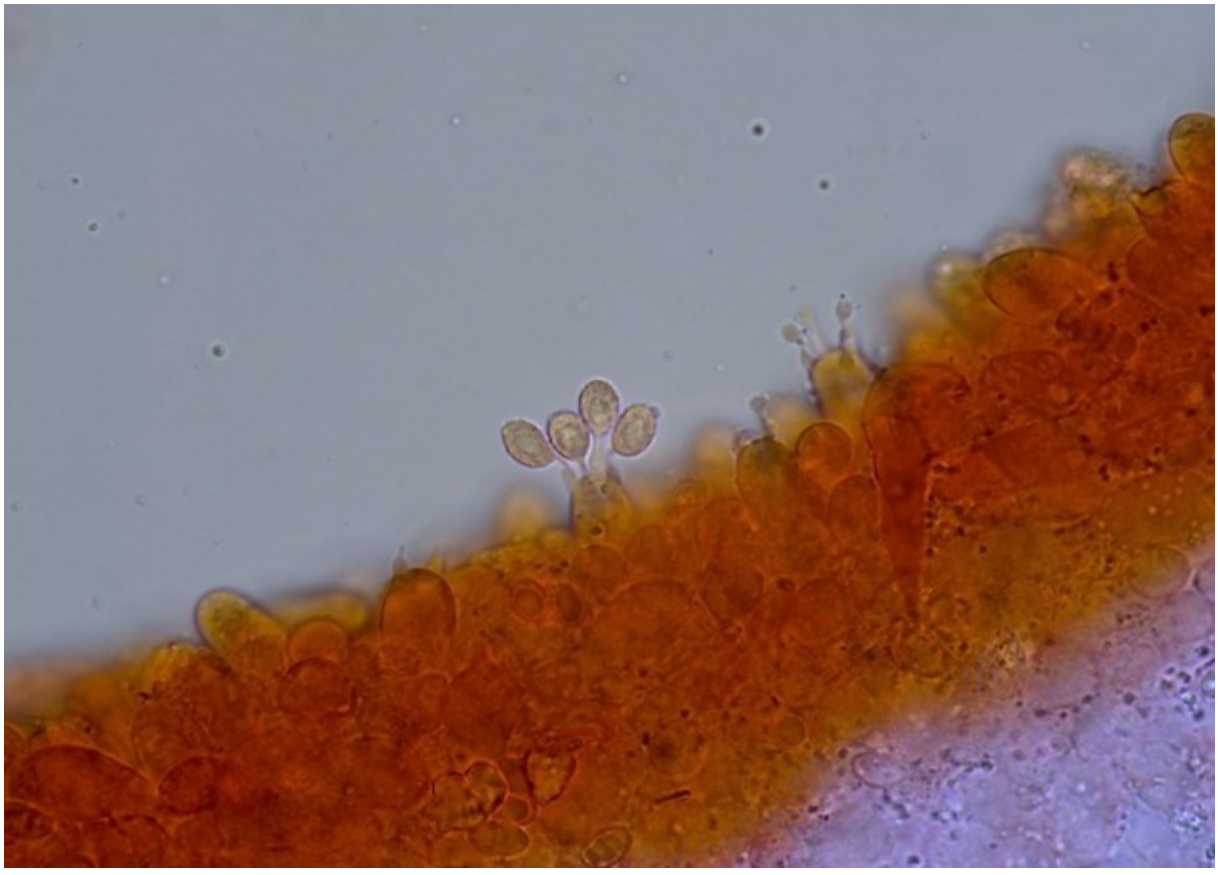


Photo 83 : Exemple d'une baside non septée tétrasporique d'un *Melanoleuca*.
Photographie de X. CZECH.

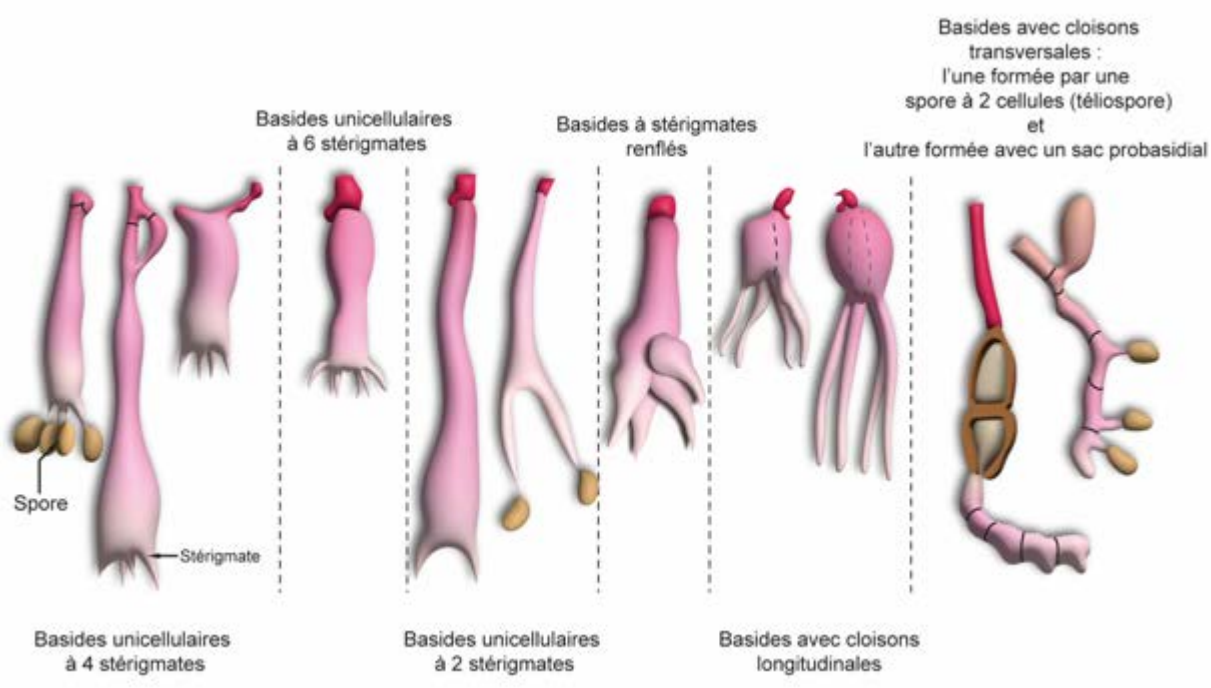


Figure 73 : Représentation succincte de la diversité de taille des basides et de leurs différents types de stérigmates.
Source : X. CZECH, figure adaptée de (58).

2.4. Les méthodes de reproduction chez les champignons

Le déroulement du cycle de vie des champignons présente de nombreuses variations selon les groupes. Cette variabilité existe notamment dans les cycles et les modes de reproduction des champignons. Leur compréhension permet de mieux saisir les phases et les éléments observés aussi bien à l'œil nu qu'au microscope, mais permet également de saisir vers quelle classe s'orienter lors de la démarche d'identification.

Le champignon peut se reproduire de manière asexuée ou sexuée selon les conditions et la phase du cycle. Le stade sexué se nomme téléomorphe et la phase asexuée s'appelle anamorphe*. Ces deux phases de reproduction peuvent se dérouler de manière concomitante (champignons holomorphes) ou distincte dans le temps et l'espace (54, 67, 129, 139). Deux catégories se différencient : les champignons dits « parfaits » ou pléomorphes capables de se reproduire de manière sexuée et asexuée, puis les champignons dits « imparfaits » qui ne prolifèrent que de manière asexuée (ou possiblement de manière sexuée, mais cela n'est pas encore avérée) classés de manière artificielle dans les Deutéromycètes (82). Par conséquent, des champignons sont parfois associés à deux noms, l'un correspond à la forme anamorphe et l'autre à la forme téléomorphe au moment où il a été décrit. Il est donc nécessaire de prêter une attention particulière aux confusions possibles d'un point de vue taxonomique. Lorsqu'un anamorphe est associé à son téléomorphe correspondant, l'holomorphe est désigné par son nom de téléomorphe (140).

Si la reproduction est asexuée, le mycélium primaire produit des spores de dissémination dites mitospores directement sur lui-même ou sur des sporophores microscopiques de complexité variable ou encore crée diverses propagules. La reproduction asexuée a pour but la dispersion et la colonisation de nouveaux substrats d'un individu ou d'une population (67, 90).

Si la reproduction est sexuée, elle fait intervenir deux mycéliums de polarités complémentaires qui fusionnent puis produisent une méiospore à la suite d'une méiose qui permet un brassage génétique. Ce brassage assure le maintien de la diversité au sein d'une population en recombinant des caractères héréditaires et ainsi produire des individus mieux adaptés à leur environnement ce qui garantit la survie de l'espèce (67, 90). Lorsqu'il s'agit de la fusion des hyphes issues du même individu, c'est une reproduction homothallique, tandis que pour des hyphes qui proviennent de deux individus complémentaires, la reproduction est dite hétérothallique (67, 90).

2.4.1. La reproduction sexuée

- **Le cycle digénétique des *Basidiomycota***

  - Le cycle typique des *Basidiomycota*

La spore haploïde (1n donc un noyau avec un seul jeu de chromosomes) est une méiospore. Elle germe et produit un mycélium primaire haploïde (1n) ayant une croissance végétative afin de coloniser son substrat. C'est une phase monocaryotique durant laquelle, le mycélium peut rester diffus ou s'organiser en plectenchyme tout en gardant la possibilité de se reproduire de manière asexuée. Se déroule ensuite une plasmogamie avec une spermatie ou un autre mycélium de polarité compatible. Le mycélium secondaire qui en résulte est dicaryotique noté n+n. Chaque cellule a deux noyaux haploïdes compatibles, mais non fusionnés qui cheminent côte à côte lors de l'élongation des hyphes. Ce mycélium secondaire connait aussi une croissance végétative et constitue la totalité de la fructification contrairement aux *Ascomycota* (54, 58, 70, 79, 82, 83). Durant cette phase, dominante chez les *Basidiomycota*, le mycélium peut assurer la pérennité de l'espèce pendant plusieurs années sans production de sporophores visibles et peut aussi garantir la multiplication de l'espèce par propagation asexuée à partir du mycélium secondaire. La formation du primordium peut s'enclencher sous certaines conditions via ce même mycélium secondaire et donner un sporophore qui se nomme basidiome chez les *Basidiomycota* (54, 58, 67, 69, 82, 87). Au niveau de son hyménophore, les cellules binucléées à l'extrémité des hyphes subissent une caryogamie (fusion des deux noyaux) pour devenir diploïdes (2n) et former une probaside (54, 58, 70, 87). Dans ces probasides, une méiose fait suite donnant quatre noyaux haploïdes dont 2+ et 2- qui migrent dans les spores externes (basidiospores) à travers les stérigmates des méiosporanges formés nommées basides (58, 67, 87, 110). Les spores obtenues possèdent une polarité négative ou positive donnant des mycéliums avec des polarités différentes après dissémination (79, 87, 110) (**Figure 74**). La première division méiotique, généralement réalisée dans le sens transversal chez les basides, permet de les nommer chiastobasides. Mais il arrive qu'elle ait lieu longitudinalement dans l'axe de la baside notamment chez les *Aphyllophoromycetideae*, en particulier pour les *Cantharellales* et les *Auriculariales.* Dans ce cas le terme de stichobaside est alors employé (90). La phase dominante dans le cycle de reproduction des *Basidiomycota* est dicaryotique (83).

- ✓ Développement des basides

La formation de la baside débute avec une cellule mère située à l'extrémité d'une hyphe du sous-hyménium. Cette cellule est une probaside où a lieu la caryogamie. À ce stade initial jusqu'à l'obtention d'une baside mature, les jeunes basides sont dénommées basidioles. À partir du zygote, obtenu de la caryogamie, la

méiose se met en place dans la métabaside (section de la basidiole où s'effectue la méiose). En parallèle de la méiose permettant d'obtenir 4 noyaux, se forment les stérigmates. Une fois les noyaux et les stérigmates définitivement formés. Les noyaux vont migrer vers le sommet des stérigmates et entrer dans les vésicules. Ils sont poussés dans celle-ci grâce à une grosse vacuole qui se développe en parallèle de la base vers le sommet de la baside. Ainsi, chaque vésicule se voit attribuer un noyau et une portion du cytoplasme. Durant la migration, les noyaux subissent une division mitotique post-méiotique. Deux possibilités s'offrent, soit un noyau sur les deux obtenu migre dans la vésicule et le deuxième dégénère à la base de la baside donnant des spores uninucléées, soit les deux noyaux entrent dans la vésicule et donnent des spores binucléées haploïdes. Les basides sont alors tétrasporiques. Les spores uninucléées donnent un filament de mycélium primaire haploïde et à partir des spores binucléées naissent deux filaments de mycélium primaire identiques haploïdes. Cet état peut aussi ne pas être atteint directement, il est alors précédé d'un développement plurinucléé (90, 141) (**Figure 75**).

Il arrive parfois que la deuxième division méiotique soit asynchrone. Le nombre de noyaux en division détermine le nombre de stérigmates. Étant donné qu'un seul noyau se divise, seuls deux stérigmates sont formés. Deux cas sont possibles : premièrement, le deuxième noyau effectue sa deuxième division méiotique suivie de la mitose, mais n'a pas le temps de rentrer dans les vésicules, les spores obtenues sont binucléées haploïdes. Deuxièmement, les noyaux entrent dans les vésicules. Ils donnent alors des spores à quatre noyaux diploïdes qui génèrent des mycéliums directement secondaires. Elles sont responsables de l'homothallie (141).

Cette désynchronisation peut être caractéristique d'un genre ou être accidentelle à la suite de stress subi par le champignon.

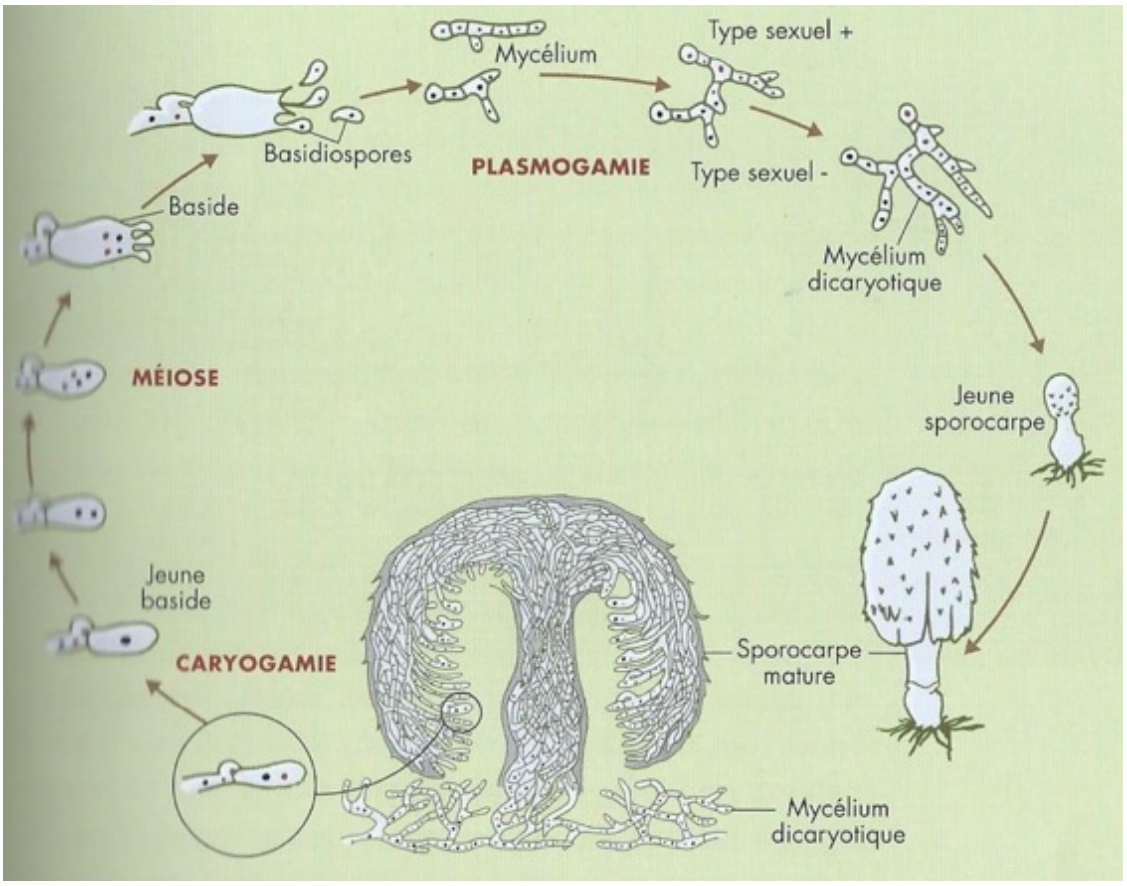


Figure 74 : Cycle de reproduction des *Basidiomycota*.
Source : extrait de (67).

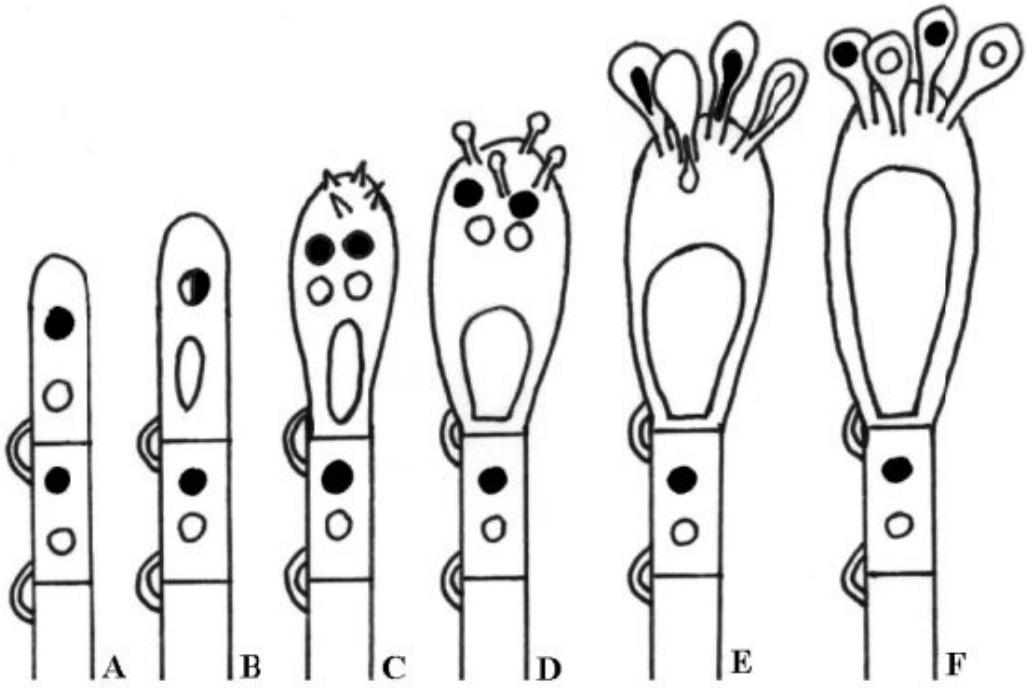


Figure 75 : Dessin du développement des basides.
Source : extrait de (142).

- **Les cycles particuliers des *Basidiomycota***

Contrairement au cycle de reproduction évoqué précédemment, les champignons pathogènes de plantes, que sont les rouilles et les charbons appartenant aux Basidiomycètes, possèdent des cycles vitaux plus complexes, nécessitant des hôtes différents et produisant jusqu'à cinq types de spores différents (67, 143).

✓ Exemple de cycle reproductif des rouilles

Dans un souci de représentation et afin d'étayer ces propos, la reproduction des rouilles est expliquée ci-dessous.

À partir de filaments mycéliens haploïdes monocaryotiques de polarité positive ou négative se forment des spermaties (ou pycniospores) qui sont des gamètes monocaryotiques, elles aussi de polarité négative ou positive, portées à l'extrémité de spermatophores et produites dans des spermogonies odorantes dénommées pycnides ou écidioles. C'est un conceptacle simple pourvu d'un ostiole, bien souvent un stomate de l'hôte, et recouvert d'un miellat*. Parallèlement, il y a formation des proécidies résultant de la rencontre de deux mycéliums de valences sexuelles différentes sur l'autre face de la feuille. Cette étape prend le nom de stade 0 ou S (110, 140, 143, 144) (*voir* **Figure 76**, **Figure 77**).

Les spermaties sont transportées par les insectes, la pluie ou la rosée puis capturées via des hyphes flexueuses appelées trychogynes et de polarité opposée aux spermaties. Le noyau des spermaties est véhiculé jusqu'aux proécidies où il y a formation de zygotes dicaryotiques qui germeront. Les proécidies atteignent leur stade de maturité nommé écidie par dikaryotisation, et l'écidie sera protégée sur son pourtour par un péridium. Les écidies ont différentes morphologies suivant les genres (forme caoema, péridermium roestalia, aecidium…). À la surface des feuilles, elles produisent en chaine des écidiospores monoloculaires lisses ou grossièrement ornementées (verruqueuses), toujours dicaryotypes, qui se disséminent sous l'action du vent ou de la pluie. Cette étape correspond au stade I (110, 140, 143, 144) (*voir* **Figure 76**, **Figure 77**).

C'est à l'issue de ce stade I que le développement va potentiellement se poursuivre après un changement d'hôte selon que les espèces soit hétéroxènes (nécessitent d'avoir des hôtes différents dans le développement de son cycle de vie) soit autoxènes* (développement aux dépend d'un seul hôte) (143, 144) (*voir* **Figure 76**, **Figure 77**).

Au stade II, les écidiospores germent sur la plante et génèrent un mycélium qui s'introduit par les stomates puis se développe au niveau intercellulaire et forme un

tapis sous l'épiderme. Ce mycélium sous-épidermique produira des urédosores (dites urédies, sores ou urédinies) établies sur un stroma. Celles-ci contiennent des urédospores monoloculaires dicaryotiques lisses ou grossièrement ornementées (échinulées) et à paroi épaisse accompagnée de temps à autre d'un stipe fugace. Elles sont composées d'un ou plusieurs pores germinatifs. Les urédospores vont permettre la propagation de l'infection sur l'espèce par dissémination grâce au vent et la pluie possiblement sur plusieurs kilomètres. De plus, pour les espèces polycycliques, c'est à ce stade que la rouille effectue plusieurs cycles de production et de libération d'urédospores pour permettre à la maladie de se propager sous forme d'épidémie, parmi les hôtes sensibles sur un vaste secteur. En moyenne, de nouvelles urédospores sont produites tous les 8 à 10 jours (110, 140, 143–145) (*voir* **Figure 76**, **Figure 77**).

L'urédospore va germer au stade III avec la formation d'un mycélium. Ce mycélium, lorsqu'il rencontre un stomate, forme un appressorium au-dessus de l'ouverture qui lui permet de pénétrer dans la feuille. Ainsi, le mycélium se développe entre les cellules de la feuille et produit des branches appelées haustoria (haustorium) qui s'infiltrent dans les parois cellulaires de l'hôte pour créer un lien étroit sans détruire la membrane plasmique, afin d'absorber les nutriments. À la fin de la période de végétation, les lésions urédiennes se transforment en stries noires produisant des téleutosores (télies) sous l'épiderme (forme de pustules, coussinets, cornicules selon les genres) qui généreront des téleutospores unicellulaires ou pluricellulaires associées à chacun des probasides. Les téleutospores sont portées par un stipe hyalin. Les téleutosores (téliospores) sont alors composées d'un ou plusieurs pores germinatifs. À ce stade, les deux noyaux haploïdes de chaque cellule vont s'unir pour donner un zygote diploïde. Ceux sont des spores hivernales, donc très résistantes grâce à une paroi épaisse et pigmentée (110, 140, 143, 144) (*voir* **Figure 76**, **Figure 77**).

Enfin, au stade IV, les téleutospores se détachent du téleutosore, mais restent généralement proches de leur hôte (sol, feuilles, tiges, débris adjacents) grâce à leur pédicelle hygroscopique devenu collant en présence d'humidité. Au printemps, chacune de leurs loges va germer en un mycélium court constituant la probaside dans laquelle le noyau subit une méiose pour donner quatre noyaux haploïdes dans une baside cloisonnée nouvellement formée. Chaque noyau se répartit dans une basidiospore dont la dissémination par le vent conduira à la contamination primaire, c'est-à-dire le premier hôte du cycle de vie (si espèces hétéroxènes) ou réinfeste le même hôte (si espèces autoxènes) (110, 140, 143–145). Le mycélium pénètre les feuilles de son hôte, forme de nouveaux haustorias et produit les spermagonies pour entamer un nouveau cycle (90, 110) (*voir* **Figure 76**, **Figure 77**).

Il est constaté que leurs cycles sont donc complexes, car ils mettent en jeu plusieurs spores et organes de reproduction, mais aussi en raison de la possibilité d'avoir un hôte (espèces autoïques*) ou plusieurs hôtes distincts et non apparentés (espèces hétéroïques). Dans ce second cas, bien généralement les stades 0 et I se produisent sur un premier hôte et les stades II et III sur un deuxième. De plus, à cette complexité, s'ajoute la possibilité d'avoir une reproduction dite monocycle (effectuée une fois) ou polycycle, c'est-à-dire entretenue notamment par les urédospores. Ces cycles ne sont pas forcément complets selon les espèces. Des rouilles sont macrocycliques, elles comportent tous les stades et sont autoïques ou hétéroïques, d'autres sont démicycliques avec un stade III absent, mais elles conservent le caractère soit autoïque soit hétéroïque. Les rouilles dites microcycliques ont un cycle réduit par l'absence des stades I et II, parfois même le stade 0 n'existe pas, et sont toujours autoïques. Enfin, les rouilles hémicycliques ont leurs stades 0 et I inconnus. Certaines espèces sont considérées à tort comme hémicycliques et seraient des macrocycliques hétéroïques avec des hôtes alternatifs inconnus (90, 110, 138, 143) (*voir* **Figure 78**).

Tout ceci montre, d'une part, la complexité de la reproduction des rouilles et d'autre part celle que peut prendre une même classe par sa diversité en termes de reproduction.

Exemple de rouilles : *Gymnosporangium clavariiformis* qui sont parasites des genévriers présents sur nos sites étudiés.

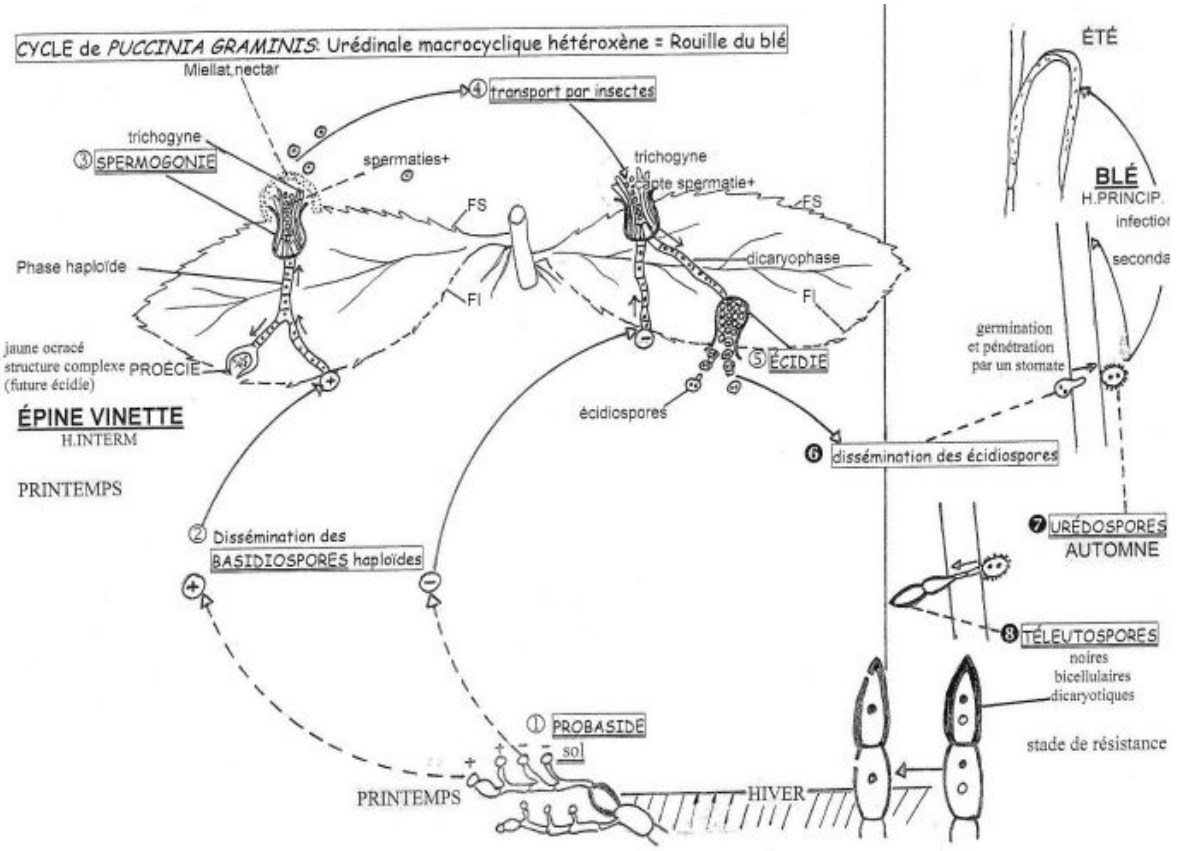


Figure 76 : Illustration du cycle complet de reproduction des rouilles notamment de *Puccinia graminis*.
Source : schéma extrait de (142).

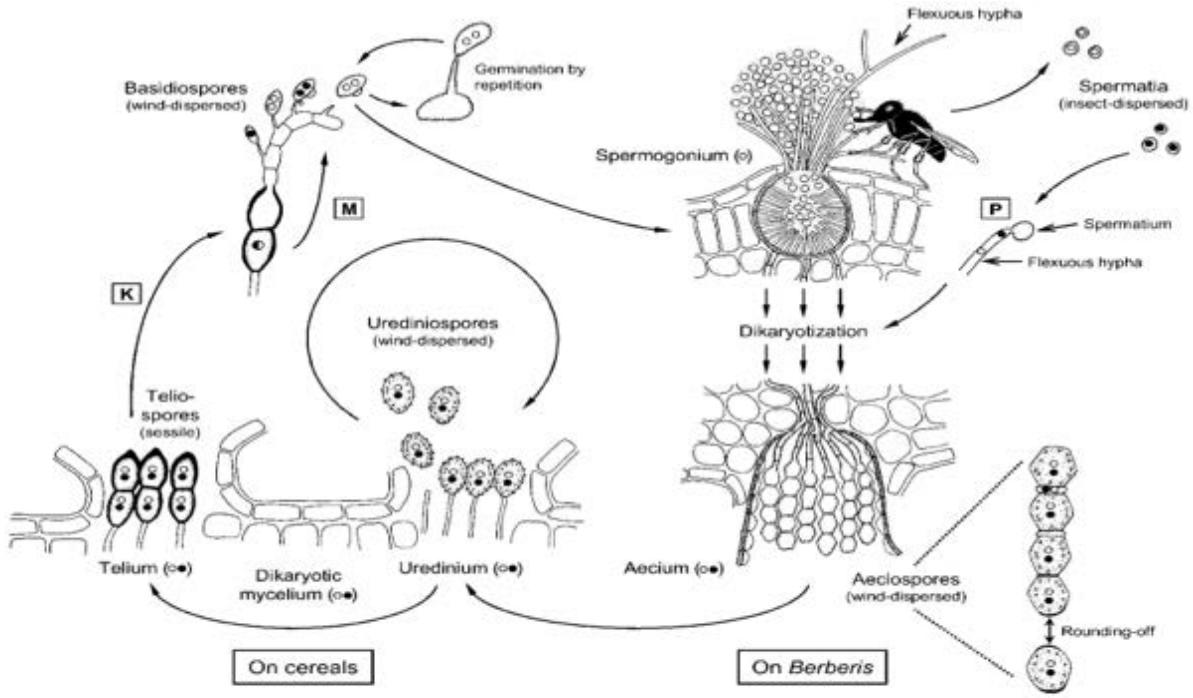


Fig 2.2.1 The life cycle of *Puccinia graminis*, with its heterokaryotic phase on cereals and the homokaryotic stage on barberry (*Berberis*). The different ways in which the five spore stages are released and dispersed are indicated. Teliospores overwinter after nuclear fusion, i.e. as diploid cells. During basidiosporogenesis, meiosis is followed by a mitotic division so that each basidiospore is a homokaryon containing two nuclei of the same mating type. Open and closed circles represent haploid nuclei of opposite mating type; diploid nuclei are larger and half-filled. Key events in the life cycle are plasmogamy (P), karyogamy (K) and meiosis (M).

Figure 77 : Autre représentation schématique du cycle de reproduction des rouilles, en particulier de *Puccinia graminis*.
Source : schéma tiré de (90)

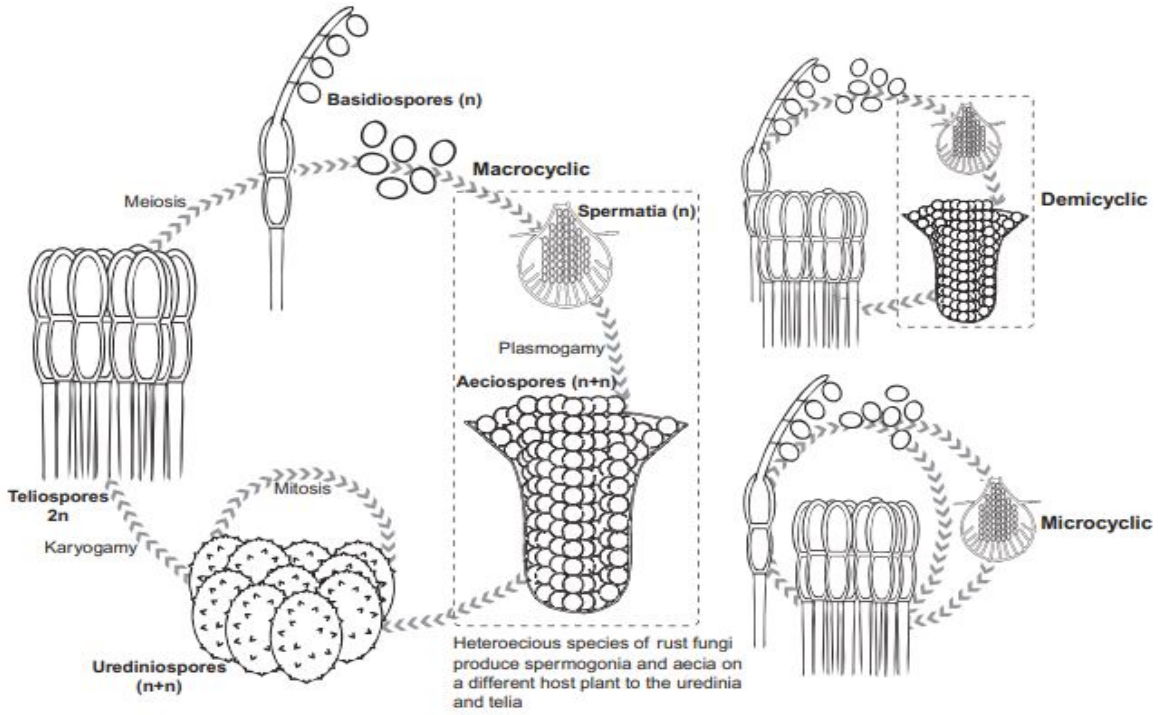


Figure 78 : Représentation des types de cycles chez les rouilles : macrocycle, demicycle, microcycle. *Source : schéma tiré de* (143).

✓ Exemple de cycles reproductifs des charbons

Avec comme exemple *Ustilago maydis*, le cycle commence par la germination de téliospores qui chacune produit une baside où se termine la méiose. Cette baside fabrique les basidiospores haploïdes qui vont se disséminer et germer à la surface de la plante pour donner des mycéliums haploïdes de polarité négative ou positive. Les mycéliums, de polarités opposées compatibles, effectuent une plasmogamie pour devenir dikaryotique. Ce mycélium secondaire se ramifie et pénètre la plante via un appressorium pour s'y développer de manière intra et intercellulaire. Ceci aboutit à la formation d'une tumeur ou de galles où des cellules d'hyphes entament une caryogamie pour donner des téliospores diploïdes qui seront libérées lorsque la tumeur mature commencera à se dégrader. Ainsi, le cycle est bouclé (110, 140, 146) (*voir* **Figure 79**).

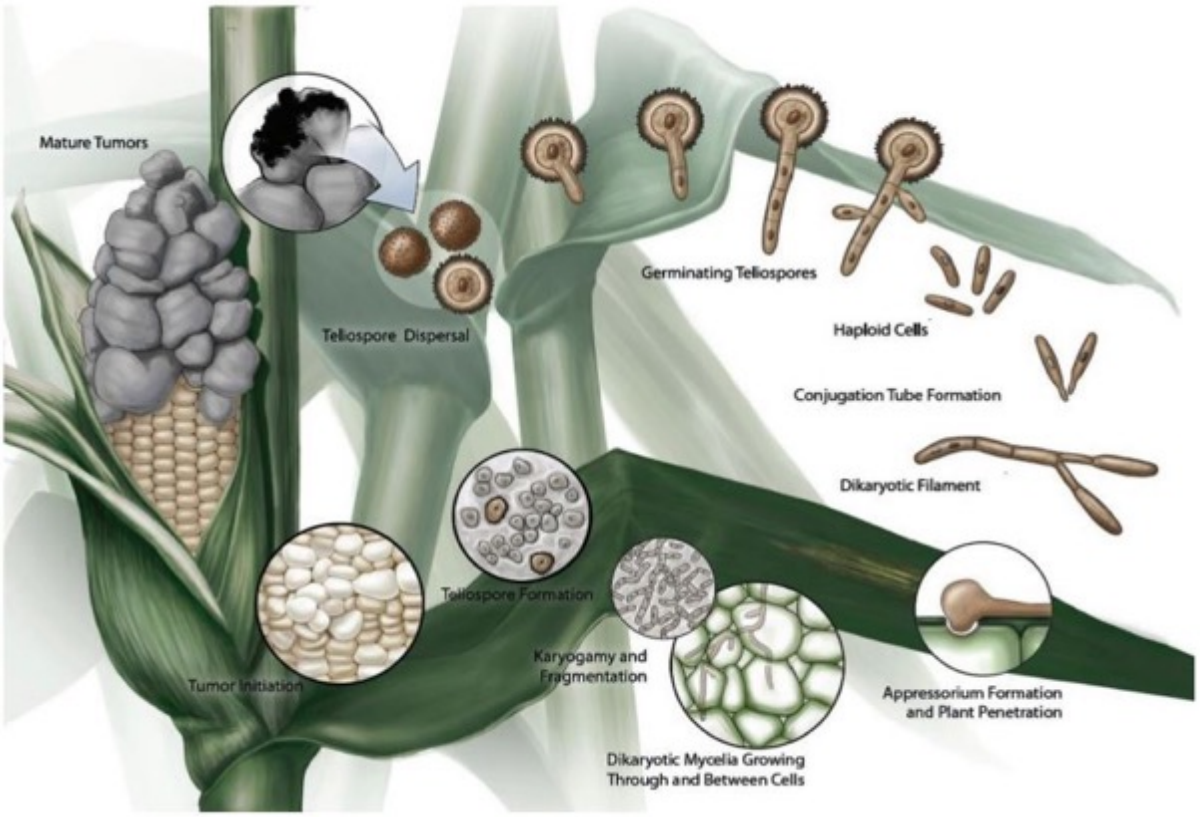


Figure 79 : Représentation du cycle de reproduction d'*Ustaligo maydis*.
Source : schéma tiré de (146).

- **Le cycle trigénétique chez les *Ascomycota***

Les spores haploïdes qui sont des méiospores appelées ascospores germent et donnent des mycéliums primaires haploïdes (1n) de polarités opposées négatives et positives à partir desquels peut se produire la reproduction asexuée (58, 67, 87, 110, 129). Ces mycéliums s'associent en un primordium sans se fusionner, et ce n'est qu'une fois le développement du sporophore amorcé qu'apparaissent les organes reproducteurs « femelle » et « mâle » (87, 129). La reproduction sexuée débute par la formation d'un ascogone* (organe « femelle ») où les noyaux positifs se multiplient par mitose et forment un cénocyte duquel émerge un trichogyne filamenteux. Celui-ci réalise la plasmogamie avec une anthéridie (organe « mâle » aux noyaux négatifs) (58, 67, 87, 110, 129, 139). À noter que d'autres *Ascomycota* utilisent d'autres processus d'accouplement comme la fusion d'une spermatie (microconidie) compatible sur le trichogyne de l'ascogone (110) (**Figure 80**, **Figure 81**).

L'ascogone va ainsi acquérir des noyaux haploïdes, génétiquement différents, injectés par l'anthéridie multinucléée et former des paires de noyaux aux polarités opposées pour donner un mycélium secondaire. Le sporophore appelé ascome est donc produit à partir de deux types d'hyphes : des hyphes haploïdes du mycélium primaire et des hyphes dicaryotiques (n+n) du mycélium secondaire issues de l'ascogone (**Figure 80**, **Figure 81**). Les paires de noyaux vont s'isoler dans des compartiments binucléés dans les hyphes ascogènes jusqu'à la formation d'une cellule mère de l'asque dans l'hyménium où ils subissent une division mitotique en parallèle à la création de la « crosse de berger » ou crozier qui est un crochet. En parallèle, deux septums se forment à l'extrémité de la crosse qui isole deux noyaux sur les quatre résultants, un de chaque polarité, dans le creux de la crosse au niveau de l'avant-dernière cellule destinée à s'étendre pour former l'asque. La cellule située sous l'avant-dernière est intitulée cellule du pédoncule. Elle va fusionner avec la cellule terminale de la crosse pour redevenir binucléée. Ainsi les deux autres noyaux restés en arrière sont utilisés pour la formation d'un nouveau crochet à l'origine d'un nouvel asque. Il se produit à l'étape suivante la caryogamie qui formera un zygote au noyau diploïde (2n). Ce zygote subit à son tour une méiose donnant 2 noyaux haploïdes « positifs » et 2 noyaux haploïdes « négatifs » suivie d'une mitose obtenant alors 8 noyaux haploïdes qui vont être emballés dans 8 ascospores distinctes situées dans les asques (58, 67, 87, 90, 110, 129, 139) (**Figure 82**).

Des divisions mitotiques supplémentaires peuvent avoir lieu pour donner des spores binucléées voire multinucléées (110). Lorsque les spores sont multinucléées, des septa peuvent se former (90). Les spores auront également une polarité négative pour quatre d'entre eux et positive pour les quatre autres (58, 79, 87, 90).

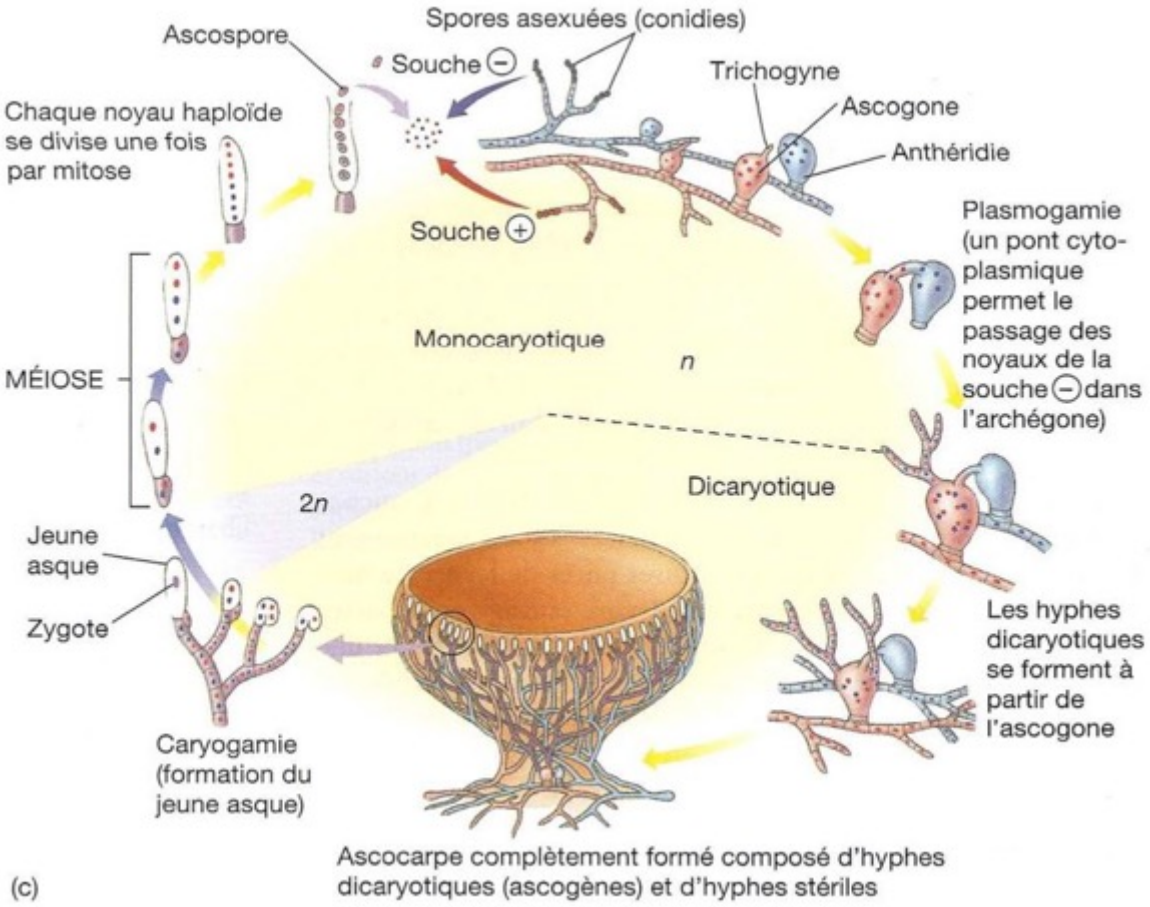


Figure 80 : Cycle de reproduction des *Ascomycota*.
Source : extrait de (85).

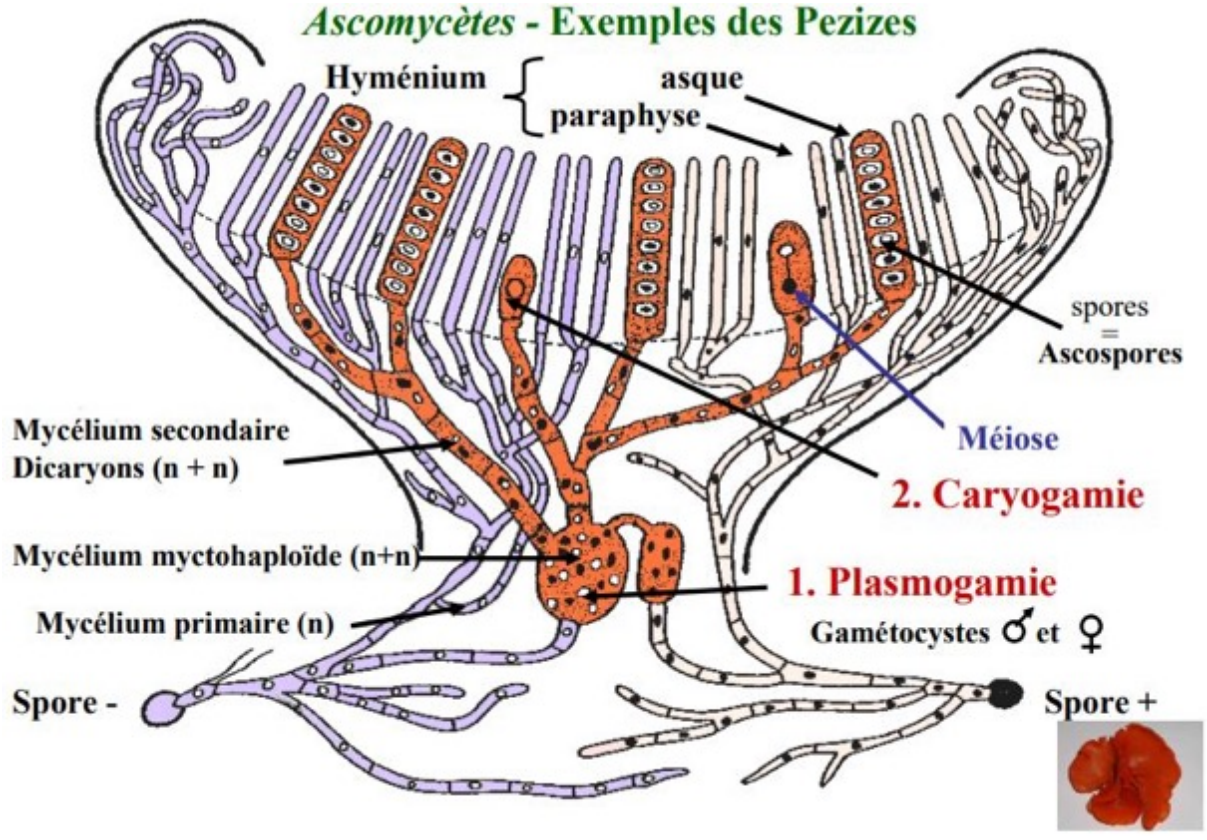


Figure 81 : Formation de l'ascome par le mycélium primaire et secondaire.
Source : extrait de (136).

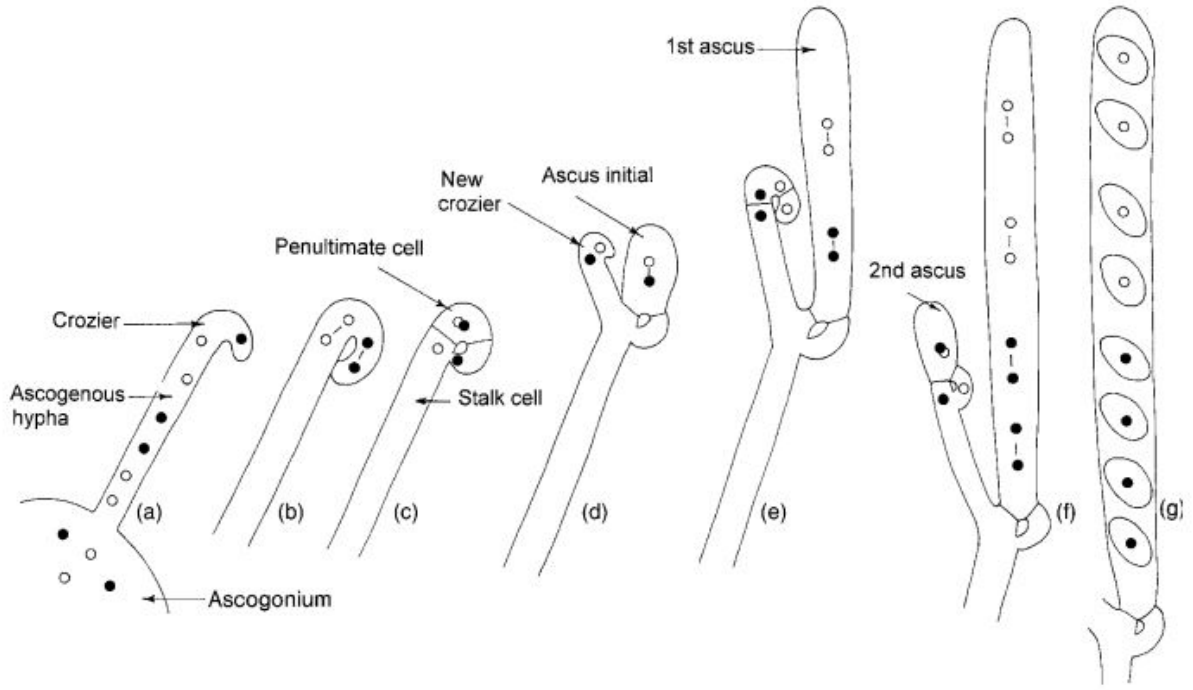
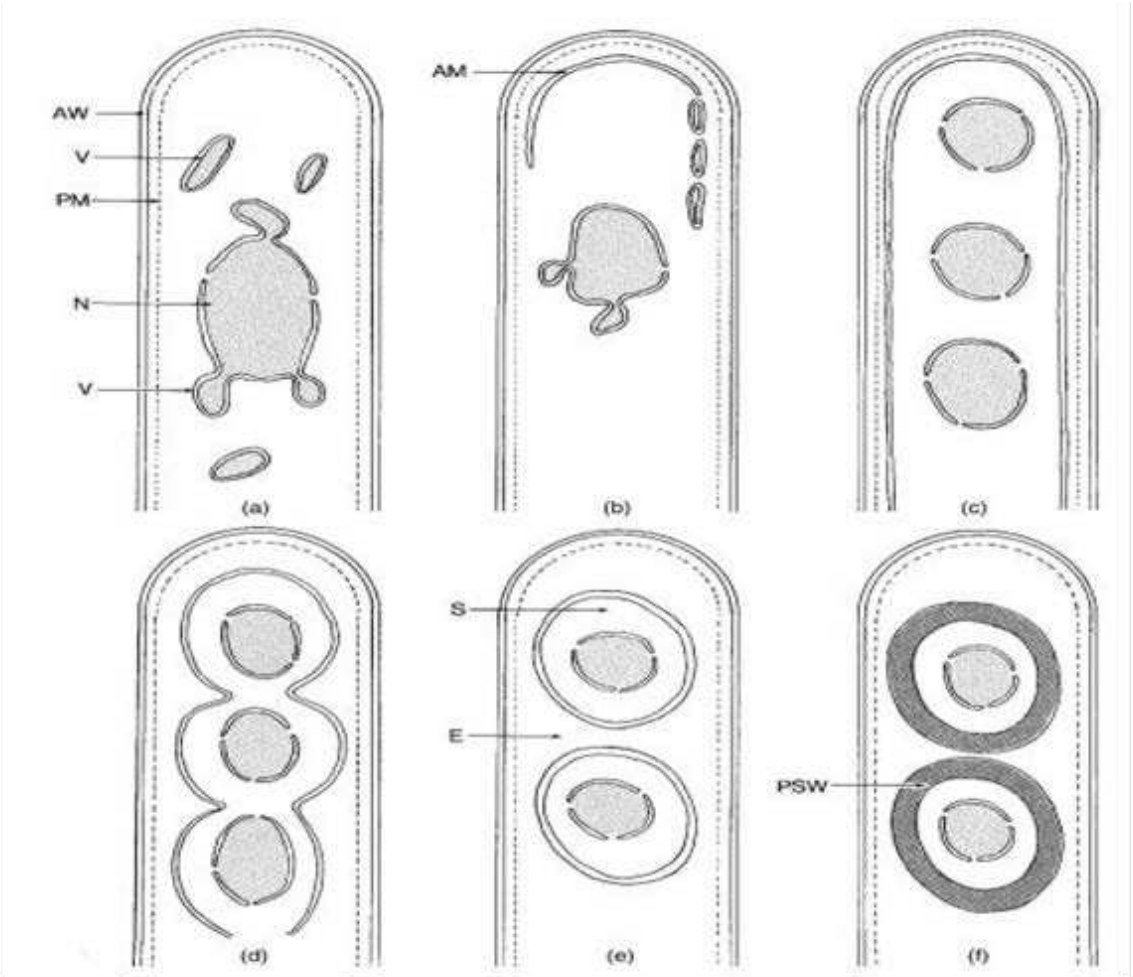


Figure 82 : Formation de l'asque.
Source : extrait de (90).

✓ Clivage des ascospores

Il existe des variations dans la formation des ascospores, mais dans tous les cas le noyau et le contenu cytoplasmique (sporoplasme) de l'ascospore sont bien séparés et individualisés du reste du contenu de l'asque par une paroi cellulaire individuelle contenant plusieurs couches. Cela se fait de manière globale par la formation d'une double membrane en continuité avec le réticulum endoplasmique et s'étend sous la face interne de la membrane plasmique prenant la forme d'un cylindre sans être fermée à la base de l'asque nommée membrane délimitant l'ascospore, « ascospore-delimiting membrane » ou vésicule de l'asque. Cette membrane se replie et fusionne par les bords intérieurs de la double membrane autour d'une portion de cytoplasme et d'un noyau. Le cytoplasme restant autour des spores est appelé épiplasme et prend une consistance mucilagineuse ou celle d'un liquide aqueux qui sera expulsé avec les spores. La paroi primaire se développe ensuite dans l'espace de la double membrane. La membrane interne forme la membrane plasmatique des ascospores et la membrane externe devient la membrane d'investissement. La paroi secondaire sécrétée à l'intérieur de la paroi primaire peut être composée d'une ou plusieurs couches. La paroi secondaire est souvent assez épaisse et comporte généralement les pigments (90, 110) (*voir* **Figure 83**).



a: jeune asque composée de sa paroi (AW) et d'une membrane plasmique (PM) avec formation de vésicules entourées de membrane (V); b : apparition de «l'ascospore delimiting membrane» (AM); c : Membrane de l'ascospore prenant la forme d'un tube périphérique ouvert à l'extrémité inférieur et le noyau diploïde s'est divisé; d : invagination de la membrane de l'ascospore entre les noyaux haploïdes; e : jeune ascospore contenant le sporoplasme (S) délimitée par sa membrane de l'épiplasme (E). f : séparation des deux couches de la membrane de l'ascospore due à la formation de la paroi primaire de la spore (PSW).

Figure 83 : Représentation de la formation des ascospores.
Source : extrait de (90).

À travers ce cycle, il est constaté que la phase monocaryotique est dominante contrairement au *Basidiomycota* (83).

- **La dispersion des basidiospores et des ascospores**

  - <u>La dispersion des basidiospores</u>

Ces spores, une fois arrivées à maturité, sont projetées avec une force plutôt limitée à des distances de l'ordre de 0,1 à 1 mm. Ceci explique pourquoi les *Basidiomycota* produisent presque toujours des basides sur la face inférieure du sporophore ou des structures verticales pour permettre une dispersion des spores par gravité après leur libération directement en hauteur (58, 147). Ces spores minuscules sont dispersées sur de longues distances par les courants d'air (79, 82) et la fraction d'entre eux capable de survivre en haute altitude va possiblement transiter d'un continent à l'autre par les courants atmosphériques d'altitude provoqués en partie par

les variations thermiques (jets streams) (83, 148, 149). C'est le cas de *Phakopsora pachyrhizi* (la rouille du soja) dont sa dispersion à longue distance lui a permis son introduction récente en Amérique du Nord depuis l'Amérique du Sud (148).

En-dehors des champignons, dont les moyens de transport sont exception comme les insectes, les animaux, l'eau, les Basidiomycètes et Ascomycètes utilisant les courants d'air pour la propagation doivent s'équiper de sporophores adaptés pour la propulsion des spores. En effet, à échelle réduite, l'air possède une viscosité de sorte que les courants d'air s'amenuisent voire s'annulent au contact du sol ou des substrats solides. De ce fait, les spores doivent être libérées à une certaine hauteur de quelques centimètres à une dizaine de centimètres (147, 149). L'hyménophore est donc bien souvent surélevé par rapport au sol à l'aide d'un pied chez les *Basidiomycota*, ce qui favorise la dispersion des spores par les vents. Lors de l'absence du pied, ces champignons poussent généralement au-dessus du sol, par exemple sur des troncs ou des branches encore fixées (58) (**Figure 84**).

Pour être transportées par le vent, les spores doivent avoir un ratio taille/poids favorable, c'est-à-dire une taille suffisamment grande et un poids plutôt faible. Or, vu leur faible besoin nutritif pour germer, elles peuvent se contenter de faibles réserves nutritives favorisant ainsi leur taille minuscule. Cependant, comme l'air possède une viscosité, elles auraient tendance à être freinées durant leur lancement. Pour contrecarrer ce phénomène, les champignons se sont dotés de moyens de propulsion imprimant une forte accélération aux spores lors de leur libération (147, 149).

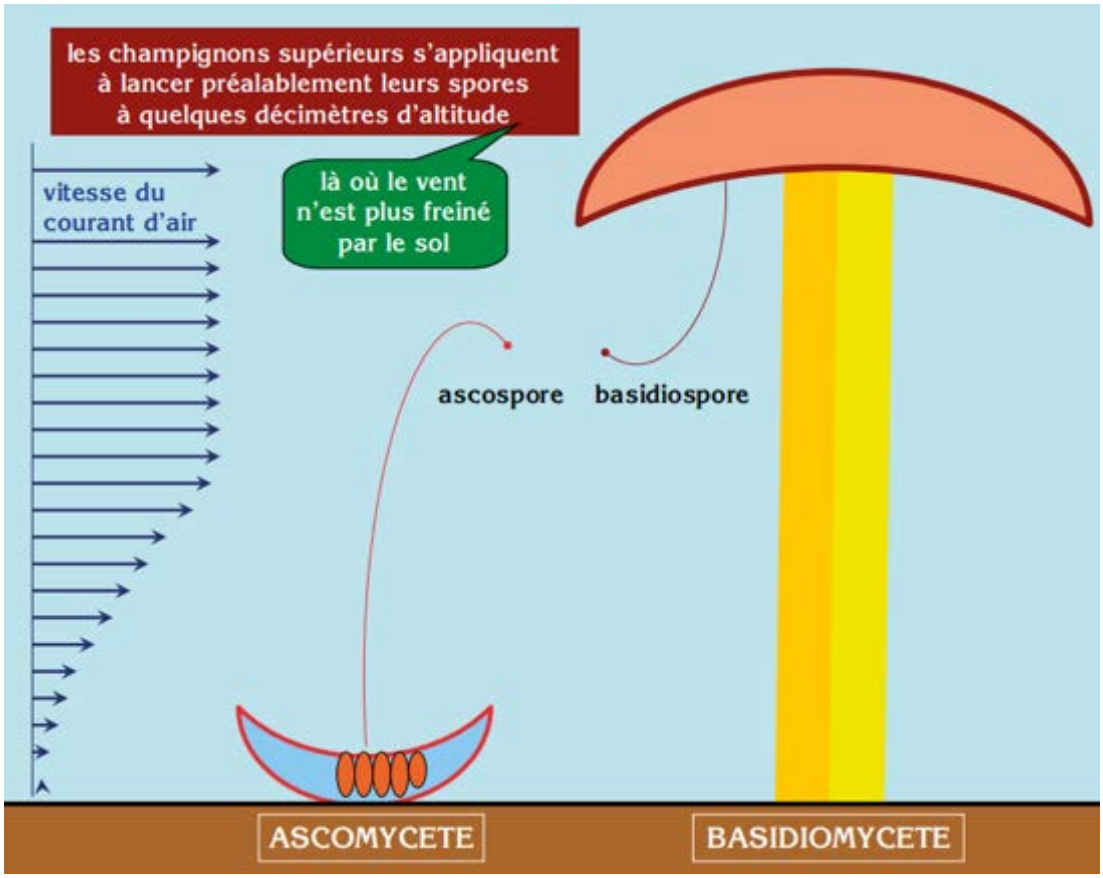


Figure 84 : Orientation de l'éjection des spores sous l'influence de la vitesse du courant d'air. *Source : extrait de* (147).

✓ Les ballistospores

À l'exception des gastéromycètes, dans la plupart des basidiomycètes, les basidiospores sont des ballistospores, c'est-à-dire qu'ils sont projetés activement hors de la baside par un mécanisme utilisant les tensions superficielles régnant autour de la spore (90, 130, 150).

Lors du développement de la spore, il se forme à l'intérieur de l'apicule, une zone composée d'un concentré gélatineux de protéines et de polysaccharides qui deviendra la goutte apiculaire ou goutte de Buller (90, 130, 149, 150). Elle va, au bout de trois heures, atteindre un diamètre de 0,6 µm (150) et attendre que la paroi externe de l'apicule se dissolve (90, 150). Une fois dissoute, le contenu hygroscopique de la goutte de Buller absorbe rapidement l'eau de l'air ambiant permettant d'augmenter sa taille (90, 130, 149, 150) en un diamètre moyen de 3 µm (150). L'augmentation de la goutte déplace la masse de la spore et son centre de gravité vers l'apicule (90, 149, 150) (**Figure 85**).

Simultanément apparait, à la surface de la face adaxiale au niveau de la plage supra apiculaire, une deuxième goutte par condensation de l'humidité ambiante. Cette goutte adaxiale augmente et progresse en direction de l'apicule (90, 130, 131, 147, 149). Ces deux gouttes se forment donc à partir de la condensation de la vapeur d'eau autour d'une substance hygroscopique extrudée de l'appendice hilaire et de la paroi

des spores par la présence de mannitol, parfois de glucose associé à d'autres composés osmotiques actifs sur la surface des spores (90, 149, 150) (**Figure 85**).

Les deux gouttes augmentent en taille puis finissent par fusionner provoquant une décharge immédiate de la spore. En effet, la coalescence de la goutte de Buller avec celle adaxiale provoque une redistribution rapide de la masse sur la surface de la spore en direction opposée de l'appendice hilaire et un déplacement du centre de gravité de la spore dans le même sens. Ainsi le système de gouttes/spores acquiert une énergie cinétique dirigée dans le même sens, ce qui exerce simultanément une force opposée dirigée sur le hile qui rompt le lien au stérigmate et éjecte de ce fait la spore (90, 130, 147, 150) avec une vélocité de 30 à 70 cm/sec et une accélération de départ de 3,240 « g » à 14 000 « g » voire 25 000 « g » (en moyenne 10 000 « g »). Tout ce processus se produit en environ 1 µsec (147, 149, 150). Une fois l'éjection de la spore terminée, la partie supérieure du stérigmate est fermée par un bouchon (90, 150). Le stérigmate participe également par sa rigidité à l'expulsion de la spore. Celle-ci est permise par une forte tension de turgescence induite par une grosse vacuole remplie de liquide. La vacuole apparait à la base de la baside puis, en se développant, va pousser tel un piston le cytoplasme sur la paroi de la baside et dans les spores (90, 150) (**Figure 85**).

Après avoir parcouru une distance horizontale de 0,1 à 1,0 mm, et plus rarement 2,0 mm maximum, les spores éjectées vont rapidement décélérer compte tenu de leur poids infime face aux forces de cohésion interfaciales dues aux frottements de l'air qui deviennent extrêmement importantes. En conséquence, elles vont tourner pratiquement à angle droit sous l'influence de la gravitation (90, 130, 147, 149), leur donnant une trajectoire caractéristique dite sporabola (90) (**Figure 86**). L'ensemble de ce mécanisme permet d'obtenir une force de projection suffisante sans être trop puissante donnant une trajectoire optimale pour une descente dans l'espace inter-lamellaire ou dans l'axe des tubes, sans risque de collage aux parois, jusqu'à arriver au flux d'air libre qui emportera la spore (147, 149). De plus, l'adaptation de la taille de la spore impacte la vitesse et la distance d'éjection, une spore réduite aura une distance plus élevée, de même la taille de la goutte de Buller impacte la distance et la vitesse d'éjection, plus elle sera grande plus la vitesse et la distance seront élevées. La variation imposante de la morphologie des spores des *Basidiomycota* reflète le contrôle de la vitesse et de la distance de la décharge des spores pour éviter qu'elles ne soient envoyées sur l'hyménium d'en face. L'évaporation de l'eau des champignons a également un rôle supplémentaire sur la dispersion. En effet, le refroidissement par évaporation des tissus producteurs de spores favoriserait une baisse de la température qui améliore la condensation de l'eau à la surface de celles-ci. De surcroit, l'évaporation de l'eau a pour effet de créer des flux d'air localisés qui peuvent éloigner les spores du sporophore (149).

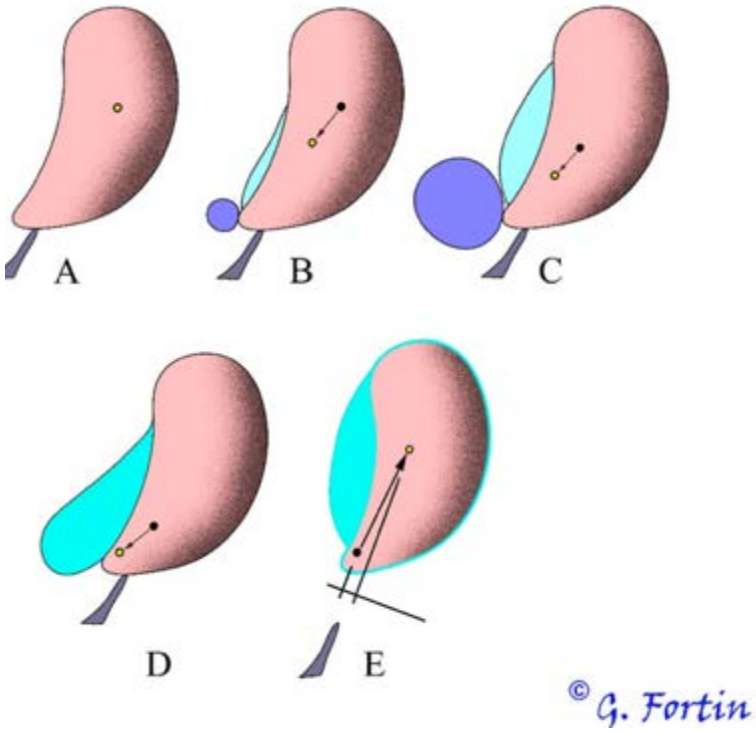


Figure 85 : Étapes du processus d'éjection des ballistospores.
Source : extrait de (150).

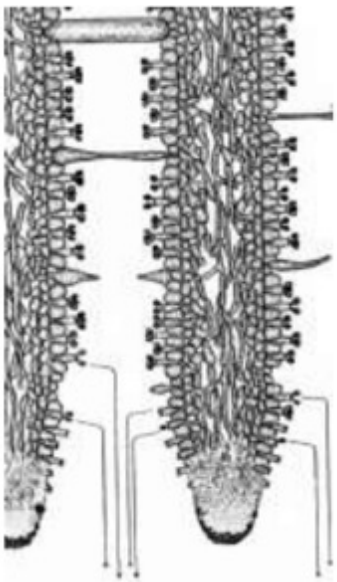


Figure 86 : Représentation d'une coupe transversale de lames fongiques avec divers cystides et basides décrivant la trajectoire sporabola après éjection.
Source : extrait de (130).

✓ Les statismospores

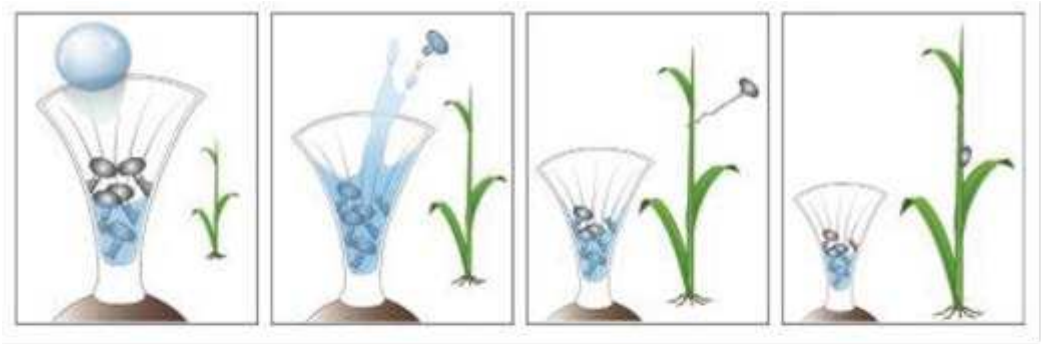
Les formes gastéroïdes présentent une libération plutôt passive des spores (58, 90, 130). Ces spores prennent le nom de statismospores. Elles ne sont pas éjectées (90, 130) et se séparent des basides décomposées par fracture du stérigmate, pour ensuite être généralement libérées par les gouttes de pluie éclaboussant le sporophore (130). Celles-ci compriment le sac contenant les spores, les forçant à sortir dans l'air par déchirure irrégulière du péridium ou par un pore comme les *Lycoperdon* ou les *Geastrales.* Ceci est réalisable par la fine couche supérieure de l'endopéridium qui est élastique et agit comme un soufflet lors du contact des gouttes d'eau. Pour les genres formant des sporophores en nid d'oiseau comme les *Cyathus*, les spores sont enfermées dans des péridioles exposés dans le sporophore mature plus ou moins ouvert et peuvent être compris dans une matrice mucilagineuse. Chaque péridiole comprend un cordon enroulé à l'intérieur d'une bourse. Lorsqu'une goutte tombe sur le bord du sporophore, la goutte glisse au fond de la coupe pour projeter un péridiole par éjection de l'eau en arc de cercle dans l'air par un effet de rebond. Le péridiole éjecté peut prendre une vitesse de 5 m par seconde et être propulsé jusqu'à un mètre. L'extrémité libre du cordon resté enroulé est recouverte d'un adhésif qui colle à la végétation. Dans ce cas, le cordon se déroule afin de freiner le péridiole dans son élan (90, 149) (**Figure 87**).

Pour *Sphaerobolus*, les spores sont comprises dans une gleba sphérique de 1 mm de diamètre qui est éjectées par un système de tremplin. Le basidiome est composé de six couches différentes. À maturité, il s'ouvre pour former une coupe tapissée d'un péridium élastique de forme concave et comprenant en son centre la gleba sphérique. Un système de pressurisation par osmose provoque des tensions qui s'exercent sur les différentes couches du péridium. Afin de libérer cette tension, le péridium bascule en forme convexe propulsant alors la gleba jusqu'à 6 mètres de distance (90, 149) (**Figure 87**).

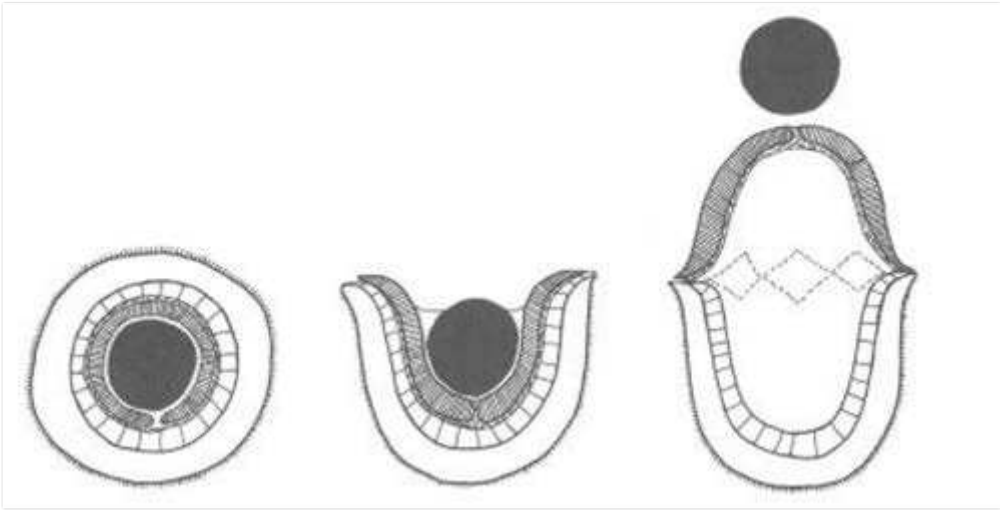
De plus, quand la forme gastéroïde est hypogée, les spores contenues dans la gleba sont incapables d'être éjectées dans l'atmosphère. Ces champignons émettent donc des substances volatiles analogues aux phéromones sexuelles des mammifères qui les déterrent et les consomment. Les spores résistantes à la digestion sont libérées dans les excréments à distance du point d'origine (83, 149).

La morphologie hypogée impliquerait un stade intermédiaire qui correspondrait à une forme sécotioïde qui permet de réduire la perte d'eau par évaporation, mais élimine la dispersion des spores par le vent et leur évacuation par la goutte de Buller. Tout comme les formes hypogées, ces espèces se sont adaptées pour favoriser une dissémination qui utilise parfois la consommation par les animaux comme par exemple les spores des *Rhizopogon* (149).

Il existe d'autres mécanismes comme l'élaboration d'un cirrhe contenant les spores. Le cirrhe a la particularité d'être collant. Il adhère donc aux insectes qui s'en approchent et qui serviront alors de mode de transport aux spores. De plus, des champignons comme par exemple certains *Phallales* sécrètent des attractifs chimiques volatiles afin d'attirer des insectes qui, une fois entrés en contact avec la gleba visqueuse, jouent le rôle de vecteur (90, 149).



Ejection des péridioles dans le genre *Cyathus*



Ejection de la gleba dans le genre *Sphaerobolus*

Figure 87 : Exemple d'éjection de statismospores.
Source : illustration extrait de (149).

- La dispersion des ascospores
  - ✓ Par décharge en « boulet de canon »

Au contraire des *Basidiomycota*, les spores sont à l'intérieur des asques dans lesquels se trouve une pression plus élevée qui s'accumule et permet des distances de tir plus longues en moyenne de 5 à 10 cm de l'hyménium et parfois des distances encore plus élevées de l'ordre de 30 cm pour *Ascobolus immersus* et 50 cm pour *Podospore fimicola*. Ceci permet d'avoir un hyménium couramment à la face supérieure du sporophore pour une projection de la spore en l'air (58, 90, 147). À l'exception des formes gastéroïdes où les spores sont libérées de manière passive par des asques en forme de sac ou globuleux (58, 90) (**Figure 84**).

Les hyphes ne disposent pas de pompe pour augmenter la pression interne des asques. Pour cela, le champignon exploite le processus d'osmose chimique. Le principe consiste pour les hyphes à accumuler dans leur épiplasme* des éléments ou molécules dissous appelés osmolytes (ions notamment de potassium et de chlorure (151), minéraux, sucres comme le mannitol) à des teneurs bien supérieures à celles de leur environnement aqueux naturel (90, 147, 151) (**Figure 88**).

Le mannitol ne suffit pas à lui seul pour induire une pression suffisante, car présent en trop faible quantité, il doit être accompagné des ions potassium et chlorure. L'hypothèse émise serait que l'augmentation préliminaire de la pression pousse les ascospores vers l'extrémité supérieure de l'asque. Chez les asques bituniqués, la paroi externe s'engorge mais n'éclate pas à ce stade. Cette augmentation est initiée par le mannitol qui est généré et s'accumule à mesure que l'asque mûrit et, en présence d'une humidité, suffisante initie l'étirement de la membrane (134, 151). L'étirement et l'amorcement de l'entrée d'eau dans l'asque activent les canaux ioniques. Il y aurait hypothétiquement une stimulation d'une pompe ATPase non identifiée qui sort des protons hors de l'asque entrainant dans celui-ci l'afflux de potassium et de chlorure (134, 151) (**Figure 88**).

Cette accumulation d'ions entraine l'afflux d'eau de l'extérieur vers l'intérieur des hyphes en traversant la paroi afin de réduire la teneur en éléments dissous. Cette entrée d'eau dans la cellule augmente rapidement l'étirement de la paroi de l'asque stockant l'énergie potentielle qui sera libérée lors de la rupture et augmente la pression interne (90, 134, 147, 151) capable d'atteindre des valeurs de l'ordre de 70 atmosphères (147) imprimant, lors de la libération des spores, une force d'accélération atteignant 500 000 à 850 000 « g » et une vitesse de 35 m (147, 151) (**Figure 88**).

En parallèle, les paraphyses qui ne sont pas communes à tous les *Ascomycètes* réalisant la décharge de spores s'engorgent d'eau pour fournir la contre-pression nécessaire pour maintenir l'asque vers le haut de l'ascome lors de son étirement, ce qui limite ainsi le risque d'éclatement de l'asque et aide à l'expulsion des spores (134) (**Figure 88**).

Pour éviter également la rupture avant l'expulsion, les asques répartissent l'accumulation de la pression uniformément. Pour ce faire, la paroi de l'asque doit devenir plus rigide à mesure qu'il s'étire et cela est possible grâce à la présence de microfibrilles qui s'étirent horizontalement dans la paroi ou dans la paroi interne et longitudinalement dans la paroi externe en cas d'asques bituniqués. Ainsi, l'étirement est contrôlé (134).

Une attache peut relier parfois les spores les unes aux autres avec une extrémité liée au pore tandis que l'autre extrémité reste libre. Cette liaison peut être

faite par des filaments d'actine, de microtubules, dans une gaine gélatineuse, la présence d'un périspore mucilagineux collant les spores les unes aux autres ou par des appendices qui s'entrecroisent entre eux. Cette agrégation des spores maximise la propulsion et la distance d'éjection des spores (90, 134). En effet, dans ce type de décharge, une spore plus grande dont la masse, la trainée et son volume sont augmentés subira moins de décélération que la plus petite spore et parcourra donc une plus grande distance (90, 149).

Si les conditions de décharge forcée ne sont pas optimales par la présence d'une faible teneur en humidité, le mannitol s'accumule suffisamment pour forcer l'extrusion des spores sous forme de cirrhus (147).

✓ La décharge passive

Pour les formes passives, le sac se déchire simplement pour libérer les spores. Dans les formes gastéroïdes hypogées, elles font appel comme pour les *Basidiomycota* à des phéromones sexuelles de mammifères afin d'être consommées. Par exemple, l'alpha-androsténol est une phéromone produite dans la salive des sangliers également produite par les champignons du genre *Tuber* (90, 149).

Dans les ascomycètes à périthèces, les asques peuvent s'allonger à travers le col pour décharger leurs spores sous pression, puis se rétractent pour laisser place à un autre asque comme le genre *Sordaria* (149) (**Figure 89**). Cependant, ce mécanisme n'est pas unique au périthèce, de nombreuses espèces exsudent des masses de spores et de sève collante pour former des cirrhes qui dépassent du périthèce et seront emportées par les insectes. Ou encore le genre d'*Ophiostoma* dont les asques qui se dissolvent à l'intérieur du périthèce pour libérer un suintement de spores (90, 149).

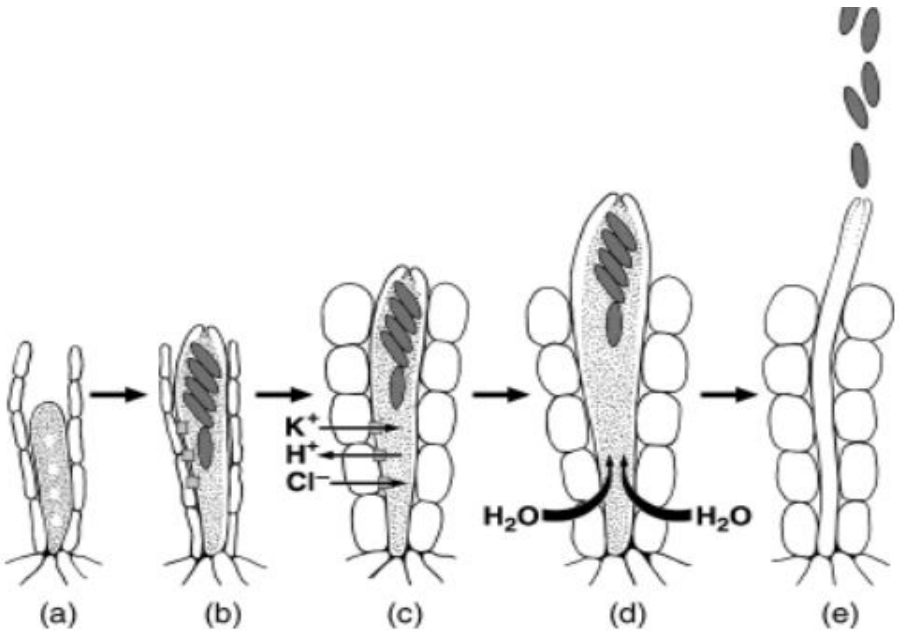


Figure 88 : Modèle de décharge forcée montrant le développement d'un asque basé sur *Gibberella zeae*.
Source : extrait de (134).

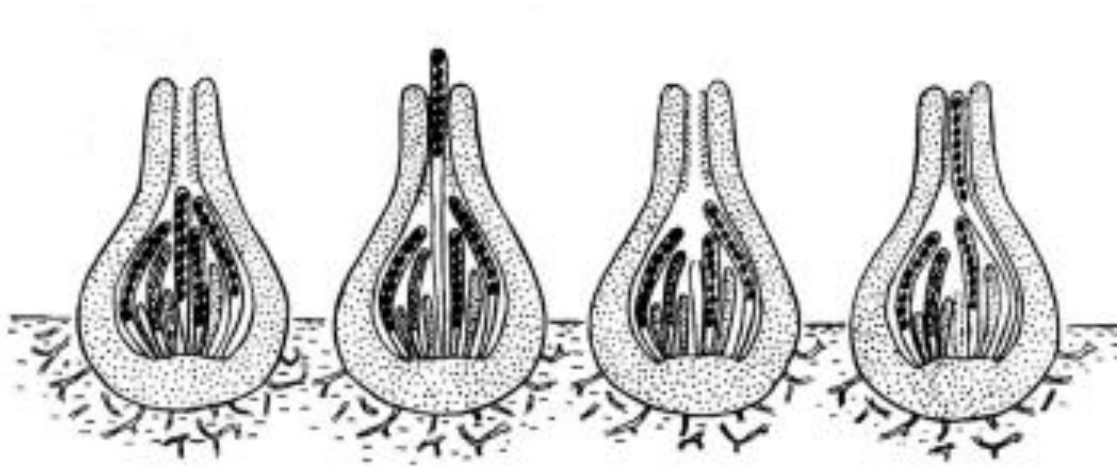


Figure 89 : Schéma de la libération asynchrone des spores dans un périthèce.
Source : extrait de (149).

- **Le cycle de vie des *Zygomycota***

Les *Zygomycota* sous l'effet de stress entrent en reproduction sexuée. Les hyphes de polarités opposées de deux individus vont s'entremêler. Lors de la détection d'une hyphe de type compatible, c'est-à-dire une de polarité négative et l'autre de polarité positive (86, 90, 110, 140, 152). Le processus de conjugaison gamétangienne est sous le contrôle de phéromones. Les colonies sécrètent des précurseurs qui sont convertis en acide trisporique par le mycélium compatible. Le mycélium de polarité négative libère du trisporol et celui positif produit l'acide 4-Déhydrotrisporique. La colonie de mycélium négatif possède l'enzyme de conversion de cet acide en acide trisporique, mais n'a pas l'enzyme de conversion de son propre trisporol, l'enzyme n'étant présent chez le mycélium de polarité positive. Chacun des mycéliums complémentaires effectue sa réaction de conversion et se couvre d'acide trisporique (90, 110) (**Figure 90**).

Une réaction télémorphotique commence par la formation d'excroissances aériennes nommées zygophores possédant une extrémité gonflée. Ils se rapprochent l'un de l'autre durant la réaction zygotropique. Lorsqu'ils entrent en contact, ils sont désignés par le terme de progamétocystes (progamétangia) et la réaction thigmotrope est enclenchée. Les progamétocystes se séparent de leur mycélium par un septa. À ce stade la paire de renflement est le gamétocyste (gamétanges) plurinucléé porté par un suspenseur. Cependant, la continuité cytoplasmique entre le suspenseur et le gamétange est assurée par la présence de pores sur le septum. Les gamétocystes vont fusionner, par dissolution de la région en contact entre les deux gamétocystes, pour produire un coenozygote (prozygosporangium) contenant plusieurs noyaux dans un cytoplasme en commun (86, 90, 110, 140, 152) (**Figure 90**).

Selon les genres, les noyaux vont s'apparier ou dégénérer pour ne laisser qu'une paire de noyaux puis réaliser une caryogamie. La paroi s'épaissit pour obtenir une structure résistante nommée zygosporangium contenant une seule zygospore permettant de survivre aux sécheresses, au froid ou à l'absence de nutriments durant plusieurs mois (67, 90, 140). Une fois les conditions adéquates réunies, le noyau subit une méiose et un sporange (« sporocyste de germination ») porté par un sporangiophore se développe aboutissant à la formation de spores méiotiques. Celles-ci vont se disséminer dans l'environnement et engendrer de nouveaux mycéliums haploïdes capables de fabriquer des sporocystes de la reproduction asexuée (86, 90, 110, 140, 152) (**Figure 90**).

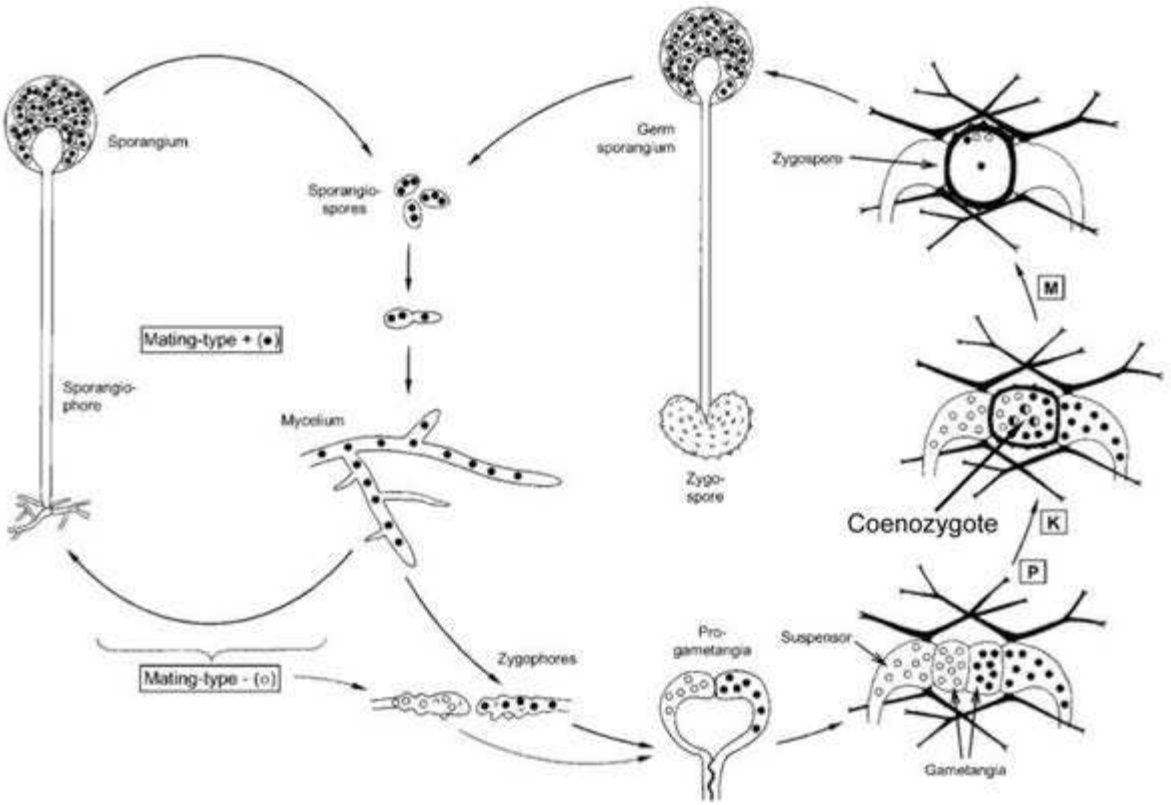


Figure 90 : Illustration du cycle de reproduction des *Zygomycota*.
Source : extrait de (90).

2.4.2. La reproduction asexuée

La propagation du champignon est majoritairement asexuée et correspond à la multiplication végétative. La reproduction asexuée est plus adaptée pour la propagation et dissémination de l'individu, car elle peut se réitérer au cours d'une même saison contrairement aux formes téléomorphes qui n'ont généralement lieu qu'une fois par an uniquement par l'union d'hyphes compatibles. De plus dès la germination des propagules, le mycélium produit est susceptible de rentrer directement en phase téléomorphe accompagnée de la création du sporophore dédié (58, 83, 129).

C'est un processus simple où il n'y a pas de brassage de gènes par opposition au processus sexuel. Le risque d'une reproduction uniquement asexuée est qu'à terme la plasticité nécessaire pour s'adapter à son environnement ne soit plus suffisante. Cette perte d'adaptation à long terme s'explique par le fait qu'un individu est reproduit sans modification de son patrimoine génétique (58, 83, 129).

La reproduction asexuée se réalise selon différentes propagules : par la fragmentation des hyphes du mycélium, la formation de mitospores (sporangiospores ou conidies), les sclérotes ou encore par des vésicules, les chlamydospores (82, 83, 87, 90) et des zoospores dans certaines classes particulières comme les *Chytridiomycota* (*non abordé*) (140).

Certaines espèces ont même une alternance des stades sur le sporophore. C'est le cas de *Asterophora lycoperdoides* qui voit sa chair du chapeau se transformer en conidies poussiéreuses ou chez *Xylaria longipes* qui développe les conidiophores suivis de périthèces sur une structure en massue (stroma) (58).

- Les mitospores

✓ Mitospores endogènes (endospores)

Les mitospores peuvent être produites de manière endogène. Elles sont issues d'un cloisonnement interne d'une cellule-mère appelée mitosporange. (82). Il arrive que les mitosporanges soient portés par une structure nommée mitosporophore. De plus, certaines espèces ont leurs mitosporanges regroupés sur un mitosporophore formant une masse variablement organisée, tel est le cas de *Glomus radiatum*. Ce mode de production concerne essentiellement les *Glomeromycota* et les *Zygomycota* (153).

✓ Mitospores exogènes (exospores)

Les mitospores peuvent aussi être générées en continu à l'extrémité de filaments spécialisés (86). Ces mitospores prennent le nom de conidies et concernent les *Ascomycota*, *Basidiomycota* et le groupe polyphylogénétique des *Deuteromycetes* (groupe artificiel qui comporte beaucoup de formes anamorphes d'*Ascomycota* et de *Basidiomycota*) (139, 153).

- Les sporangiospores

Les *Zygomycota* prolifèrent essentiellement par reproduction asexuée. Ils produisent des spores (sporangiospores) au sein de sporanges nommés aussi sporocystes. Les sporanges vont prendre différentes morphologies et différents mécanismes selon la sous-classe ou la famille d'appartenance (90, 110). Les spores sont ensuite dispersées par le vent, l'eau et les insectes (140, 149, 153).

Comme par exemple, anciennement les *Kickexellales* et leurs spores asexuées reposant sur des sporangiophores à la configuration très complexe, ramifiées et enroulées (90, 149).

Le genre *Pilobolus* quant à lui crée un sporangiophore particulier translucide rempli de liquide. Au sommet, est porté le sporange noir rempli de 30 000 à 90 000 spores. Sous ce sporangium se forme un bulbe qui fonctionne comme une lentille pour diriger la courbure phototropique du sporangiophore vers le soleil. Le liquide du sporangiophore contient des sels dissous et des sucres, le tout à la pression de 5 atm. Quand un anneau de la paroi cellulaire à l'extrémité de la vésicule se déchire, la décharge se produit propulsant le sporange par un jet du fluide du sporangiophore sur des distances en moyenne de 2,5 mètres à une vitesse moyenne de 32km/h (90, 149).

Chez les « *Mucor* » l'un des groupes les plus représentés, sous cette forme, le champignon génère régulièrement des stolons qui s'étendent sur le substrat et y adhèrent par des rhizoïdes (110, 140, 153). Sur ces stolons, sont produits des filaments dressés, les sporangiophores qui soutiennent les sporocystes. Le sporangiophore présente un sac contenant les sporangiospores formés sur une protubérance, la columelle, qui fait saillie dans le sporocyste et participe à l'éclatement du sporange (90, 110, 140, 153). Cette columelle est de forme piriforme ou globuleuse. Le sporocystophore (sporangiophore) est cloisonné ou non et éventuellement ramifié. Une structure supplémentaire est occasionnellement existante marquée par un renflement plus ou moins prononcé sous la columelle et prend le nom d'apophyse. À l'inverse, d'autres genres présentent un rétrécissement sous la columelle (110, 153). Certaines espèces possèdent plusieurs petits sporanges nommés sporangioles reposant sur une structure plus importante (90) (**Figure 91**).

Les spores produites sont de formes variées, globalement lisses ou ornementées, de couleur hyaline à jaune et sont libérées par déchirement de la paroi du sporange les contenant qui, éventuellement, persiste à la base de la columelle sous forme d'une collerette (90, 149, 153).

Enfin, des chlamydospores intercalaires, terminales ou en chaines sont possiblement présentes sur cette phase anamorphe (90, 153).

La différenciation des familles se fait par l'existence ou non de ramifications des sporocystes, de leurs formes, et de la présence d'une columelle, l'abondance des spores. La différenciation des genres des *Mucoraceae* se fait par l'aspect du sporocystophore, les groupements éventuels, la forme et la surface de la columelle, la présence d'apophyse et sa taille, la présence de rhizoïdes et de chlamydospores (153).

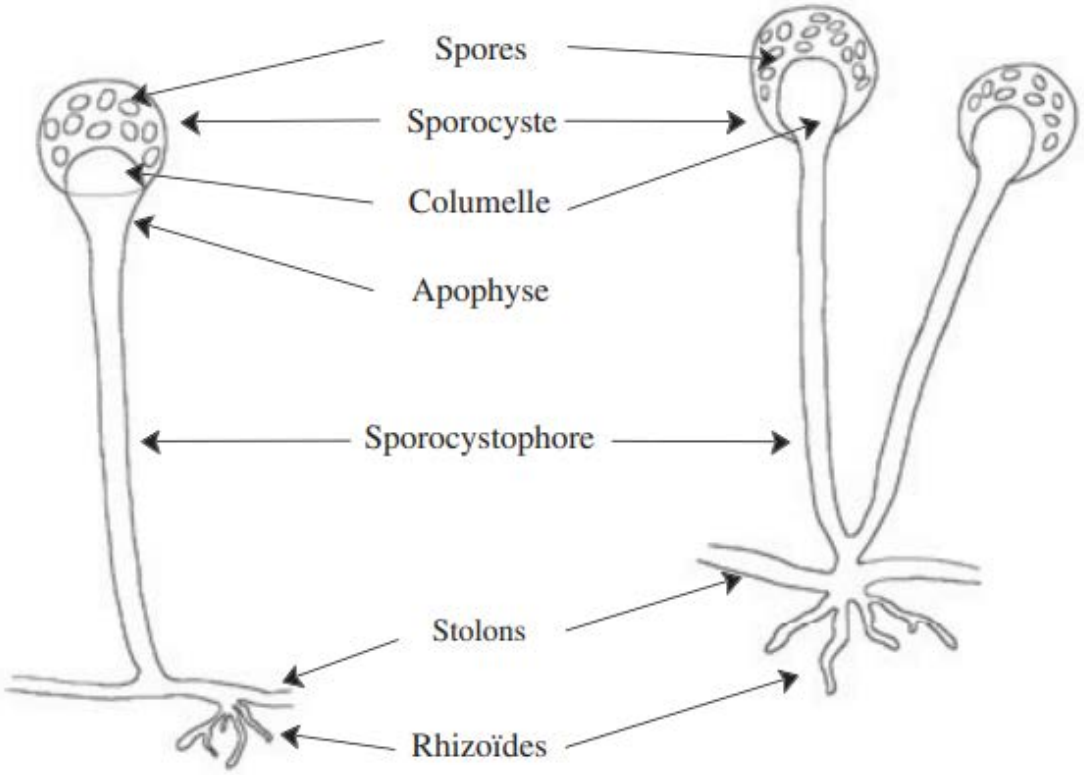


Figure 91 : Représentation de l'appareil reproducteur des *Mucorales*.
Source : dessin tiré de (153).

- Les conidies

Les conidies issues du bourgeonnement d'une cellule-mère, délimitées par une cloison après renflement, sont désignées blastoconidies (blastospores). Si elles proviennent de la différenciation du mycélium préformé, elles correspondent à des thallospores ou thalloconidies qui sont de deux catégories soit elles proviennent d'une fragmentation issue d'une hyphe préexistante et délimitée par une cloison avant un renflement, elles prennent alors le terme d'arthroconidies prénommées aussi arthrospores, ou encore oidia pour les conidies des oïdiums, soit elles proviennent de l'épaississement de la paroi cellulaire d'un compartiment hyphalique et sont prénommées chlamydospores (*voir* **Figure 92**) (90, 129, 139).

Elles sont libérées passivement par des forces extérieures, mécaniquement (éclaboussures d'eau, perturbations animales, matériels, humaines, vent) ou par répulsion électrostatique entre la spore et son pédoncule ou par des forces de turgescence dues à l'écoulement d'un liquide entre une cellule ampulliforme de connexion et une cellule de soutien à travers une buse notamment chez *Nigrospora oryzae* (140, 149, 154).

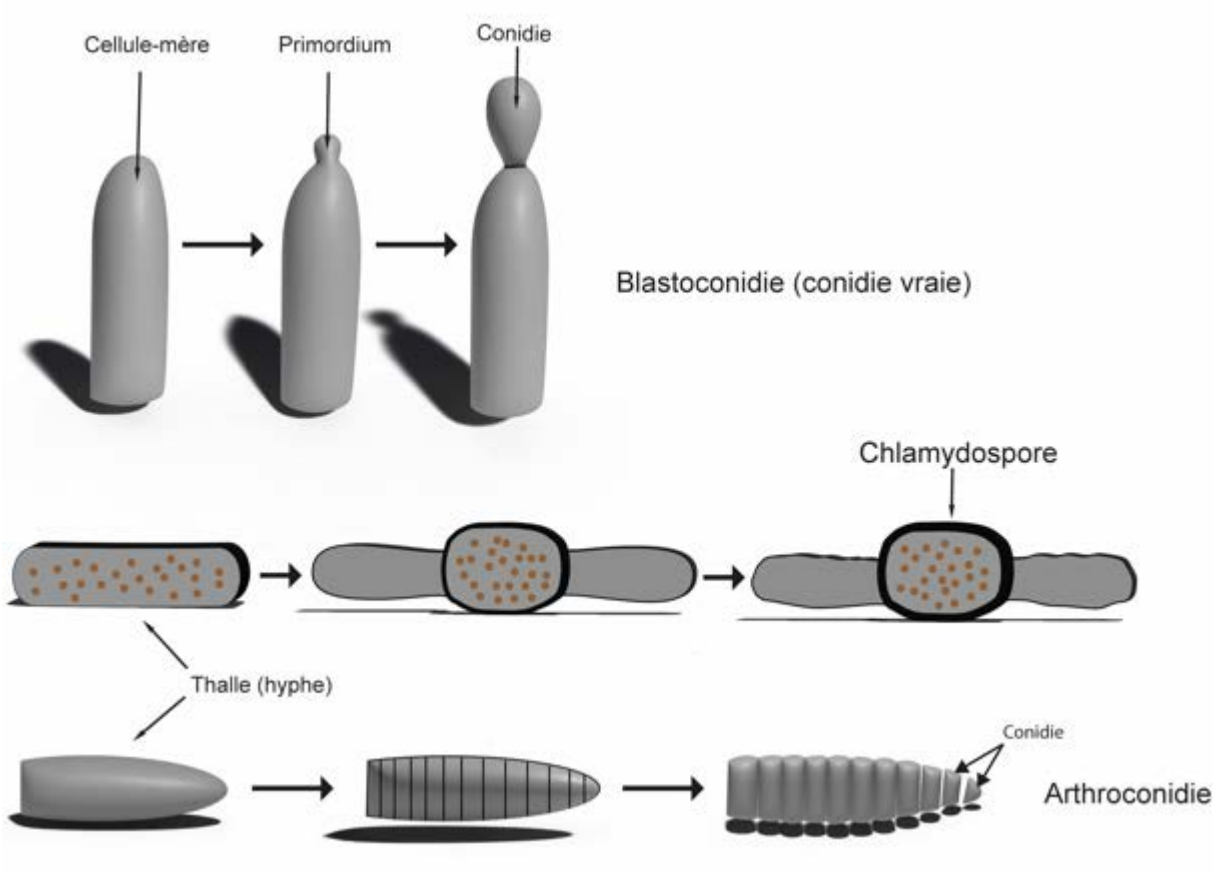


Figure 92 : Illustration des différentes productions des conidies.
Source : figure de X. CZECH, adaptée de (139).

✓ Le conidiophore

Le plus couramment, les cellules asexuées de type conidies sont formées par des hyphes spécialisées simples ou ramifiées de manière simplifiée voire très complexe avec plusieurs niveaux de ramifications, cloisonnées ou non, appelées conidiophores. (58, 110, 129, 139, 140).

Les conidiophores sont issus du mycélium, soit de façon isolée (conidiophore mononémé) dans les formes hyphales soit de manière groupée dans des structures diverses appelées conidiomes dans les formes conidiomales. Ainsi, la production de conidies (conidiogénèse) se fait par des modes et des structures diverses utiles à la détermination (139, 140).

Les conidies sont produites plus exactement par une cellule-mère hyphale (cellules conidiogènes) éventuellement portée par un conidiophore, l'ensemble constituant l'appareil conidien (58, 139, 149). Cette cellule est plus ou moins confondue avec le conidiophore ou bien définie sur une structure simple ou complexe. Son mode de production va déterminer le type de conidie (139). Dans certains cas, la cellule composant une ramification est bien distincte et se prénomme alors une métule. Elle porte la cellule conidiogène bien souvent de type phialide dans cette situation. Les métules sont en nombre et de disposition variable par exemple triverticillées. Les

métules peuvent avoir des longueurs inégales ou égales, avec une apparence plus ou moins cylindrique, mais peuvent être légèrement clavées ou vésiculées (*voir* **Figure 93**) (140, 155).

Un autre caractère est le type de conidiophore, celui-ci peut être micronémé, c'est-à-dire que la conidie prend naissance directement sur le mycélium. Lorsqu'une hyphe préexistante se transforme en conidie, il est possible de considérer que le conidiophore est inexistant. Quand le conidiophore est peu différencié, mais tend à éloigner la conidie du mycélium, il prend le terme de semi-macronémé et enfin lorsqu'il est bien différencié et typiquement constitué d'un stipe, de ramifications stériles et de cellules conidiogènes, il est nommé macronémé (*voir* **Figure 93**) (139).

Enfin, des caractères tels que la dimension, la couleur et l'ornementation de tous les éléments du conidiophore entrent en considération dans la détermination (155).

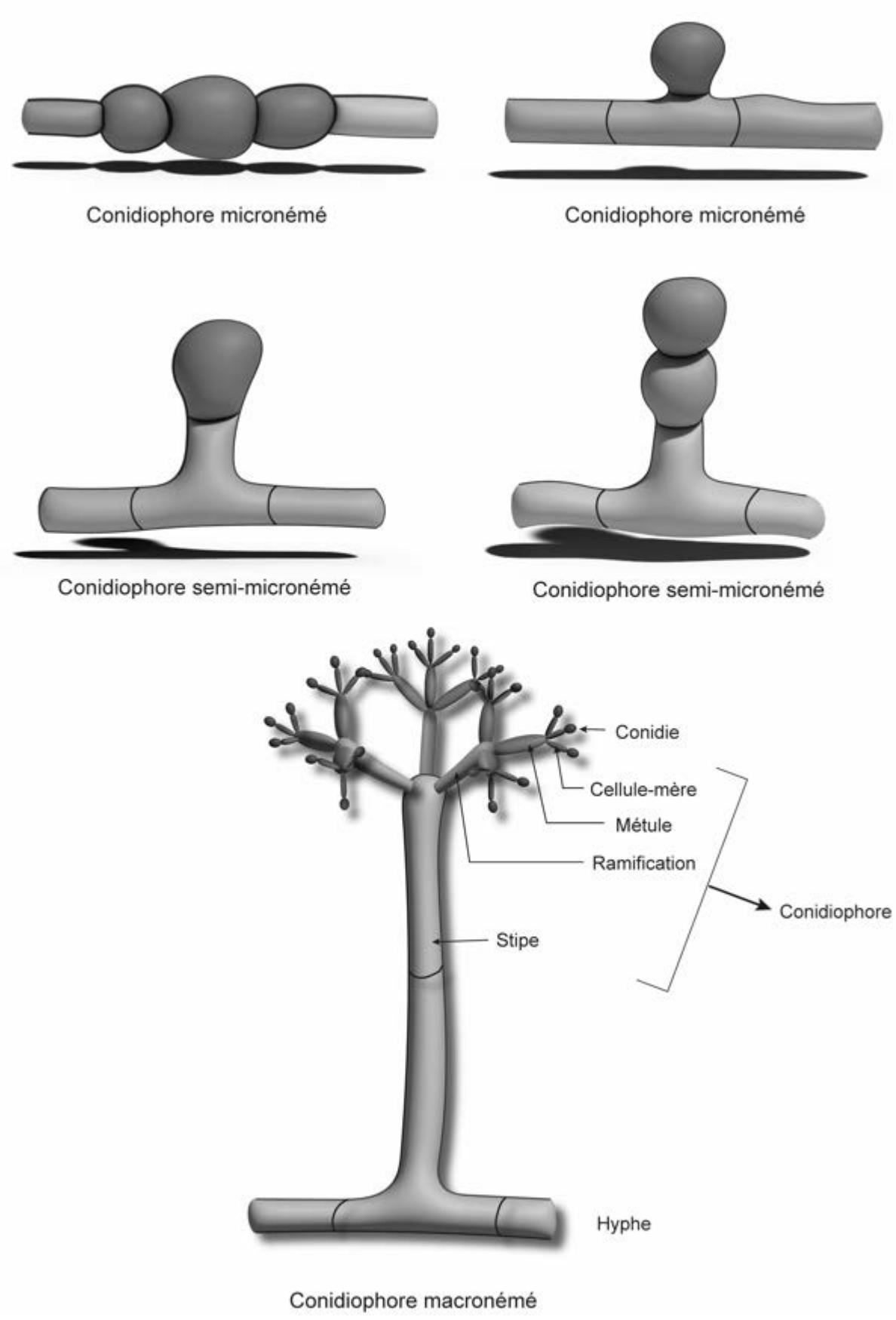


Figure 93 : Illustration représentant différents types de conidiophores.
Source : figure de X. CZECH, schéma élaboré d'après (139).

✓ Les différents groupements des conidiophores

Ces structures sont des conidiomes aux morphologies variées et aux termes diversifiés en lien avec cette configuration (129, 139). L'ensemble des structures est produit par une masse mycélienne plectenchymateuse qui présente différents types de textures selon que le tissu fongique est composé d'hyphes courtes et discernables (arrondie, rectangulaire…) ou d'hyphes allongées indiscernables (entremêlées, parallèles…). Ces textures sont éventuellement spécifiques de certains conidiomes (139, 154).

Les conidiophores sont premièrement groupés à l'intérieur d'un conceptacle qui est un organe plus ou moins clos possédant sa propre paroi renfermant les conidies et conidiophores. Ce conceptacle prend diverses morphologies aux termes variés (139).

○ Les pycnides

Les pycnides sont des cavités sphériques à paroi généralement mince contenant les conidiophores et les conidies sur sa paroi interne (90, 129, 140, 152, 156). Cette cavité est unique et n'est pas convolutée ni multiloculaire. Cependant, elle peut être soit close ou munie d'un ostiole papilleux ou rostré à son extrémité. La pycnide peut s'établir différemment dans le substrat, elle est possiblement immergée avec parfois un bouclier de tissu fongique (clypeus), semi-immergée ou superficielle reposant ou non sur un subiculum (tissu fongique lâche). La pycnide est soit glabre soit disposée de soie. Les conidies prennent le nom de pycnospores (139, 156). Les conidies peuvent s'échapper de l'ostiole sous forme d'une masse visqueuse ou d'un tortillon appelé cirrhe (156). Les pseudopycnides sont formées à la différence des pycnides à partir d'un stroma de forme très variée (aplatie, hémisphériques…). Elles sont pourvues d'une paroi épaisse et de cavités uniloculaire à pluriloculaire. Dans le substrat, la pseudopycnide sera soit immergée, semi-immergée ou superficielle. La libération des conidies se fait par une déhiscence, par un ostiole, une fente ou une déchirure irrégulière (139).

○ La thyriopycnide

La thyriopycnide est une structure aplatie en forme de bouclier radié avec ou sans pied central (139).

○ Les cupules

Les cupules ont une forme de disque lorsqu'elles sont sessiles ou de coupe lorsqu'elles sont stipitées. En position généralement superficielle, elles s'ouvrent largement à maturité et sont souvent ornées à la marge d'hyphes stériles ou de soies (pigmentées ou hyalines) aux cloisons variables (139).

Les conidiophores et les conidies sont regroupés à la surface d'un organe qui est un réceptacle aux formes variées (139) :

- Les acervules

Les acervules sont des agrégats de filaments mycéliens enchevêtrés en un stroma basal peu développé (tissu pseudoparachymenteux) et solidement attaché sur un tissu végétal qui le recouvre et ainsi délimite une cavité. Il n'y a pas de paroi fongique à cette structure, les conidiophores reposent sur le plancher (stroma) de la cavité et sont libérés par rupture des tissus de l'hôte. L'acervule peut être sous-cuticulaire, intra-épidermique, sous-épidermique, sous-péridermique. De plus, des soies sont occasionnellement présentes parmi les conidiophores ou à la marge du conidiome (90, 139, 140, 152, 156).

- La synnema

Une synnema (synnemata au pluriel) aussi nommée corémie est une agrégation de conidiophores formant une colonne compacte au sommet de laquelle les conidies se développent pour former un capitulum. Les conidiophores sont agrégés en une colonne compacte. Le développement peut aussi se faire sur l'intégralité de la corémie. Il existe des synnemata composées, c'est-à-dire qu'elles disposent de ramifications latérales fertiles réparties sur un axe central principal (90, 129, 139, 140).

- La sporodochie

La sporodochie (le sporodochium, sporodochia) : c'est une structure concentrée en un stroma superficiel et érompant (qui apparait après avoir fait sauter le substrat) ayant l'aspect d'une pustule. Parfois, le stroma est réduit et pulviné ou possède des conidiophores cespiteux (90, 139).

- ✓ Les caractéristiques des conidies

Des caractéristiques propres aux conidies sont intéressantes pour les déterminer. En voici quelques-unes :

- ❖ Une distinction est faite en fonction de la taille des conidies.

En cas de petites tailles, elles sont classées sous la dénomination de microconidies et inversement de macroconidies en cas de grande dimension. Les microconidies sont suspectées de se comporter parfois comme des spermaties, c'est-à-dire des organes mâles notamment dans les *Sclerotiniaceae* où elles sont produites sur le mycélium, sclérote, et les stromas. Les deux types de conidies peuvent être présents sur le même mycélium (129, 154, 155, 157).

❖ La disposition des cellules-mères sur le conidiophore

Comme il a été vu précédemment, les cellules conidiogènes peuvent être indifférenciées ou peu différenciées en position intercalaire, terminale, ou latérale sur l'hyphe.

Mais lorsqu'elles sont bien distinctes des hyphes végétatives, elles s'insèrent directement sur le mycélium ou sont portées par un conidiophore bien délimité. Elles possèdent dans cette dernière configuration différentes variétés d'insertion. À titre d'exemple, il est possible que les cellules conidiogènes (cellules-mère) se regroupent sur une extrémité dilatée du conidiophore formant une tête aspergilaire appelée ampoule (*Aspergillus),* ou en verticille en nombre variable situé au sommet du conidiophore pour créer un pinceau *(Peniccilum),* ou en verticilles placés en nombre variable le long de l'axe du conidiophore *(Verticillum)* (153, 155, 157, 158). Les verticilles peuvent être eux-mêmes ramifiés par des verticilles qui produisent des cellules conidiogènes à différents étages (158).

❖ La disposition des conidies sur le conidiophore

Lorsque la conidie se développe au sommet terminal du conidiophore, elle est acrogène. Si elle est produite latéralement, elle est dite pleurogène. Lorsque les deux manières de développement sont concomitantes sur le même conidiophore, elles sont acropleurogènes (139).

❖ La disposition des conidies entre elles

Lorsque les conidies ne sont pas produites à la chaine, elles restent solitaires, mais peuvent être plusieurs sur un même conidiophore. Lorsque les conidies sont produites successivement par une cellule-mère, elles forment alors une chaine. Deux possibilités existent, la conidie la plus jeune est à la base de la chaine qui est alors basipète ou la conidie la plus jeune est au sommet et la chaine est acropète. Dans ce dernier cas, la chaine acropète peut être simple ou ramifiée à la différence de la chaine basipète (139, 149, 152–154).

Les conidies, selon leur mode de développement, se retrouvent avec la possibilité de groupement dit en grappes lorsque les conidies sont produites sur une cellule-mère qui s'accroit (type sympodial) ou qui se raccourcit par fragmentation (arthroconidie méristématique). Elles peuvent aussi se regrouper en une masse lorsqu'elles sont produites de manière synchrone sur une tête apicale. Et enfin, lors de la production par des phialides, au lieu d'être en chaine, elles vont s'agglomérer grâce à une substance adhésive qui les maintient au sommet des phialides pour donner ainsi une forme de « balle » ou de « tête » (152, 153, 158).

- ❖ Le nombre et le positionnement des cloisons ainsi que la forme de la conidie

Dans le cas d'absence de cloison, la conidie est unicellulaire et se nomme aménospore. Lorsqu'elle est bicellulaire donc avec une cloison transversale, elle est prénommée didymospore. Phragmospore signifie que la conidie est pluricellulaire avec des cloisons transversales. Les conidies muriformes à cloisons transversales et longitudinales sont des dictyospores. Ensuite, les conidies peuvent être très allongées unicellulaire ou septées, elles sont donc appelées scolecospores.

Il existe également des conidies spiralées (enroulement bidimensionnel) ou hélicoïdales (enroulement tridimensionnel), unicellulaires ou septées nommées hélicospores (139, 158). L'enroulement des conidies bidimensionnel peut se faire de l'intérieur vers l'extérieur ou inversement. Des caractéristiques comme le nombre et la dimension de l'enroulement, l'épaisseur de l'hyphe enroulée, le nombre de cloisons sont à prendre en compte. Les hélicospores ne seront jamais retrouvées dans le type phialidique et blastique percurrente (158).

Les conidies en étoiles plus ou moins régulières unicellulaires ou septées portent le nom de staurospores ou conidies tétraradiées. Elles concernent pour la plupart des espèces aquatiques. Ces spores peuvent prendre des formes variées et complexes (139, 158).

En plus de ces grandes caractéristiques morphologiques, les spores prennent plusieurs variations de formes comme fusiformes, globuleuses, à bec marqué, ampulliformes, incurvées (153, 157), biconiques (158).

- ❖ L'ordre d'apparition des cloisons

Dans les conidies septées, se distinguent deux catégories d'ordres d'apparition : les holospores et les acrospores. Dans les holospores, les cloisons apparaissent de manière alternée de part et d'autre d'une cloison initiale. Concernant les acrospores, l'apparition des cloisons se succède l'une après l'autre (139).

- ❖ L'origine de la paroi des conidies

Lorsque toutes les couches de la paroi de la conidie sont formées en continuité avec celles de la cellule-mère, la conidie est holoblastique. Quand la paroi de la cellule conidiogène rigide s'ouvre, l'initiale de la conidie est poussée à travers l'ouverture et s'entoure d'une paroi nouvellement formée. La conidie est donc formée à l'intérieur de la cellule-mère. Elles sont désignées conidies entéroblastiques (90, 139, 149, 154).

❖ La structure de la paroi et sa résistance

Chez les conidies phragmospores, selon la paroi et la cloison, se distinguent deux types de conidies. Les conidies euseptées ont des parois et cloisons se rapprochant de celles des hyphes fongiques et vont se déchirer par écrasement sous la lame. Les conidies distoseptées possèdent de fausses cloisons dues à la présence de loges internes accolées entre elles. Ces loges sortent lors de la cassure des conidies (90, 139).

Cette loge s'explique par la présence d'une couche supplémentaire dans la composition de la paroi et de consistance fibreuse, non mélanisée possiblement subdivisée (139).

La paroi est généralement composée de 2 couches nommées A pour la plus superficielle et B pour la plus profonde. La couche B peut se subdiviser en couches nommées B1 et B2. Enfin, une couche supplémentaire nommée « C » est parfois présente et a la possibilité de se subdiviser également en C1 et C2 (139). De ce fait, la paroi d'une conidie est plus ou moins épaisse (139, 153, 157).

❖ La pigmentation

La paroi fongique peut être dotée de mélanine ou d'autres colorations qui donnent des aspects différents à la conidie. Elles sont possiblement hyalines donc incolores, blanches ou d'aspect clair. Il existe des conidies aux couleurs vives (vert, jaune…) et aux couleurs sombres dues à la mélanine (brun, noir, brun-vert…) (139, 153, 157).

❖ La présence d'ornementations

La paroi des conidies peut être lisse ou porter des ornementations (verruqueuses, échinulées) liées au relief de la couche la plus superficielle de la paroi des conidies. Des ornementations plus conséquentes et de formes variées peuvent garnir la conidie. Ces dernières sont d'origine acellulaire comme des cils, gaines, appendices mucoïdes de formes et de localisations variables ou d'origine cellulaire comme des appendices simples ou ramifiés aux localisations diverses (139, 157).

❖ La présence de pores ou de fentes germinatifs

Ces structures sont davantage visibles sur les conidies colorées en raison de leur apparence plus claire de forme allongée ou en point due à l'amincissement des couches de la paroi par l'absence de mélanine à l'endroit où elles sont présentes entrainant une fragilité de cette zone qui facilitera la sortie du tube germinatif (139).

❖ Hile et cicatrice conidienne

Les conidies possèdent un hile qui correspond à la zone d'insertion sur la cellule-mère. Dans le cas d'une production en chaine avec genèse d'une conidie par une autre conidie, la cicatrice conidienne, trace de l'insertion de la conidie, est présente sur la cellule-mère et sur la conidie ayant produit l'autre conidie (139).

Leur morphologie est modelée par le type de libération conidienne (sécession conidienne) qui peut être un clivage au niveau de la couche médiane de la paroi (sécession schizolytique) ou l'amincissement de la paroi de la cellule-mère à un endroit plus ou moins précis devenu fragile et qui alors se brise (sécession rhexolytique) (139).

✓ Les modes de production des conidies

Il existe plusieurs modalités de production des conidies donnant des aspects variés aux conidiophores que l'on regroupe dans deux classes : les conidies thalliques et les conidies blastiques (139, 149, 153, 154).

Premièrement, les conidies thalliques sont composées des :

❖ Chlamydospores

Les chlamydoconidies ou chlamydospores sont assez lourdes et ont une paroi épaisse. Elles se forment à l'intérieur d'une section d'hyphe qui se renfle et dans lequel le cytoplasme s'est condensé. Elles peuvent se former l'une à côté de l'autre pour donner de courtes chaines. Ces cellules de la multiplication végétative présentent une panoplie de formes et couleurs caractéristiques d'espèces. Elles sont produites à la surface de sporophores destinés à la reproduction sexuée plus précisément au niveau du revêtement cuticulaire ou de la chair du pied soit par le champignon lui-même soit par d'autres champignons parasites des sporophores. (128, 129, 139, 140, 153).

❖ Arthroconidies (le type thallique-arthrique)

Elles se forment à partir d'une hyphe préexistante qui subit une septation, une désarticulation, c'est-à-dire une séparation des cellules qui s'individualisent par dissolution des septa et éventuellement un renflement. Il est possible qu'elle soit portée par un conidiophore où les ramifications se sont fragmentées, renflées et recouverte d'une paroi plus ou moins épaisse et possiblement ornementée (90, 139). La prolifération de la cellule conidiogène peut se produire de différentes manières, comme par la formation d'un nouveau point de croissance dans la région du conidiophore situé sous le point de formation de la première conidie (90, 139).

- ❖ Arthroconidies méristématiques

L'extrémité de l'hyphe-mère se renfle préalablement au cloisonnement et se transforme de manière basipète en conidie (139). Ainsi, les conidies se forment de façon progressive et rétrograde (du sommet jusqu'à la base de l'hyphe) et sont ensuite libérées (153). Ce type de conidie est un intermédiaire entre thalloconidie et conidie vraie (139). Certains auteurs les considèrent comme une conidie blastique appelée type blastique régressif (153). Les conidies peuvent apparaitre sous forme de grappes où elles sont alternées latéralement entre elles (139, 153).

- ❖ Conidie holothallique qui est un développement thallique solitaire ou terminal

L'hyphe-mère se renfle à son extrémité par un article terminal ou latéral puis s'individualise via un cloisonnement de sorte à l'isoler du reste de l'hyphe avec un épaississement de la paroi parfois mélanisée. Le développement se termine par une conidie unicellulaire ou une conidie dont l'intérieur du renflement se cloisonne successivement (pluricellulaire). La conidie se sépare par sécession schizolytique ou rhéxolytique (90, 139, 153, 154).

<u>Deuxièmement, les conidies blastiques se composent des :</u>

- ❖ Aleuriospores et monoblastospores : production blastique solitaire (*Aleuriosporés* et *Monoblastosporé*)

La conidie aleuriospore est produite par bourgeonnement avec sa paroi en continuité avec celle de la cellule-mère comme tous les *Blastosporées* (conidies holoblastiques) et reste solitaire. Elle se forme par renflement du sommet de la cellule-mère et se cloisonne à sa base (139). Une cellule-mère peut parfois produire plusieurs conidies sur des sites différents latéraux et contigus où la paroi est la moins mélanisée (139, 153). Elle se forme sur des conidiophores avec des systèmes de ramification plus ou moins complexes parfois regroupés dans une grande variété de conidiomes. De plus, tous les types morphologiques des spores et de sécessions sont représentés dans cet ensemble (139).

La conidie prend le nom de Aleuriospore lorsqu'elle est produite de manière hyphale et prend le nom de Monoblastospore lorsqu'elle est produite de manière conidiomale (139).

Une synanamorphe peut également être rencontrée dans certains genres avec des exophialides, endophialides percurrentes (annelide) (139).

❖ Acroblastospores : production blastique acropète (*Acroblastosporés)*

Une nouvelle conidie holoblastique ou deux voire, quelques fois, plusieurs sont produites par la conidie précédente et ainsi de suite. Les conidies unicellulaires ou pluricellulaires restent accolées les unes aux autres formant alors une chaine acropète pouvant être plus ou moins ramifiée (139, 153, 158).

Dans ce groupe, les spores sont possiblement septées ou sont éventuellement formées dans des conidiomes tels que les corémies et les sporodochies mais jamais sur des pycnides et acervules (139). Une particularité de ce groupe, le genre *Periconia* présente des conidies formées sur des chaines acropètes mais avec une maturation basipète des conidies (139).

❖ Sympodulospores : le type blastique sympodial (*Sympodulosporés*)

Après formation d'une conidie holoblastique, il y a une repousse sous-apicale latérale de la cellule-mère qui produit un nouveau bourgeonnement et ainsi de suite pour obtenir la formation d'un bouquet de conidies solitaires sur une cellule-mère variablement allongée et renflée. Les conidies reposent sur un isthme qui donnera à la base des conidies un hile soit apiculé (pointu), tronqué (hile plat), soit cicatrisé (hile bombé). Sur le conidiophore une cicatrice conidienne plus ou moins pointue persiste (139).

Dans ce type de production, les conidies restent solitaires c'est-à-dire que les conidies ne bourgeonnent pas en une autre conide et qu'elles ne sont pas produites sur la même insertion (139).

Cette alternance de phénomènes de bourgeonnement terminal et de reprise de croissance, selon la position des repousses et leur longueur, donnent un aspect morphologique dit en sympode ou « zig-zag » de la cellule-mère où chaque angle correspond soit à un site de bourgeonnement soit à un conidiophore en râpe (139, 153).

Dans ce groupe, le conidiophore va de la simple ramification fertile aux appareils sporifères complexes. Dans certains cas, des nœuds fertiles peuvent se créer à différentes hauteurs. Les conidiophores sont, dans certains genres, regroupés dans des conidiomes aux morphologies diverses (139).

Enfin, ce type de croissance sympodiale peut se retrouver dans les *Porosporés, Arthrosporés, Acroblastosporés.* En plus de la croissance sympodiale, des repousses percurrentes peuvent s'ajouter (139).

- ❖ Botryoblastospores : production blastique synchrone (*Botryoblastosporés*)

Les conidies sont produites simultanément de façon holoblastique sur une tête apicale renflée ou allongée du conidiophore. Les conidies peuvent être solitaires ou former des chaines acropètes (139, 153).

Le conidiophore, dans certains groupes, peut aussi proliférer. La première ampoule devient intercalaire et de nouvelles têtes renflées sont produites. Les conidiophores ont la possibilité d'être ramifiés en arbuscules plus ou moins régulièrement avec, à l'extrémité de chaque branche, une tête fertile. Enfin, dans les *Botryoblastosporés,* il est possible d'observer un rassemblement sous forme de conidiome. Les têtes renflées peuvent aussi être liées à une repousse de manière sympodiale qui met en jeu de supposées conidies primaires donnant des conidies secondaires plus ou moins simultanément et sont libérées avec l'ampoule (139, 158)

- ❖ Porospores : production blastique porique (*Porosporés*)

La conidie est formée de manière holoblastique à partir d'un pore dans la paroi disposé sur le conidiophore. Le pore est rendu visible par un épaississement annulaire mélanisé sur sa bordure au niveau de la cicatrice conidienne. Un pore est également visible au niveau du hile de la conidie. Ces types de conidies peuvent rester solitaires, en bouquet et former des chaines acropètes (139, 153). Les *Porosporés* sont tous mélanisés (139).

Il existe des intermédiaires qui ne présentent pas d'épaississement sur le hile de la conidie rendant difficile de déterminer la présence du pore. Les porospores sont produites sur des appareils conidiens variés avec, par exemple, des repousses percurrentes ou subapicales, sur des têtes ou nœuds fertiles renflés ou non (139).

Dans ce groupe des porosporés, les conidies sont unicellulaires, bicellulaires, phragmées ou dictyées de manière euseptée ou distoseptée (139).

- ❖ Les phialospores : production blastique phialidique (*Phialosporés*)

Les conidies sont issues du bourgeonnement répété d'une cellule-mère bien différenciée appelée phialide (90, 139, 153). Les phialides ont la forme de bouteilles renflées au milieu avec une partie apicale effilée qui se termine occasionnellement par une collerette et une base étroite (90, 153).

Ce sont des conidies entéroblastiques contrairement aux autres. Se distinguent les exophialides où le point méristématique (zone de renflement et de cloisonnement

de la cellule mère) est au sommet de la phialide et les endophialides où le point méristématique se situe dans le col de la phialide (129, 139).

Initialement, la première conidie est entourée par la paroi apicale de la phialide et est en réalité holoblastique. La paroi de la phialide se brise transversalement à son extrémité ainsi, la conidie est entourée d'une paroi nouvellement formée et d'une coiffe correspondant à l'extrémité brisée de la phialide poussée vers l'extérieur. La nouvelle paroi de la conidie est sécrétée sous forme de cylindre à partir de la surface du cytoplasme à l'intérieur de la phialide. Avant l'extrusion de la conidie, un septum se développe à l'intérieur de la phialide sous son col, à la base de la conidie. La partie ouverte de la phialide peut persister sous forme de collerette qui peut s'épaissir par dépôt de matériel pariétal des conidies produites à la chaine (90).

Les conidies peuvent rester attachées les unes aux autres et former ainsi une chaine basipète non ramifiée (90, 139, 153) ou glisser les unes sur les autres pour se rassembler en un amas ou en une forme de « balle » au sommet de la phialide (139, 153).

Enfin, une autre configuration vient s'ajouter aux précédentes, les phialides disposées en têtes aspergilaires (*Aspergillus*) ou en pinceau (*Paecilomyces, Penicillium*) (153).

- Les annellospores : *Annellophorés (Annellosporé holoblastique) et les Annelidés (Annellosporés entéroblastique)*

Elles forment un groupe hétérogène caractérisé par la cellule-mère et non pas par la conidie dont l'origine de ces dernières est variée. Des formes conidiomales sont aussi possibles (139).

Les conidies sont produites par des cellules-mères appelées annelides ou annellophores qui repoussent de manière percurrente caractérisée par un allongement de celles-ci et la présence d'une cicatrice circulaire à leur sommet (139). L'annelide produit à son extrémité apicale une conidie, puis la cellule-mère reprend sa croissance apicale et forme de nouveau une seconde conidie qui pousse la première ainsi de suite pour former une chaine basipète non ramifiée (153). Cette croissance apicale est en réalité due au matériel de la paroi nouvellement formée dépassant les limites de l'annelide et du septum qui coupe la nouvelle conidie dépassant également au-delà du col. Au fur et à mesure que chaque nouvelle conidie se développe de manière basipète, un petit anneau de matériel pariétal (annélation) est laissé au niveau du col de l'annelide qui s'allonge aboutissant à une collerette constituant la zone annelée (90).

Les annellospores issues des annelides sont apparentées aux phialospores entéroblastiques pour former le groupe des annelidés où les phialides ont un col qui s'allonge de manière percurrente par le dépôt de matériel pariétal lors de la sécession, principalement schizolytiques, de chaque conidie (139).

Les aleuriospores holoblastiques comportent un groupe ; les annellophorés où les repousses du conidiophore, appelées annellophores, sont généralement espacées et peu nombreuses. Ce groupe s'approche du fonctionnement des annelides, mais reste bien différent (139).

Les sympodulosporés peuvent également avoir ce type de cellule-mère associé au mode de croissance sympodiale (139).

❖ Les conidiophores basauxiques

Les conidies sont produites par des conidiophores particuliers qui sont des filaments conidiogènes émis de façon entéroblastique par une cellule-mère basale globuleuse (139). Une cellule-mère apparait latéralement sur une hyphe puis une première conidie se différencie à son sommet. Le conidiophore croit et sépare de manière rhéxolytique la conidie de la cellule-mère. Puis, au fur et à mesure de la croissance du conidiophore par la base, des cloisons et des conidies latérales apparaissent. Les cloisons s'épaississent et les jeunes conidies se retrouvent vers la base. La première conidie est donc holoblastique et les secondes sont entéroblastiques car formées à partir de la paroi interne de la cellule-mère (139).

- Les sclérotes

✓ Description

Les sclérotes sont une structure en masse compacte, dense et durcie d'hyphes entremêlées et très serrées de forme variable. Bien souvent, ils sont constitués d'une partie périphérique (cortex) de couleur généralement noire ou brune et, à l'intérieur, d'hyphes vivantes incolores correspondant à la médulla. Ces hyphes reprennent facilement une croissance active (67, 156).

Les sclérotes constituent une réserve nutritive et confèrent au champignon la capacité de survivre aux conditions extrêmes rencontrées dans son milieu notamment en termes de dessiccation et de températures basses ou élevées. Une fois que les conditions sont plus adéquates (températures, proximité d'un hôte potentiel, humidité…), le champignon peut reprendre sa croissance à partir du sclérote (67, 156).

Ils vont concerner différents groupes de champignons. Citons comme exemples *Wolfiporia extensa* (Pachyme des Amérindiens), le *Laccocephalum mylittae,* un polypore australien ou encore le genre *Sclerotonia* (67).

✓ Morphologie

Les sclérotes ont généralement une dimension diamétrale comprise entre moins de 1 mm à un peu plus de 2 cm voire atteindre des dimensions exceptionnelles de 8 à 10 cm avec le Polypore tuberaster (*Polyporus tuberaster)* composé d'hyphes enchevêtrées avec des particules de sable (67).

✓ Fructification du sclérote

Le sclérote peut reprendre une croissance par simple prolongation de mycélium ou développer des organes de reproduction sexuée comme des apothécies qui, selon les espèces, sont quelques fois directement formées sur les sclérotes comme *Sclerotinia sclérotiorum* (159).

Des stromas peuvent aussi se développer sur le sclérote. Le plus connu est l'Ergot de seigle (*Clavipes purpurea), Ascomycète* parasite de céréales qui infecte les grains et les transforme en une masse allongée noirâtre qui est le sclérote capable de survivre durant un an. Ce dernier finit par tomber et reste en dormance l'hiver. À l'arrivée du printemps, il produit des stromas (1 à 60) qui sont un agglomérat d'hyphes dans lequel se réalise la reproduction sexuée ou qui servent de support au conidiophore. Ici les stromas composés d'un pied et d'une tête sphérique qui porte les organes de reproduction sexuée en forme de périthèce à l'intérieur duquel sont fabriquées les ascospores prêtes à contaminer de nouveaux plants au niveau des fleurs ouvertes non pollinisées par dissémination via le vent, les éclaboussures d'eau et les insectes. Les ascospores germent sur les stigmates et infectent l'ovaire. Quelques jours après l'infection, la surface de l'ovaire se transforme en une masse mycélienne blanchâtre (stroma), appelée sphacélie, entre les glumes* et entame la production d'un liquide visqueux sucré (miellat) sur l'inflorescence contenant des conidies qui seront dispersées par les pluies et les insectes attirés par le miellat assurant ainsi la contamination secondaire d'autres ovaires. Ce stade dure plusieurs jours puis se termine quand le stroma atteint sa maturité en un sclérote (67, 160–163) (*voir* **Figure 94**, **Figure 95**).

✓ Structure proche des sclérotes

Il existe aussi des pseudo-sclérotes comme pour *Rhizoctonia solani* (rhizoctone brun des pommes de terre) ou des micro-sclérotes nommés bulbilles qui n'ont pas la structure classique des sclérotes, mais composées de cellules agglomérées homogènes, indifférenciées et à paroi mince (90, 139, 156).

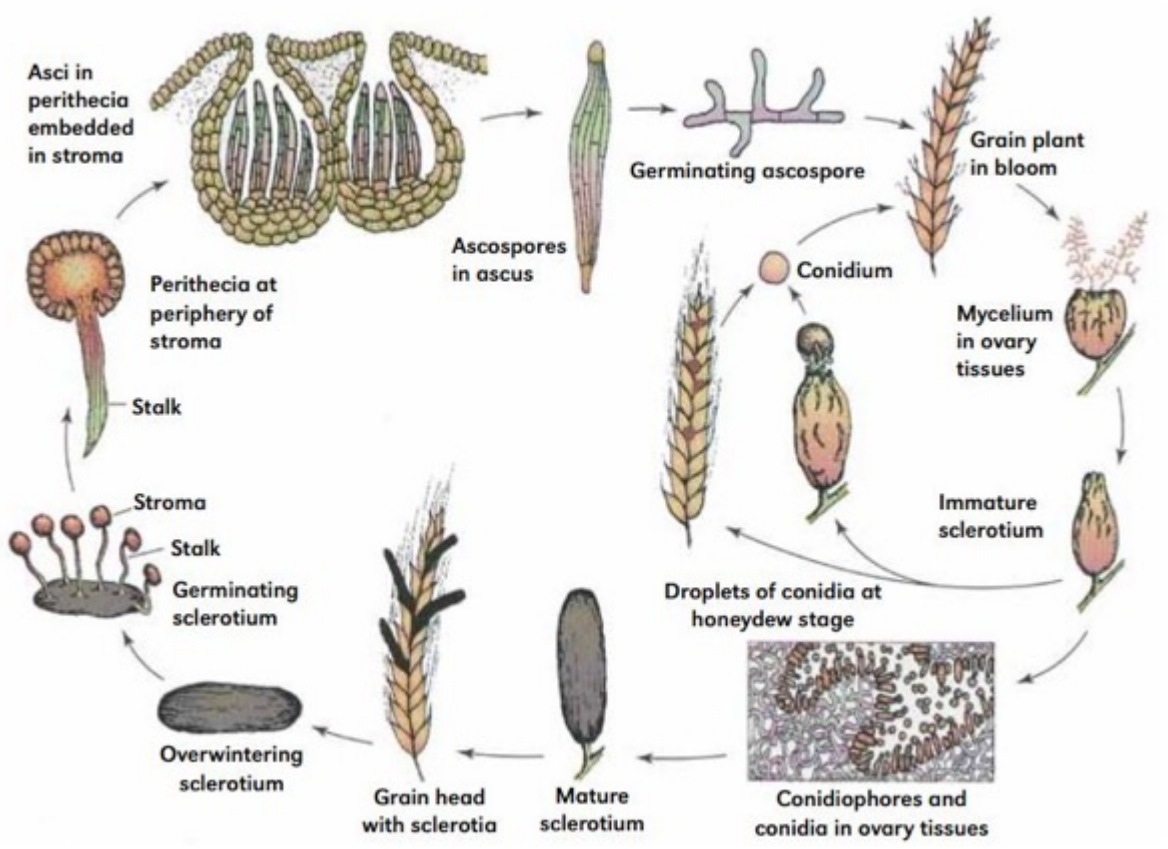


Figure 94 : Représentation du cycle de reproduction de l'ergot de seigle (*Clavipes purpurea*). *Source : schéma tiré de* (161).

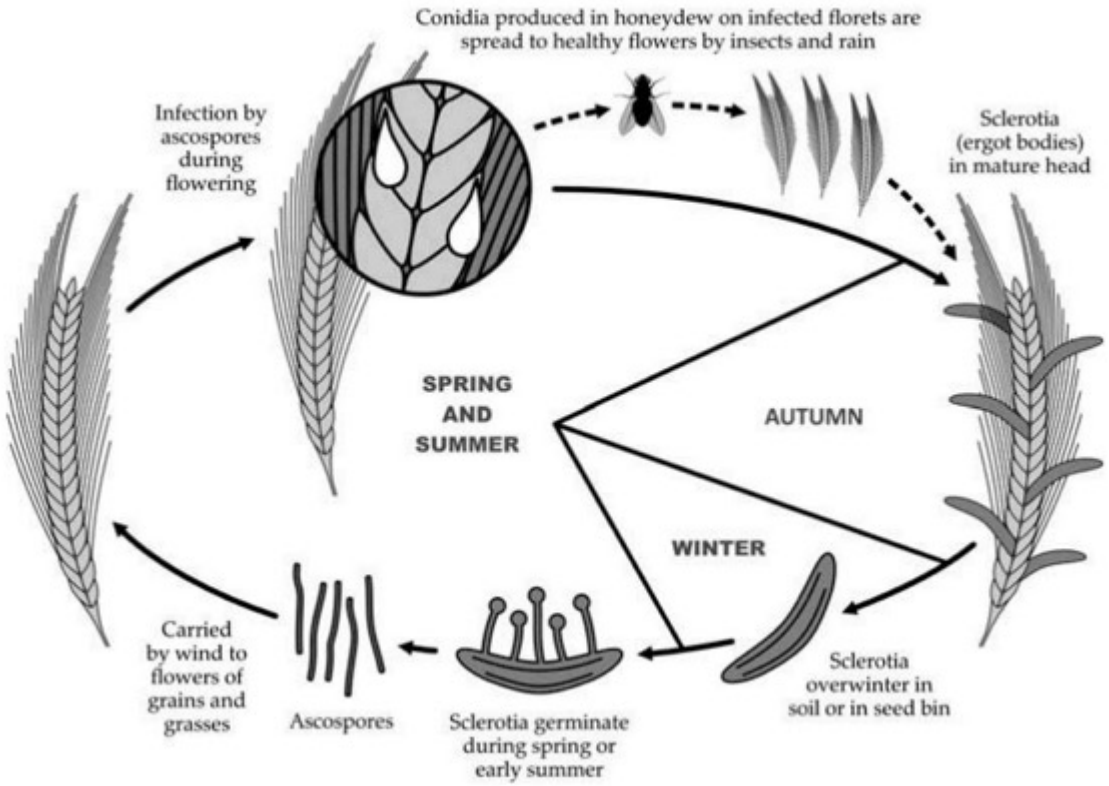


Figure 95 : Une autre représentation du cycle de reproduction de l'ergot de seigle. Source : illustration extraite de (163).

2.4.3. Les facteurs de la reproduction

Lorsque les conditions le permettent, la reproduction peut s'effectuer. Néanmoins, elles ne peuvent être systématiquement désignées comme favorables. En effet, la reproduction peut être aussi la réaction à un stress et dans ce cas, les conditions seraient plutôt défavorables (54).

Ces stress peuvent être provoqués par une chute brutale de la température, un choc hydrique ou une déficience en nutriments et engendrent par exemple une reproduction sexuée en produisant des structures reproductrices résistantes chez les micromycètes (67).

Pour entamer une fructification, des exigences en termes d'habitat doivent être respectées. Cela concerne la présence et la quantité de matière à dégrader pour les saprophytes ou la présence d'hôtes spécifiques pour les champignons symbiotiques. On remarque, par exemple, que les champignons symbiotiques ont une croissance élevée lorsque la forêt est jeune avec un développement important et à l'inverse que les saprophytes sont plus nombreux lorsque les forêts sont âgées et associées à une quantité de débris ligneux plus conséquente (67).

Un autre facteur important est le taux d'humidité. Les champignons ayant colonisé tout le globe, les conditions d'humidité nécessaires varient selon les groupes. À titre d'exemple *Terfezia sp (*truffes du désert) amorcent leur fructification seulement après une rosée et, à l'extrême opposé, des espèces comme *Psathyrella aquatica (*psathyrelle aquatique) ou *Mitrula elegans* (Mitrule élégante) ne poussent qu'en étant totalement ou partiellement submergées dans des eaux courantes ou en bordure de cours d'eau. Entre ces deux extrêmes, il existe une grande panoplie de besoin en humidité. En effet, certaines espèces vont préférer un temps sec et chaud et d'autres requièrent une pluie abondante sur un sol déjà humide ou sur une longue période (67).

La température influence également la pousse des champignons. Des espèces sont thermophiles et ne poussent qu'à des températures élevées comme sous un compost, sur les terrils ou suite à un incendie (67). À l'opposée, des espèces préfèrent des températures basses comme la *Flammulina velutipes* qui fructifie en bordure des neiges fondantes ou à des températures comprises entre -2 et 2 °Celsius (67).

La luminosité est un facteur qui impacte la fructification, car les champignons ont besoin d'un minimum de lumière mais pour certains trop de luminosité inhibe leur croissance. Ainsi, le photopériodisme entre en jeu. Il correspond au rythme saisonnier de la variation jour/nuit au cours de l'année, notamment pour les espèces de latitude tempérée contrairement à celles situées à l'équateur qui ne sont pas impactées par le

photopériodisme, mais plus par l’alternance des saisons sèches et de pluie. De ce fait, les champignons adaptent leurs cycles de vie selon ces périodes (67).

L'évocation de ces quelques conditions montre que la reproduction est régie sous l’action combinée de plusieurs facteurs abiotiques et biotiques*. En effet, chaque facteur ne doit pas être pris indépendamment mais en corrélation avec les autres comme la température et la pluviosité qui varient fortement selon l’altitude et la latitude, même le nombre de jours écoulés après une pluie abondante qui est généralement de trois à dix jours pour la fructification des espèces tempérées. Tout ceci doit également être en adéquation avec le photopériodisme, les réserves de nutriments, la présence de partenaires, l’état du sol, l'état écologique du milieu ou encore la présence d’un choc (67, 159).

L'ensemble des conditions météorologiques enregistrées sur plusieurs mois impacte aussi les futures productivités fongiques. Les conditions météorologiques sont en lien avec les saisons tout comme la production fongique. Or, il est constaté que le réchauffement climatique qui tend à s’accélérer impacte fortement les conditions thermiques et hydriques dans leur rôle primordial de la fructification des champignons. Ainsi, certaines espèces se développent deux fois par an avec une date moyenne d’apparition plus précoce et une date moyenne de dernière fructification plus tardive sur l’année, d'autres espèces connaissent un décalage de leur période de fructification qui se voit par exemple retarder sur l’année en cours et la suivante pour les espèces automnales (67, 164, 165).

3. Classification phylogénétique des champignons

3.1. Les bases de la classification

Pour étudier un individu, il faut pouvoir le reconnaitre de manière sûre et répétée. Dans ce but, la taxinomie a été mise en place. Elle consiste à circonscrire des taxons les uns par rapport aux autres. Un taxon est une notion abstraite qui regroupe des individus semblables entre eux pouvant être considérés comme identiques et différents d'autres individus qui seraient affectés dans un autre taxon. L'unité hiérarchique de base est l'espèce. Dans ce taxon, tous les êtres identifiés et observables dans la nature qui présentent l'intégralité des caractères nécessaires pour figurer dans ce concept y sont intégrés. Il est relevé qu'un certain nombre des taxons « espèce » délimités possède des caractères communs. Ces espèces sont regroupées dans un taxon commun de niveau hiérarchique supérieur appelé genre et ainsi de suite. Il existe donc une hiérarchie de taxons dont l'énumération décroissante peut être réalisée globalement de cette manière (54) :

Division → Sous-division → Classe → Sous-classe → Ordre → Sous-ordre → Famille → Sous-famille → Tribu → Genre → Sous-genre → Section → Sous-section → Espèce → Sous-espèce → Variété → Forme (54, 78).

Une fois la taxinomie en place, intervient la systématique qui permet d'expliciter les rapports hiérarchiques entre tous les taxons et d'ordonner les connaissances en fonction des degrés de parenté et des hypothèses phylogénétiques. Ainsi, la taxinomie définit les limites des taxons et la systématique les classe dans un système hiérarchisé (54). Ce système est basé à l'origine sur l'observation des caractères accessibles, bien souvent morphologiques. Actuellement, il est pris en considération les événements évolutifs qui sont survenus tout au long du temps. Cette appréciation cherche à fonder un système naturel qui s'approche le plus possible de la réalité des parentés évolutives. Cette réalité s'est davantage précisée grâce aux avancées techniques dans le domaine de la biologie moléculaire et de la génétique. Elles ont permis de résoudre les pièges de la convergence morphologique et d'isoler des lignées évolutives monophylétiques. De cette façon, il est possible de ranger dans un même taxon des organismes qui ne se ressemblent pas morphologiquement ou de séparer, dans des ensembles différents, des espèces quasiment identiques à l'œil nu. La classification traditionnelle est donc en plein remaniement (54).

Il est également nécessaire d'attribuer un nom à ces différents taxons. Ceci est l'objet de la nomenclature qui doit respecter des règles dictées par le code international de nomenclature botanique (ICBN). Le nom d'un taxon se compose donc d'un terme latin et du nom du mycologue ayant participé à sa nomenclature et taxinomie. Dans le cas du taxon au rang hiérarchique d'espèce, un binôme latin est employé. Celui-ci est

composé du nom du genre avec une initiale majuscule ainsi qu'une épithète spécifique avec une initiale minuscule suivie de la combinaison des auteurs (54).

Il existe également une terminologie standardisée qui permet, à l'aide du radical, de savoir quelle est la place du taxon dans les rangs hiérarchiques (*voir* **Tableau 28**). Les principaux radicaux par ordre décroissant sont les suivants.

Rang hiérarchique	Radical terminal
Division	*-Mycota*
Sous-division	*-Mycotina*
Classe	*-Mycètes*
Sous-classe	*-Mycetideae*
Ordre	*-Ales*
Sous-ordre	*-Ineae*
Famille	*-Aceae*
Sous-famille	*-Oideae*

Tableau 28 : Tableau récapitulatif des radicaux employés selon le rang hiérarchique du taxon. *Source : réalisé d'après* (54, 78).

3.2. Classification des champignons dans le monde du vivant

3.2.1. La localisation du règne fongique dans le vivant

D'après les différentes caractéristiques macroscopiques, microscopiques, le mode de reproduction, et actuellement grâce à la biologie moléculaire, les champignons ont été répartis en différents grands groupes.

Tout d'abord, le monde du vivant est divisé en deux grands groupes : les Procaryotes (organismes sans noyau) dans lesquels se trouvent les Bactéries et les Archéobactéries représentant la principale biodiversité de notre planète. Les Eucaryotes (organismes avec noyau), quant à eux, regroupent l'ensemble des espèces animales et végétales (58, 67, 70) (*voir* **Figure 96**). Il a également été confirmé que les champignons peuvent être considérés comme un règne à part, appelé *Mycota*, *Fungi* ou encore Eumycète dans les Eucaryotes (67, 70, 78). Chez ces derniers, les *Fungi* sont les deuxièmes en termes de diversité, seulement surpassés par les insectes. La diversité du monde fongique serait, d'après les estimations récentes, comprise entre 1,5 à 5 millions d'espèces (58). Le règne des *Mycota* est compris dans les *Opisthocontes* qui englobent également les animaux (*voir* **Figure 97**). Nous pouvons donc constater sur le plan phylogénétique que le champignon se rapproche davantage de l'animal que du végétal (*d'après le document inédit du Pr Régis Courtecuisse, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

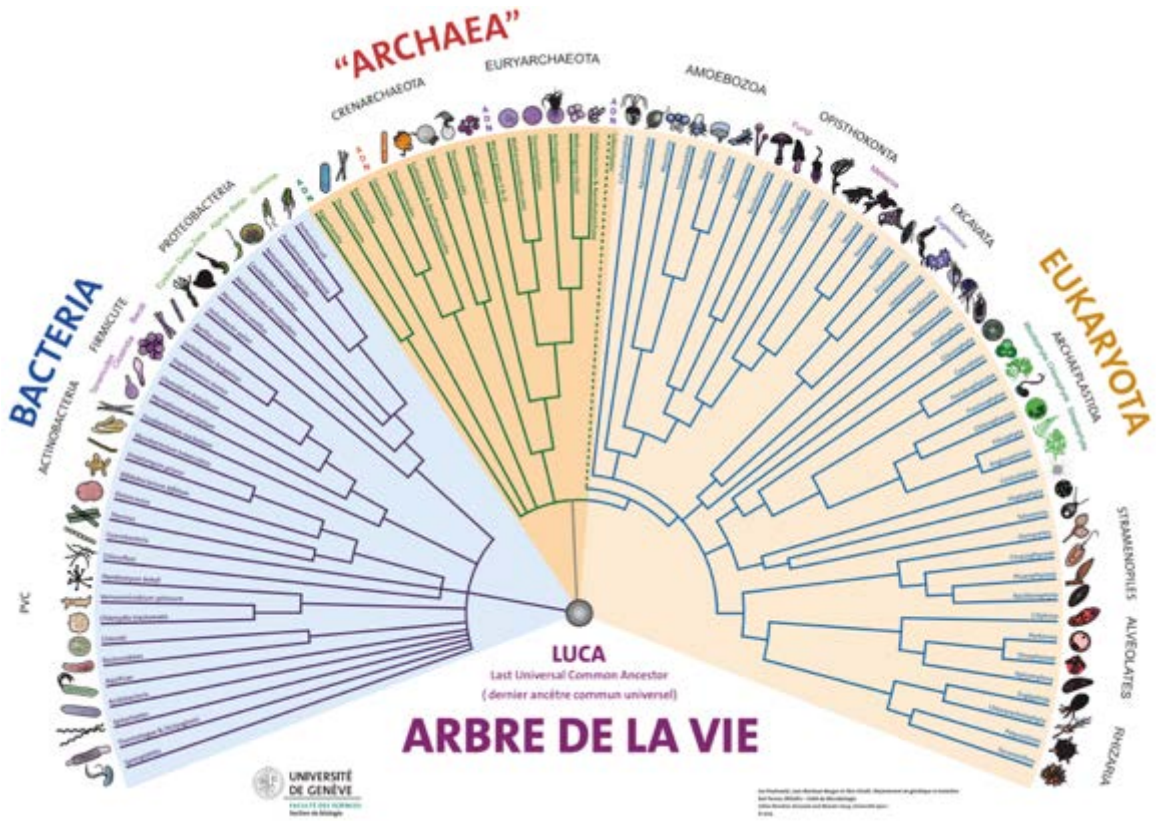


Figure 96 : Arbre phylogénétique du monde du vivant.
Source : figure tirée de (166).

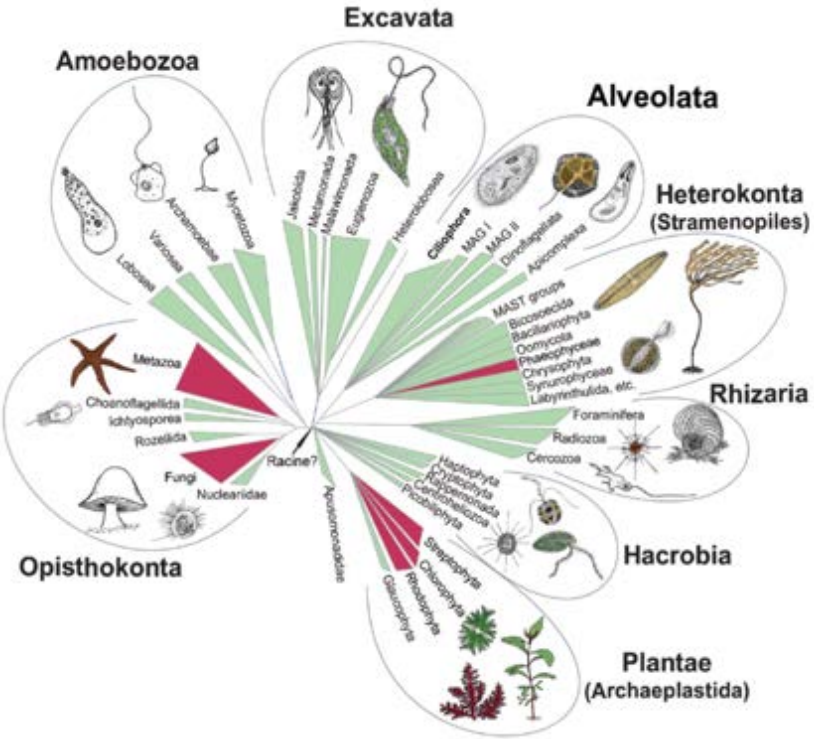


Figure 97 : Classification phylogénétique des Eucaryotes.
Source : figure tirée de (167).

3.2.2. Les divisions composant le règne fongique

Il est important de noter que certains groupes traditionnellement étudiés comme champignons se sont révélés appartenir à d'autres lignées évolutives. Ils concernent les *Oomycètes*, « parasites de végétaux » qui sont maintenant rattachés au règne des *Chromistes* (possèdent une paroi cellulosique et des spores biflagellées) auprès des algues vertes, et les *Myxomycetes* qui maintenant représentent, avec quelques amibes aquatiques, le règne des *Amibozoaires* c'est-à-dire du côté des protistes (*voir* **Figure 98**) (54, 70, 78).

Les *Fungi* sont constitués d'un certain nombre de branches évolutives appelées sous-règnes, divisions ou encore phylums. Il existe, la division des *Chytridiomycota*, des *Blastocladiomycota*, des *Mucoromycota*, des *Zygomycota*, des *Glomeromycota*, des *Basidiomycota*, et des *Ascomycota* (54, 67, 70). Les *Neocallimastigomycota* et les *Microsporidiomycota* sont inclus dans le règne fongique, mais pourraient être plus proches des protozoaires (*voir* **Figure 98**) (58). De plus, la division des *Zygomycota* va être divisée et certaines des classes qui en découlent, devraient être élevées soit au statut de phylum, soit en rejoindre un autre, voire être rattachées à un autre taxon (54, 58, 67).

Voici le détail de quelques-unes des plus importantes divisions :

i. Les *Chytridiomycota* sont un groupe de champignons primitifs à appareil végétatif non cloisonné, en forme de siphon (cœnocytique) et à spores uniflagellées. Ce sont des organismes surtout aquatiques, de type saprotrophe ou parasite envers les plantes, les animaux ou d'autres champignons (54, 67, 70).

ii. Les *Zygomycota* regroupent des espèces à spores non flagellées, à structure cœnocytique, et possédant une reproduction sexuée. Ils concernent des espèces plutôt discrètes et de taille microscopique (54, 67).

iii. Les *Mucoromycota* et *Glomeromycota* possèdent un appareil végétatif cœnocytique à nombreux noyaux, des spores non flagellées pouvant aller jusqu'à 0,7 mm pour les *Glomeromycota* et dépourvues de reproduction sexuée (54, 67, 70). Les *Mucor* sont utilisés dans l'industrie pharmaceutique, tandis que les *Glomus* abondants dans les sols forment des mycorhizes (70). Les *Glomeromycota* réunissent 4 ordres pour 200 espèces uniquement (54).

iv. Les deux dernières divisions : les *Basidiomycota* et les *Ascomycota* forment les champignons dits « supérieurs » également appelés *Dikarya* ou *Dikaryomycota* (*voir* **Figure 98**). Ils sont ainsi nommés, car leurs mycéliums secondaires se composent de cellules hébergeant chacune un dicaryon qui est une paire de noyaux restant distants l'un de l'autre et issus de mycéliums primaires compatibles ayant fusionné. Ils possèdent donc une dicaryophase longue et une caryogamie (fusion des noyaux) qui intervient tardivement dans la cellule fertile dite meiosporange (asque, baside). Les *Dikarya* regroupent, les espèces plus ou moins directement observables sur le terrain. Ces deux divisions ont pour caractère commun un appareil végétatif mycélien sous forme de filaments cloisonnés ce qui implique que leurs cellules renferment un nombre limité de noyaux, des spores non flagellées, la possibilité de développer alternativement ou préférentiellement une reproduction sexuée ou asexuée (54, 67, 70, 83) et la formation pour la plupart, de sporophores (58).

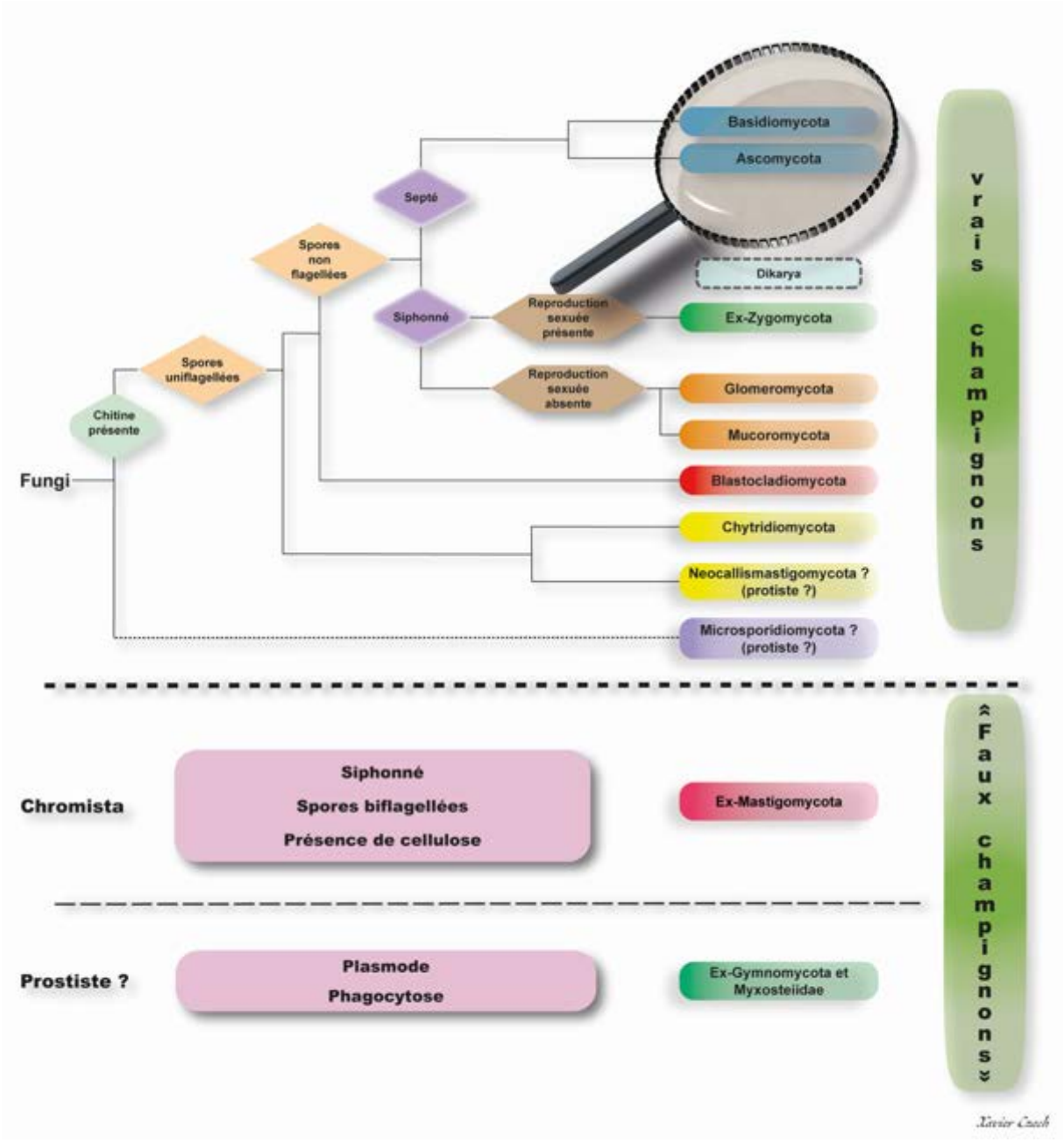


Figure 98 : Synthèse de la classification phylogénétique des divisions fongiques.
Source : figure de X. CZECH, schéma inspiré de (54, 58, 168).

3.2.3. Classification générale des *Ascomycota*

Les *Ascomycota* représentent les champignons ayant, lors de la reproduction sexuée, des spores (ascospores) formées dans des asques situés sur un hyménium présent sur un sporophore généralement exposé directement aux intempéries (54, 67, 70, 74). La reproduction asexuée est également fréquente sauf pour les cas les plus évolués (70). Les *Ascomycota* dépeignent alors un immense ensemble d'environ 150 000 espèces (54, 70) réparties actuellement en 3 sous-divisions (*Pezizomycotina*, *Saccharomycotina*, et les *Taphrinomycotina*) (*voir* **Figure 99***,* **Figure 100**) (54, 67, 70). Ce phylum comprend notamment les pézizes, les morilles, les helvelles, ou encore les truffes (74). Ils existent en milieux terrestres et aquatiques, sur des substrats tels que le bois, l'humus, la kératine et peuvent être aussi des parasites d'animaux. De plus, il est à noter qu'ils participent à la formation des lichens (70).

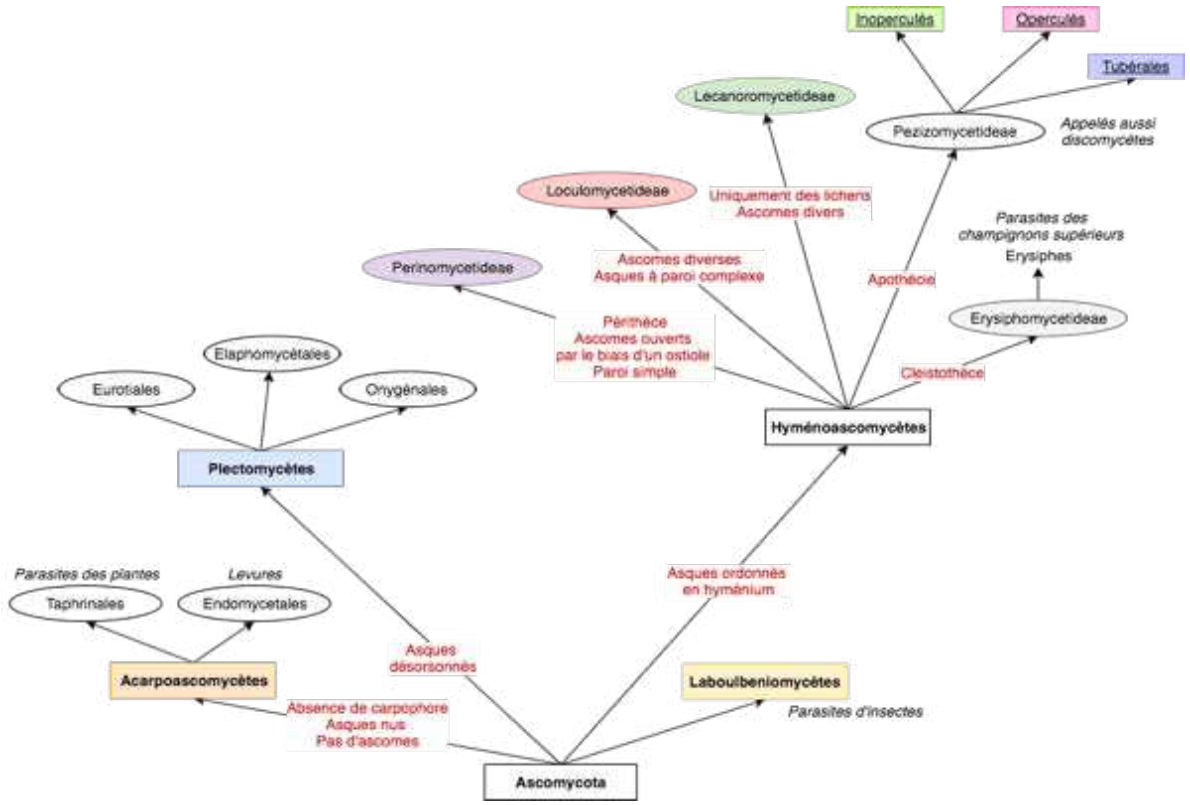


Figure 99 : Schéma de l'ancienne classification des *Ascomycota*.
Source : schéma de Xavier CZECH, inspiré du document inédit de Régis Courtecuisse, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille).

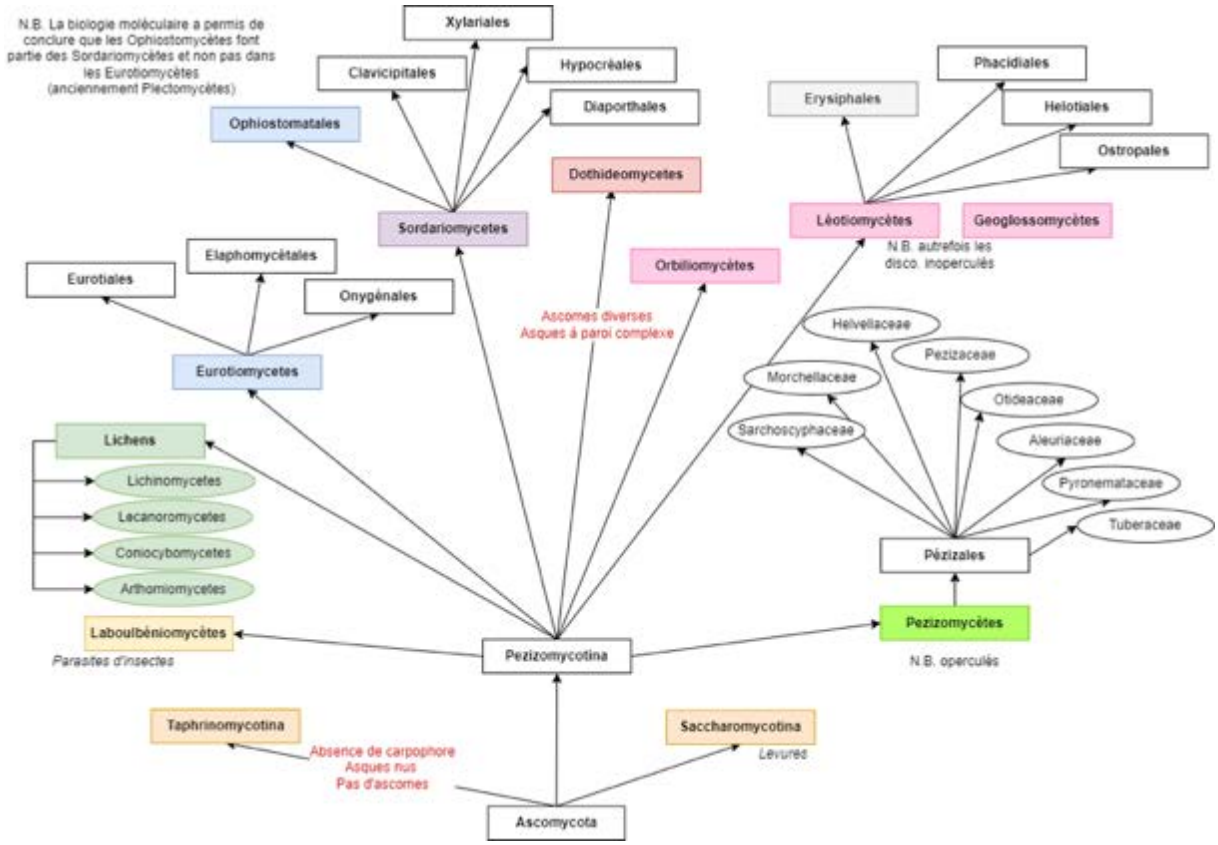


Figure 100 : Schéma de la classification phylogénétique actuelle des *Ascomycota*.
Source : schéma de Xavier CZECH, inspiré d'après (54, 70).

3.2.4. Classification générale des *Basidiomycota*

À l'opposé des *Ascomycota*, se trouvent les *Basidiomycota*. Ces champignons ont une reproduction essentiellement sexuée mettant en jeu des spores formées par des cellules nommées basides situées dans la couche fertile (hyménium) qui tapisse l'hyménophore (67, 70, 74). Ce groupe correspond à l'ensemble des champignons à hyménophore en forme de tubes, de plis, de lames, ou encore les clavaires (74). Ce phylum se voit totalement réorganisé avec les approches moléculaires qui permettent de différencier actuellement trois sous-phylums (*Ustilaginomycotina*, *Agaricomycotina* et les *Pucciniomycotina*) (54, 67, 70). Cependant, cette classification « moderne » mélange différentes espèces aux profils morphologiques divers (*voir* **Figure 101**) et ne facilite donc pas l'apprentissage pédagogique contrairement à celle plus « traditionnelle » (*voir* **Figure 102**) (54, 67). De cette classification, il en découle trois sous-divisions, d'une part les *Teliomycetes* avec des basides cloisonnées transversalement issues de téliospores (probasides), souvent parasites de plantes comme les rouilles ou les charbons (54, 67) et d'autre part, deux classes supplémentaires selon la morphologie des basides. On distingue alors les *Phragmobasidiomycetes* possédant des basides plus ou moins cloisonnées avec la capacité de faire des spores secondaires par bourgeonnement (appelées hétérobasides ou phragmobasides) et ayant une texture molle, gélatineuse, tremblante du sporophore. En revanche, on différencie les *Homobasidiomycetes* (ou *Holobasidiomycetes*) possédant des basides non cloisonnées qui ont définitivement perdu la capacité de créer des spores secondaires (appelées homobasides ou holobasides) (*voir* **Figure 102**) (54, 67, 135).

.

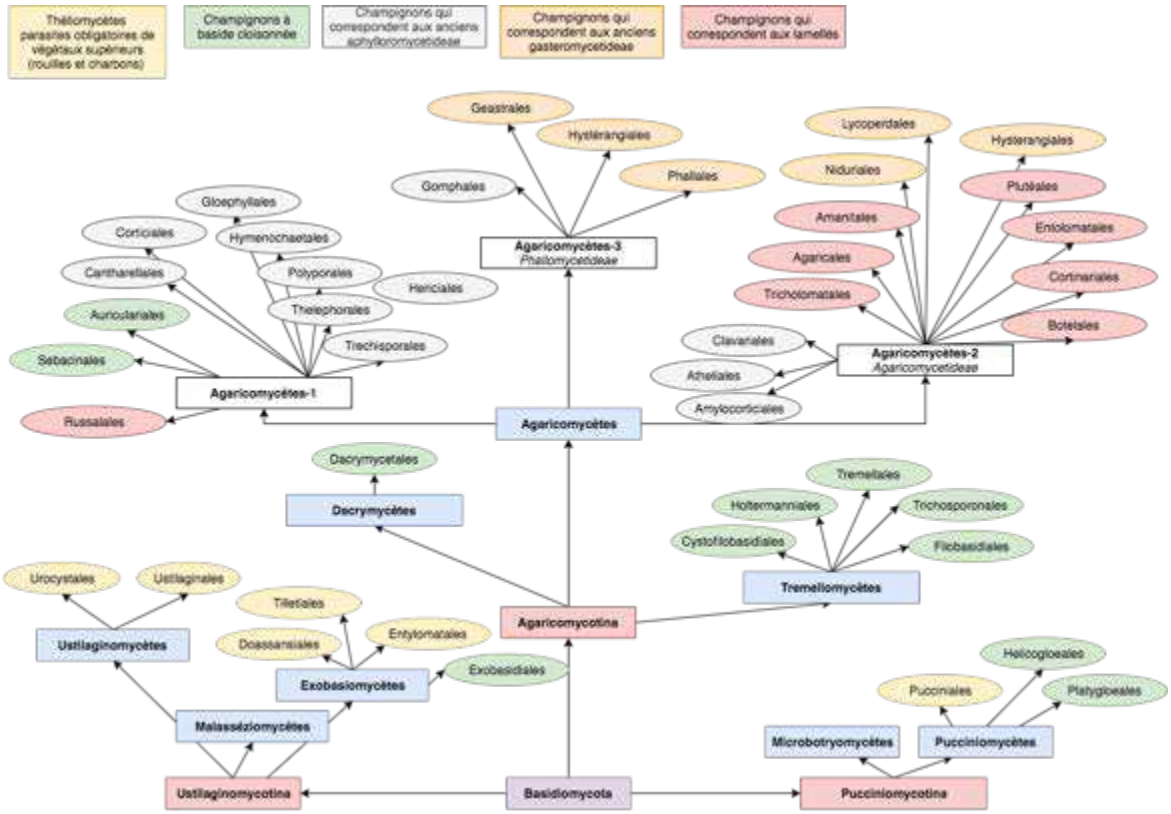


Figure 101 : Schéma de la classification phylogénétique actuelle des *Basidiomycota*.
Source : figure de X. CZECH et N. VERDIN, d'après (54, 70).

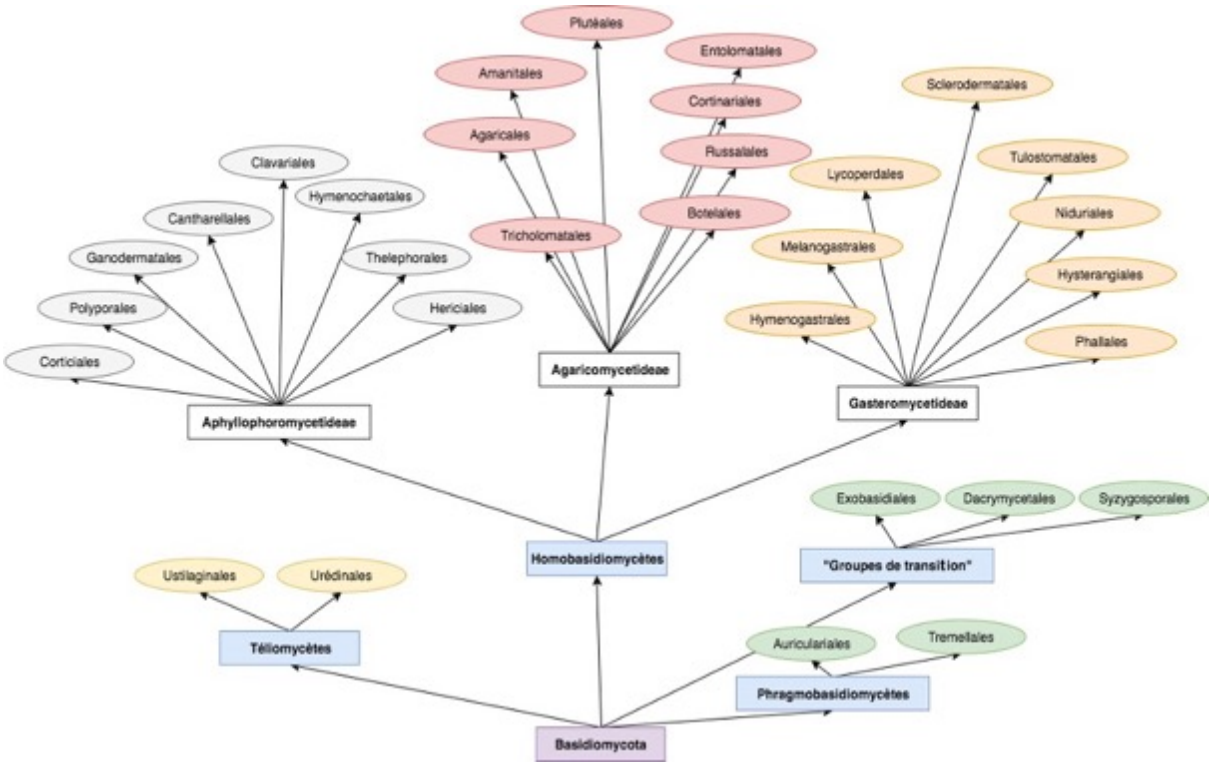


Figure 102 : Classification traditionnelle des *Basidiomycota*.
Source : figure de X. CZECH et N. VERDIN, d'après (54, 70).

3.2.5. D’autres termes artificiels utilisés dans la classification des champignons

Pour terminer, quelques termes peuvent apparaitre dans quelques classifications ou ouvrages comme celui de micro et macromycète. Ils font référence à une coupure artificielle qui scinde de manière hétéroclite le règne en deux parties : les micromycètes qui couvrent des taxons de petite taille comme les *Zygomycota*, *Chytridiomycota*, les *Glomeromycota*, une grande partie des *Ascomycota* et certains *Basidiomycota*. À l’inverse, les macromycètes concernent quelques rares *Glomeromycota*, une bonne partie des *Ascomycota* et la majorité des *Basidiomycota* (54).

Une autre limite artificielle utilise les termes « inférieurs » et « supérieurs ». Les champignons dits « inférieurs » sont composés de spores uni-flagellées et/ou d’un thalle siphonné, ou encore ceux dont la reproduction sexuée est absente. À l’opposé, sont considérés comme « supérieurs » les champignons ayant un thalle cloisonné, une reproduction sexuée et des spores non flagellées. Ces derniers concernent donc tous les *Ascomycota* et les *Basidiomycota* (54).

4. Relations avec son environnement

Les champignons se propagent à toutes les latitudes terrestres et colonisent une grande variété d'écosystèmes, d'habitats et de substrats. En effet, on les retrouve aussi bien sur terre, dans l'eau ou dans l'air, principal vecteur de propagation. Ceci est dû à leur formidable capacité d'adaptation aux multiples conditions environnementales assurant de la sorte, leur développement et leur reproduction. À titre d'exemple, les espèces cryophiles sont capables de résister aux températures basses, voire même en dessous du point de congélation comme *Sarcomyxa serotina.* Leur mycélium et mode de vie ont donc permis à cette fonge de coloniser tous les types de substrats et d'assurer une résilience, ainsi qu'une longévité importante (67).

Le champignon est primordial dans l'écosystème, car il interagit avec son milieu afin d'y jouer de nombreuses fonctions liées à ses activités physiologiques, biochimiques et écologiques. De même, il est devenu essentiel et indispensable à la survie des animaux et des végétaux, sans compter l'assainissement des environnements naturels. Voici une esquisse de quelques rôles venant étayer ces propos :

- les champignons constituent 50 % de l'ensemble des microorganismes du sol ; le mycélium permet de ce fait une stabilisation mécanique du terrain et la diversification microbienne de celui-ci (67, 83, 87) ;

- ils vont également soutenir la croissance des végétaux par des échanges nutritifs, ou permettre un meilleur partage des ressources entre végétaux en les « connectant » au niveau racinaire par leur rôle d'intermédiaire (67, 83, 87) ;

- certains champignons possèdent de surcroit des propriétés bioaccumulatrices* et bioremédiatrices* qui permettent la dépollution du sol ou de l'eau (67, 83, 87).

En plus de ses propriétés, il a récemment été démontré que des plantes mycorhizées sont capables de vivre dans des milieux pollués par le pétrole et de le décomposer dans les zones atteintes par les racines. Les saules pourvus d'ectomycorhizes de *Laccaria bicolor* sont une perspective. La détoxification des sols superficiels passe éventuellement par certaines mycorhizations où la pollution est absorbée par les racines, puis migre vers les parties aériennes des plantes. Ces dernières sont ensuite récoltées périodiquement afin de les brûler dans des enceintes appropriées, car les cendres peuvent détenir des substances toxiques (ex : arsenic). Enfin, les fertilisants qui se répandent dans

les eaux stagnantes (lac, étangs) engendrent la prolifération des algues bleues toxiques. Pour remédier à ce phénomène, une des solutions réside dans la plantation de plantes mycorhizées sur les rives pour capter le phosphore et éviter qu'il ne percole dans les eaux (87).

4.1. Les différents types de trophismes liés aux champignons

Les champignons ont développé différentes méthodes afin de subvenir à leur hétérotrophie vis-à-vis du carbone, impactant par la même occasion leur environnement et nos façons de gérer les espaces naturels. De plus, connaitre leur mode de vie permet d'obtenir des informations nécessaires pour leur identification. Les trois principales méthodes pour acquérir le carbone de la matière organique sont le saprophytisme, la symbiose mycorhizienne et le parasitisme (54, 58, 67). Cette capacité à absorber de la nourriture de diverses sources leur a permis de coloniser une multitude de substrats (67).

4.1.1. Les saprophytes ou décomposeurs

Les saprophytes ou saprobiontes sont des champignons qui se nourrissent de matières organiques mortes et en décomposition d'origine animale, végétale, fongique ou microbienne. Selon les espèces certains substrats sont plus ou moins spécifiques (54, 67, 70, 74, 87). Les hyphes de ces champignons pénètrent le substrat et libèrent des enzymes qui décomposent les molécules en unités plus petites. Ces unités se diffusent ensuite dans l'hyphe à travers la paroi (58). La capacité d'adaptation de ceux-ci dans un milieu donné s'explique par leur aptitude à synthétiser de nombreuses enzymes différentes afin de décomposer une vaste gamme de substrats allant de la cellulose au plastique, en passant par le granite. Ils assurent ainsi leur survie (67).

Ces champignons jouent le rôle indispensable de recycleur de matières organiques dans la nature (51, 54, 70, 74). Prenons pour exemple le recyclage de la matière organique des litières*. Les arbres, pour se développer, ont besoin d'éléments nutritifs qu'ils trouvent dans l'air comme le CO_2 et dans le sol comme l'eau et les minéraux. Cependant, les sols forestiers sont rarement amendés, mais conservent leur fertilité intrinsèque grâce au recyclage de cette matière organique contenue dans la litière des forêts. En effet, les débris végétaux de petites dimensions que les arbres déposent au sol sont minéralisés lors du cycle de l'humus et leurs constituants primitifs sont ainsi remis à la disposition des végétaux sous forme assimilable. De nombreux organismes de la microflore, de la microfaune et microbiens participent à ce cycle mais le champignon joue un rôle primordial notamment lorsque les conditions ne sont pas favorables aux autres agents recycleurs (51, 63, 87).

- Les décomposeurs lignivores et les pourritures qui en découlent

Les éléments minéraux assimilés par les végétaux supérieurs sont essentiellement contenus dans les organes fins du houppier*. Le bois quant à lui n'en contient qu'une petite fraction. Il est constitué essentiellement de lignine, de cellulose et d'hémicellulose qui sont des chaines moléculaires riches en carbone. Or, cette forme de carbone n'intéresse pas directement la nutrition des végétaux qui trouvent satisfaction dans le gaz carbonique de l'atmosphère. Le bois reste tout de même attractif pour les saprotrophes en dépit de ses propriétés nutritives faibles (63).

Pour s'attaquer aux débris ligneux, les espèces lignivores doivent donc posséder des enzymes capables de décomposer le bois mort qui est un polymère complexe. La cellulose et l'hémicellulose sont des molécules relativement simples, car les liaisons entre les groupes sont toujours les mêmes, il ne faut donc qu'une seule enzyme pour les lyser (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

En revanche, la lignine est une macromolécule complexe composée de monomères variés avec différentes conformations dans l'espace et différentes liaisons. Cela exige des enzymes aspécifiques et extracellulaires (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Les champignons agissent en décomposeurs primaires grâce à leurs puissantes enzymes qui facilitent la tâche des autres recycleurs xylophages* comme les insectes (63).

Par conséquent, ces lignivores ont une importance essentielle, car ils permettent de dégrader et de remettre en circulation tous les éléments constitutifs du bois mort sous toutes ses formes. En leur absence, la minéralisation complète du bois mort, déjà lente, prendrait davantage de temps et serait susceptible d'entrainer un appauvrissement progressif du sol nourricier (63).

Selon les composés dégradés, on aura donc une production de pourritures différentes, classées de manière simple en pourritures brunes, blanches et molles (51, 58, 67).

✓ La pourriture brune

La pourriture brune, dite également pourriture cubique ou carie brune est produite par des espèces ne dégradant uniquement que la cellulose et l'hémicellulose (51, 58, 67, 169). Le bois garde sa couleur due à la lignine restante et se délite transversalement en petits cubes qui s'émiettent facilement (58, 67, 169). Elle est provoquée par 10 % des décomposeurs de bois et majoritairement sur les conifères (80 %). L'humus obtenu est alors riche en lignine qui s'accumule dans la litière* et

favorise l'entretien des forêts de conifères et le développement des mycorhiziens (67). Les genres *Fomitopsis*, *Antrodia*, *Serpula*, *Coniophora* provoquent ce type de pourriture (58).

✓ La pourriture blanche

La pourriture blanche est, comme son nom l'indique, de couleur blanche ou pâle (58, 67). Elle porte également le nom de pourriture fibreuse (79). Elle est d'un aspect très fibreux s'émiettant facilement (58). Cette pourriture concerne la majorité des décomposeurs de bois en particulier sur les feuillus (67).

Elle est provoquée :

- soit par une dégradation de la cellulose, hémicellulose et de la lignine à des proportions comparables (58, 67) comme chez les pleurotes par des laccases ou peroxydases et des cellulases (51). Elle prend le terme de pourriture blanche simultanée ou corrosive. Le bois devient cassant dans un premier temps puis fibreux et dur (170).

- soit par décomposition de la lignine, de l'hémicellulose et de la cellulose à des degrés divers (51, 169). Dans ce cas, elle prend le terme de pourriture blanche sélective ou pourriture successive, délignification sélective entrainant la décoloration du bois allégé. La structure est dans ce cas fibreuse et plus molle que la pourriture simultanée (170).

Cette pourriture blanche sélective peut donner des formes atypiques de dégradation du bois comme la pourriture alvéolaire induite par *Xylobolus frustulatus* ou *Phellinus pini* qui engendrent plein de petites cavités dans le bois (58, 169), des pourritures dites lamellaires provoquées par les lenzites des clôtures qui détériorent le bois en lamelles minces superposées ou encore des pourritures tubulaires dont les zones altérées sont orientées selon le fil du bois en constituant des tubules ou des canaux tapissés par le mycélium (79, 169, 170).

Les caries blanches typiques sont provoquées à titre d'exemple par les genres *Fomes*, *Tyromyces*, *Pleurotus* (58).

✓ La pourriture molle

La pourriture molle se développe dans des conditions bien particulières à savoir sur du bois mort au contact du sol avec une humidité supérieure à 50 % et une température de 25 à 30 °C voire 50 °C. Le bois va se ramollir, prendre un aspect spongieux, puis se fragmentera de façon cubique après séchage. Elle peut se développer sur les feuillus de manière profonde ou sur les résineux avec une atteinte plus superficielle (58), (*et d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Ce type de carie est lié à la dégradation de la cellulose (67). De manière générale, la pourriture molle est due à des ascomycètes ou deutéromycètes (51). On peut citer le genre *Physisporinus* qui provoque de telles pourritures (58).

✓ Les pourritures particulières

Lors de certaines décompositions du bois, quelques espèces peuvent donner des couleurs atypiques au bois comme les *Chlorociboria* qui teintent le bois en vert turquoise, les *Phanerochaete sanguinea* en rouge-orangé ou encore *Camarops lutea* en jaune (58).

- Différents supports possibles chez les décomposeurs lignivores

Les décomposeurs de bois mort, en plus de produire des pourritures différentes selon les éléments décomposés, possèdent un terrain d'action déterminé selon le calibre du bois, sa position spatiale et de son essence même (63).

✓ En fonction du calibre du bois

Certains champignons ont des champs d'action strictement définis tandis que d'autres sont plus éclectiques. En effet, des espèces s'attaquent aux petits bois morts comme les *Crepidotus varianilise*, *Cyathus striatus*, et inversement d'autres vont détériorer uniquement le gros bois mort, c'est le cas de *Galerina marginata* ou *Stereum hirsutum* (63).

✓ En fonction de la position spatiale

D'un point de vue spatial, des individus vont décomposer uniquement les bois morts restés sur pied comme l'*Oudemansiella mucida*, d'autres se tournent vers la dégradation du bois mort sur souche à l'instar de *Sparassis crispa* ou *Daedalea quercina*. Quelques-unes, vont préférablement dégrader le bois mort enfoui comme *Ramaria stricta*, *Pluteus cervinus* (63) ou certains coprins (67).

De surcroit, différents décomposeurs du bois ciblent directement les branches mortes encore accrochées à l'arbre et, de cette façon, participent à l'élagage naturel inhérent au cycle des arbres. Ce processus commence par la raréfaction de la lumière liée à la croissance progressive des peuplements forestiers. La quantité lumineuse diminuant, cela entraine la perte de fonctionnalité de la chlorophylle dans les feuilles ou les aiguilles de la partie basse des houppiers. Ces rameaux inutiles porteurs de ces feuillages meurent et c'est à ce stade qu'interviennent les décomposeurs. On peut citer *Phellinus ferruginosus ou Schizopora paradoxa* comme des espèces participant à cet élagage naturel (63).

✓ En fonction de l'essence de bois

Enfin, il est important de noter que de nombreux champignons saprophytes spécialisés ne se retrouvent que sur un genre ou un petit groupe de végétaux. À l'inverse, des espèces décomposent presque tous les végétaux comme *Lepista nuda* qui pousse en forêt et dans les milieux ouverts. On peut donc retenir que des saprophytes seront spécifiques vis-à-vis d'une espèce, d'un genre ou non (58).

- D'autres groupes de décomposeurs

En-dehors du bois mort, il existe de nombreux groupes écologiques de champignons décomposeurs de substrats plus spécifiques ou exotiques.

Des décomposeurs vont dégrader spécifiquement la kératine, notamment ceux de la famille des *Onygenaceae*, et sont appelés des kératinophiles (58). Ils vont donc décomposer les plumes, les cheveux, les poils, ou les sabots des cadavres d'animaux (58).

Quelques-uns ont la capacité de détériorer des molécules complexes comme des produits chimiques, des pesticides, des résidus de pétrole, des hydrocarbures ne laissant que des éléments minéraux ou organiques inoffensifs (58, 67). C'est le cas de *Pleurotus ostreatus* capable de décomposer les pétroles et des hydrocarbures (67).

D'autres espèces sont des coprophiles, elles s'attaquent aux excréments de divers animaux (58). À la différence des saprophytes généralistes qui peuvent perdurer, les coprophiles sporulent rapidement avant que d'autres concurrents (insectes, champignons) ne prennent leur place. Certains d'entre eux produisent des spores résistantes à la digestion des animaux qui vont, grâce à cette propriété, se retrouver directement au milieu du substrat comme le *Pilobolus*, tandis que d'autres ont la capacité de subsister dans un fumier presque sec voire de créer un « organe de repos » (le sclérote) dans les fèces en attendant d'utiliser l'énergie stockée pour produire un sporophore (58).

Parmi les nombreux groupes entrant dans le recyclage de la matière organique, on peut citer les terricoles qui dégradent celle présente dans la terre, les humicoles qui décomposent l'humus, les foliicoles qui détruisent les feuilles, les graminicoles qui s'attaquent aux graminées mortes, ou encore les pyrophiles qui décomposent les substances organiques brûlées (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- De la saprotrophie à l'opportunisme puis au parasitisme

Le statut des saprotrophes n'est pas toujours simple à définir. La plupart des saprotrophes sont des champignons saproxyliques* uniquement associés au bois mort (63). Tout de même quelques-uns, ont un caractère opportuniste et profitent de blessures liées à la rupture d'une branche, du gel, de l'action d'insectes et d'animaux ou d'activités humaines, pour s'installer sur les arbres vivants et développer des pourritures (63, 79).

✓ Saprotrophe à opportuniste

À titre d'exemple, *Fistulina hepatica* et *Laetiporus sulphureus* (polypore soufré) sont capables de s'installer sur les blessures des végétaux (63). Leur mycélium attaque le « bois de cœur* » après s'être introduit par une blessure et génère une pourriture (51). Dans le cas de l'action du polypore soufré, qui cause une pourriture brune, le bois perd ses propriétés mécaniques avant de devenir une masse pulvérulente pour ensuite laisser place à une cavité. La pourriture progresse graduellement et la cavité s'agrandit fournissant un abri pour des oiseaux ou de petits mammifères (51). Ces champignons opportunistes ne doivent donc pas être considérés comme des parasites (51, 67, 79). En effet l'aubier*, une partie du bois vivant, n'est pas attaqué (51, 79). Seul le « bois de cœur » (dit duramen) (*voir* **Figure 103**), correspondant à l'ancien aubier dépourvu de cellules vivantes, est dégradé. Par conséquent, les tissus conducteurs sont laissés intacts et l'arbre reste donc parfaitement vivant (51, 67). Le polypore participe simplement au recyclage du bois et intervient dans le processus normal de vieillissement des arbres, qui finiront par tomber dû à la fragilisation de leur structure (51).

✓ De saprotrophe à parasite

Des champignons peuvent aussi passer de l'état saprophyte à parasitaire. C'est le cas des armillaires telles que *Armillaria mellea* (51, 67). L'*Armillaria mellea* développe, à la surface ou dans le sol, un réseau noirâtre constitué de rhizomorphes* formés d'agrégats de filaments d'hyphes consommant tous les débris ligneux (action saprophyte). À partir de ce réseau, cette armillaire peut attaquer les arbres vivants en passant par les racines. Le mycélium se développe entre l'écorce et le bois, puis

détériore le cambium* et l'aubier (*voir* **Figure 103**). Les vaisseaux conducteurs sont alors atteints et l'arbre s'affaiblit puis finit par mourir, c'est donc un parasite (51). Les armillaires agissent en tant que décomposeurs du bois mort et ne détériorent que des arbres âgés ou affaiblis. Ce sont des régulateurs essentiels (51).

On constate qu'il existe parfois un continuum entre les divers modes de vie. Quelques saprobiontes se comportent, durant une partie de leur cycle vital, comme un parasite. Ils sont alors nommés hémiparasites ou parasites facultatifs (67, 171). Cette propriété à adopter différents modes de vie selon les conditions de leur environnement et leurs hôtes, permet aux champignons d'augmenter leur capacité de résilience dans l'écosystème (67).

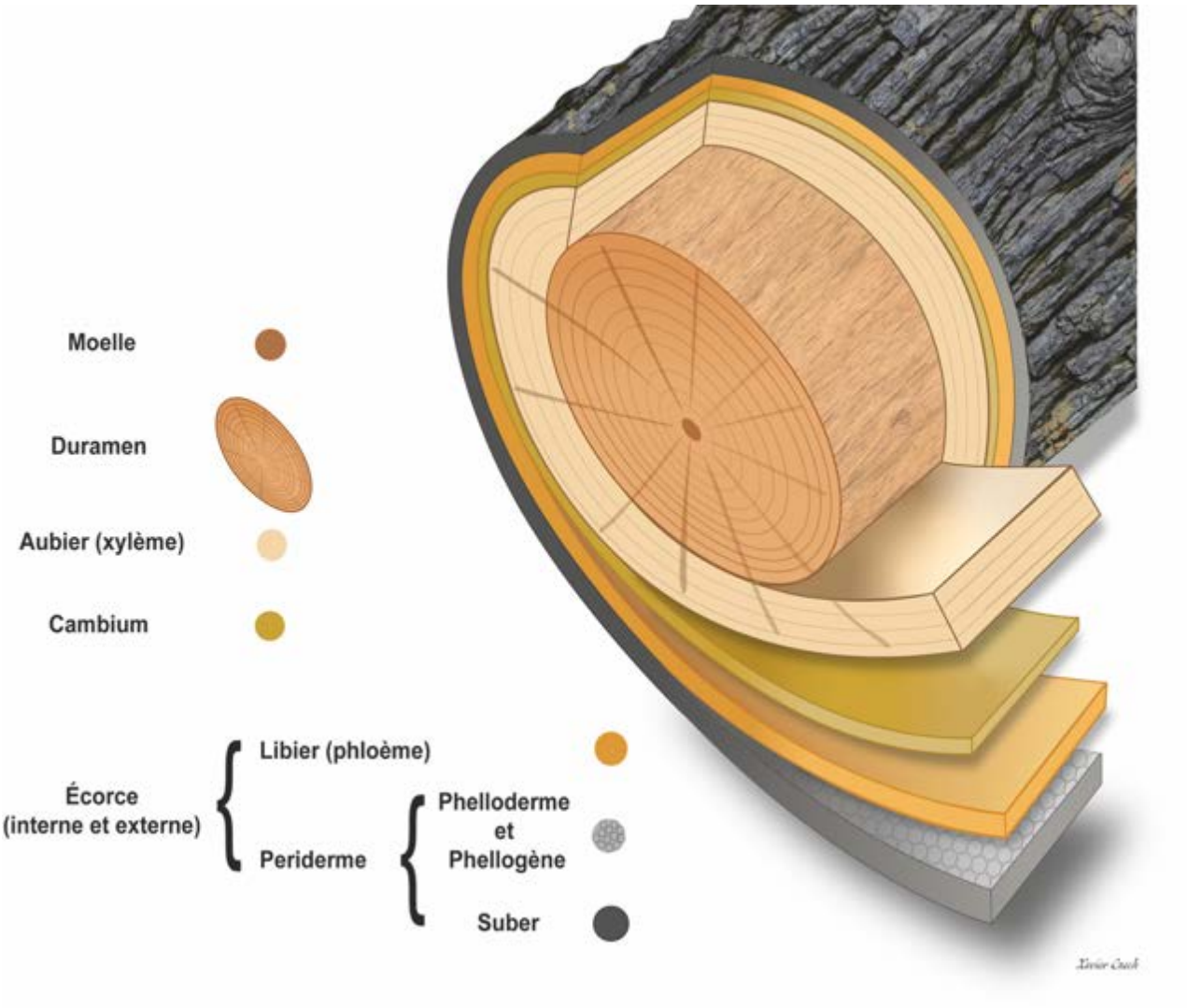


Figure 103 : Illustration des différentes sections du bois.
Source : figure de X. CZECH, réadaptée à partir de (172).

4.1.2. Le parasitisme

Le champignon parasite va exploiter la matière organique vivante au détriment d'un organisme animal, végétal ou fongique qui parfois en mourra (54, 67, 70, 74, 79). Les parasites ciblent les plantes en tant que phytopathogène ou le règne animal depuis les insectes jusqu'à l'humain (54, 67).

- Les modes de parasitismes

Parmi ces parasites, il existe les biotrophes qui dépendent d'autres êtres vivants indispensables à leur cycle de vie. Ils tirent directement leurs nutriments des cellules vivantes sans tuer l'hôte (58, 70, 78). Ce type de parasite est souvent caractérisé par une forte spécificité (78). Par opposition, sont présents des parasites nécrotrophes qui, par l'action de toxines ou d'enzymes, vont tuer leurs hôtes et se nourrir de leurs tissus morts (70, 78, 173). Ils sont généralement influencés par la présence d'un hôte affaibli. Il sont rarement spécifiques et parfois épidémiques en se propageant aux plantes saines voisines (78).

- Les types de parasites

Diverses formes de parasitisme sont observables : le parasitisme obligatoire dans lequel le parasite ne subsiste qu'en présence de son hôte, le parasitisme facultatif où ils sont capables de passer de l'état saprophyte à celui de parasite sous certaines conditions. Enfin, le parasitisme de faiblesse atteint les individus affaiblis (173).

- Les degrés de spécificités

Selon le degré de spécificité à l'hôte, différents termes sont usités. Tout d'abord, les parasites très spécifiques d'un hôte unique sont dits parasites sténoxènes comme la rouille noire chez l'avoine *Puccinia graminis f.sp avenae*. Ensuite, les parasites spécifiques dénommés parasites oligoxènes ont une spécificité moins étroite et se retrouvent chez des espèces ou genres voisins. Puis, les parasites euryxènes, peu spécifiques, se rencontrent chez de nombreuses espèces (173).

- Intérêt du parasitisme
  - ✓ Pour l'environnement

D'un point de vue écologique, le parasitisme permet la régulation de populations par élimination des organismes les plus faibles, malades et vieillissants (70). Ces champignons sont également des révélateurs de peuplements en mauvais état sanitaire, d'une inadéquation des essences, des aléas climatiques voire d'attaques massives d'insectes (63).

✓ Pour l'homme

Anthropocentriquement, ce mode de vie peut être utilisé dans un but de lutte biologique notamment par des entomopathogènes pour réguler des populations d'organismes considérées nuisibles (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Par exemple, les propriétés insecticides du genre *Beauveria bassiana*, de la famille des *Cordycipitaceae*, sont exploitées pour contrer les épidémies causées par le doryphore de la pomme de terre (67, 79).

- Quelques cibles des champignons parasites

Voici une panoplie d'exemples intéressants :

Le *Cordyceps militaris* qui parasite les lépidoptères (79), les Chytridiomycètes du genre *Batrachochytrium* qui déciment les grenouilles (67).

Exceptionnellement, des parasites sont dits carnivores et mettent au point différents stratagèmes pour obtenir leurs nutriments : *Arthrobotrys dactyloides* qui utilise ses hyphes tels des lassos étranglant ses proies vivantes et les immobilisant pour les envahir afin de les digérer de l'intérieur ; *Stropharia rugosoannulata* dont les hyphes sécrètent des toxines paralysantes qui vont l'aider à s'introduire dans l'organe buccal des nématodes pour les envahir et les décomposer en quelques heures (67).

D'autres ciblent les champignons comme *Pseudoboletus parasiticus* qui s'installe sur les *Scleroderma citrinum* (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*), les *Asterophora* et *Volvariella surrecta* qui sont aussi des parasites d'autres champignons (58).

- Les phytopathogènes

✓ Les « Rouilles » et « Oïdiums »

Ces parasites des plantes exploitent les cellules végétales vivantes sans contrepartie. Les feuillages et les tiges sont particulièrement ciblées. Les « Rouilles » (*Pucciniomycètes*) et les « Oïdiums » (*Erysiphales*) forment, tous deux, deux groupes constitués d'un grand nombre d'espèces (58, 63).

Leurs spores ou leurs conidies germent à la surface, pénètrent la cuticule et la paroi cellulaire avec des hyphes spécialisées souvent ramifiées en suçoirs appelées « haustorium ». Une fois à l'intérieur, ces hyphes vont absorber les sucres produits par photosynthèse (58, 174, 175). Cette structure peut être précédée par un « appressorium », renflement de l'extrémité du tube germinatif, ou d'une hyphe formée au contact de la cuticule favorisant l'adhésion du champignon et sa pénétration (*voir* **Figure 104**) (174, 175).

✓ Les « Charbons »

Il existe également les « Charbons » qui forment un groupe avec de nombreuses espèces parasites de fleurs et qui produisent des spores à l'intérieur des graines (58), comme par exemple *Ustilago maydis* (67). Quelques espèces de champignons plus volumineux parasitent des individus faibles, malades ou sujets à un stress et sont à l'origine des caries (63).

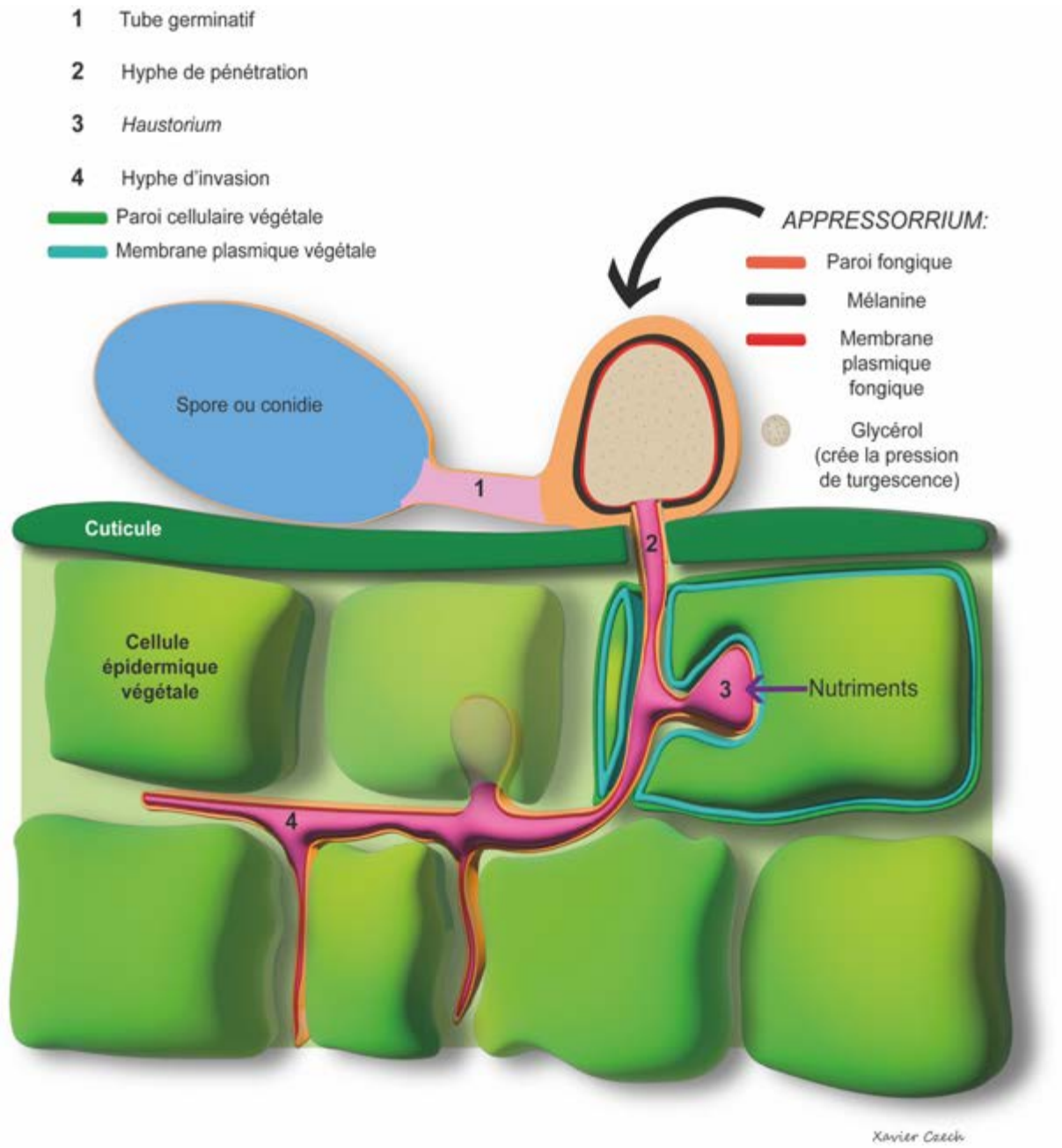


Figure 104 : Schéma représentant une appressorium et haustorium lors du parasitisme.
Source : figure de X. CZECH, inspirée et adaptée à partir de (174).

4.1.3. La symbiose ou mutualisme

La symbiose est l'union biotrophe entre deux organismes. Elle est durable et profitable pour chacun d'entre eux (on parle de mutualisme). Les lichens sont un exemple concret d'une association algues/champignons, de même que pour celle entre végétaux autotrophes/champignons de laquelle naissent les mycorhiziens (54, 58, 70, 78, 79). Parfois, des associations avec des animaux sont observables (79).

La symbiose intègre, tout comme le parasitisme, un degré de spécificité rencontré chez les « généralistes » et les « spécialistes ». Les « généralistes » sont capables de collaborer avec de nombreux partenaires et les « spécialistes » ne se contentent que d'un unique (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Dans la nature, il existe parfois un continuum entre les différents modes de vie, car des espèces symbiotes peuvent vivre sporadiquement en saprophytes ou vice-versa, et sont nommées « hémisaprobes » (67, 171).

4.1.3.1. L'association avec des animaux

L'interaction des champignons avec le monde animal peut se manifester de différentes façons. Il a été vu précédemment que cette interaction pouvait être parasitaire, mais elle peut être néanmoins mutualiste. En effet, des modes de reproduction ou de vie d'organismes animaliers, permettent aux deux partenaires de survivre et de proliférer.

À titre d'exemple, il existe le campagnol de Californie (*Microtus californicus*) qui se nourrit essentiellement d'un champignon hypogé apparenté aux *Rhizopogon*. Lors du passage dans le tube digestif du mammifère, les spores du champignon en tireront un avantage, car leur potentiel de germination s'en verra augmenté. Ce mutualisme permet donc aux deux partenaires de proliférer (67).

Quant aux guêpes charpentières, elles pondent leurs œufs dans les vaisseaux du bois des pins et y injectent de manière concomitante des spores de *Russulales* du genre *Amylostereum* qui, lors de sa croissance, nourrira les larves (67).

Certains termites et fourmis vivent aussi du mutualisme en cultivant des champignons du genre *Candida* ou des *Agaricales* du genre *Termitomyces*, *Attamyces*, pour s'en nourrir (67, 171).

✓ Les fourmis

Chez les fourmis, la capacité de cultiver des champignons serait apparue dans des tribus d'*Attini* il y a environ 5 millions d'années, d'après le décryptage génomique d'une espèce champignonniste, *Acromyrmex echinatior*. Actuellement, il existe 210 espèces connues de fourmis champignonnistes dont les plus importantes sont les *Atta* et les *Acromyrmex.* Ces fourmis, trouvées uniquement en Amérique, se nourrissent exclusivement de l'espèce *Leucocoprinus gongylophorus* qui ne se rencontre que dans leurs fourmilières. Les fourmis ramassent des feuilles, qu'elles découpent en petits morceaux de 1 à 2 mm, qu'elles agglutinent avec de la salive et entreposent ensuite dans des chambres humides à température constante dans lesquelles les champignons se développeront après inoculation par les fourmis. Les ouvrières cultivatrices se chargent d'apporter, via des gouttes fécales, des éléments fertilisants et des enzymes capables de dégrader les feuilles pour les rendre encore plus assimilables pour le champignon. De plus, elles sécrètent des antibiotiques (myrmicacines) issus de *Streptomyces* en ectosymbiose sur leur cuticule qui empêchent la croissance de champignons saprophytes concurrents à celui qu'elles cultivent. En retour, celui-ci forme des gongylidies qui sont des vésicules contenant une grande vacuole remplie d'éléments nutritifs utilisés par les fourmis pour leur propre alimentation et celles des larves (51, 171).

✓ Les termites

Du côté des termites, cette capacité serait apparue entre 30 et 50 Millions d'années, d'après des termitières fossiles découvertes en Tanzanie. Il en existe environ 350 espèces connues, réparties sur l'Afrique et l'Asie, incapables de digérer la cellulose et la lignine. Ils ingèrent alors des particules de bois grossièrement mastiquées et les excrètent sous forme de boulettes fécales appelées mylosphères, constituées de matériel ligneux et de spores asexuées de champignons. Ces boulettes sont empilées dans des chambres, puis le champignon se développe et produit simultanément des spores asexuées et des nodules primordium de basidiocarpes. Les termites consomment les nodules qui leur permettent de produire dans le tube digestif des enzymes capables de dégrader la cellulose et le xylane*. Pour exemple, le spécimen d'Afrique, *Macrotermes bellicosus*, cultive une seule espèce du genre *Termitomyces*. Ce genre est subdivisé en sous-genres et comprend une quarantaine d'espèces, comme *Termitomyces titanicus* formant le plus grand chapeau au monde (51, 171).

4.1.3.2. Les mycorhiziens

Apparues probablement il y a 450 à 500 Ma, les associations symbiotiques de champignons sont nombreuses dans l'environnement. Elles concernent d'une part, le champignon filamenteux et d'autre part, l'organisme photosynthétique comme les arbres, mais aussi les végétaux herbacés, chlorophylliens, ou ligneux tels que les arbrisseaux et les arbustes (54, 67, 74, 82, 87). Des fougères ou des mousses présentent parfois aussi des mycorhizes (74, 87). Dans cette association qui représente 95 % des plantes supérieures, on parle de mycobionte pour la partie fongique et de photobionte pour la partie végétale. Seules quelques familles sont dépourvues de cette symbiose comme les crucifères ou les chénopodiacées (87).

Le mycélium s'unit avec les radicelles* des plantes supérieures rhizophytes pour former ce qu'on appelle des mycorhizes (67, 79). Ainsi peuvent se créer des associations avec des champignons inféodés à une essence d'arbre, comme le bolet des charmes dont il tire son nom (79). Certains mycorhiziens sont donc exclusifs, préférentiels ou généralisés (78). L'association mycorhizienne découverte à la fin du XIX^{e} siècle, apporte un certain nombre d'avantages aux hôtes. Le champignon fournit des éléments minéraux et de l'eau aux plantes qui fournissent en retour leurs substances élaborées grâce à la photosynthèse comme des glucides simples (glucoses, fructose, saccharose) (54, 58, 63, 67, 70).

- **Les différents milieux symbiotiques**

En fonction des ressources disponibles ou extraites du sol et les habitudes de vie des espèces partenaires, il en résulte différentes variétés de milieux symbiotiques. On distingue alors les milieux minéralotrophes et organotrophes (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- <u>Le milieu minéralotrophe</u>

Le milieu minéralotrophe correspond à des lieux à fortes contraintes naturelles où l'eau et les sels minéraux sont prépondérants et immédiatement disponibles dans l'environnement. Ces sols sont dépourvus de matière organique. Les dunes, les sables, les terrils et les milieux arides en sont des exemples. Le champignon minéralotrophe dispose alors comme seule source de matière organique, la plante hôte à laquelle il est associé. Il est donc totalement dépendant de l'hôte pour sa nutrition en composés organiques et ne prélève dans le sol que l'eau et les minéraux (*voir* **Figure 105**) (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Le milieu organotrophe

Le milieu organotrophe est également composé d'eau, de sels minéraux et essentiellement de matières organiques fournis par l'humus. En effet, l'humus est structuré par des complexes argilo-humiques, composés d'eau, de sels minéraux, d'argile et de résidus de matière organique rattachés par des liaisons fortes. Les plantes dépourvues d'enzymes de décomposition sont incapables d'avoir accès aux ressources de ces complexes. Elles sont par conséquent tributaires du champignon possédant un arsenal enzymatique capable de dissocier ces complexes rendant possible la rétrocession de ces composants (*voir* **Figure 106**). Ces champignons organotrophes ont donc des compétences de champignons saprotrophes tout en étant dépendants d'une symbiose (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

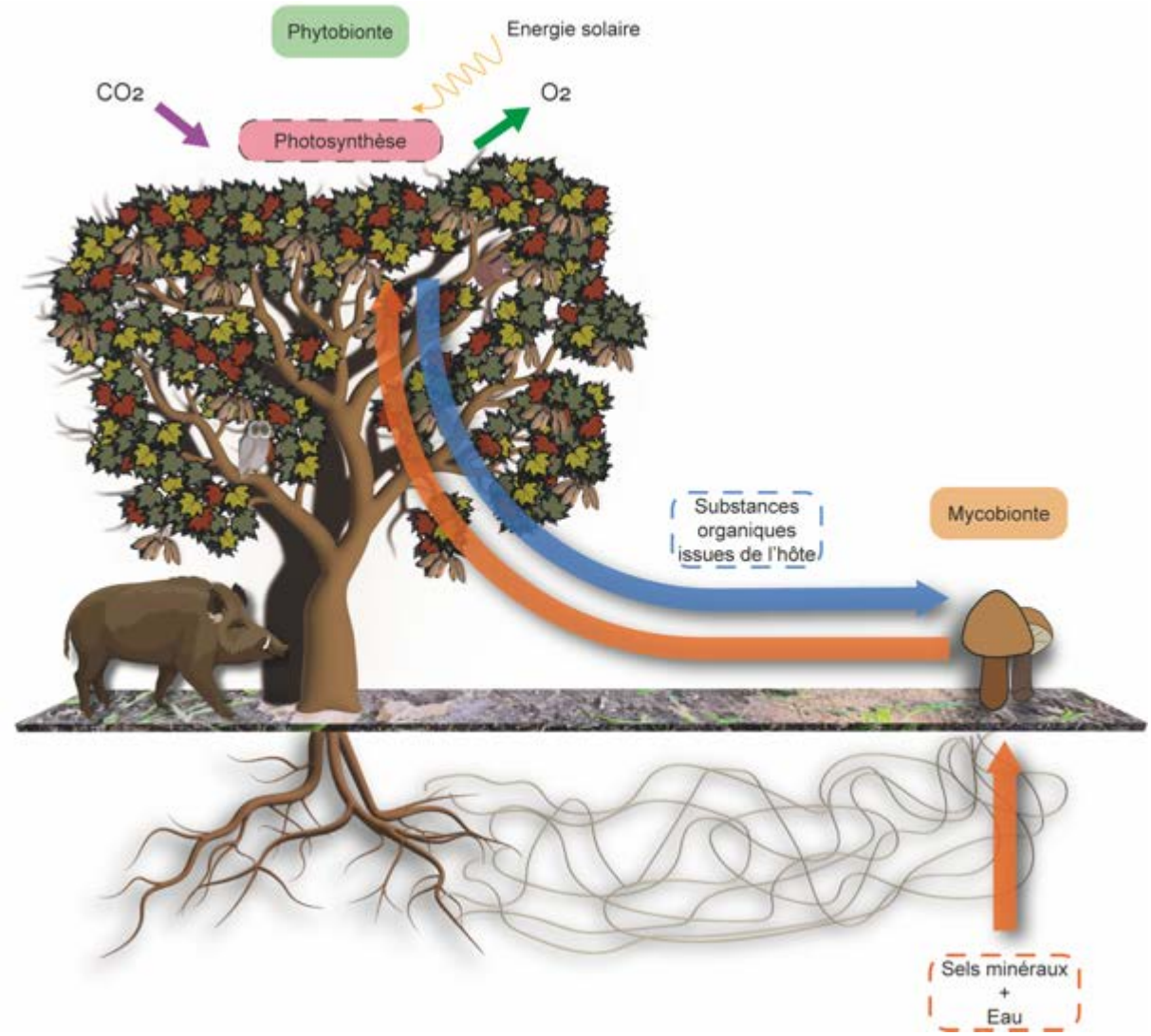


Figure 105 : Illustration schématisant les échanges entre les symbiontes dans un milieu minéralotrophe.
Source : X. CZECH, dessin inspiré du document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille).

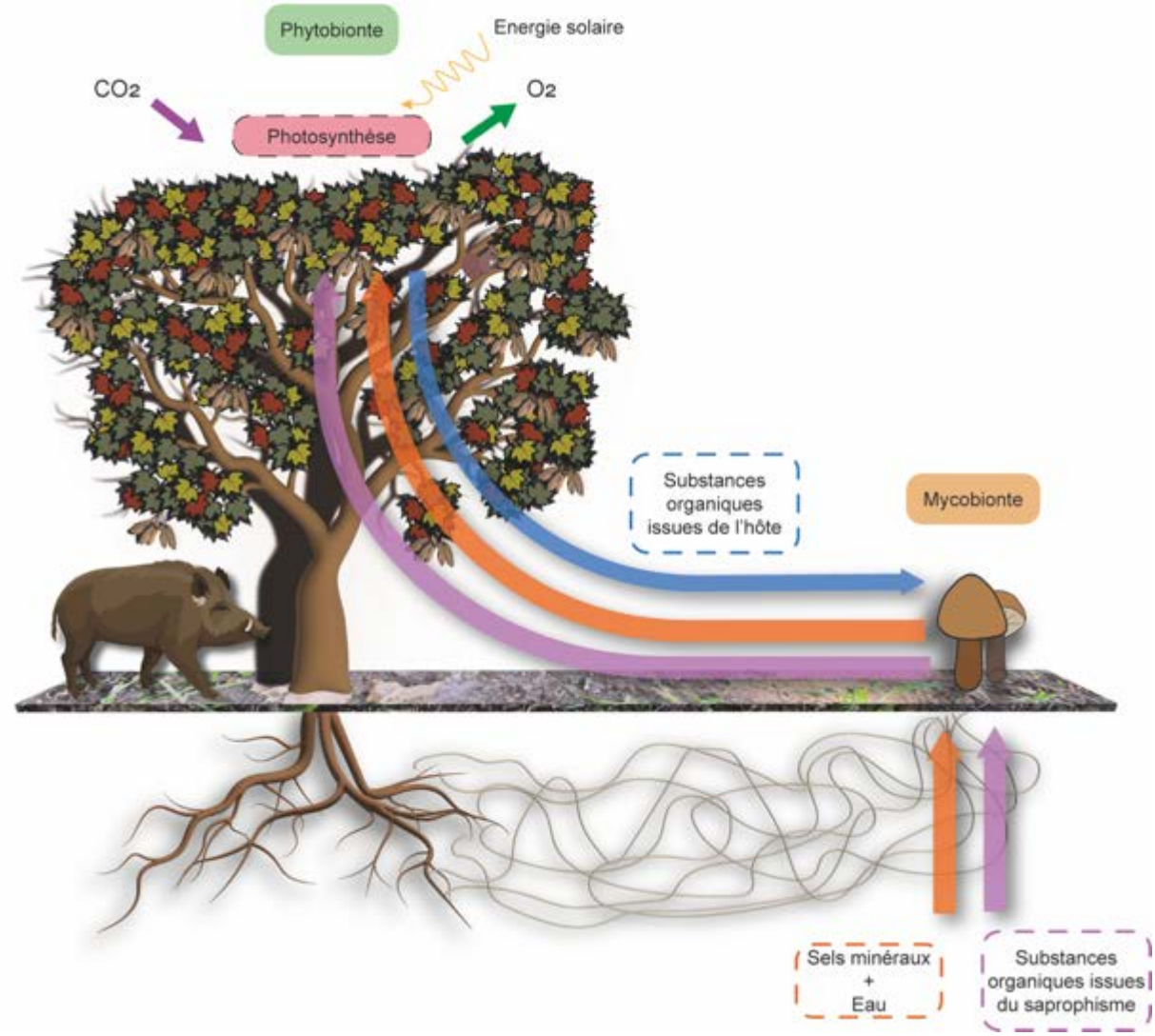


Figure 106 : Illustration décrivant les échanges entre symbiontes dans un milieu organotrophe.
Source : figure de X. CZECH, inspirée du document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille).

- **La structure d'une racine**

Avant d'aborder les différentes mycorhizes, et pour mieux comprendre leur configuration, voici un bref rappel de la structure d'une racine qui reste sensiblement identique dans tous les cas.

✓ Structure de l'apex d'une racine

Tout d'abord via son méristème apical qui est protégé par la coiffe, la racine est en continuelle élongation dans le sol, à la recherche d'eau et d'éléments minéraux (83, 87). Dans la racine, le méristème est un petit massif de cellules indifférenciées qui se divisent continuellement et produisent des cellules vers l'arrière destinées aux différents tissus constitutifs de la racine. Ces cellules grossissent dans la direction axiale créant l'élongation de la racine, car elles dirigent de force l'extrémité plus loin dans le sol. Le méristème fabrique aussi des cellules vers l'avant destinées à la création de la coiffe (*voir* **Figure 107**). Cette coiffe subit l'abrasion lors de l'élongation, elle est donc constamment rabotée sur la face externe et reformée sur la face interne. Dans la racine, des méristèmes peuvent apparaitre n'importe où selon les contraintes ambiantes, ce qui façonne une géométrie irrégulière et flexible (83).

La surface racinaire appelée rhizoderme, entre le méristème apical et la zone subérifiée, constitue la zone privilégiée d'absorption (*voir* **Figure 107**). De cette zone, se forment des poils absorbants à partir de quelques cellules du rhizoderme, qui jouent un rôle dans l'absorption de l'eau et des nutriments (83, 87). Cette zone fait à peine quelques millimètres à quelques centimètres (83). La zone subérifiée, qui fait suite à l'assise pilifère, se caractérise par une faible capacité d'absorption d'eau et d'éléments minéraux. On observe, ainsi, que la totalité de la surface absorbante est relativement limitée par rapport à l'ensemble du système racinaire et de la plante entière (83, 87).

✓ Structure interne d'une racine

L'observation d'une racine primaire en coupe transversale montre, qu'en son centre, se situe le cylindre vasculaire composé de vaisseaux ascendants (xylème) conduisant l'eau et les minéraux absorbés vers la partie aérienne de la plante. Des vaisseaux descendants (phloème), apportant vers la racine les sucres fabriqués dans les feuilles par photosynthèse, y sont également présents (*voir* **Figure 108**) (83, 87).

Le cylindre vasculaire est entouré d'une couche de cellules appelée péricycle, lui-même bordé d'une couche de cellules qui est l'endoderme (*voir* **Figure 108**). Cet endoderme sélectionne les éléments minéraux utiles à la plante et bloque, dans une certaine mesure, ceux inutiles ou nuisibles. Entre l'épiderme et l'endoderme, se trouve le parenchyme cortical (dit cortex) composé généralement de plusieurs couches de

cellules peu différenciées et dans lequel s'installeront les hyphes du champignon mycorhizien (*voir* **Figure 108**) (83, 87).

✓ La racine de structure primaire

La symbiose de type mycorhizienne se réalise dans la racine primaire au niveau du parenchyme cortical compris entre la zone d'élongation et la zone subérifiée (51, 83, 87). Cette structure de racine primaire, chez les plantes herbacées (qui ne produisent pas de bois), concerne l'ensemble du système racinaire fonctionnel, car elle se maintient durant tout le cycle de vie de la racine. Lors de sa mort, la racine est remplacée par ses propres ramifications ou par d'autres racines issues de nouveaux méristèmes (83).

Pour les plantes ligneuses (qui produisent du bois) la durée de la phase de structure primaire est courte et imputée sur une longueur limitée de quelques centimètres. Par la suite, la structure primaire est remplacée par une structure secondaire où une écorce liégeuse succède au cortex totalement disparu. Les mycorhizes sont fusionnées seulement aux racines les plus jeunes sans structure secondaire formée (83).

Enfin, la section où s'établit la mycorhize correspond à la zone d'absorption constituée des poils absorbants. Lors de l'association symbiotique, la présence du champignon supprime celle des poils absorbants. Ces poils ne sont donc réellement observés que dans certaines conditions (171) :

- sur les racines primaires où la colonisation n'a pas encore eu lieu (171) ;
- à l'extrémité des racines de croissance longue qui ont la caractéristique d'avoir une progression indéfinie, d'être non colonisées par le champignon (bien souvent, les mycorhizes sont situées sur des racines primaires latérales à cette racine de croissance longue (82, 171)) ;
- chez les espèces non mycorhizées au stade adulte (171) ;
- dans les sols très riches qui inhibent la mycorhization (171).

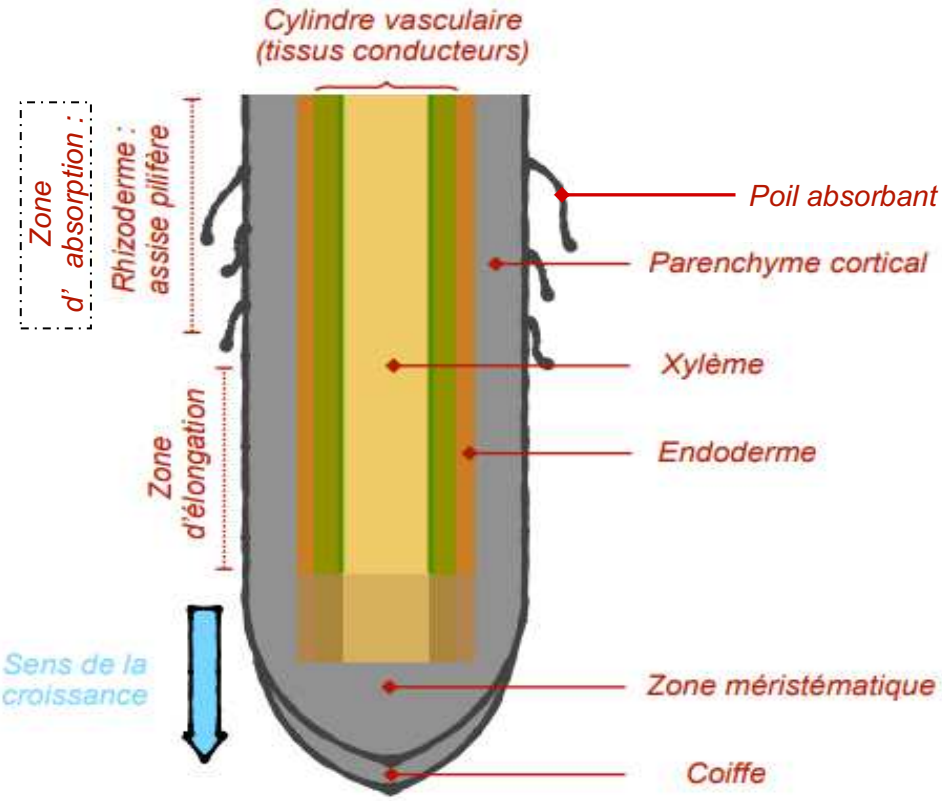


Figure 107 : Schéma d'une coupe longitudinale d'une racine primaire.
Source : X. CZECH et N. VERDIN, figure inspirée d'après (83, 87).

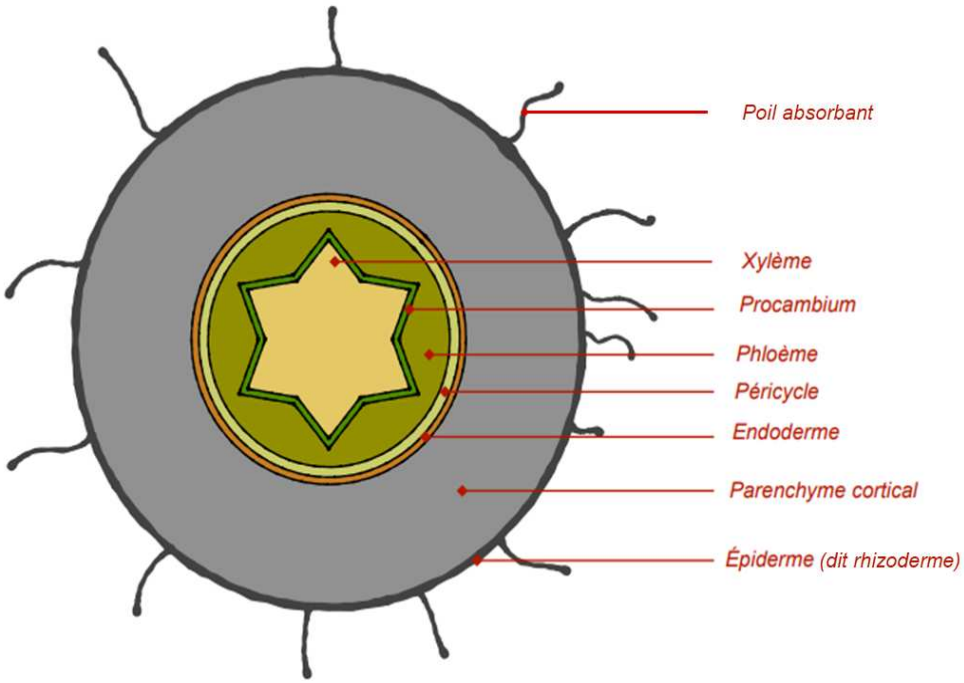


Figure 108 : Schéma d'une coupe transversale d'une racine primaire.
Source : X. CZECH et N. VERDIN, figure inspirée d'après (83, 87).

- **Les différentes associations mycorhiziennes**

Ces mycorhizes se répartissent globalement en deux grands groupes : les endomycorhiziens, dont environ 70 % à 80 % des plantes terrestres possèdent ce type d'association et les ectomycorhiziens connus chez 5 % des plantes terrestres (67, 74, 82, 83, 87). Il existe une panoplie d'associations mycorhiziennes moins présentes mais plus spécifiques. On parle d'ectendomycorhizes, mycorhizes arbutoïdes, mycorhizes éricoïdes mycorhizes Orchidoïdes (67, 83, 87). À noter que pour une représentation plus exacte de la réalité, dans certaines conditions et selon l'espèce de l'hôte, une même plante peut porter différents types de mycorhizes en même temps ou successivement à travers son développement (83).

- Les ectomycorhiziens

✓ Structure

Les ectomycorhiziens ont un mycélium qui se transforme en devenant plus court et s'agglomère pour former un manchon (ou manteau) feutré continu et épais de 10 à 30 µm autour de la radicelle qui le protège mécaniquement (51, 67, 70, 74, 83, 87). De ce manteau, se développe un mycélium qui ne pénètre pas la cellule, mais se positionne dans les espaces intercellulaires du parenchyme cortical (ou cortex) et forme ainsi le réseau de Hartig qui permet une communication limitée entre les deux partenaires par diffusion (51, 67, 70, 74, 83, 87).

À partir de cet ancrage, le mycélium se développe en hyphes extra-racinaires (dites extra-radicales ou extra-matricielles), envahit le sol adjacent sous forme de filaments isolés ou d'agrégation en forme de mèche, de cordons mycéliens constitués d'hyphes accolées les unes aux autres, de sclérotes (enroulement du mycélium sur lui-même), et de rhizomorphes (83, 87). L'ensemble de ce mycélium s'étend jusqu'à plusieurs mètres carrés de surface (87).

✓ La morphologie particulière des racines de cette alliance

Les arbres en cohabitation avec ces mycorhizes présentent une morphologie racinaire qui les distingue des autres plantes ou arbres qui n'ont pas d'ectomycorhizes. La majorité des plantes ont des racines fines de structure fractale signifiant qu'elles se multiplient de manière identique sur le plan morphologique à tous les niveaux de ramification selon un axe (83).

Chez les ectomycorhizes, les racines prennent une structure hiérarchisée. De longues racines se prolongent continuellement par l'extrémité tout en se ramifiant et sont pourvues latéralement de racines courtes. C'est à cette localisation que se réalise la mycorhize. Les racines courtes ont pour particularités de ne pas avoir de coiffe,

d'être limitées dans leur développement même si elles se ramifient parfois, et d'avoir une taille de quelques millimètres (*voir* **Figure 109**). Si les racines courtes ne rencontrent pas de mycobionte, elles meurent pour être remplacées par d'autres racines courtes fabriquées par la racine longue au fur et à mesure de son avancée. Elles vont cependant survivre en cas de colonisation par un champignon compatible durant une saison voire plusieurs années (83).

- ✓ Les différentes formes d'ectomycorhizes

Le réseau de Hartig est un ensemble de ramifications qui entoure les cellules sur un plan tridimensionnel à l'image d'un filet. Ce réseau peut légèrement varier selon l'espèce hôte et selon le champignon. Chez les Gymnospermes, le réseau colonise plusieurs assises du cortex. Par exemple, chez les *Pinaceae*, le réseau s'établit sur toute l'épaisseur du cortex jusqu'à l'endoderme. En revanche, le réseau de Hartig des *Angiospermes* se cantonne à une seule couche, la plus externe, sous l'épiderme. Dans ce cas, les cellules végétales du cortex ont une élongation radiale pour augmenter la surface de contact et augmenter par ailleurs le diamètre de la racine (83).

Les ectomycorhizes prennent des couleurs et des longueurs différentes. La surface du manteau (lisse, veloutée, cotonneuse, lâche…) varie également et la mycorhize se ramifie éventuellement selon un motif caractéristique des espèces de champignons et de plantes impliquées (58, 83, 87, 171). En effet, toutes les ramifications latérales et terminales sont des mycorhizes dont la structure peut être simple (chaque ramification terminale est une mycorhize) et prendre la forme d'un racème, de chapelet, d'arbuste ramifié (dit coralloïde), ou se ramifier dichotomiquement (*voir* **Figure 111**) (87, 171). Cette association est alors visible à l'œil nu (58). De plus, lorsque les conditions de fructification sont réunies, les hyphes dicaryotiques donnent naissance à des primordiums pour entamer le cycle de reproduction (87).

Les ectomycorhiziens présentent également une variabilité au niveau du manteau selon le type de champignon. Ce manteau aura des différences liées aux hyphes plus ou moins différenciées et enchevêtrées, aux formes cellulaires (hyphes enchevêtrées en spaghettis, en pavage régulier, arrangement en étoiles…), à la présence d'ornementations (pointes, ampoules, poils simples ou ramifiés, crochet…) ou à la forme et à la couleur des hyphes laticifères occasionnelles (83).

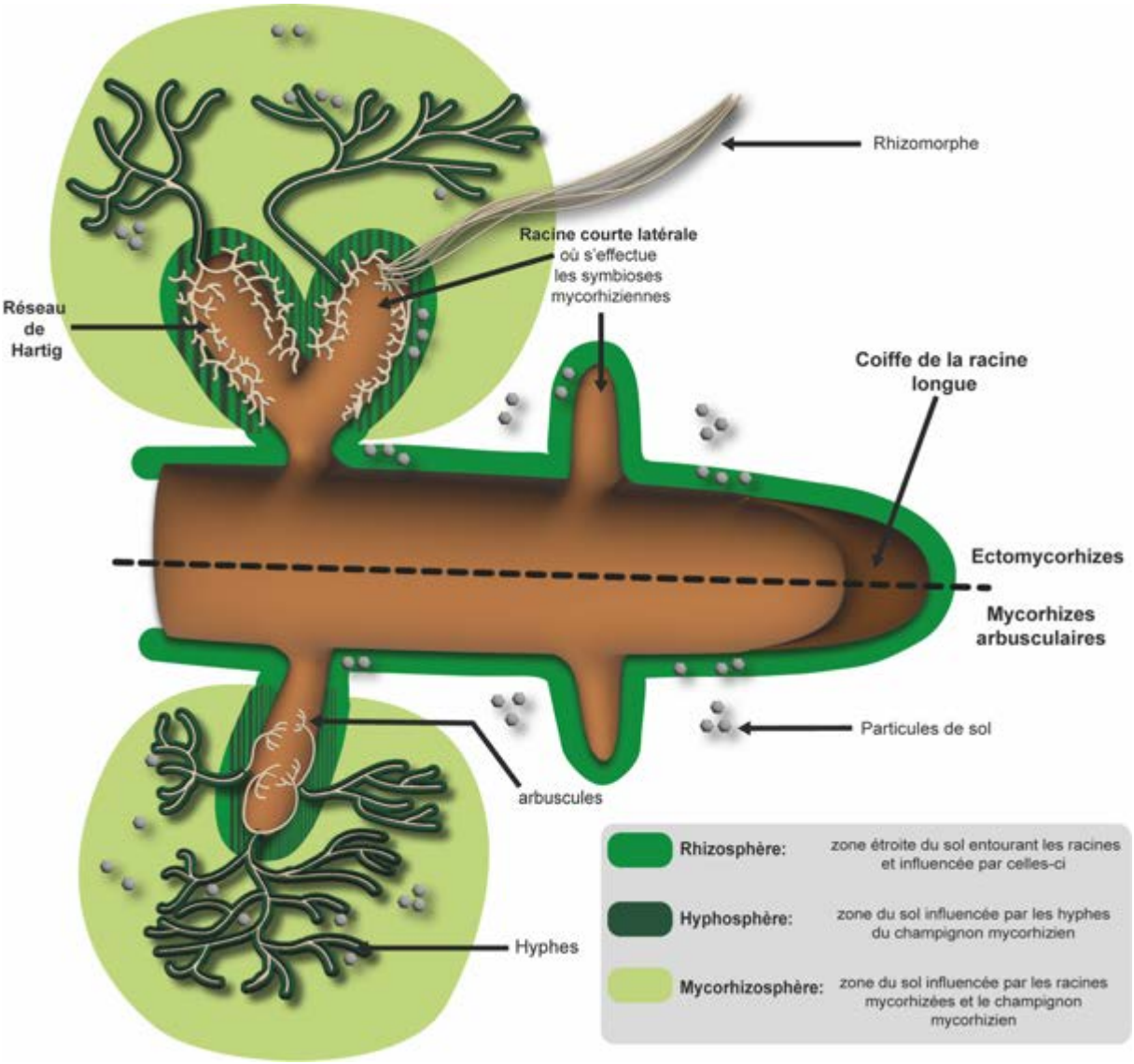


Figure 109 : Illustration de la localisation des mycorhizes par rapport à la racine principale et des différentes zones du sol influencées par les acteurs de la symbiose mycorhizienne.
Source : figure de X. CZECH, inspirée d'après (82, 176).

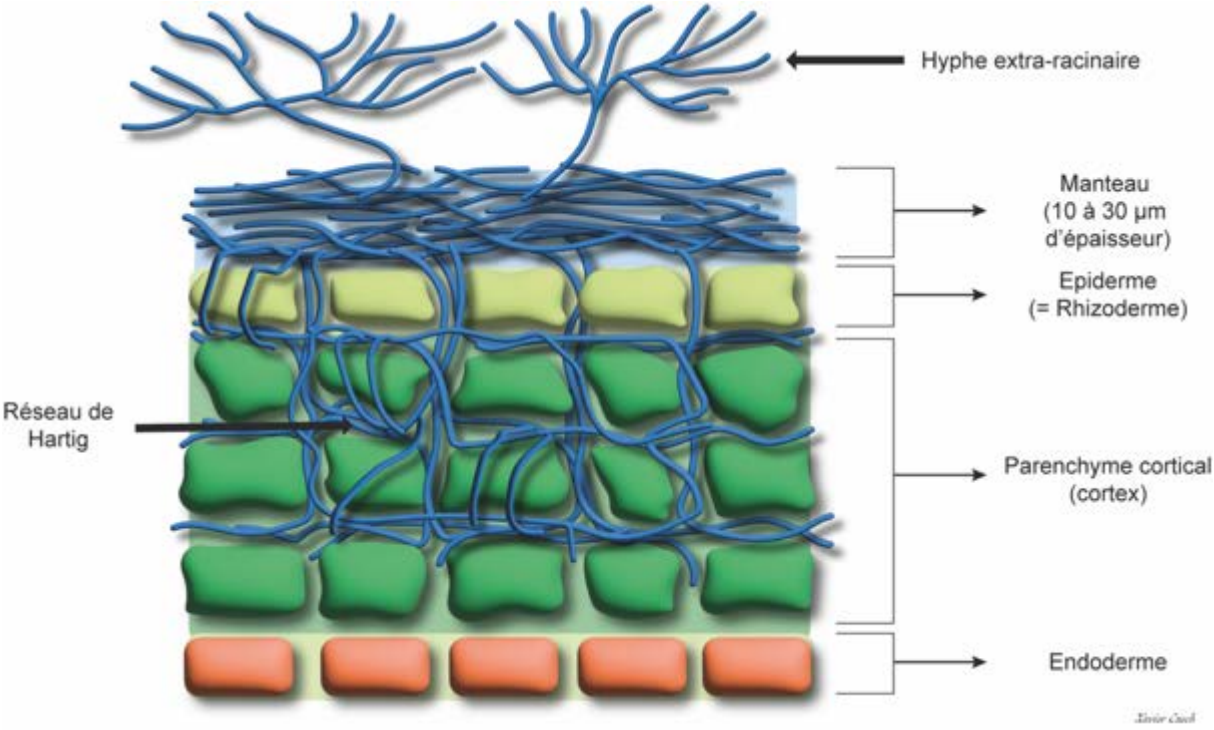


Figure 110 : Illustration de la structure d'une ectomycorhize au sein d'une racine de structure primaire.
Source : figure de X CZECH, inspirée d'après (51, 67, 82, 83, 87).

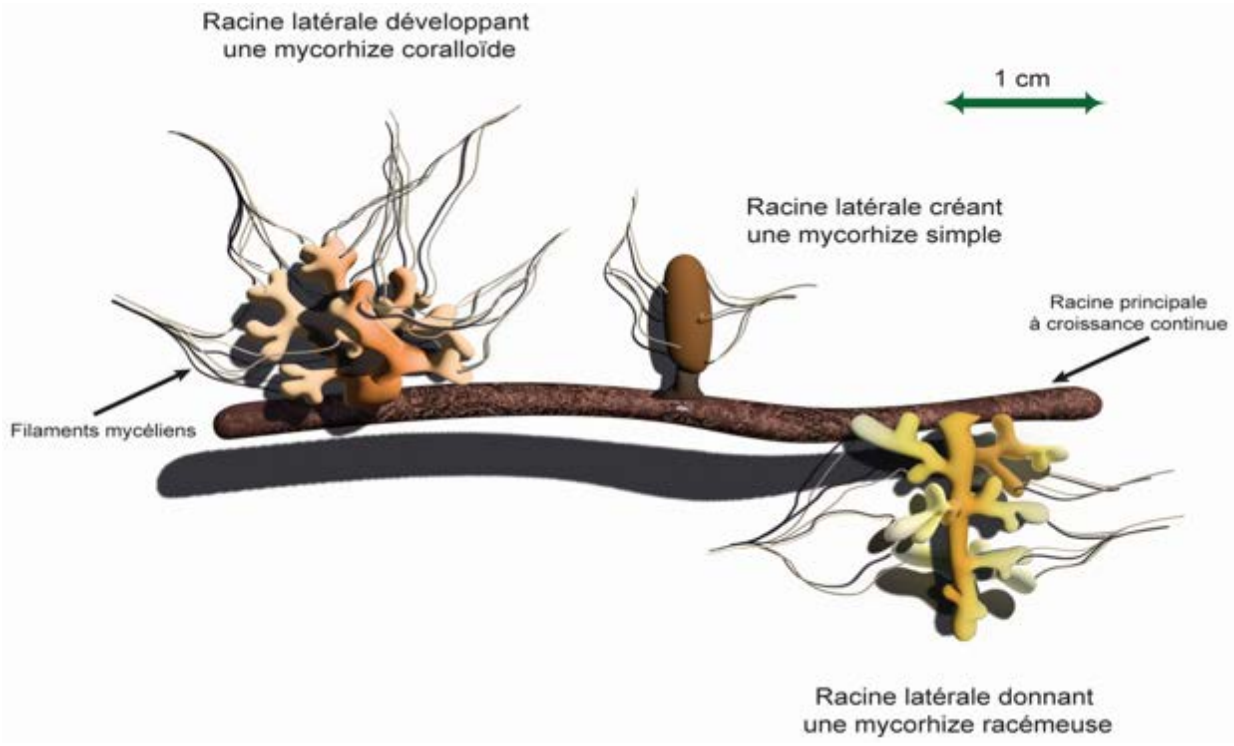


Figure 111 : Dessin révélant quelques morphologies de mycorhizes, avec les racines latérales, possibles dans les ectomycorhizes.
Source : figure de X. CZECH, réalisée à partir (171).

✓ Les symbiontes impliqués

Ce type d'association est le plus important pour les champignons produisant un sporophore. Du côté fongique, cela concerne plusieurs milliers d'espèces de champignons, dont de nombreux *Basidiomycota*, *Ascomycota* et rarement quelques Zygomycota (58, 67, 87). Les genres *Russula*, *Lactarius*, *Boletus*, *Amanita*, *Tuber*, *Cantharellus*, *Cortinarius* pour les *Basidiomycota* et *Ascomycota*, ainsi que les genres *Endogone* et *Sclerogone* pour les rares *Zygomycota*, sont des exemples de champignons compatibles pour cette association (83, 177).

Du coté chlorophyllien, la plupart des végétaux impliqués sont des plantes ligneuses, arbres ou arbustes présents dans les forêts tempérées comme les *Pinaceae* (pins mélèzes, sapins, épicéas), *Salicaceae* (saules, peupliers), *Fagaceae* (hêtres, chênes), *Betulaceae* (bouleaux, aulnes, charmes) *Myrtacaeae* (eucalyptus)… (58, 67, 87). Les ectomycorhizes concernent 5 % des végétaux vasculaires (83, 87) qui sont presque tous des essences sociales, c'est-à-dire qu'ils forment naturellement des peuplements quasiment pures (sapinière, chênaie, pinède…) (83).

Actuellement, plus de 15 000 espèces de plantes vasculaires portent ce type de mycorhizes (87). Les ectomycorhizes sont caractéristiques d'un milieu stressant résultant de contraintes environnementales (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Les endomycorhiziens ou mycorhizes arbusculaires

✓ Structure

Les endomycorhiziens mettent en jeu un mycélium du partenaire fongique qui pénètre l'intérieur des cellules du parenchyme cortical en traversant la paroi, mais pas la membrane cellulaire (51, 58, 70, 74). Le champignon forme à l'intérieur des cellules végétales des hyphes très ramifiées appelées arbuscules à travers lesquels s'effectuent des échanges efficaces (51, 58, 67, 82, 87). Selon les auteurs, il existerait différents types morphologiques comme le type *Paris* (spires intracellulaires enroulées, reliées par un filament fongique passant de cellules en cellules) ou le type *Arum* (le filament se ramifie entre les cellules et forme des arbuscules dans la cellule) ou des types intermédiaires (83). Des vésicules de réserves lipidiques intercellulaires et intracellulaires sont également présentes dans le parenchyme cortical (51, 67, 83, 87, 171) et qui permettent d'emmagasiner également l'eau et des nutriments (82). Les endomycorhizes ne produisent pas de manteau (87), cette absence les empêche de résister aux contraintes environnementales. Elles sont donc caractéristiques d'un milieu stable et peu contraignant (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Comme pour les ectomycorhiziens, une fois la mycorhize installée, des hyphes extra-racinaires se déploient dans le sol, à partir du point d'ancrage, en formant un réseau couvrant une grande surface bien plus

conséquente que celle des racines seules (*voir* **Figure 112***)* (67, 83, 87). La surface des endomycorhizes dans un mètre carré d'un sol de prairie est estimée à environ 90 m^2, alors que la surface racinaire est inférieure à 9 m^2 (87).

Sur ce mycélium extra-racinaire se développent des spores (87) d'un diamètre de 50 à 150 voire 300 microns (certaines sources parlent même de 500 à 600 µm pour le genre *Gigaspora* et *Scutellospora* (87)) dû à la présence d'importantes réserves lipidiques et de nombreux noyaux haploïdes non séparés par des cloisons (structure cœnocytique) (*voir* **Figure 113***)* (51, 83, 87).

Les *Glomeromycota*, hors des Gigasporacées, disposent d'une autre possibilité de développement afin d'assurer le renouvellement de la mycorhize. Des vésicules différenciées contenues dans le cortex de la racine (appelées vésicules intra-racinaires) se comportent comme des propagules. Lorsque la racine meurt, les vésicules vont germer et se propager à l'instar des spores (82, 87).

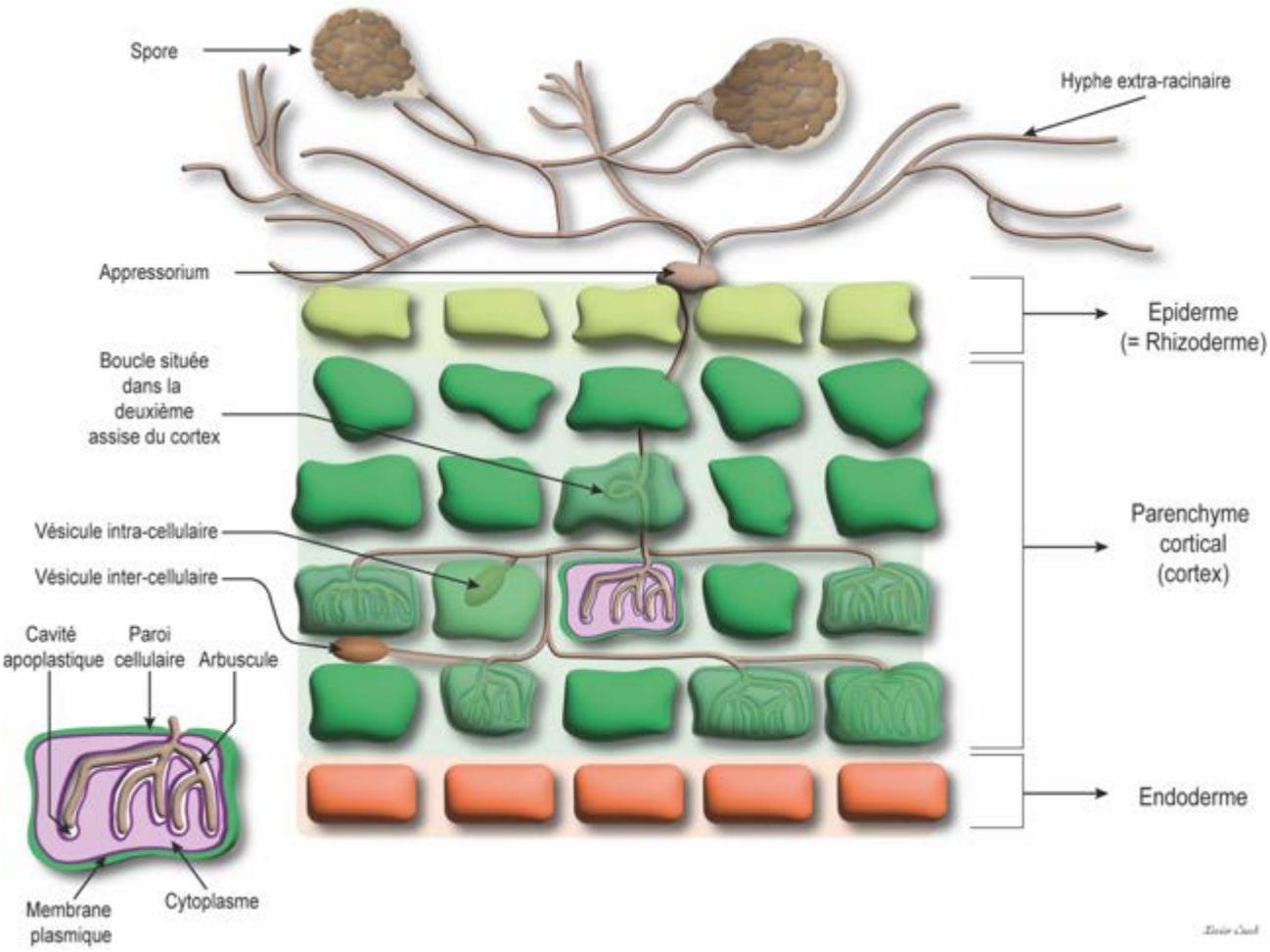


Figure 112 : Illustration d'une endomycorhize arbusculaire de type *Arum* au sein d'une racine de structure primaire.
Source : figure de X. CZECH, inspirée (51, 67, 82, 83, 87)*.*

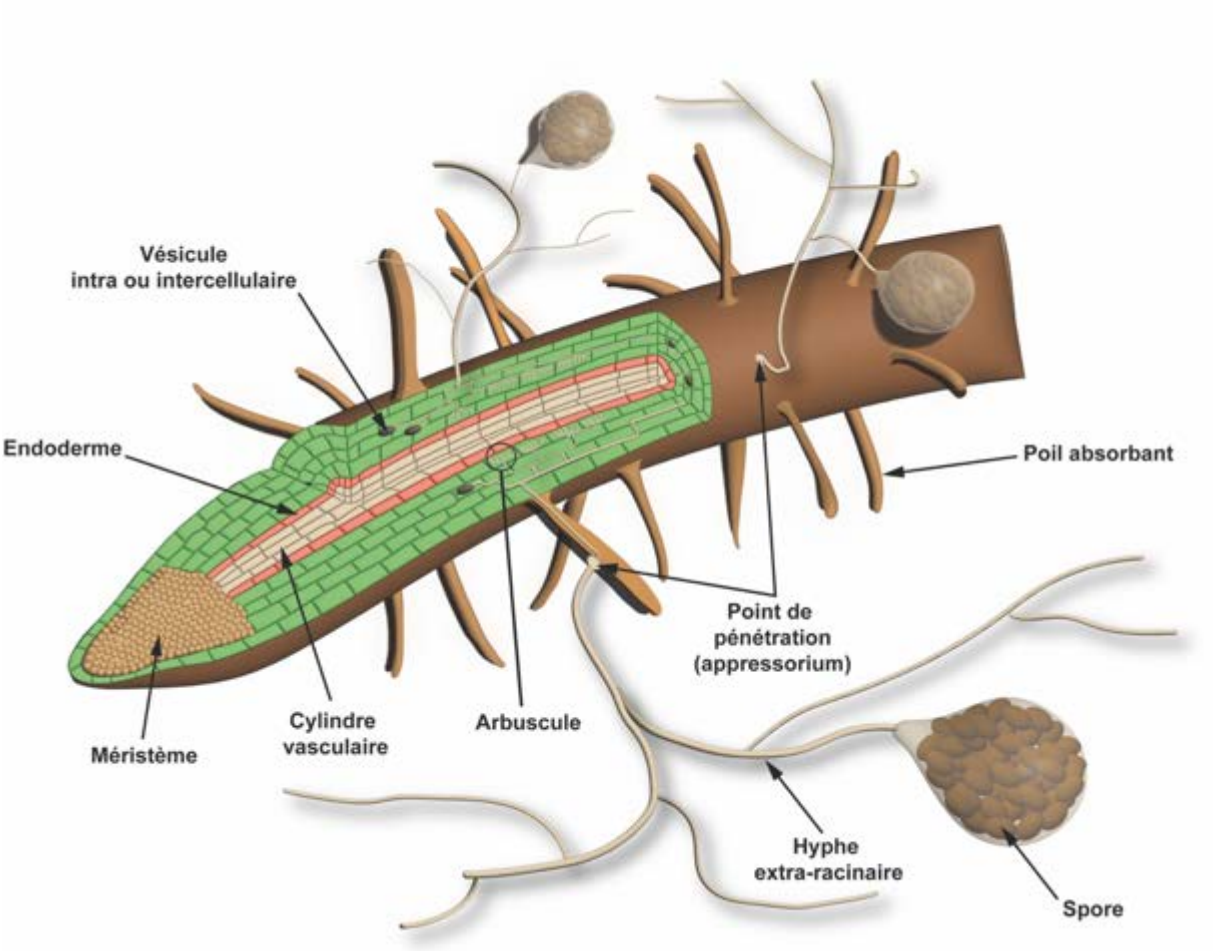


Figure 113 : Dessin de la localisation d'une endomycorhize arbusculaire dans une racine de structure primaire.
Source : figure de X. CZECH, élaborée d'après (82, 87).

✓ Les symbiontes impliqués

Ce type d'association à la particularité de ne concerner qu'un seul embranchement, celui des *Glomeromycota* qui ne produit aucun appareil reproducteur (51, 58). Cette association n'est donc pas visible à l'œil nu, seule une observation microscopique permet de les mettre en évidence (58, 67, 70). Les partenaires végétaux sont essentiellement des plantes herbacées (fougères, lycopodes), la majorité des plantes à fleurs, quelques ligneux comme des conifères tels que les *Juniperus*, des mousses et des hépatiques (87). Elle se retrouve chez 70 % à 80 % des plantes vasculaires (82, 83, 87) et ne présente pas de spécificité d'hôte (51).

✓ Mise en place de cette association

Pour se former, la mycorhize débute par la spore de *Glomeromycota*. La spore germe en un tube germinatif dans lequel les noyaux migrent. Des bactéries BAM (bactéries auxiliaires de la mycorhization) dans le milieu peuvent stimuler la croissance du tube, elles améliorent également la colonisation du champignon en sécrétant des enzymes qui ramollissent la paroi des cellules de l'épiderme. L'excrétion d'hormones à faible concentration par les plantes hôtes potentielles, les strigolactones

(sesquiterpènes), favorise également la division du tube germinatif en de multiples branches et attire celui-ci vers la racine (51, 82). Si ce tube ne rencontre pas de racine, la croissance s'arrête. Lors d'un nouveau stimuli, la spore peut reformer un tube germinatif (51).

Le champignon développe un réseau d'hyphes et va pouvoir s'associer à la racine par excrétion, à faible concentration, d'une molécule appelée facteur *Myc.* C'est un lipo-chitooligosaccharide à la structure proche d'un groupe chimique qui facilite l'interaction symbiotique des bactéries *Rhizobia* aux racines (51, 82). La plante la reconnait grâce à des récepteurs particuliers qui, une fois activés, vont réduire les mécanismes de défense de la plante. Le champignon arrive à la surface de la racine puis forme une structure analogue à un « appressorium » à l'aide des strigolactones. Cette structure à faible pouvoir enzymatique permet au champignon, par une sorte de « cheville » pressée contre la racine, de s'insinuer entre les cellules épidermiques de l'hôte (51, 82, 83). Les hyphes fongiques pénètrent les cellules de la deuxième assise où elles forment une boucle ou spire, puis ressortent en direction du cylindre vasculaire. Ce n'est qu'à partir de la troisième assise qu'elles forment des vésicules intracellulaires, intercellulaires et qu'elles s'introduisent à l'intérieur des cellules du parenchyme cortical sans passer la membrane cytoplasmique (dite plasmalemme) où elles élaborent les arbuscules (ou les spires (83) (*voir* **Figure 112**) (51, 83, 171).

Ces arbuscules qui seront digérés par la plante ont une courte durée de vie n'excédant pas une semaine. Cependant, le champignon recolonise d'autres cellules nouvellement formées et continue ainsi de subvenir aux besoins de l'hôte. Les hyphes arbusculaires ne sont pas cloisonnées ou très faiblement avec des septa espacés. Ceci favorise la circulation des organites et des échanges (82).

Cette pénétration est facilitée par l'hôte qui met en place un chemin propice au développement du champignon qui va envahir le cortex sans dépasser l'endoderme. Ainsi, le tissu conducteur reste libre et fonctionnel. De plus, le champignon évite les zones de croissance racinaire et la zone apicale. L'envahissement délimité de la racine demande un échange de signaux entre les deux partenaires. La plante limite l'expression de ses mécanismes de défense dans les secteurs envahis (51). Concomitant à cette formation, le réseau d'hyphes extra-racinaires se crée (82, 83).

- ✓ Adaptation de la surface d'échange

Pour les endomycorhiziens, le partenaire fongique forme des arbuscules intracellulaires sans passer la membrane plasmique. Celle-ci suit les ramifications de l'arbuscule et s'en enveloppe étroitement dans une cavité apoplastique (*voir* **Figure 112**) (51, 82, 83). L'hôte doit donc étendre la surface de sa propre membrane et l'adapter exactement aux arbuscules. Cette double structure permet le développement

d'une énorme surface de contact entre les partenaires. Le plasmalemme est séparé de la paroi fongique par un espace comportant des éléments à la fois fongiques et végétaux au travers duquel se font les échanges entre les deux symbiontes via différents transporteurs. Les apports ne doivent traverser que trois barrières : la membrane fongique, la paroi fongique et la membrane végétale (*voir* **Figure 114**) (51, 83).

L'interface symbiotique présente donc des différences selon qu'elle est ecto ou endomycorhizien, car les apports des ectomycorhiziens se voient franchir quatre barrières : la membrane fongique, la paroi fongique, la paroi cellulaire végétale et la membrane plasmique végétale (*voir* **Figure 114**) (83).

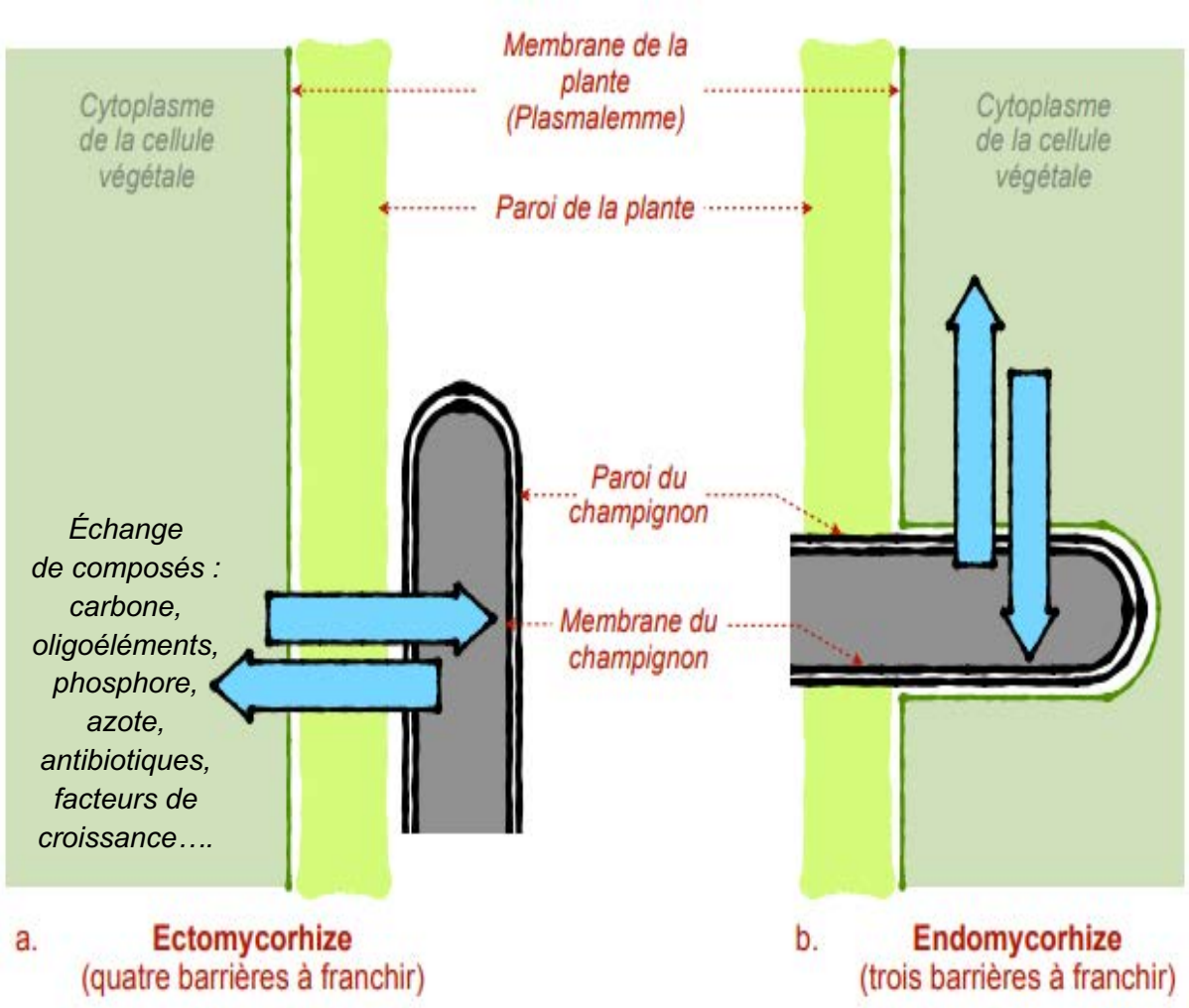


Figure 114 : Schéma décrivant la structure d'échange entre une hyphe et une cellule végétale selon le type de mycorhize.
Source : X. CZECH et N. VERDIN, schéma inspiré de (83).

- Les ectendomycorhizes : une phase de transition

✓ Structure

Le mycélium colonise des racines courtes et y élabore occasionnellement un manteau moins dense, plus lâche et peu différencié que celui des ectomycorhiziens. Il y constitue un réseau de Hartig capable de créer des branches latérales perforant la paroi des cellules. À l'intérieur de celles-ci, elles forment des ramifications d'aspect contourné occupant tout le volume de la cellule s'engainant dans la membrane sans la pénétrer afin de maximiser la surface de contact (*voir* **Figure 115***)* (83).

✓ Symbiontes impliqués

Les plantes associées concernent certains gymnospermes à ectomycorhizes appartenant aux *Pinaceae* tels que les épicéas (*Picea spp*), le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), les pins (*Pinus spp*) et les mélèzes (*Larix spp*) qui, lors de leur phase juvénile, forment des ectendomycorhizes (83).

Les champignons responsables sont tous des Ascomycètes au mycélium pigmenté brun. Ils ont la particularité d'avoir deux types d'hyphes selon le stade de développement : de grosses hyphes de 10 à 12 µm de couleur sombre et à paroi verruqueuse lorsqu'elles se développent dans le sol et colonisent la surface racinaire, ou des hyphes fines de 2 µm quand elles pénètrent le rhizoderme. Les Ascomycètes impliqués sont le genre *Wilcoxina* et possiblement le genre *Tricharina* (83).

Il est supposé que les champignons engagés seraient sous le contrôle des plantes lors de la pénétration intra-cellulaire et qu'ils sont susceptibles d'être des ectomycorhiziens qui interagissent de façon particulière avec des essences forestières de conifères (83).

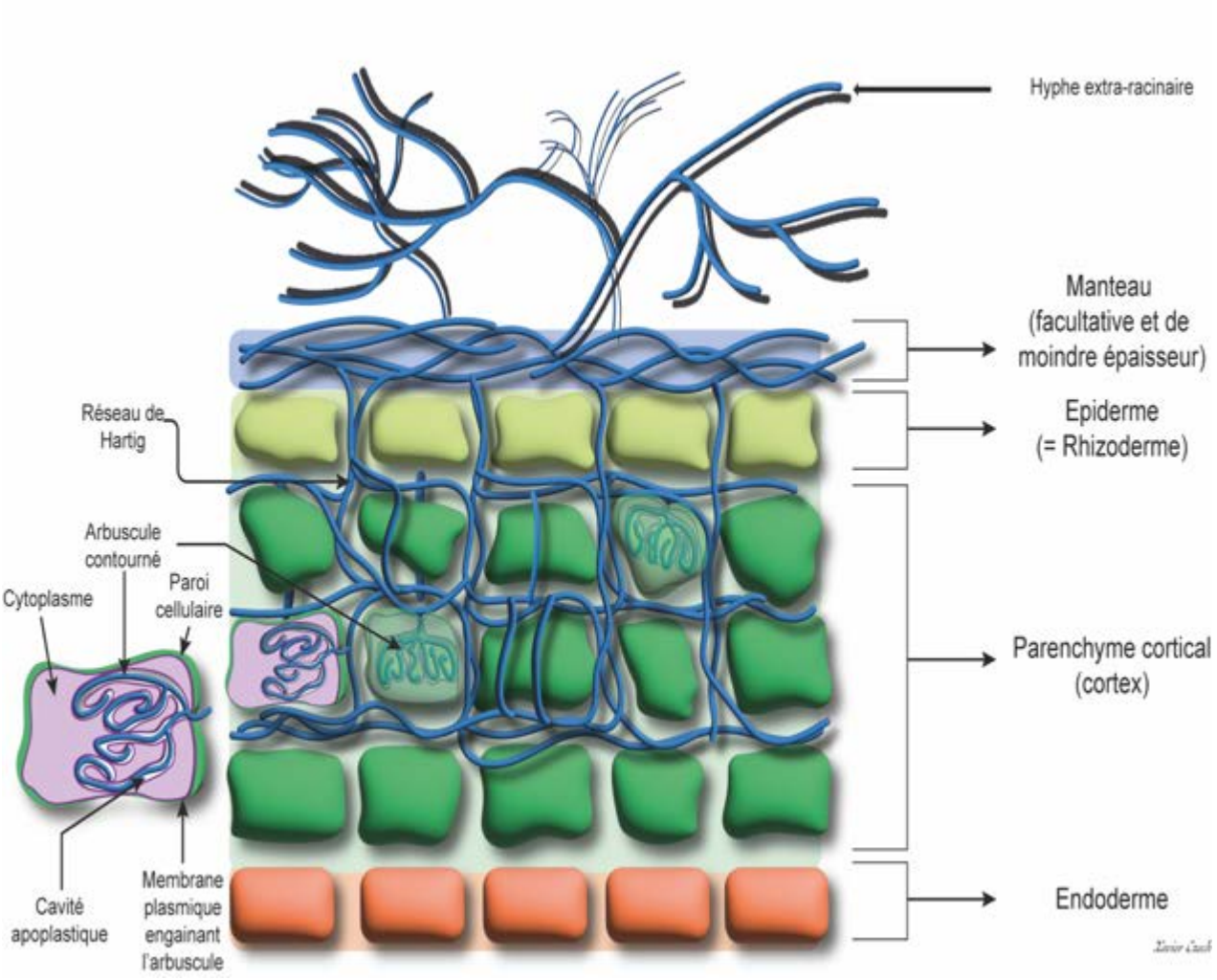


Figure 115 : Illustration de l'agencement d'une ectendomycorhize.
Source : figure de X. CZECH, inspirée de (67, 82, 83, 87).

- Les mycorhizes arbutoïdes

✓ Structure

Les mycorhizes arbutoïdes forment une structure hybride à la fois interne et externe. En effet, cette structure est composée de manière facultative d'un manteau très mince enveloppant la racine, inspiré des ectomycorhizes, et d'un mycélium dans les cellules du parenchyme cortical inspiré des endomycorhizes formant un réseau de Hartig qui émet des filaments latéraux perforant la paroi des cellules sans traverser la membrane. Ces filaments intracellulaires forment des amas denses nommés spires (82, 83, 171). Par la suite, les cellules végétales vont dégénérer et finir par mourir lors de la phase de senescence avant les cellules fongiques (*voir* **Figure 116**) (83).

✓ Les symbiontes impliqués

Cette configuration concerne une sous-famille de végétaux (de la famille des *Ericaceae*, elle-même comprise dans l'ordre des *Ericales*) : les *Arbutoideae*. Cette sous-famille est composée des genres *Arctostaphylos*, *Arbutus* ; et la tribu des *Pyroleae* de la sous-famille des *Monotropoideae* (tous les genres *Pyrola spp*, *Orthilia*), plantes très discrètes qui produisent très peu de photosynthèse (anciennement la sous-famille des *Pyroloideae*). Les plantes concernées sont donc herbacées (pyrole), ligneuses buissonnantes (les raisins d'ours), arborescentes (arbousier), communes aux habitats de type forêt et maquis, où l'on trouve également des ectomycorhizes. Pour la fonge, ce sont de nombreux *Basidiomycota* qui sont aussi associés avec des arbres forestiers (*Tricholoma*, *Hebeloma*, *Laccaria*, *Lactarius*…) et quelques *Ascomycota* des ectomycorhizes impliqués comme *Cenococcum geophilum* (67, 83, 178).

✓ Organisation des échanges

Cette symbiose regroupe des arbustes qui cohabitent à proximité d'autres arbres. Dans cette organisation, deux partenaires se partagent le champignon, les arbutoïdes et les arbres qui créent des ectomycorhizes. Le champignon prélève l'eau et les sels minéraux dans le sol pour les redistribuer à chacun des deux partenaires chlorophylliens. En retour, le champignon reçoit les composés organiques via les deux phytobiontes. Cependant l'arbutoïde profite également de la substance organique synthétisée par l'arbre par transfert de la matière par l'intermédiaire du champignon, en plus de celle produite par sa propre photosynthèse. C'est le principe de la mixotrophie (*voir* **Figure 117**). Dans certains milieux, lorsqu'il fait sa place, un jeune arbre va puiser dans le mycélium déjà existant et profiter de la matière produite par l'arbutoïde pour faciliter son implantation (83, 87, 178).

Enfin, les graines de certaines *Pyrola* sont dépourvues de réserves et sont de petites tailles. Par conséquent, la germination atteint son terme uniquement en présence d'un champignon compatible (83).

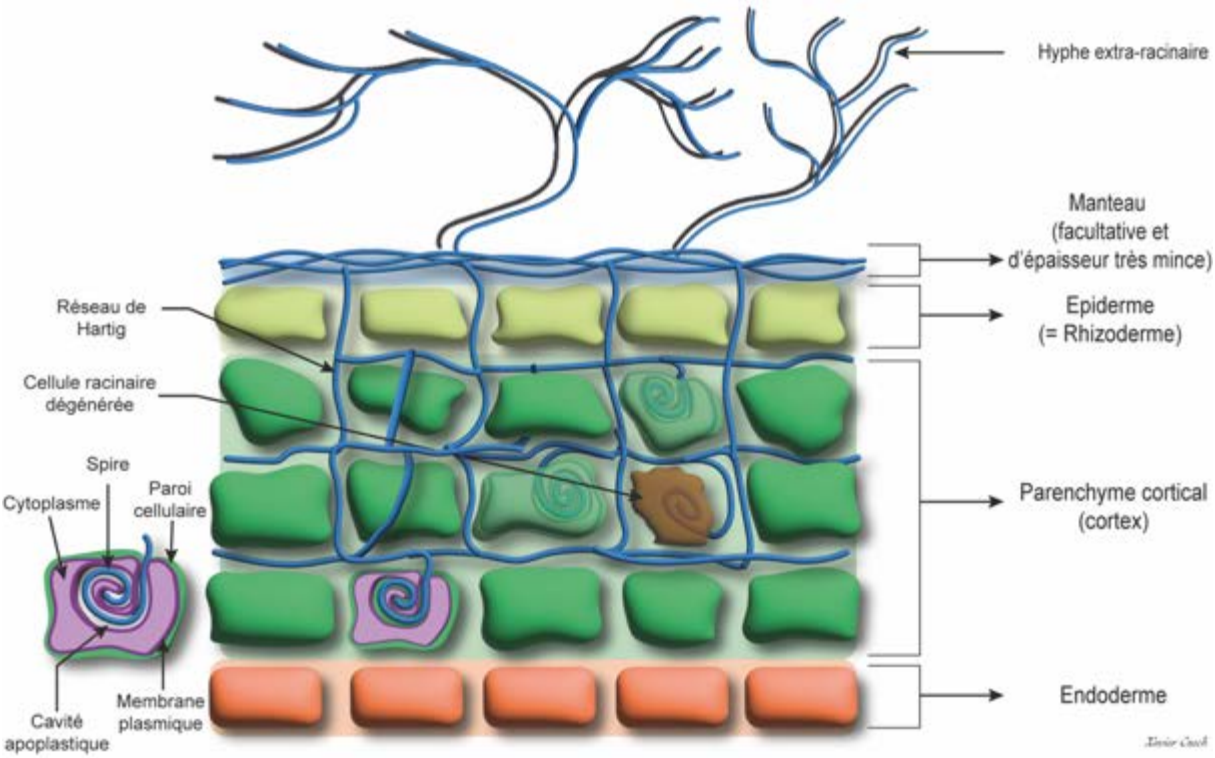


Figure 116 : Schéma de la configuration d'une endomycorhize arbutoïde au sein de la structure racinaire.
Source : figure de X. CZECH, inspirée de (67, 82, 83, 87).

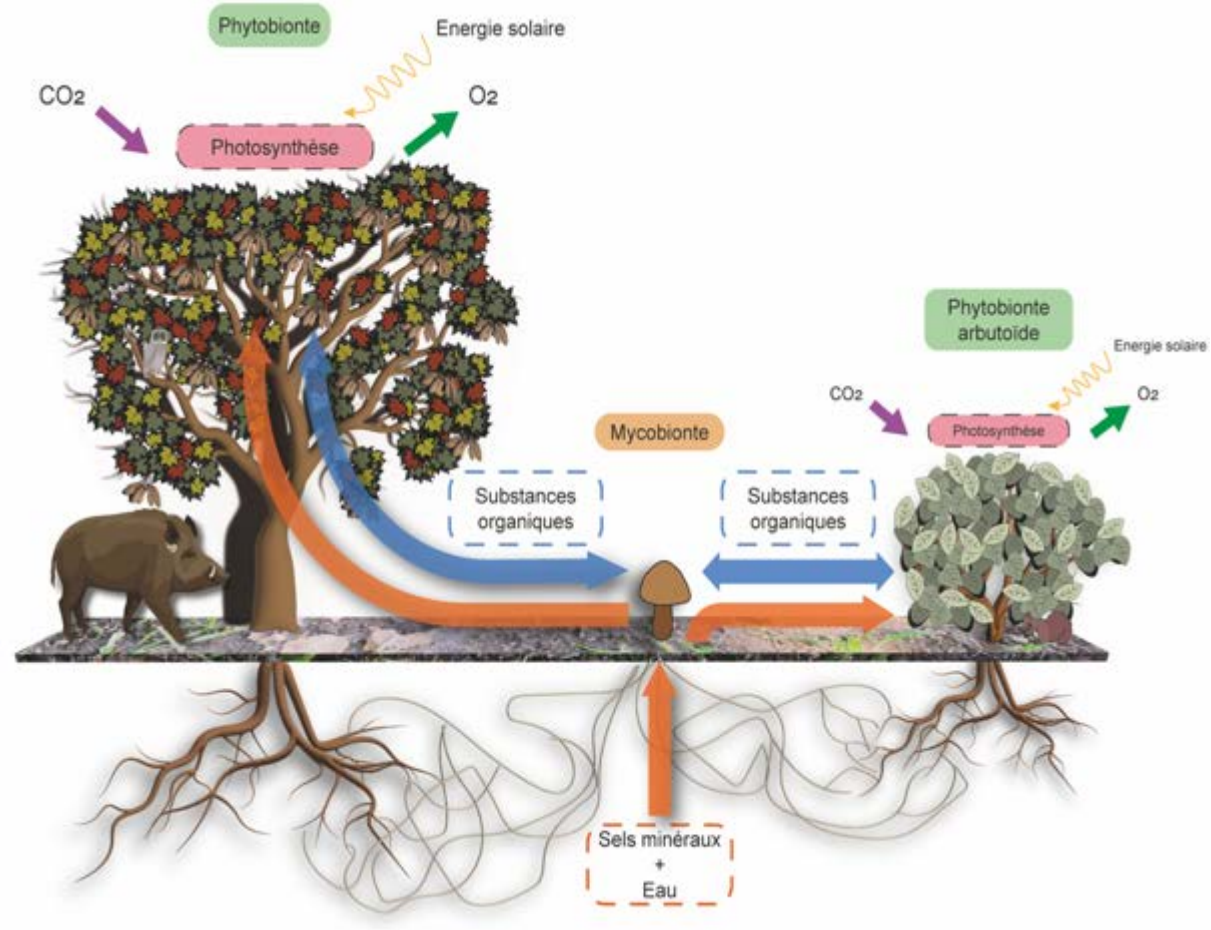


Figure 117 : Illustration évoquant les échanges entre les symbiontes dans les ectendomycorhizes arbutoïdes.
Source : figure de X. CZECH, inspirée du document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille).

- Les mycorhizes monotropoïdes

✓ Structure

On y retrouve pratiquement la même structure avec la présence d'un manteau dense recouvrant des racines très ramifiées et le mycélium du manteau qui s'insinue entre les cellules les plus externes du parenchyme cortical formant un réseau de Hartig. La caractéristique de cette association est l'observation de protubérances en forme de « doigts » ou de « chevilles » au niveau des hyphes situées dans le cortex. Ces protubérances s'engouffrent dans la paroi des cellules végétales, mais sans la perforer, ni s'allonger, ni se ramifier ou s'enrouler. De ce fait, elles sont engainées dans la paroi et une nouvelle paroi champignon/plante se constitue en tant que zone d'échange. Lors de la phase de floraison, les protubérances augmentent en nombre pour intensifier les apports puis lors de la maturation de graines, elles éclatent à leurs extrémités transférant une fraction de leur contenu aux cellules végétales et finissent par mourir puis disparaitre (*voir* **Figure 118***)* (82, 83).

✓ Les symbiontes impliqués

Les champignons sont majoritairement des *Basidiomycota* qui fabriquent aussi des ectomycorhizes avec les *Pinaceae* tels que les *Tricholomes*, les *Russules*, les *Boletaceae* et quelques *Ascomycota* comme les helvelles. La différence réside dans les plantes concernées qui appartiennent au genre *Monotropa* de la tribu des *Monotropeae* comprise dans la sous-famille des *Monotropoideae* incluse dans la famille des *Ericaceae*. Par exemple la *Monotropa hypopitys* (le sucepin) (83, 171).

✓ Organisation des échanges

Les *Monotropa* sont des plantes non chlorophylliennes. Ce genre ne peut donc pas être indépendant. Pour pouvoir prospérer, elles s'associent à des champignons ectomycorhiziens d'arbres voisins pour former un pont mycorhizien. Cette collaboration ne vient donc pas consolider un équilibre, mais détourner les composés organiques synthétisés par l'arbre via le champignon qui lui prélève l'eau et les sels minéraux pour les deux partenaires. Le genre *Monotropa* est, par déduction, un mycohétérotrophe pur à l'égard de la matière organique, car il n'en apporte nullement contrairement à un système de mycorhizes arbutoïdes (*voir* **Figure 119**) (83, 87, 171).

Par ailleurs, les graines de *Monotropa* sont dépourvues de réserves et sont de petites tailles. Par conséquent, la germination atteint son terme uniquement en présence d'un champignon compatible (83).

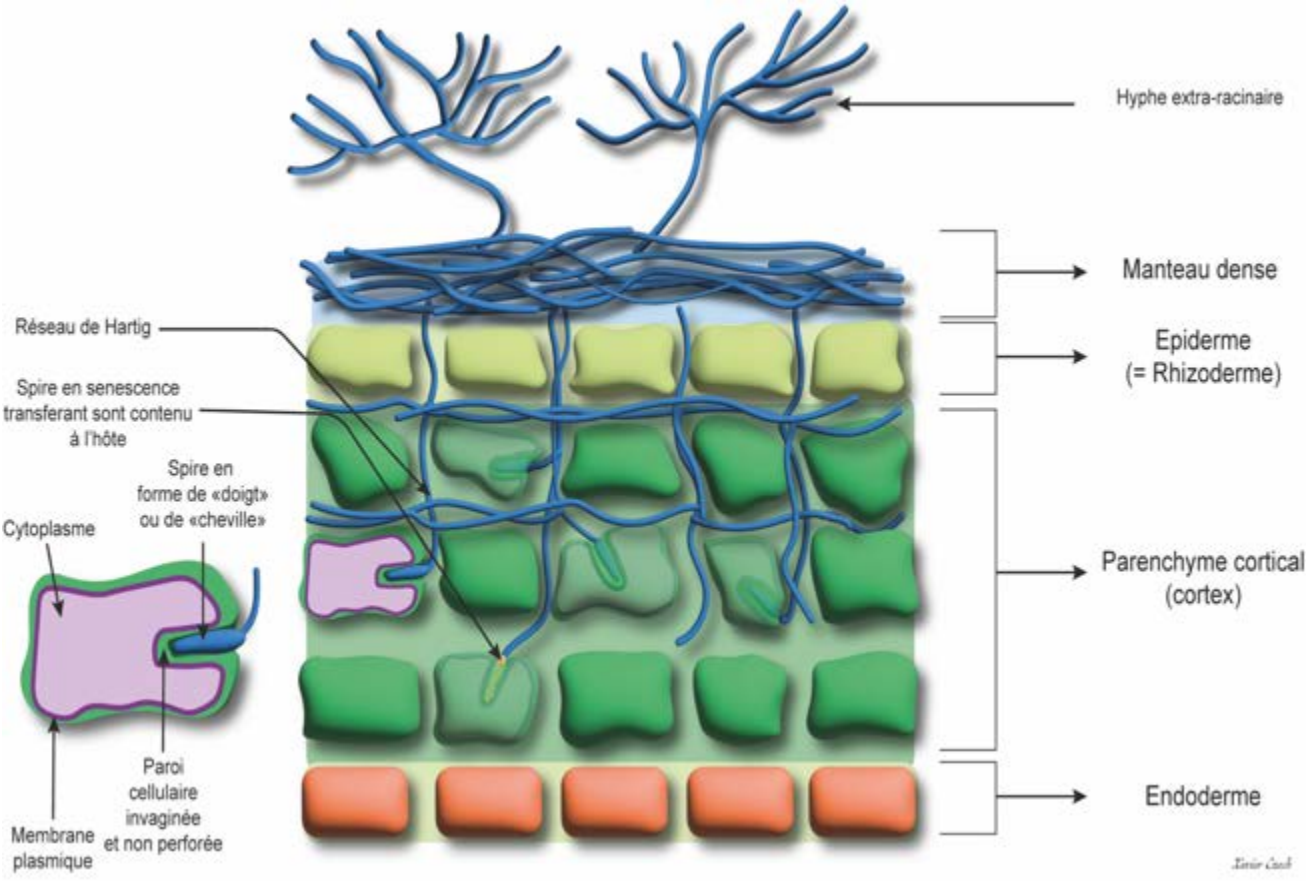


Figure 118 : Schéma de la configuration d'une endomycorhize monotropoïde au sein de la structure racinaire.
Source : figure de X. CZECH, inspirée de (67, 82, 83, 87).

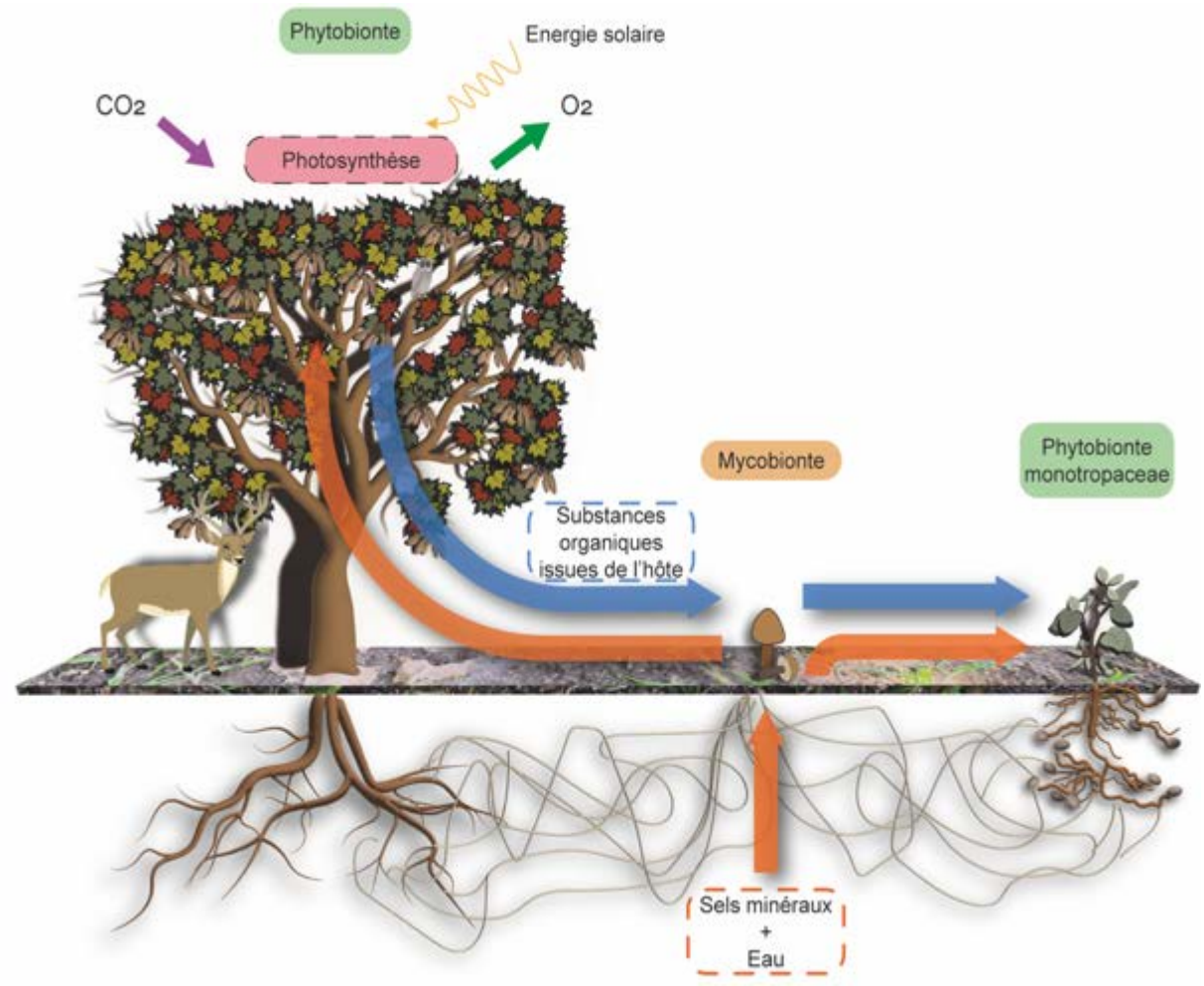


Figure 119 : Illustration décrivant les échanges dans la symbiose mycorhizienne monotropoïde. *Source : figure de X. CZECH, inspirée du document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Les mycorhizes orchidoïdes

✓ Structure

Les mycorhizes orchidoïdes typiques sont des endomycorhizes à pelotons. Le mycélium ne forme plus de structure en manteau autour de la racine. Il entre dans la cellule du parenchyme cortical s'enroulant sur lui-même pour former une structure tridimensionnelle de boucle serrée enchevêtrée, appelée peloton (51, 67, 83, 87, 171). Le parenchyme cortical étant composé de plusieurs rangées de cellules (assises), les hyphes forment alors un réseau complexe de plusieurs pelotons de mycélium connectés entre eux par des ponts de mycélium (82, 83, 87). Les pelotons, à l'image des autres endomycorhizes, passent la paroi sans traverser la membrane cellulaire. Elle finit par gainer les hyphes du peloton augmentant la surface de contact (*voir* **Photo 84**) (83).

La durée de vie des pelotons se restreint à quelques jours. À la suite de cette période, ils subissent une lyse les transformant en amas résiduels et informes en moins de 24 heures. Les amas finissent par disparaitre laissant supposer que les cellules végétales ont digéré et absorbé les pelotons (83, 179). Une deuxième hypothèse suggère que les échanges se font par transfert de membrane à membrane par un transport passif ou actif (179).

Le champignon ne va pas se limiter à la racine, mais se développe entièrement dans la plante jusqu'aux graines. Les graines des orchidées sont minuscules et ne contiennent pas de réserves nutritives, mais uniquement un embryon rudimentaire. Elles ne peuvent donc germer et se développer qu'en association avec un champignon compatible provenant du sol (82, 83, 171). Le champignon provient du milieu, la transmission est alors horizontale et non verticale (171).

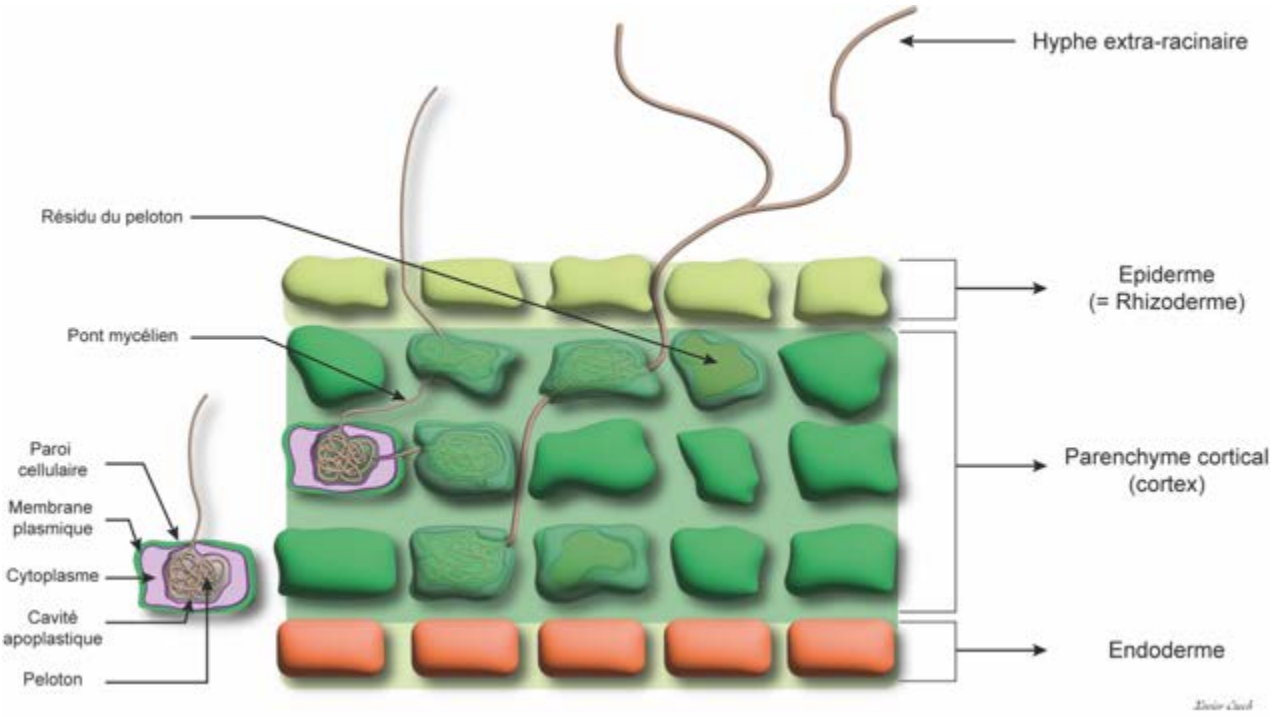


Figure 120 : Schéma de la configuration d'une endomycorhize orchidoïde au sein de la structure racinaire.
Source : figure de X. CZECH, inspirée de (67, 82, 83, 87).

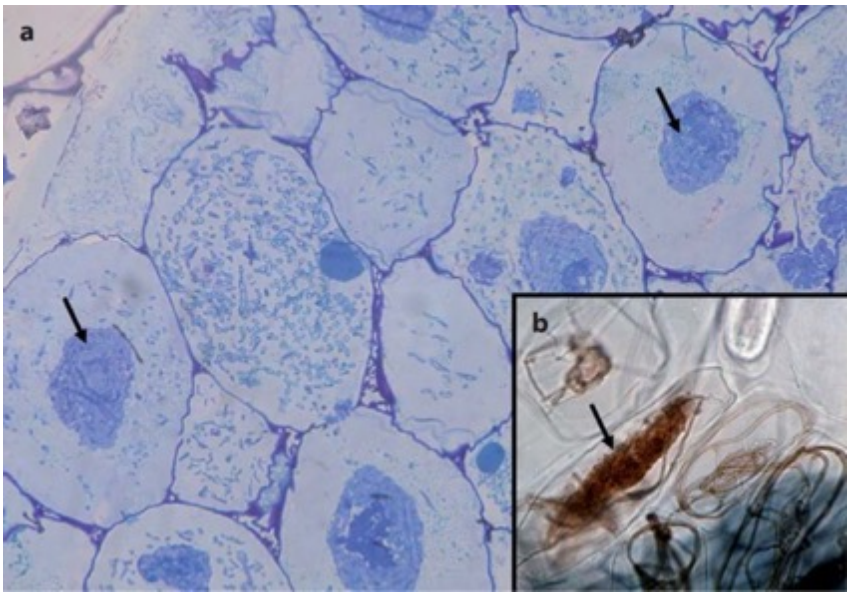


Photo 84 : (a) Photographie de mycorhizes orchidoïdes en coupe d'*Epipactis microphylla* dépeignant les hyphes intercellulaires et les pelotons intracellulaires (photo de A.Faccio & M-A. Seloosse) ; **(b)** Lyse d'un peloton dans une cellule de *Cephalanthera longifolia* (photo de U.Püttsep).
Source : photographie tirée de l'article (179).

✓ Les symbiontes impliqués

Les orchidées concernées ne sont pas spécifiques, puisque ce sont toutes les *Orchidaceae* qui s'associent aux champignons (83).

❖ *Pour les Basidiomycota*

Les acteurs fongiques responsables de ces mycorhizes sont très spécifiques. La symbiose concerne, chez les *Basidiomycota*, le groupe polyphylogénétique des « *Rhizoctonias* » (83, 87, 178, 179) se liant avec la majorité des orchidées dont les feuilles vertes renferment de la chlorophylle capable d'assimiler le carbone atmosphérique par photosynthèse (83, 179). Les *Rhizoctonias* appartiennent aux *Serendipitaceae* des *Sebacinales* et aux *Cantharellales* (*Tulasnellaceae*, *Ceratobasidiaceae*). Ces *Rhizoctonias* sont habituellement des saprophytes tout en étant capables de devenir des parasites chez des plantes affaiblies néanmoins dans les *Sebacinales* et *Tulasnellaceae* certains sont ectomycorhiziens (83, 178–180).

Des espèces d'orchidées sont non chlorophylliennes dans les zones tempérées. Elles forment soit des mycorhizes orchidoïdes avec les champignons caractéristiques des orchidées vertes (*Rhizoctonias*), soit avec d'autres Basidiomycètes qui élaborent des ectomycorhizes sur des arbres voisins (inocybes, cortinaires, théléphores, russules, *Tommentales*…) (83, 87). À l'aide du marquage radioactif de la photosynthèse des plantes voisines de ces orchidées et de la biologie moléculaire, il est constaté que les orchidées non chlorophylliennes sont spécifiquement liées à un groupe de champignons alors que, dans les symbioses mycorhiziennes classiques, les végétaux se raccordent à plusieurs espèces fongiques variées (178).

Il existe aussi des orchidées chlorophylliennes qui se lient à certains de ces genres (178).

Les orchidées non chlorophyliennes tropicales, quant à elles, se lient avec des saprotrophes (marasmes, tramètes, lycoperdons, coprins, mycènes et des armilaires spp) (83, 87) ou d'autres mycorhiziens associés à des arbres voisins (178).

❖ *Pour les Ascomycota*

Les *Ascomycota* engagés dans cette association sont les *Fusarium spp* (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Diverses espèces d'*Epipactis* spp (orchidée chlorophyllienne) se retrouvent à collaborer avec des symbiontes du genre *Wilcoxina* responsables aussi d'ectendomycorhizes et des *Tuber* par ailleurs ectomycorhiziens avec d'autres plantes en forêt (83). Du côté des orchidées épiphytes* tropicales, il est observé une relation

avec des *Ascomycota* intracellulaires dans des racines de tailles importantes, mais l'assurance d'une association symbiotique n'est pas encore démontrée (83).

✓ Organisation des échanges

Les orchidées sont dépendantes de ces champignons mycorhiziens pour leur développement (51, 87). Cette association est plus complexe. En effet, dans la nature, lors de la phase juvénile, des orchidées ont des mycorhizes avec certains champignons alors qu'en phase adulte d'autres champignons mycorhiziens sont susceptibles de prendre le relais. Il arrive parfois que cette symbiose soit essentielle pour la jeune pousse pendant un temps, puis que l'orchidée puisse s'en passer au stade adulte (87).

a) La germination et le développement de la plantule d'orchidée

Quelle que soit l'orchidée, tout commence par la graine de très petite taille constituée d'un embryon entouré d'un tégument. Cette graine germe en une masse ovoïde de cellules non vertes, nommée protocorme qui va devenir une plantule composée d'une tige, d'une racine et d'une première feuille. Mais la germination de la graine et le développement du protocorme, ne peuvent se faire obligatoirement qu'en présence d'une symbiose avec un partenaire fongique compatible qui les alimente (83, 171, 179). Le mycobionte envahit les cellules pour qu'elles se multiplient via le suspenseur de la graine et les poils absorbants du protocorme (*voir* **Figure 121**) (82, 171).

À ce stade de développement, trois issues sont possibles : soit la symbiose établie est équilibrée et durable permettant le développement du protocorme, soit le protocorme meurt, soit le champignon est totalement détruit par l'orchidée (83).

Dans le cas où la symbiose s'installe, le champignon établit dans le protocorme puis dans les radicules de la plantule et enfin dans les racines, une mycorhize orchidoïdes (83). Le mycobionte durant cette phase apporte les sels minéraux, l'eau et le carbone. L'orchidée est caractérisée par une mycohétérotrophie obligatoire durant les premiers stades de son développement qu'elle soit chlorophyllienne ou non. (83, 171, 179, 180). À ce stade, le partenaire fongique peut être des *Rhizoctonias* ou un mycorhizien d'autres plantes (*voir* **Figure 122**) (83, 87, 178, 179).

La phase juvénile terminée, trois issues sont à nouveau possibles :

i. soit le partenaire fongique, responsable de la germination, entretient une symbiose équilibrée et continue de coloniser la plante (83, 178) ;

ii. soit l'orchidée adulte est capable de se « passer » du champignon par sa capacité à effectuer une photosynthèse grâce à la présence de chloroplastes (83, 178, 179) ;

iii. soit l'orchidée lyse complétement le champignon et s'associe avec une autre espèce de champignon qui peut être mycorhizienne avec un autre végétal voisin (83, 171, 178, 179).

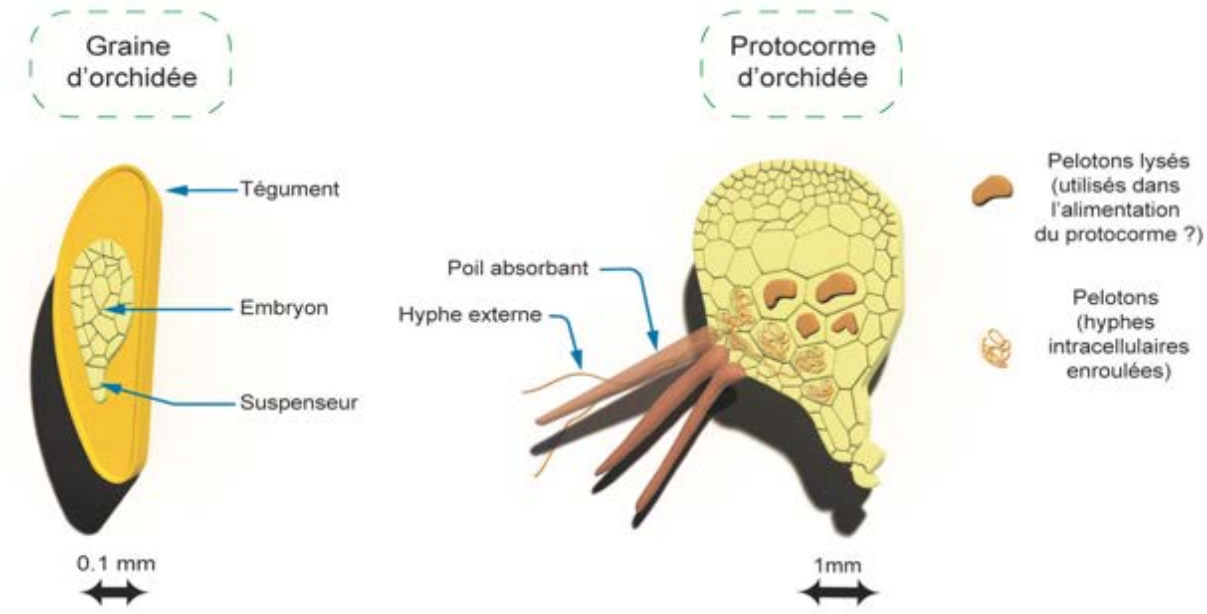


Figure 121 : À droite : dessin d'une graine d'orchidée avec son suspenseur. **À gauche :** dessin d'un protocorme d'orchidée qui deviendra une plantule et qui sera colonisé par un partenaire fongique via les poils absorbants.
Source : figure de X. CZECH, dessin élaboré à partir de (171).

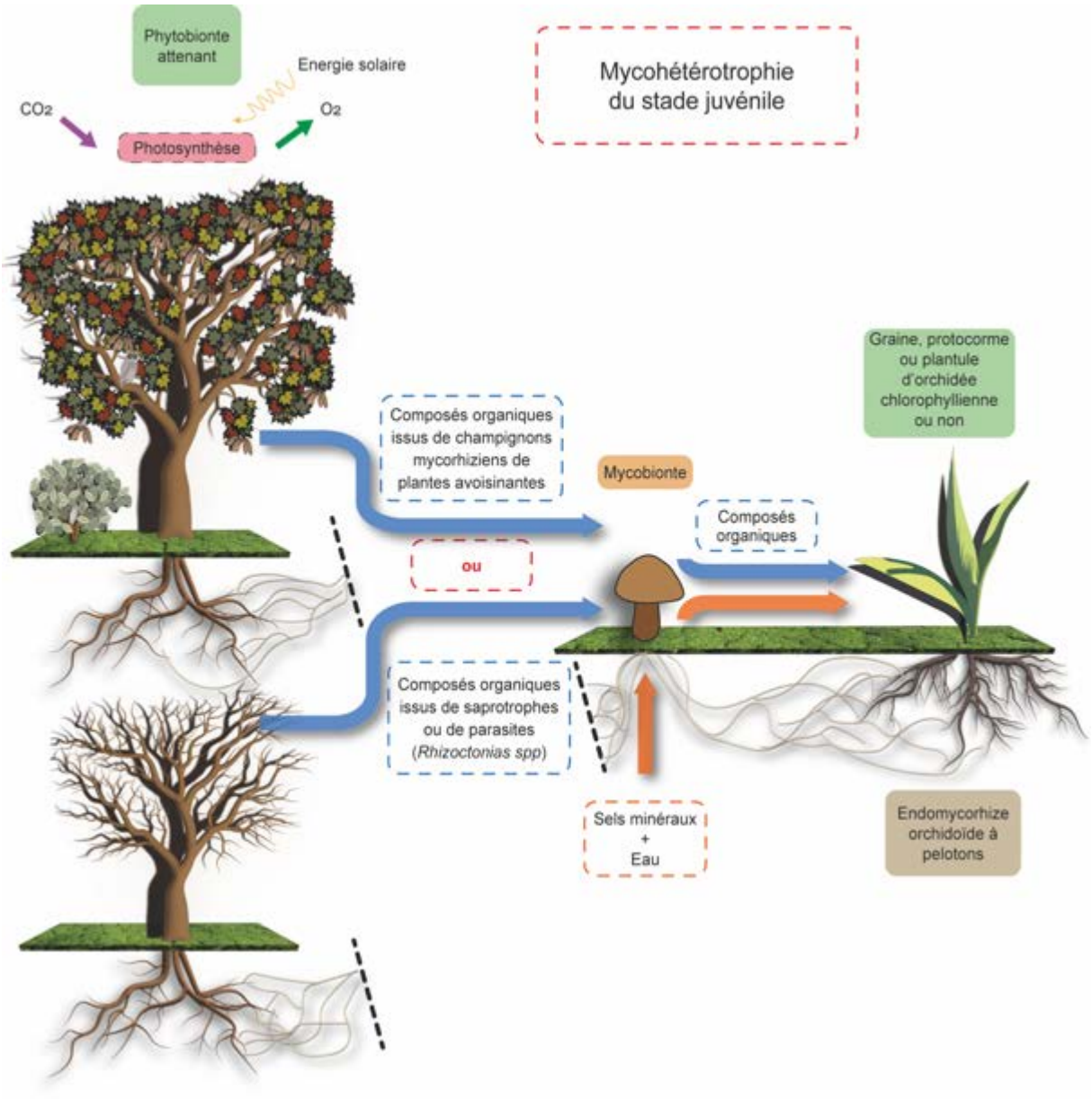


Figure 122 : Représentation des échanges nutritifs chez les orchidées des climats tempérés au stade de germination et de plantule.
Source : figure de X. CZECH, d'après (83, 87, 171, 178–180).

b) Les orchidées chlorophylliennes des zones tempérées

Après son stade juvénile, il est possible que l'orchidée chlorophyllienne, de par sa capacité à effectuer une photosynthèse suffisante pour subvenir à ses besoins en carbone organique, se passe du champignon « utilisé » pour la germination et devienne totalement autotrophe (83, 178, 179). Cette évolution concerne essentiellement les orchidées associées, à l'état juvénile, au*x* champignons majoritairement saprophytes nommés *Rhizoctonias* (180). L'association *Rhizoctonias* et le passage à l'autotrophie au stade adulte seraient l'état ancestral des orchidées (179). Toutefois, ces espèces qui deviennent totalement autotrophes maintiennent leurs endomycorhizes à pelotons qui prennent part à l'alimentation hydrominérale (171) et vont jusqu'à céder, étonnamment, leur carbone à l'organisme fongique comme dans une symbiose mycorhizienne classique (exemples : les *Goodyera* et les *Serapia*s) (*voir* **Figure 123**) (178–180).

Une autre possibilité, l'orchidée s'est développée avec une espèce mycorhizienne ou une telle espèce prend le relais à son stade adulte et qu'elle mette en place une mycorhize avec un végétal voisin. Un pont mycorhizien se crée, utile pour détourner indirectement les produits de la photosynthèse de cette plante voisine en plus de la capacité photosynthétique de l'orchidée (83, 171, 178, 179).

En effet, par l'utilisation des teneurs naturelles des organismes en isotopes stables de l'azote ^{15}N et du carbone ^{13}C dépendant des ressources utilisées, il a été démontré que certaines orchidées chlorophylliennes sont enrichies en ^{15}N et en ^{13}C. Les teneurs relevées sont intermédiaires à celles des orchidées autotrophes et des orchidées mycohétérotrophes. Ceci sous-entend que ces orchidées complètent leur photosynthèse par le carbone de champignons mycorhiziens d'autres plantes. C'est le principe de la mixotrophie (dite aussi mycohétérotrophie partielle) (*voir* **Figure 124**) (83, 178–180). Par exemple, Les *Cephalanthera* sont liées à des champignons du genre *Thelephora* ou la *Limodorum abortivum* en lien avec des *Russula* (178). Cette mixotrophie serait indépendante de l'éclairement pour quelques orchidées et pour d'autres espèces elle serait dépendant de l'exposition à la lumière. Ainsi, plus l'exposition est forte plus la photosynthèse est augmentée, entrainant l'orchidée davantage vers l'autotrophie et inversement quand l'ombrage augmente (178).

Les orchidées mixotrophes sont très rarement liées à des *Rhizoctonias* (178).

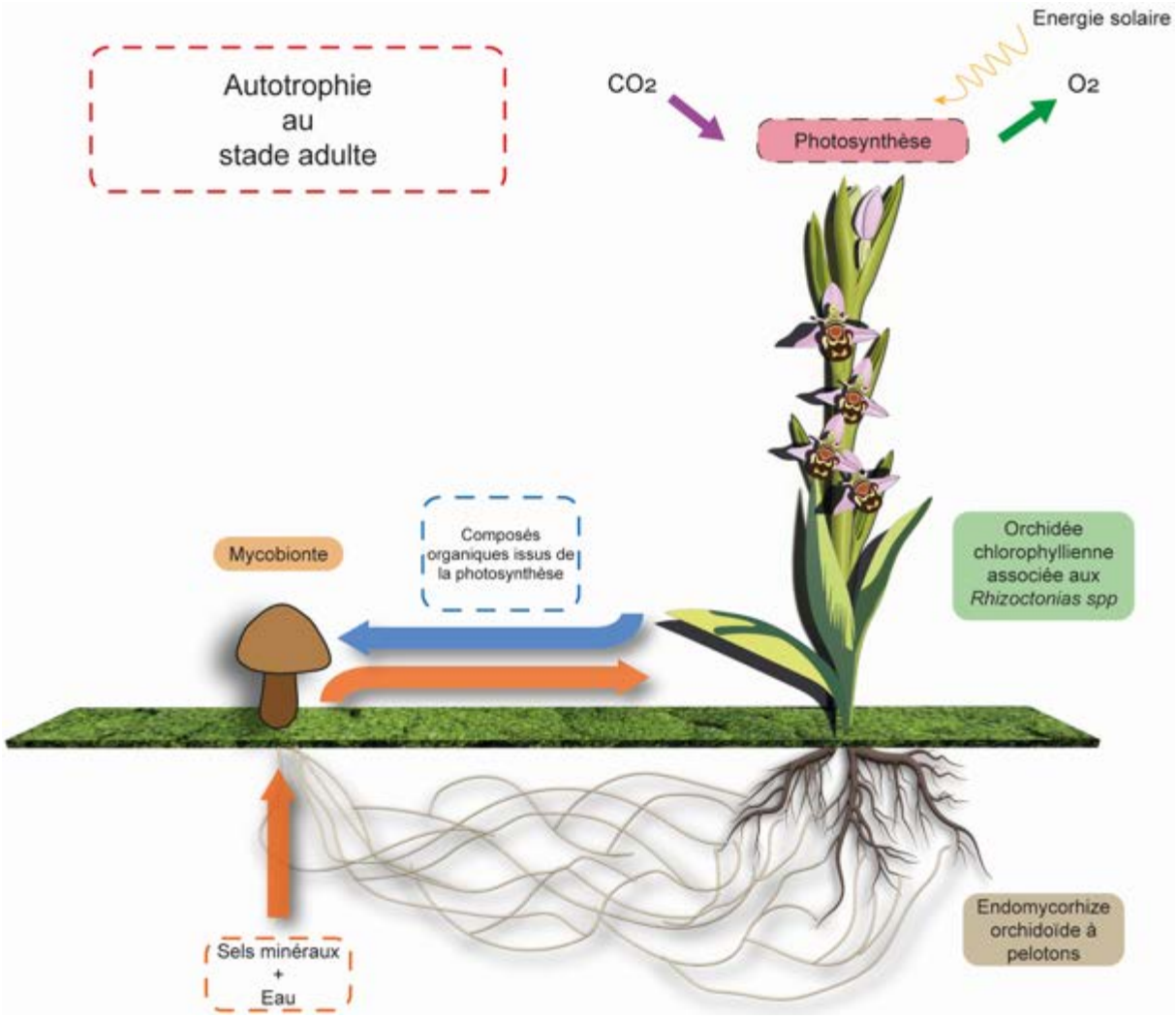


Figure 123 : Schématisation des échanges nutritifs chez les orchidées autotrophes des climats tempérés.
Source : figure de X. CZECH, inspirée d'après les articles (83, 87, 171, 178–180).

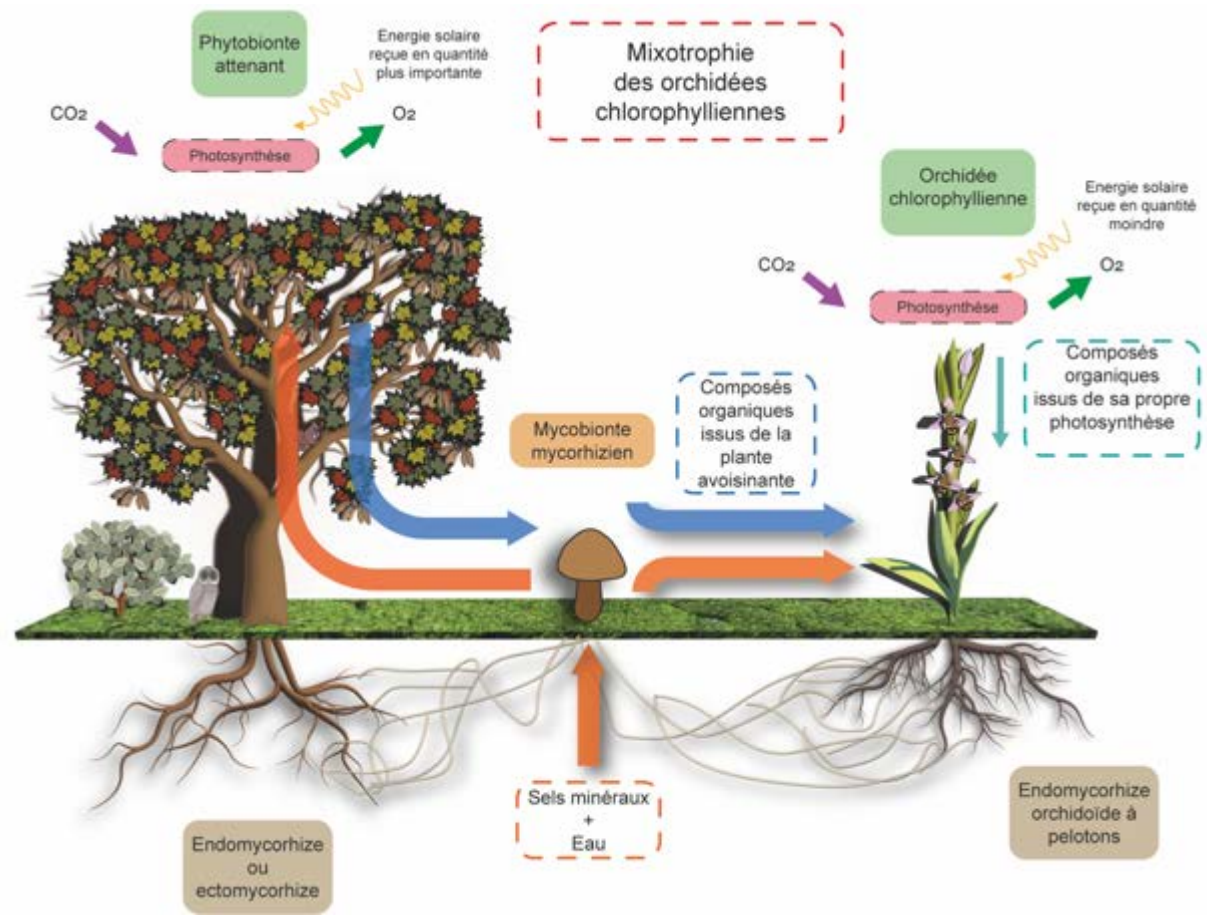


Figure 124 : Illustration des échanges nutritifs chez les orchidées mixotrophes des climats tempérés. *Source : figure de X. CZECH, inspirée d'après* (83, 87, 171, 178–180).

c) Les orchidées albinos

Une dernière particularité engendrée par une mutation génétique est l'existence, chez des espèces d'orchidées chlorophylliennes, d'individus devenus albinos par perte de la chlorophylle. Normalement, ils ne devraient pas survivre. Cependant, il a été observé que les albinos respirent sans fixer le carbone, quel que soit le degré d'éclairement, contrairement aux plantes photosynthétiques qui voient leur photosynthèse augmentée avec l'intensité de l'exposition lumineuse. De plus, il est démontré qu'elles possèdent des teneurs importantes en ^{15}N et en ^{13}C, supérieures aux plantes autotrophes et équivalentes aux plantes mycohétérotrophes ou aux champignons mycorhiziens. On en déduit que pour survivre, elles sont devenues totalement mycohétérotrophes (*voir* **Figure 125**) (83, 178–180).

d) Les orchidées non chlorophylliennes des climats tempérés

Certaines orchidées sont non chlorophylliennes. Celles-ci sont, bien souvent, présentes dans les sous-bois sombres des climats tempérés renforçant ainsi cette dépendance aux champignons pour survivre, car elles doivent trouver le carbone organique dans l'environnement et non par photosynthèse (87, 171).

Elles vont soit s'associer aux mêmes espèces de champignons (*Rhizoctonia spp)* que les orchidées chlorophylliennes durant le stade juvénile (83).

Soit les orchidées non chlorophylliennes dans la majorité élaborent des mycorhizes orchidoïdes avec des espèces ectomycorhiziennes d'autres arbres et vont recevoir le carbone assimilé par la photosynthèse de ces arbres exposés au soleil par l'intermédiaire des champignons sans aucune contrepartie (exemple : la *Neottia nidus-avis*, *Coralorhiza trifida*). Elles utilisent dans ce cas la mycohétéroptrophie via un pont mycorhizien (*voir* **Figure 125**). D'un côté, la mycorhize est de type ectomycorhize pour l'arbre, mais de type orchidoïde du côté de l'orchidée (83, 178–180). Par l'utilisation des teneurs naturelles en isotopes stables de l'azote ^{15}N et du carbone ^{13}C, il est attesté que les orchidées non chlorophylliennes sont plus concentrées (en ^{15}N, ^{13}C) que les orchidées autotrophes. Les teneurs relevées sont proches de celles des champignons mycorhiziens et différentes des saprophytes. Il est donc confirmé que les orchidées non chlorophylliennes des zones tempérées établissent des associations avec des champignons ectomycorhiziens et non des saprophytes (178).

e) Les orchidées non chlorophylliennes des climats tropicaux

Les orchidées non chlorophylliennes tropicales mycohétérotrophes sont plus contrastées, car elles sont associées moins spécifiquement et étonnamment avec des champignons saprotrophes, parasites ou mycorhiziens d'autres plantes voisines aux activités parfois saprotrophes de la litière (*voir* **Figure 125**). Par exemple, le genre *Aphyllorchis* présent en Thaïlande, est associé sans spécificité à des champignons qui forment des mycorhizes avec des végétaux voisins (178). L'*Epipogium aphyllum*, présente en Asie, est associée au genre ectomycorhizien *Inocybe* (179). À contrario, la *Gastrodia elata* (espèce tropicale d'Asie) est associée à une *Armillaria*. Cette dernière se comporte en saprophyte ou parasite en décomposant les matières ligneuses, tandis que l'orchidée récupère une partie de cette matière organique en phagocytant des cellules de l'armillaire pour assimiler leur contenu (87, 178–180). Ou encore la *Gastrodia similis* liée au genre *Resinicium* saprophyte du bois mort, ou *Wullschlaegelia aphylla* vivant en symbiose avec un décomposeur des feuilles mortes en Guadeloupe (178). Ces orchidées non chlorophyliennes tropicales présentent des teneurs en ^{15}N et ^{13}C identiques aux champignons saprophytes attestant de leur liaison avec ces derniers (178). Des modes de nutrition mixtes chez ces orchidées tropicales seraient même suspectés (ex : saprophytisme et exploitation d'un réseau mycorhizien) (180).

La capacité des champignons saprophytes tropicaux à subvenir aux mycohétérotrophes provient peut-être du climat plus chaud et humide. Celui-ci impacterait le saprophyte qui serait actif plus longuement que sous nos climats et mobiliserait plus de carbone, lui permettant de fournir des apports suffisants à la plante (178).

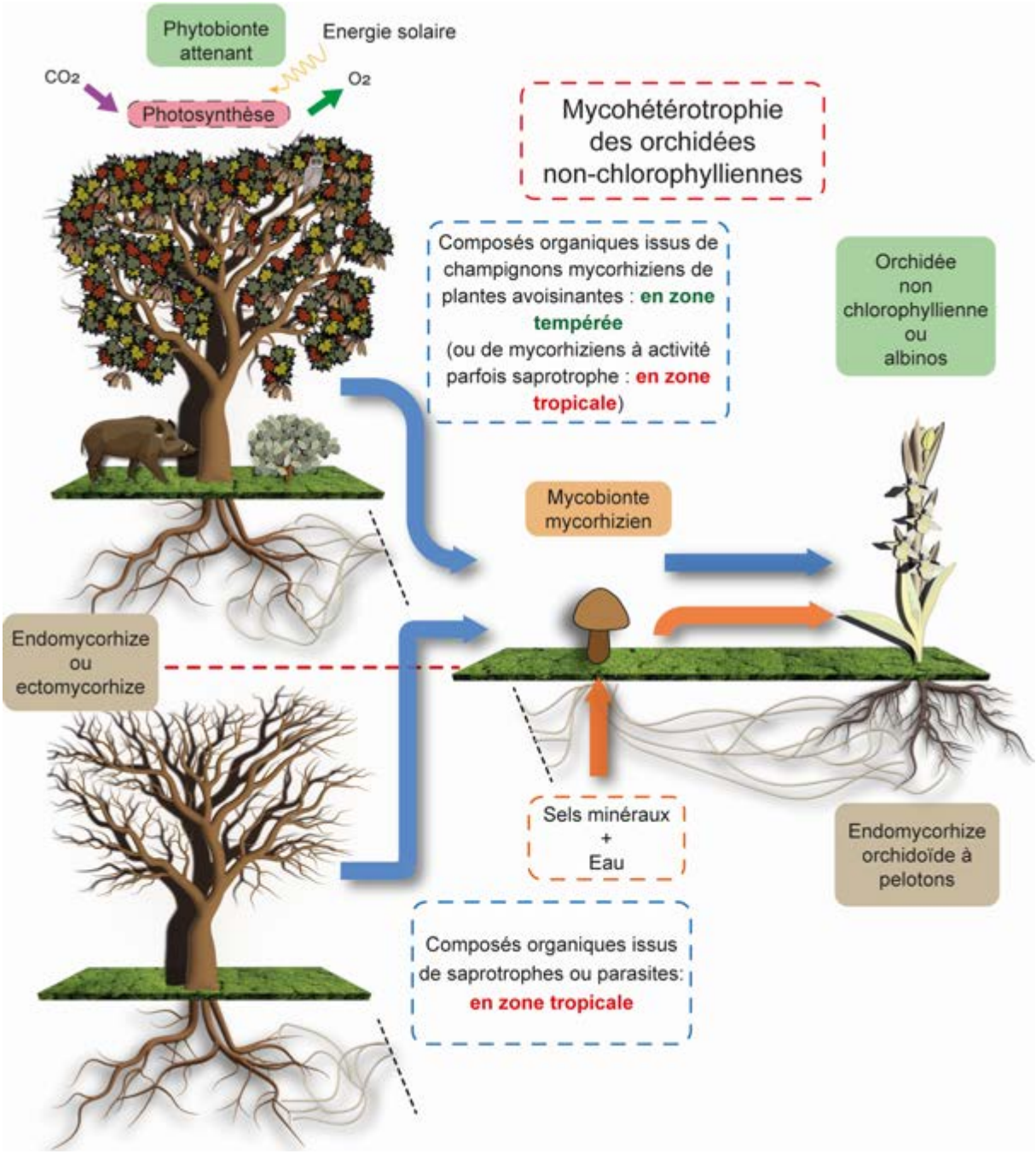


Figure 125 : Illustration des échanges nutritifs chez les orchidées non-chlorophylliennes.
Source : figure de X. CZECH, figure inspirée d'après (83, 87, 171, 178–180).

✓ Pour conclure

La relation dans cette symbiose mycorhizienne pourrait s'approcher du parasitisme. Le champignon est obligé de décomposer la matière organique morte, parasiter ou confectionner des mycorhizes avec d'autres plantes voisines de l'orchidée pour se nourrir lui-même et l'orchidée en profite pour récupérer de la matière organique, eau et sels minéraux à travers le champignon bien souvent sans contrepartie. Le bénéfice est alors à sens unique et en faveur de l'orchidée selon le stade (83, 171, 178, 179). À noter que des hypothèses, d'avantages et d'échanges de molécules en faveur du champignon, sont toutefois émises (180).

Enfin, cette symbiose demande un équilibre parfait entre les deux partenaires car, en cas de déséquilibre défavorable aux orchidées, les champignons pourraient alors les parasiter entièrement puis les décomposer. En revanche, l'orchidée a la capacité de lyser le champignon dans ses cellules. De ce fait si le champignon n'est pas assez agressif pour s'installer dans celles-ci, alors l'orchidée finira par mourir en raison de l'absence d'apport de matière organique (83).

La mycorhize orchidoïde, par sa variété de partenaires (parasite, saprotrophe, mycorhizien) et ses modes de nutrition (autotrophe, mixotrophe, mycohétérotrophe, saprotrophe et parasite indirect), reste encore bien méconnue et nécessite encore des études plus approfondies (83, 87, 171, 178–180).

- Les endomycorhizes éricoïdes

✓ Structure

Dans cette relation, le mycélium ne forme pas de manteau autour des racines. Il produit des filaments qui pénètrent directement le parenchyme cortical pour envahir, chacun, une cellule. La différence, comme pour la symbiose avec les orchidées, est que le mycélium ne prend pas une structure d'arbuscule ou de vésicule dans la cellule, mais s'enroule sur lui-même pour donner plutôt une forme de peloton (51, 87), (*et d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Cette pelote va occuper presque l'entièreté du volume de la cellule tout en poussant et invaginant la membrane cellulaire (*voir* **Figure 126**) (83).

La racine des Éricacées, étant extrêmement fine, ne comporte généralement qu'une seule couche de cellules qui sert à la fois d'épiderme et de cortex (voire deux assises maximum). Ainsi, les pelotons sont confinés à cette simple couche sans créer de réseau complexe (comme vu précédemment chez les mycorhizes orchidoïdes). Le mycélium s'irradie dans le sol adjacent (83, 87). Cette symbiose est plus efficace lorsqu'elle colonise toutes les cellules des jeunes racines, néanmoins les cellules hôtes meurent au bout de quelques semaines, obligeant alors le mycélium externe à suivre la croissance racinaire pour pénétrer de nouvelles cellules plus jeunes (83).

Il a été constaté que ce mycélium ne se limitait pas qu'aux racines, mais s'établissait dans la plante entière jusqu'aux feuilles (*et d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

✓ Les symbiontes impliqués

Cette symbiose mobilise peu de champignons. Seuls quelques *Basidiomycota* tels que *Clavaria spp*, *Sebacina* et essentiellement des *Ascomycota* comme *Rhizoscyphus sp*, *Oidiodendron spp*, *Acremonium spp*, *Hymenoscyphus spp*, *Phialophora spp* sont concernés. Les plantes impliquées sont uniquement celles de la sous-famille des *Ericoideae* au sein de la famille des *Ericaceae*, comme les myrtilles et les bleuets (du genre *Vaccinium*), les rhododendrons, les azalées, les bruyères (82, 83, 87). Elles ont tendance à pousser essentiellement sur des sols acides riches en tourbe (87).

Certaines de ces espèces de champignons sont potentiellement pathogènes pour les arbres ectomycorhiziens. Ils sont caractérisés par un mycélium foncé et septé qui colonise les racines des arbres pour y créer des structures intracellulaires, sans quelconque avantage pour l'arbre. On parle de pseucomycorhizes. Ils sont actuellement en cours d'étude (87).

✓ Organisation des échanges

Le fonctionnement de cette association est assez particulier. En effet, le milieu est organotrophe car pauvre en sels minéraux (apportés majoritairement par les pluies), en eau et riche en litière très acide composée de polyphénols produits par les *Ericaceae.* Le champignon s'est donc adapté afin de pouvoir récupérer l'eau, les sels minéraux et les substances organiques par son aptitude enzymatique à décomposer, en milieu acide, les acides organiques et polyphénols contenus dans les restes de la plante et la chitine des résidus de champignons déjà présents (*voir* **Figure 127**) (83). Le champignon possède alors une capacité saprophyte (171). Ils ont également pour fonction de récupérer l'azote contenu dans la matière organique qui est le facteur limitant dans ce type de milieu. Pour l'extraire, ils produisent des acides puissants entrainant la libération d'ions hydrogène qui accentue l'acidité du sol, mais le champignon aide toutefois la plante associée à survivre dans ce substrat acide (82).

Nous avons donc un système fermé auto saprotrophe. La plante produit de la matière organique qui, une fois décomposée puis recyclée par le champignon, va être redistribuée de nouveau à la plante (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

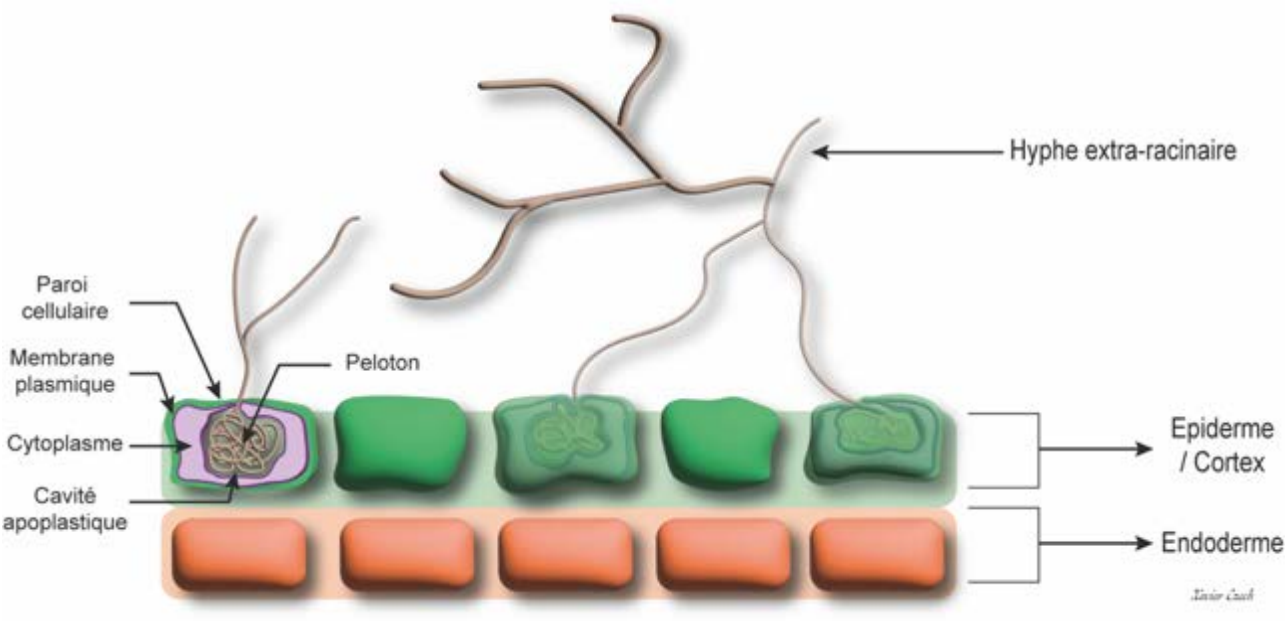


Figure 126 : Schéma d'une endomycorhize éricoïde.
Source : figure de X. CZECH, figure inspirée d'après (67, 82, 83, 87).

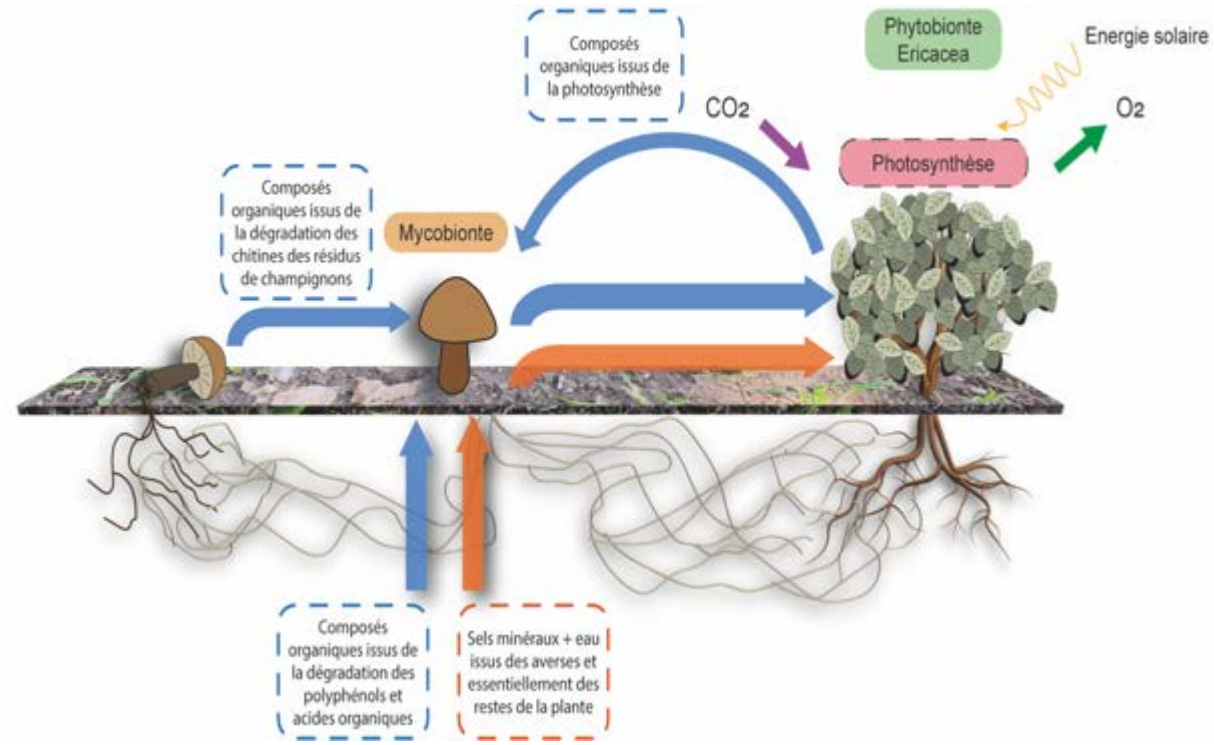


Figure 127 : Illustration dépeignant les échanges de la symbiose éricoïde.
Source : figure X. CZECH, inspirée d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté pharmacie de Lille).

- Les mycorhizes sébacinoïdes

✓ Les symbiontes impliqués

Cette association implique des Basidiomycètes de la famille des *Sebacinaceae* (67, 83). Il a été découvert dans le désert du Thar en Rajasthan en Inde, le *Piriformospora indica*, qui est un basidiomycète dont les propriétés symbiotiques permettent de l'assimiler aux champignons mycorhiziens. Le *Piriformospora indica* a la capacité de croître en culture avec la production de spores asexuées en forme de poire et de soutenir la croissance des plantes. Ce champignon réalise une symbiose avec plus de 150 espèces de plantes, y compris des crucifères et des plantes ligneuses (83, 87).

✓ Structure supposée

Le *Piriformospora indica* ne colonise pas le méristème apical ni les cellules du cylindre vasculaire. En phase symbiotique, la prolifération des hyphes est combinée aux cellules moribondes du cortex des racines*. Piriformospora indica* envahirait les cellules hôtes soumises à la mort cellulaire programmée sous forme d'hyphes enroulées (en pelotons) (83, 87).

✓ Les avantages de cette symbiose

Piriformospora indica démontre des bénéfices aussi bien en serre qu'en champ. Il accroit l'absorption des éléments minéraux, la résistance aux agents pathogènes notamment foliaires et la tolérance aux stress hydriques et salins (83, 87). Il intensifie également la germination des semences et promeut la production de substances anticancéreuses (podophyllotoxine) notamment chez *Linum album*. Des inoculums industriels ont été mis sur le marché et ont montré l'intérêt pratique de ce champignon tant en horticulture qu'en agriculture (87).

Cette association reste encore difficile à qualifier de « vrai mycorhize », car les structures en jeux sont restreintes à des hyphes et des spores intercellulaires, associées à la mort cellulaire et à la présence de nombreux enzymes cellolytiques aptes à dégrader la paroi végétale. Elle nécessite encore un approfondissement des connaissances (83).

- Les pseudomycorhizes

✓ Structure

Elles sont constituées de mycélium cloisonné stérile, de couleur brune assombrie par la présence de mélanine. Ce mycélium évolue à la surface de la racine et s'infiltre entre les cellules du cortex et pénètre l'intérieur de la cellule. Une fois dans la cellule, il se modifie en masse sphéroïde à paroi épaisse (83).

✓ Les fonctions hypothétiques

Dû à l'absence de connaissances réellement établies, davantage hypothétiques sur leurs fonctions, elles prennent le nom de pseudomycorhize. D'après peu de renseignements, le champignon aurait des fonctions variables selon les conditions environnementales. Il se comporterait comme un pathogène racinaire affaiblissant la plante dans les sols riches où récupérer ses ressources à partir de la plante, au détriment de cette dernière, est plus bénéfique. Il serait un symbionte dans les sols pauvres où il est nécessaire de coopérer pour extraire les ressources nutritives rares. Il existerait également un stade intermédiaire où le partage des ressources du milieu est en équilibre sans apporter de bénéfice aux deux partenaires. Le champignon est alors un simple commensal (83).

✓ Symbiontes impliqués

Cette structure se focalise sur des plantes herbacées et ligneuses des zones alpines, tempérées et boréales. Elles sont davantage présentes dans les climats froids extrêmes (83).

Les éléments fongiques appartiennent tous aux Ascomycètes surtout les genres contenus dans les *Pezizales* et *Leotiales* à savoir : les *Phialophora*, les *Sphaerosporella*, les *Chloridium*, les *Leptodontidum*, les *Phialocephala*. Cependant, ils peuvent être cultivés en laboratoire confirmant qu'ils ne sont pas des symbiotes obligatoires (83).

- **De potentiels nouveaux types de mycorhizes**

Il reste encore beaucoup à apprendre sur les associations mycorhiziennes dans la nature. Par exemple, il semblerait que de nombreux champignons comme les hygrocybes (*Hygrocybe*, *Cuphophyllus*, l'espèce *coccinea* etc), des geoglosses (*Geoglossaceae*), certaines clavaires et entolomes ont un mode de vie biotrophe encore méconnu conforté par des données isotopiques du carbone. Il a été démontré récemment qu'*Hygrocybe coccinea* peut être isolé à partir des tissus vivants du plantain et de ses graines (58).

- **Récapitulatif des symbioses mycorhiziennes**

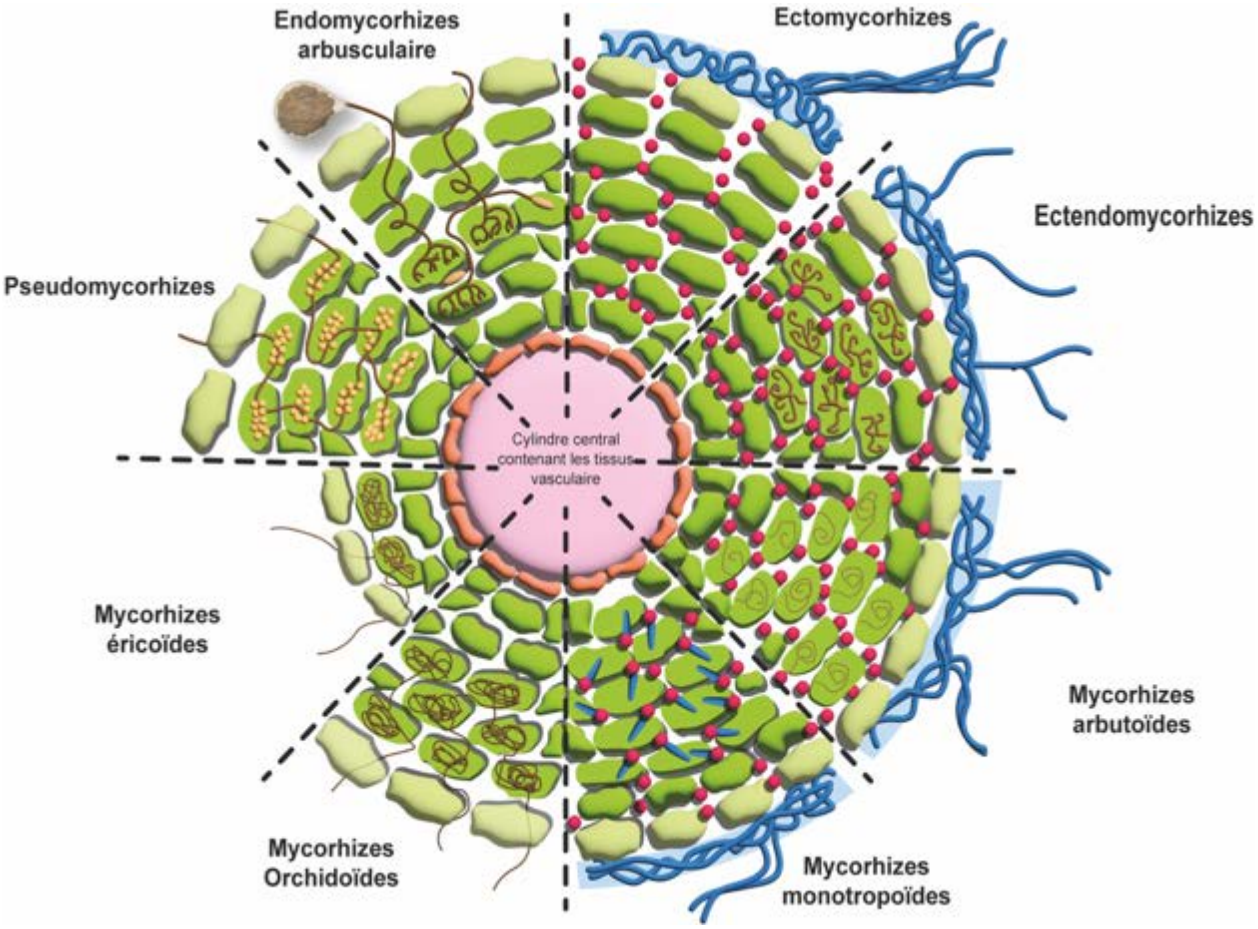


Figure 128 : Schéma récapitulatif des différentes mycorhizes.
Source : figure de X. CZECH, adaptée de (83).

Type de symbiose mycorhizienne	Plantes concernées	Groupe de champignons impliqués	Présence d'un manteau	Présence d'un réseau de Hartig	Morphologie du mycélium Extra-radical	Pénétration intracellulaire et morphologie
Ectomycorhizes	Gymnospermes Angiospermes	*Ascomycota* *Basidiomycota*	Oui	Oui	Filaments isolés, mèches, cordons, rhizomorphes, sclérotes…)	Non
Endomycorhizes arbusculaires	Presque toutes les plantes (herbacées, mousses, fougères, ligneux…)	*Glomeromycota*	Non	Non (présence de vésicules)	Filaments isolés	Oui (arbuscules, spires, vésicules)
Ectendomycorhizes	Certains *Pinaceae* (genre : *Pinus*, *Larix*, *Picea*…)	*Ascomycota* (genre : *Wilcoxina* ; *Tricharina*…)	Facultatif (moins dense et plus lâche)	Oui (avec filaments latéraux pénétrant les cellules)	Filaments isolés	Oui (arbuscules)
Mycorhizes arbutoïdes	*Ericaceae* (sous-famille : *Arbutoideae*, et tribu : *Pyroleae*)	*Basidiomycota* + quelques *Ascomycota* (*Cenoccocum*…)	Facultatif (manteau très mince)	Oui	Filaments isolés, mèches	Oui (spires)
Mycorhizes monotropoïdes	*Ericaceae* (sous-famille : *Monotropoideae*)	*Basidiomycota* + quelques *Ascomycota* (helvelles…)	Oui	Oui	Filaments isolés, mèches	Oui (spires en « doigts »)
Mycorhizes orchidoïdes	Toutes les orchidées	*Basidiomycota* (*Rhizoctonias* et autres…) + *Ascomycota* (*Tuber*, *Wilcoxina*, *Fusarium*)	Non	Non	Filaments isolés	Oui (pelotons)
Mycorhizes éricoïdes	*Ericaceae* (sous-famille : *Ericoideae*)	*Ascomycota* + quelques *Basidiomycota* (*Clavaria spp*, *Sebacina*…)	Non	Non	Filaments isolés	Oui (pelotons)
Mycorhizes sébacinoïdes	Varié (plantes ligneuses, crucifère…)	*Basidiomycota* (famille des *Sebacinaceae*)	Facultatif	Facultatif (présence d'hyphes intercellulaires)	Filaments isolés	Facultatif (ex : pelotons associés aux cellules moribondes)
Pseudomycorhizes	Toutes les plantes terrestres (surtout alpines, tempérés, boréales…)	*Ascomycota* (surtout *Pezizales*, *Leotiales*)	Non	Non	Filaments isolés	Oui (masse sphéroïde à paroi épaisse)

Tableau 29 : Tableau récapitulatif des différentes symbioses mycorhiziennes abordées.

- **Quelques avantages de la symbiose mycorhizienne**

À titre d'exemples, voici une présentation de quelques avantages leur procurant directement ou indirectement une résistance aux stress environnementaux.

- Améliore la nutrition minérale

L'apport des nutriments inorganiques majeurs (macroéléments : potassium, calcium, phosphore, soufre, magnésium) se voit facilité grâce à la capacité des champignons (58, 63, 82, 87) à les extraire par altération des minéraux primaires (issus de roches formant le socle des sols) et secondaires (issus de précipitations physico-chimiques formant les sols) qui les renferment puis à les solubiliser (83).

✓ Le phosphore

Avec l'eau et l'azote, le phosphore est l'un des principaux éléments qui limite la croissance de la plante (83).

Le phosphore (en quantité faible et très peu mobile) est d'abord extrait sous forme d'orthophosphate* dans le sol par le mycélium du symbionte*. Puis, il est absorbé via des transporteurs transmembranaires pour être stocké en grande quantité dans les vacuoles en granules de polyphosphate (stock remobilisable selon les besoins) ou transformé en solution que la plante sera en mesure d'assimiler directement par les radicelles (51, 63, 67, 83, 171). Les granules de polyphosphate sont transférées à travers le cytoplasme jusqu'à l'interface champignon-hôte végétal dans le cortex* où il repasse sous forme d'orthophosphate qui sera assimilé par la cellule végétale via d'autres transporteurs (51, 83, 171). Un système efficace de régulation du flux de phosphore par le passage de formes insolubles à solubles et inversement est donc mis en place. Le phosphore, qui ne provient pas directement de la roche-mère (Apatite*) et qui est déjà séquestré sous forme de molécules organiques, a la possibilité d'être récupéré par le champignon par la sécrétion de phosphatases qui libèrent l'orthophosphate (82, 83, 171).

De surcroit, quand la plante en absorbe elle-même, il se forme autour de la racine non mycorhizée une zone d'épuisement (zone de déplétion). De ce fait, le champignon va permettre à la racine mycorhizée d'aller prélever du phosphore bien au-delà de cette zone, car les hyphes peuvent s'étendre à des distances importantes au regard des racines (51, 82, 87, 171). Elles augmentent alors la superficie et le volume du sol exploré et exploité. Ce volume d'exploitation est encore accru par la diffusion des enzymes et des protons sécrétés par le champignon. De plus, la petite taille des hyphes leur donne un rapport surface/volume plus important que celui des racines, opportun à accroitre l'interface entre le végétal et le sol. Leur petite taille

confère également la possibilité de prospecter les microsites inaccessibles aux racines (82, 171).

Cette efficacité d'absorption, accrue par l'augmentation de la surface de contact entre le mycélium et la solution du sol de cet élément peu mobile, apporte un second bénéfice à la plante. Au lieu de dépenser son énergie pour développer un système racinaire de plus en plus important pour aller « chercher » ce phosphore, elle le redistribue vers d'autres parties utiles à sa croissance et à sa reproduction, telles que les tiges, fleurs, feuilles, fruits (87).

Une autre raison explique cet apport facilité. Il a été démontré que les champignons, notamment les endomycorhiziens, s'associent étroitement avec des bactéries du sol qui assurent la dissolution de minéraux notamment le phosphore sous forme d'apatite, le rendant plus disponible. La surface des hyphes des champignons constitue un habitat adéquat pour ces bactéries qui s'organisent en un biofilm*. Des bactéries sont même retrouvées dans les spores de certains champignons mycorhiziens. Le champignon se rapproche des grains d'apatite qu'il a identifiés et va s'y accoler permettant le développement de ces bactéries en un biofilm autour de ceux-ci. Elles sécrètent alors un type de gélatine qui assure la continuité entre le grain et l'hyphe. Elles vont ensuite dissoudre l'apatite pour en libérer le phosphore qui sera immédiatement absorbé par l'hyphe avant sa perte dans le sol (*voir* **Figure 129**) (82, 87).

Les milieux forestiers, plus pauvres que ceux agricoles enrichis en acide phosphorique par l'apport d'engrais, sont donc plus tributaires de cette capacité d'extraction par les enzymes des champignons bien plus efficace que celle des plantes (63). En conclusion plus un sol est pauvre en ions phosphate, plus la dépendance mycorhizienne est importante (87). Ainsi, se développent des concepts d'agriculture et d'horticulture à l'aide d'inoculum dans les systèmes de culture durable à faibles intrants (87).

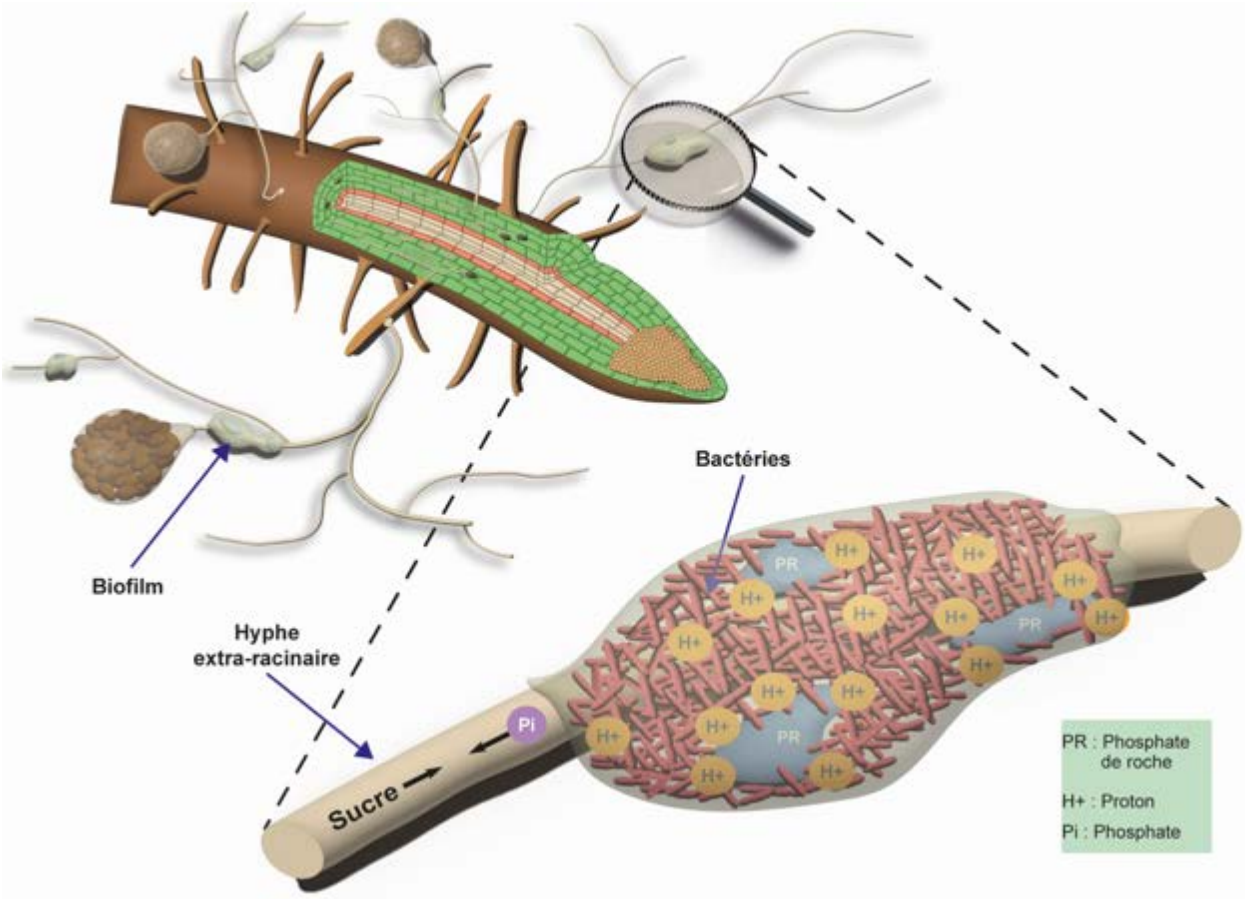


Figure 129 : Représentation des bactéries solubilisant le phosphore en relation avec les mycorhizes avec formation d'un biofilm.
Source : figure X. CZECH, figure inspirée d'après (87).

✓ L'apport en oligoéléments

Le sol est composé d'une grande variété de composants chimiques, relativement immobiles appelés oligoéléments (microéléments) comme le cuivre, le zinc, le fer. Ceux-ci sont indispensables même en faible quantité dans le métabolisme des êtres vivants. Les champignons améliorent l'extraction de ces substances des minéraux primaires, secondaires, et de de la matière organique, de même que leur apport aux végétaux tirant ainsi un bénéfice notamment dans les milieux naturels en carence (63, 70, 87, 83). Les mycorhiziens augmentent jusqu'à soixante fois plus leur absorption, comparativement à une racine seule (82).

Dans les sols calcaires, le pH peut être supérieur à 7,0 comme en Méditerranée où pousse le pin d'Alep. Le fer qui est un élément essentiel pour l'arbre devient insoluble et inaccessible par les racines. Cette carence en fer provoque une chlorose (diminution du taux de chlorophylle). Pour y remédier les ectomycorhiziens associés à ces arbres sécrètent de l'acide oxalique qui modifie le pH aux alentours de la racine, ramenant le fer à l'état soluble et accessible pour l'arbre (87).

En plus de l'arsenal enzymatique et d'acide qui décompose la matière inorganique et organique, que la racine à elle seule ne pourrait produire, et de l'augmentation des surfaces exploitées, le champignon sert de réserve nutritive au sein de son cytoplasme, des vacuoles, et des vésicules.

- Améliore la nutrition organique

✓ L'azote

Au sujet de l'azote, élément indispensable à la croissance végétale, il s'avère qu'il n'est pas totalement capté directement par le champignon. En effet, la faible fraction d'azote gazeux des sols est assimilée par les bactéries complexées aux systèmes racinaire et mycorhizien. Ces bactéries transforment l'azote immédiatement de l'état gazeux à sa forme ammoniacale absorbée par le végétal via le mycélium (63, 67).

La présence de mycorhizes arbusculaires augmente l'activité des nodosités racinaires qui renferment des bactéries *Rhizobiaceae* qui fixent l'azote chez les légumineuses, tout comme pour les nodosités (actinorhizes) des plantes ligneuses composées de bactéries *Actinobactérie* du genre *Frankia*, ou encore de symbiose avec des cyanobactéries. Ces bactéries sécrètent des enzymes nitrogénases propres aux bactéries qui transforment l'azote moléculaire de l'air en ammonium assimilable pour la plante. Cette réaction biochimique nécessite beaucoup d'énergie, laquelle est transportée par des molécules riches en phosphore. Or, les champignons mycorhiziens facilitent l'exploitation du phosphore dans le sol, ce qui optimise l'activité

des bactéries captant davantage d'azote pour la plante. Grâce à cet azote absorbé par la plante, celle-ci va assimiler par photosynthèse bien plus de carbone atmosphérique qu'elle pourra redistribuer sous forme de composés carbonés aux bactéries et au champignon (82, 83). Les deux symbioses sont complémentaires, c'est une métasymbiose (83).

Pour la fraction majoritaire de l'azote, celle-ci ne peut être absorbée par les racines qu'à l'état soluble soit sous forme dite « minérale » (nitrates, ammonium), soit à moindre mesure, sous forme de petites molécules organiques (acides aminés). Le champignon a cette même capacité, mais d'un niveau supérieur notamment dans l'utilisation des acides aminés. L'azote directement soluble est rare dans le sol. Il se trouve principalement sous forme de complexes insolubles enfermés dans les tissus d'animaux et végétaux morts. Néanmoins les mycorhiziens, hors les endomycorhiziens arbusculaires, ont la compétence de dégrader ces molécules organiques et à rendre soluble l'azote sous forme d'acides aminés par sécrétion de diverses enzymes qui restent attachées à la paroi fongique ou qui se diffusent dans le sol. Le champignon a alors la capacité d'absorber et de transférer l'azote vers l'hôte. L'hôte peut également assimiler l'azote par ses racines (82, 83).

Les décomposeurs saprophytes entrent également en jeu dans la mobilisation de l'azote contenu dans la matière organique. Ils libèrent les protéines des tissus organiques, qui sont alors récupérées par des microorganismes qui libèrent à leur tour les acides aminés et les transforment en ammonium et nitrates que les mycorhizes s'attribueront. Dans les milieux riches en ectomycorhizes, ce cycle est court-circuité, car elles possèdent une grande efficacité, via leurs extensions extra-radicales, à récupérer l'azote directement des organismes morts avant que la pédofaune et pédoflore déjà pauvres dans ces milieux (bactéries, saprophytes…) n'y accèdent. La nitrification et l'ammonification étant presque supprimées, ils absorbent essentiellement l'azote sous forme d'acides aminés à partir des protéines grâce à la production de protéase (*voir* **Figure 130***,* **Figure 131**) (82, 83, 87).

De surcroît, la grande capacité d'extension des mycorhizes dans le sol et leur système de transport des nutriments améliorent nettement la distribution de l'azote (63, 67, 83), notamment lorsqu'il est sous forme d'ammonium, car il est très peu mobile dans le sol et peut donc être en faible quantité autour de la racine. Une fois l'azote passé la membrane plasmique, il est retransformé en acides aminés et mis en circulation dans le cytosol. Une fraction est de nouveau mise à l'état d'ammonium pour être transposée dans l'interface apoplastique où se font tous les échanges des nutriments avec la plante (82).

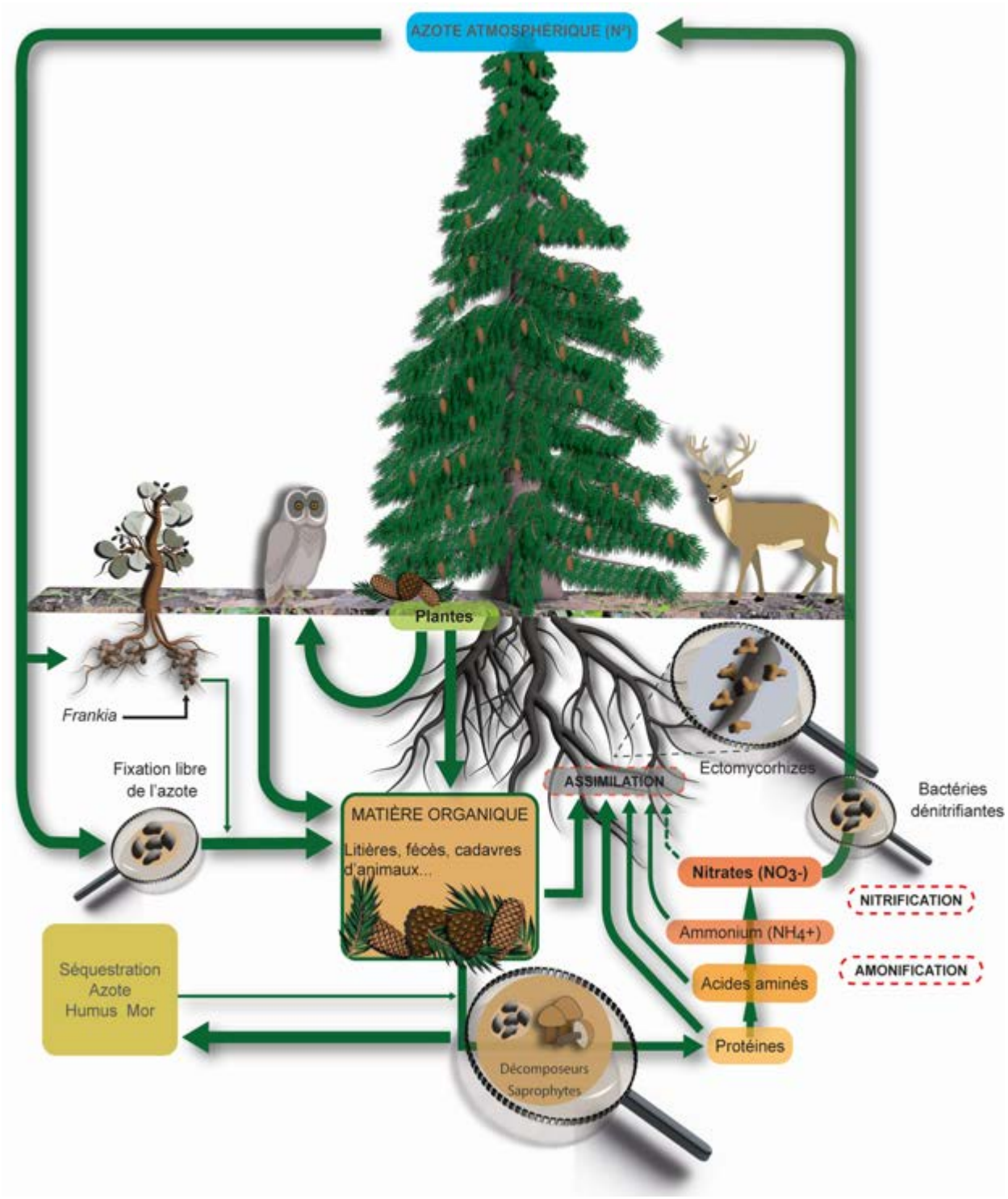


Figure 130 : Schématisation du cycle de l'azote en forêt coniférienne ectomycorhizienne.
Source : figure de X. CZECH, inspirée à partir de (87).

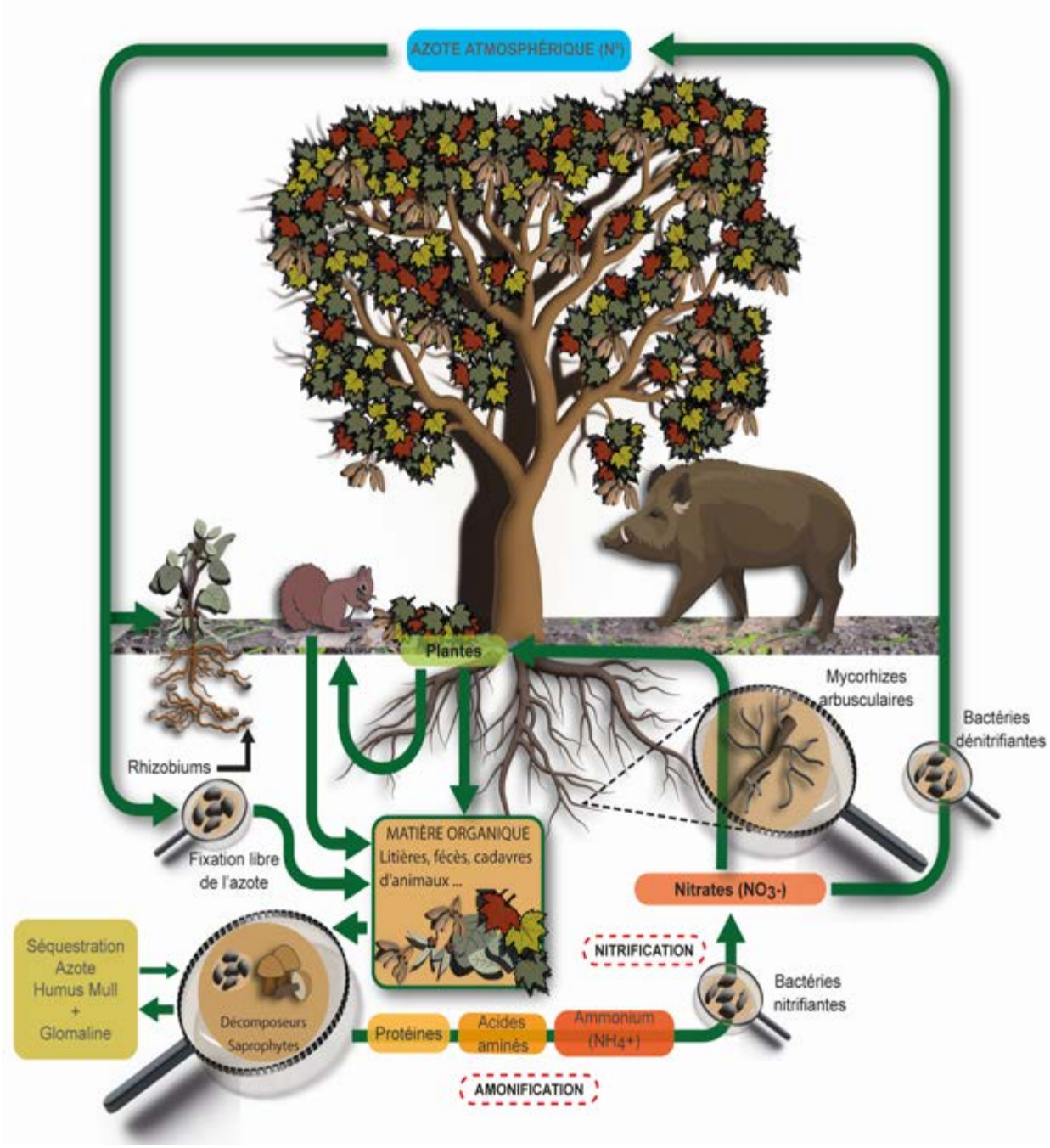


Figure 131 : Schéma du cycle de l'azote en forêt de feuillus à endomycorhizes arbusculaires.
Source : figure de X. CZECH, adaptée à partir de (87).

- Améliore la fourniture en eau

Le réseau mycélien parcourant le sol permet, grâce à son étendue, sa densité et sa surface de contact importante, le captage d'une grande quantité d'eau. Ainsi, 50 à 100 fois plus d'eau sont mis à disposition de la plante contrairement à celle non mycorhizée (58, 63, 70, 82, 83, 87). De plus, le fin mycélium des champignons est capable de puiser l'eau dans les petits interstices et agrégats du sol qui sont inaccessibles aux racines (82, 83, 87). Dans ces interstices, la tension superficielle y est élevée et l'eau est fortement retenue. Le mycélium des mycorhiziens est plus adapté à résister à cet environnement de bas potentiel hydrique et à y capter de l'eau. Pour cela, les hyphes accumulent des substances solubles osmoprotectantes qui abaissent la composante osmotique de leur potentiel hydrique favorisant la pénétration de l'eau. Ces substances sont par exemple des acides aminés ou des sucres comme le tréhalose et le mannitol (83).

Pour acheminer l'eau à l'interface des échanges mycorhiziens, le réseau mycélien s'est doté d'un système de transport performant. Ce système utilise la conduction passive de l'eau par le gradient du potentiel hydrique entre le sol et la plante et varie selon les espèces fongiques. Dans ce système, on distingue des hyphes isolées ou agrégées qui absorbent l'eau sur toute leur longueur revêtue d'un film d'eau capillaire externe. La conduction de l'eau se fait alors à travers ce film. On le retrouve chez les endomycorhiziens arbusculaires et quelques ectomycorhiziens. Un autre système, retrouvé chez des ectomycorhiziens, utilise des cordons ou rhizomorphes, qui sur toute leur longueur sauf à l'extrémité sont dotés d'hyphes. Ces hyphes sont pourvues d'une propriété hydrophobe sur la face externe de leur paroi. Ainsi, la conduction de l'eau se fait en interne par simple diffusion de cellule en cellule, ou dans le cas des rhizomorphes par le biais d'hyphes centrales différenciées jouant le rôle de « vaisseaux conducteurs » où l'eau circule librement. L'avantage de cette hydrophobicité est qu'elle limite la déperdition d'eau le long du trajet (83).

Un signal déclenché par le champignon peut aussi assurer la fermeture plus rapide des stomates prévenant la perte d'eau (87).

Les champignons assurent aussi le stockage de l'eau au niveau de la racine par l'intermédiaire des vésicules et du manteau qui retient l'eau comme un réservoir (82).

Ainsi, la résistance à la sécheresse est renforcée par les mycorhizes dont le mycélium assure un meilleur stockage de l'eau dans le sol, contribue à optimiser son extraction et sa redistribution dans les tissus végétaux (58, 63, 70, 87).

En outre, les mycorhizes arbusculaires synthétisent une glycoprotéine appelée glomaline à la surface des hyphes qui, en plus de ses propriétés au niveau de la paroi,

favorise l'agrégation des particules du sol et du même coup optimise ainsi la rétention de l'eau, des éléments minéraux, tout en facilitant les échanges gazeux (67, 82, 82, 87). En raison des difficultés à se décomposer, la glomaline va s'accumuler et constituera alors une importante réserve de carbone séquestrée dans les sols (87). On estime qu'un tiers du carbone mondial contenu dans le sol est sous forme de glomaline (82, 83).

- Stabilisation du sol

Les mycorhiziens, pour répondre aux différents besoins des deux partenaires, sont responsables d'une grande expansion et de l'occupation d'un grand volume. La conséquence indirecte est la participation caractéristique à la structure du terrain. Le mycélium assure la cohésion du sol indirectement par la formation de micro-agrégats utiles à ses apports nutritifs. De plus, cette propriété d'adhérence est fortifiée par la sécrétion de molécules mucilagineuses hydrophiles ou hydrophobes, qui agissent à l'instar de colle favorisant leur adhésion au substrat. Les *Glomeromycota* sont significativement impliqués, car comme vu précédemment, ils produisent des filaments recouverts d'une couche épaisse de glomaline. La glomaline est thermotolérante et hydrophobe, ce qui rend ses liaisons avec les particules du sol non affaiblies par l'eau et sa décomposition plus lente, notamment lorsqu'elle est liée aux particules argileuses. Cette protéine permet ainsi aux plantes de mieux s'établir, et au sol de mieux se stabiliser, réduisant l'érosion notamment des terrains instables (67, 82, 83, 87).

- Permet l'épuration de l'hôte

Il a été vu précédemment que les champignons avaient la capacité de bioaccumulateurs* pour les polluants présents dans le sol. Or, il semblerait également que les champignons puissent exfiltrer du système vasculaire et des tissus de l'hôte, les métaux libres comme l'aluminium ou les métaux lourds, empêchant ainsi leur intoxication (63).

Concernant les polluants organiques comme les pesticides ou les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP), les champignons particulièrement ectomycorhiziens sont capables de les dégrader par la sécrétion d'enzymes oxydatives, telles que les péroxydases et les polyphénols oxydases. Néanmoins, leurs capacités à tolérer ces composés toxiques et à les décomposer varient énormément (83).

Du côté des métaux lourds, il est démontré que les ectomycorhiziens protègent la plante des ions métalliques par l'accumulation et l'immobilisation de ces composés, soit grâce à leur fixation à la surface externe des hyphes extra-radicales ou du manteau, soit par leur complexation sous une forme inerte à l'intérieur même de la

cellule. En résulte une diminution des concentrations des toxiques autour des racines. Cependant, les cellules fongiques n'internalisent les toxiques que jusqu'à un certain seuil sans subir de dommages. De plus, la rétention de ces toxiques est limitée sur la durée puisqu'ils finissent par être libérés à la mort cellulaire du champignon. Un autre mécanisme de détoxification passe par la précipitation des métaux sous forme de complexes insolubles dans le sol à l'extérieur des cellules, à l'aide d'acides organiques complexants (ex : acide oxalique). Dans ce cas, les métaux sont toujours présents aux abords de la racine, mais rendus immobiles et inoffensifs (83).

À titre d'exemple, dans les forêts boréales où le pH est très bas, l'aluminium, le fer, le manganèse ont des teneurs toxiques. La présence d'ectomycorhizes ou de mycorhizes éricoïdes procure aux arbres associés la capacité de tolérer ces fortes teneurs en métaux lourds, car sans elles, les racines seraient incapables de s'y développer. Ceci s'explique qu'à pH neutre, l'aluminium, le manganèse et le fer sont sous formes insolubles, ne causant alors aucun désagrément à la plante. Cependant, dans un milieu acide, ils deviennent solubles et de ce fait toxiques pour la plante. Les mycorhizes vont alors les protéger en séquestrant les métaux dans des sidérophores*. Cette propriété est intéressante pour la perspective de rétablissement de végétations adaptées à ces conditions environnementales ou à des espaces pollués (87).

- <u>Procure une protection contre les agressions</u>

Les champignons mycorhiziens diffusent dans leurs hôtes des antibiotiques ou des substances qui les aident à se protéger contre les maladies et différents pathogènes auxquels les plantes sont confrontées. Certains antibiotiques sont même antagonistes à d'autres champignons concurrents comme le genre *Peniophora* (63, 70, 82, 171).

Certaines mycorhizes arbusculaires ont mis au point une autre protection qui vise les insectes défoliateurs*. Elles libèrent de l'acide jasmonique, qui induit des modifications biochimiques au niveau de la plante, la prévenant ainsi de l'herbivorie* des insectes (82, 87). Les mycorhizes arbusculaires produisent des substances qui réduisent la reproduction, l'alimentation et la fixation sur les racines de nématodes pathogènes (82).

La colonisation des mycorhiziens peut enclencher des mécanismes de défense chez la plante hôte par la production et l'accumulation de substances toxiques, comme des flavonoïdes, des alcaloïdes, des terpénoïdes ou des phytoalexines, mais que le symbiote surmonte efficacement contrairement aux pathogènes. Ce mécanisme requiert la présence de la symbiose avant l'agression du pathogène (83).

De plus, la présence d'un manteau autour de la racine ajoute une couche protectrice aux attaques de prédateurs, mais nécessite sa mise en place avant l'installation du parasite (82, 83).

Les mycorhizes créent une mycorhizosphère, correspondant à la zone d'influence des hyphes extra-radicales sur le sol qui l'entoure. La mycorhizosphère comporte une flore microbienne diversifiée et équilibrée continuellement en compétition. Par conséquent, un environnement inadéquat pour la prolifération des propagules des champignons pathogènes est installé, les obligeant à conserver une population relativement faible (83, 87). Cette compétition se retrouve accentuée sur le plan nutritif par les champignons mycorhiziens, qui rivalisent pour détenir les nutriments en quantité limitée dans le sol et les rendant plus difficilement accessibles pour les agents pathogènes (82, 83).

La colonisation des mycorhiziens engendre une plus grande ramification des racines plus courtes et plus épaisses, les rendant ainsi plus robustes et par la même plus difficiles à être pénétrées par des agents pathogènes (82).

- <u>Fournit un apport d'hormones de stimulation de l'activité racinaire</u>

Les champignons mycorhiziens sécrètent des hormones agissant comme stimulateurs de la croissance des racines. Cette croissance est appelée rhizogénèse* (63, 83, 87). Les jeunes arbres développent ainsi, de manière plus importante et rapide, leurs racines en présence de ces champignons. Cette croissance accélérée du jeune arbre, lui permet de s'étendre plus efficacement dans le sol et de prendre le dessus sur la concurrence (63, 83).

Chez les ectomycorhiziens en association uniquement avec des ligneux, les régulateurs de croissance concernent les auxines, efficaces dès de faibles doses (83, 87). La quantité synthétisée varie entre les espèces fongiques et selon les conditions environnementales et principalement en fonction de la disponibilité des éléments nutritifs (83). Les auxines permettent la transformation morphologique des racines en un cortex plus épais et la stimulation de la ramification racinaire (83, 87). L'importance des ramifications est d'ailleurs proportionnelle à la quantité d'auxines sécrétées dans la racine (87). Ces auxines ont donc pour effet l'augmentation de la surface racinaire, et favorisent le transfert des sucres de la racine vers le champignon (83, 87).

- <u>Entraine la germination de graines spécialisées dans la dispersion</u>

Comme abordé pour les orchidées, il existe un ensemble de plantes qui produit des graines de très petite envergure, composées d'un embryon très réduit encapsulé dans une enveloppe morte qui assure sa dispersion dans l'air. Elles se nomment

graines poussières. Cependant, leur importante capacité de dissémination à grande distance les oblige à être dépourvues de toutes réserves nutritives, engendrant alors l'impossibilité d'une germination (83).

Elles concernent principalement les familles *Burmanniaceae*, *Corsiaceae*, *Orchidaceae*, *Petrosaviaceae*, *Triuridaceae*, *Ericaceae, Gentianaceae*, *Polygalaceae*, *Orobanchaceae.* Or, elles ont la caractéristique d'être mycohétérotrophes obligatoires dès la germination, et se comportent comme parasites de champignons saprotrophes ou mycorhiziens d'autres plantes, dès le début de leur cycle de vie, pour obtenir le carbone. Par la suite, soit elles gardent leur statut de mycohétérotrophes strictes, soit elles appartiennent à des espèces mixotrophes ou chlorophylliennes complètement autotrophes. Leur grande dissémination est donc compensée par une dépendance accrue à la formation d'une symbiose mycorhizienne pour déclencher la germination et la prolifération de l'espèce végétale (83).

- Maintient la communication entre végétaux

Le réseau mycorhizien relie, par des ponts mycorhiziens, les plantes entres-elles pour une même espèce voire entre différentes espèces végétales. Ainsi, plusieurs réseaux mycéliens fusionnent et se comportent comme un seul. Ce lien octroie un transport des substances nutritives et des messages entre les plantes même lorsqu'elles sont totalement autotrophes (82, 83, 87, 171). Un arbre dominant peut donc distribuer des nutriments de préférence aux plus jeunes pousses de la même espèce qui sont plus ombragées. Des échanges ont aussi été constatés avec des espèces différentes (82, 83). Par exemple, l'érythrone d'Amérique reçoit des glucides par l'érable via ce réseau durant une partie de son cycle de vie, puis lui procure en retour une nutrition minérale lors d'une autre phase de son cycle de vie (87). Dans les prairies, des échanges entre les trèfles appartenant à la famille des fabacées et des graminées ont été démontrés. Les trèfles disposent de bactéries sous forme de nodules racinaires, qui confèrent un avantage pour fixer l'azote du sol comparé aux autres plantes. Les graminées appartenant aux *Poaceae* sont incapables de fixer l'azote atmosphérique. Ces deux espèces de plantes forment des endomycorhizes arbusculaires et se retrouvent donc reliées entre elles. Il a été révélé qu'une partie de l'azote fixé par les trèfles se retrouve dans les graminées, qui en retour lui cèdent une partie de leur carbone acquis par photosynthèse, car elles reçoivent plus de lumière du fait de leurs tiges et feuilles dressées. C'est donc un exemple de coopération entre espèces au sein du système des prairies (83).

Le réseau mycélien est impliqué dans le transfert de l'eau entre plantes voisines. Ceci a été démontré en utilisant de l'eau enrichie au deutérium à la fois sur des plantes herbacées à endomycorhizes arbusculaires et à la fois entre des arbres à ectomycorhizes et leurs semis (83).

Il est également prouvé que les plantes entretiennent des relations de messagerie à partir de ce réseau mycélien, dans le but par exemple de faire face à des nuisibles (champignons pathogènes, insectes). Cette capacité fut démontrée par une expérience mettant en jeu des haricots. Pour faire face aux pucerons, ils produisent du salicylate de méthyl qui les repousse et attire des parasitoïdes de ces insectes. Or, quand la communication par voie aérienne était bloquée, il fut constaté que la plante attaquée par les pucerons transmettait, aux plantes voisines, par les mycorhizes en commun, un message d'alerte déclenchant chez elles cette défense biochimique (87).

Chez les tomates, il est observé que des plants reliés par un mycélium commun et dont la communication par voie aérienne est coupée, envoient des signaux par ce réseau mycorhizien. En effet, dans le cas d'une infection par un champignon pathogène, les plants mycorhizés sont moins atteints par rapport aux non mycorhizés et les plants sains décuplent rapidement leur réaction de défense, les protégeant ainsi totalement de l'infection (87).

Une autre utilisation du réseau mycélien est le transfert de substances allopathiques d'une plante pour favoriser son installation. La callune (*Calluna vulgaris*) utilise son réseau mycorhizien éricoïde, qui produit des acides organiques et des polyphénols toxiques pour les champignons ectomycorhiziens des épicéas. Ceci prive les épicéas de leurs mycorhizes et les empêche de proliférer dans l'environnement des callunes qui leur était aussi favorable (83).

4.1.3.3. Les endophytes

✓ Définition

Dans cette alliance encore méconnue, le champignon vit dans la plante (tiges, fleurs, racines, bois, feuilles) en colonisant majoritairement les espaces intercellulaires mais aussi intracellulaires des tissus végétaux vivants. Il reste cryptique et imperceptible, sauf dans le cas de certaines fructifications (51). La transmission des endophytes vers l'hôte se fait de manière verticale par les graines, assurant alors la propagation du champignon de génération en génération, sans passer par un stade de vie extérieure nécessitant une recolonisation de la plante (51, 83, 171).

✓ Avantages de cette symbiose

Cette symbiose permettrait un renforcement de la tolérance des végétaux hôtes aux différents stress environnementaux (comme le stress hydrique en modifiant la conductance stomatique*, les phytopathogènes) et les protège des herbivores par des saveurs désagréables (171). Certains endophytes comme le genre *Acremonium* ou

Neotyphodium produisent des alcaloïdes toxiques dont la présence empêche les insectes et les vertébrés herbivores de dévorer l'hôte (67, 171).

Ce partenariat améliorerait la santé des plantes par la sécrétion de métabolites, la production d'hormones et d'enzymes (51). On constate également qu'il améliore la croissance et la teneur en azote (171). Au niveau foliaire, les endophytes seraient bénéfiques pour la photosynthèse, augmenteraient l'efficience de l'utilisation de l'eau (51) et accentueraient la résistance aux attaques de bactéries et de champignons pathogènes (171).

Dans le cadre de la dégradation de la litière, les champignons endophytes seraient les premiers acteurs (*d'après le document inédit de Mr P-A. Moreau, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

✓ Les partenaires

Dans ce système d'endosymbiose, les partenaires seront essentiellement les *Ascomycota* pour la fonge et pour la majorité des plantes terrestres seront les rhizophytes dans les chlorophylliens (ex : graminées et cypéracées) qui s'étalent de l'Arctique aux tropiques (51, 171).

4.1.3.4. Les mycophycobioses

Il existe des associations entre champignons et des algues présentes dans l'estran, zone des marées aussi appelée zone intertidale. Ces partenariats sont nommés mycophycobioses (171).

À la différence avec le lichen, dans cette union, l'algue est le partenaire externe qui renferme au niveau intercellulaire le champignon. Ce dernier ne modifie pas ou très peu la morphologie de l'algue. Le champignon se reproduit en élaborant des périthèces contenus dans les renflements reproducteurs de l'algue (171).

Les symbiontes concernés sont des Ascomycètes (exemple : *Mycosphaerella ascophylli*) et des algues brunes (*Pelvetia canaculata, Ascophyllum nodosum*) ou quelques algues rouges et vertes (exemple : *Ulva vexata*) (171).

Le rôle de cette association est mal connu. Le partenaire fongique recevrait des polysaccharides et de la biotine de l'algue. En échange, il participerait à l'absorption des minéraux au sein de l'algue et produirait des toxines ou des molécules visant à repousser les mollusques herbivores qui agressent les algues dépourvues d'endophytes. Il a pu être observé que la totalité des algues sans partenaires était consommée par des mollusques alors que seule une fraction en possédant subissait

ces agressions. De plus, il procurerait à ces algues une résistance au dessèchement, indispensable à la survie subaérienne lors des marées basses (171).

4.1.3.5. Les lichens

- Généralités

Le lichen est un autre type de symbiose où le champignon produit un thalle hétérotrophe dans lequel vit des algues vertes, sous forme unicellulaire ou en chapelet. Des cyanobactéries peuvent être également partenaires symbiotiques du champignon. Ces deux associés du champignon (algues vertes et cyanobactéries) se nomment des photobiontes ou photosymbiontes et assurent la photosynthèse (58, 78, 87, 171, 181, 182).

Parfois, les termes employés sont : cyanosymbiontes pour les cyanobactéries, phycosymbiontes pour les algues vertes et mycosymbionte pour la partie fongique.(78, 171, 183).

Pour les lichens au sens strict, les cyanobactéries ne sont pas endocellulaires, contrairement aux lichens primitifs dont le dernier représentant est *Geosiphon pyriformis* (*voir* **Figure 132**). Elles sont alors emprisonnées entre les hyphes haploïdes ramifiées, tout comme les algues vertes (51, 87, 183). On estime que les associations avec des cyanobactéries, appelées cyanolichens, représentent 10 % des lichens. Tandis que les 90 % restants correspondent aux symbioses avec les véritables algues vertes (51, 171, 182). Toutefois, algues vertes et cyanobactéries sont, dans de rares cas, associées dans un même lichen soit alternativement, soit en même temps (51, 58, 171).

- Structure des lichens

Les lichens existent sous deux types de structure : soit stratifiée ou radiée dite hétéromère, soit simple et informe dite homéomère (78, 182, 183).

✓ Structure homéomère

La structure homéomère caractérise un thalle lichénique qui ne présente pas de couches organisées, ni de cortex. Les cellules du photobionte, qui est généralement une cyanobactérie, et celles du mycosymbiontes sont dispersées aléatoirement dans l'ensemble du thalle (*voir* **Figure 133**, **Photo 85**, **Photo 86**) (78, 171, 182).

✓ Structure hétéromère stratifiée

A contrario, la structure hétéromère stratifiée se caractérise par un thalle qui, en coupe transversale, présente plusieurs couches différenciées. En partant de la couche superficielle, un cortex supérieur contenant des hyphes fongiques très serrées est

observable. Sous celui-ci, se situe une couche algale dite gonidiale, où le photosymbionte est entremêlé à des filaments fongiques moins denses (*voir* **Photo 87**, **Figure 134**) (78, 171, 181–183).

La stratification se poursuit par la médulle ou couche médullaire (*voir* **Photo 87**, **Figure 134**). Elle désigne une couche interne d'hyphes fongiques plus lâches, souvent plus ou moins interveinées et gélatinisées (78, 171, 181, 182). Il arrive que la paroi de ces hyphes soit recouverte ou incrustée de divers acides lichéniques ou de cristaux comme l'oxalate de calcium (78).

En-dessous de la médulle, peut se trouver un cortex inférieur constitué d'hyphes très denses et capable de développer occasionnellement des rhizines* (*voir* **Photo 87**, **Figure 134**) (78, 171, 181–183).

En revanche, chez les lichens crustacés dont le cortex inférieur fait défaut, c'est la médulle qui assure la fixation du thalle au substrat ou, pour certaines espèces, une dernière strate nommée hypothalle assure cette fonction d'adhérence en donnant naissance à des hyphes fixatrices. Cette couche d'hyphes parallèles au substrat, souvent dense et d'épaisseur variable, est parfois visible entre les aréoles* du thalle ou en périphérie du thalle sous forme de fin liseré appelé, dans ce cas, ligne hypothalline (78, 171).

Dans le cas des lichens imparfaits dits lépreux (genre *Lepraria, Chrysothrix)*, le cortex supérieur est absent. Ces lichens apparaissent poudreux par la couche algale à nue. Ils sont adaptés à l'exploitation de la vapeur d'eau, mais se retrouvent sous les rochers et les écorces car ils sont sensibles à l'écoulement de l'eau (171).

- ✓ Structure homéomère radiée

Elle concerne la plupart des lichens fruticuleux. On retrouve les mêmes couches que la structure stratifiée, à l'exception du cortex inférieur qui fait défaut, et disposées de façon concentrique. Le cortex et la médulle peuvent constituer des couches distinctes ou plus ou moins mêlées. Au centre, est présente ou absente, la partie interne de la médulle composée d'hyphes très serrées parallèles à l'axe du thalle formant un cordon axial rigide (182).

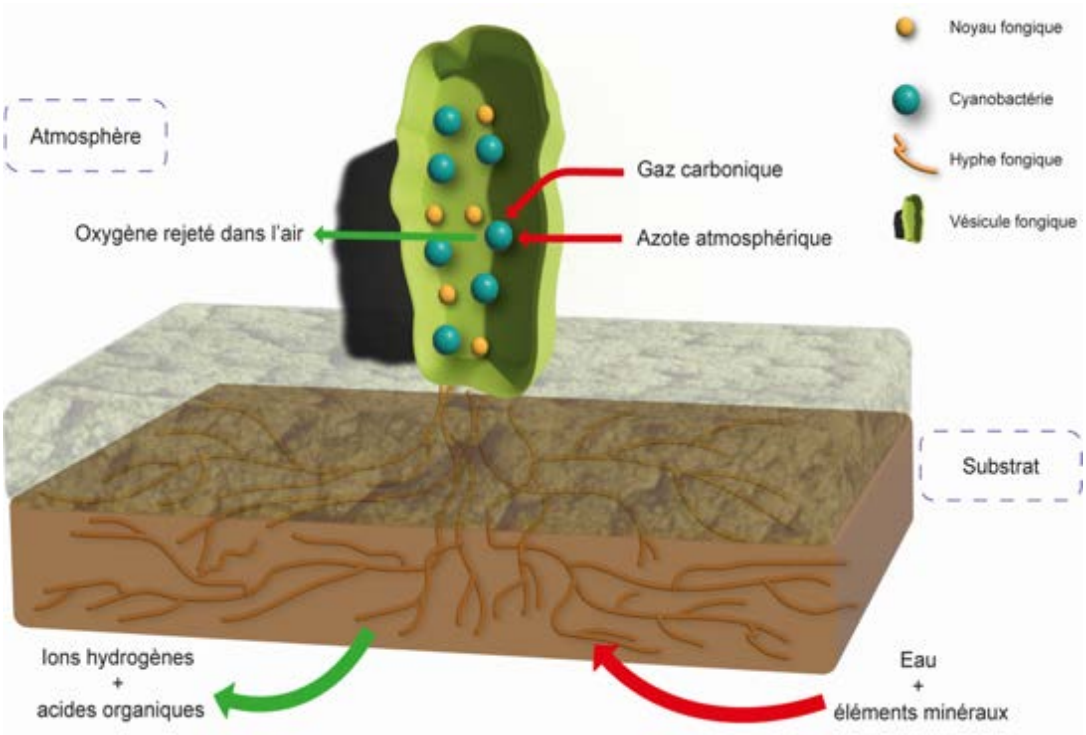


Figure 132 : Schéma d'un lichen à cyanobactéries endocellulaires.
Source : figure de X. CZECH, élaborée à partir de (51).

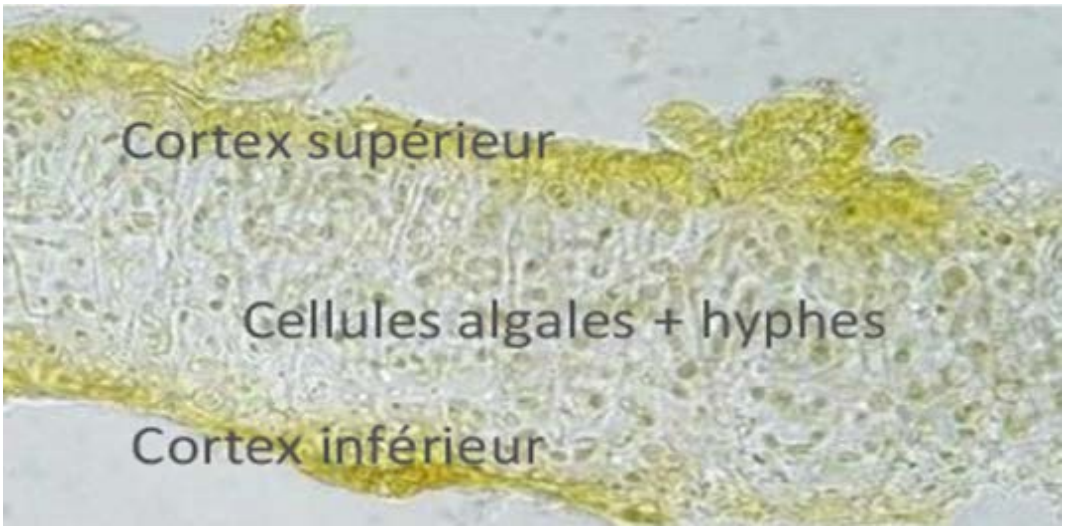


Photo 85 : Photo d'une structure homéomère d'un lichen.
Source : tirée de (184).

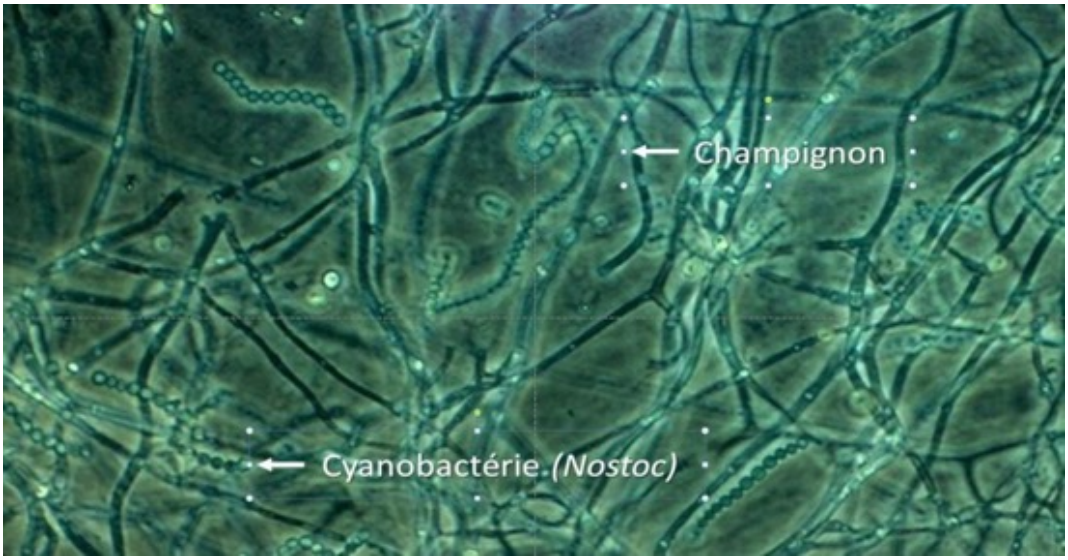


Photo 86 : Photo d'une structure homéomère chez un cyanolichen.
Source : photographie issue de (185).

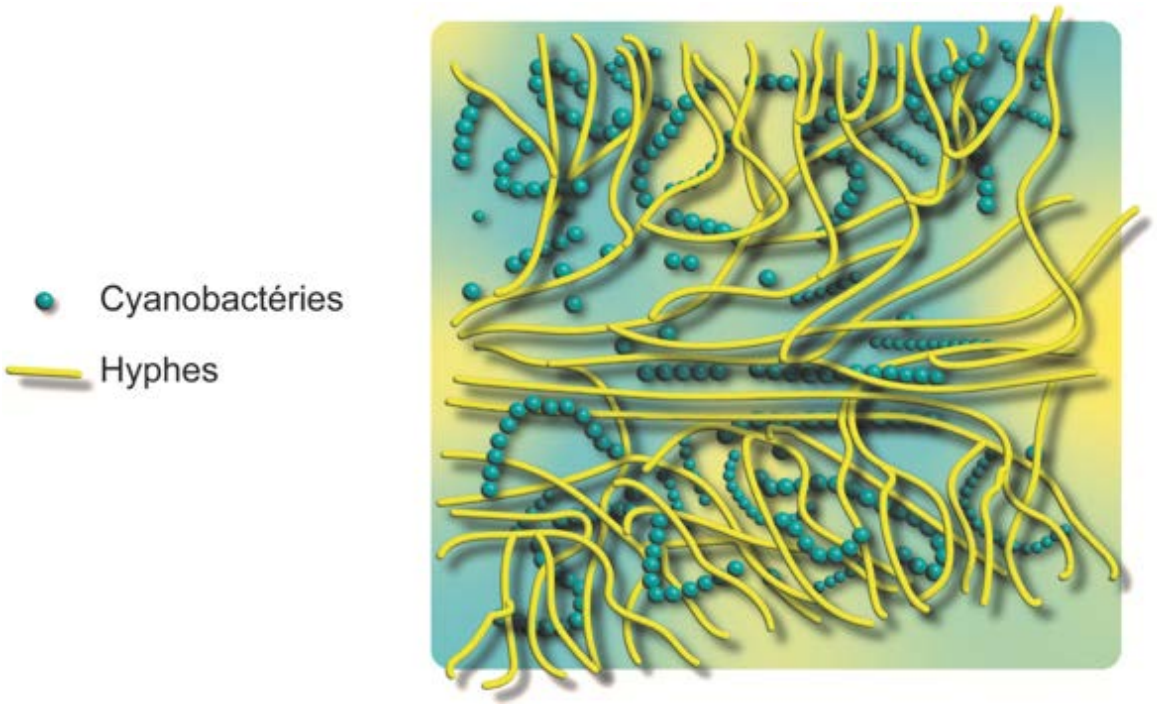


Figure 133 : Représentation en coupe transversale d'une structure homéomère d'un cyanolichen.
Source : figure de X. CZECH, élaborée d'après (186).

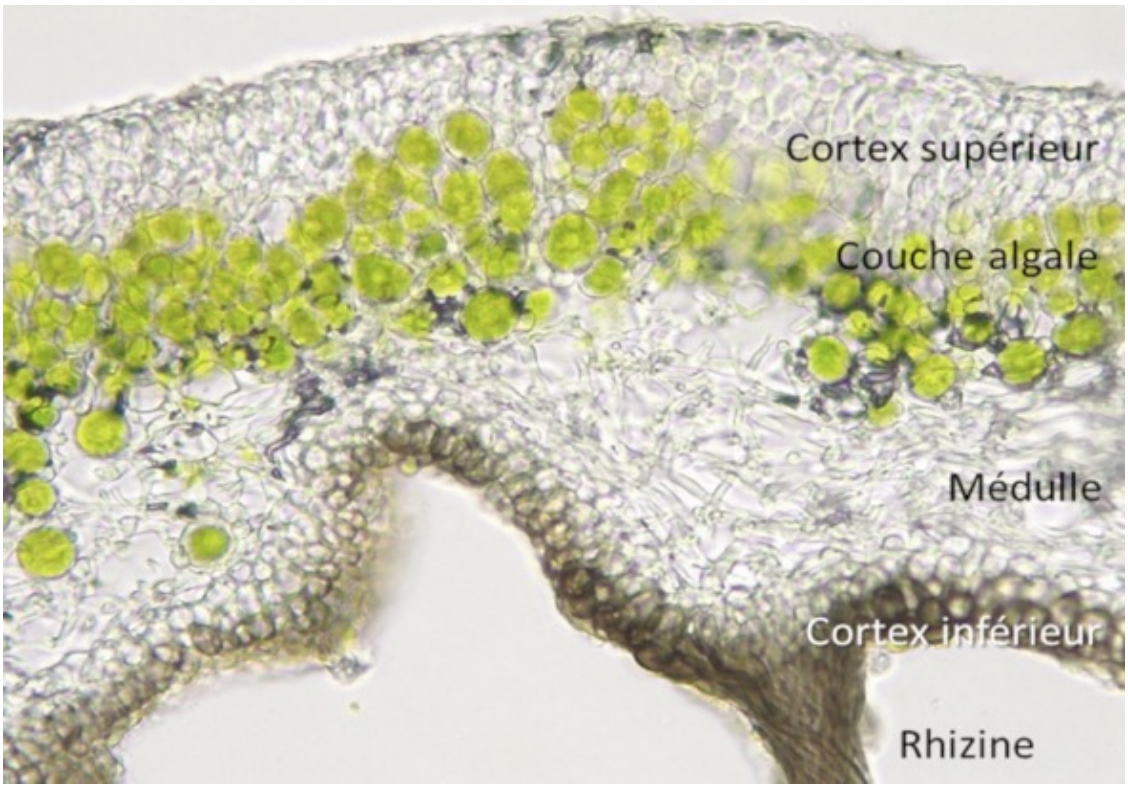


Photo 87 : Photo d'une structure hétéromère d'un lichen.
Source : photographie tirée de (185).

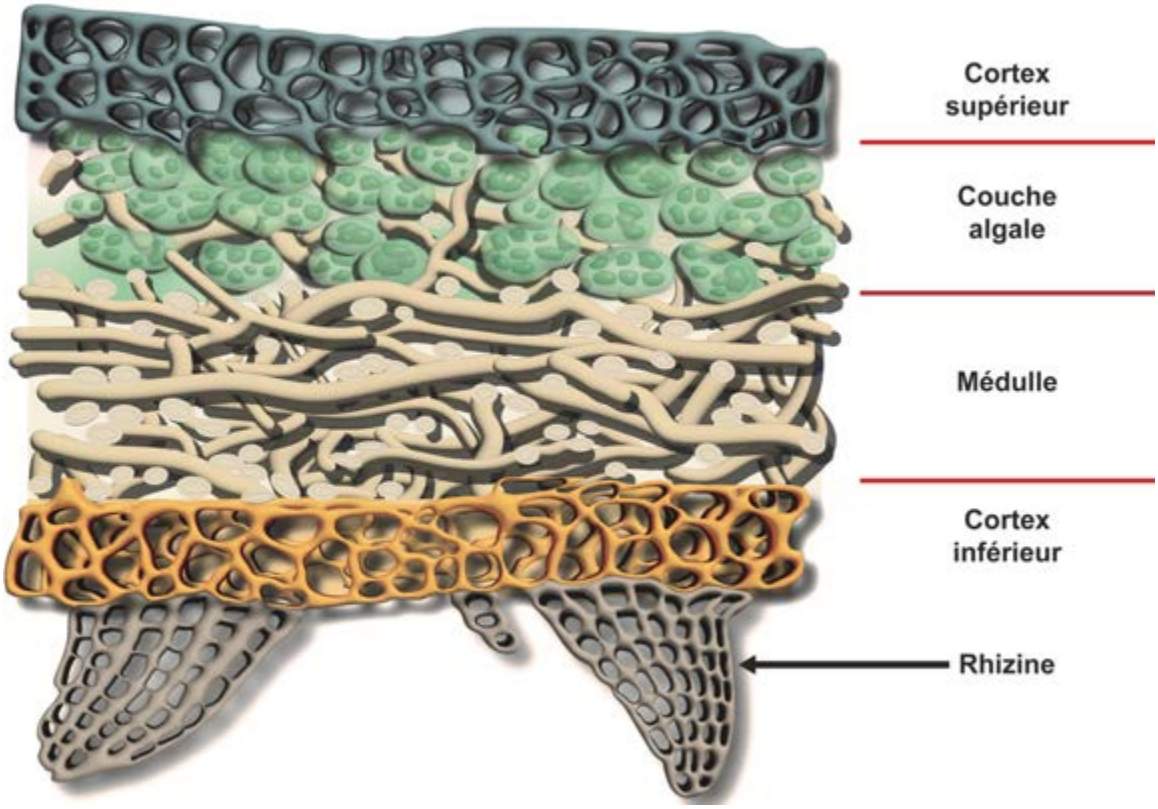


Figure 134 : Représentation en coupe transversale de la structure hétéromère d'un lichen.
Source : figure de X. CZECH, inspirée d'après (186).

- Organes non reproducteurs portés par le lichen

En plus de ces structures, les lichens peuvent porter des organes non reproducteurs sur la face supérieure, comme des poils, des cils, des tomentum*, des spinules*, des fibrilles*, des papilles*, des céphalodies* et sur la face inférieure des rhizines*, des veines*, des cyphelles*, des pseudocyphelles*, des tomentum* (*voir* **Figure 135**) permettant en partie leur détermination (78, 171, 182, 183, 186). Les poils, cils, spinules et tomentum sont de nature fongique. Ils protègent contre les radiations, limitent l'évapotranspiration, retiennent l'eau et l'humidité. Étant dépourvus de photosymbiontes, ils n'ont aucune fonction assimilatrice (186).

- Organes reproducteurs portés par le lichen
  - ✓ Liés à la reproduction du lichen

Les lichens portent des organes pour la reproduction asexuée comme des isidies* (bourgeons cortiqués) ou des soralies* (constituées de sorédies* dites granules non cortiquées) qui sont responsables d'une multiplication par bouturage avec émission de fragments contenant les différents partenaires symbiotiques (*voir* **Figure 135**, **Photo 88**) (78, 171, 181–183, 186).

Ces différents modes de reproduction donnent lieu à de petites unités de dissémination à l'origine de nouveaux thalles. Lors de la reproduction par sorédies, le thalle se déchire au niveau du cortex et laisse apparaitre des soralies de couleurs différentes de celui-ci (*voir* **Photo 89**). Ces soralies émettent des sorédies qui vont se séparer du thalle et se disperser au loin du lichen (*voir* **Photo 88**). Les isidies, petits bourgeons élaborés par le thalle et de couleur identique à celle de la surface de celui-ci (*voir* **Photo 88***,* **Photo 89**), vont facilement se détacher et coloniser le milieu à proximité du lichen (78, 171, 181–183, 186).

  - ✓ Liés à la reproduction du champignon

La reproduction sexuée est caractérisée soit par des ascomes en forme d'apothécie ou de périthèce, soit par des basides engendrant et diffusant uniquement des spores fongiques. C'est l'association du champignon après germination avec une algue présente dans le milieu qui permettra la formation d'un nouveau lichen (78, 171, 181, 183, 186). Cette phase libre est dite aposymbiotique(171). Lors de la reproduction asexuée, propre au champignon, celui-ci aura recours à des conidiomes (ou pycnides) contenant des conidies (ou pycnidiospores) (*voir* **Figure 136**) (182, 186).

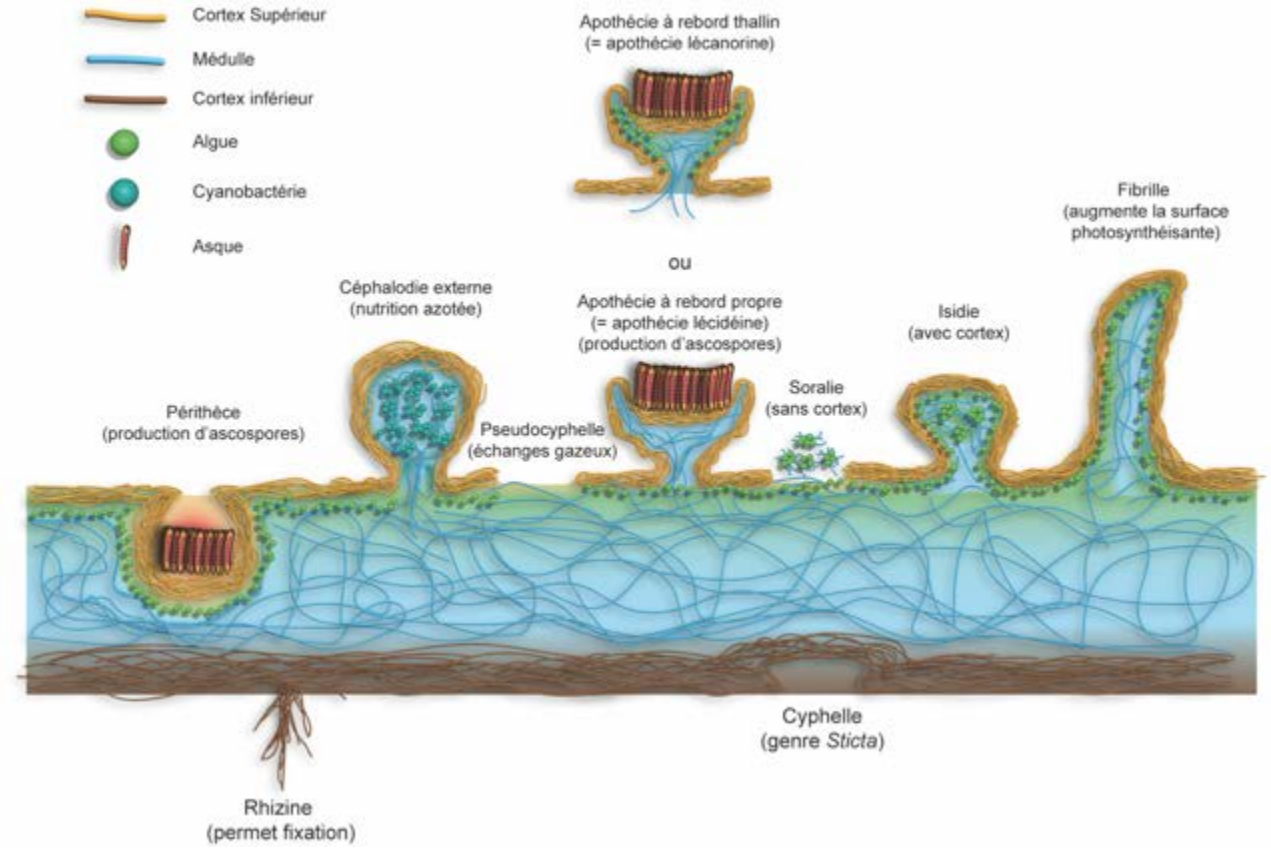


Figure 135 : Illustration de quelques organes non reproductifs et reproductifs sur un lichen.
Source : figure de X. CZECH, figure élaborée à partir de (182, 186, 187).

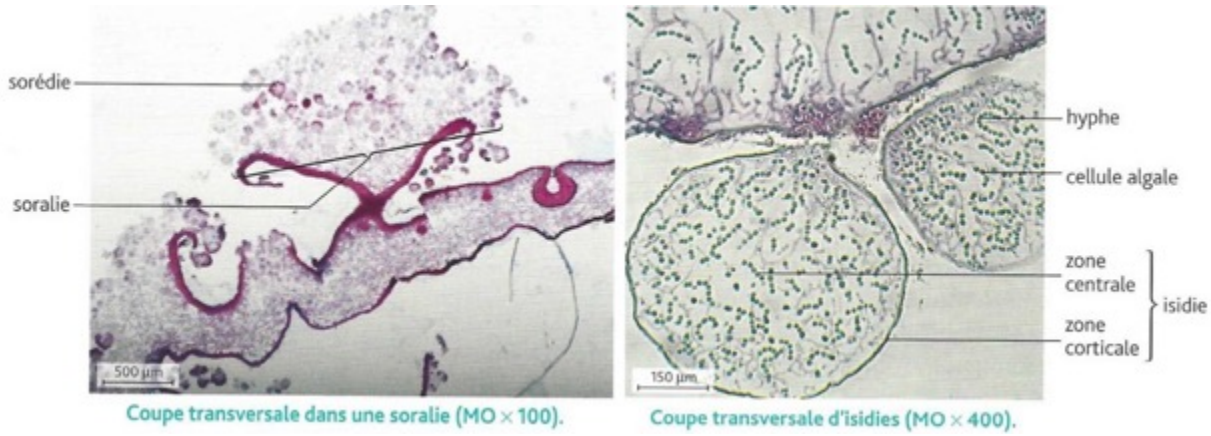


Photo 88 : Photos microscopiques représentant des soralies à gauche et des isidies à droite.
Source : photographies tirées de (85).



Photo 89 : Photos présentant des soralies sur celle de gauche et des isidies sur celles de droite.
Source : photographies tirées de (188).

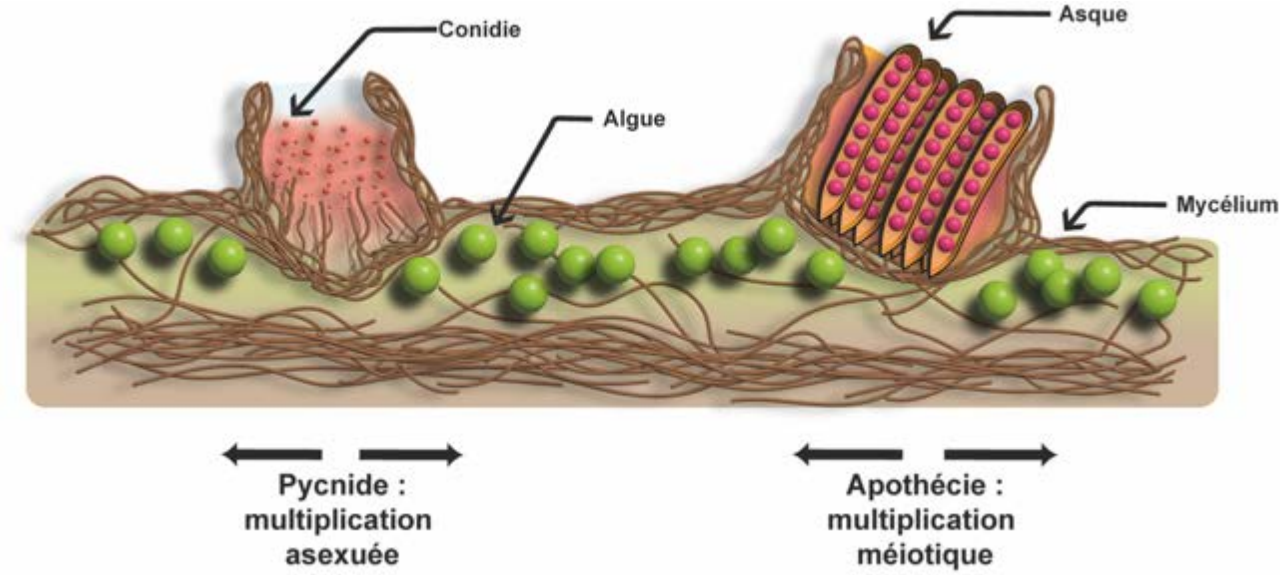


Figure 136 : Représentation schématique des modes de reproduction du partenaire fongique des lichens.
Source : figure de X. CZECH, figure élaborée à partir (171).

- Intérêt de la symbiose lichénique

✓ Pour le photosymbionte

Sous cette forme lichénisée, le champignon fournit un abri aux photosymbiontes dans des environnements hostiles, notamment une résistance à la dessiccation par la synthèse de polysaccharides fongiques et aux écarts thermiques à l'air libre (51, 58, 78, 83, 181–183). De même, il assure l'approvisionnement en eau, sels minéraux et vitamines comme la vitamine C pour lui-même et son partenaire (78, 83, 87, 182, 183).

Pour réaliser les échanges, le contact est très étroit, soit les hyphes s'appliquent à la surface de l'algue et forment un appressorium qui pénètre sa paroi, soit elles font une extension qui traverse la paroi et qui est ensuite engainée par la membrane plasmique de l'algue (haustorium ou suçoir) (171).

✓ Pour le champignon

En échange, le photobionte produit par photosynthèse, le carbone sous forme de nutriments et de sucres utiles au champignon, de la vitamine B, et peut également capter l'azote atmosphérique chez les cyanobactéries (58, 78, 83, 87, 171, 182). La cyanobactérie possède aussi la capacité de stocker en grande quantité l'eau grâce à la présence d'une enveloppe mucilagineuse (78).

✓ Pour la colonisation des milieux

On estime que 8 % de la surface de la Terre est couverte de lichens (171). Ils se retrouvent donc dans tous les types de milieux du pôle Nord au pôle Sud (78). Ceci est possible, d'une part grâce à leur résistance aux basses températures (jusqu'à environ -60°C pour certaines espèces) et aux hautes températures (jusqu'à environ 50° C), mais aussi grâce à leur et leur résistance au fort éclairement et à la dessiccation d'autre part (171, 182).

Au-delà des différentes latitudes possibles, les lichens se développent sur des supports variés, même dans les sols les plus rudimentaires tels que les rochers exposés aux contraintes climatiques. On parle alors de lichens corticoles (qui poussent sur les écorces), saxicoles (qui croissent sur les rochers), humicoles, lignicoles, terricoles ou encore foliicoles (78, 171, 182, 183). Des lichens saxicoles sont spécifiques de roches comme les lichens calcicoles préférant les roches calcaires, contrairement aux lichens calcifuges pourvus d'une prédilection aux roches siliceuses plutôt que celles calcaires. Outre la nature des substrats, les lichens sont sensibles au pH du support, les uns sont acidophiles et les autres basophiles. D'autres encore sont des lichens nitrophiles, se développant préférentiellement dans les lieux fréquentés par l'homme ou les animaux, riches en matières azotées comme les roches occupées par les oiseaux (182).

Cette symbiose permet ainsi aux lichens de proliférer sous différentes formes morphologiques, en voici quelques exemples : en croûtes (lichen crustacé), en minces feuillets (lichen foliacé), en mini structures arbustives (lichen fruticuleux), en petites écailles (lichen squamuleux), de surface farineuse (lichen lépreux), gélatineux, ou thalle composite (thalle primaire qui peut être crustacé, squamuleux ou foliacé, à partir duquel se développe un thalle secondaire de type fruticuleux constitué soit de podétions, soit de pseudo-podétions (182, 189) (*voir* **Photo 90**) (78, 87, 181, 183, 186).

- Les genres concernés dans cette symbiose

Les *Ascomycota* concernent la majorité des lichens (ascolichens) et se comptent par milliers (51, 58, 87, 171, 181, 182). En revanche, seuls quelques *Basidiomycota* sont impliqués dans les lichens (basidiolichens), notamment le genre *Lichenomphalia* (à lames) et le genre *Multiclavula* (clavarioïde) (58, 87, 171, 182).

Les lichens ne détiennent que quelques douzaines d'espèces d'algues (87). Celles-ci sont surtout issues des Chlorophycées (algues vertes) notamment les genres les plus fréquents : *Trebouxia* présent dans 50 à 70 % des lichens et le genre *Trentepohlia* (58, 78, 171, 182, 186). La plupart des Chlorophycées est composée de cellules à noyau avec un chloroplaste et des grains d'amidon, tandis que les *Trentepohlia* ont la particularité de posséder des gouttelettes lipidiques de carotène orange à la place des grains d'amidons, leur conférant ainsi le nom « d'algues orange » (182).

Les cyanobactéries (« algues bleues » ou Cyanophytes), quant à elles, appartiennent bien souvent au genre *Nostoc* ou parfois au genre *Calothrix* (51, 78, 171, 182, 183, 186).



Thalle lépreux de *Chrysothrix candelaris*



Thalle crustacé de *Caloplaca flavescens*



Thalle squamuleux de *Normandina pulchella*



Thalle foliacé de *Parmelia sulcata*



Thalle fruticuleux de *Ramalina farinacea*



Thalle composite de *Cladonia floerkeana*



Thalle gélatineux (sec) de *Collema flaccidum*

Photo 90 : Ensemble de différentes photos illustrant des formes variées de lichens.
Source : photographies tirées de (186).

4.2. Modes de vie des champignons des pelouses

À travers les différents trophismes vus précédemment, il est possible d'extrapoler ces informations aux champignons des prairies et des pelouses. Nous pouvons résumer ces différents trophismes brièvement (190) :

- les espèces parasites (Pb) sont les champignons qui vivent uniquement sur des hôtes vivants et se nourrissent aux dépens des plantes herbacées ;

- les espèces saprotrophes (S) se nourrissent de l'humus à divers stades de décomposition ;

- les espèces saprotrophes fongicoles (Sfu) se nourrissent de champignons en décomposition ;

- les espèces saprotrophes herbicoles (SHe) regroupent les champignons se nourrissant de plantes herbacées en décomposition ;

- les espèces saprotrophes coprophiles (SC) se développent sur des excréments d'animaux ;

- les espèces associées aux bryophytes (Mo) sont des champignons vivant en symbiose avec les mousses ;

- les espèces lichénisées (Li) se développent en partenariat avec un photosymbiome (algue ou cyanobactérie) lui fournissant le carbone sous forme organique (ce sont les lichens) ;

- les espèces mycorhiziennes (M) sont des champignons formant des mycorhizes avec des plantes ou des arbustes.

4.3. Le champignon, un bioindicateur

L'étude du champignon dans l'ensemble de la biocénose, sa répartition géographique et ses adaptations aux différents stimulus de son environnement (chimique, anthropologique, géologique, climatique, etc.) fournissent de nombreuses données sur leurs exigences et leurs tolérances écologiques. Par la présence d'une espèce bien connue, il est donc possible de déduire une quantité d'informations sur la station. En effet, les champignons sont des marqueurs de leurs milieux puisqu'ils sont tributaires de ceux qu'ils occupent (54).

Ils vont, par exemple, fournir des informations sur la composition végétale, le degré de fermeture du couvert, le type d'humus, la nature du substrat, le pH du sol (s'il est acide ou basique), ou encore la teneur en nitrates (on parle d'espèces nitroclines pour celles préférant les milieux riches en nitrates) (63, 191). Leurs capacités bioaccumulatrices de métaux lourds et d'éléments radioactifs peuvent être aussi des indicateurs efficaces de leurs biotopes. Par ailleurs, certaines espèces mycorhiziques sont particulièrement sensibles aux pluies acides et la disparition de leurs basidiomes est corrélée à celles-ci. Enfin, les traitements chimiques et l'apport d'engrais entrainent une déstabilisation des mycorhizes, suivie d'une perte des champignons apportant un effet délétère sur l'écosystème (54).

Les lichens sont aussi d'excellents bioindicateurs notamment sur la pollution atmosphérique. La présence de certaines espèces permet de connaitre le taux de pollution d'une zone considérée. En outre, la dynamique de ses populations permet de déduire la progression ou la régression de cette pollution (54).

À titre d'exemple, nous pouvons citer *Cortinarius bolaris* et *Collybia maculata* qui indiquent un milieu nettement acide, tandis que l'*Hygrocybe calciphila* et l'*Inocybe geophylla* informent d'un milieu neutre ou alcalin. *Lactarius lacunarum* et *Cortinarius violaceus* témoignent d'un milieu humide ou engorgé (63).

4.4. Conservation de l'environnement propice aux champignons

Quel que soit l'environnement, une pâture ou une forêt, le monde fongique peut y être préservé par de judicieuses recommandations, en tenant compte des différentes fonctions bénéfiques des champignons dans l'écosystème et ainsi les intégrer dans la gestion des zones naturelles. Ces gestes permettent de favoriser la diversité fongique et la biodiversité du milieu dans lequel ils se trouvent. Ces conseils n'engendrent pas ou peu de sacrifices économiques et les éventuelles pertes financières se retrouvent justifiées dans le maintien d'un écosystème plus fonctionnel et donc plus rentable (63).

De plus, il est nécessaire de préciser que certaines recommandations trouvent un intérêt dans la gestion des pelouses. En effet, les pelouses naturelles non perturbées mécaniquement et non amendées par des intrants* azotés ou phosphorés sont grandement menacées, notamment par l'apparition de l'agriculture moderne déjà responsable d'une grande partie de leur disparition. Ces pelouses en bon équilibre biologique sont propices au développement d'une fonge très diversifiée, qui constitue une grande richesse pour ce type de biotope. Il est donc d'importance écologique de préserver ce milieu (190).

À travers ce chapitre, plusieurs recommandations seront présentées. Elles pourront s'appliquer, dans certains cas, aux pelouses des coteaux calcaires et être utiles pour les différents services gestionnaires des espaces naturels.

- Maintien de l'équilibre chimique du sol

Il est conseillé de ne pas procéder à des amendements ou de n'utiliser qu'une fumure extrêmement faible par des animaux issus de pâturages extensifs*, de façon à garantir un bon équilibre biologique du sol (190).

Dans ce même registre, il est important de ne pas apporter des polluants au sol, tels que des engrais (87, 192) ou autres fertilisants riches en nitrates, phosphates, sulfates (etc.), au risque de le déséquilibrer (87, 190). Il a été démontré que la quantité d'ions disponibles influence les champignons mycorhiziens. L'absorption se fait par les poils absorbants de la plante, restreints dans une zone étroite proche de la racine (1 à 2 mm), et surtout par le mycélium des mycorhizes. Or, lors d'apport d'engrais phosphaté soluble (superphosphates), la réserve dans le sol et la quantité d'ions disponibles se voient augmentées, influençant le coefficient de diffusion. Ce coefficient est le rapport quantité d'ions fixés/quantité d'ions en solution. De base, ce coefficient est très faible pour le phosphate comparé à l'azote et le potassium, mais avec ces apports d'engrais, il est augmenté. Il en résulte une amélioration de la vitesse de diffusion vers la racine favorisant la nutrition de la plante. Par conséquent, la plante est moins dépendante de la mycorhize entraînant progressivement la disparition du

champignon. Cependant, comme vu précédemment ces champignons apportent d'autres bénéfices à la plante (87). Environ 75 à 95 % des ions phosphore apportés ne sont pas absorbés et se retrouvent piégés dans le sol par des cations, malgré le coefficient de diffusion augmenté. Ce phosphore est rétrogradé, c'est-à-dire qu'il reprend une forme inaccessible par la plante sauf avec la coopération de mycorhizes. Dans ce surplus de phosphate, seule une partie reste toutefois accessible par la plante. Cette voie directe d'absorption par la plante rompt le lien étroit de collaboration de la mycorhize qui pourtant était en mesure de fournir à son hôte, grâce à cette symbiose maintenant coupée, jusqu'à 4 fois plus de phosphore. L'absence de mycorhizes est défavorable à la plante (82, 83).

L'intensification de l'agriculture, et donc des apports en phosphore couplés à la sélection de variétés génétiquement améliorées, a provoqué un appauvrissement de la présence des champignons mycorhizés. Cela a entrainé une tendance vers la baisse de l'efficacité de l'absorption du phosphore, nécessitant alors un approvisionnement toujours plus important exacerbant le problème (83).

Cette situation est à remettre dans son contexte. En effet, dans les zones tropicales des pays pauvres, les sols des agricultures sont dénués de phosphore. Or, même un apport restreint en phosphore pourrait augmenter considérablement leur rendement surtout par la prise en compte de la grande biodiversité fongique encore méconnue dans ces régions du globe. Le coût d'extraction élevé de cette matière première nécessaire à la fabrication des engrais en fait un élément que seuls les pays développés peuvent s'offrir. L'utilisation exagérée qu'ils en font, entraine d'ailleurs une accumulation massive du phosphore dans leurs sols, qui ne pourra plus être extrait et qui est donc perdu. Les réserves mondiales de phosphore se concentrent à 90 % en Chine, au Maroc, aux États-Unis, en Afrique du Sud et en Jordanie et sont de plus épuisables. La raréfaction inévitable de cet élément, combinée à une impérieuse nécessité de son utilisation pour produire la nourriture de l'humanité qui croît sans cesse, met cette ressource au même rang stratégique que le pétrole ou l'uranium et sera sans doute la source de potentiels conflits mondiaux (83).

Des solutions pour l'utilisation du phosphore sont envisageables, comme entreprendre l'analyse biologique des terres, choisir des espèces cultivées en fonction de leurs dépendances mycorhiziennes, sélectionner des variétés de plantes et de champignons optimisées pour la mycorhization, mettre en place les techniques de culture favorisant la microflore mobilisatrice du phosphore, utiliser des amendements organiques qui favorisent la mobilisation du phosphore, sélectionner des souches fongiques dans les inoculums pour leur pouvoir à mobiliser le phosphore rétrogradé dans les sols. L'utilisation d'ossements issus des abattoirs pourrait aussi constituer une source de phosphore. Préserver la diversité de la rhizosphère est également

important car elle permet l'utilisation du phosphore naturellement. De cette manière, l'extrait brut des gisements pourrait être employé. Les phosphates tricalciques et l'apatite sont insolubles dans l'eau et ne libèrent pas spontanément d'orthophosphates, contrairement aux superphosphates traités chimiquement à l'acide sulfurique pour l'obtention d'orthophosphate soluble, ils ne causeraient pas la perte des plantes mycorhizées (83).

L'utilisation de chaux serait à proscrire, car elle perturberait l'acidité du sol (192).

Ces recommandations sont importantes pour les pelouses naturelles possédant un cortège fongique oligotrophe* qui ne se développe que sur des sols pauvres en nutriments et contenant des oligo-éléments principalement métalliques. À plus forte raison que le temps d'installation ou de restauration des mycocénoses* oligotrophes est estimé à 30 ou 40 ans (190) résultant d'une rémanence des nitrates qui peut atteindre 40 ans et la nécessité d'une végétation implantée depuis au moins une durée équivalente (190). On constate également une augmentation spécifique des cortèges oligotrophes avec la durée de la continuité de gestion, en particulier en exportant les débris de tontes ou de coupes (190).

- <u>Garder une hauteur adéquate des végétaux composants les pelouses et limiter l'avancée du boisement sur les pelouses.</u>

Il est important de maintenir la végétation à un niveau bas à l'automne avec un maximum de 15 cm (190). Cet entretien des zones ouvertes est réalisé de préférence par la fauche, le fauchage des refus (végétaux non consommés par le bétail) et le pâturage extensif (190, 192, 193). Ceci évite l'étouffement des pelouses par une végétation trop haute empêchant le champignon de fructifier. De plus, il limite la progression du boisement et de l'embroussaillement des pelouses et en conséquence la perte de la mycocoenose* liée aux pelouses.

Le pâturage permet une réduction sélective de la biomasse herbacée et l'entretien d'espaces de sols nus (194). Il est réalisé de préférence avec des ovins ou des caprins. Il est important de noter son impact néfaste sur l'écosystème lorsqu'il est mené de façon permanente. Pour remédier à cet effet négatif, on instaure un pâturage tournant grâce à l'utilisation d'enclos mobiles ou un pâturage périodique, tout en prenant soin d'éviter les pics de floraisons des sites (194).

Concernant la fauche, sur certains sites, une intervention mécanique peut être nécessaire. Cette fauche doit être tardive et effectuée en cercles concentriques, en partant du centre de la parcelle vers l'extérieur afin de permettre à la faune de s'échapper (7). Afin de lutter également contre l'embroussaillement, il est utile de favoriser la connectivité entre les secteurs de pelouses fragmentées en éliminant la

végétation ligneuse (7). Il s'avérerait judicieux, en cas de fourrés arbustifs trop denses, de couper les rejets ligneux des espèces envahissantes et d'effectuer une coupe et un débroussaillage sélectif des arbustes (1).

Une autre technique peut intervenir. Il s'agit de l'écobuage ou feu hivernal considéré comme ayant une action néfaste. Il doit être considéré comme un outil de gestion extensif des pelouses calcicoles car il est employé depuis des centaines d'années. Cependant, son utilisation répétée peut être à l'origine de baisse drastique de la richesse de la biodiversité et favoriser l'installation de brachypodes. Cette technique ne doit pas être utilisée comme un outil d'entretien mais plutôt dans l'optique d'une restauration de vieilles pelouses abandonnées (194).

- Préserver les sols du tassement

Le tassement du sol est à éviter. En effet, les champignons sont des organismes vivants qui ont besoin d'un milieu riche en oxygène et ne peuvent point survivre dans un environnement anaérobie*, en dehors de rares exceptions. Ce tassement réduit les interstices contenus dans le sol, chassant ainsi l'air emprisonné et affaiblit considérablement sa teneur en oxygène (63).

Pour remplir cet objectif, des cloisonnements d'exploitation pour les engins d'abattage et de débardage* sont préférables. Ils permettent de concentrer leurs passages et d'éviter leur circulation sur l'ensemble du parterre. À défaut de délimitations dans la parcelle, il est recommandé de profiter d'une période sèche ou de gel quand le terrain est porteur pour opérer les différentes actions ou travaux. Ce conseil permet de garder la potentialité du sol et ses aptitudes à la production ligneuse et végétative, ainsi que fongique (63).

- Éviter les travaux trop lourds perturbant les horizons du sol

La majorité du mycélium se trouve à la surface du sol dans les horizons humifères*. Les champignons sont donc sensibles à tout bouleversement du sol comme le dessouchage, le labour en plein, le hersage, ou le retournement de terrain (82, 87, 192) à la suite de passages d'engins. Ces pratiques sont donc réservées aux coupes et aux travaux qui les justifient. Il vaut mieux privilégier les interventions plus douces comme les andains* sommaires, la plantation manuelle en potet* pour la sylviculture ou le travail localisé (63). Le fait d'altérer le sol par ces techniques, détruit les hyphes ou les endommagent de manière à ne plus être en mesure de réaliser des mycorhizes. Les pores, notamment des mycorhizes arbusculaires abondantes en superficie du sol, seront soit détruits, soit déplacés dans des couches profondes ralentissant leur germination et leur croissance. L'altération du sol comme le labour peut contribuer à limiter la présence de plantes qui n'approvisionneraient plus en

carbone les mycorhiziens, venant alors à disparaitre. Les champignons endophytes présents dans les parties aériennes perdant leurs hôtes, peuvent s'activer et infecter les champignons mycorhiziens (82).

- Limiter l'usage des produits phytosanitaires

A fortiori, l'usage de fongicides doit être restreint dans le but d'éviter la dégradation de la population de champignons présente. Par ailleurs, l'incidence de l'usage des phytocides sur les champignons est mal renseignée. Toutefois, nous remarquons que les pelouses non traitées sont bien plus riches en champignons. Ces produits ont certainement des effets induits en ciblant une catégorie de végétaux, mais ils éliminent le cortège fongique associé (63, 83). Il en est de même pour les herbicides (63) qui diminuent le potentiel mycorhizogène du sol (83, 87) et les anti-mousses qui sont alors à proscrire (192). À titre d'exemple l'hexazinone est un herbicide hautement toxique pour les champignons ectomycorhiziens (83).

Ceci explique en partie l'appauvrissement des champignons prairiaux constaté dans les zones d'agricultures intensives. Le recours à des produits phytosanitaires reste encadré dans le domaine forestier mais des méthodes alternatives sont tout de même prépondérantes, autant dans ces milieux que ceux des pelouses (63).

Dans le domaine de l'agriculture, l'emploi de plantes améliorées génétiquement a induit la sélection de génotypes moins ou non mycotrophes* par perte des gènes du mutualisme diminuant leur dépendance aux champignons mycorhiziens et donc la survie de ces derniers. Pareillement, l'utilisation de fongicides introduits dans l'enrobage des semences contribue nettement à la disparition des champignons mycorhiziens et cela bien plus que ceux appliqués par pulvérisation sur la mycorhize déjà installée sur la plante (87).

Cependant, certains fongicides employés en agriculture sont inoffensifs pour les racines et les mycorhizes pour diverses raisons. Quelques-uns agissent à la surface des parties aériennes et se dénaturent au contact du sol, d'autres ont un spectre étroit et ne ciblent que l'agent pathogène. Les plus agressifs pour la flore fongique sont les fongicides à spectre d'activité large dits systémiques. Ils agissent et circulent dans toute la plante, des feuilles à la racine, même si l'application est uniquement faite sur les feuilles (83).

Le bénomyl est un fongicide de contact utilisé dans les pépinières avec un large éventail d'actions sur les Ascomycètes mais ne possède pas d'incidence négative contre les Basidiomycètes ectomycorhiziens. Cependant, en agriculture, il doit être évité car il est doté d'une très haute toxicité sur les Gloméromycètes très présents sous forme de mycorhizes arbusculaires (83).

Le triadimefon est un fongicide systémique, très sélectif car sa toxicité n'impacte que les Basidiomycètes et non les Ascomycètes, ni les Gloméromycètes. Il était employé pour lutter contre les rouilles et l'oïdium. Lors de l'utilisation en pépinière sur des pins aux États-unis, il a démontré une grande efficacité contre ces pathologies. Cependant, les plants jaunissaient ou présentaient des retards de croissance même lorsqu'ils étaient inoculés avec le *Pisolithus tinctorius*, pourtant efficace dans les plants non traités. Le fongicide avait en réalité migré dans les racines et inhibait la formation des ectomycorhizes avec l'inoculum et à la fois avec le champignon dominant dans ces pépinières : *Thelephora terrestris*.

- Conserver en l'état les biotopes de hautes valeurs environnementales et patrimoniales

Les tourbières, les landes humides, les saulaies marécageuses, les boulaies tourbeuses et autres, sont des milieux d'intérêts écologiques majeurs ayant une faible potentialité de productions forestières. Cependant, la faune et la flore qui leur sont propres se démarquent souvent par leur originalité, tout comme les champignons qui s'y développent d'où l'importance de sauvegarder ces milieux. Par exemple, les *Nectria peziza* ou les *Ascocoryne sarcoides,* qui poussent sur les purges de bois, possèdent une valeur patrimoniale (63).

- Conserver des arbres porteurs de champignons lignivores

Les arbres ou arbustes détenteurs de ce type de champignons sont déjà généralement dépréciés car jugés défavorables. De surcroît, la fructification de ces lignivores survient bien longtemps après leur installation dans les bois où ils ont occasionné des dégâts irréversibles. Par conséquent, les individus porteurs perdent une partie de leur valeur économique. Néanmoins, les supprimer dans leur totalité est contre-productif au regard de leur valeur écologique. Il est donc intéressant de laisser quelques arbres infestés ou blessés de faible valeur économique comme supports potentiels dans le but de sauvegarder ces lignivores. Cette action permet de garder un pool d'individus qui pourra par la suite se reproduire et fructifier. C'est le cas de *Phellinus robustus* qui s'installe sur les chênes (63).

- Garantir et améliorer la diversité des essences de bois

Ce conseil s'oriente davantage vers le milieu forestier, bien qu'en prairie, certains arbustes ou arbres isolés seraient susceptibles d'être présents. La diversification des essences et des classes d'âge permet une fonctionnalité du milieu et induit la coexistence d'une diversité du cortège fongique améliorée. Elle permet également aux prestataires d'avoir une variété des ressources exploitables (63).

- Préserver quelques vieux arbres moribonds* ou morts sur pied

Dans les mesures sylvo-environnementales, il est maintenant préconisé de garder des zones dites « îlots de vieillissement ou de senescence* », qui sont des zones contenant des arbres morts ou en devenir. Les secteurs dévolus ont pour fonction de conserver des gros individus au-delà de leur terme d'exploitation qui, en vieillissant, serviront de supports aux espèces de champignons qui leur sont inféodés. Ces zones peuvent faire l'objet de compensations financières localement en cas de manque à gagner (63).

Dans le cas d'impossibilité à mettre en place ce type d'îlots, il est recommandé de ne pas exploiter systématiquement les végétaux en décrépitude ou morts sur pied. En dépit des valeurs commerciales perdues, ils gardent tout de même une valeur écologique, aussi bien pour les champignons saprotrophes comme par exemple le *Ganoderma applanatum* sur le hêtre mort, que pour des espèces d'insectes (63).

Les individus conservés seront signalés de manière claire à l'aide d'une marque sous forme d'un triangle de peinture pointant vers le bas afin d'éviter toute destruction par inadvertance. De plus, ils seront à distance des zones de fréquentation pour des raisons sécuritaires (63).

- Conserver des chandelles se dégradant seules

Pour des soucis de sécurité ou d'esthétisme, les chandelles, c'est-à-dire les troncs debouts dont la tête de l'arbre a disparu à la suite d'un coup de vent, d'un feu ou de bris d'abattage, sont bien souvent retirées. Or, ces chandelles constituent un réservoir spécifique d'espèces. En effet, un bois mort généralement laissé en état de pourrissement et abandonné au sol ne constitue plus un habitat pour certains champignons saprotrophes, qui exigent un support érigé dans le but de libérer leurs spores convenablement et d'accomplir totalement leurs cycles biologiques. Les espèces ayant besoin de ce type de support se rarifient, alors qu'elles possèdent une place dans le processus de dégradation de la matière ligneuse. C'est pourquoi, maintenir ces chandelles sur pied est un choix pertinent dans le maintien du cortège fongique. On nommera par exemple le genre *Stereum* associé à la dégradation des chandelles de pin (63).

- Abandonner des purges de bois

Le bois des premières éclaircies, des dépressages, les petits calibres, qui sont non utilisés dans les circuits commerciaux retournent au sol afin de conserver le niveau de fertilité. Néanmoins, les purges de bois possédant une bonne dimension conduisent à une utilisation dans le bois de chauffage. Or, ces tronçons de bon diamètre constituent un biotope spécifique à de nombreuses espèces de champignons

lignivores intéressés uniquement par ce type de support. Il est donc recommandé d'en laisser quelques-uns dans l'écosystème, ce qui n'impactera pas la recette globale d'une coupe mais permettra de maintenir cette population fongique particulière (63).

- Prendre en compte l'incidence d'une transformation de peuplement

Dans un contexte de sylviculture, la transformation d'un peuplement peu productif peut entrainer la disparition du cortège fongique qui lui est associé. Il y a donc lieu de s'assurer que l'écosystème ne sera pas perturbé avant de prendre cette décision (63).

- Privilégier les sylvicultures favorables aux champignons

Les champignons ne poussent pas sur commande. Ils poussent uniquement dans leurs milieux de prédilection en s'associant éventuellement avec des hôtes et aux conditions propices à leurs fructifications. Il est intéressant de noter que certaines pratiques sylvicoles simples permettent de créer quelques-unes de ses conditions propices (63). Ces pratiques peuvent s'appliquer aux arbres en bordure de pelouse ou aux arbustes s'y trouvant.

✓ Les taillis

Dans un premier temps, concernant les taillis*, il est souhaitable de les recéper* avant leur déclin, en procédant de préférence par tranche pour un moindre bouleversement de l'environnement. En complément, leur balivage* est bénéfique car l'eau et le rayonnement solaire parviennent moins violemment au sol par rapport à une coupe à blanc. Il est préconisé d'éviter les coupes à courte rotation qui favorisent l'exportation de la matière organique et d'opter pour la conservation de tout ou d'une partie des rémanents* sur le terrain afin d'y apporter des conditions favorables (63).

✓ Les futaies

Au sujet des futaies, il est tout aussi judicieux de mélanger les essences. Cette démarche optimise la diversité des champignons en utilisant, par exemple, un mixte de feuillus et de conifères qui favorise la multiplication des différentes espèces (63).

La charge en bois ne doit pas non plus être excessive. En effet, les éclaircies raisonnées sont propices à la fructification des espèces de champignons. De plus, la création de petites trouées* favorise l'apparition de champignons thermophiles. Lors de la coupe, il est d'intérêt de limiter la surface des coupes rases* et de ne pas endommager le sol afin de garantir un environnement propice à la pousse.

Il est important de proscrire le brûlage des rémanents car cette pratique endommage les arbres à écorce fine et détruit tout aussi bien les racines en surface, que le mycélium. Il ne profite qu'aux rares espèces appréciant les zones carbonisées.

À propos des futaies artificielles de conifères, il est intéressant de maintenir des feuillus dans le sous-étage afin de conserver certaines espèces de champignons (63).

4.5. Conclusion

À travers cet ensemble, il a été abordé les modes de nutrition du champignon, leurs impacts et les avantages qu'ils apportent à la multitude d'organismes vivants de leurs milieux, ainsi que leurs modes de vie rencontrés dans nos pelouses. De plus, nous avons vu les conséquences que peuvent entrainer certaines activités anthropiques et comment nous pouvons faire pour mieux les gérer. Cette partie a permis de ne présenter qu'un échantillon de ce que le champignon peut apporter comme outils écologiques à nos activités dans le domaine de la dépollution, des bioindicateurs ou de la culture avec inoculum.

Tout ceci, dans le but d'approcher et de comprendre, dans cette complexité fongique, les rôles et la place des champignons dans le système écologique ou encore les étroites relations entretenues avec ce système, qui modèlent constamment notre environnement. Ceci permet également de dépeindre l'utilité de l'écologie pour l'identification d'une espèce et de donner des clefs utiles à la compréhension des descriptions de cet inventaire. Ce chapitre souligne l'intérêt d'un inventaire mycologique qui fournit indirectement des données sur le fonctionnement ou l'état du milieu naturel. Il témoigne de l'importance de la prise en compte de ces acteurs primordiaux dans les plans de gestion des environnements pouvant impacter leur développement dû aux nombreuses relations avec le monde botanique et animal et ainsi contribuer à la sauvegarde de ce patrimoine écologique.

5. Les syndromes d'intoxication

Rappelons les différents syndromes d'intoxication possibles pouvant survenir après la consommation de champignons d'espèces distinctes et leur prise en charge d'un point de vue médical. En effet, bien que cette thèse soit avant tout un inventaire, elle s'inscrit dans un contexte pharmaceutique en lien direct avec le rôle du pharmacien qui, au cours de son activité quotidienne en officine, peut être confronté à des cas d'intoxication notamment en période automnale durant laquelle le nombre de cas augmente. Face à eux, les connaissances liées à l'identification des syndromes d'intoxications sont primordiales.

- Conduite à tenir

En cas d'intoxication par des champignons, le délai entre l'apparition des symptômes et la mise en place du traitement doit être le plus court possible. Il est essentiel de contacter sans tarder un médecin, ou la permanence d'un centre antipoison et de toxicologie, laquelle est assurée 24 heures sur 24 et 7 jours sur 7, et qui éventuellement orienteront le patient vers un centre d'urgence hospitalier adapté. En attendant, d'être secouru, il est conseillé de boire abondamment de l'eau afin d'éviter tout risque de déshydratation (69).

En cas de pronostic vital en déclin se traduisant par une perte de connaissance ou une détresse respiratoire, il est indispensable de faire appel au 15 ou au 112 (69).

- Différenciation du mycétisme et de la mycotoxicose

Dans le cas d'une intoxication par consommation de champignons « supérieurs », il s'agit là de mycétisme. À l'inverse, les mycotoxicoses sont des intoxications dues à l'ingestion de denrées alimentaires contaminées par des toxines appelées mycotoxines émises par des micromycètes (54, 67). Les mycotoxines les plus connues sont les aflatoxines, les ochratoxines, les fumonisines et les trichothécènes. Ces mycotoxines peuvent être produites lors d'un entreposage des grains de récoltes dans des conditions d'humidité et de température élevées avec une faible ventilation. La consommation de ces toxines peut alors provoquer des allergies, des problèmes cardiaques, un affaiblissement du système immunitaire voire des cancers (67).

- Classification des intoxications par mycétisme

Dans le cadre du mycétisme, un même champignon peut contenir une ou plusieurs toxines, dont leurs effets combinés sur l'organisme, provoquent un ensemble de symptômes nommé : syndrome. Ces syndromes permettent donc de préciser le diagnostic et le pronostic. Le temps d'incubation, période de latence entre la première

ingestion et l'apparition des symptômes, est l'élément utile pour la classification des syndromes (54, 67, 195–197).

Deux groupes se différencient :

- les syndromes d'apparition précoce, ils apparaissent avant les six premières heures, et dans ce cas majoritairement, le pronostic vital n'est pas engagé (54, 67, 195, 197) ;

- les syndromes d'apparition tardive qui se présentent au-delà des six heures. Dans cette situation, les conséquences risquent de s'aggraver jusqu'à parfois engager le pronostic vital (54, 67, 195, 197).

Cette dichotomie facilite la prise en charge des intoxications. Toutefois, lorsqu'un patient a ingurgité différentes espèces de champignons, ce qui n'est pas rare, et donc possiblement plusieurs toxines, il en résulte un chevauchement des syndromes. Dans ces conditions, l'apparition d'un syndrome précoce peut cacher celle d'un syndrome tardif (54, 67, 195, 197).

5.1. Précaution pour une consommation en toute sécurité

Pour minimiser le risque d'intoxication, il est préférable de suivre dans un premier temps les conseils évoqués précédemment dans la partie « **La récolte : quelques consignes à respecter** » de la « méthodologie inventaire mycologique ».

À ceux-là, s'ajoute les conseils propres à la consommation. On peut conseiller, au moindre doute sur l'état ou l'identification d'un des champignons récoltés, de n'en manger aucun. Il est recommandé de ramasser uniquement les champignons dont on a une parfaite connaissance pour une consommation personnelle (198).

Il faut également se méfier des convergences morphologiques et prendre conscience de la plasticité fongique et de leurs diversités qui, par ressemblance, augmentent le risque de confusion (198).

Les champignons destinés à la consommation devront être conservés au réfrigérateur à une température ne dépassant pas les 4 °C maximum, sans contact avec d'autres aliments et devront être consommés dans les deux jours après leur cueillette (198).

Il est important de ne manger les champignons qu'en quantité raisonnable, après une cuisson suffisante, et de ne jamais les consommer crus (198).

De plus, il est proscrit d'ingérer des champignons identifiés au moyen d'une application de reconnaissance sur smartphone en raison du trop grand nombre d'erreur, ou encore de se nourrir avec des champignons commercialisés par des non professionnels (198).

Par mesure de sécurité, il est préférable de conserver une partie des champignons consommés, ou à défaut, de photographier ceux-ci. En effet, chaque année, de nombreuses intoxications se manifestent par ingestion de champignons que les victimes déclarent consommer depuis longtemps. Le fait de pouvoir présenter un échantillon à un mycologue permet de l'identifier dans la plupart des cas et d'orienter le patient vers le traitement approprié avec l'aide d'un médecin (69, 198).

Dans l'éventualité où des symptômes apparaissent, il est fort utile de noter les heures du ou des derniers repas ainsi que l'heure d'apparition des premiers signes pour déterminer leur délai de survenue. Il est aussi judicieux de mentionner le nombre d'espèces consommées, en précisant leur mode de préparation (cuit ou cru), ainsi que l'absorption ou non d'alcool (54, 196) car, lors d'une intervention pour intoxication, différentes questions seront abordées dans le but d'une anamnèse pour parfaire le diagnostic (*voir* **Annexe 2**) (67).

Le questionnement porte, par exemple, sur :

- Le nombre de personnes présentes au repas donc potentiellement affectées ?
- Comment le champignon a-t-il été conservé ou transporté ?
- Quand l'ingestion a-t-elle eu lieu ? (67).

5.2. Les syndromes d'incubation courte, moins de 6 heures

5.2.1. Le syndrome gastro-intestinal ou résinoïdien

- Toxines

Les champignons sont riches en chitine, un dérivé azoté très difficile à digérer, susceptible de déclencher le syndrome résinoïdien (54). Celui-ci peut être également occasionné par des sucres particuliers comme le tréhalose et le mannitol (54). Le tréhalose ne peut être dégradé que par la tréhalase, enzyme qui parfois fait défaut par carence génétique chez certaines personnes (54, 195, 197). Dans ce cas, il y a une accumulation de tréhalose qui aboutit à une fermentation responsable de diarrhées. Le mannitol quant à lui, induit une pression osmotique élevée responsable de troubles intestinaux. Les champignons sont de surcroît à l'origine de métabolites qui peuvent provoquer certaines réactions allergiques ou intolérances (54).

Chez quelques personnes, des réactions d'intolérance plus ou moins violentes peuvent apparaitre bien que les champignons ingérés soient parfaitement comestibles. Il est donc conseillé de ne jamais en abuser au cours d'un même repas (54, 67, 195, 197).

De même, la consommation d'un sujet âgé (véreux, gelé), mal conservé (sac plastique, boites étanches) ou contaminé par un micro-organisme, est susceptible de déclencher ce syndrome (54, 67, 195, 197).

En outre, des molécules souvent présentes dans la pellicule, responsables de sa propriété visqueuse, possèdent des actions laxatives. Celles-ci sont éventuellement capables d'engendrer ce genre de désagréments chez le consommateur (54).

Enfin, d'autres espèces contiennent des toxines propres qui induisent des réactions gastro-intestinales. Ces toxines sont : la bolésatine (résistante à la cuisson et à la digestion inhibant la synthèse protéique dans les cellules rénales et hépatiques), l'illudine, le fasciculol, le crustulinol, la vinylglycine (*voir* **Figure 137**), les triterpènes, les sesquiterpènes pour ne citer qu'elles (54, 67, 195, 197, 199).

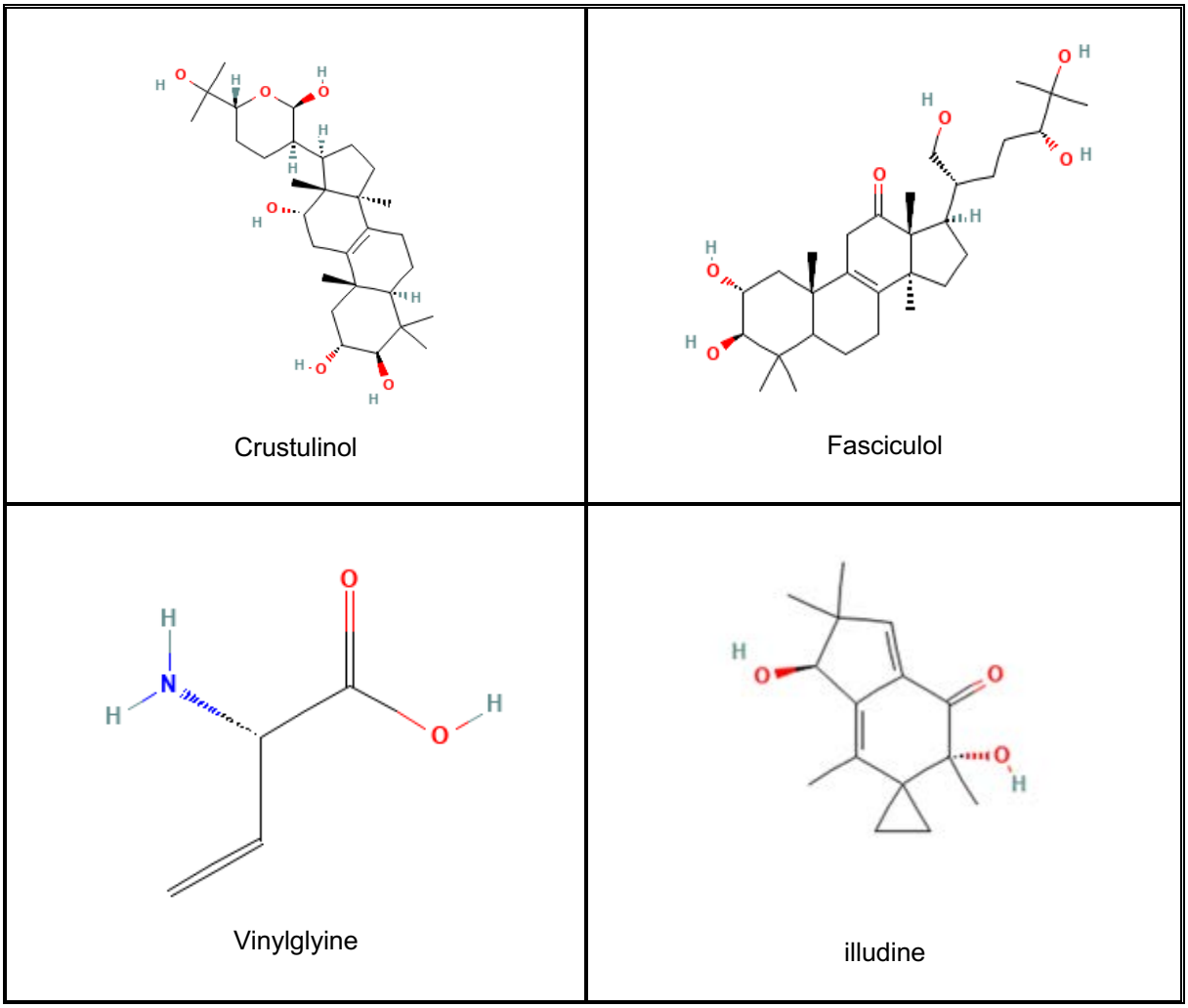


Figure 137 : Représentation de quelques molécules.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information ».

- Symptômes

L'incubation avant le délai d'apparition des symptômes est de 15 min jusqu'à 2 heures après l'absorption des champignons (54, 67).

Ce syndrome se caractérise par des nausées, des vomissements, des diarrhées, des douleurs abdominales. L'arrêt des symptômes survient au bout de 1 à 2 jours (54, 67, 197). Le pronostic vital n'est pas engagé, mais chez des individus en état de faiblesse cardiaque ou chez les enfants, cette intoxication peut entraîner des conséquences plus importantes comme une déshydratation (54, 67).

- Prise en charge

Le traitement consiste en une réhydratation parfois combinée à un rééquilibrage hydroélectrolytique par voie parentérale (soluté massif) si nécessaire, renforcé par des antiémétiques et des antispasmodiques en cas de besoin (54, 195, 197).

- Espèces responsables

Plus de trois cents espèces entrent en jeu. En voici quelques-unes capables de générer ce syndrome (*voir* **Tableau 30**).

Liste exhaustive des espèces responsables d'intoxications bénignes	
Certains hébélomes :	*Hebeloma sinapizans*
	Hebeloma crustuliniforme
Certains tricholomes :	*Tricholoma josserandii*
Certaines lactaires :	*Lactarius pubescens*
	Lactarius torminosus
	Lactarius piperatus
Certaines russules :	*Russula emetica*
	Russula fageticola
	Russula nobilis
Certains agarics :	*Agaricus xanthoderma*
	Agaricus romagnesii
Certaines ramaires :	*Ramaria formosa*
Certains hygrocybes :	*Hygrocybe conica*
Certains sclerodermes :	*Scleroderma citrinum*
Certains hypholomes :	*Hypholoma fasciculare* (fasciculols)

Tableau 30 : Quelques espèces responsables du syndrome résinoïdien.
Source : tableau élaboré d'après (54, 195, 197, 200).

5.2.2. Le syndrome résinoïdien sévère

Il s'agit d'un syndrome gastro-intestinal sous une variante plus violente. Il est d'apparition rapide allant de quelques minutes à quelques heures, avec des douleurs violentes, des nausées, des vomissements, des diarrhées (54, 67).

Parfois, le temps d'incubation est plus long prenant jusqu'à 8 heures et présentant un tableau clinique nécessitant une hospitalisation (195). On leur attribue également le nom de syndrome « pseudo-phalloïdien » (54). Cette incubation plus longue peut cacher une potentielle poly-intoxication. En effet, si une incubation associée à une espèce causant un syndrome résinoïdien sévère apparait, les symptômes de l'incubation longue vont se chevaucher à ceux du syndrome résinoïdien donnant lieu, parfois, à un diagnostic erroné (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Dans ce cas, un dosage des transaminases permet d'écarter toute suspicion d'une poly-intoxication ou de syndrome phalloïdien (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Les espèces responsables peuvent être (*voir* **ci-dessous**) :

Responsables d'intoxications plus sévères	
Certains entolomes (avec la toxine vinylglycine)	*Entoloma lividum*
	Entoloma rhodopolium
Certains bolets (avec la toxine bolésatine)	*Boletus satanas*
	Boletus lupinus
	Boletus calopus
Certains tricholomes	*Tricholoma pardinum*
Certaines omphales (avec la toxine illudine)	*Omphalotus olearius*
	Omphalotus illudens

Tableau 31 : Liste de quelques espèces provoquant le syndrome résinoïdien sévère.
Source : tableau élaboré d'après (54, 78, 195, 197, 199).

5.2.3. Le syndrome hémolytique

- Toxines

Le syndrome hémolytique concerne les espèces contenant des protéines hémolysines thermolabiles, consommées crues ou insuffisamment cuites (54, 67, 197).

- Symptômes

Les symptômes se déclenchent après un temps de latence court (moins de 6 heures). Cela commence par des nausées, des vomissements et des diarrhées. L'effet sous-jacent est une destruction des globules rouges pouvant aller jusqu'à la crise hémolytique aiguë qui entraîne une anémie hémolytique lors d'une intoxication massive (54, 197).

Celle-ci se manifeste par des céphalées, des douleurs lombaires et abdominales, une température supérieure à 40 °C, de la dyspnée, une fatigue intense, une prostration, une hypotension avec de la tachycardie voire un collapsus. À cela s'ajoute une oligurie-anurie* (diminution de la quantité d'urine pouvant aller jusqu'à l'absence d'urine), une hémoglobinurie avec risque de néphropathie (insuffisance rénale aiguë ou chronique), et un ictère hémolytique associé à des urines de coloration foncée par la présence d'urobiline (54, 67, 197).

Il a été démontré en laboratoire que l'hémolysine pouvait également s'attaquer aux leucocytes, ainsi qu'aux cellules hépatiques et rénales (67).

- Prise en charge

Elle consiste en une surveillance du bilan d'hémolyse et d'un traitement par remplissage vasculaire et d'une épuration rénale. En cas d'hémolyse sévère, une exsanguino-transfusion doit être mise en place (197).

Il est conseillé de cuire un champignon au moins 10 minutes à une température supérieure à 70 °C pour une inactivation des toxines (67, 197).

- Exemples d'espèces responsables

Ce syndrome est causé par certains champignons comestibles, lorsqu'on les mange crus ou mal cuits (*voir tableau* **ci-dessous**).

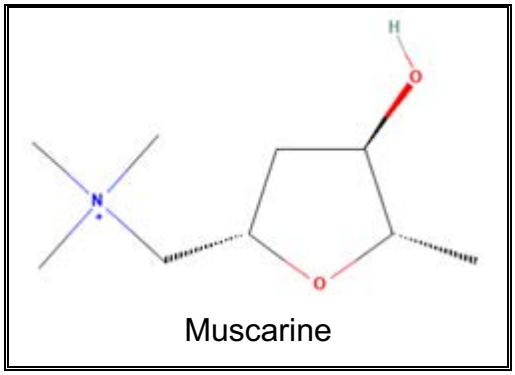
Certaines amanites :	*Amanita vaginata*
	Amanita fulva
	Amanita rubescens
Les morilles :	*Morchella sp*
Les helvelles :	*Helvella sp*
Certains bolets :	*Boletus erythropus*
Certaines volvaires :	*Volvaria gloiocephala*

Tableau 32 : Quelques exemples d'espèces induisant le syndrome hémolytique.
Source : d'après (54, 67, 197).

5.2.4. Le syndrome muscarinien, muscarinique, sudorien ou cholinergique

- Toxine responsable

La muscarine (**ci-dessous**) est la toxine responsable de syndrome. Elle est également nommée (2*S*,4*R*,5*S*)-(4-hydroxy-5-méthyltétrahydrofuran-2-ylméthyl)-triméthyl-ammonium (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Il existe différents stéréoisomères, mais seule la L (+)-muscarine est active (54).



Muscarine

Figure 138 : Représentation de la molécule de muscarine.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information ».

L'azote chargé positivement permet une action périphérique, car il ne passe pas la barrière hémato-encéphalique (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). La muscarine, agoniste des récepteurs de l'acétylcholine appelés récepteurs muscariniques (197), a donc une action sur le système parasympathique et n'est pas dégradée par la cholinestérase (54, 197).

Cette intoxication induit donc un effet parasympathomimétique puissant et durable avec une stimulation des fibres musculaires lisses, des glandes exocrines et un effet bradycardisant (54).

- Symptômes

Les symptômes apparaissent 15 minutes à 2 heures après l'ingestion des champignons. Surviennent alors, des troubles digestifs tels que des diarrhées, des spasmes digestifs, parfois des nausées ou des vomissements (67, 195, 197).

D'autres symptômes parasympathomimétiques viennent s'ajouter, parmi lesquels on peut citer : une hypersécrétion généralisée par des sueurs profuses, une hypersalivation, une hypersécrétion bronchique, une rhinorrhée et des larmoiements. Des troubles cardio-vasculaires comme une bradycardie et une hypotension artérielle (avec risque de collapsus dans les cas les plus graves) ainsi qu'un myosis accompagné d'une vision trouble, et des bronchospasmes sont présents (67, 70, 195, 197).

Les cas les plus sévères aboutissent à l'obstruction des voies respiratoires par les sécrétions, des bronchospasmes et des œdèmes pulmonaires combinés à une insuffisance cardiaque voire un coma (67).

L'ensemble des symptômes disparait généralement en quelques heures (2 à 8 heures) (195, 197). Seuls les sujets ayant des antécédents cardiaques ou une prédisposition à la déshydratation, montrent un risque de succomber à cette intoxication, particulièrement si la quantité de toxine ingérée est supérieure à 40 mg (54, 67).

- Prise en charge

L'antidote spécifique à l'intoxication est le sulfate d'atropine (54, 67, 195, 197). La posologie varie selon la gravité de l'empoisonnement. Une injection de 2 mg en intraveineux lent est réalisée, puis de 0,5 mg à 1 mg en intraveineuse toutes les 15 minutes à 30 minutes jusqu'à disparition des symptômes muscariniques ou l'apparition de signes d'atropinisation (tachycardie, mydriase), avec un suivi médical en réanimation (195, 197). Chez l'enfant, le traitement se fait au sulfate d'atropine à 0,05 mg/kg en intraveineuse (197).

L'instabilité hémodynamique lors d'une intoxication sévère, demande parfois d'hospitaliser le patient au service des soins intensifs afin d'installer une surveillance des paramètres hémodynamiques, électrolytiques et de réaliser un bilan rénal (195, 197). Une réhydratation et un rééquilibre en électrolytes seront indispensables (195). En cas d'hypotension, un remplissage vasculaire peut avoir lieu (197).

- Exemple d'espèces responsables

Les espèces le plus souvent en cause sont les clitocybes blancs et les inocybes (*voir* **ci-dessous**).

Certains clitocybes :	*Clitocybe phyllophila*
	Clitocybe candicans
	Clitocybe dealbata
Certains inocybes :	*Inocybe patouillardii*
	Inocybe rimosa
	Inocybe geophyll var. lilacina
Certaines mycènes :	*Mycena pura*
	Mycena rosea
Certains bolets :	*Boletus calopus*

Tableau 33 : Liste non exhaustive d'espèces provoquant le syndrome muscarinique.
Source : tableau élaboré d'après (54, 67, 70, 197).

5.2.5. Le syndrome panthérinien, muscarien, anticholinergique, myco-atropinien ou folie panthérinienne

Cette intoxication plutôt rare tend à revenir, et son émergence engendre un problème de santé publique dont la cause réside en une utilisation à but récréatif.

- Toxines responsables

La muscarine est présente en petite quantité, par conséquent, son activité est très réduite (195).

Les toxines responsables sont la pilzatropine qui donne des signes atropiniques par des actions anticholinergiques et les composés issus de l'isoxazole (201). La structure de l'isoxazole est la base de nombreux alcaloïdes tels que l'acide iboténique et la muscimol par décarboxylation de l'acide iboténique (*voir* **Figure 139**) (54, 67), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

L'acide iboténique, agoniste non-sélectif du neurotransmetteur de l'acide glutamate, agit sur les récepteurs NMDA (acide N-méthyl-D-aspartique) et crée une agitation (67, 197).

Le muscimol quant à lui, est un agoniste sélectif du GABA qui agit sur les récepteurs GABAa et induit une aphasie. Ces deux agonistes développent des effets centraux

(67, 197), et par action combinée produisent un mélange d'excitation et de dépression du système nerveux central (67).

Le muscazone est un alcaloïde isoxazolique. Il possède des propriétés sédatives et hypnotiques et dérive de l'acide iboténique (54, 202).

La concentration en acide iboténique et en muscimol varie selon les spécimens, le milieu, la saison, et peut être dix fois plus élevée en période estivale qu'automnale. L'acide iboténique est un composé instable qui, sous l'effet de la chaleur ou du séchage, peut être transformé partiellement en muscimol. Ainsi, les spécimens séchés ou cuits contiennent davantage du second et moins du premier, ce qui a pour effet de faire varier la symptomatologie (67).

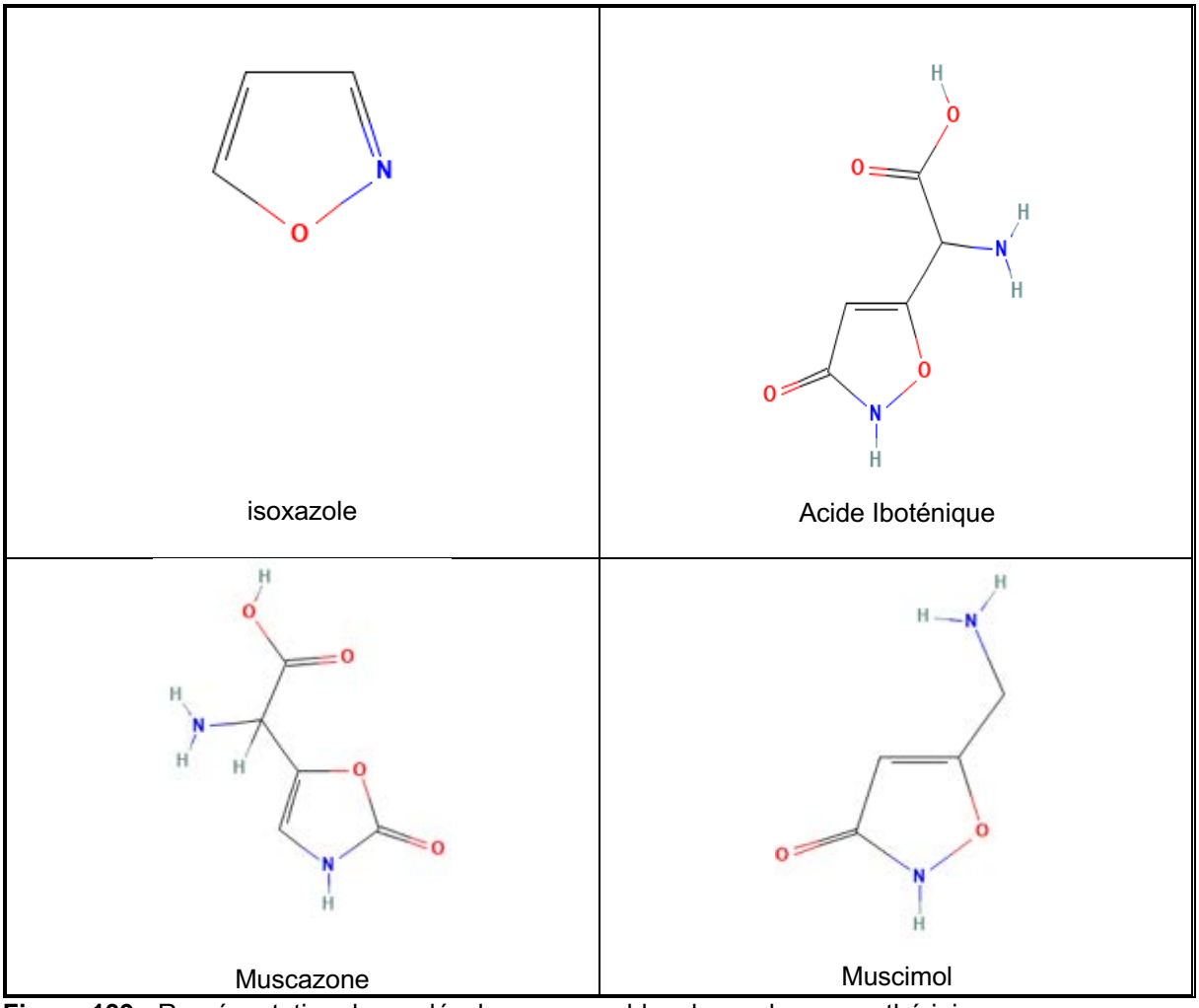


Figure 139 : Représentation des molécules responsables du syndrome panthérinien.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information ».

- Symptômes

Les symptômes se déclenchent généralement au bout de 30 minutes à 3 heures après l'ingestion. Puis, ils vont mettre entre 8 à 12 heures pour régresser spontanément (54, 67, 195, 197, 201).

Dans un premier temps, la personne développe un syndrome ébrieux qui se manifeste par des troubles neurologiques et neuropsychiatriques comme des obnubilations, de l'agitation psychomotrice, une excitation (violence, agressivité), une euphorie, des délires et des hallucinations (54, 67, 195, 197). Au bout de 2 à 5 heures arrive le point culminant des symptômes avec des ataxies, des tremblements, des troubles de l'accommodation, des fasciculations musculaires caractérisées par des sautements de la paupière, des paresthésies et une mydriase (54, 67, 197, 201), (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Dans un second temps, l'agonisme des GABA fait effet avec une dépression, une prostration, une somnolence, parfois pouvant mener au coma convulsif (54, 197), (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

D'autres symptômes liés à l'effet anticholinergique sont susceptibles d'être présents tels qu'un assèchement des muqueuses, une tachycardie et une hypertension artérielle qui poseront toutes deux des complications chez les personnes fragilisées sur le plan cardiovasculaire. Enfin, il est parfois possible que la victime ressente des troubles digestifs modérés identifiables par des nausées ou des vomissements (54, 195, 197, 201).

- Prise en charge

Il nécessite une hospitalisation et l'utilisation de charbon actif (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

De plus, le traitement est symptomatique avec des benzodiazépines à courte durée d'action pour les angoisses et les tremblements (195, 197). En cas de convulsion, du diazépam ou du phénobarbital sera administré (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Concernant le traitement des délires, il est possible d'utiliser l'halopéridol (197). L'atropine est contre-indiquée au risque d'aggraver le tableau clinique (197).

- Exemples d'espèces responsables

Certaines amanites :	*Amanita muscaria*
	Amanita pantherina *(possède le plus de cas mortels)*
	Amanita junquillea

Tableau 34 : Quelques espèces responsables du syndrome panthérinien.
Source : tableau élaboré d'après (54, 195, 197, 200).

5.2.6. Le syndrome narcotinien ou psilocybien

- Toxine responsable

La toxine provoquant ce syndrome est la psilocybine qui ne passe pas la barrière hémato encéphalique (BHE) et devient la psilocine par déphosphorylation (**ci-dessous**) (67, 195, 197). La psilocine est un métabolite actif, capable de passer la BHE en raison de sa solubilité dans les graisses. Ce sont tous les deux des alcaloïdes indoliques dérivés du tryptophane (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

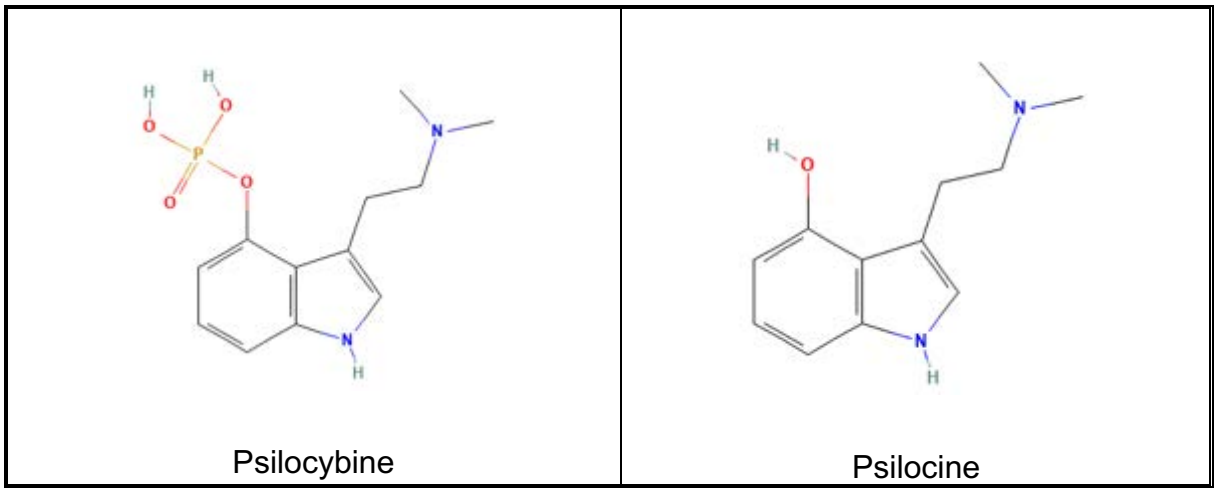


Figure 140 : Représentation des molécules responsables du syndrome narcotinien.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information ».

La psilocybine est hydrosoluble et thermostable, elle résiste donc à la dessication. Puisque la dessiccation n'altère aucunement ses propriétés, la psilocybine garde la possibilité de déclencher un syndrome narcotinien même à l'état séché (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté pharmacie de Lille*).

Elle agit sur les récepteurs sérotoninergiques post-synaptiques en tant qu'agoniste des récepteurs 5HT1a, 5HT2a et 5HT2c (197). Les récepteurs 5HT2a sont responsables des effets hallucinogènes. En effet, c'est leur présence dans le cortex visuel qui va susciter les hallucinations visuelles. Également présents dans la zone fronto-pariétale, une autoreprésentation autrement dit une dépersonnalisation, peut se

manifester (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté pharmacie de Lille*).

Ces récepteurs se situent également dans le système limbique, au niveau des amygdales impliquées dans les réponses comportementales et végétatives associées à la peur et l'anxiété. La psilocybine provoque alors une peur extrême complétée par des hallucinations ou une expérience paranoïaque (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Symptômes

Les symptômes apparaissent dans les 20 à 30 minutes après l'ingestion avec des troubles de l'humeur (euphorie ou anxiété), une éventuelle asthénie, une érection pileuse, et de possibles réflexes osteo-tendineux exagérés appelés hyper-réflexie. L'équilibre et la coordination motrice peuvent être perturbés également (67, 195, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Les sens sont altérés, cela se manifeste par des hyperesthésies visuelles, auditives, gustatives et tactiles qui correspondent à une augmentation de l'acuité. Des synesthésies, phénomènes inhabituels dans lesquels plusieurs sens sont perçus en réponse à un seul stimulus, peuvent également se manifester (195, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Le phénomène s'accentue par des hallucinations visuelles, auditives et tactiles, une distorsion du temps et de l'espace, et peut aboutir à un état de déréalisation et de dépersonnalisation (67, 195, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Ceci peut s'accompagner également de nausées, vomissements, diarrhées et d'une augmentation du cortisol, prolactine, TSH qui reviendront à la normale en 5 heures (67), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Les effets durent 2 à 4 heures puis diminuent progressivement. L'évolution est spontanément favorable en l'espace de 12 à 48 heures (195).

À partir d'une quantité plus importante, des états d'angoisse, de panique, de confusion, de violence, accompagnés de céphalées, de vertiges, d'un flush facial et d'une mydriase peuvent envahir le patient. C'est ce qui caractérise le « bad trip » qui peut durer 3 à 6 heures (67, 195, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

En cas d'ingestion plus massive, le « bad trip » peut se compliquer d'une tachycardie et d'une hypertension, d'un coma, de convulsions, d'un infarctus myocardique, voire conduire au décès (195, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Enfin, l'empoisonnement peut provoquer une psychose prolongée ou une schizophrénie dans de rares cas, dont leur l'appariation est souvent associée à des facteurs prédisposants (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Prise en charge

Le traitement symptomatique consiste à la mise au repos du patient dans un environnement calme associé à une prise en charge psychiatrique. En cas d'hallucinations, la médicamentation comprend des benzodiazépines (195), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*) ou des neuroleptiques de type butyrophénone (Haldol, Risperdal) dans les cas les plus graves (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Exemples d'espèces responsables

Divers genres peuvent initier le syndrome. Dans nos régions, il s'agit le plus souvent de psilocybes ingérés de manière volontaire et récréative la plupart du temps (54, 197). Il concerne également des espèces tropicales dont l'acquisition est rendue possible via leur commercialisation sur le net (54, 197).

Voici quelques exemples d'individus mis en cause :

Certains psilocybes	*Psilocybe semilanceata*
	Psilocybe cyanescens
	Psilocybe cubensis
Certains panéoles	*Panaeolus cinctulus*
Certains inocybes	*Inocybe sp*
L'ergot de seigle	*Claviceps purpurea*

Tableau 35 : Liste de quelques espèces incriminées dans le syndrome narcotinien.
Source : tableau élaboré d'après (197), *(et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille).*

5.2.7. Le syndrome coprinien ou flush-syndrome

- Toxine responsable

La coprine est la toxine à l'origine du flush-syndrome. Celle-ci est hydrolysée en 1-aminocyclopropanol, un puissant inhibiteur de l'acétaldéhyde déshydrogénase (ALDH) laquelle est une enzyme active dans le métabolisme de l'alcool (67, 195, 200). Par conséquent, suite à l'accumulation dans le sang de l'acétaldéhyde, l'effet « antabuse-like » se produit (67, 195).

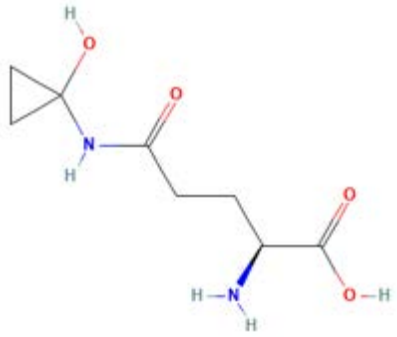
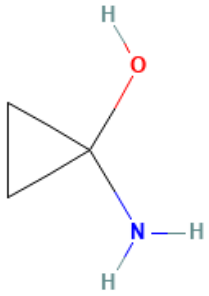
	
Coprine	1-aminocyclopropanol

Figure 141 : Molécules responsables du syndrome coprinien.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information ».

- Symptômes

Les premiers symptômes surviennent 15 à 30 minutes après la consommation de champignons suivie de l'absorption de boissons alcoolisées. Il en est de même lorsque les champignons sont ingérés jusqu'à 2 heures après le premier verre (54, 67, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Les effets sont cependant rémanents, c'est-à-dire qu'ils se manifestent jusqu'à 3 ou 5 jours après la consommation du champignon lors de la prise d'alcool (54) voire jusqu'à 10 jours selon certaines sources (197). Il se produit une réaction semblable à celles décrites durant les cures de désintoxication anti-alcoolique sous disulfirame (54, 67, 200).

Ces symptômes, normalement sans gravité, régressent en 2 à 3 heures, mais ils peuvent parfois se prolonger jusqu'à huit heures au maximum (54), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Les effets cardiovasculaires appelés flush sont spectaculaires et se caractérisent par un malaise, une rougeur cutanée accompagnée de bouffées de chaleur (érythrose cutanée) touchant la face et la partie supérieure du thorax, des céphalées, des sueurs, une tachycardie sinusale, des fluctuations tensionnelles entraînants des troubles cardiaques chez les personnes à risque comme des

précordialgies et un collapsus de manière exceptionnelle (54, 67, 195, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

D'autres signes sont susceptibles d'accompagner ce flush comme des paresthésies, des vertiges, une perte de conscience, un goût métallique dans la bouche et des troubles digestifs tels que des nausées et des vomissements, ou encore des diarrhées (67, 197, 200).

- Prise en charge

Il est préférable de proscrire la prise d'alcool quelle qu'en soit la forme pendant 3 à 5 jours, car toute prise d'alcool, même à faible degré, relancerait le syndrome si le conseil d'abstinence n'était pas respecté (197). Si des troubles du rythme cardiaque se présentent, leur neutralisation s'obtient par l'administration de bêtabloquants comme le propranolol ou d'autres antiarythmiques (195) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Un remplissage vasculaire et l'utilisation de noradrénaline peuvent s'avérer nécessaires en cas d'hypotension sévère (195).

Le traitement par fomépizole est discuté au cas par cas pour les intoxications sévères avec atteinte cardiovasculaire (197). Il agit par inhibition compétitive de l'alcool-déshydrogénase (ADH) et bloque ainsi la production des métabolites toxiques des alcools (197).

La surveillance clinique sera effectuée via la vérification des paramètres hémodynamiques et d'un électrocardiogramme (ECG) (197).

- Exemples d'espèces responsables

Certains coprins :	*Coprinus micaceus*
	Coprinus atramentarius
	Coprinus romagnesianus
Certains bolets :	*Boletus luridus*
Certains clitocybes :	*Clitocybe clavipes*

Tableau 36 : Exemples d'espèces responsables du syndrome coprinien.
Source : tableau élaboré d'après (54, 67, 197, 200) (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

5.2.8. Le syndrome paxillien

Ce syndrome se caractérise par une intoxication inconstante après la consommation multiple de paxilles. Bien que ce syndrome soit rare, il est tout de même à l'origine d'intoxications graves voire mortelles. Il se caractérise par un phénomène immuno-allergique par accumulation d'anticorps acquis à chaque consommation de paxilles (54, 67, 197). Une fois en contact avec un nombre aléatoire de paxilles, un stock suffisant d'anticorps est constitué pour déclencher, au moment d'un repas donné, la réaction immunitaire (54, 67).

Les antigènes concernés ne sont pas connus (195, 200). Bien qu'il s'agisse d'une réaction d'hypersensibilisation retardée non-dépendante d'IgE (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*), des anticorps IgG spécifiques d'un extrait paxillien ont été mis en évidence, désignés sous le terme d'anticorps anti-extrait-paxiliens (195). Ils engendrent une hypersensibilisation de type 3 avec formation d'un complexe IgG sp/globule rouge provoquant la destruction des globules rouges (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Les signes cliniques sont des coliques, des nausées, des vomissements, une hypotension pouvant aboutir au collapsus, à un syndrome hémolytique massif avec un ictère, de la fièvre, des courbatures, une tachycardie, une oligurie, anurie et une hémoglobinurie, ainsi qu'une atteinte rénale aiguë (54, 67, 197). Certaines sources parlent de possible CIVD (coagulation intravasculaire disséminée du sang), d'hémagglutination pouvant conduire au décès (197) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Ces signes apparaissent 1 à 2 heures voire 4 heures après le repas déclencheur et concernent uniquement un seul des consommateurs, c'est-à-dire celui qui a atteint le seuil déclencheur (54, 197).

Le traitement symptomatique se concrétise par un lavage gastrique puis une administration de charbon actif suivie d'une tentative de contrebalancement du collapsus et de l'insuffisance rénale par remplissage vasculaire accompagné d'une épuration extra-rénale et d'une exsanguino-transfusion au stade d'hémolyse sévère (54, 197) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Une surveillance du bilan d'hémolyse, bilan rénal et des paramètres hémodynamiques est à réaliser (197).

Le syndrome concerne les paxilles bien cuits. Toutefois, les paxilles crus ou mal cuits sont toujours toxiques (54, 195). Les espèces responsables sont le *Paxillus*

involutus (le paxille enroulé, qui vit sous les bouleaux et épicéas) et le *Paxillus filamentosus* (qui se développe sous les aulnes) (197, 200).

5.2.9. Les syndromes particuliers d'incubation courte

- Syndrome de Szechwan ou purpurique

Ce syndrome apparait à la suite d'une consommation répétée du champignon noir ou oreille de judas (*Auricularia auricula-judae*). Par un mécanisme toxinique probable, il entraine un trouble de l'agrégation plaquettaire (54, 67, 197) se manifestant par un purpura, des saignements gingivaux et une thrombopénie (67, 197).

Le traitement est symptomatique. Il est conseillé de vérifier si le patient est sous anticoagulant. Une surveillance hématologique sera aussi nécessaire avec un bilan complet de l'hémostase (TP, TCA, fibrinogène, facteurs de la coagulation en particulier le facteur V), et la recherche de D-dimères qui sont un produit de dégradation de la fibrine permettant d'objectiver toute fibrinolyse aiguë. Un test de CIVD en hémostase sera également à réaliser. Enfin, tous les antiagrégants seront à éviter (197).

D'autres champignons sont aussi responsables comme *Auricularia polytricha* et *Auricularia fuscosuccinea* (197).

- Syndrome cérébelleux

Le délai d'apparition des premières manifestations pathologiques est de 5 à 6 heures avec des signes digestifs initiaux, parfois discrets, puis 12 h après, surviennent des troubles oculaires, des vertiges, des tremblements, une sensation d'ébriété, et parfois une incoordination motrice avec des mouvements oculaires anormaux (67, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). La régression des symptômes se fait en 48 heures (197).

Le traitement est symptomatique. Une confirmation du diagnostic par IRM vers le 6^{e} jour met en évidence des lésions bilatérales des ganglions de la base du crâne et de la substance blanche sous corticale (197).

Ce syndrome cérébelleux est induit par des morilles consommées en grande quantité, même si elles sont bien cuites (67, 195, 197).

5.3. Les syndromes d'incubation longue, plus de 6 heures

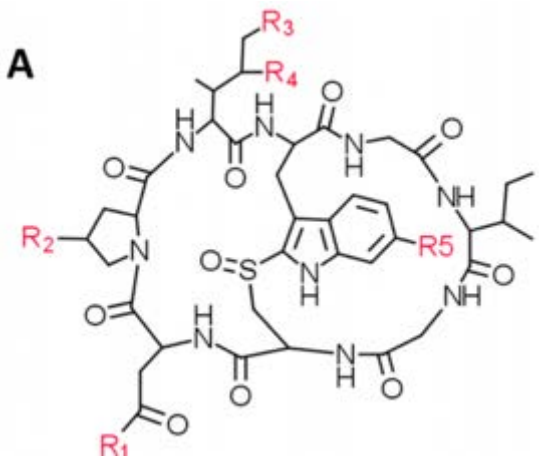
5.3.1. Le syndrome phalloïdien

- Toxines

Cette intoxication représente 95 % des intoxications mortelles par les champignons notamment par l'amanite phalloïde (54, 197). Elle est déclenchée par plusieurs toxines : les amatoxines (α, β, γ…), les phallotoxines (phalloïdine…), les virotoxines et les phallolysines (phalline) (*voir* **Tableau 37**, **Tableau 38**, **Tableau 39**) (67, 195, 197, 201, 203–207). Les amatoxines (octapeptides cycliques) sont thermostables et résistantes à la dessication (67, 197, 207). Une consommation du champignon séché est donc mortelle. L'amatoxine inhibe l'ARN-polymérase II de la transcription et par déduction bloque la synthèse des protéines engendrant alors la mort cellulaire (67, 195, 201, 207). Elle subit également un cycle entéro-hépatique par les sels biliaires, ce qui entretient l'intoxication (201).

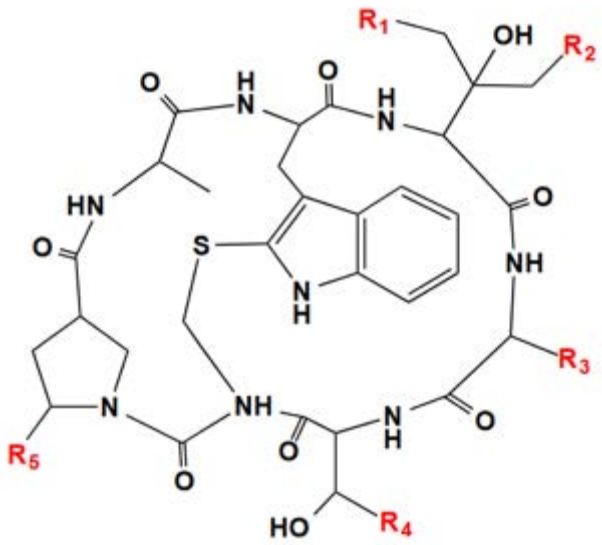
Suite au passage de l'alpha amatoxine, le foie sera l'organe le plus touché (67, 195, 207). La dose létale est de 0,1 mg/kg d'amatoxines, soit l'équivalent d'un chapeau (25 à 50 g) (67, 207).

Voici un aperçu de différentes molécules regroupées dans les familles amatoxines, virotoxines et phallotoxines qui permettent de se rendre compte de la grande variété d'acteurs rentrant en action (203–206, 208) :



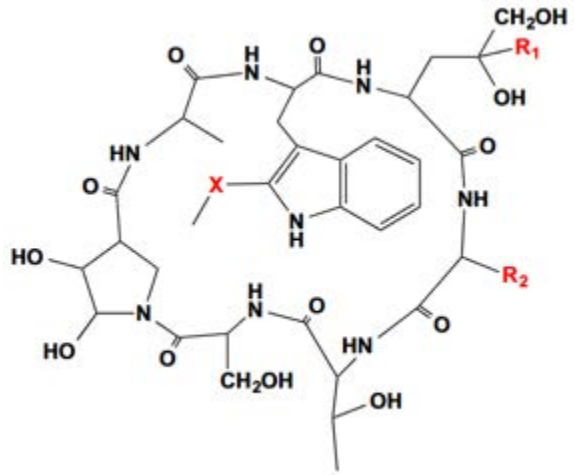
Nom	R1	R2	R3	R4	R5
α-amanitine	NH_2	OH	OH	OH	OH
β-amanitine	OH	OH	OH	OH	OH
γ-amanitine	NH_2	OH	OH	H	OH
ε-amanitine	OH	OH	OH	H	OH
proamanuline	NH_2	H	H	H	OH
amanuline	NH_2	OH	H	H	OH
Amanine	OH	OH	OH	OH	H
amaninamide	NH_2	OH	OH	OH	H
Acide amanullinique	OH	OH	H	H	OH
θ-amanitine	NH_2	H	H	OH	OH

Tableau 37 : Récapitulatif de différentes amatoxines présentes dans l'amanite phalloïde.
Source : tableau élaboré d'après (203–206).



Nom	R1	R2	R3	R4	R5
Phalloïdine	OH	H	CH_3	CH3	OH
Phalloïne	H	H	CH_3	CH3	OH
Prophalloïne	H	H	CH_3	CH3	H
Phallisine	OH	OH	CH_3	CH3	OH
Phallacine	H	H	$CH(CH_3)_2$	COOH	OH
Phallacidine	OH	H	$CH(CH_3)_2$	COOH	OH
Phallisacine	OH	OH	$CH(CH_3)_2$	COOH	OH

Tableau 38 : Récapitulatif de différentes phallotoxines présentes dans l'amanite phalloïde.
Source : tableau élaboré d'après (203–206).



Nom	X	R1	R2
Viroïdine	SO_2	CH_3	$CH(CH_3)_2$
Desoxyviroïdine	SO	CH_3	$CH(CH_3)_2$
Ala-viroïdine	SO_2	CH_3	CH_3
Viroïsine	SO_2	CH_2OH	$CH(CH_3)_2$
Desoxyviroïsine	SO	CH_2OH	$CH(CH_3)_2$

Tableau 39 : Récapitulatif de différentes virotoxines présentes dans l'amanite phalloïde.
Source : d'après les articles (203, 205, 208).

- Symptômes

En premier lieu, s'initie une phase silencieuse d'incubation d'une durée de 6 à 24 heures avec une médiane de 12 heures (54, 195, 197, 201, 207). L'apparition des symptômes peut parfois survenir jusqu'à deux jours après l'empoisonnement (54).

Puis, les symptômes physiques se déclenchent à commencer par une gastro-entérite aiguë accompagnée de vomissements soudains et importants, des douleurs abdominales et des diarrhées cholériformes. À cela, s'ajoutent une déshydratation sévère, une hypovolémie et une insuffisance rénale fonctionnelle (54, 195, 197, 201, 207), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). De plus, à ce stade, un décès précoce par collapsus cardiovasculaire en 3 à 4 jours est probable (54, 207). Cette phase peut durer jusqu'à 4 jours (54).

Entre la 36ème et la 48ème heure après l'ingestion, commence la phase de rémission qui n'est qu'apparente, car elle cache un début d'augmentation des transaminases marquant une attaque des hépatocytes (195, 197, 201, 207).

S'ensuit une phase parenchymateuse qui est l'hépatite clinique (54, 197). Cette atteinte hépatique débute dans les premières 24 heures, mais s'exprime assez tardivement entre ces premières 24 heures et le 6ème jour de l'intoxication (54). Elle se caractérise par une réapparition et une aggravation des symptômes digestifs, associées à une hépatomégalie et un sub-ictère ou ictère (54, 197, 201, 207).

Cet état est dû à une cytolyse hépatique qui atteint son maximum entre le 3ème et le 5ème jour marquée par une augmentation des ASAT et ALAT (195, 201, 207), pour revenir à la normale vers le 10ème ou 12ème jour (195, 207). Il existe également une insuffisance hépatocellulaire (atteignant son maximum entre le 3ème et le 5ème jour) signalée par un temps de quick* augmenté et des facteurs II et V diminués qui se normalisent entre le 5ème et le 15ème jour (195, 201, 207), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Cette insuffisance hépatocellulaire provoque une diminution du taux de prothrombine, une rétention biliaire d'où la présence d'un ictère, une hypoglycémie et une hyperammoniémie (195) (*et document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Notons tout de même que l'issue peut être favorable si la quantité de toxines ingérées reste faible (54).

Cependant, dans la forme grave, une hémorragie digestive et une hypertension de la veine porte s'enclenchent entre le 4ème et le 5ème jour suivant l'empoisonnement. En raison de cette hypertension, le sang détourné vers les veines coronaires

stomachiques engendre des varices œsophagiennes avec risque de rupture importante. L'hyperammoniémie provoque quant à elle, une encéphalopathie hépatique progressive associée à une hypoglycémie, une coagulopathie et une insuffisance rénale aiguë organique couplée à une oligo-anurie voire un coma profond (54, 195, 197, 201, 207) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

En absence de traitement, le décès du consommateur peut être constaté au bout de 6 à 10 jours (54, 197, 201).

Actuellement, 15 % des cas sont mortels. Les critères de gravité à prendre en compte se résument à un âge inférieur à 12 ans, une grossesse, une phase de latence courte, la présence d'une acidose lactique, un taux de prothrombine inférieur à 10 % et la présence de complications liées à l'insuffisance hépatique, des ASAT et ALAT supérieurs à 1000 ou 2000 UI/L (195, 207), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- <u>Prise en charge</u>

Il n'existe pas d'antidote dans ce cas d'intoxication (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Le patient intoxiqué sera orienté vers une urgence hospitalière qui débutera par une prise en charge symptomatique via une compensation des pertes hydroélectrolytiques en moins de 24 heures par perfusion de soluté isotonique ou polyionique.(195, 197, 201, 207) Le contrôle des vomissements se fait sous métoclopramide ou métopimazine. Une normalisation de la pression artérielle est également recherchée par perfusion de solutés de remplissage (197).

Un traitement épurateur digestif et rénal est aussi réalisé (197), accompagné d'un lavage gastrique lors d'une prise en charge précoce (207). Est administré également per os, du charbon actif à la dose initiale de 50 à 100 g (1 g/kg), puis 25 g toutes les 4 heures pour absorber les toxines. De plus, une aspiration du liquide gastroduodénal est effectuée pour rompre le cycle entéro-hépatique. Le maintien des diarrhées est important pour favoriser l'élimination des toxines (197, 201, 207) (et *d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). On cherche à obtenir une diurèse de 100 à 200 ml/h (201, 207).

Par la suite, un traitement spécifique par chimiothérapie hépato-protectrice est mis en place. Pour cela, on utilise la silymarine ou la silibinine encore appelée Legalon-sil® à une posologie de 20-30 mg/kg/j soit 5 mg/kg en perfusion intraveineuse de 2 heures, et ce, toutes les 6 heures jusqu'à l'amélioration des symptômes (67, 195, 197, 201, 207) (et *d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Elle permet d'adsorber l'amatoxine, et par conséquent de limiter son

transport intra hépatocytaire (207). Elle stimule également l'ARN-polymérase de la synthèse protéique, l'action stabilisante membranaire, l'action anti-radicalaire, et les réactions anti-inflammatoires (207, 201, 67).

À ceci, s'ajoute l'administration en perfusion intraveineuse de 150 mg/kg de N-acétylcystéine sur 1 heure, puis de 50 mg/kg sur 4 heures et 100 mg/kg sur 16 heures, pour finir avec 300 mg/kg/j en perfusion intraveineuse continue (195, 197, 201), (et *d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Le N-acétylcystéine est un précurseur du glutathion qui entre dans le phénomène de détoxification de l'organisme (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Il permet ainsi la vidange des radicaux libres et la régénération du foie en améliorant l'apport en oxygène (67).

Enfin, dans ce traitement spécifique, on utilise la pénicilline G le premier jour à raison de 1 Million UI/kg/j chez l'enfant et de 40 MUI/kg/j chez l'adulte, puis 0,5 MUI/kg/j au deuxième et au troisième jour de prise en charge (195, 201, 207), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Son utilisation fait actuellement débat et peut être non recommandée selon les sources, en raison du risque allergique (195, 197). Elle diminuerait l'incorporation de grosses molécules.

Ce traitement spécifique dure 2 jours à condition d'observer l'un des critères de rémission à savoir l'absence de cytolyse, l'amélioration des ASAT et ALAT ou la reprise des fonctions de synthèse hépatique (201).

Dans ce protocole de prise en charge, le traitement de l'insuffisance hépatocellulaire passe par des mesures générales de soutien :

- compensation des déficits des facteurs de la coagulation avec des sérums frais congelés, des facteurs de la coagulation PPSB ou un concentré de fibrinogène Clottagen® (207), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*) ;

- correction de l'hypoglycémie par régime glucidolipidique et de l'hyper ammoniémie par dialyse (207, 197) ;

- prévention des hémorragies digestives avec l'utilisation d'antiacides et de bêta bloquants non cardiosélectifs, comme le propranolol pour provoquer une dilatation qui diminue le risque d'apparition des varices œsophagiennes (207), (*et d'après le*

document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille) ;

- correction des perturbations liées au catabolisme protéique, par du lactulose et des antibiotiques locaux comme la néomycine (207), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Pour finir, une transplantation hépatique est indispensable s'il y a atteinte du stade de l'insuffisance hépatocellulaire irréversible (54, 195, 207). Elle se fait sous ciclosporine et nécessite une inscription sur un programme de transplantation hépatique d'urgence (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Une dialyse à l'albumine (MARS) peut, par exemple, être mise en place pour l'épuration afin d'améliorer les conditions de pré-transplantation (197, 201).

Tout au long de ce protocole de prise en charge, la surveillance clinico-biologique est nécessaire. Les paramètres hydroélectrolytiques, hémodynamiques et de coagulation, les paramètres rénaux et hépatiques sont suivis quotidiennement sur les 72 heures après l'ingestion (207).

Un protocole, d'après la thèse de doctorat en médecine de Jean Fressard de 2008, est disponible en annexe (*voir* **Annexe 3**).

- Espèces responsables

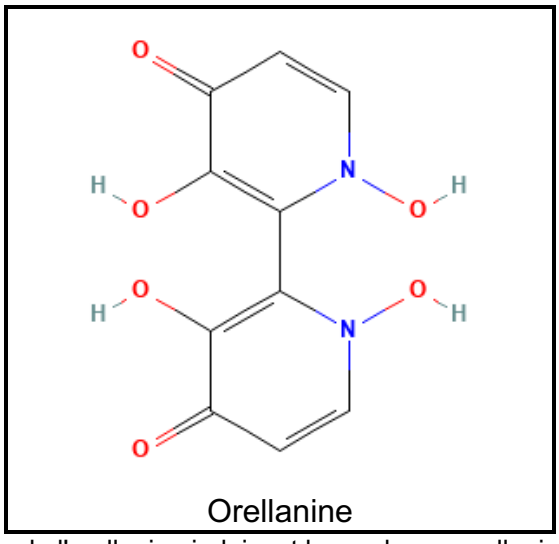
Groupes incriminés :	Espèces :	Confusions possibles :
Certaines amanites	*Amanita phalloïdes*	*Tricholoma sejunctum* *Russula heterophylla* *ou Russula virescens*
	Amanita virosa	*Agaricus sp*
	Amanita verna	
	Amanita decipiens	
	Amanita laevipes	
Certaines galères	*Galerina marginata*	*Kuehneromyces mutabilis*
	Galerina autumnalis	
	Galerina venenata	
Certaines lépiotes	*Lepiota brunneoincarnata*	*Marasmius oreades* *Agaricus devoniensis*
	Lepiota speciosa	
	Lepiota castanea	
	Lepiota josserandii	
	Lepiota helveola	

Tableau 40 : Récapitulatif de quelques espèces provoquant le syndrome phalloïdien.
Source : d'après (54, 195, 197) (*et document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

5.3.2. Le syndrome orellanien

- Toxine

La toxine incriminée est l'orellanine (**ci-dessous**) qui est un dérivé bipyridillique thermorésistant toxique pour les tubules proximaux du rein (54, 67, 195, 201). Elle provoquerait une augmentation des radicaux libres de l'oxygène (67, 201) mais son mécanisme d'action reste actuellement hypothétique (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).



Orellanine

Figure 142 : Représentation de l'orellanine induisant le syndrome orellanien.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information ».

- Symptômes

Des troubles digestifs peuvent survenir 24 à 36 heures, parfois 12 heures, après l'ingestion (54, 67, 195, 197, 201). La victime ressent des nausées, subit des vomissements et des diarrhées aiguës accompagnées de douleurs abdominales et d'anorexie. La constipation peut remplacer la diarrhée dans certains cas (67, 197). Cette phase reste inconstante dans son apparition (197).

Après une longue période de latence trompeuse de 36 heures à 20 jours, survient l'insuffisance rénale aiguë qui est une néphrite tubulo-interstitielle aiguë entrainant un œdème interstitiel inflammatoire avec infiltration lymphocytaire ou lymphoplasmocytaire et une fibrose interstitielle voire une nécrose tubulaire (54, 195, 201) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Les signes caractéristiques sont une sensation de sècheresse intense de la bouche, une soif intense (polydipsie) et une polyurie, des douleurs lombaires, une oligo-anurie (54, 197, 201). Avec ces symptômes, se produit une réapparition des symptômes digestifs, des sueurs, des frissons et des céphalées (54, 201), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Il est possible d'aboutir à un coma urémique dans les intoxications les plus sévères (67).

Cette intoxication est d'autant plus grave que la phase de rémission apparente est courte (67).

L'évolution peut être favorable soit avec un rétablissement lent des fonctions rénales, soit aboutir à une insuffisance rénale chronique dans 50 % des cas (195, 197, 201). La mort du sujet peut survenir à la phase rénale ou durant l'insuffisance rénale chronique (54, 197) et pourrait se produire jusque dans un délai de 2 à 6 mois (200). La dose létale serait estimée entre 100 et 200 g, soit 3 à 10 spécimens (67).

Des signes neuromusculaires sont parfois présents (paresthésie des membres, spasmes, asthénie musculaire et myalgie) (54, 201), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Il est possible que des symptômes persistent plusieurs mois après la récupération d'une fonction rénale normale comme, une anorexie, une asthénie, une sècheresse buccale, des troubles digestifs et des sueurs nocturnes (197).

- <u>Prise en charge</u>

Si la prise en charge est précoce, c'est-à-dire dans les six heures après l'ingestion, on effectue un lavage gastrique suivi d'une administration per os de charbon actif (197).

En cas de prise en charge à la phase pré-rénale, les mesures épuratives sont inutiles. Le traitement symptomatique, se fait par la réhydratation du patient et la surveillance de ses fonctions rénales. Un bilan complet est réalisé avec la NFS, un ionogramme sanguin et urinaire, une protéinurie, un dosage de l'urée, de la créatinine plasmatique, de la protéine C-réactive, du TP, des ALAT, ASAT, et CPK et une bandelette urinaire. Le dosage d'orellanine est effectué dans le sang et dans les urines (197).

Lors de la prise en charge à la phase rénale, une réhydratation du patient est réalisée. Un bilan complet est également effectué comme pour la prise en charge d'un stade pré-rénal. Le dosage de l'orellanine se fait par biopsie rénale (197). Le degré d'insuffisance rénale conditionne l'emploi d'une épuration extrarénale (197). Généralement, une hémodialyse est effectuée et, en cas d'insuffisance rénale chronique ou de séquelles rénales, le traitement peut devenir définitif (54, 197). Si l'évolution est défavorable, une transplantation rénale est envisagée (195, 197). Elle est songée dans 70 % des cas où le stade chronique est installé (54).

- <u>Espèces responsables</u>

On retrouve cette toxine dans les cortinaires suivants (*voir* **Tableau 41**) : *Cortinarius orellanus*, *Cortinarius speciosissimus et Cortinarius orellanoides* (54, 197).

D’une manière générale, tous les cortinaires et, en particulier, ceux de couleur vive (rouge, orange, jaune, cannelle et fauve) due à la présence d’anthraquinones sont toxiques (54, 201).

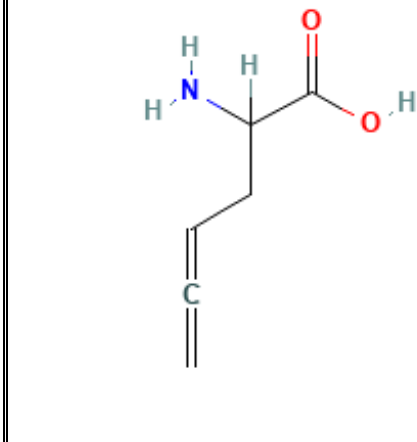
Les cortinaires :	*Cortinarius splendens*
	Cortinarius sanguineus
	Cortinarius cinnabarinus
	Cortinarius croceus
	Cortinarius phoeniceus

Tableau 41 : Quelques exemples d'espèces engendrant un syndrome orellanien.
Source : tableau élaboré d’après les articles (195, 197).

5.3.3. Le syndrome proximien

- Toxine

Le syndrome proximien est déclenché par l’acide 2 amino-4,5-hexadiènoïque (**ci-dessous**) (54, 197).



Acide 2 amino-4,5-hexadiènoïque

Figure 143 : Représentation de la toxine responsable du syndrome proximien.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information »

- Symptômes

Pour ce syndrome dont le temps de latence est de 8 à 24 heures après ingestion, le pronostic vital n’est pas engagé (54). Tout d’abord, il se manifeste par des signes digestifs comme, des nausées, des vomissements, des douleurs abdominales et des diarrhées (67, 197).

Ces signes sont ensuite accompagnés d’une cytolyse hépatique modérée avec la valeur des transaminases (ASAT et ALAT) supérieure à 15 fois la normale (54, 67).

Dans les quatre premiers jours après l'ingestion, une atteinte rénale se manifeste avec une néphropathie tubulo-interstitielle aiguë associée à une oligo-anurie et des douleurs lombaires (54, 67, 195, 197).

À cela, s'ajoute une hyperkaliémie, une hyponatrémie, une polynucléose neutrophile, une hématurie et une leucocyturie (54) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

L'évolution tend vers la guérison sans séquelle en trois semaines (54, 67, 197).

- Prise en charge

Elle consiste en une surveillance clinico-biologique par un bilan hépato-rénal (197). Le traitement passe par la réhydratation, le respect des diarrhées et une épuration extrarénale (hémodialyse) (54, 197) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Du fait d'une grande variabilité interindividuelle, il est recommandé de procéder à un bilan sanguin chez tous les convives ayant consommé ces champignons, il en est de même pour ceux qui sont asymptomatiques (195).

- Espèces responsables

L'*Amanita proxima* est la principale responsable de ce syndrome. Ce champignon, proche de l'*Amanita ovoidea*, est une amanite avec une volve rousse, un anneau fugace et fragile (67, 200).

5.3.4. Le syndrome gyromitrien

- Toxine

Cette intoxication est imprévisible, puisqu'elle dépend de la variabilité génétique inter et intra-ethnique en termes de capacité de métabolisation par la N-acétylation (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

En effet, la gyromitrine en est la toxine responsable (*voir* **Figure 144**) (67, 195) et s'hydrolyse en monométhylhydrazine (67, 207). Chez les acétyleurs rapides, ce métabolite donne par N-acétylation l'Acétylhydrazine qui sera éliminée par voie biliaire et rénale (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

À défaut, chez les acétyleurs lents la saturation du mécanisme de métabolisation se crée. Pour éliminer la méthylhydrazine, la vitamine B6 se mobilise pour se coupler avec celle-ci. Or, ce couplage donne des dérivés hydrazoniques (*voir* **Figure 144**) qui inactivent la pyridoxine (Vit B6) inhibant par la même occasion son rôle de cofacteur du glutamate décarboxylase dans la transformation de l'acide

glutamique en GABA. La production de neurotransmetteurs GABA est altérée, l'amenant à un déficit responsable des troubles neurologiques (67) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

De plus, il y a inhibition de la pyradoxal phosphokinase qui conduit à la formation de dérivés oxydés puis de diazènes hépatotoxiques (*voir* **Figure 144**) (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

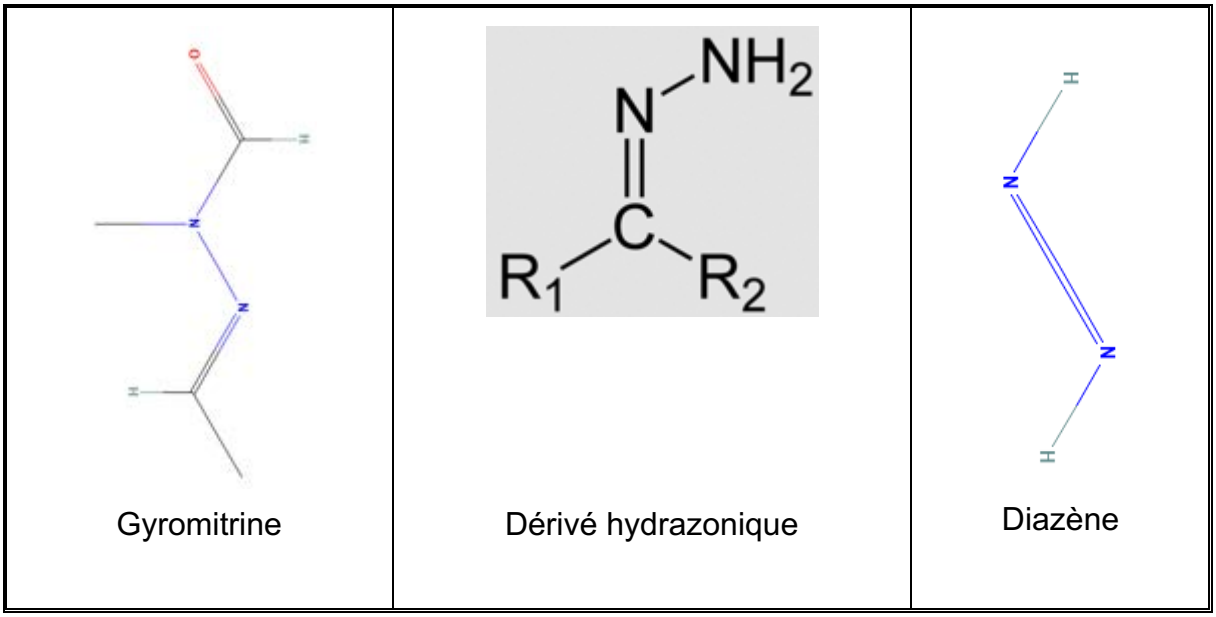


Figure 144 : Représentation des molécules responsables du syndrome gyromitrien.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information ».

- <u>Symptômes</u>

Après consommation, la personne peut ne présenter aucun symptôme. Au contraire, après six à douze heures (certaines sources parlent de 6 à 24 heures) (67, 195, 207), voire deux heures en cas d'intoxication très sévère, une phase gastro-intestinale se déclenche (54, 67, 197).

Cette dernière se caractérise par des douleurs abdominales, des nausées, des vomissements, des diarrhées liquides, parfois sanglantes s'accompagnant d'une déshydratation, d'une asthénie, d'une hyperthermie et de céphalées (54, 67, 195, 197, 207) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Dans la plupart des cas, l'intoxication évolue favorablement et la guérison est effective en quelques jours (2 à 6 jours) après la phase gastro-intestinale (54, 67, 197).

Cependant, une phase hépato-rénale et neurologique peut se manifester au deuxième ou troisième jour après la phase gastro-intestinale (54, 195, 67).

Les signes de toxicité hépatique sont une hépatomégalie douloureuse, un ictère accompagné d'une cytolyse hépatique, une insuffisance hépatocellulaire aiguë et une

légère splénomégalie (67, 197, 207) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Celle-ci est associée à une neurotoxicité se caractérisant par des confusions, des délires, de la somnolence, des crampes, des tremblements, des convulsions, des crises tonico-cloniques. (54, 67, 197, 207) L'évolution défavorable vers le coma, l'arrêt respiratoire et un collapsus est possible (67, 195, 197). La guérison est envisageable, mais le décès peut survenir secondairement à l'atteinte hépatique dans 10 % des cas (54, 197).

Cette atteinte s'accompagne rarement d'une hémolyse partielle des globules rouges selon le terrain génétique et rarement d'une insuffisance rénale (67, 195, 207) voire exceptionnellement d'une méthémoglobinémie (hémoglobine oxydée, sans capacité de transport d'oxygène) (67, 197, 207).

- Prise en charge

Elle consiste à une réhydratation hydroélectrolytique précoce afin de corriger les désordres liés aux pertes digestives et rénales et de maintenir une diurèse modérément élevée (195, 197). Une évacuation gastrique est également réalisée (54).

En cas de troubles neurologiques, un traitement par vitamine B6 en intraveineuse sera proposé à 25 mg par kg et moins de 20 g par jour (195, 197, 207) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Des benzodiazépines, type diazépam, sont administrées en cas de crises d'épilepsie ou de convulsions (54, 197, 207).

D'autre part, pour limiter la méthémoglobinémie, le bleu de méthylène est injecté en intraveineuse de 1 à 2 mg/kg dilué dans 50 ml d'une solution de glucose à 5 % à passer en 5 minutes. Puis si nécessaire, une seconde administration est faite, une heure après, à la dose de 1 mg/kg. On ne dépassera jamais 7 mg/kg pour la durée totale du traitement (197).

Si besoin, une hémodialyse (épuration extra-rénale) sera réalisée en cas d'insuffisance rénale sévère (54, 197, 207) et une exsanguino-transfusion sera pratiquée dans le cas d'une hémolyse intravasculaire massive (197, 207).

Enfin, le traitement de l'hépatite rejoint éventuellement celui du syndrome phalloïdien avec l'utilisation de la silibinine pour restaurer les fonctions hépatiques (197).

- Espèces responsables

Ce syndrome gyromitrien est dû essentiellement à *Gyromitra esculenta*, lequel peut être confondu avec les morilles (54, 195). Pour information, le gyromitre forme des circonvolutions cérébelleuses, tandis que la morille forme des alvéoles (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). D'autres espèces peuvent causer cette intoxication (*voir* **Tableau 42**) :

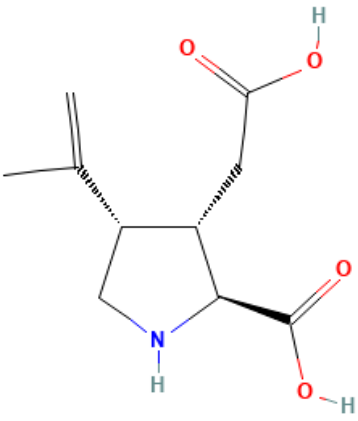
Certains gyromitres :	*Gyromitra infula*
	Gyromitra gigas
Certaines helvelles :	*Helvella macropus*
	Helvella crispa
	Helvella lacunosa
Certaines *Heliotales* :	*Leotia lubrica*
	Spathularia flavida
	Cudonia circinans

Tableau 42 : Liste de quelques espèces responsables du syndrome gyromitrien.
Source : tableau élaboré d'après (197).

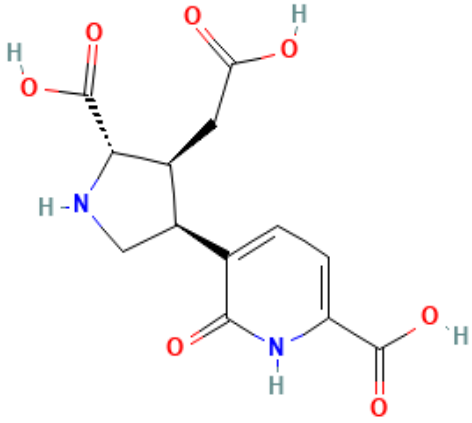
5.3.5. Le syndrome acromélalgien, érythermalgique ou érythromélalgie

- Toxine

Ce syndrome, connu depuis le 20ème siècle au Japon et en Corée, est provoqué par l'acide acromélique qui ressemble à l'acide kaïnique (*voir* **Figure 145**) (54, 67, 195, 197). Cet analogue du glutamate est un neuro-excitateur agoniste des récepteurs de l'acide glutamique. Il augmente l'activité glutamatergique du système nerveux central provoquant ainsi des douleurs paroxystiques (*d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Différentes formes d'acide acromélique existent, elles conservent toutes la même base kaïnique. La dénomination s'étend de A à E.



Acide kaïnique



Acide acromélique A

Figure 145 : Représentation de l'acide kaïnique et de l'une des formes de l'acide acromélique.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information »

- Symptômes

Les signes apparaissent 24 heures à 48 heures après l'ingestion et concernent les extrémités des membres de façon bilatérale et symétrique avec des rougeurs voire des œdèmes chauds, des dysesthésies (picotements et fourmillements), des douleurs paroxystiques parfois ressenties comme des brûlures. Cet ensemble symptomatologique est appelé érythermalgie. Elle est causée par une vasodilatation artériolaire importante entrainant un afflux sanguin dans la microcirculation (54, 67, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Des douleurs nocturnes, insomniantes, surtout aux membres inférieurs sont possibles (54, 67) (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). L'évolution des douleurs est non favorable sur plusieurs semaines voire plusieurs mois, rendant le patient quasi inexaminable (67, 197).

Ces douleurs finissent par s'atténuer lentement mais une gêne au port des chaussures persiste même après deux ans (54), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Les douleurs sont parfois tellement insupportables que des cas de suicide ont été répertoriés (67), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Des cas de décès ont également été recensés en raison de dénutrition, d'insomnie et de gangrène (54).

- Prise en charge

Les douleurs ne sont soulagées que par des bains glacés en évitant le contact avec la glace (195, 197), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). L'association d'aspirine à 2 g par jour, de clomipramine à

75 mg par jour et de morphine à 60 mg par jour, peut être utilisée en cas de douleurs rebelles (197, 209), (*et d'après le document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Cependant, les douleurs peuvent être résistantes aux antalgiques, et même à la morphine (54).

- Espèces responsables

L'espèce responsable, au Japon et en Corée, est le *Clitocybe acromelalga*. C'est en 1996 qu'apparait ce syndrome en Europe avec le *Clitocybe amoenolens* confondu avec *Lepista inversa* (54, 67, 195, 197).

5.3.6. Le syndrome myopathique ou rhabdomyolytique

Ce syndrome, inconnu jusqu'à récemment, apparait lors d'une consommation excessive (150 g par repas) et répétée sur plusieurs jours continus (2 à 4 jours) d'un champignon comestible : le *Tricholoma auratum* (54, 67, 195, 197).

Actuellement, les toxines incriminées ne sont pas encore identifiées (195). L'incubation dure un à trois jours après l'ingestion, puis survient une rhabdomyolyse des muscles striés plus spécifiquement identifiée par une élévation des CPK (créatinine phosphokinase) (54, 195, 197).

La période de latence est de 24 à 72 heures après le troisième ou quatrième repas (67). Le consommateur ressent alors des douleurs musculaires des membres inférieurs et une asthénie musculaire (67, 197). Des signes cliniques plus inconstants peuvent être présents tels que des nausées, des vomissements, des érythèmes du visage, des polypnées, de l'hypersudation sans hyperthermie, des troubles du rythme cardiaque voire de l'insuffisance cardiaque (197). Il n'y a pas de diarrhées dans ce syndrome (*d'après document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

À la suite de la rhabdomyolyse, se déclenche une libération de myoglobine dans le sang (myoglobinémie) et dans les urines (myoglobinurie) dont la teinte se fonce. La précipitation intra-tubulaire de la myoglobine engendre alors un risque d'insuffisance rénale tandis que la libération de potassium intra-cellulaire mène à une hyperkaliémie qui conduit à des arythmies (67) (*et d'après document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

Les quelques décès sont survenus dans un contexte de défaillance cardio-respiratoire sévère par nécrose des muscles striés du diaphragme et du myocarde (195).

Le traitement se fait par réhydratation et un rééquilibre ionique alcalinisant les urines. Une épuration extrarénale transitoire peut être nécessaire en cas d'insuffisance rénale aiguë (197) (*et d'après document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté pharmacie de Lille*). Ceci s'accompagne d'un suivi des CPK, de la créatinine, d'un ionogramme et d'ECG (197).

D'autres espèces peuvent être incriminées : le *Tricholoma equestre* [=*Tricholoma flavovirens*] (197) ou encore une espèce plus exotique la *Russula subnigricans* (54).

5.3.7. La dermatose à zébrures

La dermatite flagellaire est une toxidermie liée à un mécanisme immuno-allergique dû à la présence d'un glucane : le lentina (*voir* **Figure 146**). Elle survient après une consommation excessive de *Lentinula edodes* (shiitake) cru ou mal cuit. L'ensemble des symptômes apparait 12 à 15 heures après l'ingestion et se caractérise par une éruption cutanée dont la régression se fait le plus souvent en 3 à 21 jours. Cette éruption se manifeste par de petites papules extrêmement prurigineuses, érythémateuses voir purpuriques, disséminées et regroupées en figures linéaires semblables à des coups de fouet (197).

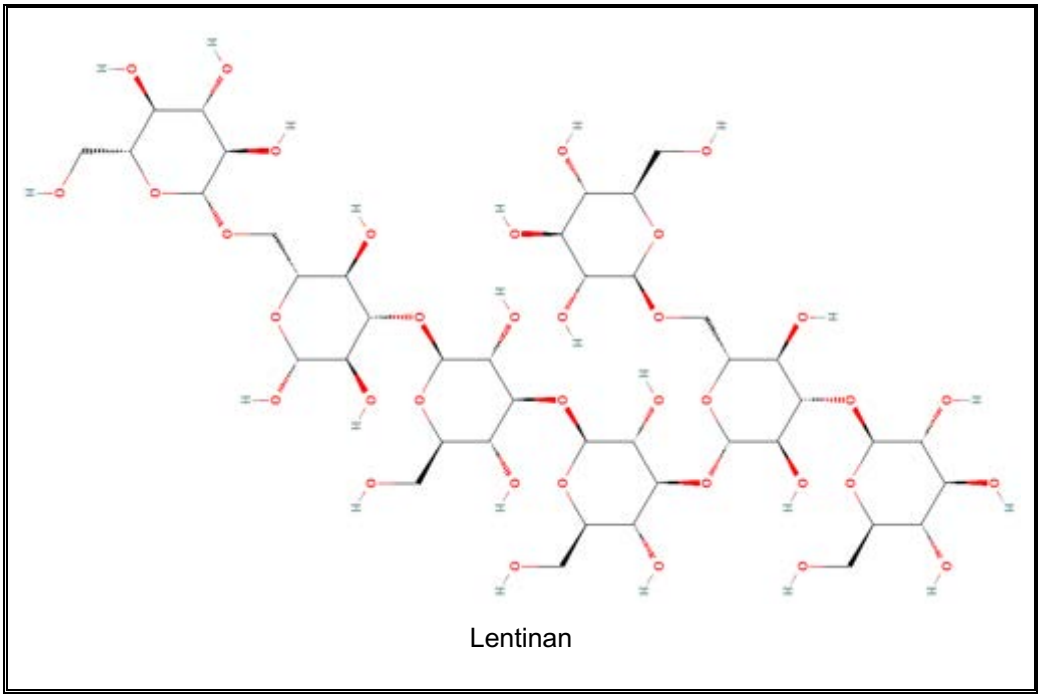


Figure 146 : Représentation du glucan : lentinan.
Source : tiré du site « Pubchem du national center for biotechnology information »

Le traitement antihistaminique peut soulager le prurit. Il est important d'éviter l'exposition au soleil qui, dans le cas contraire, aggraverait les lésions par photosensibilisation. À noter que les corticoïdes sont inefficaces (197).

5.3.8. Les syndromes particuliers d'incubation longue

Ces syndromes ont un traitement symptomatique et la mise en évidence vers le 6ème jour des lésions bilatérales des ganglions de la base du crâne et de la substance blanche sous cortical sera confirmé par un examen IRM (197).

- Syndrome d'encéphalopathie

Le délai d'incubation pour ce syndrome est de 6 à 8 heures (197). Les signes seront digestifs associés à une atteinte rénale avec des urines de couleur violette caractéristique et une atteinte hépatique modérée. À cela s'ajoute un syndrome neurologique identifiable par une somnolence, des troubles de l'équilibre et de la coordination (vertige et ataxie), des troubles visuels et une anomalie de l'EEG (195, 197). L'évolution vers la guérison est favorable (197).

Ce syndrome est provoqué par l'*Hapalopilus rutilans* contenant l'acide polyporique. L'*Hapalopilus rutilans* peut être *confondu* avec la *Fistulina hepatica* (54, 195, 197), (et *d'après document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

- Syndrome d'encéphalopathie convulsive

Il apparait 1 à 3 semaines après la consommation du *Pleurocybella porrigens*, confondu avec d'autres pleurotes comme *Pleurotus ostreatus* (54, 197). Cette espèce est cultivée au Japon, des cas ont tout de même été répertoriés en France (*d'après document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*). Un contexte d'insuffisance rénale peut être un terrain favorisant l'apparition des symptômes. Les signes cliniques seront neurologiques accompagnés de fatigue musculaire, de troubles de la coordination, de tremblements, d'une myoclonie, d'une parésie, d'une paralysie, de difficultés d'élocution, de troubles de la conscience et parfois d'un état comateux, ainsi que de convulsions (197).

5.4. Récapitulatifs

Pour clore ce chapitre sur les intoxications par mycétisme, voici un schéma récapitulatif (*voir* **Figure 147**) qui donne un aperçu des principaux syndromes pouvant être rencontrés (195–197), (*et d'après document inédit de Mr S. Welti, DU mycologie 2019, Faculté de pharmacie de Lille*).

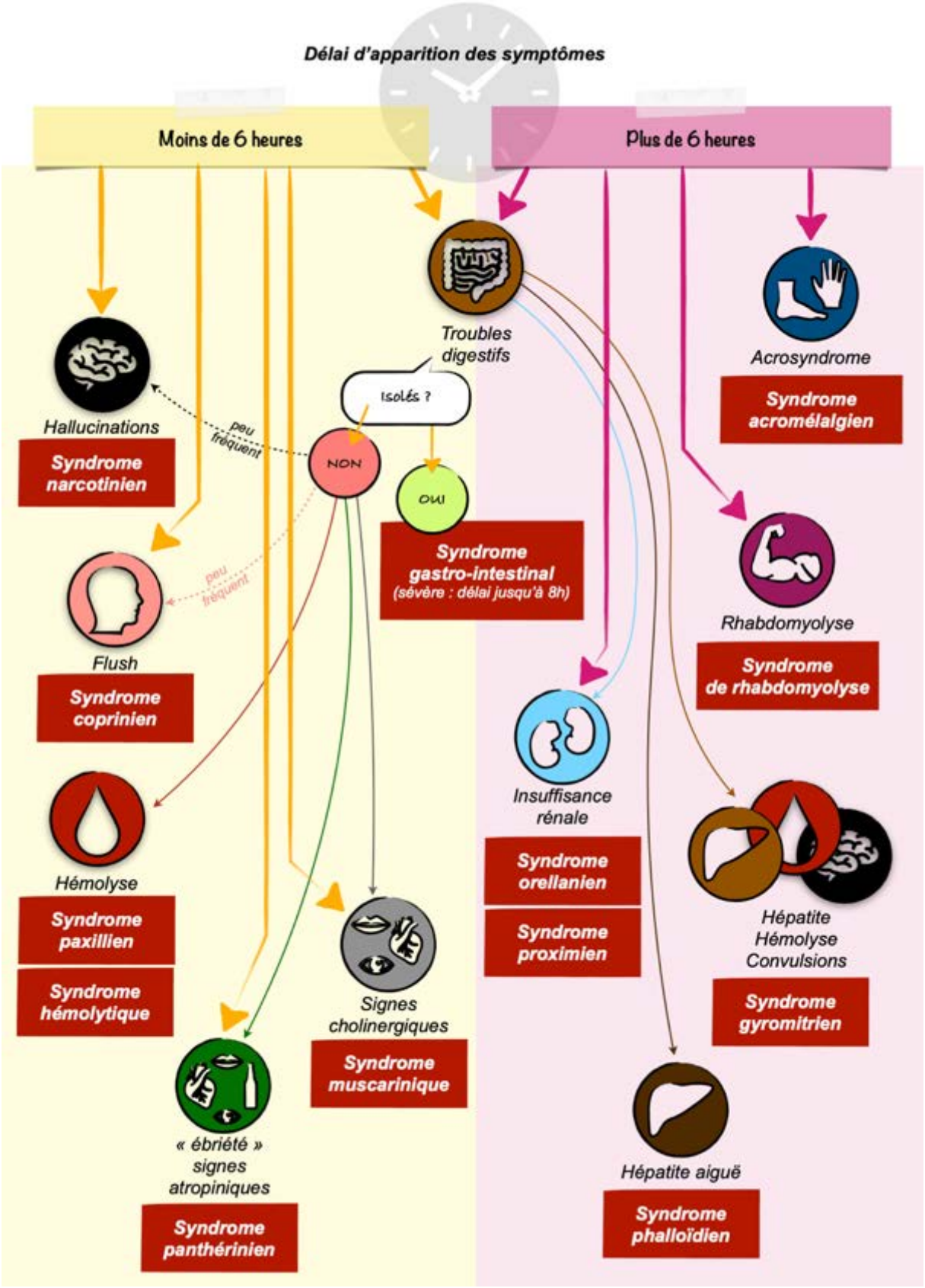


Figure 147 : Récapitulatif des principaux syndromes d'intoxications.
Source : figure de X. CZECH et N. VERDIN, schéma réalisé à partir d'un schéma du centre antipoison du CHR de Lille sur les intoxications.

6. Description des espèces rencontrées sur les deux sites

Ce chapitre est dédié à la description macroscopique et microscopique des espèces importantes, emblématiques ou remarquables des deux sites. Pour faciliter la lecture, ce chapitre est divisé en deux sous-parties. L'une traite des champignons de la Réserve Naturelle de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes, l'autre traite des champignons qui concernent la Réserve Naturelle de la Forteresse de Mimoyecques. Dans ces parties, la présentation des champignons est classée par famille selon la systématique actuelle. Toutefois, cette classification peut être amenée à changer avec les études en cours, notamment avec celles relatives à la biologie moléculaire.

Les listes des espèces repérées sur les sites entre 2020 et 2022 sont consultables dans la partie analyse. Il est à noter que certaines espèces de notre étude n'ont pas encore été confirmées à ce jour, elles doivent faire l'objet d'une étude prochaine en biologie moléculaire. Il s'agit pour l'essentiel d'espèces douteuses ou probablement d'espèces nouvelles non encore décrites. Ces champignons seront néanmoins présentés et décrits dans ce chapitre.

A l'issu de cette description, un chapitre est dédié à une discussion autour des espèces communes ou différentes entre les deux sites. Ce chapitre permettra également de conclure sur la valeur patrimoniale de chacun des deux sites.

Premier site : Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux calcaires de Wavrans-sur-l'Aa

6.1. Les espèces intéressantes rencontrées à Wavrans-sur-l'Aa entre 2020 et 2022

6.1.1. Les *Hygrophoraceae*

6.1.1.1. Rappels généraux sur les *Hygrophoraceae*

Les *Hygrophoraceae* appartiennent à la division des *Basidiomycota*, à la classe des *Agaricomycetes*, et appartenaient auparavant à l'ordre des *Tricholomatales*, mais ils sont actuellement classés dans l'ordre des *Hygrophorales* (54, 113) (*voir* **Tableau 43**).

DIVISION :	CLASSE :	SOUS-CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Agaricomycetidae*	*Hygrophorales*	*HYGROPHORACEAE*

Tableau 43 : Place des *Hygrophoraceae* au sein de la classification phylogénique.

- Ancienne classification

La classification de la famille des *Hygrophoraceae* a considérablement évolué ces dernières années. Auparavant, on classait sous la famille des *Hygrophoraceae*, des espèces à lames non libres relativement espacées, épaisses, de consistance molle ou cireuse et d'insertion variable mais jamais échancrées. Leurs revêtements étaient fréquemment lubrifiés à visqueux (54).

De même, on distinguait deux tribus : les *Hygrocybeae* et les *Hygrophoreae* (54).

✓ La tribu des *Hygrocybeae*

Sur le plan microscopique on rangeait, dans cette tribu des *Hygrocybeae*, des espèces comportant une trame des lames plus ou moins emmêlée ou plus ou moins irrégulière à parallèle. Les espèces de cette tribu sont pour l'essentiel saprotrophes ou (endo)mycorhiziques de graminées (54).

Au sein de cette tribu, on distinguait les genres : *Cuphophyllus* et *Hygrocybe*. Aujourd'hui cette tribu est toujours existante, néanmoins les *Cuphophyllus* ne semblent plus en faire partie (54).

Les *Cuphophyllus* ne comportent pas de couleurs très vives. Ils sont plutôt héliophiles et comportent des lames arquées-décurrentes* à trame enchevêtrée (54).

Les hygrocybes quant à eux, comportent souvent des couleurs plus vives et possèdent des lames non décurrentes à trame subrégulière. Ce sont également des espèces héliophiles (54).

✓ Les *Hygrophoreae*

Sur le plan microscopique, les *Hygrophoreae* se distinguaient par leur trame bilatérale plus ou au moins divergente vers le sous-hyménium. Cette tribu comportait notamment le genre *Hygrophorus* (54).

Le genre *Hygrophorus* comporte des espèces plutôt sylvatiques, (ecto)mycorhiziques. Les espèces sont souvent pâles ou dotées de couleurs assez ternes (54).

- Classification récente

Désormais, grâce à des études récentes, on distingue au sein de la famille des *Hygrophoraceae* plusieurs sous-familles et tribus réparties de cette manière :

- la sous-famille des *Hygrocyboideae*, à l'intérieur de laquelle se trouve les tribus des *Hygrocybeae*, des *Humidicuteae*, et la tribu des *Chromoserae* (113, 210) ;

- la sous-famille des *Hygrophoroideae*, contenant les tribus des *Chrysomphalineae*, et des *Hygrophoreae* (113, 210) ;

- la sous-famille des *Lichenomphalioideae* composée des tribus *Arrhenieae*, des *Lichenomphalieae*, et enfin des *Cantharelluleae* (113, 210).

Quelques genres rattachés à cette famille restent non classés dans ce schéma dans l'état actuel des connaissances, il s'agit des genres : *Ampulloclitocybe*, *Aphroditeola*, *Cuphophyllus*, *Demolomopsis*, *Phytoconis* (113) (**Annexe 4**).

6.1.1.2. Les *Hygrophoraceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Hygrophoraceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 44**.

NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
Cuphophyllus	*C. virgineus*
	C. ochraceopallidus
	C. cereopallidus
	C. fuscescens
	C. colemannianus
	C. fornicatus
Hygrocybe	*H. conica*
	H. pseudoconica
	H. konradii
	H. insipida

Tableau 44 : Synthèse des espèces appartenant aux *Hygrophoraceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

- ***Cuphophyllus virgineus* (Wulfen) Kovalenkon [= Cuphophyllus niveus] : l'hygrophore blanc**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Le *Cuphophyllus virgineus* possède un chapeau plus ou moins lubrifié pouvant atteindre jusqu'à 5(-9,5) cm de diamètre. Il est hémisphérique à obtus conique, puis peut être plat ou légèrement plan-convexe avec un centre déprimé à infundibuliforme. Parfois, la présence d'un léger mamelon peut être observée surtout à l'état jeune. Le chapeau est hygrophane, blanc, blanc ivoire, avec des couleurs crème au centre. Il est plutôt jaunissant en séchant. La marge du chapeau est aigüe, légèrement enroulée et striolée par transparence des lames à travers le chapeau allant jusqu'à mi-hauteur ou jusqu'au centre (54, 58, 79, 211) (*voir* **Figure 148**, **Photo 91**).

✓ Les lames

Les lames sont subespacées à espacées, épaisses et décurrentes à profondément décurrentes (54, 58, 79, 211, 212). Elles sont arquées, non ou faiblement interveinées, larges de 0,6(-0,9) cm (212). Elles sont de couleur blanche, ocre très pâle ou grisâtre (212) (*voir* **Photo 91**).

La sporée est blanc crème (212).

✓ Le stipe

Le stipe grêle est plein ou parfois creux, fistuleux. Il est tortueux, ferme et élastique, subcylindrique ou parfois atténué à la base. La surface du stipe est sèche. Il est capable d'atteindre jusqu'à 5(-9,0) cm de long et son diamètre peut atteindre jusqu'à 0,7(-1,5) cm. Il est blanc, plus ou moins ocré, blanc ivoire, avec parfois une teinte rosée à la base probablement lorsqu'il est parasité par des bactéries (54, 58, 79, 211–213) (*voir* **Figure 148**, **Photo 91**).

✓ La chair

La chair de ce *Cuphophyllus* est mince, ferme, blanche ou concolore à la surface, à odeur subnulle ou agréable voire une odeur de biscuit à la noix de coco une fois parasitée par des bactéries (54, 58, 79, 212). La chair immuable présente également une saveur agréable (58, 79, 212, 213). La chair du chapeau fait jusqu'à 0,3(-0,5) cm d'épaisseur (212).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores ont des dimensions comprises entre (6-)7 – 8,5(-9) x (4-)4,5 – 5(-6) µm (58). Selon certains auteurs, la taille des spores est comprise entre (8-)9 – 11(-12,5) x (3,5-)5 – 6(-7,5) µm, tétrasporie et bisporie confondue (212, 213). Toutefois, lors de la présence d'une bisporie, j'ai pu constater que certaines spores pouvaient atteindre des extrêmes allant jusqu'à 15 x 8 µm.

Les spores sont oblongues, ovoïde-oblongues, obovoïdes, elliptiques, lacryformes, ovoïdes, phaséoliformes, pyriformes ou cylindriques mais souvent rétrécies en partie (212) (*voir* **Figure 148**, **Photo 92**).

Selon mes observations, les spores semblent être subglobuleuses, subelliptiques, ou parfois lacriformes (larmiformes). La dépression supra-hilaire est également visible sur les spores en vue latérale (*voir* **Photo 92**).

L'appendice hilaire est large et obtus (212).

Les spores sont en majorité uninucléées (212).

✓ Les basides

Les basides sont élancées ou étroites. Elles mesurent 40 – 55 µm de long par (5-)6 – 7(-8) µm de large (213). Pour d'autres auteurs, les valeurs sont plutôt de l'ordre de 33 – 63 x 5,5 – 10 µm (212). Les basides sont étroites, claviformes tétrasporiques et bisporiques (212) (*voir* **Photo 92**).

J'ai pu constater de longs stérigmates pouvant aller jusqu'à 9 µm de long.

✓ La trame hyménophorale

La trame est enchevêtrée, irrégulière et non bilatérale, on distingue des hyphes en tous sens à ramifications à angle droit. On remarque la présence de nombreuses hyphes bouclées (211, 213). Les hyphes sont plutôt courtes, cylindriques avec des éléments enflés et mesurent 25 à 150(-220) µm de long et de 3 à 13(-17) µm de large (212).

✓ Les cystides

Cuphophyllus virgineus ne comporte pas de cystides (211, 212).

✓ L'epicutis

Ce champignon comporte un epicutis à hyphes grêles de 2 à 3 µm, en ixocutis ou ixotrichoderme peu développé (211, 213). Il fait 20 à 40 µm d'épaisseur. Les hyphes sont couchées avec quelques extrémités libres et elles mesurent 1,5 à 4 µm de large (212). J'ai pu constater sur une coupe, une épaisseur atteignant les 60 µm (*voir* **Photo 92**).

✓ Le *stipitipellis*

Le stipe présente des zones congophobes, c'est-à-dire qui ne fixent pas la coloration rouge Congo. Ce caractère atteste la présence d'une gélification (*voir* **Photo 92**).

Le *stipitipellis* est un peu différencié, de type cutis, constitué d'hyphes couchées de 2 à 4,5 µm de large (212).

✓ Les pigments

Lors de mes observations, j'ai noté la présence d'un pigment zébrant incrustant. Ce pigment incrustant est parfois assez épais prenant alors l'aspect de plaques (*voir* **Photo 92**).

✓ Les boucles

Elles sont généralement présentes au moins à la base des basides tétrasporiques et parfois absentes lorsque le basidiome et bisporique (212) (*voir* **Photo 92**).

- Habitat et type trophique

Le *Cuphophyllus virgineus* est une espèce tardive, automnale et même hivernale (observable de août à janvier). Il peut être rencontré dans des habitats de type pelouse (graminicole) ou dans des prairies non fertilisées plutôt calcicoles y compris les vieilles pelouses. Les spécimens sont souvent regroupés en un petit

nombre (54, 58, 79). C'est une espèce qui n'est pas très difficile quant à son habitat, elle n'est donc pas un bon indicateur écologique (58).

Ce champignon est un saprophyte (113).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon a été observé en novembre 2019 sur la parcelle 910 et 976 ainsi qu'en novembre 2020 sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 45**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-4-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Cuphophyllus virgineus*** (Wulfen : Fr.) Kovalenkon
CV191119-25-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Cuphophyllus virgineus*** (Wulfen : Fr.) Kovalenkon
CV141120-6-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Cuphophyllus virgineus*** (Wulfen : Fr.) Kovalenkon
CV141120-10-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Cuphophyllus virgineus*** (Wulfen : Fr.) Kovalenkon

Tableau 45 : Observations du *Cuphophyllus virgineus* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

Cette espèce est relativement commune et fait l'objet de nombreuses mentions à l'échelle régionale. Elle a été retrouvée dans le Nord, l'Oise, la Somme, le Pas-de-Calais et l'Aisne (113). Il s'agit d'une espèce très courante à assez rare en fonction des milieux (CC-AR) (54).

- Commentaires

Ce champignon est comestible, cependant il conviendra d'éviter sa consommation. En effet, il existe un risque accru de confusions avec les clitocybes blancs praticoles toxiques (responsables d'un syndrome muscarinien) (54, 79).

Le *Cuphophyllus virgineus* peut être confondu avec le *Cuphophyllus russocoriaceus*, à la différence que celui-ci est plus jaunâtre et composé d'une senteur de bois de cèdre. Il est éventuellement confondu avec le *Cuphophyllus fuscescens* qui lui comporte un centre brun sur son chapeau. Enfin une confusion est possible avec le *Cuphophyllus ochraceopallidus* qui est lui également plus jaunâtre (58).



Photo 91 : *Cuphophyllus virgineus*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa et RNR de la forteresse de Mimoyecques, Novembre 2019 et Novembre 2020.
Photographie de N. VERDIN et X. CZECH.

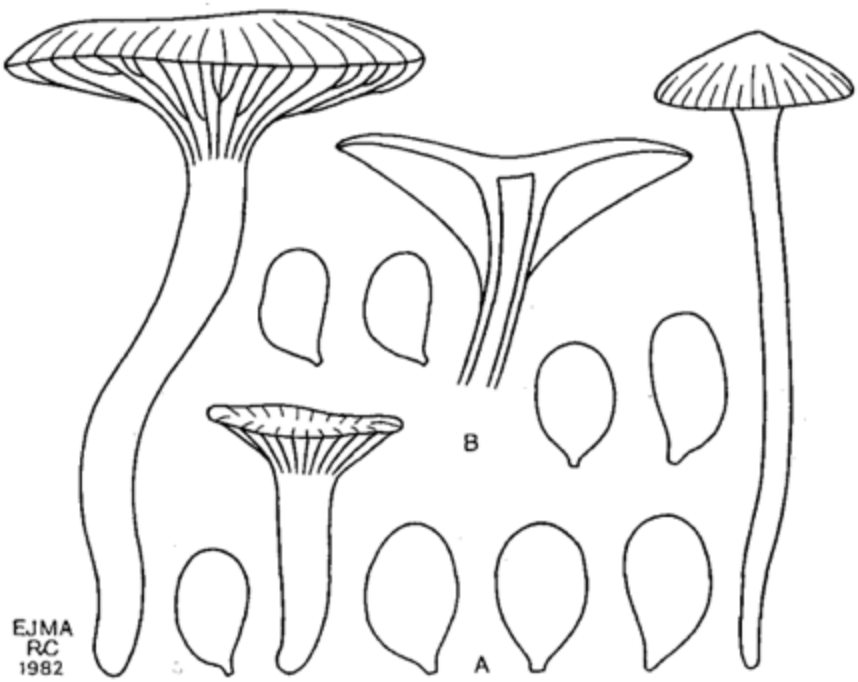


Figure 148 : Représentation du sporophore de *Cuphophyllus virgineus*, de ses spores issues de basides bisporiques (A), et de ses spores issues de basides tétrasporiques (B).
Source : dessins tirés de (212).

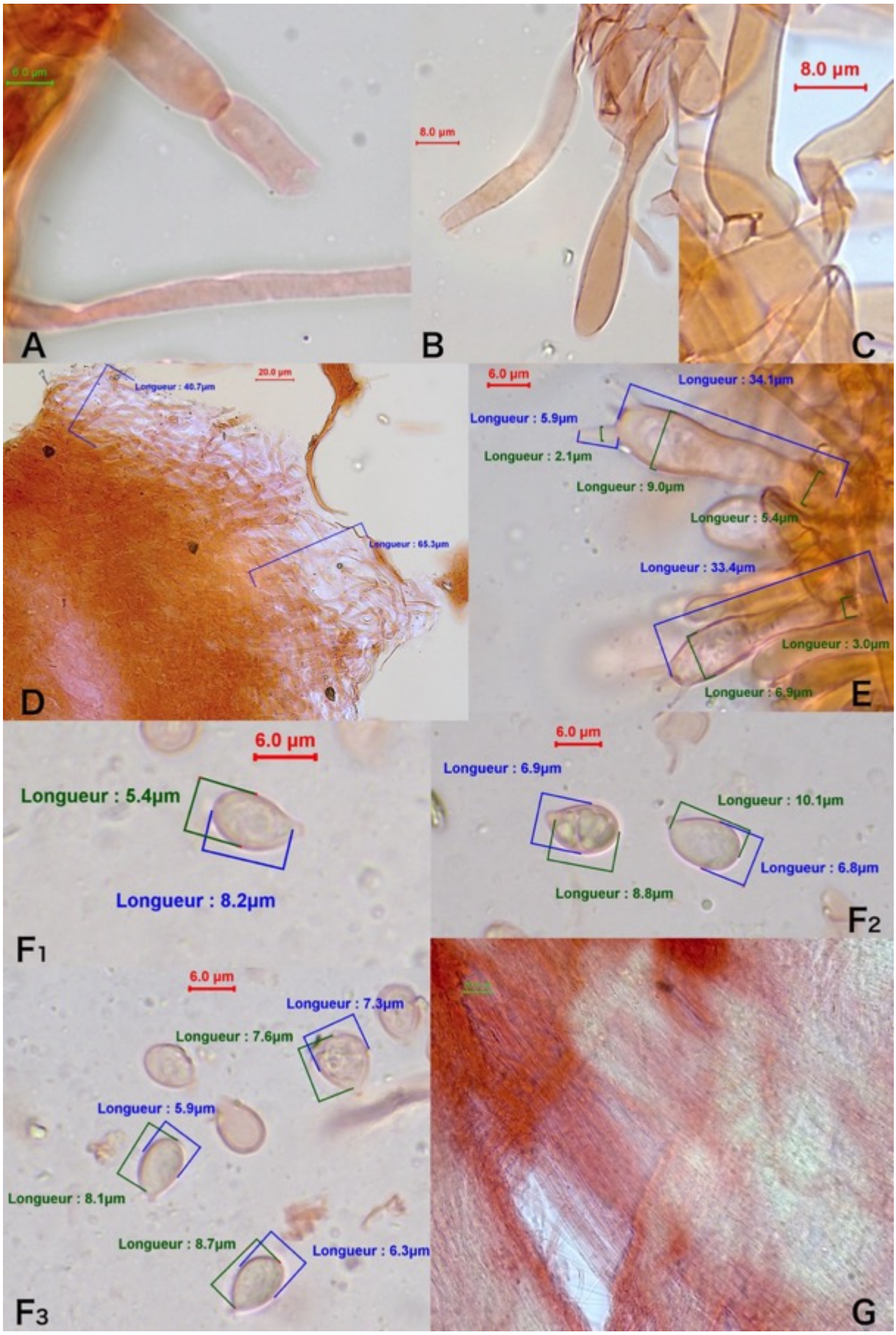


Photo 92 : A et B : pigment incrustant zébrant ; C : boucle ; D : *pileipellis ;* E : basides ; F_1 à F_3 : spores ; G : *stipitipellis*.
Photographies de X. CZECH.

- ***Cuphophyllus ochraceopallidus* (P.D. Orton) Bon**

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Le *Cuphophyllus ochraceopallidus* possède un chapeau pouvant atteindre les 5 cm de diamètre. Il est peu charnu ou vite déprimé. La marge est nettement striée notamment par l'humidité. Il est souvent de couleur crème ocracé au disque dans un premier temps. Hygrophane, les couleurs peuvent varier au séchage. Ainsi, la marge peut rester longtemps plus colorée en couronne en séchant (213). Le revêtement du chapeau est soyeux (54, 213) (*voir* **Photo 93**).

✓ Les lames

Les lames sont plutôt banales ou arquées et décurrentes (211, 213). Elles sont de couleur crème pâle ou subconcolores en séchant (213) (*voir* **Photo 93**).

✓ Le stipe

Le stipe peut atteindre jusqu'à 6 cm de long et jusqu'à 0,5 cm de diamètre. Il est plus atténué à la base. Il est plutôt glabre. Il est subconcolore au reste mais sa base est parfois plus ocrée (213) (*voir* **Photo 93**).

✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair est pâle, blanche, à odeur sub-nulle, voire légère et agréable (211, 213). La saveur est douce et assimilable à un goût de noisette (213).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les dimensions des spores du *Cuphophyllus ochraceopallidus* sont comprises entre (7-)8 – 10(-11) x 4 – 5(-5,5) µm. J'ai pu observer lors de mes déterminations microscopiques des tailles pouvant avoisiner les 6 à 6,5 µm de largeur. Elles sont elliptiques à subcylindracées (212, 213) voire subglobuleuses et présentent un petit apicule (*voir* **Photo 94**).

✓ Les basides

Les spores sont issues de basides tétra-sporiques (213). J'ai toutefois observé la présence de basides bi-sporiques. Les basides peuvent parfois être bouclées (*voir* **Photo 94**).

✓ Les cystides

Quelques cheilocystides variables peuvent être entremêlées aux basides (213). Il est possible d'observer également quelques queues de trame plus ou moins clavées (213) (*voir* **Photo 94**).

✓ L'epicutis

L'epicutis est subtrichodermique à hyphes emmêlées, subégales, parfois réfringentes, d'un diamètre de 5 à 8(10) µm. Les hyphes peuvent être bouclées (213) (*voir* **Photo 94**).

J'ai pu observer une légère lubrification au niveau de l'epicutis (*voir* **Photo 94**).

✓ Les pigments

J'ai noté également la présence d'un pigment incrustant et parfois zébrant dans les lames (*voir* **Photo 94**).

- Habitat et type trophique

Le *Cuphophyllus ochraceopallidus* est une espèce que l'on peut retrouver sur les pelouses, depuis le littoral jusqu'en zone alpine (213).

Ce champignon est saprophyte (113).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon a été observé en novembre 2019 sur la parcelle 910 ainsi qu'en novembre 2020 sur cette même parcelle (*voir* **Tableau 46**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-17-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Cuphophyllus ochraceopallidus*** (P.D. Orton) Bon
CV071120-4-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Cuphophyllus ochraceopallidus*** (P.D. Orton) Bon

Tableau 46 : Observations du *Cuphophyllus ochraceopallidus* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

Cette espèce est relativement commune et fait l'objet de nombreuses mentions à l'échelle régionale. Elle a été retrouvée dans le Nord entre 2002 et 2014, le Pas-de-Calais entre 1998 et 2016 et la Somme entre 1984 et 2014 (113).

- Commentaires

Ce champignon est comestible. Il est réputé comme étant un meilleur comestible que le *Cuphophyllus virgineus*. Cependant, il est souvent confondu avec ce dernier et pourrait être confondu avec des clitocybes praticoles (213).

Le *Cuphophyllus ochraceopallidus* peut être également confondu avec le *Cuphophyllus cereopallidus*. Ces deux espèces sont presque identiques, à la différence que *Cuphophyllus ochraceopallidus* est plus sec et plus strié (54). Cependant une confirmation microscopique est recommandée pour les distinguer. En microscopie, les spores de *Cuphophyllus ceropallidus* sont plus petites et présentent une forme elliptique à sublarmiforme. *Cuphophyllus cereopalidus* présente également un revêtement à hyphes plus grêles (213). Ces deux espèces présentent également une différence dans la taille de leurs basides respectives. En effet, les basides de *Cuphophyllus ochraceopallidus* seraient en moyenne un peu plus longues et plus larges : 35 – 54 µm x 5,5 – 8 µm (211).



Photo 93 : *Cuphophyllus ochraceopallidus*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, Novembre 2019 et 2020. Photographies de N. VERDIN et X. CZECH.

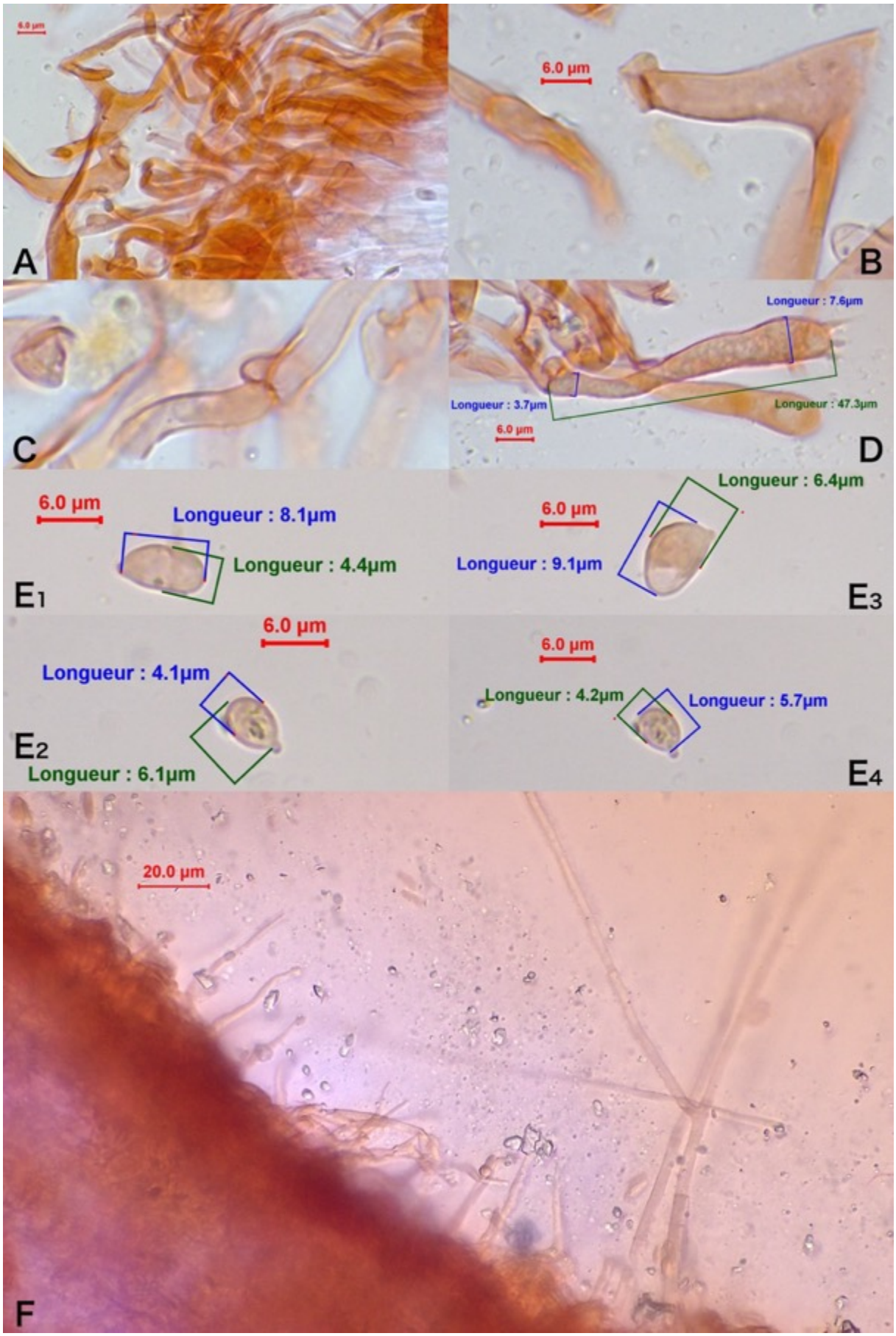


Photo 94 : A : *pileipellis* ; B : pigment pariétal incrustant ; C : boucle ; D : baside tétrasporique ; E_1 à E_4 : spores ; F : queues de trame.
Photographies de X. CZECH.

- ***Hygrocybe cereopallida* (Clémençon) P. Roux & Eyssartier (2011) : l'hygrophore cireux pâle**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

L'*Hygrocybe cereopallida* possède un chapeau de 1,5 à 3 cm et peut atteindre 4,5 cm de diamètre au maximum. Il peut être plan ou convexe, de couleur blanc crème, très légèrement ocracé au disque. Hygrophane, il peut pâlir un peu à partir de la marge, ou devenir entièrement crème à ivorien en séchant. Il est lubrifié et peut paraître striolé surtout avec l'humidité (54, 211, 213) (*voir* **Photo 95**).

✓ Les lames

Les lames sont décurrentes, de couleur blanc crème, subconcolores au chapeau et un peu fuscescentes avec l'âge (54, 213) (*voir* **Photo 95**).

✓ Le stipe

Le stipe subégal ou atténué à la base, peut atteindre les 5 cm de long et 0,5 de diamètre. Il est glabre ou plus ou moins strigeux à la base, de couleur blanc pâle à crème ocracé (54, 213) (*voir* **Photo 95**).

✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair est de couleur blanche, inodore et de saveur douce (211).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores de cet hygrocybe mesurent entre (5,5-)7 – 8(-9) x (3,5-)4 – 5(-5,5) µm. Elles sont elliptiques à sublarmiformes (212, 213). La trame des lames, observée sur les échantillons, était de type emmêlée (*voir* **Photo 96**).

✓ Les basides

Les basides sont tétrasporiques mêlées à quelques basides bisporiques. Leur taille est comprise entre 32 à 44 µm de longueur et entre 5,5 à 7,3 µm de largeur (211) ou 25 – 35(-40) x 6 – 8 (212) (*voir* **Photo 96**).

Sur l'échantillon CV111120-4-P910, des basides unisporées ont été observées.

✓ Les cystides

Cette espèce ne comporte pas de cystide (211).

✓ L'epicutis

L'epicutis est composé d'hyphes grêles de 1 à 3(4) µm, plus ou moins couchées, parallèles et gélifiées (ixocutis) (211–213). De plus les hyphes présentent des boucles (211) (*voir* **Photo 96**).

✓ Les pigments

J'ai également constaté la présence d'un pigment incrustant-zébrant sur de nombreuses hyphes (*voir* **Photo 96**).

- Habitat et type trophique

Cet hygrocybe saprotrophe est retrouvé dans les pelouses (54, 113, 213).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon assez rare à rare (54) a été observé en Novembre 2020 sur parcelle 910 (*voir* **Tableau 47**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV071120-8-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier
CV111120-4-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier
CV111120-16-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier
CV261120-06-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier
CV261120-07-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier
CV261120-08-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier
CV261120-09-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier
CV261120-10-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier
CV261120-11-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Hygrocybe cereopallida*** (Clémençon) P. Roux & Eyssartier

Tableau 47 : Observations de l'*Hygrocybe cereopallida* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

Cette espèce est relativement commune et fait l'objet de nombreuses mentions à l'échelle régionale. Elle a été retrouvée dans le Nord, le Pas-de-Calais et la Somme (113).

- Commentaires

Cuphophyllus cereopallidus (Clémençon) Bon (1985) [1984] est devenu un synonyme de *Hygrocybe cereopallida* (Clémençon) P. Roux & Eyssartier.

Il existerait une forme *Bisporiger* décrite par Marcel Bon, caractérisée par une bisporie majoritaire, des hyphes non bouclées et des spores atteignant 10(-11) x 5,5(-6) µm (113, 213).

Cuphophyllus cereopallidus fait partie de la catégorie 3 de la Liste rouge de niveau 1. Elle correspond aux espèces menacées répondant à l'un des critères suivants : espèce soit rare ou dispersée venant plutôt dans des biotopes menacés ou espèce assez rare à rare ayant assez fortement régressé depuis le début du siècle (depuis les années 60 pour les départements du Nord-Pas-De-Calais) (214).



Photo 95 : *Hygrocybe cereopallida* [=*Cuphophyllus Cereopallidus*], RNN de Wavrans-sur-l'Aa, Novembre 2020 et 2021.
Photographies de N. VERDIN et X. CZECH.

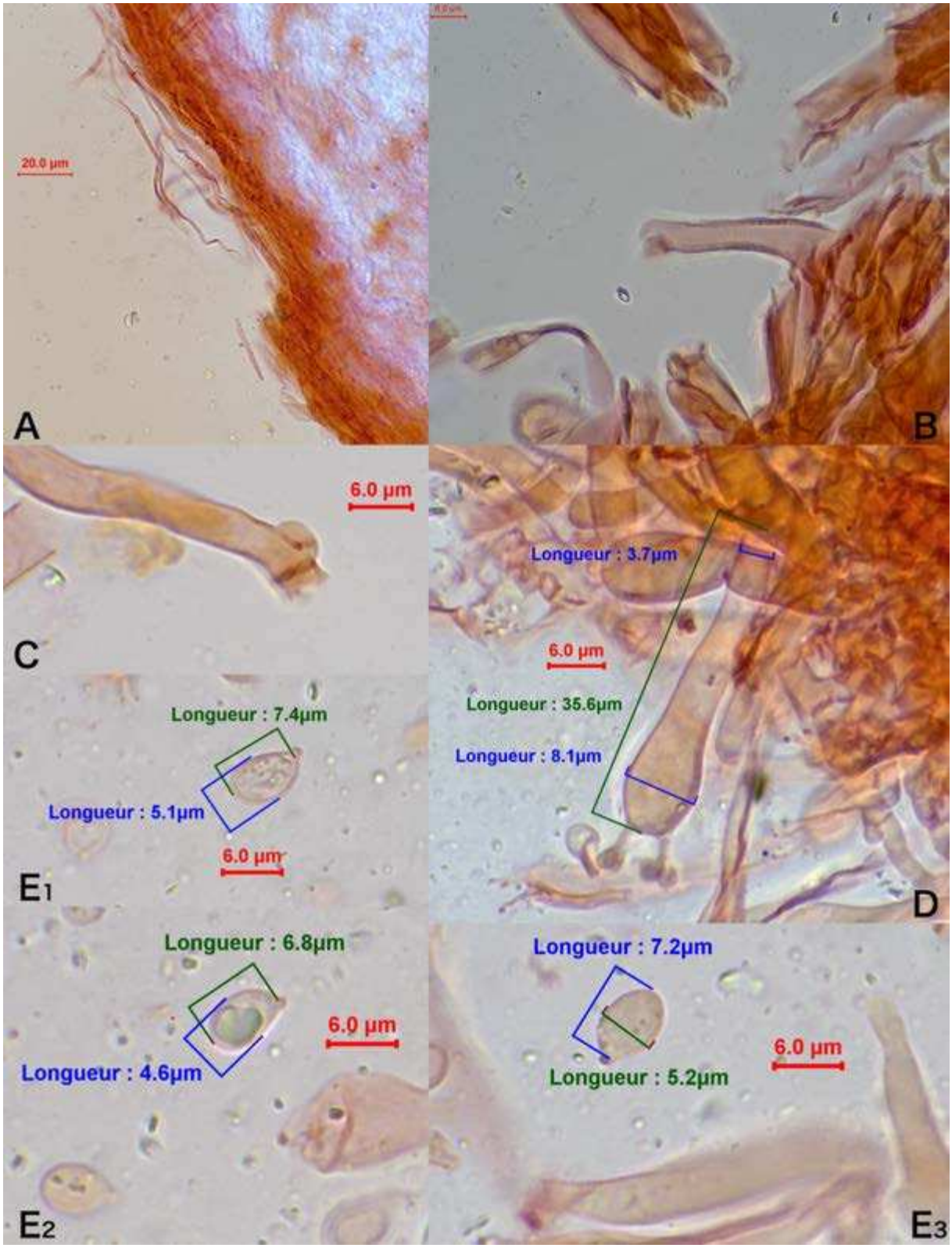


Photo 96 : A : *pileipellis* ; B : pigment pariétal incrustant ; C : boucle ; D : baside tétrasporique ; E_1 à E_3 : spores.
Photographies de X. CZECH.

- ***Cuphophyllus colemannianus* (Bloxam) M. Bon : l'hygrophore de Coleman**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Le chapeau du *Cuphophyllus colemannianus* peut atteindre (3-)5 à 7 cm voire jusqu'à 10 cm de diamètre. Il est charnu, brillant, lisse, cireux à l'état sec voire faiblement visqueux et collant à l'état humide (54, 58, 84, 212, 213, 215). Il est hémisphérique, convexe, à conique aplati puis plan-convexe à déprimé et souvent mamelonné (54, 58, 84, 212, 213, 215). Sa marge n'est pas striée mais parfois un peu cannelée à légèrement ondulée (54, 58, 84, 213, 215). Des stries plus foncées, par transparence des lames à travers le chapeau, peuvent toutefois apparaître jusqu'au 1/10 ou 2/3 du rayon lorsqu'il est imbu (212). Cette marge est retroussée et fissile surtout vers la fin du développement du champignon (54, 58, 84, 213, 215). Le chapeau est hygrophane (212). Sa couleur brun moyen à brun foncé, à brun-rougeâtre est répartie de manière uniforme mais peut pâlir et devenir gris-rosé, ocre en séchant à partir de la marge (54, 58, 84, 213, 215) (*voir* **Figure 149**).

✓ Les lames

Les lames décurrentes sont souvent fortement espacées et très interveinées ou anastomosées (54, 212, 216). Elles sont d'abord arquées et décurrentes, puis courtement décurrentes. Les lames sont épaisses, elles font 0,8 cm de large (212).

Elles sont subconcolores ou plus pâles, gris brunâtre très pâle à brun pâle à bord blanchâtre, mais elles ne sont pas entièrement blanchâtres (54, 212, 216).

Les lames sont bien souvent furquées (212). En effet, j'ai pu également constater sur quelques récoltes la présence occasionnelle de lames pouvant se terminer de manière bifide au niveau de la marge.

La sporée est blanche ou blanc crème (212).

✓ Le stipe

Le stipe mesure bien souvent jusqu'à 6 cm de long en moyenne mais peut atteindre les 11 cm au maximum. Son diamètre est compris entre 0,4 à 0,6 µm et peut atteindre 1,2 cm au maximum. Il est cylindrique et relativement égal sur toute sa longueur (54, 212, 213, 215), ou effilé vers le bas (212). Il est plein puis creux ou fistuleux avec l'âge. Sa surface est lisse, brillante (215) et glabre. Parfois, il est comprimé et canaliculé (212). Il est blanchâtre à très légèrement beige, brunâtre pâle par endroits et sec (54, 212). Selon Marcel Bon, le stipe prend des couleurs plutôt blanc rosâtre à brunâtre pâle (213) (*voir* **Figure 149**).

✓ La chair

Sa chair est pâle, blanchâtre ou un peu crème rosâtre à subconcolore en surface (54, 213). L'odeur est nulle sur les sujets frais mais peut devenir désagréable en vieillissant ou rappeler celle de *Russula xerempelina* (212, 213).

La chair est plutôt ferme dans le chapeau avec une épaisseur de 0,5 cm et tirant davantage vers le brun pâle et celle du pied est plutôt fibrilleuse et blanche (212).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores de ce *Cuphophyllus* sont elliptiques, certaines subglobuleuses, avec un apicule obtus (212, 213). Elles sont lisses, hyalines, guttulées et mesurent (7-)8 – 10(-11) µm de long par 6 – 7(-8) µm de large (213). D'après certains auteurs, les extrêmes des valeurs basses sont de 6 µm pour la longueur et de 4 µm pour la largeur (58, 212). J'ai également identifié des spores d'une largeur comprise entre 5 à 5,8 µm. L'apicule excentré mesure jusqu'à 1 µm de long (*voir* **Figure 149**, **Photo 99**).

Les spores observées sur mes récoltes étaient parfois uni-guttulées d'une grosse guttule réfringente.

✓ Les basides

Les basides sont tétrasporiques, bouclées, étroitement clavées et mesurent 39 à 64 µm de long sur 6 à 9,5 µm de large (212, 215). Cependant lors de mes observations, j'ai pu mesurer une largeur de 2 µm à la base et de 12 µm au niveau de la partie la plus renflée. Les stérigmates sont plutôt larges et ont une longueur de 5 à 6 µm (voir **Photo 99**).

Il arrive que les basides présentes, soient tri-, bi- ou unisporées et mélangées avec des basides tétrasporées (212).

✓ Les cystides

Cette espèce ne contient pas de cystides (212, 215).

✓ Le *stipitipellis*

Le stipe comportait des zones congophobes, ce qui suppose une certaine sublubrification par endroits, même s'il est en principe sec (*voir* **Photo 99**).

C'est un cutis mal différencié constitué d'hyphes couchées, de 2 à 5 µm de large (212) (*voir* **Photo 99**).

✓ La trame des lames

La trame des lames est emmêlée, irrégulière, constituée d'éléments cylindriques ou enflés de 40 – 190 x 4 – 15 µm (212, 215,219, 221).

De plus, l'espèce présente des boucles sur les hyphes (212, 215) (*voir* **Photo 99**).

✓ L'epicutis

L'epicutis est de type ixotrichoderme, surtout au niveau du disque (213). Il est composé d'hyphes cylindriques de 2 à 5 µm de large (212, 213). Les hyphes sont hyalines ou avec un pigment intracellulaire brun pâle qui est principalement dans la couche supérieure du *pileitrama* (212) (*voir* **Photo 99**).

La couche du *pileipellis* représente 30 à 110 µm d'épaisseur (212).

Pour d'autres auteurs, le *pileipellis* est plus un ixocutis (212).

✓ La pigmentation

J'ai noté également la présence d'un pigment pariétal sur les hyphes (*voir* **Photo 99**).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe pousse essentiellement sur des pelouses calcicoles (54, 113, 216) non fertilisées et les fourrés calcaires, surtout de septembre à novembre (58). Il affectionne particulièrement les pentes où la craie est affleurante (216).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, cette espèce rare à très rare (54) a été observée en novembre 2019, en novembre 2020, ainsi qu'en novembre 2021 sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 48**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-9-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Cuphophyllus colemaniannus*** (Bloxam) M. Bon
CV261120-01-176	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Cuphophyllus colemaniannus*** (Bloxam) M. Bon
CV261120-02-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Cuphophyllus colemaniannus*** (Bloxam) M. Bon
CV261120-03-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Cuphophyllus colemaniannus*** (Bloxam) M. Bon
CV261120-04-P1976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Cuphophyllus colemaniannus*** (Bloxam) M. Bon
CV021121-1-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-02	910	***Cuphophyllus colemaniannus*** (Bloxam) M. Bon
CV111121-1-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Cuphophyllus colemaniannus*** (Bloxam) M. Bon

Tableau 48 : Observations du *Cuphophyllus colemannianus* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Il a été localisé également dans le Nord et la Somme (113).

- Commentaires

Cuphophyllus colemannianus peut être confondu avec *Cuphophyllus fuscescens*. Ce dernier est plus pâle avec le centre du chapeau brunâtre (58).

En tant que valeur patrimoniale, le *Cuphophyllus colemannianus* est une espèce caractéristique, c'est-à-dire une espèce à valeur écologique médiocre mais liée à des conditions déterminées, et caractéristique d'association d'espèces plus rares. La présence de ces espèces sur un site doit inciter à y rechercher plus spécifiquement les espèces déterminantes ou parapluie associées au même habitat (216).

C'est une espèce qui appartient également à la Liste rouge de niveau 2 (LR2) (216).

Selon le site de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN), *Cuphophyllus colemannianus* appartient, dans la Liste rouge des champignons supérieurs menacés en Alsace, à la catégorie EN dans l'échelle UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), c'est-à-dire menacée (en danger) car l'espèce présente un risque très élevé d'extinction dans la nature, en raison du fait que n'importe quel critère de A à E (de la catégorie EN) est remplie (54, 217).

Ces critères de l'UICN relèvent de paramètres quantitatifs à savoir :

- A : déclin de la population (passé, présent, ou prévu pour l'avenir) (54) ;
- B : taille de l'aire de répartition (diminution, fragmentation ou fluctuation) (54) ;
- C : population de petite taille (réduction, fragmentation ou fluctuation) (54) ;
- D : population de taille très réduite ou aire de répartition très réduite (54) ;
- E : analyse quantitative du risque d'extinction (par exemple étude de viabilité de population) (54).

D'après le site de l'INPN, cette espèce menacée appartient également à la catégorie VU (vulnérable) dans la Liste rouge mondiale des espèces menacées (217). Ce *Cuphophyllus*, présente donc un risque élevé d'extinction dans la nature, en raison du fait que n'importe quel des critères de A à E (de la catégorie VU) est rempli (54).



Photo 97 : *Cuphophyllus colemannianus*, RNN de Wravrans-sur-l'Aa, Novembre 2021. Photographie de N. VERDIN.



Photo 98 : Lames inter-veinées du *Cuphophyllus colemannianus*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, Novembre 2021.
Photographie de N. VERDIN.

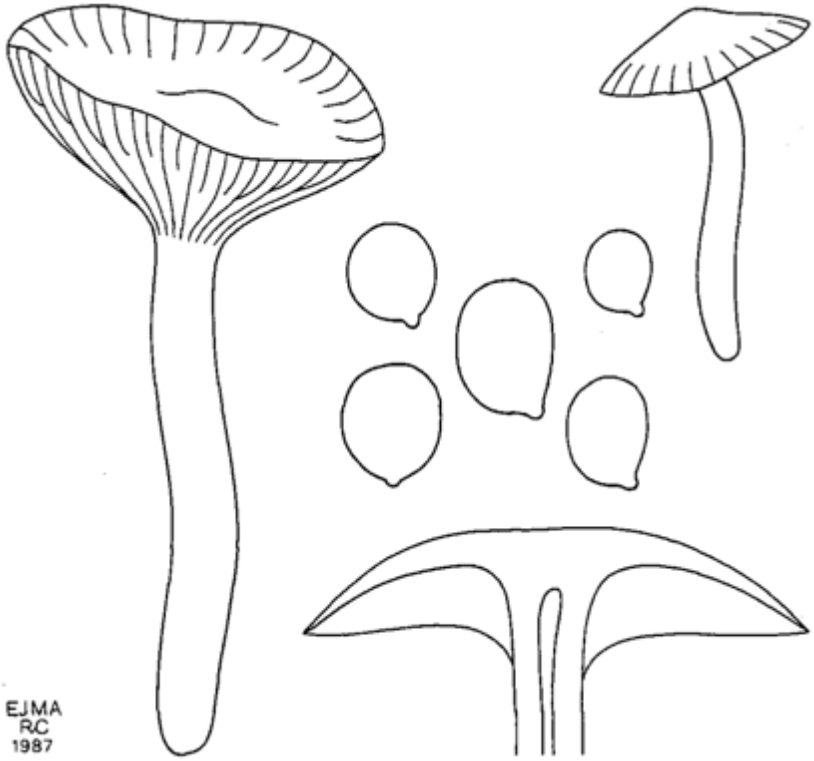


Figure 149 : Représentations du sporophore et des spores de *Cuphophyllus colemannianus*.
Source : dessins tirés de (212).

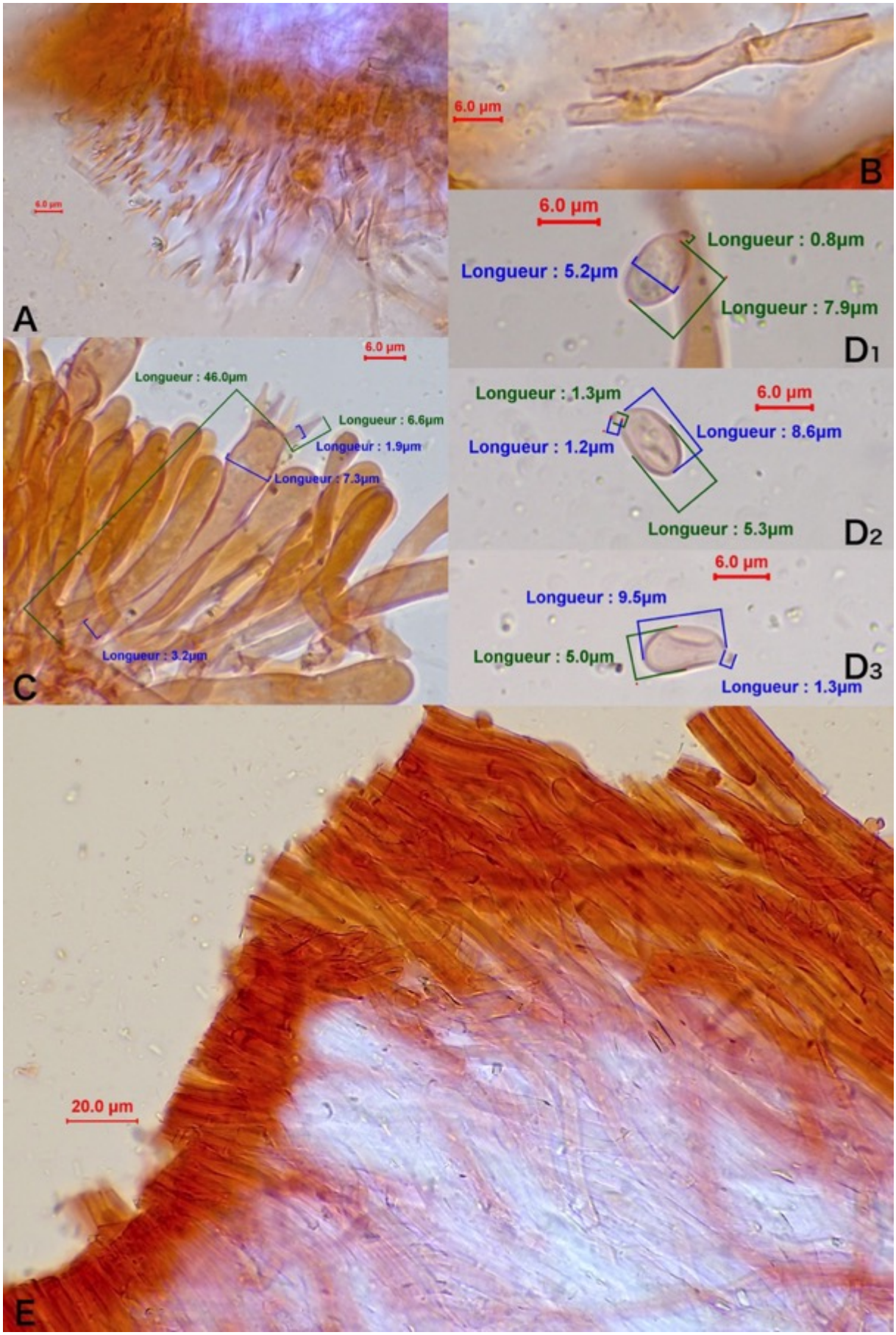


Photo 99 : A : *pileipellis* ; B : boucle, C : baside tétrasporique ; D_1 à D_3 : spores ; E : *stipitipellis*. Photographies de X. CZECH.

- ***Cuphophyllus fuscescens* (Bresadola) Bon : l'hygrophore brunâtre**

  - Description macroscopique

    - ✓ Le *pileus*

Le chapeau bassement convexe, puis campanulé à étalé, parfois un peu mamelonné, lisse et mat (215) peut atteindre les 5 cm de diamètre. Le chapeau hygrophane est brun à gris brunâtre, beige, à ocracé avec une marge fine plus claire avec le temps. La marge est peu ou non striée (54, 84, 213) et légèrement relevée avec l'âge (212, 215) (*voir* **Photo 100**).

- ✓ Les lames

Les lames décurrentes sont blanchâtres à ocre grisâtre pâle (54, 213, 215). Elles sont perçues par certains auteurs comme étant plutôt blanc crème ochracé à gris, larges et quelques-unes d'entre-elles comme fourchues (215) (*voir* **Photo 100**).

- ✓ Le stipe

Le stipe mesure entre 1 à 3 cm de longueur, et jusqu'à 5 cm maximum. Il est relativement grêle, cylindrique et atteint en général entre 0,2 et 0,4 cm et jusqu'à 0,7 cm de diamètre. Il est de couleur crème blanchâtre à ocre grisâtre pâle (54, 213, 215) (*voir* **Photo 100**).

- ✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair est pâle, blanchâtre à crème mais un peu brunâtre vers l'extérieur, elle est inodore (54, 213). Pour certains auteurs, la chair présente une odeur herbacée et une saveur douce (215).

  - Description microscopique

    - ✓ Les spores

Les spores sont elliptiques, lisses, hyalines, guttulées (54, 213, 215), elles mesurent (8)9 – 11(12) µm de longueur par 5 – 6(7) µm (213). Pour d'autres auteurs elles mesurent (6,5)7,0 – 13,0(-15,5) x (4,0-)4,5 – 6,5(-7,0) µm (*voir* **Photo 101**).

- ✓ Les basides

Les basides sont étroitement clavées, de 43 – 50 µm de longueur, par 5 – 7,5 µm de large. Les basides sont tétrasporiques et bouclées (213). J'ai pu observer de longues stérigmates allant jusqu'à 10 µm de longueur (*voir* **Photo 101**).

- ✓ La trame des lames

La trame des lames est irrégulière (213, 215).

✓ Les cystides

D'après la littérature, il semblerait ne pas y avoir de cystides (215).

✓ L'epicutis

L'epicutis en ixocutis possède des hyphes de 3 à 4 µm de diamètre. Celles-ci rappellent donc celles que l'on peut observer chez l'*Hygrocybe cereopallida* [= *Cuphophyllus cereopallidus*] (213) (*voir* **Photo 101**).

✓ Les boucles

J'ai pu observer des boucles au niveau des hyphes (*voir* **Photo 101**).

- Habitat et type trophique

Le *Cuphophyllus fuscescens* est un champignon saprotrophe que l'on peut rencontrer sur les pelouses calcaires, les dunes fixées, et jusqu'en prairie subalpine (54, 113, 213). Il pousse de manière solitaire ou subgrégaire.

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon a été relevé une seule fois en novembre 2020 sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 49**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV141120-9-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Cuphophyllus fuscescens*** (Bresadola) Bon

Tableau 49 : Observations de *Cuphophyllus fuscescens* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

Il est réputé rare à très rare (54). Toutefois, de nombreuses mentions de *Cuphophyllus fuscescens* figurent dans l'inventaire régionale. En effet, il a déjà été inventorié à plusieurs reprises dans le Pas-de-Calais, dans le Nord et la Somme, de 1969 à aujourd'hui (113).

Cuphophyllus fuscescens appartient à la catégorie 4 de la Liste rouge de niveau 2, correspondant aux espèces potentiellement menacées ou vulnérables. Elle remplit donc l'un de ces critères : il s'agit soit d'une espèce rare ou très rare, sans tendance manifeste actuelle à se rarifier et venant dans des habitats spécialement menacés pour le moment, ou d'une espèce connue par une seule récolte dans la région et de ce fait potentiellement menacée (surtout dans le cas de stations sensibles ou vulnérables) (214).



Photo 100 : Photographie de *Cuphophyllus fuscescens*.
Photographie de Pascal RIBOLLET.

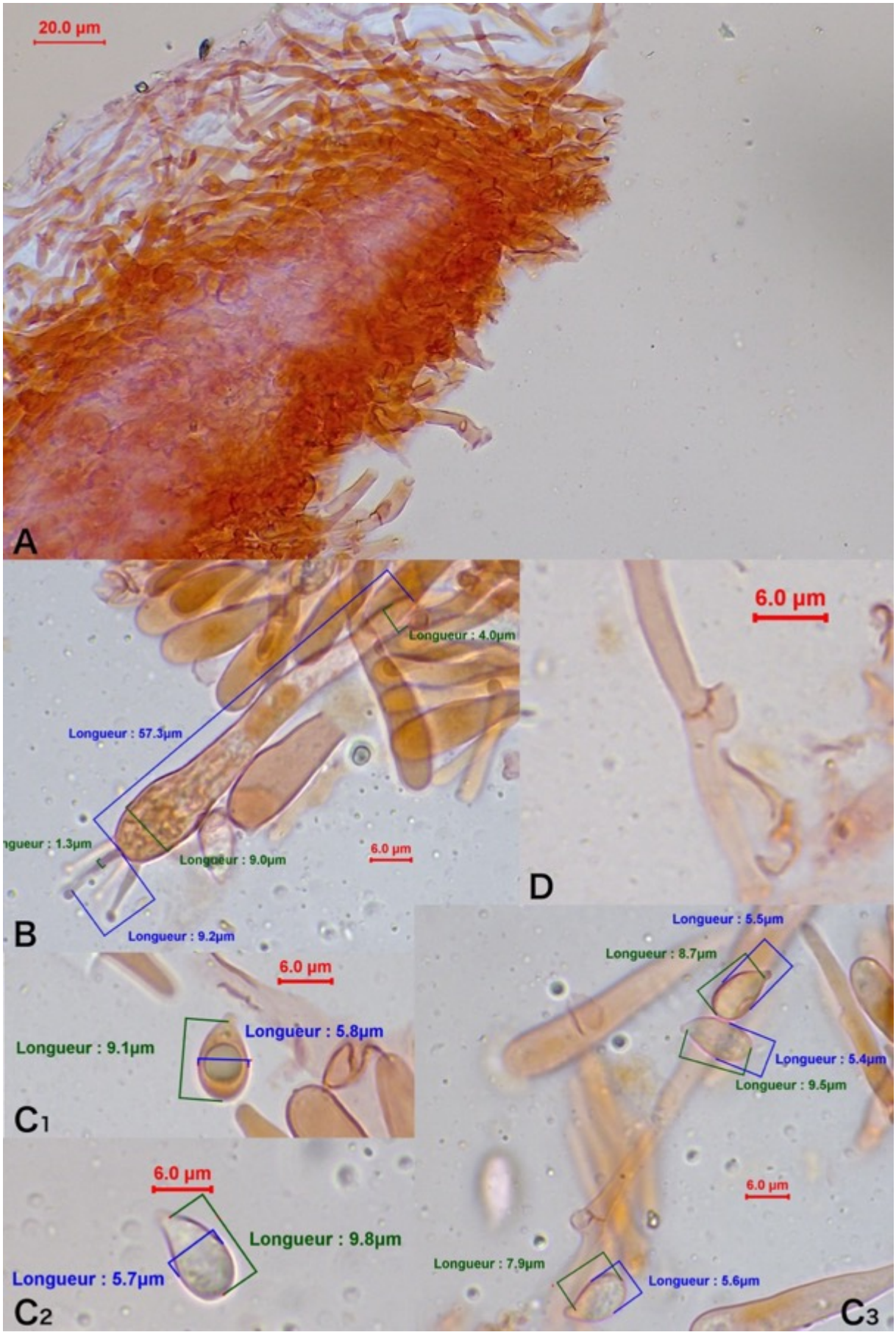


Photo 101 : A : ixocutis ; B : baside tétrasporique ; C_1 à C_3 : spores ; D : boucle.
Photographies de X. CZECH.

- ***Cuphophyllus fornicatus* (Fries) Lodge, Padamsee & Vizzini [= *Hygrocybe fornicata* (Fries) Singer]: l'hygrocybe velouté**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Cette espèce immuable possède un chapeau qui peut atteindre 3 à 8 cm de diamètre et exceptionnellement jusqu'à 10 cm. Le chapeau est convexe sub-mamelonné, plus ou moins conique puis plan. La marge est souvent légèrement révolutée. Il est faiblement hygrophane, de couleur pâle, blanc, blanc ivoire à centre gris ocracé ou ocre brunâtre. Ce champignon présente une cuticule un peu fibrillo-soyeuse et à peine lubrifiée ou vite sèche (54, 212, 213). Il n'est pas strié même par transparence (212). Le chapeau est lisse à fibrilleux (216) (*voir* **Figure 150**, **Photo 102**).

✓ Les lames

Les lames sont un peu ventrues, ascendantes, plus ou moins adnées ou adnexées* (54, 212, 213), quelques auteurs parlent de lames parfois échancrées (58, 212, 216). Elles sont de couleur blanchâtre à grisâtre (54, 216), assez épaisses (216) et légèrement distantes. Elles sont larges jusqu'à 0,8 cm. Elles ne sont pas interveinées (212) (*voir* **Figure 150**, **Photo 102**).

La sporée est blanche (212).

✓ Le stipe

Le stipe mesure 8 à 10 cm de longueur maximum par 0,6 à 1,2 cm de diamètre maximum. Il est cylindrique, plein ou fistuleux, fibrillo-strié dans le sens de la longueur et aérifère. Il est blanchâtre et brunâtre sur la partie basse (54, 212, 213, 216) (*voir* **Figure 150**, **Photo 102**).

✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair est blanche et inodore (54, 213, 216) ou potentiellement terreuse (213, 216), douce-aromatique ou à odeur de maïs frais. La chair du chapeau est épaisse jusqu'à 0,4 cm. Elle est plutôt ferme. Le goût est faible (212).

  - Description microscopique

    ✓ Les spores

Les spores uninucléés, mesurent entre 6 – 7,5(-9,5) µm de longueur et (4-)4,5 – 5(-6) µm de large (58, 213). Elles sont de forme elliptique ou oblongue (Q entre 1,5 à 1,7) (213). Elles sont parfois légèrement phaséoliformes (212) (*voir* **Figure 150**, **Photo 103**).

Certaines spores que j'ai pu observer, me paraissaient être également subelliptiques ou sublarmiformes (*voir* **Photo 103**).

✓ L'epicutis

L'epicutis est composé d'hyphes plus ou moins articulées et enchevêtrées aux extrémités libres de dimensions égales ou plus obtuses, parfois un peu fasciculées (213). C'est un cutis de 40 – 55 µm d'épaisseur, constitué d'hyphes couchées de 2 à 4 µm de large. Les hyphes supérieures sont légèrement gélatinisées (212) (*voir* **Photo 103**).

✓ Les basides

Les basides mesurent 35 – 44 x 7 – 8,5 µm. Elles sont étroites, clavées à tétrasporiques (212) (*voir* **Photo 103**).

J'ai constaté sur mes coupes microscopiques, la présence de basides tétrasporiques avec occasionnellement des basides bisporiques (*voir* **Photo 103**).

✓ La trame hyménophorale

Elle est sub-régulière, composée d'éléments subcylindriques de 48 – 130 x 4 – 14 µm (212).

✓ Les cystides

Les cystides sont absentes dans cette espèce (212).

✓ Le *stipitipellis*

Il correspond à un cutis peu différencié, composé d'hyphes couchées de 2,5 à 6 µm de large (212).

J'ai noté la présence d'une légère gélatinisation sur les hyphes superficielles du *stipitipellis* lors de l'observation de mes échantillons (*voir* **Photo 103**).

✓ Les boucles

Les hyphes sont pourvues de boucles (212) (*voir* **Photo 103**).

- Habitat et type trophique

L'*Hygrocybe fornicata* est un champignon saprotrophe que l'on rencontre surtout sur dans les endroits gramineux, plutôt neutrocalcicoles, comme les prairies non fertilisées calcaires ou dans les broussailles (113, 216). Il pousse de manière solitaire ou subgrégaire (212).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon a été relevé en novembre 2019 sur la parcelle 910 et 976.

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-16-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Cuphophyllus fornicatus var streptopus*** (Fries)
CV191119-28-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Cuphophyllus fornicatus*** (Fries) Lodge, Padamsee & Vizzini

Tableau 50 : Observations du *Cuphophyllus fornicatus* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

Le *Cuphophyllus fornicatus* est considéré comme rare (54). Il a déjà été inventorié dans le Nord, le Pas-de-Calais, dans l'Oise, et la Somme (113).

- Commentaires

Cette espèce est très polymorphe (213).

Chez *Cuphophyllus fornicatus*, anciennement *Dermolomopsis fornicata*, des variétés existent également. Leurs couleurs sont plus ou moins brunes ou sombres, au moins vers le disque. Leur cuticule est souvent fibrillo-vergetée et la marge fissile. Le chapeau attendra difficilement les 6 à 7 cm maximum. Leur odeur terreuse est souvent plus marquée. Enfin les spores sont parfois plus larges ou plus longues : (6-)7,5 – 9(-10) x (4,5-)5 – 6(-7) µm (213).

Le *Cuphophyllus fornicatus var streptopus* se différencie par sa chair immuable ou tendant à jaunir vers la base, non brunissante en exsiccata (213). Le chapeau est conique fibrilleux dans des tons plus sombres à savoir gris pâle, gris brunâtre, gris ocre, gris olive, gris-brun foncé, brun jaunâtre (113, 212). La marge est plus pâle, parfois même blanchâtre, virant parfois légèrement au rose par endroits. Les spores mesurent 5,5 – 8,5 x (3,5-)4,0 – 6,0 µm. Les basides sont tétrasporiques parfois mélangées à quelques-unes bisporiques. Il est solitaire ou subgrégaire (212) et se rencontre plutôt dans le milieu forestier (113) (*voir* **Figure 150**, **Photo 102**, **Photo 104**).

Le *Cuphophyllus fornicatus var clivalis*, se différencie par sa tendance plus pâle, au rosissement au niveau des lames ou de la base du stipe avec un brunissement plus ou moins sombre en exsiccata (212, 213).

L’espèce *Cuphophyllus fornicatus* appartient à la Liste rouge de niveau 1 (LR1) (216). D’après la Liste rouge des champignons menacés de la région du Nord-Pas-de-Calais, cette espèce fait partie de la catégorie niveau 1 correspondant aux espèces menacées d’extinction. Ces espèces classées LR1 correspondent à des espèces très rares strictement limitées à des biotopes eux-mêmes fortement menacés ou à des espèces rares à très rares, ayant subi une très forte régression depuis le début du siècle (depuis les années 60 pour le département du Nord-Pas-de-Calais) ou des espèces non revues depuis 1985 (214). Cette catégorie 1 sur l’échelle de l’UICN correspond à celle dénommée CR (menacée de façon critique = menacée d’extinction) c’est-à-dire présentant un risque extrêmement élevé d’extinction dans la nature en raison du fait que n’importe quel critère de A à E (de la catégorie CR) est rempli (54).

Cette espèce *fornicatus* est considérée comme une espèce à valeur patrimoniale déterminante. Une espèce dite « déterminante » correspond à des espèces qui possèdent une valeur écologique forte ou moyenne et à déterminabilité élevée à moyenne. Elle peut correspondre également à des espèces caractéristiques de mycocoenoses riches en espèces, ou à des espèces compagnes de mycocoenoses rares. Elles peut correspondre aussi à des espèces préférentielles de milieux rares ou vulnérables ou enfin des espèces faciles à observer, ou demandant une recherche orientée mais déterminable *in situ* (216).



Photo 102 : Photographie de *Cuphophyllus fornicatus* à gauche et photographies de *Cuphophyllus fornicatus var streptopus* à droite.
Photographie de N. VERDIN.

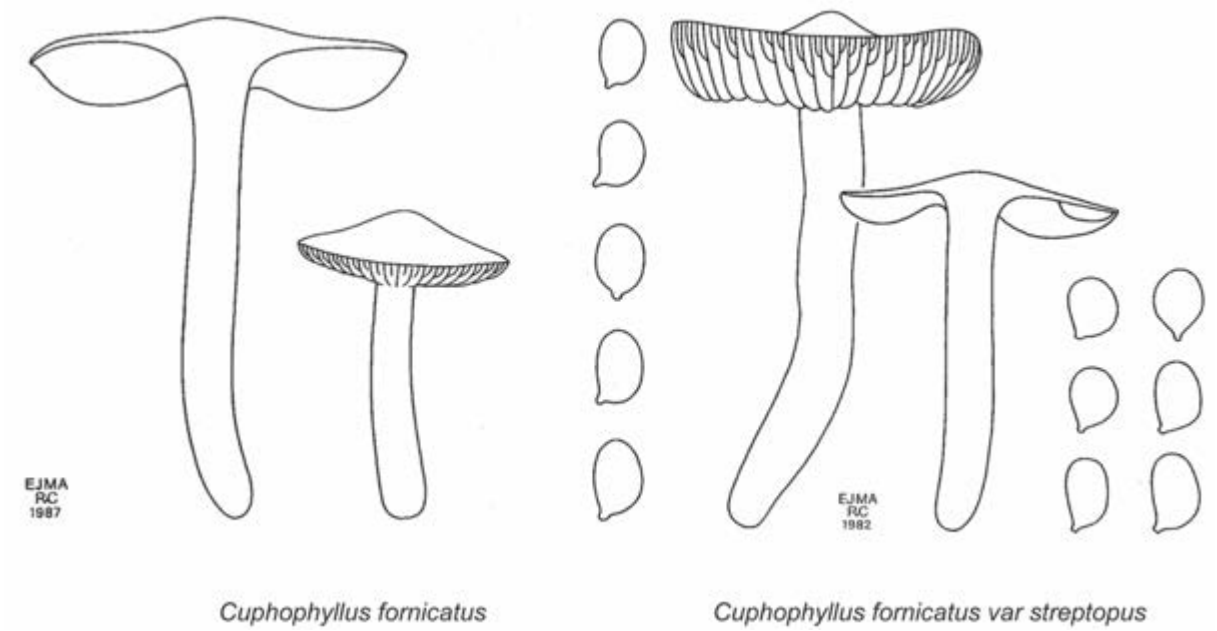


Figure 150 : Représentation du sporophore de *Cuphophyllus fornicatus*, de ses spores et de sa variété *streptopus*.
Source : dessins tirés de (212).

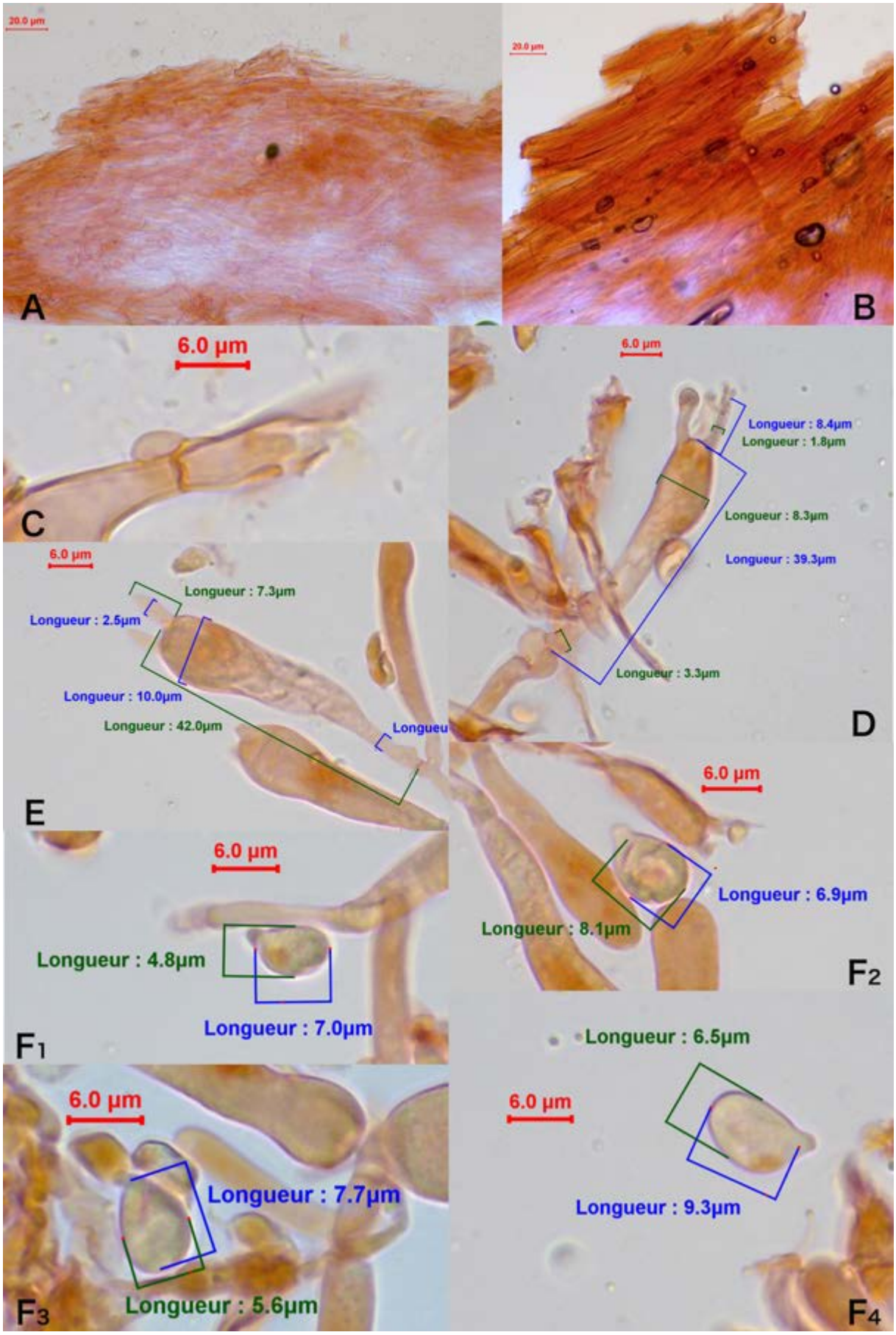


Photo 103 : A : *pileipellis* ; B : *stipitipellis* ; C : boucle ; D : baside tétrasporique ; E : baside bisporique ; F_1 à F_4 : spores de *Cuphophyllus fornicatus*.
Photographies de X. CZECH.

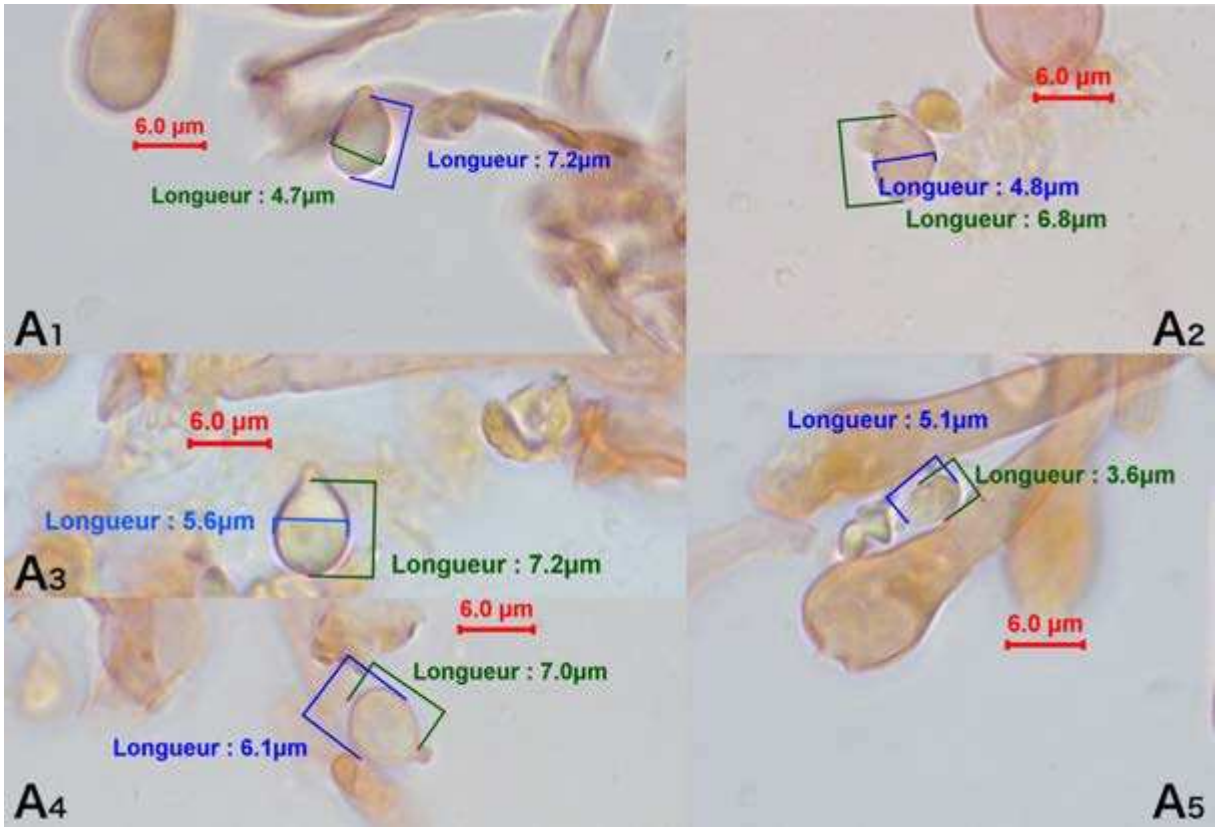


Photo 104 : A_1 à A_5 : spores de *Cuphophyllus fornicatus var streptocus*.
Photographies de X. CZECH.

- ***Hygrocybe conica* (J.C. Sch) Kummer : l'hygrocybe conique**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Il présente un chapeau conique, campanulé, plus ou moins aigu, irrégulier, qui s'étale progressivement, gardant toujours un mamelon prononcé au centre (54, 79). Le chapeau atteint des dimensions de 2 à 4 cm de diamètre avec un maximum de 5 cm (54, 212, 213). Il est fibrilleux radialement (212). La marge ondulée du chapeau, est plus ou moins striée par transparence jusqu'au ¼ du rayon et découpée en lobes profonds qui atteignent parfois presque le mamelon (79, 212). Il est incisé dans les basidiomes vétustes. La cuticule est hygrophane, glabre à sublubrifiée donnant alors un aspect luisant, plus ou moins visqueux à l'humidité. Les teintes sont rouge vif ponceau ou tomate (54, 212, 213, 218) et peuvent pâlir de l'orangé vif (corail) (213) au jaune-orangé (58, 79). Le champignon a tendance à noircir à maturité (54, 79), ou après qu'il ait été manipulé ou à la suite de gelées (58) (*voir* **Photo 105**).

✓ Les lames

Les lames ventrues sont plutôt sublibres voire adnées de couleur plus ou moins jaune blanchâtre, jaune ou orangée puis grisonnante avec l'âge (54, 79, 213, 218). Elles présentent une épaisseur et un espacement typique des hygrophores (79). Elles sont plutôt ventrues (212) (*voir* **Photo 105**).

✓ La sporée

La sporée obtenue est de couleur blanche (79, 212).

✓ Le stipe

Le stipe élancé est parfois creux, concolore ou parfois de couleur jaune flammé d'orangé et noircissant avec l'âge (54, 79). Le stipe présente des mensurations de 3 à 6(-7) cm de long sur 0,3 à 0,5(-0,7) cm de large (54, 213). Il est d'aspect fibrilleux/fibreux, rayé dans le sens de la longueur, se découpant ainsi en lanières (79), aqueux ou fragile. Le pied présente aussi plus ou moins une viscosité (58) (*voir* **Photo 105**).

✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair est mince, fragile et cassante, aqueuse, jaune sous la cuticule et blanchâtre au moins dans la moelle (79, 213). Elle est également noircissante (54, 213). La chair ne comporte pas d'odeur nette (79), ou est faiblement acide à fruitée. Le goût est plutôt doux (212).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent 14(-16) µm de long et 8(-9) µm de large (213). D'autres auteurs parlent de mesures correspondant à 8,5 – 10(-12) x 5 – 6,5(-8) µm (58). Les spores sont cylindracées parfois étranglées (213). Pour d'autres, elles sont aussi elliptiques, oblongues à ovoïdes parfois phaséoliformes ou pyriformes et dotées d'un apicule large et obtus (212) (*voir* **Photo 106**).

Les spores sont en majorité binucléées (212).

Certaines spores observées lors des identifications étaient multi guttulées pouvant faire penser à tort à des granulations externes.

✓ Les basides

Les spores sont portées par des basides bisporiques ou parfois tétrasporiques (213). Les basides ont pour dimensions 28 – 50 x 7,5 – 14 µm. Elles sont étroites et clavées (212) (*voir* **Photo 106**).

Les basidioles sont fréquentes, élancées et subcylindriques (212).

✓ Les cystides

L'*Hygrocybe conica* ne présente pas de cheilocystides (211).

✓ La trame hyménophorale

La trame est strictement régulière, composée d'éléments tubuliformes de 600 à 2400 µm de long sur 14 à 32 µm de large. Ils sont effilés aux deux extrémités, et accompagnés d'hyphes vasculaires tortueuses, réfringentes de 3 à 9 µm de large (212).

✓ L'epicutis

L'epicutis comporte des hyphes grêles de 2 à 3 µm de diamètre (213) ou de 3 à 8 µm de large (212). Elles ne sont pas ou peu gélifiées (cutis à ixocutis) mais sont parfois réfringentes à sub-congophobes (212, 213). Les hyphes sont couchées, radiales avec des éléments cylindriques (212) (*voir* **Photo 106**).

Les hyphes sous-jacentes sont fusiformes et des boucles peuvent être présentes, mais sont rares (213).

Le pileipellis est épais de 40 µm (212).

✓ Le *stipitipellis*

C'est un cutis jusqu'à 25 µm d'épaisseur, constitué d'hyphes couchées avec des éléments cylindriques de 3 à 6,5 µm de large (212).

✓ Les boucles

Elles sont présentes dans les basidiomes tétrasporiques et seraient absentes dans les basidiomes bisporiques (212) (*voir* **Photo 106**).

✓ Autres observations

Lors de l'observation de l'échantillon, une présence de zones congophobes a été constatée sur le pied, témoignant la présence d'une légère gélification. La présence d'un pigment incrustant, au sein de la chair du chapeau et des lames, est également à noter.

- Habitat et type trophique

Il s'agit d'une espèce saprophyte héliophile des pelouses, des lieux graminicoles, subsylvatiques (54, 113, 213), mais aussi dans les prairies non fertilisées et le long des chemins (58).

L'espèce est très courante à assez rare. Cette espèce peut être observée dès la fin du printemps, dans les prairies et les pâturages, mais elle est surtout commune en été et en automne (79).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon a été observé en novembre 2020 sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 51**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV111120-9-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Hygrocybe conica*** (J.C. Sch : Fr.) Kummer

Tableau 51 : Observations de l'*Hygrocybe conica* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

Il a été localisé également dans les départements du Nord, du Pas-de-Calais, de l'Oise, de l'Aisne et dans la Somme (113).

- Commentaires

Anciennement, l'*Hygrocybe conica* portait le nom d'*Hygrophorus conicus* (79).

Des variétés existent à savoir la variété *tristis* (hygrocybe triste), devenue *Hygrocybe pseudoconica var tristis*, et qui présente un chapeau conique d'environ 4

cm de diamètre, de couleur jaune sale à orangé terne puis noircissant. Les lames sont pâles, jaunâtres puis grisonnantes. Le stipe, plus volumineux, mesure 10 cm de long sur 1,5 cm de large et possède une couleur jaunâtre à orange terne noircissant. La chair est plutôt grisonnante (54). Elle présente uniquement des basides tétrasporiques, bouclées produisant des spores elliptiques ou subphaséolées de taille comprise entre (8-)9 – 10,5(-12) x 5 – 7 µm (213).

La variété *chloroides* est définie par les mêmes caractères que l'*Hygrocybe conica*, à la différence que sa couleur est jaune citrin voire sulfurin à reflets verdâtres (54, 213). Les basides sont uniquement bisporiques et donnent des spores elliptiques à cylindro-étranglées de dimensions (9-)10 – 13(-15) x 6 – 8 µm. Dans cette variété les boucles sont absentes (213).

Une autre variété est *Hygrocybe conica var minor*. Elle est caractérisée par ses basides majoritairement tétrasporiques produisant des spores cylindracées à elliptiques de 10 – 12 x 5 – 6 µm. Cette variété présente des boucles. Le noircissement est plus lent et les lames ont tendance à rougir avec l'âge par le sinus. L'arête des lames reste longtemps jaune, mais en quelques heures après la cueillette, elles deviennent entièrement rouge sombre. La différence réside également dans l'habitat qui concerne pour cette variété, les dunes et les sables fixés de l'intérieur (211).

L'*Hygrocybe conica* ne doit pas être confondu avec l'*Hygrocybe conicoides* qui, est pourvu de lames rougeâtres et de spores légèrement différentes, et qui est réparti largement dans les zones dunaires de juin à novembre (58).



Photo 105 : Photographies de *Hygrocybe conica*.
Photographies de N. VERDIN.

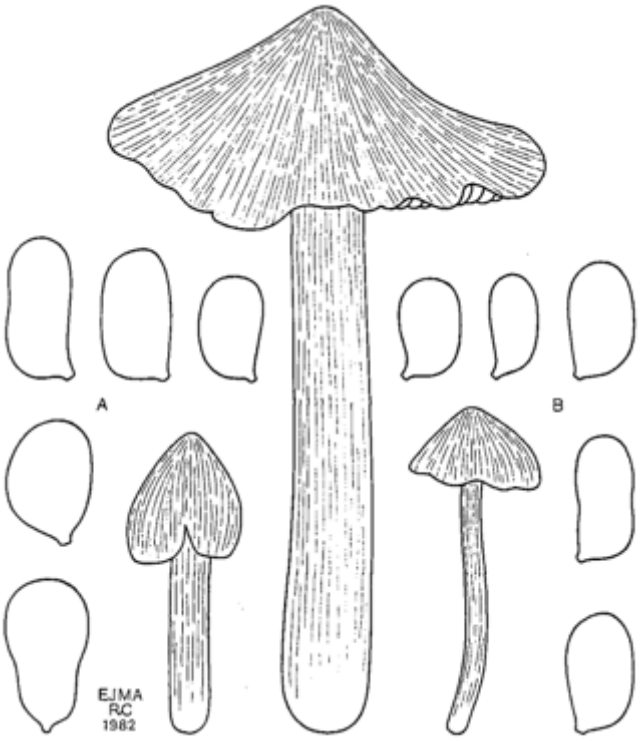


Figure 151 : Représentation des sporophores et des spores issues d'une prédominance tétrasporique (A) et d'une prédominance bisporique (B) de *Hygrocybe conica*.
Source : dessins tirés de (212).

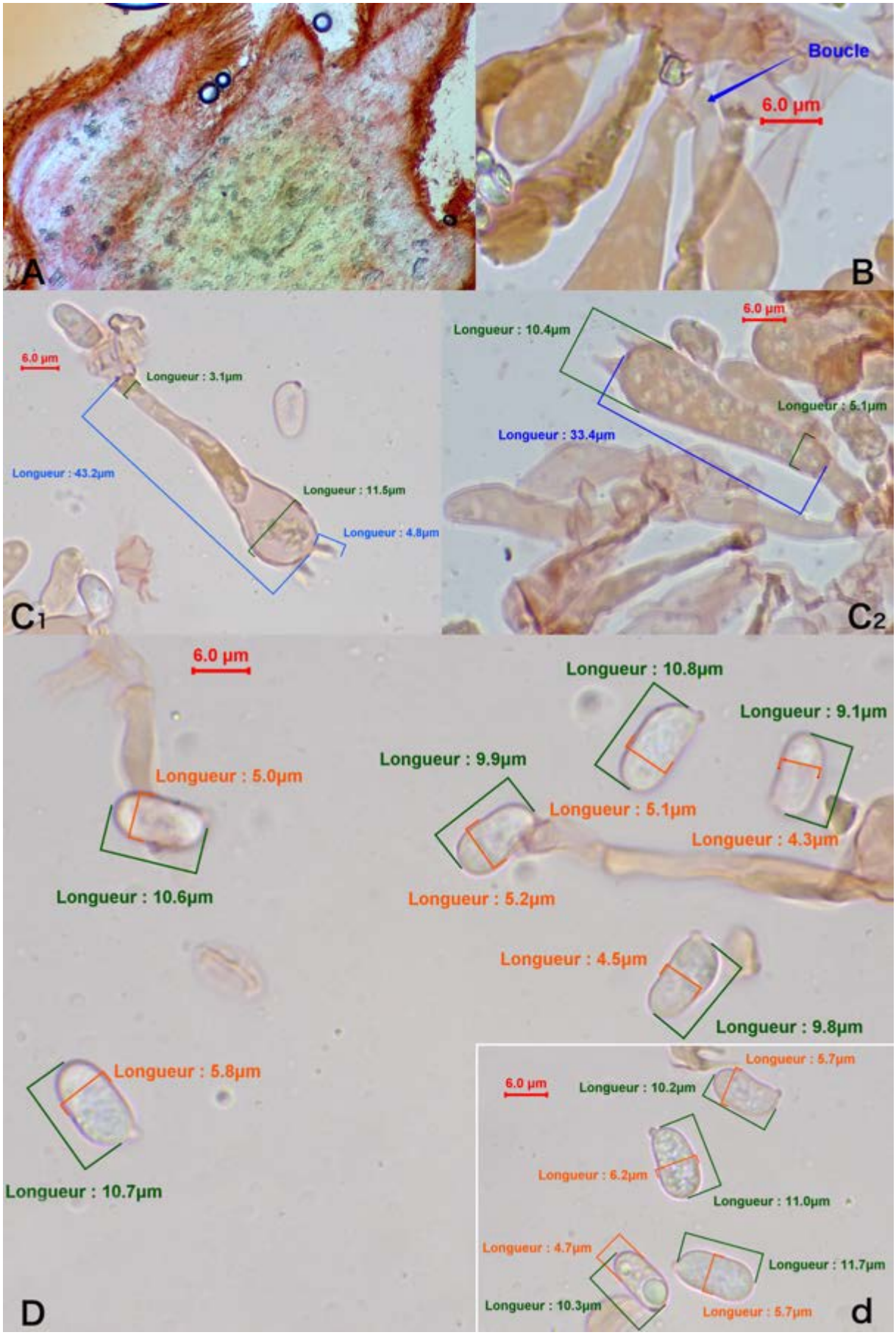


Photo 106 : A : *pileipellis* ; B : boucle ; C_1 à C_2 : basides ; D et d : spores.
Photographies de X. CZECH.

- ***Hygrocybe pseudoconica* (J.E. Lange) Arnolds : l'hygrophore noircissant**

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Le chapeau peut atteindre jusqu'à 7 cm de diamètre (54) voire 9 cm d'après d'autres auteurs (218). Il est campanulé obtus ou conique à sommet émoussé, parfois mamelonné mais rarement pointu. Il est trapu avec un revêtement parfois vergeté, et d'un rouge vif à carminé à orange sale, fibrillo-soyeux, grisonnant ardoisé puis noircissant (54, 211, 213). La marge est irrégulière, festonnée et fendue-rimeuse (218) (*voir* **Photo 107**).

✓ Les lames

Les lames sont souvent très pâles, elles sont blanchâtres à jaunâtres (54, 213) ou d'un gris jaunâtre à reflets parfois verdâtres (213), avant de noircir. Elles sont espacées, ascendantes et presque libres (218) (*voir* **Photo 107**).

✓ Le stipe

Le stipe élancé mesure jusqu'à 10 cm (voire 12 cm) de longueur et 1,5 cm de diamètre (54, 213) voire jusqu'à 2 cm maximum (218). Il est trapu, parfois creux, cylindrique ou atténué à la base, jaune vif ou citrin verdâtre plus ou moins flammé d'orangé à grisonnement ardoisé, parfois un peu lilacin au froissement, fibrillostrié souvent torsadé, noircissant par la base avec une nuance bleutée (54, 211, 213, 218) (*voir* **Photo 107**).

✓ La chair

La chair est plus aqueuse, plus juteuse que chez *Hygrocybe* conica, de couleur pâle à subconcolore puis grisonnante (en un gris ardoisé) (54, 218).

- Description microscopique

✓ Les basides

Les basides sont majoritairement tétrasporiques, et peuvent être bouclées. Quelques basides bisporiques sont également présentes, parfois également bouclées (213). Lors de la réalisation de la microscopie de l'échantillon, les basides mesuraient jusqu'à 95 µm de longueur sur 5 à 10 µm de largeur. Une nécropigmentation a également été observée à différents endroits de la coupe microscopique (*voir* **Photo 108**).

✓ Les spores

Les spores larmiformes, à contenu granuleux, ont une dimension de (8-)9 – 13(-15) x (5-)6 – 6,5(-7) µm (213, 218). L'échantillon observé sous microscopie présentait

des spores, dépourvues de pore germinatif, accompagnées d'un petit apicule. Elles étaient larmiformes à sub-élliptiques avec une plage supra-apiculaire bien visible (*voir* **Photo 108**).

✓ Les cystides

L'hyménium présente parfois des pseudocystides marginales en queues de trame allongées, se finissant de manière atténuée et associées à de rares poils clavés (213) dépassant jusqu'à 65(-150) µm avec un contenu noir (212).

✓ L'epicutis

L'epicutis est composé de nombreuses hyphes fusiformes de 10 à 15 (20) µm de large, terminées en hyphes plus grêles de 2 à 3 µm, couchées ou parfois fasciculées (213) (*voir* **Photo 108**).

✓ Les boucles

Les boucles sont nombreuses au niveau des hyphes (213) (*voir* **Photo 108**).

✓ Autres observations

J'ai constaté également la présence d'une gélification en surface de l'epicutis et d'une pigmentation intracellulaire dans le chapeau.

- Habitat et type trophique

L'*Hygrocybe pseudoconica* est un champignon héliophile (211) saprotrophe, que l'on peut rencontrer sur les pelouses, les clairières et les marais (54, 113), et sous feuillus gramineux parfois jusqu'en zone alipine (213).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon assez courant à assez rare (54), a été relevé une seule fois en octobre 2020 sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 52**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221020-1-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Hygrocybe pseudoconica*** (J.E. Lange) Arnolds

Tableau 52 : Observations de l'*Hygrocybe pseudoconica* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

Il a déjà été inventorié dans Nord, dans le Pas-de-Calais, dans l'Oise et la Somme (113).

- Commentaires

D'après mes constatations sur l'échantillon, le chapeau est toutefois plus ou moins visqueux.



Photo 107 : Photographies de l'*Hygrocybe pseudoconica*.
Photographies de N. VERDIN.

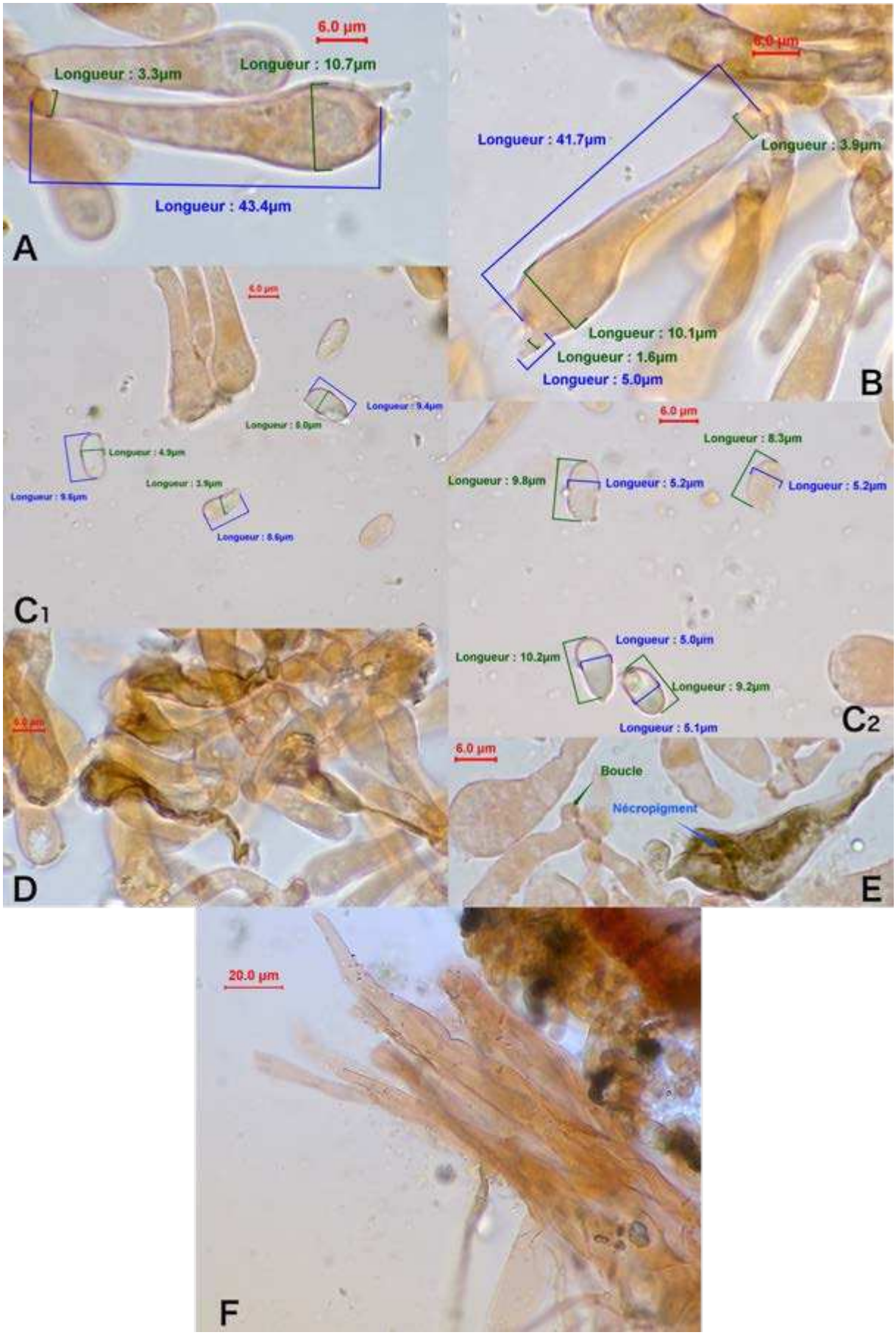


Photo 108 : A : baside bisporique ; B : baside tétrasporique ; C_1 et C_2 : spores ; D : nécropigment ; E : boucle et nécropigment ; F : hyphes du *pileipellis*.
Photographies de X. CZECH.

- ***Hygrocybe konradii* Haller : l'hygrophore de Konrad**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

L'*Hygrocybe konradii* comporte un chapeau aux alentours de 5 à 6,5 cm de diamètre en moyenne (54). Il peut atteindre les 3 cm dans sa forme minime et jusqu'à 8 cm de diamètre dans sa forme maximale. Il est généralement conique à sommet obtus, conico-campanulé, parfois tronqué, rarement extrêmement conique. Rapidement, il est plan convexe à aplané avec un umbo rarement aigu (212, 213). Il possède une marge incurvée lobée à plus ou moins flexueuse (213) parfois révolutée (212). Il se divise souvent radialement (212). Son revêtement est sublubrifié à peu visqueux à l'état humide puis rapidement sec, fibrillo-soyeux radialement. Le chapeau est orné de courtes stries par transparence lorsqu'il est humide. Il est légèrement hygrophane. Au stade jeune, il arbore une couleur orange, jaune orangé à jaune chrome ou dans la forme *pseudopersistens*, une couleur rouge orangé à rouge. Puis progressivement, il devient pâle, jaune-orangé pâle, jaune ocre (54, 212) (*voir* **Figure 152**, **Photo 109**).

✓ Les lames

Les lames sont sub-libres à étroitement adnées, modérément épaisses, larges jusqu'à 0,9 cm, moyennement serrées. Elles ont une couleur jaune-orangé à orange-rosé et à arête jaune (54). La sporée est blanche (212) (*voir* **Photo 109**).

✓ Le stipe

Le stipe cylindracé à base arrondie, plus ou moins sillonné et comprimé, mesure en moyenne entre 6 à 8 cm de long (4 cm dans sa forme minime et 10 cm dans sa forme maximale) et entre 0,6 à 1 cm de diamètre (1,4 cm de diamètre maximum). Le stipe est fibrillo-strié ou torsadé dans le sens de la longueur et sec. Il est de couleur orangé à citron, jaune-orangé à jaune chrome, souvent avec du rouge orangé et plus blanc à la base (54, 212, 213). Il est fistuleux (212) (*voir* **Figure 152**, **Photo 109**).

✓ La chair

La chair de ce champignon se fend facilement. Elle est blanchâtre à jaunâtre (213), concolore à la surface, et dans le stipe elle est plutôt jaune pâle (212). Il n'y a pas d'odeur et le goût est doux (212).

- Description microscopique

✓ Les basides

Les basides mesurent (28-)31 – 47 x 8 – 13(-16) µm. Elles sont clavées ou peu étroitement clavées. Elles ont, en règle générale, une prédominance à la tétrasporie avec quelques basides bisporiques. Parfois, une prédominance à la bisporie, avec quelques basides tri- ou tétrasporiques, peut aussi avoir lieu (212) (*voir* **Photo 110**).

Les basides observées durant mes mesures sont parfois comprises entre 40 – 50 µm de long et de 5 µm de large à la base et de 10 – 13 µm de large au sommet.

✓ Les spores

Les spores sont légèrement elliptiques ou elliptiques à ovoïdes avec quelques oblongues. Il arrive qu'exceptionnellement, elles soient très légèrement resserrées. Les basides tétrasporiques donnent des spores binucléées qui mesurent entre (8-)9 – 12(-13) µm de long par (5,5-)6,5 – 8(-9) µm de large. Les rares basides bi-sporiques peuvent donner des spores mesurant jusque 14(-15) par 10(-11) µm (213). Les spores possèdent un large apicule obtus (212) (*voir* **Figure 152**, **Photo 110**).

Lors de mes observations, quelques spores de forme globuleuse à subglobuleuse ont pu être constatées de manière sporadique.

✓ Les cystides

Les pseudocystides sont banales, plus ou moins atténuées (213). Pour certains auteurs, elles seraient absentes (212).

✓ La trame hyménophorale

Elle est régulière et constituée d'éléments tubuliformes longs, se rétrécissant à l'extrémité. Elles mesurent jusqu'à 800 µm de long pour 10 à 26 µm de large. Bien souvent, elles sont accompagnées d'hyphes vasculaires tortueuses, de 2,5 à 5 µm de large, à contenu réfringent (212).

✓ L'epicutis

L'epicutis est un cutis légèrement gélatinisé à ixocutis qui comporte des hyphes grêles de 2 à 7 µm de diamètre, qui sont peu dissociées et sub-congophiles, et parfois tortueuses ou clavées (213). Les hyphes sont couchées et ascendantes avec des éléments cylindriques et avec peu d'extrémités libres. Le *pileipellis* est d'une épaisseur de 30 – 100(-200) µm (212) (*voir* **Photo 110**).

✓ Le *subcutis*

Le *subcutis* comporte des hyphes cylindracées progressivement épaissies vers les hyphes fusiformes hypodermiques pouvant atteindre les 25 à 35 µm maximum (213).

✓ Le *stipitipellis*

C'est un mince cutis ou ixocutis, d'une épaisseur de 30 µm au maximum, constitué d'hyphes couchées de 2,5 à 8 µm de large avec, à quelques endroits, des extrémités libres dressées dépassant les 40 µm de long (212) (*voir* **Photo 110**).

✓ Les boucles

Les hyphes comportent des boucles chez les basidiomes tétrasporiques (213). Ces boucles sont absentes chez les basidiomes bisporiques (212).

- Habitat et type trophique

Cet hygrocybe saprophyte se développe essentiellement sur les pelouses calcaires (graminicoles calcicoles) surtout dans les *Mesobromion* et *Berberidion.* Il est souvent associé aux *Juniperus* (54, 113, 213). Il semble affectionner les secteurs les plus crayeux comme les cratères de bombes (216). Il pousse de manière solitaire ou subgrégaire (212).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon a été observé en novembre 2019 et novembre 2020 sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 53**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-3-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Hygrocybe konradii*** Haller
CV071120-6-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Hygrocybe konradii*** Haller
CV071120-7-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Hygrocybe konradii*** Haller
CV111120-13-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Hygrocybe konradii*** Haller

Tableau 53 : Observations de *l'Hygrocybe konradii* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa.

L'*Hygrocybe konradii* est considéré comme assez rare à très rare (54). Il s'agit d'une espèce caractéristique (216).

Cette espèce a pour statut dans la Liste Rouge le statut LR4, correspondant à l'équivalent NT dans l'échelle UICN (Unité International pour la Conservation de la Nature). La catégorie NT correspond à des espèces considérées quasi-menacées qui ne remplissent pas les critères pour être classées dans les espèces vulnérables (VU), menacées (EN) ou menacées de façon critique (CR). Ces espèces classées NT peuvent, dans un futur proche, appartenir à l'une de ces classes car elles se trouvent dans une situation proche des conditions nécessaires pour intégrer l'une de ces dernières (54, 216).

- Commentaire

Hygrocybe Konradii présente une variété *pseudopersistens*, lorsque le chapeau et le stipe sont flammés de rougeâtre (54, 213). Dans la variété *albidifolia*, les lames sont plus pâles à arêtes franchement blanches (54, 213).



Photo 109 : Photographies d'*Hygrocybe konradii*.
Photographie de N. VERDIN.

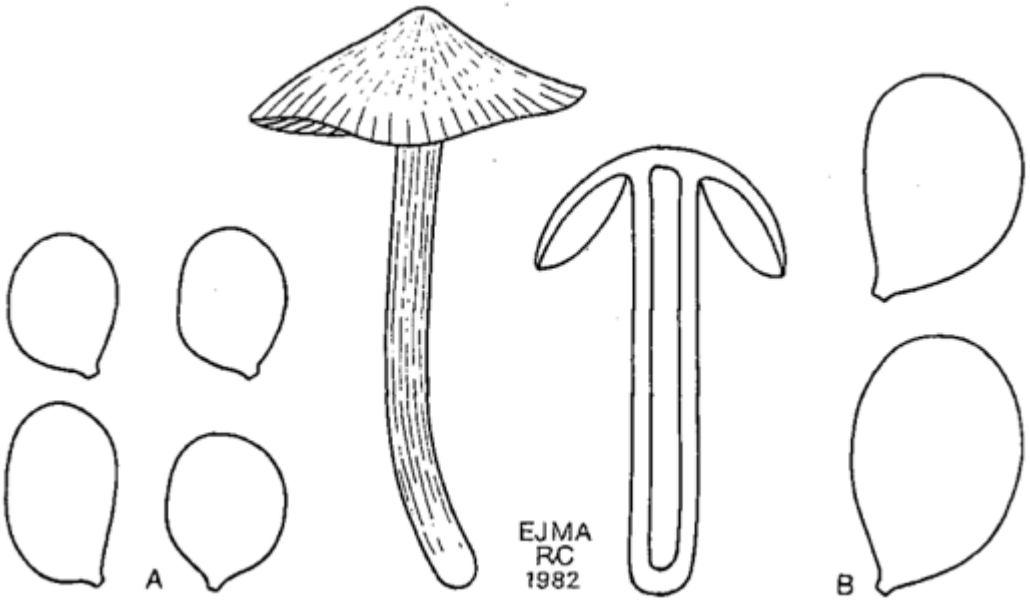


Figure 152 : Représentation du sporophore, des spores des variants tétrasporiques (A) et des spores des variants bisporiques (B).
Source : dessins tirés de (212).

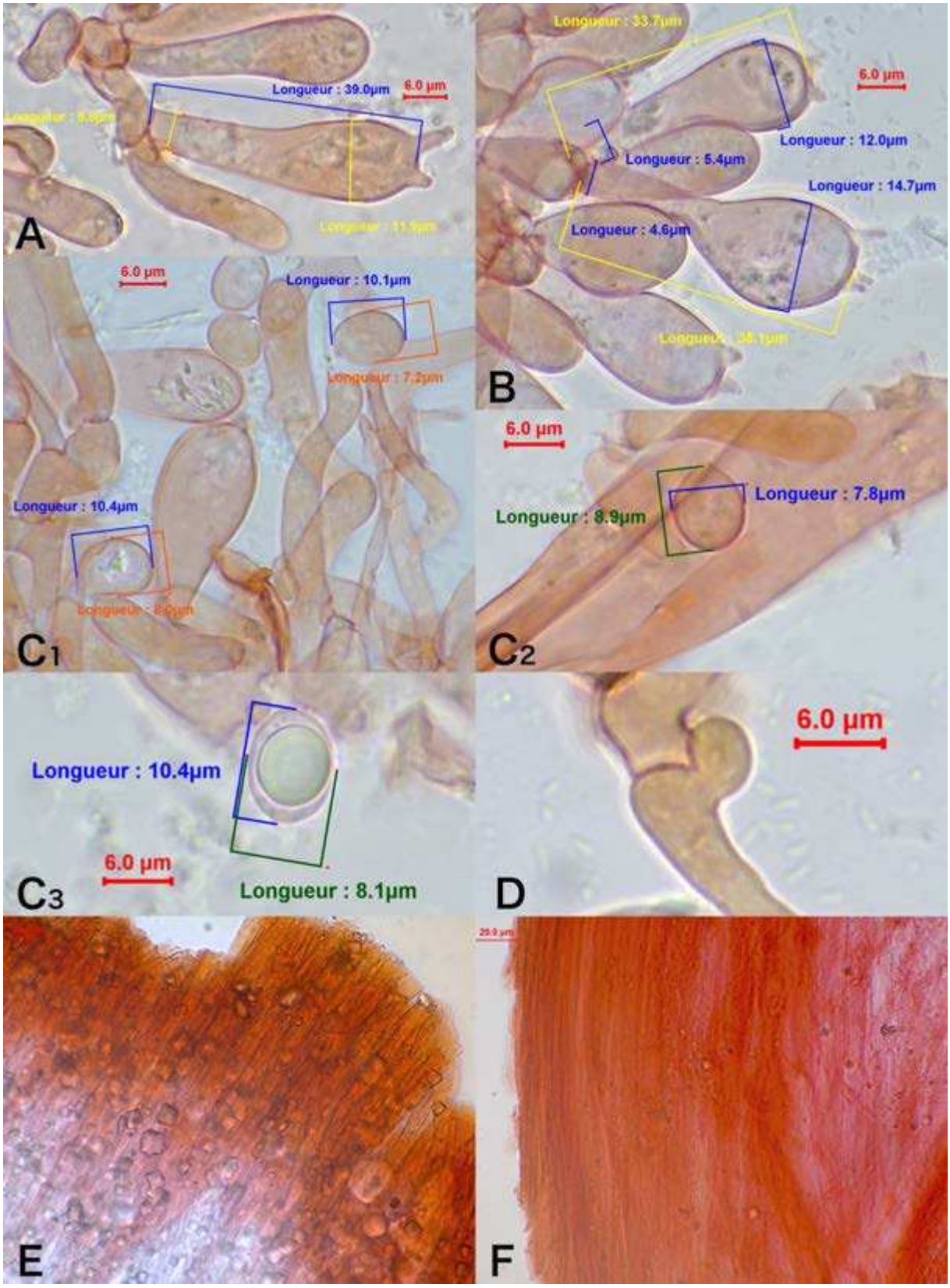


Photo 110 : A : baside bisporique ; B : basides tétrasporiques ; C_1 à C_3 : spores ; D : boucle ; E : *pileipellis* ; F : *stipitipellis*.
Photographies de X. CZECH.

- ***Hygrocybe insipida* (J.E. Lange ex Lundell) Moser : l'hygrocybe insipide**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Le chapeau, de 2 à 3,5 cm voire 5 cm maximum, est peu charnu (54, 84, 212, 213), largement aplani, conique à hémisphérique, puis plan convexe à aplané (212), parfois à centre vite déprimé (54, 84, 212, 213). Il est lubrifié ou légèrement visqueux (54, 84, 212, 213) à gluant (212) puis vite sec. Il est hygrophane, il présente une couleur écarlate, rouge vif dominant sans traces de vert-bleu, violacé pourpré ni de gris brun à plus ou moins roussâtre. Il passe ensuite à rouge orangé avec une marge souvent plus orange pour ensuite devenir orange, jaune orangé et enfin jaune paille. L'extrême marge est typiquement bordée d'une ligne jaune d'or, jaune chrome. En séchant, il est plus pâle et terne. Il est plus ou moins strié au début par transparence jusqu'au tiers ou au neuf dixième du rayon (54, 84, 212, 213) (*voir* **Photo 111**).

✓ Les lames

Les lames, un peu ventrues, sont adnées ou subdécurrentes et de couleur jaune à orangée (58, 84, 212, 213). Pour d'autres auteurs, elles sont blanchâtres, puis soufre à jaune orangé ou rose orangé à partir de la base avec une marge restant pâle, parfois d'abord orange pâle puis s'estompant au jaune pâle (212) (*voir* **Photo 111**).

Les lames sont subespacées à espacées, épaisses, larges de 0,5 cm. La sporée est blanche (212).

✓ Le stipe

À la différence du chapeau, le stipe gracile est d'abord un peu lubrifié (54, 212, 213) voire visqueux (212), puis vite gras (212) à sec (54, 212, 213). Il est parfois comprimé ou sillonné, cylindrique ou effilée vers le bas (212), d'abord plein puis fistuleux. Il est de couleur écarlate, rouge orangé à orangée ou jaune-orangé s'estompant de la base vers le jaune-orange ou le jaune chrome, à l'apex restant souvent rouge pendant une longue période (212). Les mensurations du stipe sont de (1,5-)2 à 4,5(-5) par 0,15 à 0,6(-0,8) µm (54, 212, 213) (*voir* **Photo 111**).

✓ La chair, la saveur

La chair est variablement concolore en surface (213) et jaune citron au centre du stipe (212). La chair est plutôt ferme au niveau du chapeau, elle mesure jusqu'à 0,1 cm d'épaisseur (212). L'*Hygrocybe insipida* possède une saveur douce et l'odeur est indistincte (54, 84, 212, 213, 216).

- Description microscopique

✓ Les basides

Cette espèce est décrite par des basides tétrasporiques et bisporiques (58, 212, 213). Les basides mesurent (23-)27 – 40(-45) x (5-)5,5 – 9 µm. Elles sont clavées à étroitement claviformes. Il arrive parfois qu'il y ait des basides uni ou trisporées intermélangées (212) (*voir* **Photo 112**).

✓ Les spores

Les spores sont elliptiques plus ou moins étranglées de (5,5-)6 – 9 x 3 – 4,5 µm sur les formes tétraspores et jusqu'à 10(-12) x 5(-6,5) µm pour les formes bispores (58, 212, 213). Les spores sont aussi oblongues, cylindriques, parfois phaséoliformes et une petite portion (10 à 30%) d'entre-elles sont rétrécies. Elles sont en majorité uninucléées (212) (*voir* **Photo 112**).

✓ Les cystides

L'absence de cystides fut constatée lors de la réalisation de mes observations microscopiques sur l'échantillon récolté.

✓ Les boucles

Les hyphes présentent généralement des boucles (213). Souvent, des boucles en médaillon sont présentes (212) (*voir* **Photo 112**).

✓ La trame hyménophorale

Elle est subrégulière et constituée d'éléments plutôt courts, cylindriques et gonflés, mesurant (32-)48 – 230 x 6 – 22 µm (212) (*voir* **Photo 112**).

✓ L'epicutis

L'epicutis à peine gélifié, subcongophile, forme un ixocutis à ixotrichoderme composé d'hyphes grêles ou progressivement épaissies vers la base avec quelques hyphes clavées subcuticulaires sans sous-couche régulière (213). Les hyphes sont cylindriques ascendantes et dressées, parfois ramifiées avec quelques ou de nombreuses extrémités libres et elles mesurent 1,5 à 4,5 µm de large. Le *pileipellis* fait 50 à 180 µm d'épaisseur (212).

✓ Le *stipitipellis*

Il est similaire mais généralement moins développé, de 30 à 80(-200) µm d'épaisseur, parfois presque sans hyphes gélatineuses, et tendant vers un cutis (212) (*voir* **Photo 112**).

- Habitat et type trophique

L'*Hygrocybe insipida* est un saprophyte de nature graminicole (84, 113) et pousse dans les pelouses moussues, dans les prairies non fertilisées parfois rudéralisées (113). Selon certains ouvrages ce champignon serait présent également dans les forêts sur sol argileux humide (58). Il pousse de manière solitaire ou généralement subgrégaire (212).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa, ce champignon a été observé en novembre 2019 sur la parcelle 976 (*voir* **Tableau 54**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-19-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Hygrocybe insipida*** (J.E. Lange) M.M. Moser

Tableau 54 : Observations de l'*Hygrocybe insipida* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa.

Ce champignon assez rare (84) a été répertorié également dans les départements du Nord-Pas-de-Calais et dans la Somme (113).

- Commentaire

Sans microscope, l'*Hygrocybe insipida* peut être facilement confondu avec l'*Hygrocybe reae*. Pour les différencier macroscopiquement avec le plus de certitude, il est possible de les goûter. En effet l'*Hygrocybe reae* présente une saveur amère contrairement à l'*Hygrocybe insipida* (216). Il peut être également confondu avec *Hygrocybe mucronella* (lui aussi amer), l'*Hygrocybe glutinipes* qui est quant à lui glutineux sur le chapeau et le pied, ou encore avec l'*Hygrocybe ceraceae* mais qui possède un pied sec (58).

Hygrocybe insipida fait partie de la catégorie 3, correspondant aux espèces menacées dans la Liste rouge de niveau 1 (214).

- Discussion

L'échantillon étudié était une forme tétrasporique, avec des spores mesurant 7 – 8(8,5) par 5 – 6 µm. La largeur des spores correspond davantage aux spores des formes bisporiques, contrairement à la longueur qui reste plutôt faible pour une forme bisporique. Toutefois, au regard de l'observation des basides tétrasporiques, de l'ensemble des caractères microscopiques et macroscopiques, et des mensurations proches de celles établies dans la clef de détermination des *Hygrophoraceae* selon Marcel Bon, fait que la taxonomie *Hygrocybe insipida* semble la plus adéquate pour l'échantillon récolté.



Photo 111 : Photographie d'*Hygrocybe insipida*.
Photographie de N. VERDIN.



Figure 153 : Représentation du sporophore et des spores de *Hygrocybe insipida*.
Source : dessins extraits de (212).

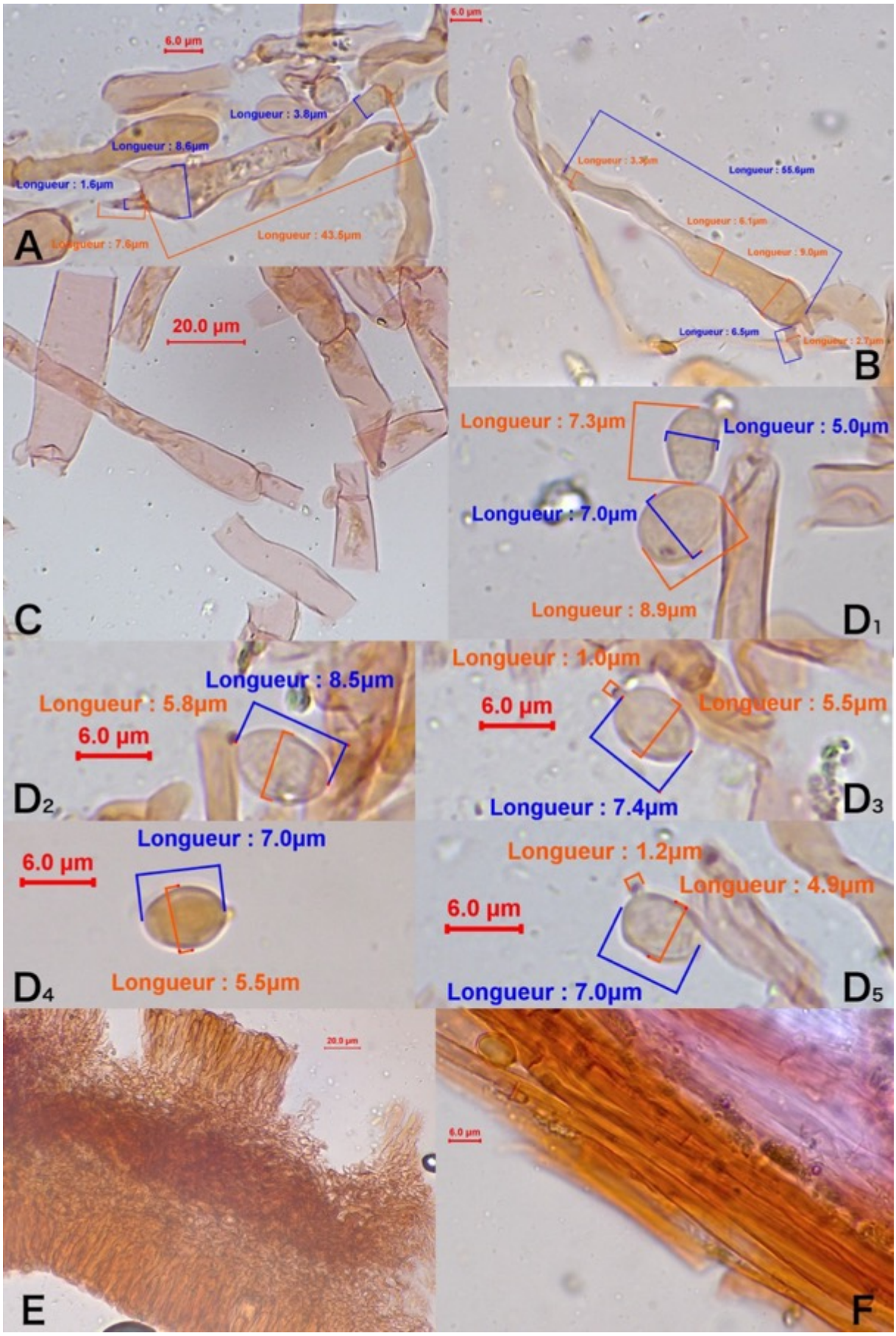


Photo 112 : A : basides bisporiques ; B : basides tétrasporiques ; C : boucles ; D_1 à D_5 : spores ; E : hyménium avec le sous-hyménium et la trame ; F : *stipitipellis*.

6.1.2. Les *Tricholomataceae*

6.1.2.1. Rappels généraux sur les *Tricholomataceae*

Les *Tricholomataceae* appartiennent à la division des *Basidiomycota*, à la classe des *Agaricomycetes* et à l'ordre des *Tricholomatales* (113).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Tricholomatales*	*TRICHOLOMATACEAE*

Tableau 55 : Place des *Tricholomataceae* dans la classification phylogénique.

L'ordre des *Tricholomatales*, comme beaucoup d'autres taxons majeurs de la systématique des *Basidiomycota*, a fait récemment l'objet de travaux moléculaires conduisant à des remaniements plus ou moins conséquents. Parmi ces changements, on peut citer la promotion au rang de famille les *Lyophyllaceae* pour les *Lyophylloideae*, ancienne tribu ou sous-famille des *Tricholomataceae*. On notera surtout l'intégration des *Entolomataceae*, pourtant caractérisées par une couleur de sporée rose et une morphologie sporale différente des autres *Tricholomataceae* (polygonale, côtelée ou martelée), au rang de sous-famille : les *Entolomatoideae* (113).

Auparavant, on classait au sein des *Tricholomataceae* les champignons à lames d'épaisseur normale, décurrentes, adnées ou échancrées. On rangeait ainsi des champignons à silhouette omphaloïde, clitocyboïde, tricholomoïde ou parfois collybioïde. Les silhouettes marasmioïdes ou mycénoïdes étaient principalement exclues de cette famille (113).

Malgré ces réarrangements, un certain nombre de genres restent de placement incertain, et quelques familles proposées comme synonymes des *Tricholomataceae* pourraient éventuellement être réhabilitées si l'autonomie de fragments du clade se trouvait confirmée avec les genres en cause. Pour le moment on distingue deux sous-familles assez robustes : les *Clitocyboideae* et les *Tricholomatoideae* (113).

- Les *Tricholomatoideae*

Les *Tricholomatoideae* possèdent des spores non amyloïdes et des basides non carminophiles (113).

- Les *Clitocyboideae*

Cette sous-famille regrouperait les genres *Bonomyces*, *Clitocybe*, *Lepista*, *Microcollybia*, *Paralepista*, *Paralepistopsis*, *Singerocybe* (113). Les *Clitocybe* ont des chapeaux plats ou en entonnoir, des lames plus ou moins décurrentes et des sporées blanches à rose brunâtre (58).

- Les *Entolomoideae*

On distingue différents genres dont le genre *Entoloma* (à spores anguleuses), des genres nouveaux tels que *Clitopilus* (à spores striées), *Clitocella*, *Clitopilopsis*, *Rhodophana*, élevés au rang de genre à la suite de l'éclatement du genre *Rhodocybe*. Le genre *Rhodocybe* (regroupant autrefois les espèces à spores bosselées-martelées) est toutefois conservé pour le reste des espèces n'appartenant pas à ces nouveaux genres (113, 219).

À côté de ces sous-familles, de nombreux genres restent à classer (*incertae sedis*). Parmi ces genres, on peut citer le genre *Dermoloma* retrouvé lors de l'inventaire sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa.

6.1.2.2. Les *Tricholomataceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Tricholomataceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 56**.

FAMILLE :	SOUS-FAMILLE :	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
TRICHOLOMATACEAE	Cliocyboideae	***Clitocybe***	*C. phyllophila*
			C. graminicola
			C. nitrophila
		Lepista	*L. sordida var. sordida*
	Entolomatoideae	***Entoloma***	*E. prunuloides*
			E. bloxamii
			E. hirtum
			E. hebes
			E. incanum
	Incerrtae sedis	***Dermoloma***	*Dermoloma sp.*

Tableau 56 : Synthèse des espèces appartenant aux *Tricholomataceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

6.1.2.3. Description des espèces rencontrées sur le site appartenant à la sous-famille des *Clitocyboideae*

- ***Clitocybe phyllophila* (Persoon) P. Kummer : le clitocybe des feuilles**

  - Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Le *Clitocybe phyllophila* est un champignon dont le chapeau peut atteindre les 13 cm de diamètre maximum. Le chapeau, un peu élastique, est convexe au début puis vite plat ou subdéprimé au centre, subinfundibuliforme ou parfois umboné. Il est hygrophane. Il est de couleur blanche (54, 58, 79, 220–223) au sec et blanchâtre argenté sur fond grisâtre à brun isabelle ou brun rosé lorsqu'il est humide (223). Il passe au brun rougeâtre au toucher ou avec l'âge (222) (*voir* **Figure 154**).

Le chapeau est lisse à faiblement bosselé ou ridulé, mat à brillant (222), soyeux, givré inné, pruineux, avec des taches imbues beiges à ochracées. Il est marbré de beige avec l'âge et plus ou moins craquelé à la fin, laissant apparaitre des macules beiges ou crème ochracé (54, 58, 79, 220–222). Il n'est pas strié, ni strié par transparence (223).

La marge est longtemps enroulée, subinvolutée puis aiguë (211, 222, 223).

✓ Les lames

Les lames sont adnées, sub-adnées ou un sub-décurrentes, serrées, minces, larges de 0,4 à 0,5 cm et segmentiformes (54, 220, 221, 223). Elles sont de couleur blanche à reflets crème ou à peine rosés, rose crème à rose isabelle avec l'âge (54, 220, 221, 223). L'arête est entière et concolore (222, 223). La sporée est beige rosâtre (58) crème rosâtre (223), ou crème, faiblement teintée d'orange ou alutacée* teintée de rose selon la littérature (222).

✓ Le stipe

Le stipe peut mesurer jusqu'à 12 cm de long maximum et de 0,5 jusqu'à 1,5(-1,8) cm de diamètre. Il est assez élastique, blanc à plus ou moins ochracé, beige ou roussâtre, foncé, à partir de la base (54, 220–222). Il est souvent courbé. Il est recouvert d'un duvet blanc, feutré, à la base tomenteuse et subclavée à clavée (79, 222, 223). Le pied est cylindrique, subégal ou un peu fusiforme, plein au début puis creux, fistuleux avec l'âge, cortiqué, fibrilleux-strié (220, 222, 223).

✓ La chair

La chair est subconcolore en surface, hygrophane, de couleur grisâtre à crème isabelle dans le chapeau lorsqu'elle est humide et blanchâtre en séchant (223).

Elle a une odeur un peu farineuse, aromatique, légèrement sucrée ou épicée, plus ou moins écœurante, parfois de farine moisie, et plus ou moins terreuse à herbacée (54, 58, 79, 211, 220, 221, 223). Le goût est indistinct à légèrement astringent (223). La chair est mince, fibreuse et ferme (79, 222).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont elliptiques à pruniformes et mesurent entre 4 – 5(-6) par (2,8-)3,5 – 4 µm (58, 220, 223). Elles sont souvent agglutinées (58). Elles sont lisses et hyalines (222). Les spores sont décrites comme non cyanophiles pour certains auteurs (211, 220) et cyanophiles pour d'autres (223) (*voir* **Figure 154**, **Photo 114**).

✓ Les basides

Les basides sont clavées, tétrasporiques, bouclées. Elles mesurent 18 – 26(-28) x 4 – 6 µm (211, 222, 223) (*voir* **Photo 114**).

✓ La trame hyménophorale

La trame des lames est presque régulière (222) et composée d'hyphes sans coloration, larges de 3 à 9 µm (223). Sur mes coupes, la trame paraissait également plutôt légèrement enchevêtrée.

✓ Les cystides

Il n'y a pas de cystides observées (222, 223).

✓ Le *suprapellis*

Le *suprapellis* est un cutis, confus, à hyphes serrées, incolores, la plupart ornées de courtes excroissances subdiverticulées ou noduleuses, en partie brièvement ramifiées. Elles sont parfois un peu congophobes, un peu gélifiées ou réfringentes (211, 220, 222, 223) et disposées irrégulièrement, ou subparallèles (222), ou entrelacées (223). Les hyphes mesurent 2 à 6 µm de diamètre, avec de rares cloisons et sont bouclées (211, 220, 223) (*voir* **Photo 114**).

✓ Le *mediopellis*

Le *mediopellis* est plus congophile et plus ou moins aérifère (220).

✓ Les boucles

Elles sont présentes dans tous les tissus du champignon (211, 223) (*voir* **Photo 114**).

- Habitat et type trophique

Il se rencontre sous feuillus divers, souvent sous *Fagus* (hêtres) mais aussi sous conifères tout particulièrement de *Picea* (113, 221, 222). Il s'agit d'un champignon saprophyte (54, 113). Il pousse de manière grégaire, le plus souvent en troupe dense ou en rond de sorcière (222).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce commune présente dans l'Aisne, le Nord, l'Oise, le Pas-de-Calais, et la Somme (113).

Le *Clitocybe phyllophila* a été relevé deux fois au cours de l'année 2020 sur la parcelle 910, sous feuillus (**Tableau 57**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV071120-1-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Clitocybe phyllophila*** (Pers.) Kumm.
CV111120-1-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Clitocybe phyllophila*** (Pers.) Kumm.

Tableau 57 : Observations du *Clitocybe phyllophila* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

✓ Commentaire

C'est une espèce toxique responsable du syndrome muscarinien, car elle contient de la muscarine (54).

Il existe plusieurs variétés de *Clitocybe phyllophyla* comme *var. fusispora*, *var. ornementalis*, *var. pseudonebularis* (113).



Photo 113 : photographie de *Clitocybe phyllophyla*.
Photographie de N. VERDIN.



Figure 154 : Représentation du sporophore et des spores du *Clitocybe phyllophyla*.
Source : dessin extrait de (223).

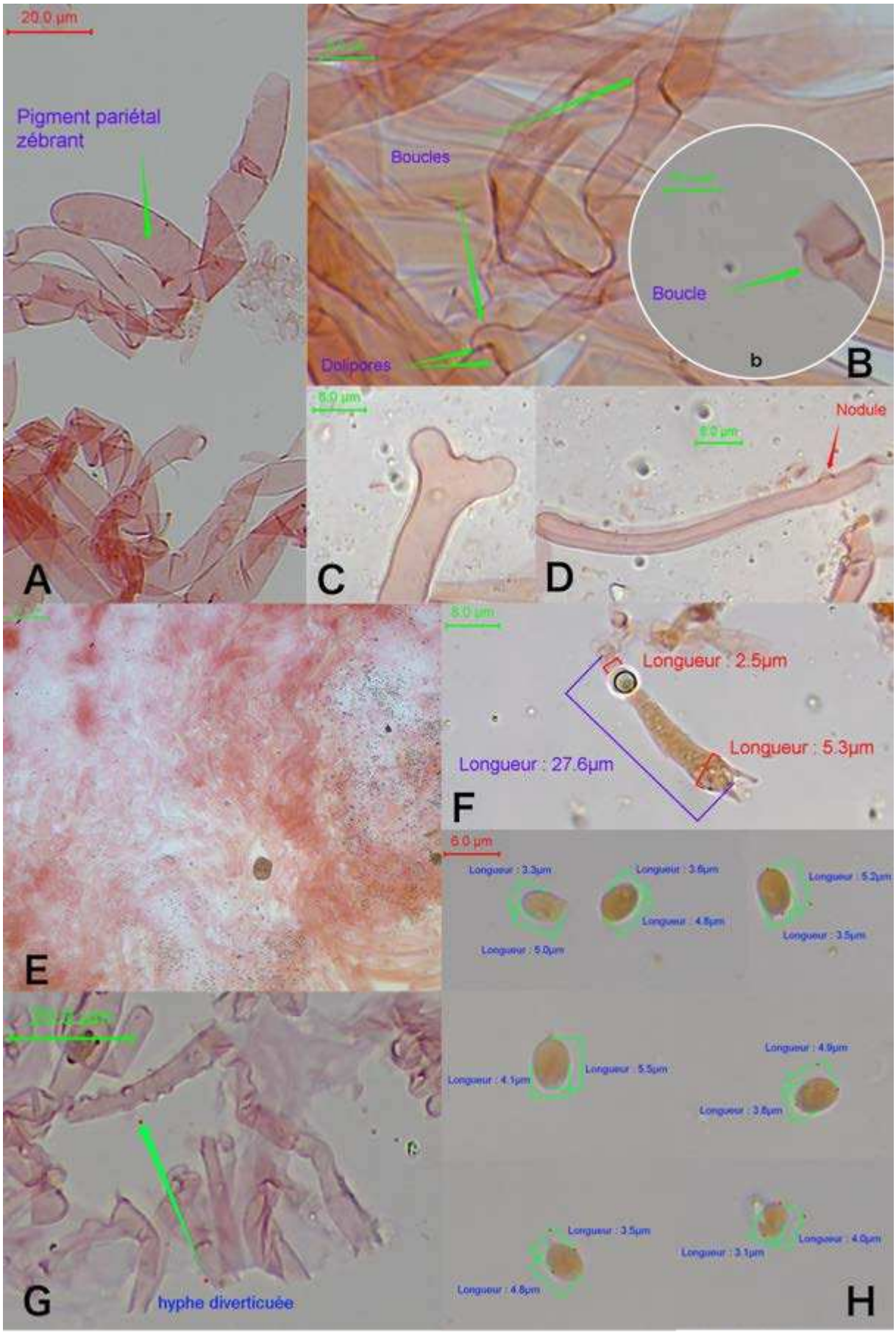


Photo 114 : A : pigment pariétal incrustant zébrant dans le *pileipellis* ; B et b : boucles ; C, D et G : hyphes du *pileipellis* subdiverticulées ou noduleuses ; F : baside ; H : spores.
Photographies de X. CZECH.

- ***Clitocybe graminicola* M. Bon : le clitocybe des pelouses**

  - Description macroscopique

    - ✓ Le *pileus*

Le *Clitocybe graminicola* est un champignon dont le chapeau peut atteindre entre 2 à 4 cm de diamètre voire 5 cm au maximum (54, 220). Il est un peu déprimé, glabre (54).

Il est subhygrophane (54, 220). Le chapeau est hyalin blanchâtre quand il est imbu, puis un peu ochracé avec l'âge ou en séchant. Sur les spécimens frais, le chapeau peut parfois être moucheté, ocellé de brun ochracé (54, 220).

- ✓ Les lames

Les lames blanches sont arquées à plus ou moins décurrentes (subdécurrentes) (54, 220).

- ✓ Le stipe

Le stipe peut mesurer de 2 à 4 cm de long. Il est relativement mince et mesure entre 0,3 à 0,5 cm de diamètre. Il est blanc à crème et un peu ochracé à la base (54, 220).

- ✓ La chair

La chair est blanche, pâle ou rosâtre à odeur coumarinique (foin coupé), de flouve, puis terreuse au bout de quelques temps, parfois le lendemain (54, 220).

  - Description microscopique

    - ✓ Les spores

Les spores mesurent entre 4 – 6 µm par 2,5 – 4(-4,5) µm. Elles ne sont pas cyanophiles (220). Les spores observées sont plutôt elliptiques sur mes échantillons (*voir* **Photo 116**).

- ✓ Les basides

Les basides notées sur les échantillons étaient tétrasporiques avec parfois la présence de basides bisporiques, et certaines mesuraient moins de 25 µm de long (*voir* **Photo 116**).

- ✓ Le *suprapellis*

Le *suprapellis* est banal à hyphes grêles lâchement enchevêtrées à extrémités égales, libres, plus ou moins diverticulées et flexueuses. Elles sont peu redressées et parfois un peu congophobes (220).

✓ Les boucles

Les hyphes présentaient de nombreuses boucles dans le chapeau et le pied lors des observations sur le matériel d'étude (*voir* **Photo 116**).

✓ Autres observations

J'ai également pu observer un pigment pariétal sur certaines hyphes, dans différents tissus (*voir* **Photo 116**).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe est un graminicole strict, que l'on peut retrouver sur des pelouses de type *Cynosurion* ou sur des pelouses des coteaux calcaires (220).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce commune de nos pelouses, pelouses moussues et pelouses du littoral. Elle a déjà fait l'objet de nombreuses mentions régionales, dans le département du Nord, du Pas-de-Calais et de la Somme (113).

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, le *Clitocybe graminicola* a été inventorié deux fois, en novembre 2019 et novembre 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 58**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-15-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Clitocybe graminicola*** Bon
CV141120-7-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Clitocybe graminicola*** Bon

Tableau 58 : Observations du *Clitocybe graminicola* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

- Commentaires

Il existe une forme *subanisata* (*ined.*) de ce champignon, signalée dans la Somme par Marcel Bon en 1990.

Il existe également une forme *roseipes* également, dont l'holotype a été décrit par Marcel Bon dans la Somme en 1964. Cette forme a été également signalée dans l'Oise en 1971. Dernièrement cette forme aurait été signalée à Abscon dans le Nord en 2014 par des membres de la SMNF (224).

Le *Clitocybe graminicola* est toxique, provoquant un syndrome muscarinien (54).



Photo 115 : photographie de *Clirocybe graminicola*.
Source : photographie de Pascal Aleksandrowicz de la SMNF.

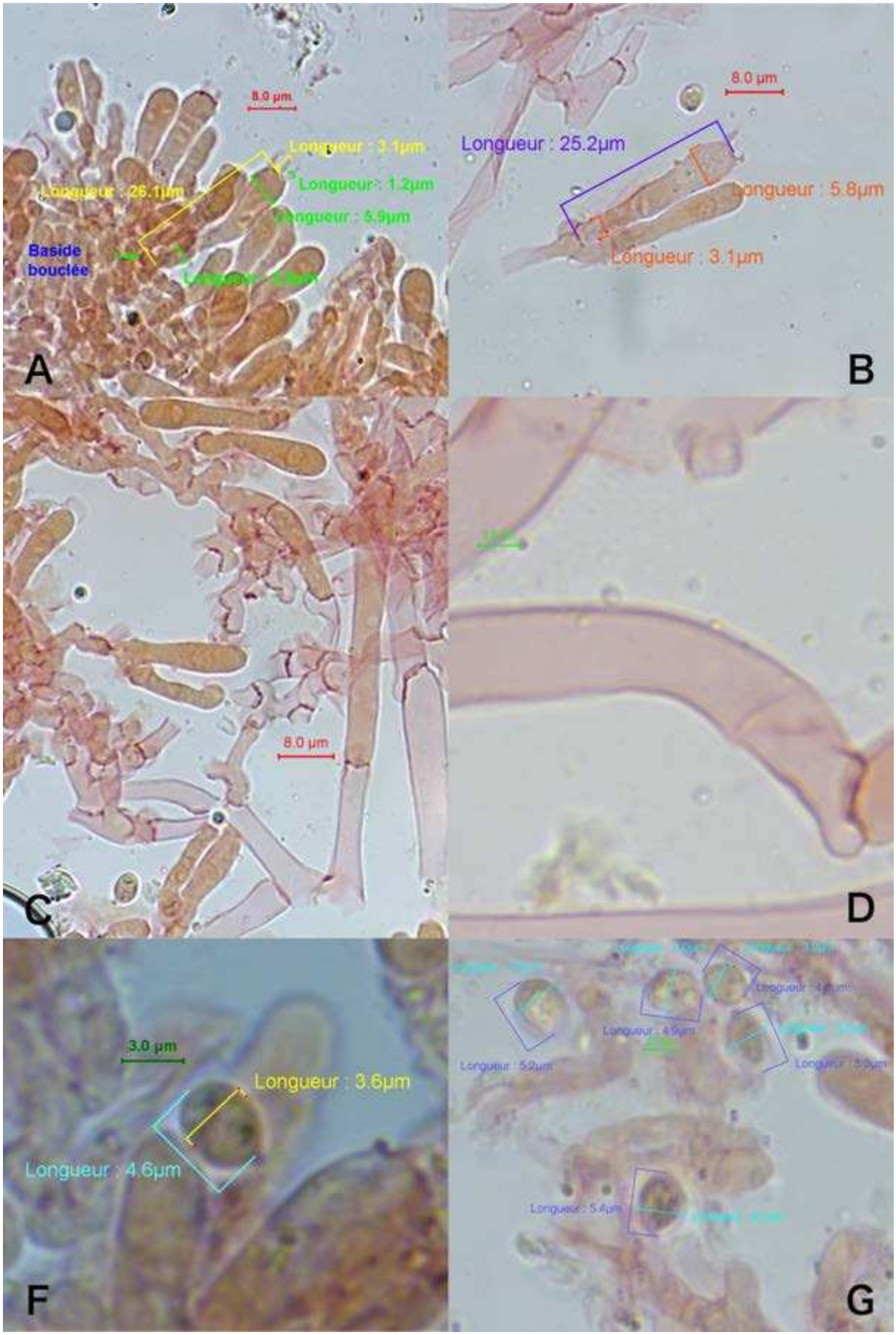


Photo 116 : A : baside tétrasporique ; B : baside bisporique ; C : boucles ; D : pigment pariétal ; F et G : spores.
Photographies X. CZECH.

- ***Clitocybe nitrophila* M. Bon : le clitocybe nitrophile**

  - Description macroscopique

    - ✓ Le *pileus*

Le *Clitocybe nitrophila* est un champignon dont le chapeau peut atteindre entre 2 à 4 cm de diamètre en moyenne. Parfois, il peut atteindre au minium 1 cm de diamètre et au 6 cm au maximum. Le chapeau est plan ou légèrement convexe. Il peut être légèrement strié lorsqu'il est imbu (imbibé d'eau) (220). Le revêtement est glabre. Il est ochracé brunâtre, à reflets rosâtres ou brun rougeâtre, plus pâle vers l'extérieur (54, 220).

- ✓ Les lames

Les lames sont blanchâtres à subconcolores ou rosâtres. Elles sont peu décurrentes (54, 220).

- ✓ Le stipe

Le stipe blanchâtre est gracile ou fistuleux (54, 220).

- ✓ L'odeur et la saveur

L'odeur est négligeable mais un peu terreuse à la longue, la saveur est douce (220).

  - Description microscopique

    - ✓ Les spores

Les spores elliptiques mesurent entre (5-)6 – 8(-9) µm par (2,5-)3 – 4,5(-5) µm. Elles sont cyanophiles, blanche-crème en masse, non rosâtres (220). Les spores de l'échantillon sont plutôt cylindracées à elliptiques (*voir* **Photo 118**).

- ✓ Le *suprapellis*

Le *suprapellis* comporte des hyphes couchées, parallèles, de 2 à 4(-6) µm de diamètre, serrées et confuses, avec quelques extrémités libres. Les hyphes sont courtes et plus ou moins réfringentes (220) (*voir* **Photo 118**).

- ✓ Autres observations

Les basides observées sont tétrasporiques essentiellement. Cette espèce de clitocybe ne présentait pas de cystides. Elle présente des boucles. Enfin la trame hyménophorale était plutôt enchevêtrée (*voir* **Photo 118**).

- Habitat et type trophique

Ce champignon est un saprotrophe, héliophile, des prairies amandées et parfois des champs (220). Il s'agit d'une espèce commune de nos prairies nitrophiles y compris sur les bouses (113).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce commune de nos prairies nitrophiles. Elle a déjà fait l'objet de nombreuses mentions régionales, dans le département du Nord, du Pas-de-Calais et de la Somme (113).

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, le *Clitocybe graminicola* a été inventorié en novembre 2019 sur la parcelle 976 (**Tableau 59**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-21-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Clitocybe nitrophila*** Bon

Tableau 59 : Observations du *Clitocybe nitrophila* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.



Photo 117 : photographie de l'espèce *Clitocybe nitrophila*.
Photographie de N. VERDIN.

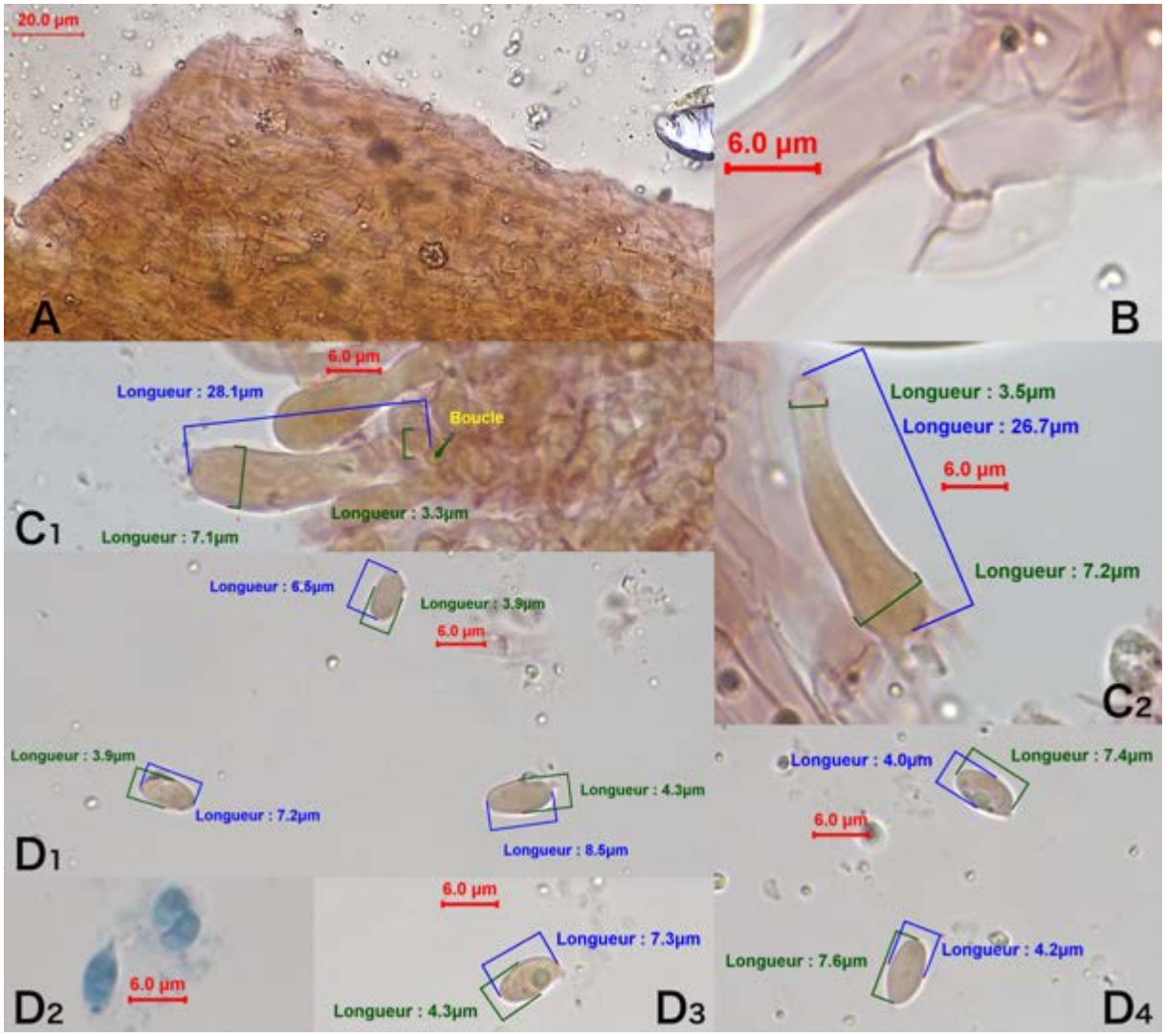


Photo 118 : A : *pileipellis* ; B : boucle ; C_1 à C_2 : basides ; D_1 à D_4 : spores.
Photographies X. CZECH.

- ***Lepista sordida var. sordida* (Schumacher) Singer : le petit pied bleu, la lépiste sordide**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Lepista sordida var. sordida possède un chapeau pouvant atteindre jusqu'à 10 à 12 cm de diamètre maximum (54, 79, 220, 221). Le chapeau est convexe puis il est vite étalé, aplani ou flexueux, quelques peu concave à plus ou moins déprimé à la fin (79, 211, 220, 222, 223) et avec ou sans un mamelon obtus (211, 222, 223). Le revêtement est glabre, lisse, soyeux mat, hygrophane (220, 222, 223) (*voir* **Photo 119**).

Le chapeau à une couleur brun-violet, lilacine pâle ou pâlissant à gris lilacin terne, brun carné, souvent lavé d'olivâtre au centre (220, 222). Pour d'autres auteurs, lorsqu'il est humide, il est plutôt brun beige foncé, brun grisâtre ou brun rougeâtre avec un centre brun rougeâtre plus foncé ou gris brun avec le bord généralement plus pâle et rarement avec une légère teinte violacée puis pâle à brun grisâtre pâle ou gris rosé en séchant (223) (*voir* **Photo 119**).

Le chapeau est mince à marge longtemps incurvée et faiblement enroulée au début (79, 222, 223) puis défléchie ou droite (223), se révélant plus ou moins striolée (54, 79, 223) par transparence lorsqu'il est humide, de la marge jusqu'à rarement la moitié du rayon (223). La marge est fine (54) (*voir* **Photo 119**).

✓ Les lames

Les lames sont échancrées, émarginées à adnées ascendantes (54, 58, 222) ou à décurrentes avec une dent, et rarement nettement décurrentes (223). Elles sont arquées à segmentiformes et rarement ventrues (223). Les lames sont subconcolores, d'une teinte lilacine, rose lilacin, gris rosé pâle, couleur chair, rose, plus ou moins violacée voire rosâtre, palissant puis brunissant avec l'âge (54, 79, 220, 221, 223). Elles sont peu à plus ou moins serrées (54, 220). Les lames sont minces (79) et larges (222). L'arête des lames est entière et concolore (222, 223). La sporée est rose saumon (222), crème rosâtre (223) (*voir* **Photo 119**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure 2 à 5(-7) cm de longueur par 0,2 – 0,8 cm. Il est fragile, glabre et pâle (54, 220, 222). Le pied est également imprégné de violet et strié par des fibrilles longitudinales et lilacines plus sombres (54, 79, 222). Pour certains, il est concolore au chapeau (221), brun lilas à gris lilas (222). La base est feutrée de blanc (222). Le stipe est cylindrique, mince, occasionnellement élargi vers la base, parfois ondulé, plein et cortiqué (222) (*voir* **Photo 119**).

✓ La chair

La chair est mince (54, 221) et plus épaisse au centre (222). Elle est tendre dans le chapeau, plutôt fibreuse dans le pied. Elle se colore de blanc à reflets violacés, roses ou lilas (79, 211, 222). Elle est plus pâle dans les parties internes (223).

✓ L'odeur et la saveur

L'odeur est faible, parfois herbacée, fruitée, aromatique ou désagréable (79, 220, 223), cyanhydrique faible (222, 223) ou légèrement rance (223). La saveur est amarescente* (79, 220), douce, fade (222), farineuse, subrance (223).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores, oblongues à ellipsoïdes, mesurent entre (5,5-)6 – 9(-11) µm par 3,5 – 5,0 µm avec un quotient Q proche de 2. Les spores sont bassement verruculeuses (58, 211, 220, 222) (*voir* **Photo 120**).

✓ Les basides

Elles sont clavées, tétrasporiques et bouclées. Elles ont pour dimension 28 – 45 x 6 – 9 µm (222, 223) (*voir* **Photo 120**).

✓ Les cystides

Elles sont absentes et l'arête des lames est fertile (211, 223).

✓ La trame hyménophorale

Elle est plus ou moins régulière (222).

✓ Le *suprapellis*

Le *suprapellis* est de type banal (220). Les hyphes cylindriques sont irrégulièrement enchevêtrées, en partie ramifiées avec des cloisons bouclées et larges de 2 à 8 µm (211, 222, 223) (*voir* **Photo 120**).

Le *pileipellis* est un cutis d'hyphes disposées radialement avec des extrémités terminales dispersées semi dressées à dressées (223). Un pigment intracellulaire gris-brun pâle est présent dans le *pileipellis* (223) (*voir* **Photo 120**).

De plus, j'ai pu observer la présence d'un léger pigment pariétal et d'une légère gélification présente par endroits (*voir* **Photo 120**).

✓ Les anses de conjugaison

Les boucles sont abondantes dans tous les tissus (211, 223) (*voir* **Photo 120**).

- Habitat et type trophique

Ce champignon est un saprotrophe. On peut le rencontrer dans les prairies amandées, les lieux rudéralisés, sur des détritus parfois cespiteux ou à nombreux exemplaires luxuriants, sur substrat riche, etc. (113, 220). Il pousse souvent de façon grégaire, fasciculée ou en pelotes (222).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce commune. Elle a déjà fait l'objet de nombreuses mentions régionales, dans le département de l'Aisne, du Nord, de l'Oise, du Pas-de-Calais et de la Somme (113).

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans sur l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Lepista sordida var. sordida* a été inventorié en novembre 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 60**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV141120-1-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Lepista sordida*** (Schumach.) Singer

Tableau 60 : Observations du *Lepista sordida* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

✓ Commentaire

Cette espèce est un bon comestible (79).

Il existe plusieurs variétés. La *var*. *obscurata* est beaucoup plus sombre avec un chapeau brun violacé sombre (54). La *var*. *aianthina* est assez grêle et dépourvue de lilas violet avec des lames rosées. La *var*. *lilacea* est de couleur très vive, saturée. La *var*. *umbonata* a le chapeau plus nettement mamelonné (54).



Photo 119 : Photographie de *Lepista Sordida var sordida*.
Photographies de N. VERDIN.

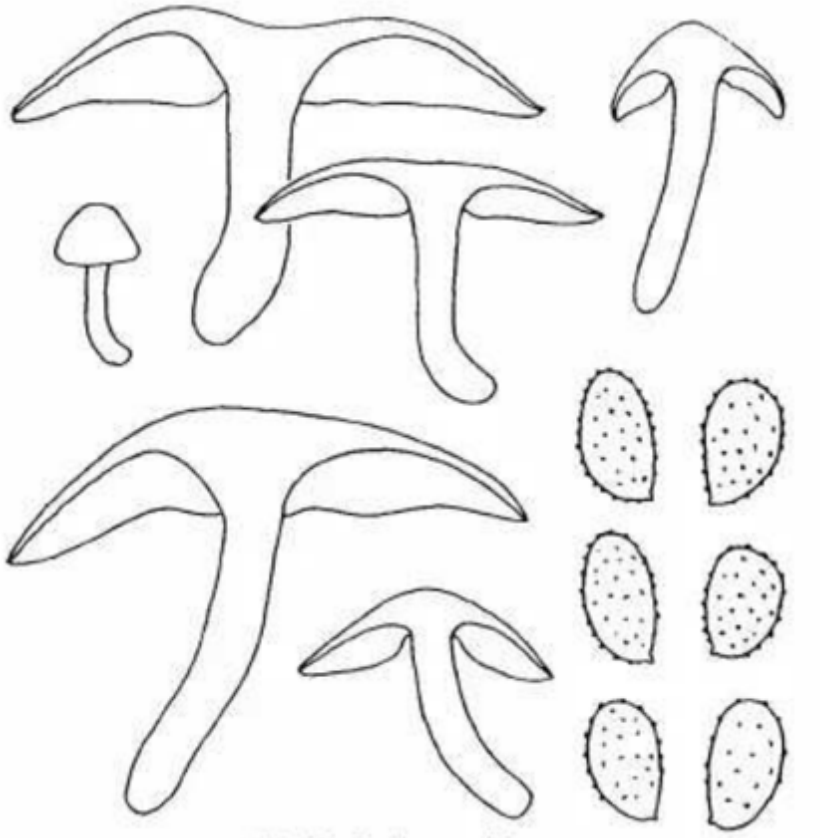


Figure 155 : Représentation du sporophore et des spores de *Lepista sordida*.
Source : dessin extrait de (223).

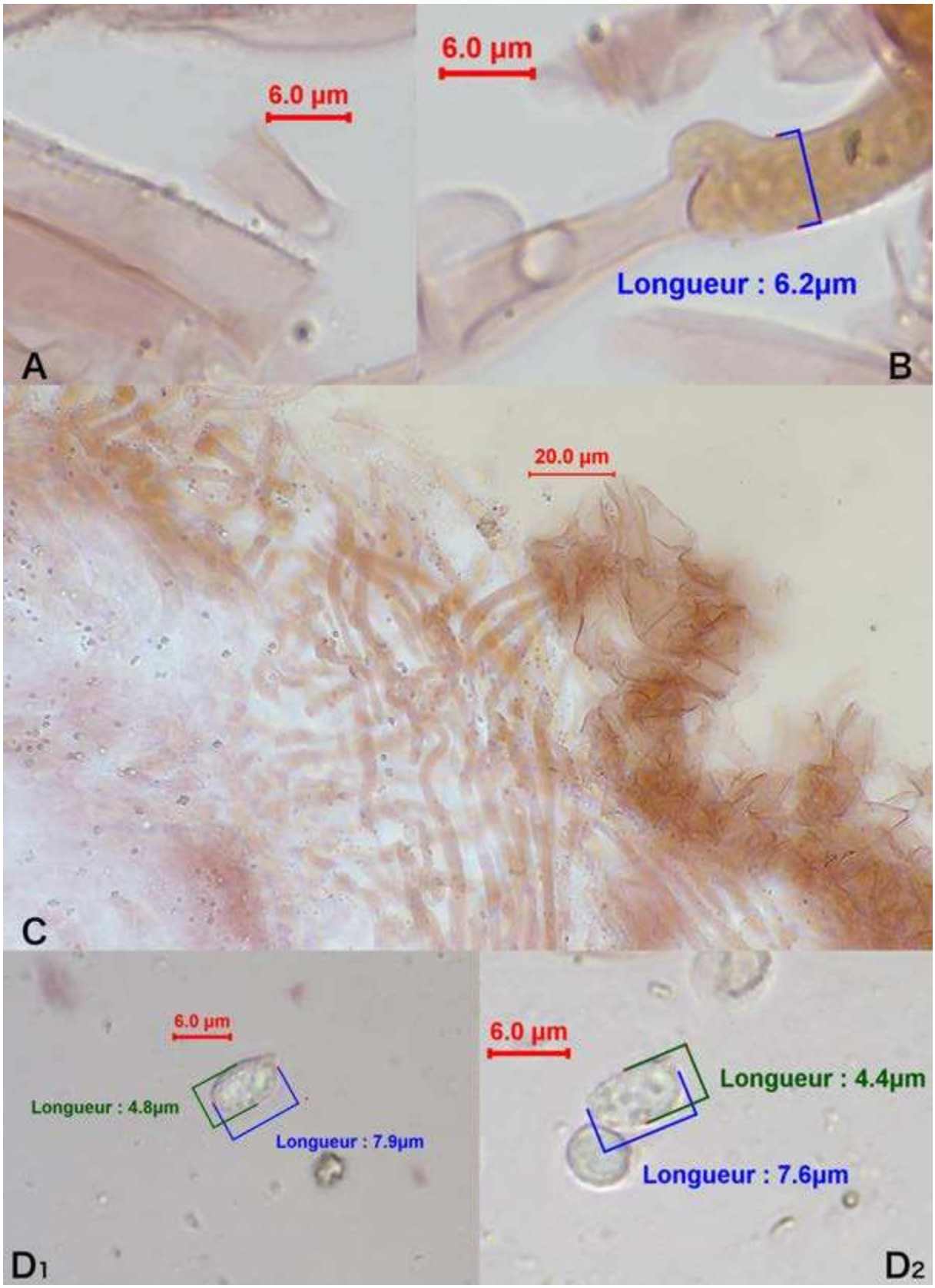


Photo 120 : A : pigment pariétal ; B : pigment intracellulaire et boucle ; C : *pileipellis* ; D_1 à D_2 : spores. Photographies de X. CZECH.

6.1.2.4. Description des espèces appartenant aux *Entolomoideae* rencontrées sur le site

- Rappels généraux sur l'ancienne famille des *Entolomataceae*

Les *Entolomataceae* appartenaient à la division des *Basidiomycota*, à la classe des *Agaricomycetes* et désormais à l'ordre des *Tricholomatales* avec les travaux récents de biologie moléculaire (**Tableau 61**) (113, 219).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basydiomycota	*Agaricomycetes*	*Tricholomatales*	*ENTOLOMATACEAE*

Tableau 61 : Place des *Entolomataceae* dans la classification phylogénique.

Au sein de la famille des *Entolomataceae*, se distinguaient différents genres dont, par exemple le genre *Entoloma*, le genre *Rhodocybe*, le genre *Clitopilus* (219).

Les *Entolomataceae* formaient une famille très homogène par ses spores à apicule triangulaire, à reliefs anguleux (*Entoloma*), striés (*Clitopilus*), ou bosselées martelés (ex-*Rhodocybes*) (113).

Durant l'inventaire, nous avons surtout rencontré des espèces appartenant au genre *Entoloma*. Il s'agit d'un genre assez complexe car les silhouettes de ces champignons sont assez variables et leur détermination est basée essentiellement sur des critères microscopiques (nature des pigments, présence ou absence de boucles, cystides particulières ou non etc.) (113).

Les *Entoloma* forment un groupe de champignons à silhouettes pleurotoïdes, omphalinoïdes, clitocyboïdes, collybioïdes, mycénoïdes ou tricholomatoïdes et à lames sublibres, adnées, échancrées à décurrentes. Les spores sont rose-brunâtre et anguleuses. Ce sont essentiellement des saprophytes, mais certains sont mycorhiziens et d'autres probablement parasites des *Rosaceae* (58).

- ***Entoloma prunuloides* (Fries) Quélet : l'entolome faux-meunier**

  - Description macroscopique

    - ✓ Le *pileus*

Le chapeau mesure de 2,5 à 7 cm. Il est d'abord conico-convexe puis convexe, et enfin plan-convexe généralement avec un large mamelon bas et une marge légèrement involutée lorsqu'il est jeune. Il est non hygrophane, non strié, lisse, blanchâtre à gris brunâtre, brun jaunâtre à gris jaunâtre, relativement pâle à centre légèrement plus foncé. Il est légèrement visqueux à l'humidité et satiné au séchage (58, 120) (*voir* **Photo 121**).

- ✓ Les lames

Les lames mesurent de 4,5 à 5,0 cm de long. Elles sont moyennement espacées à serrées, épaisses, profondément émarginées, ventrues, larges, d'abord blanches puis rose pâle à bord irrégulièrement denté et concolore (54, 58, 120) (*voir* **Photo 121**).

- ✓ Le stipe

Le stipe mesure entre 4 à 8 cm par 0,8 à 1,5 cm. Il est cylindrique généralement effilé vers le bas, blanc puis teinté de gris jaunâtre ocracé dans la partie médiane lorsqu'il est vieux, grossièrement fibrosé-strié dans le sens de la longueur à glabrescent, lisse, solide (54, 120) (*voir* **Photo 121**).

- ✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair est ferme, blanche mais brune dans le contexte* du chapeau (120). L'odeur est fortement farineuse. Le goût est fortement farineux-rance (54, 58, 120).

  - Description microscopique

    - ✓ Les spores

Les spores font (6,5-)7,0 à 8,0(-9) µm par 6,5 à 8,0 µm. Les spores sont isodiamétriques, à 5 à 7 angles en vue latérale (58, 120) (*voir* **Photo 122**).

- ✓ Les basides

Les basides mesurent entre 27 à 45 µm par 7 à 13 µm. Les basides sont tétrasporiques (120) (*voir* **Photo 122**).

- ✓ Les cystides

Les cystides sont absentes (120). Le bord des lames est fertile (120).

- ✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est un ixocutis composé d'hyphes cylindriques de 2,5 µm à 7,0 µm de large. Elles contiennent un pigment intracellulaire brun pâle (120) (*voir* **Photo 122**).

✓ Les boucles

Les boucles sont nombreuses dans tous les tissus (120) (*voir* **Photo 122**).

- Habitat et type tropique

Entoloma prunuloides est une espèce saprotrophe. On peut la retrouver seule ou en petits groupes dans les prairies sur limon calcaire (113, 120), dans les prairies non fertilisées (58).

- Lieux d'observation

Cette espèce a été rencontrée dans le Nord, le Pas-de-Calais et la Somme (113).

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, un échantillon correspondant à *Entoloma prunuloides* sur le plan macroscopique a été récolté. Néanmoins, on note après observation de cet échantillon au microscope, une variation de la taille des spores par rapport aux descriptions. *Entoloma prunuloïdes* à été récolté en novembre 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 62**).

Code inventaire :	Localisation	Date : (A-M-J)	Parcelle	Taxon retenu :	Notes :
CV071120-2-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Entolome sp***	Du goupe prunuloïdes non confirmé
CV071120-5-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Entoloma prunuloides*** (Fries) Quélet	

Tableau 62 : Observations de l'*Entoloma prunoloides* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

✓ Discussion

L'échantillon CV071120-2-P910 se rapproche d'*Entoloma prunoloides* et de ses apparentés, d'où sa description ci-dessus. L'échantillon présentait des lames non libres et décurrentes de couleur beige. Le stipe était fibreux, central et blanc virant au brun et plus claire à la base. Le chapeau est plutôt brun et plus foncé au centre. L'odeur se rapprochait d'une odeur spermatique (*voir* **Photo 123**).

D'un point de vue microscopique, l'échantillon présente des spores anguleuses de dimension 9 x 8 – 9 µm, avec 6 à 7 angles. Les spores sont pourvues d'une grosse guttule centrale. Les basides sont tétrasporiques. La trame des lames et le *pileipellis* présentent des hyphes cylindriques, serrées et parallèles.

La microscopie rappelle donc un entolome et la silhouette macroscopique est hygrocyboïde. L'indentification par les clefs n'ayant pu aboutir qu'au groupe d'*Entoloma prunoloïdes*, une étude par biologie moléculaire est en cours et en attente de résultats (*voir* **Photo 123**).



Photo 121 : Photographies de *Entoloma prunuloides*.
Photographies de N. VERDIN.

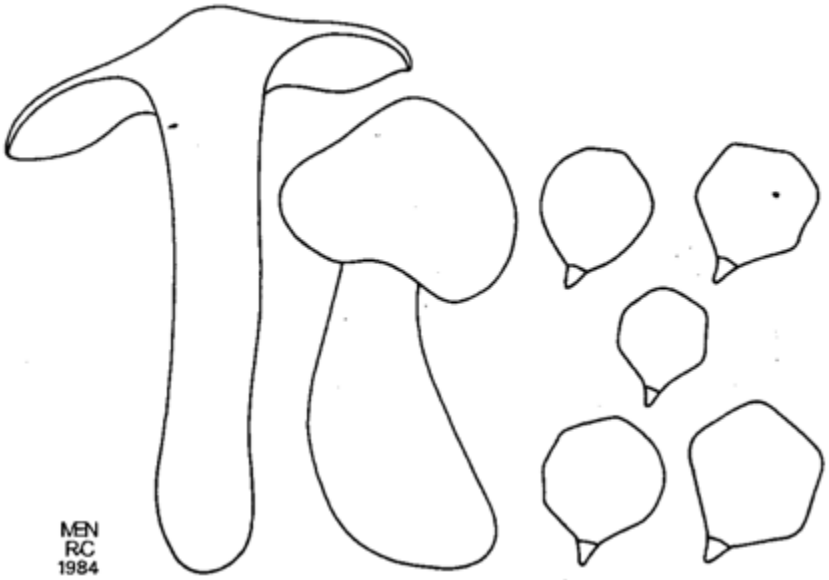


Figure 156 : Représentation du sporophore et des spores d'*Entoloma prunuloïdes*.
Source : dessins extraits de (120).

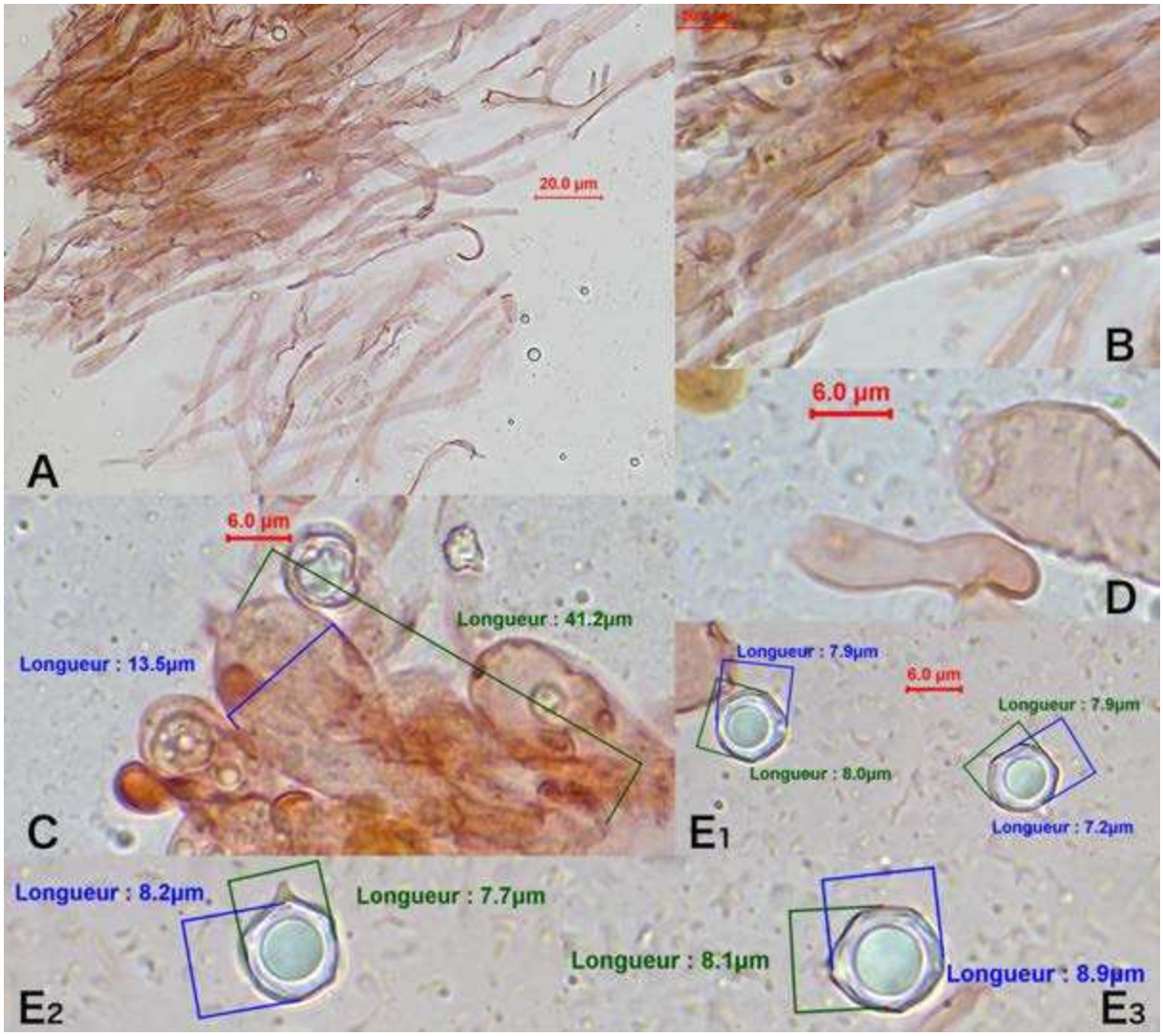


Photo 122 : A : *pileipellis* ; B : pigment pariétal ; C : baside ; D : boucle ; E_1 à E_3 : spores de *Entoloma prunuloides*.
Photographies X. CZECH.



Photo 123 : Photographies de l'échantillon CV071120-2-P910 qui se rapproche du groupe *Prunuloides*.
Photographies de N. VERDIN.

- ***Entoloma bloxamii* (Berk. & Broome) Saccardo : l'entolome de Bloxam**

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

C'est un entolome trapu et tricholomatoïde (58).

Le chapeau mesure de 3,0 à 5,0 cm de diamètre (120, 225) voire 12 cm (216). Il est conique puis conico-convexe, s'étendant peu avec l'âge, il peut devenir plan mamelonné faiblement (120, 216, 225). Il a une marge défléchie, involutée. Le chapeau est non hygrophane, non strié même par transparence (120, 225). Le chapeau est bleu grisâtre plutôt pâle parfois légèrement teinté de brun, bleu sombre à ardoisé perdant presque entièrement sa couleur bleue avec l'âge, puis brun grisâtre pâle, brun jaunâtre par le mamelon. Il est glabre ou quand il est jeune parfois doté d'une surface blanche pubescente devenant très légèrement fibrilleuse radialement de façon innée avec l'âge (54, 120, 216, 225) (*voir* **Figure 157**).

✓ Les lames

Les lames sont serrées, adnées-émarginées à presque libres, blanches puis rosées, rose saumon à couleur chair à bord serrulé et concolore (54, 120, 216, 225). Elles sont denticulées (58).

✓ Le stipe

Le stipe mesure de 2 à 4,5(-7) cm de long et de 1 à 1,8 cm de diamètre. Il est clavé avec la partie la plus large dans la moitié inférieure. Il est presque blanc, avec une légère teinte bleue, gris bleuâtre, bleu acier, à ardoisé ou violacé. La base effilée est blanchâtre parfois avec des reflets jaunes. Il est naturellement fibrillo-strié dans le sens de la longueur et solide (54, 58, 120, 216, 225) (*voir* **Figure 157**).

✓ La chair, l'odeur et le goût

La chair est épaisse et blanche (120), plutôt gris-bleu en surface. L'odeur et le goût sont farineux, mais plutôt faibles (54, 58, 120, 216, 225).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent entre 7,4 – 9,4(-10,8) µm par 6,7 – 9,7 µm, avec une moyenne comprise entre 8,2 par 8,3 µm et un Q compris entre 1,0 – 1,2. La paroi des spores est mince. Les spores sont anguleuses avec un nombre d'angles compris entre 7 et 10 en vue latérale (58, 120, 225) (*voir* **Figure 157**, **Photo 125**).

Les spores observées sont isodiamétriques.

✓ Les basides

Les basides mesurent entre (37-)48 – 70(-85) par 11 – 14,5 µm. Elles sont clavées à oblongues, serrées, bisporiques et tétrasporiques (120, 225) (*voir* **Photo 125**).

✓ Les cystides

Le bord des lames ne comporte pas de cystides. Les lames sont fertiles (58, 120, 225).

✓ La trame

La trame est constituée d'hyphes cylindriques mesurant de 90 à 350 µm par 15 à 60 µm (120, 225).

✓ Le *pileipellis*

Le revêtement (*pileipellis*) au centre du chapeau est un mince ixocutis (très gélatineux), constitué d'hyphes cylindriques étroites mesurant 20 à 74 µm par 2 à 5 µm. Lorsque l'on s'éloigne du centre, on observe au milieu du rayon, un ixocutis mais avec des transitions vers un ixotrichoderme constitué d'hyphes cylindriques étroites mesurant 25 – 113 × 3 – 9 µm (225) (*voir* **Figure 157**, **Photo 125**).

✓ Le *subpellis*

Le *subpellis* est non différencié (120). Il est composé d'éléments gonflés de 25 à 60 µm de long pour 12 à 25 µm de large (120) (*voir* **Figure 157**).

✓ Les pigments du *pileipellis*

Le pigment intracellulaire est présent de manière diffuse et également sous la forme de caillots pigmentaires agglutinés jaunes et légèrement bleuâtres (120, 225) dans le *pileipellis*, surtout dans le *subpellis* (120).

✓ Le *pileitrama*

Il est régulier, constitué d'hyphes cylindriques allongées, mesurant 53 à 343 µm de long et 17 à 43 µm de large avec un pigment intracellulaire diffus et hyalin et d'un pigment pariétal (225) (*voir* **Figure 157**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis constitué d'hyphes cylindriques étroites de 3 à 9 µm de large (225). J'ai constaté sur certains échantillons la présence de zones congophobes.

✓ La *stipititrama*

La *stipititrama* est constituée d'hyphes cylindriques à fusiformes mesurant 45 à 130 µm par 10 à 20 µm. Ces hyphes comportent un pigment diffus intracellulaire pâle à jaune, ainsi qu'un pigment pariétal (225). Des hyphes vasculaires sont présentes dans la trame (225).

✓ Les boucles

De nombreuses boucles sont présentes (58, 120, 225) (*voir* **Photo 125**).

- Habitat et type tropique

Cette espèce saprotrophe pousse dans les prairies subalpines, les pâtures courtes, sur sol calcaire et sur sol acide (54, 113, 120, 216) et les prairies mal fertilisées. Elle pousse en petits groupes (120).

- Lieux d'observation

Cette espèce a été rencontrée dans le Nord, le Pas-de-Calais, et la Somme (113).

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cette espèce a été rencontrée à plusieurs reprises sur la parcelle 910 entre 2019 et 2021 (**Tableau 63**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-2-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Entoloma bloxamii*** (Berk. & Br.) Saccardo
CV111120-2-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Entoloma bloxamii*** (Berk. & Br.) Saccardo
CV111120-3-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Entoloma bloxamii*** (Berk. & Br.) Saccardo
CV111120-6-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Entoloma bloxamii*** (Berk. & Br.) Saccardo
CV111120-8-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Entoloma bloxamii*** (Berk. & Br.) Saccardo
CV111120-10-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Entoloma bloxamii*** (Berk. & Br.) Saccardo
CV141120-3-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Entoloma bloxamii*** (Berk. & Br.) Saccardo
CV111121-7-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Entoloma bloxamii*** (Berk. & Br.) Saccardo

Tableau 63 : Observations de l'*Entoloma Bloxamii* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

✓ Commentaire

Entoloma bloxamii fait partie de la catégorie 2 de la Liste rouge des espèces de champignons menacées du département du Nord-Pas-de-Calais (214, 216).

C'est une espèce parapluie. C'est une espèce à valeur écologique forte et à déterminabilité élevée. Elle est caractéristique de mycocoenoses rares et vulnérables. Elle est inféodée à des milieux rares ou vulnérables. C'est une espèce facile à observer au moment de leur fructification et déterminable *in situ* (216).

Il existe une variante de couleur rose nommée *var*. *rubellum* (113, 120).

Entoloma nitidum est plutôt semblable, mais elle possède un port plus élancé et une écologie différente (120).

Dans la littérature plus ancienne, *Entoloma bloxamii* et *Entoloma madidum* sont parfois traitées comme deux espèces différentes, ou comme une seule espèce plus variable. *Entoloma bloxamii* était, à l'origine, décrite comme une espèce relativement robuste avec un chapeau bleu violet foncé et un stipe cylindrique, atténué vers la base. *Agaricus madidus* est à l'origine une espèce au chapeau également bleu foncé mais avec un stipe clavé à base, large, et ayant une odeur fétide. Cependant, en raison de la similitude par la couleur et la variabilité de la forme du stipe, Quelet les considérait comme synonymes et plaçait *bloxamii* comme une simple variante de *madidus*. Le concept d'*Entoloma bloxamii* et *Entoloma madidum* avec un épitype, qui est respectivement un néotype fut décidé. Les deux espèces peuvent en effet être distinguées par la taille et la forme des spores, comme l'indiquent Konrad & Maublanc (1924–1932) (225).

Entoloma madidum à des spores de 5,9 – 7,6 × 5,8 – 7,5 µm, moyenne 6,8 ×6,7 µm, Q = 1,0–1,2, Qav = 1,03, à paroi mince, avec 6–8 angles et à paroi fine. Les basides font 33 – 48 × 8,5 – 10,5 µm. Elles sont clavées, bouclées, bisporiques ou tétrasporiques. Le bord des lames est fertile. Les cystides sont absentes (225) (*voir* **Figure 158**).

La trame hyménophorale est régulière, constituée d'éléments de 43 – 95 × 6 – 15 µm, avec un pigment intracellulaire bleu pâle et diffus. Le *pileipellis* est un ixocutis très gélatineux au centre, avec quelques hyphes ascendantes formant une transition vers un ixotrichoderme, constitué d'hyphes cylindriques avec des éléments allant de 30 à 116 × 2 à 8 µm et contenant des pigments diffus hyalins bleuâtres (225) (*voir* **Figure 158**).

Au milieu du rayon, c'est un ixocutis avec des transitions vers un ixotrichoderme, constitué d'hyphes allant de 30 à 65 × 3 à 6,5 µm, avec un pigment intracellulaire diffus et bleu pâle (225) (*voir* **Figure 158**).

Le *subpellis* est différencié et il est constitué d'éléments allongés et gonflés, mesurant 20 à 72 × 11 à 28 µm, avec un pigment intracellulaire diffus, bleuâtre et brunâtre (225) (*voir* **Figure 158**).

Le *pileitrama* est régulier, constitué d'éléments cylindriques, mesurant 25 à 70 × 10 à 20 µm, avec des pigments intracellulaires diffus et agglutinés bleu pâle. Des hyphes vasculaires sont présentes (225) (*voir* **Figure 158**).

Le *stipitipellis* est un mince ixocutis doté d'hyphes de 3 à 8 µm de large, avec des pigments intracellulaires diffus, jaune pâle et claire bleuâtre. Le *stipititrama* est régulier et constitué d'éléments cylindriques, mesurant 38 à 160 × 8,5 à 20 µm, avec un pigment intracellulaire et pariétal jaunâtre (225).

Les boucles sont présentes dans tous les tissus (225) (*voir* **Figure 158**).

✓ Discussion

La description des échantillons a été réalisée à partir des travaux de Morgado permettant ainsi d'écarter l'attribution du taxon *Entoloma madidum* sur les échantillons récoltés.

D'autant plus que les travaux de Morgado et A. Martyn Ainsworth, ont permis de confirmer la mise en évidence d'une distinction phylogénétique évidente entre les deux espèces, par la réalisation d'une étude de biologie moléculaire (225, 226).

Une espèce assez récente d'Amérique du Nord, *Entoloma medianox*, fut également écartée car celle-ci présente un *pileipellis* en cutis constitué d'hyphes étranglées, bouclées et contenues dans une matrice gélatineuse. Les cystides sont absentes des lames et du stipe. Les spores font 6,5 à 9 µm de long pour 6 à 8,5 µm de large avec une moyenne de 7,5 x 7,5 µm. Elles présentent seulement 5 à 6 angles et sont presque isodiamétriques avec une paroi assez épaisse et un appendice hilaire proéminent. Les boucles sont présentes dans tous les tissus et les basides sont tétrasporiques (227).



Photo 124 : Photographies de l'*Entoloma bloxamii*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies N. VERDIN.

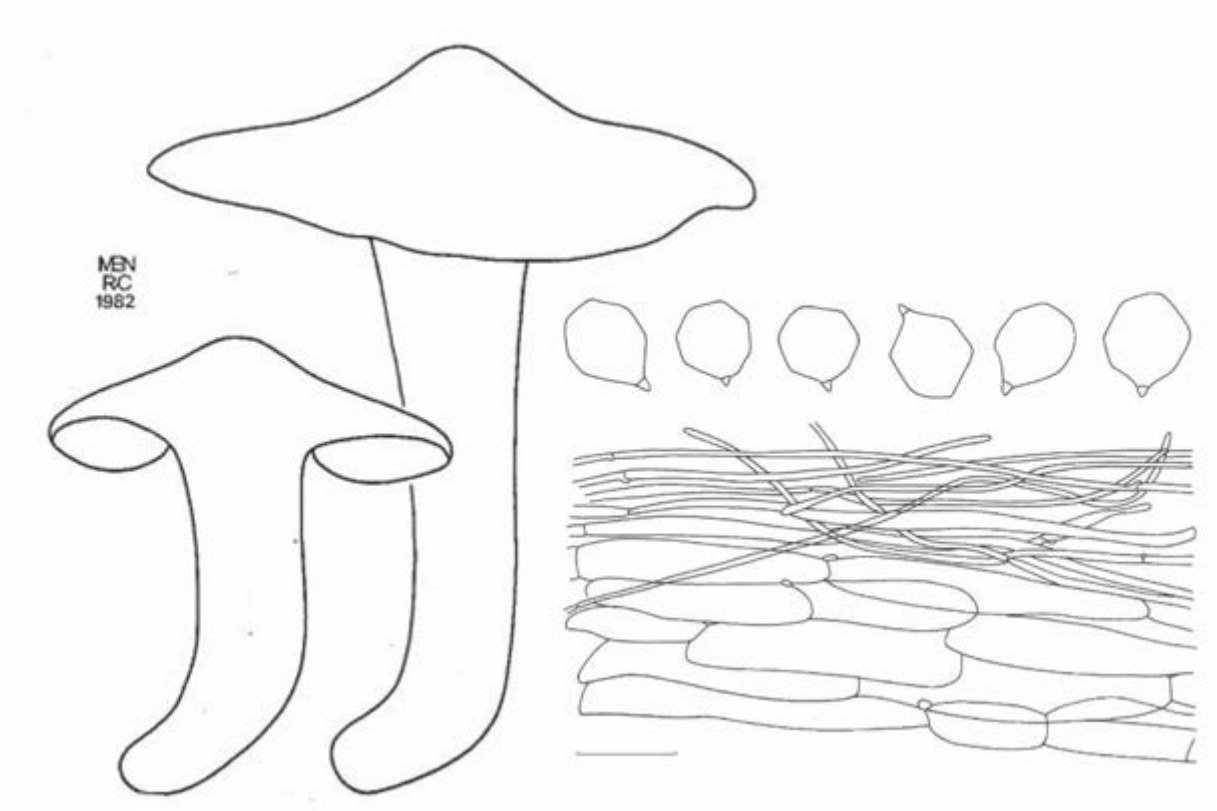


Figure 157 : Représentation du sporophore, des spores et du *pileipellis* de l'*Entoloma bloxamii*.
Source : dessins tirés de (120, 225).

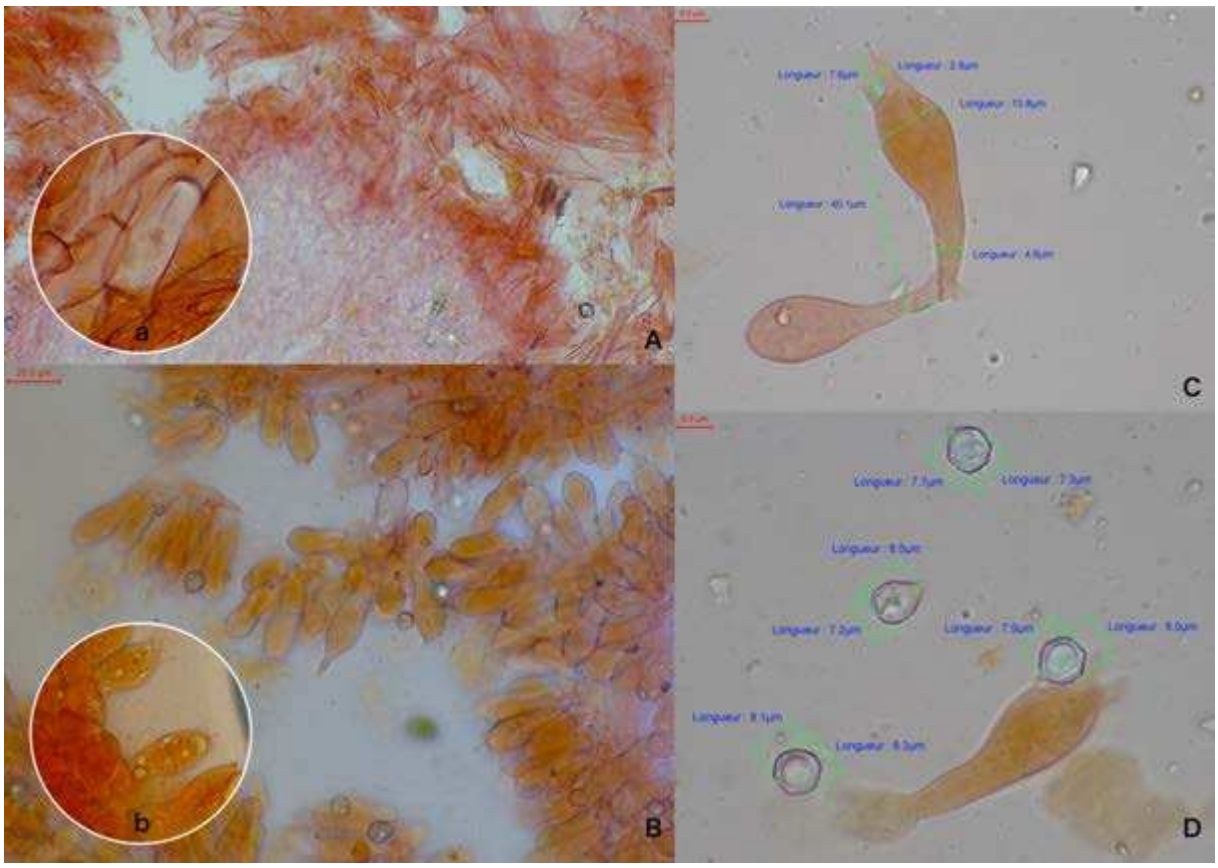


Photo 125 : A : *pileipellis ;* a : boucles ; B et b : hyménium et basides ; C : basides ; D : spores. Photographies de X. CZECH.

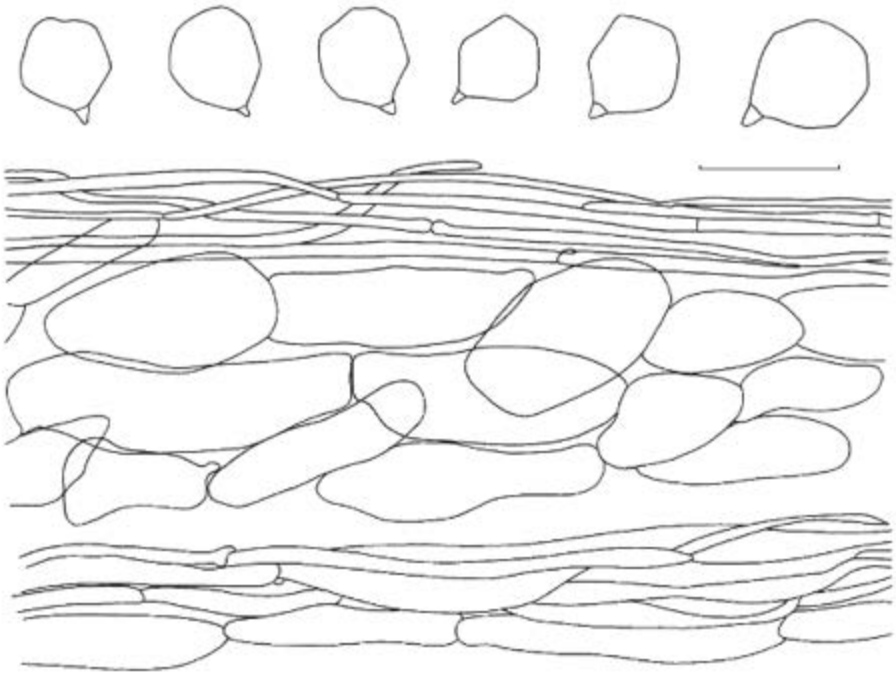


Figure 158 : Représentation des spores et du *pileipellis* de l'*Entoloma madidum*.
Source : dessins extrait de (225).

- ***Entoloma hirtum* (Velenovský) Noordeloos : l'entolome à pied sétuleux**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Entoloma hirtum possède un chapeau de 0,4 à 2 cm de diamètre, conique, parfois tronqué, généralement obtus ou à papille indistincte, rarement avec une légère dépression centrale. La marge est involutée puis droite, parfois crénelée, pas ou légèrement striée par transparence des lames à travers le chapeau. Le chapeau n'est pas hygrophane. Il est gris cendré, noirâtre au centre avec parfois des teintes de brun. Le chapeau est entièrement fibrilleux-squamuleux, avec des squamules triangulaires de couleur terne érigées plus au centre et plutôt déprimées, appuyées vers la marge (120) (*voir* **Photo 126**).

✓ Les lames

Les lames sont souvent profondément échancrées donnant l'impression d'être libres. Elles sont aussi adnées-échancrées avec parfois une dent décurrente. Elles sont ventrues (120). Elles mesurent environ 2,5 cm de longueur sur 0,1 à 0,3 cm de largeur. Elles sont de couleur gris-brun foncé avec une teinte rosâtre, à bord concolore ou légèrement plus pâle (120). L'arête est sub-entière ou floculeuse (120) (*voir* **Photo 126**).

✓ Le stipe

Le stipe peut mesurer de 3 à 7 cm de long par 0,1 à 0,3 cm de diamètre. Il est cylindrique ou légèrement effilé vers le bas, robuste puis étroitement fistuleux, concolore au chapeau ou légèrement plus pâle. Il est fibrilleux avec une couverture arachnoïde pâle à brunâtre, glabrescent et strigueux à la base, c'est-à-dire hérissé de poils brun-jaune (120) (*voir* **Photo 126**).

✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair est membraneuse, concolore à la surface. La chair peut être plus pâle à l'intérieur chez les spécimens à chair plus épaisse. Il n'y a pas d'odeur et la saveur est absente ou amère (120).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent entre (10-)11 – 15(-15,5) µm de long par 7 – 8(-9) µm de large (Q = 1,3 – 1,8) (120). Vues de côté, elles présentent entre 6 à 8 angles prononcés (120) (*voir* **Photo 127**).

Celles observées sur l'échantillon sont isodiamétriques et présentaient une grosse vacuole centrale.

✓ Les basides

Les basides mesurent 34 à 46 µm de long par 10 à 15(-20) µm de large. Elles sont tétrasporiques et non bouclées (120) (*voir* **Photo 127**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides mesurent entre 20 – 60(-75) µm de long sur (9-)12 – 35 µm de large. Elles sont étroitement ou largement clavées, avec un apex arrondi ou conique, rarement subglobuleuses ou subcylindriques (120). Elles ont une paroi fine à légèrement épaissie, hyaline ou brunâtre, souvent incrustée (120).

J'ai pu tout de même observer des cystides exceptionnellement longues de 15 µm uniquement et larges de 10 µm.

Le bord de la lame est stérile ou hétérogène (120).

✓ Les pigments

Un pigment légèrement à grossièrement incrustant est présent sur les hyphes du *pileipellis*, du *pileitrama*, du *stipititrama* et de la trame hyménophorale (120) (*voir* **Photo 127**).

✓ Le *pileipellis*

C'est un cutis avec une transition vers le trichoderme composé d'hyphes multiseptées, couchées et ascendantes. Il comporte des poils atténués avec des éléments longs de 46 à 110 µm sur 11 à 20 µm de large à la base et de 4 à 7 µm de large au sommet (120) (*voir* **Photo 127**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis avec des hyphes comportant jusqu'à 2 cloisons éparses, de couleur jaune-brun, sans pigments incrustants et atteignant 170 µm de long pour 16 µm de large (120) (*voir* **Photo 127**).

✓ Les boucles

Les boucles sont absentes parmi tous les tissus (120).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe (potentiellement ectomycorhizien) (113), pousse seul ou en petits groupes dans les pelouses sèches et sols limoneux calcaires, sous prunelliers (*Prunus spinosa*) et genévriers (*Juniperus communis*) (120).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce déjà récoltée dans le département du Nord et du Pas-de-Calais (113).

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'*Entoloma hirtum* a été inventorié en novembre 2019 sur la parcelle 910 (**Tableau 64**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-1-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Entoloma hirtum*** (Velenovský) Noordeloos

Tableau 64 : Observations de l'*Entoloma hirtum* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.



Photo 126 : Photographies de l'*Entoloma hirtum*.
Photographies de Didier HUART (en fond) et de X. CZECH (en cartouche).

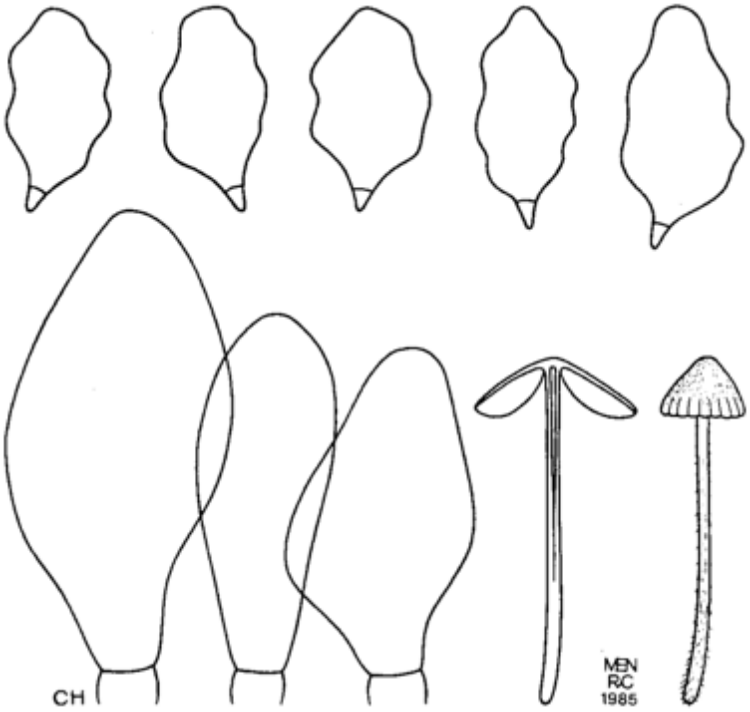


Figure 159 : Représentation du sporophore, des spores et des cheilocystides d'*Entoloma hirtum*.
Source : illustrations tirées de (120).

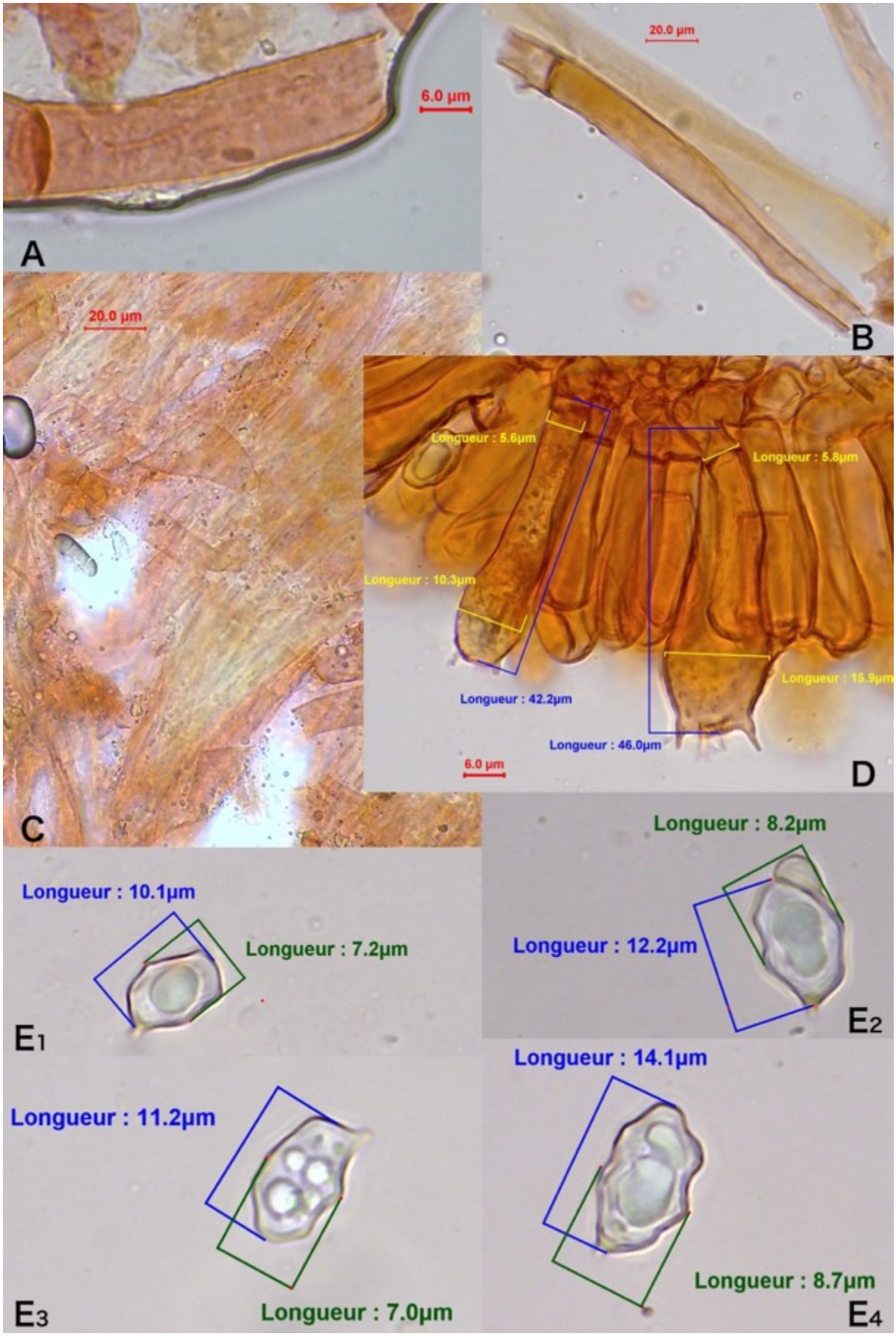


Photo 127 : A : pigment pariétal ; B : hyphes du *stipitipellis* à deux parois ; C : *pileipellis* ; D : basides ; E_1 à E_4 : spores.
Photographies de X. CZECH.

- ***Entoloma hebes* (Romagnesi) Trimbach : l'entolome à pied grêle**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

C'est un entolome élancé (58).

Le chapeau mesure de 0,9 – 4,0(4,5) cm. Il est conico-convexe, campanulé ou hémisphérique, puis s'étend pour devenir plan-convexe, généralement avec une papille distincte et foncée (54, 58, 120, 228) (*voir* **Figure 160**).

Les bords sont légèrement involutés lorsque le sporophore est jeune, puis droits avec l'âge (54, 58, 228). La marge est striée jusqu'au centre (54, 58, 120, 228) par transparence lorsqu'il est imbu (228). Il est lisse, mat à soyeux brillant, fortement fibrilleux radialement (120, 228), parfois ridulé radialement surtout dans la zone marginale (228). Le chapeau se fend (ou devient crénelé) souvent avec l'âge (120) (*voir* **Figure 160**).

Le chapeau est fortement hygrophane. Ainsi lorsqu'il est humide, il est plutôt jaune-brun, brun chaud foncé, gris-brun ou brun rougeâtre vers la marge entre les stries plus pâles et il devient fortement pâle, en séchant, jusqu'à brun jaunâtre, gris-beige ou gris-isabelle (120).

✓ Les lames

Les lames mesurent 2 à 3 cm de long en moyenne. Elles sont moyennement denses, presque libres ou adnées-émarginées, larges et ventrues. Elles sont pâles, grisâtres, brun pâle, puis roses et enfin rose brunâtre, à bord presque entier et concolore (54, 120, 211, 228). La sporée est brun-rose (211, 228).

✓ Le stipe

Le stipe mesure entre 2 à 8,5 cm (parfois jusqu'à 11 cm) par 0,1 à 0,3 cm (voire 0,5 cm) de diamètre. Il est cylindrique, rigide, généralement légèrement élargi vers la base, solide, élastique, plein puis fistuleux. Il est de couleur brun pâle (rougeâtre) ou gris-brun, plus pâle que le chapeau, plus foncé à sa base. Une petite pruine floculeuse est présente à l'apex. Vers le bas, il est légèrement à abondamment fibrillo-strié longitudinalement et argenté, jamais absolument glabre, parfois tordu, et tomenteux ou feutré blanc à la base (58, 120, 211, 228) (*voir* **Figure 160**).

✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair est mince, plutôt cassante dans le chapeau. Elle est plus ferme dans le stipe, concolore en surface, et pâle dans la partie interne du stipe (120).

L'odeur, rarement faible ou absente, est généralement fortement farineuse rance, comme celle du concombre. Le goût est fortement farineux rance et rarement indistinct (58, 120, 211).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent entre (8,0-)8,5 à 12,0(-14,0) µm par (5,0-)6,0 à 7,5(-8,0) µm (58, 120, 211, 228). Elles sont hétérodiamétriques et comportent entre 7 à 8 angles en vue latérale (58, 120). Pour certains auteurs, il n'y a que 5 à 7 angles (228) (*voir* **Figure 160**, **Photo 129**).

Lors de l'observation des échantillons, j'ai pu constater que les angles ne sont pas forcément très prononcés et ont un apex plus ou moins allongé. Les spores ont une grosse vacuole et une paroi lisse.

✓ Les basides

Les basides mesurent de 24 à 40 µm par 7,5 à 13 µm. Elles sont tétrasporiques (120, 211, 228), rarement bi-sporiques, et sont bouclées (120) (*voir* **Photo 129**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides mesurent entre (20-)25 à 55(-60) de longueur par 4 à 10(-12) µm. Elles sont cylindriques et capitées à clavées, généralement à apex arrondi et rarement atténué (58, 120, 228). Elles sont occasionnellement diverticulées (211). Elles sont partiellement bouclées (228). Les arêtes des lames sont stériles (120) (*voir* **Figure 160**, **Photo 129**).

Les cheilocystides sont également pseudocylindracées, tortueuses, flexueuses et pluriétranglées dans les divers échantillons récoltés. Certaines possèdent un septum ou sont pseudo-capitées (*voir* **Photo 129**).

Les pleurocystides sont absentes (228).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est un cutis composé d'hyphes cylindriques disposées radialement, parallèles, de 3 à 9,5(13) µm de largeur (120, 211). Quelques-unes atteignent rarement 18 µm (228). Leur longueur dépasse nettement les 100 µm. Les hyphes sont en partie pigmentées de brun et ont des cloisons non bouclées (228). En surface, il y a des extrémités libres qui sont clavées (211) (*voir* **Photo 129**).

✓ Le *subpellis*

Le *subpellis* est généralement bien développé, constitué d'éléments gonflés, de 32 à 80 µm par 11,5 à 32 µm (120).

✓ Les pigments

Un pigment incrustant, souvent brun pâle, est présent sur les hyphes du *pileipellis* et de la *pileitrama*. Un pigment intracellulaire est présent dans le *subpellis* et la *pileitrama* supérieure (120) (*voir* **Photo 129**).

✓ Les boucles

Les boucles sont abondantes dans l'hyménium et rares dans les autres tissus (120, 211).

- Habitat et type tropique

Cette espèce saprotrophe pousse en groupe sur sol humide et riche en humus dans les forêts sous *Fraxinus* et *Alnus* et rarement dans les prairies moussues, riches des jardins, sur les sols calcaires et dans les broussailles (58, 120), les pâturages alpestres, sur les sols basiques. Ce champignon pousse de façon isolée ou grégaire (228).

- Lieux d'observation

Cette espèce a été rencontrée dans l'Aisne, le Nord, l'Oise, le Pas-de-Calais, et la Somme (113).

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cette espèce a été rencontrée à plusieurs reprises entre 2019 et 2021 sur les parcelles 910 et 976 (**Tableau 65**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-13-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Entoloma hebes*** (Romagnesi) Trimbach
CV191119-27-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Entoloma hebes*** (Romagnesi) Trimbach
CV221020-7-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Entoloma hebes*** (Romagnesi) Trimbach
CV221020-10-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Entoloma hebes*** (Romagnesi) Trimbach
CV111121-11-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Entoloma hebes*** (Romagnesi) Trimbach

Tableau 65 : Observations de l'*Entoloma hebes* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.



Photo 128 : Photographies de l'*Entoloma hebes*.
Photographies de X. CZECH.

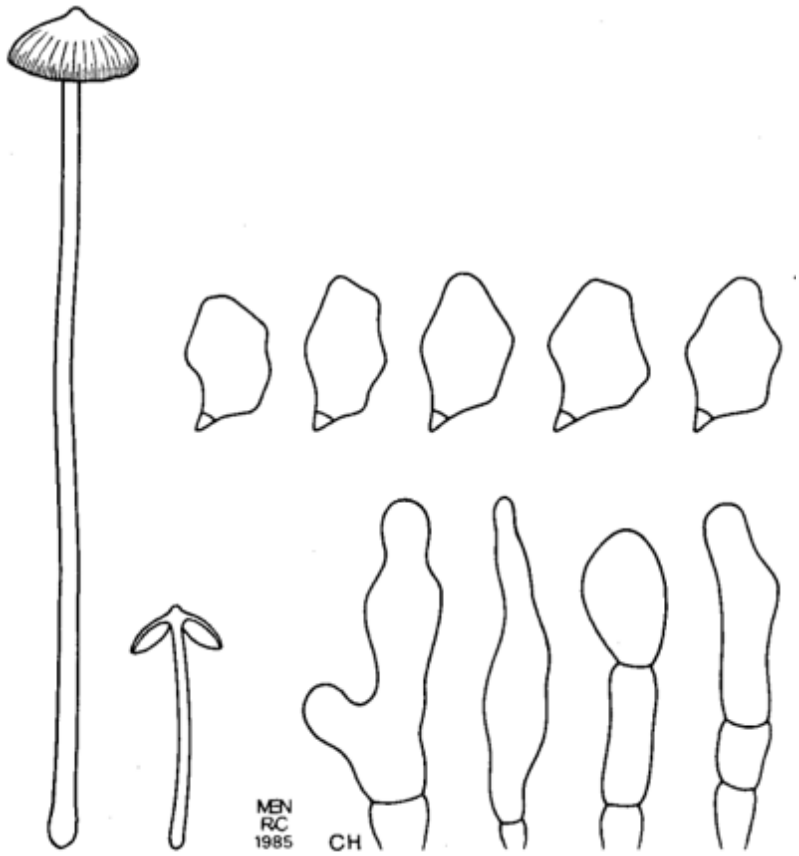


Figure 160 : Représentation des sporophores, spores et cheilocystides de l'*Entoloma hebes*.
Source : dessins extraits de (120).

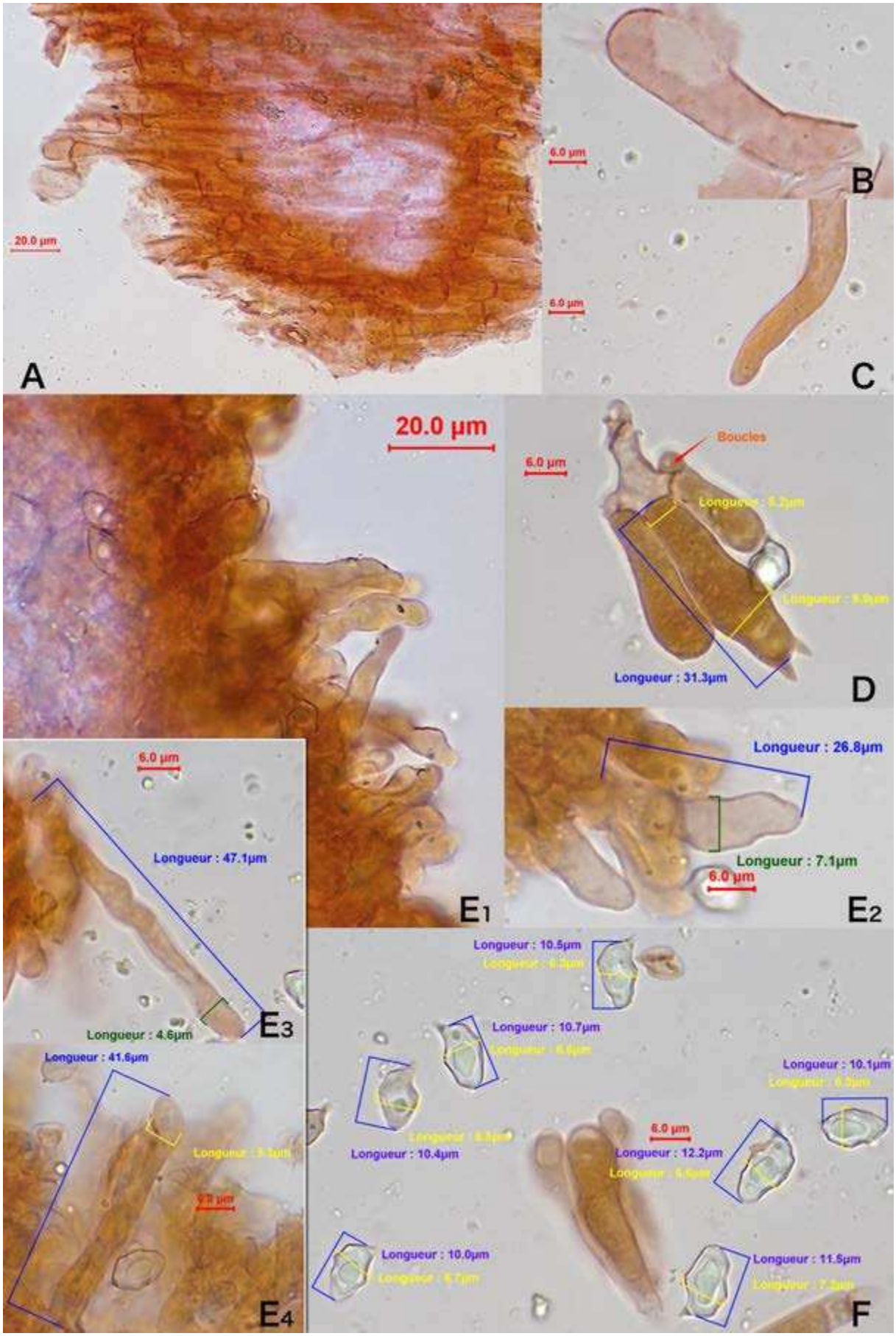


Photo 129 : A : *pileipellis* ; B : pigment pariétal ; C : pigment intracellulaire ; D : baside ; E_1 à E_2 : cystides ; F : spores.
Photographies de X. CZECH.

- ***Entoloma incanum* (Fr.) Hesler : l'entolome à pied vert**

- Description macroscopique

Entoloma incanum est un entolome plutôt grêle, très caractéristique et relativement facile à identifier (58, 120).

✓ Le *pileus*

Il possède un chapeau hémisphérique puis convexe et enfin vite aplati, rarement tronqué, puis généralement déprimé au centre, pouvant atteindre jusqu'à 4 cm de diamètre (54, 120, 216). Il est souvent subsquamuleux ou fibrilleux-méchuleux au centre, fibrilleux radialement, parfois entièrement tomenteux, devenant radialement rimeux et finement squamuleux avec l'âge (58, 120). La marge est involutée lorsqu'il est jeune (120).

Le chapeau est hygrophane (120). Il est de couleur vert olive, vert d'herbe au début, devenant brun-vert, brun olivacé par la suite (54, 58, 120, 216). Il peut parfois prendre des couleurs vert-jaune ou jaune citrin, brun rougeâtre, habituellement plus foncé au centre et palissant au séchage chez la forme *citrinobrunneum* (113, 120, 216).

Le chapeau laisse paraître des stries qui correspondent à l'insertion des lames en dessous (54, 58, 120, 216, 221) par transparence lorsqu'il est humide. Elles vont de la marge jusqu'au centre (120).

✓ Les lames

Les lames sont pâles, blanches avec des nuances de vert chez les sujets jeunes puis blanc rosé, rose sordide sur des sujets plus mûrs (120, 216, 221). Elles mesurent entre 1,5 à 2,3 cm de long sur 0,3 à 0,7 cm de large. Les lames sont adnées, légèrement émarginées ou avec une dent décurrente (120). Elles sont moyennement distantes à serrées (120). Elles sont arquées puis segmentiformes et rarement ventrues. (120). Elles sont parfois transveineuses (120). L'arête est entière et concolore (120).

✓ Le stipe

Cette espèce est plutôt grêle, avec un pied pouvant atteindre jusqu'à 8 cm de long et 0,4 cm de diamètre (54, 216). Le pied est cylindrique ou comprimé avec un sillon, rarement nettement élargi à la base (0,5 cm de large). Il est jaune-vert vif, virant parfois au brun avec l'âge ou vers la base, parfois avec des reflets bleuâtres, virant rapidement au bleu-vert (ou vert « fluo ») à la coupe ou au froissement, surtout dans

les parties inférieures (54, 58, 120, 216, 221). Le pied est glabre, poli, rarement fibrilleux de façon innée et tomenteux à la base avec un duvet blanc (120).

✓ La chair

La chair est vert olivâtre pâle, jaune verdâtre dans le chapeau et le pied, virant rapidement au vert-bleu en bleuissant à la coupe ou lorsqu'elle est abimée (120, 221).

✓ L'odeur

L'odeur est très distincte et rappelle celle du caoutchouc brûlé, du spéculoos ou de l'urine de souris (54, 113, 120, 216). Le goût est absent ou désagréable (120).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent entre (9-)10,5 et 13(-14) µm de long et entre 7,5 à 9,5(-10) µm de large, avec un Q = 1,2 – 1,7 (219). Elles sont ellipsoïdes et comportent 6 à 9 angles en vue latérale (120) (*voir* **Photo 131**).

✓ Les basides

Les basides mesurent entre 28 à 60 µm de long sur 9 à 16 µm de large. Elles peuvent être bisporiques ou tétrasporiques. Elles ne sont pas bouclées (120) (*voir* **Photo 131**).

✓ Les cystides

Cette espèce ne comporte pas de cheilocystides, ni d'autres cystides. L'arête des lames est fertile (58, 120).

✓ Le revêtement piléique

Le *pileipellis* est un trichoderme au centre et plutôt un cutis vers la marge constitué d'hyphes de 10 à 20 µm de large, cylindriques à enflées avec des éléments terminaux clavés jusqu'à 25 µm de large (120) (*voir* **Photo 131**).

Le revêtement du chapeau comporte du pigment intracellulaire (120). Des granules brillantes sont abondantes dans le *pileitrama* (120) (*voir* **Photo 131**).

✓ Les boucles

L'ensemble des tissus ne comporte aucune boucle (58, 120).

- Habitat et type tropique

Cette espèce saprotrophe pousse en petits groupes parmi les mousses et les graminées dans des prairies semi-naturelles peu fertilisées sur des sols plutôt secs, limoneux ou encore sableux et calcaires (58, 120).

- Lieux d'observation

Cette espèce a été rencontrée dans l'Aisne, le Nord, l'Oise et le Pas-de-Calais (113).

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cette espèce a été rencontrée à deux reprises entre 2020 et 2021 (**Tableau 66**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV071120-3-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Entoloma incanum*** (Fries) Hesler
CV021121-2-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-02	910	***Entoloma incanum*** (Fries) Hesler

Tableau 66 : Observations de l'*Entoloma incanum* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Commentaire

Les très jeunes spécimens peuvent superficiellement faire évoquer certains hygrophores mais l'identification reste cependant assez facile (58).

L'espèce appartient à la catégorie 3 « espèces menacées » de la Liste rouge des champignons menacés des départements du Nord-Pas-de-Calais (214, 216).

La valeur patrimoniale correspond à une espèce caractéristique du milieu (216).

Il existe dans notre région la forme *f. citrinobrunneum* Arnolds au stipe plus jaune que vert et au chapeau brunâtre à brun foncé (113).



Photo 130 : *Entoloma incanum*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, Novembre 2021.
Photographie de N. VERDIN.

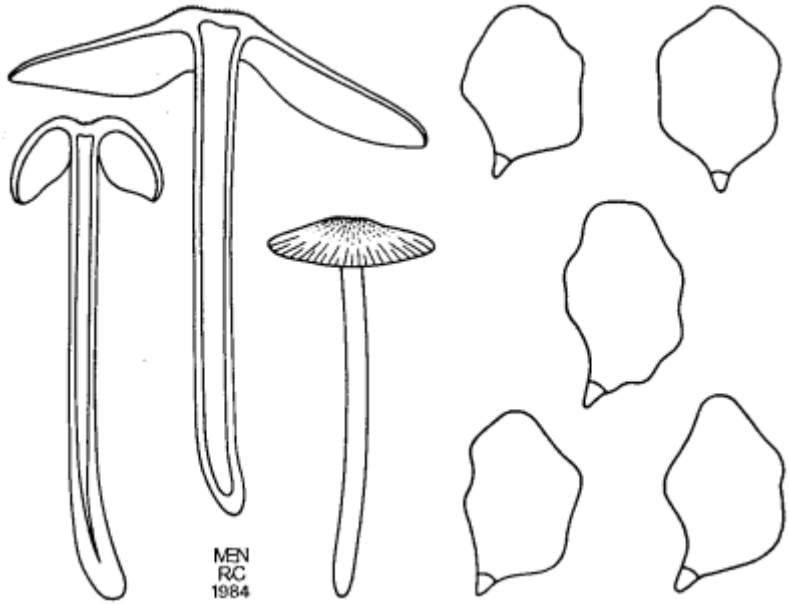


Figure 161 : Représentation du sporophore et des spores de l'*Entoloma incanum*.
Source : dessin extrait de (120).

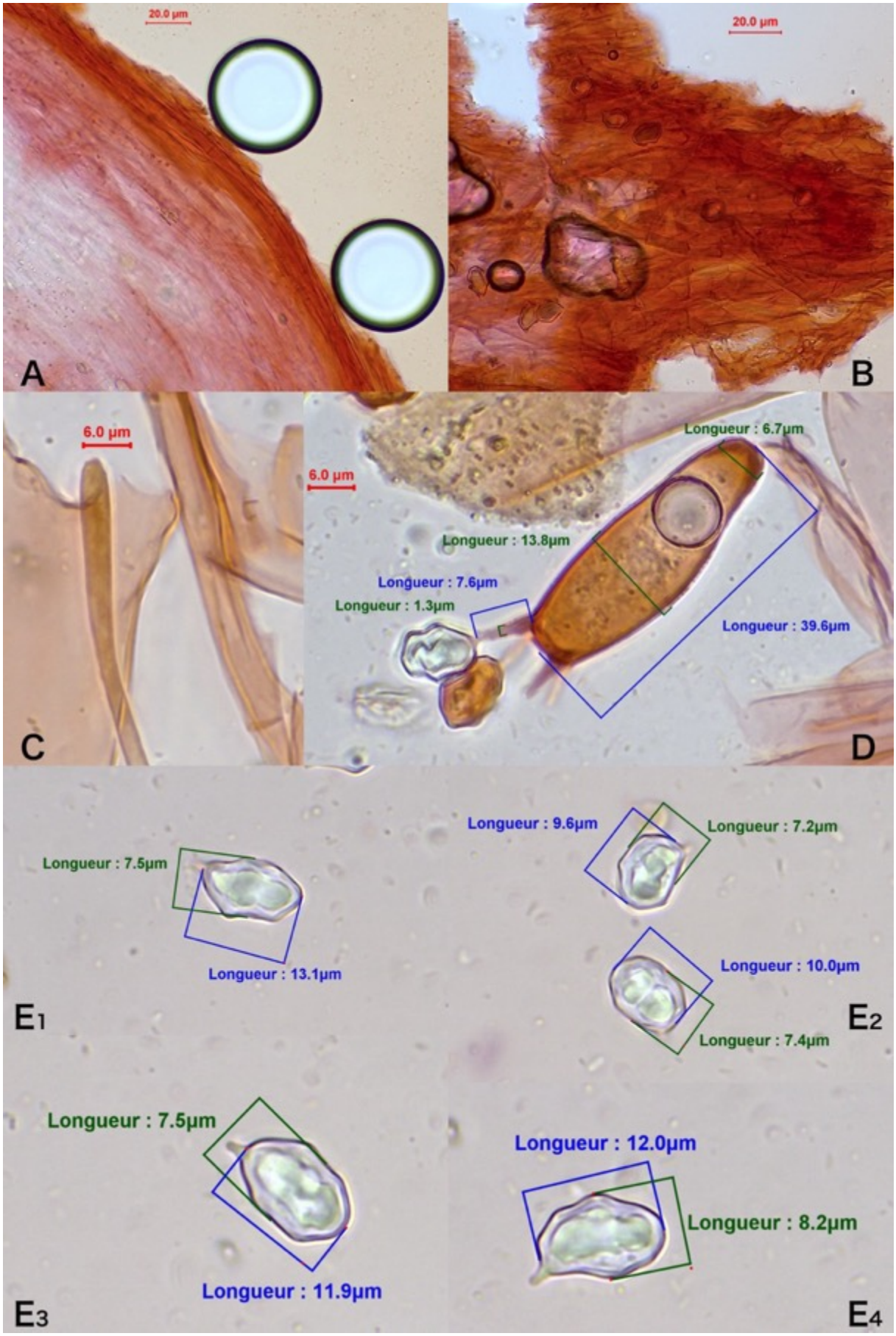


Photo 131 : A : cutis à la marge du *pileus* B : trichodermique au centre du *pileus* ; C : pigment intracellulaire ; D : baside ; E_1 à E_4 : spores.
Photographies X. CZECH.

- ***Entoloma sp***

  - Description macroscopique

    - ✓ Le chapeau

Le chapeau est de petite taille (environ 1,5 cm de diamètre maximum), de forme hémisphérique, convexe. Le centre présente parfois une légère dépression (*voir* **Photo 132**).

La marge est ondulée, légèrement crénelée, et involutée. Le chapeau est strié jusqu'aux trois quarts du rayon par transparence des lames. Les stries sont plus foncées que le bord du chapeau. Le *pileus* est couvert de fibrilles blanches disposées de manière radiale. Le chapeau semble légèrement hygrophane. Le centre reste plus foncé avec une couleur brune à brun ocracé. Le reste du chapeau est de couleur brunâtre avec des teintes rosâtres. Puis, il devient plus rosâtre avec des teintes blanchâtres (*voir* **Photo 132**).

- ✓ Les lames

Les lames sont espacées, épaisses avec la présence de lamelles et de lamellules. Les lames sont adnées à échancrées parfois décurrentes par une courte dent. Elles sont largement ventrues. Elles sont rosâtres à rose avec des teintes blanchâtres. Les lames palissent vers l'arête. L'arête est concolore au reste des lames à légèrement blanchâtre. Sur les faces des lames, quelques tâches sous forme de stries à l'instar de vaisseaux capillaires, sont visibles et de couleur plutôt brunâtre (*voir* **Photo 132**).

- ✓ Le stipe

Le pied est plutôt fin, tortueux et cylindrique. L'apex du stipe possèdent une légère pruine blanche. Il est fibrillo-striée. Les fibrilles sont de couleur blanchâtre. Quelques petites squamules apparaissent le long du pied. Le stipe est de couleur hyaline, blanchâtre. Vers la base, le pied devient moins hyalin, moins translucide mais plus blanchâtre sur un fond légèrement plus foncé (*voir* **Photo 132**).

- Description microscopique

Les spores sont sub-isodiamétriques à fortement cubiques. Elles sont dotées de 4 angles voire rarement 5 angles et ont une grosse vacuole réfringente centrale. Elles ont comme dimensions 10 – 12 x 10 – 12(-14) µm. Les basides sont bisporiques et tétrasporiques, bouclées. Les basides meurent 44 – 55 x 14.4 – 17 µm. Quelques rares sclérobasides sont aussi présentes (*voir* **Photo 133**).

Les pleurocystides sont absentes. Des cheilocystides sont présentes. Ces dernières sont sub-lagéniformes ou cylindro-flexueuses et mesurent 30 – 40 x 5 – 12 µm (*voir* **Photo 133**).

Des cystides cylindro-clavées en massue sont également présentes. Elles mesurent 45 – 65 µm de long avec une largueur de 4 – 5 µm pour la base du pédoncule et de 10 – 20 µm de large pour la partie la plus renflée. L'apex de ces cystides est obtus.

Des cystides en éperon ou sub-capitées sont également présentes (*voir* **Photo 133**).

Le stipe présente un *stipitipellis* avec une gélification. Des boucles sont rarement présentes (*voir* **Photo 133**).

- Habitat et type trophique

Elle a été récoltée en pelouse calcicole.

- Lieux d'observation

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cet *Entoloma sp* a été rencontré en novembre 2021 (**Tableau 67**).

Code inventaire :	Localisation	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :	Notes :
CV111121-12-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Entoloma sp***	Non confirmé

Tableau 67 : Observations de l'*Entoloma sp* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

✓ Discussion

Une étude par biologie moléculaire sera nécessaire pour confirmer l'espèce de cet entolome. Au vu de la morphologie des spores, elle appartient surement au groupe des *Rhombisporum*. Une hypothèse taxonomique a été établie. *Entoloma rhombisporum* semble être l'hypothèse la plus pertinente, cependant les caractères macroscopiques et microscopiques des spores de l'échantillon ne coïncident pas avec ceux de cette espèce.

- *Entoloma rhombisporum*

✓ Description macroscopique

Le chapeau mesure 1,0 – 3,0 cm. Il est hémisphérique à convexe, au centre émoussé faiblement ou vaguement ombiliqué (parfois tronqué-ombiliqué). Il est hygrophane. Lorsqu'il est humide, il est distinctement strié de manière translucide sur la marge et parfois jusqu'à la moitié du rayon, jaune-brun sordide foncé à brun rougeâtre foncé, brun-rouge jaunâtre. Il est totalement glabre voire brillant. Le chapeau est finement fibrilleux inné radialement avec parfois un centre ruguleux ou duveuteux (229) (*voir* **Photo 134**).

La chair est très mince avec une odeur légèrement spermatique ou rappelant celle de l'oignon (229).

Les lames ont une longueur de 19 à 36 mm et une largeur de 3 à 5 mm. Elles sont moyennement éloignées, de couleur blanchâtre puis de couleur chair rosé ou rose brunâtre à arêtes entières et concolores. Elles sont ventrues, sinuées et légèrement adnées-émarginées avec une dent décurrente ou arqué-décurrentes chez les spécimens expansés (229) (*voir* **Photo 134**).

L'arête des lames est hétérogène avec des basides. Elle est plutôt fine et se collapse facilement (229). Elle présente quelques poils peu visibles et non différenciés le long du bord (229).

Le stipe mesure 2,0 – 6,0 x 1 – 3(-3,5) cm. Il possède une morphologie plutôt uniforme. Il comporte un mycélium blanc au niveau de la base. Le stipe est blanchâtre brun jaunâtre pâle mais souvent hyalin, glabre ou avec une légère pruine blanche au sommet. Il est presque plein et très fragile (229).

✓ Description microscopique

Les spores sont courtes de 9,0 – 12 x 7,0 – 10,0(-11) µm et font en moyenne 10 µm x 8,5 µm. Elles sont plus ou moins cuboïdes et possèdent 5 à 6 angles en vue latérale (229) (*voir* **Photo 134**).

Les basides font 36 -57 x 11,5 – 16 µm, elles sont clavées, tétrasporiques avec des boucles (229).

La trame hyménophorale est composée d'éléments cylindriques de 50 – 280 × 5 – 12 µm, légèrement étranglés au niveau des septa, hyalins, et non bouclés (229).

Les cheilocystides ne dépassent pas ou peu l'hyménium. Elles mesurent 35 – 80 µm de long, 10 – 25 µm de large à la base et 3 – 9 µm de large à l'apex. Elles sont

fusiformes, lagéniformes avec un long col (avec constrictions) et sont rarement furciformes ou tibiiformes. Elles sont bouclées (229) (*voir* **Photo 134**).

Le *pileipellis* est un cutis d'hyphes cylindriques de 3 – 10(-20) µm de large avec un pigment intracellulaire et globulaire. La *pileitrama* est régulière, composée d'hyphes hyalines de 5 à 40 µm de large (229).

Le *stipitipellis* est un cutis d'hyphes cylindriques de 6 – 10(-18) µm de large avec quelques hyphes lâches. Des éléments terminaux subcylindriques au sommet sont présents. Ces éléments ne doivent pas être confondus avec des caulocystides, de toute façon absentes (229).

Les boucles sont abondantes dans l'hyménium mais ne sont pas observées ailleurs (229).

✓ Habitat

Il pousse en petits groupes dans les milieux semi-naturels, les prairies et en marge des tourbières calcaires subalpines, dans les régions boréales et subalpines d'Europe. La distribution est mal connue en raison de la diversité inattendue de ce groupe (229).



Photo 132 : Photographies d'un *Entoloma sp*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH.

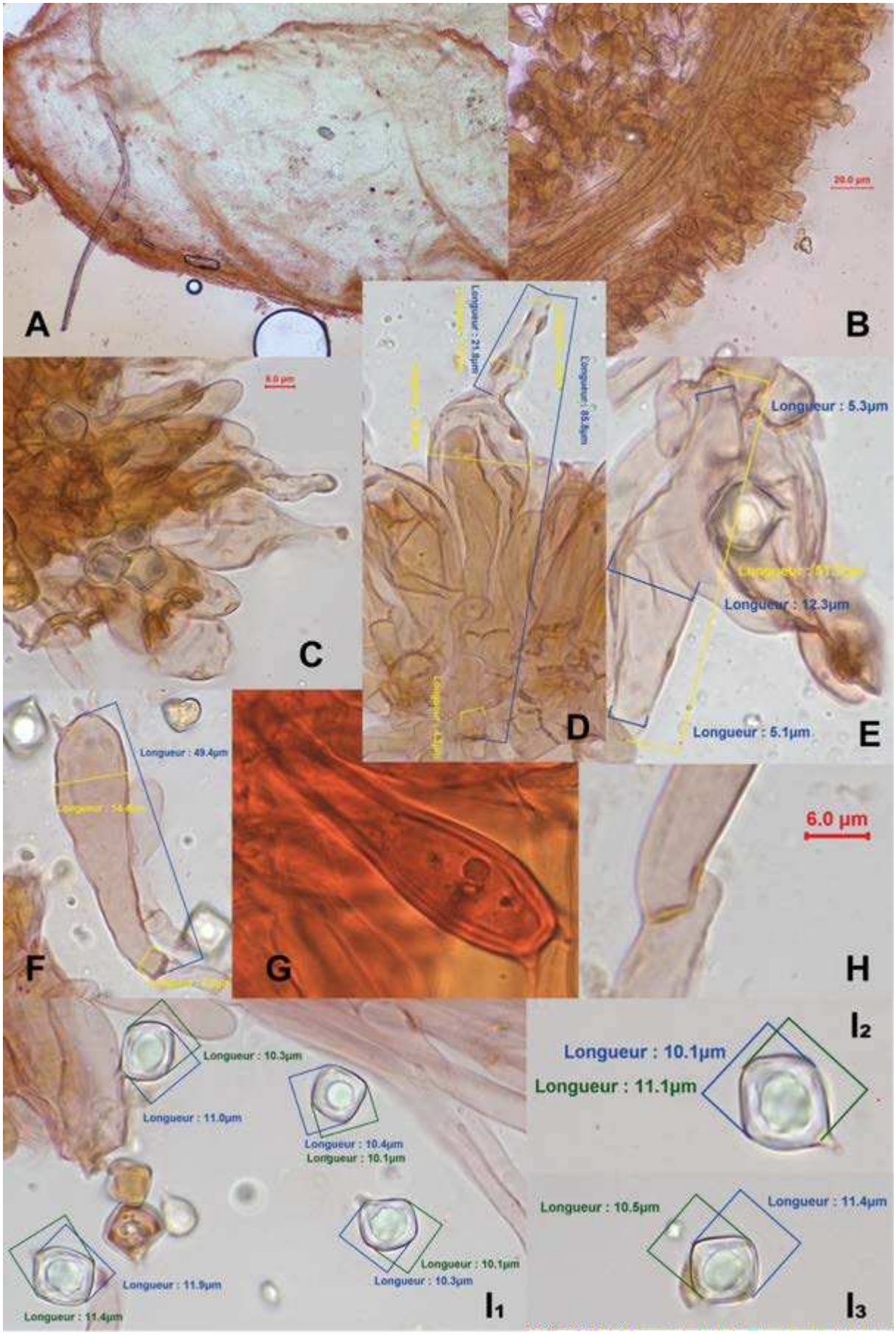


Photo 133 : A : *pileipellis* ; B : trame hyménophorale ; C à E : cheilocystides, F : basides ; G : sclérobaside ; H : boucle ; I_1 à I_3 : spores cubiques.
Photographies de X. CZECH.

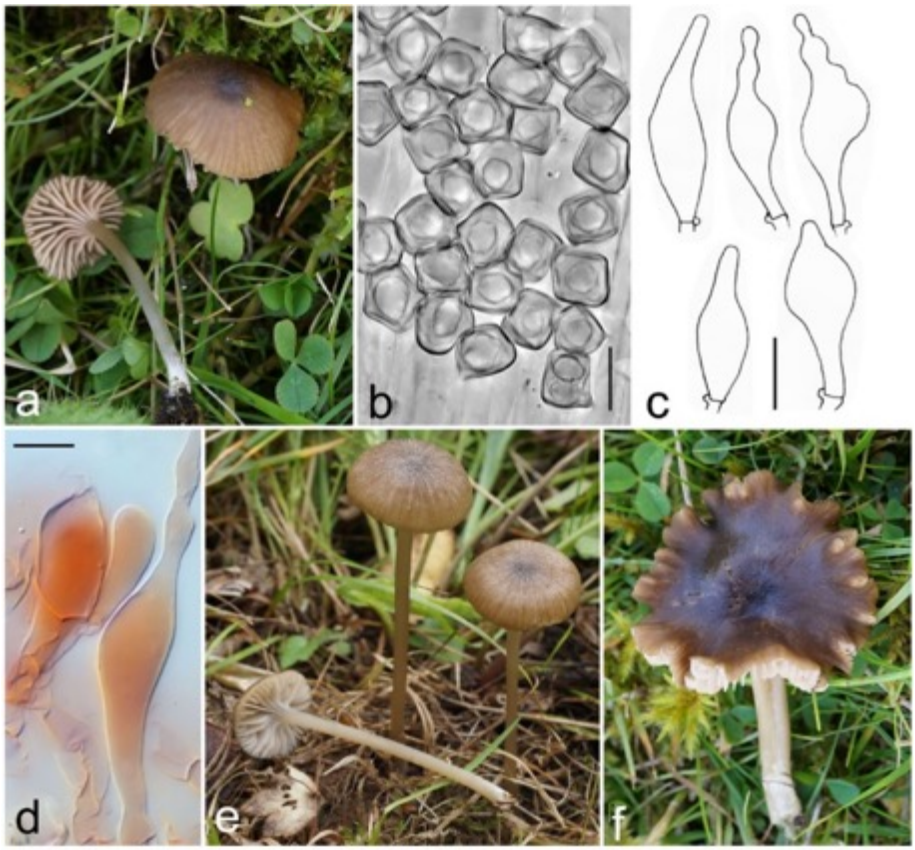


Fig. 3 *Entoloma rhombisporum*. **a** habit; **b** spores; **c**–**d** cheilocystidia (all from epitype); **e** habit (from LE 312533)); **f** habit (from KaiR1208). Bars = 10 µm

Photo 134 : Photographies macroscopiques et microscopiques, avec une illustration des cheilocystides de l'*Entoloma rhombisporum*.
Source : photographies et dessin tirés de (229). Description des espèces rencontrées sur le site appartenant au genre *Dermoloma* (*incertae sedis*).

- **Rappels généraux du genre *Dermoloma* (*incertae sedis*)**

Le genre *Dermoloma* appartenait à la famille des *Trichilomataceae*, à l'ordre des *Tricholomatales*, à la classe des *Agaricomycetes* et à la division des *Basidiomycota*. Actuellement, le genre *Dermoloma* est en pleine révision. Les identifications à partir des anciennes littératures seront donc à réviser (*voir* **Tableau 68**) (113).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :	GENRE
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Tricholomatales*	*TRICHOLOMATACEAE*	*Dermoloma Incerae sedis*

Tableau 68 : Place des *Dermoloma* dans la classification phylogénique.

Les *Dermoloma* sont parfois confondus avec les hygrophores. Ils sont caractérisés par leur chapeau mat souvent craquelé concentriquement ou ridé cabossé. Ils comportent le plus souvent une odeur nette de farine. Leur identification nécessite souvent l'usage de la microscopie (74). Ils ont une texture fragile et une silhouette souvent collybio-clitocyboïde (230).

Sur le plan microscopique, les *Dermoloma* possèdent un revêtement piléique celluleux à hyméniforme de cellules subglobuleuses anguleuses (230). Les spores sont parfois amyloïdes et les boucles sont rarement absentes, les cystides sont absentes (231).

Les espèces sont pour l'essentiel graminicoles (231).

- ***Dermoloma sp***

- Description macroscopique

Le chapeau de l'échantillon récolté était beige, légèrement mamelonné. Les lames beiges étaient plus ou moins décurrentes. Le stipe était fibreux et blanc.

- Description microscopique

L'échantillon observé ne présentait pas de boucles. Les basides étaient tétrasporiques avec la présence de basides bisporiques et de nombreuses basides unisporiques. La proportion des différentes basides varie d'une lame à l'autre. De nombreuses basidioles sont également présentes. Les spores étaient amyloïdes, larmiformes, de tailles comprises entre 6 – 8(-8,5) µm par 4 – 5 µm. Les hyphes comportaient un pigment pariétal. L'échantillon ne comportait pas de cystides, ni de caulocystides. Le *pileipellis* était composé de sphérocystes de 10 à 24 µm sur 15 à 28 µm ou de cellules sphéropédonculées (*voir* **Photo 135**).

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cette espèce a été rencontrée en novembre 2019 sur la parcelle 976 (**Tableau 69**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-24-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Dermoloma sp***

Tableau 69 : Observations de *Dermoloma sp* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

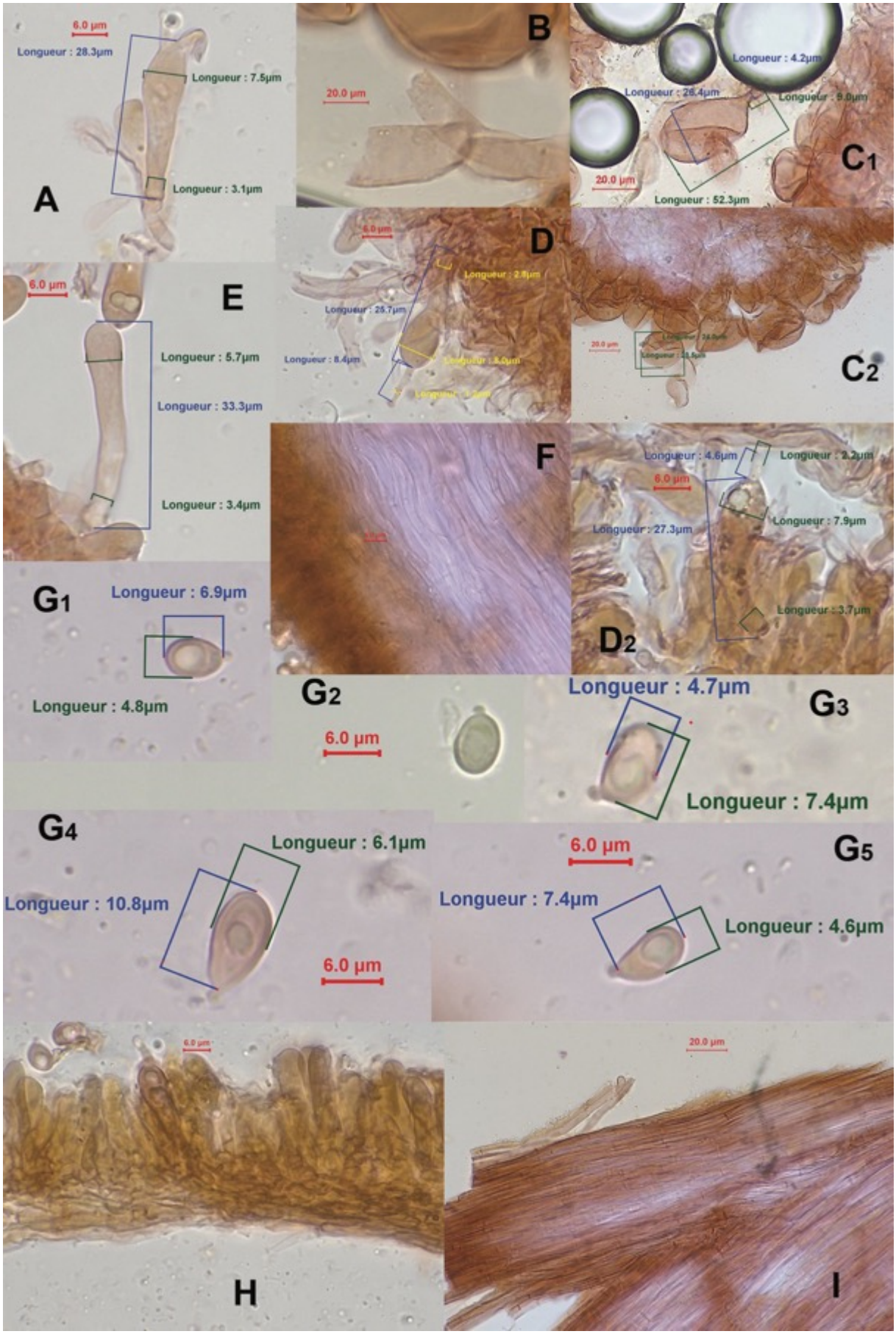


Photo 135 : A : baside, B : pigment pariétal incrustant et zébrant ; D et D_1 : basides uni-sporées ; C_1 et C_2 : *pileipellis* ; E : basidiole ; F : trame hyménophorale ; G_1 à G_5 : spores ; H : hyménium avec le sous-hyménium et l'hyménopode ; I : *stipitipellis*.
Photographies de X. CZECH.

6.1.3. Les *Pseudoclitocybaceae*

6.1.3.1. Rappels généraux sur les *Pseudoclitocybaceae*

Cette famille appartient à l'ordre des *Tricholomatales* contenu dans la classe *Agaricomycetes* de la division des *Basidiomycota* (113).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Tricholomatales*	*PSEUDOCLITOCYBACEAE*

Tableau 70 : Place des *Pseudoclitocybaceae* dans l'ordre des *Tricholomatales*.

Cette famille récemment décrite est caractérisée par une trame homomorphe à hyphes larges parallèles, des boucles en médaillon et des spores amyloïdes (113).

Elle contient les genres *Clitopaxillus*, *Pogoloma*, et les *Pseudoclitocybe* (113).

Les *Pseudoclitocybe* comportent trois espèces caractérisées par un chapeau en entonnoir et par des lames décurrentes et arborant des couleurs sombres (113).

6.1.3.1. Les *Pseudoclitocybaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Pseudoclitocybaceae* relevées sur le site sont répertoriées dans le **Tableau 71**.

	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
PSEUDOCLITOCYBACEAE	***Pseudoclitocybe***	*Pseudoclitocybe obbata*

Tableau 71 : Synthèse des espèces appartenant aux *Pseudoclitocybaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Pseudoclitocybe obbata* (Fr.) Singer**

- Description macroscopique

Ce *Pseudoclitocybe* est de silhouette omphalo-clitocyboïde (54, 220).

✓ Le *pileus*

Le chapeau de *Pseudoclitocybe obbata* peut atteindre jusqu'à 5 cm voire 8 cm maximum de diamètre (54, 220). Il est plus ou moins ombiliqué ou infundibuliforme (220) assez régulier, gris-brun foncé et brunâtre au sec (54). La marge du chapeau est peu striée par transparence, droite ou involutée, quelquefois cannelée ou flexueuse (54, 220, 223). Il est faiblement hygrophane. Quand il est humide, il est de couleur gris brun foncé et, en séchant, il devient gris brun pâle (220, 223). Pour certains auteurs, il est de couleur bistre roussâtre (220). Son revêtement banal est lisse, glabre ou luisant (220, 223) et un peu gras quand il est humide (223) (*voir* **Figure 162**).

✓ Les lames

Les lames sont arquées ou pentues, modérément serrées à sub-espacées. Elles sont de couleur brunâtre pâle, brun chocolat ou à reflets rosés (54, 220). Elles ont une couleur argile pâle quelquefois avec une teinte bleuâtre ou brun violacé (teinte sépia) à arête entière et concolore. Elles sont minces, d'une largeur de 0,55 cm et sont sub-décurrentes. La sporée obtenue est blanche (223).

✓ Le stipe

Le stipe élancé peut mesurer jusqu'à (4-)6 – 8 cm de long et 0,6 – 1,2 cm de diamètre (220, 223) ou 1,8 – 7,5 x 0,15 – 0,7 cm (223). Il est comprimé, vite creux, non réticulé, subconcolore ou plus pâle à reflets rosâtres (220) ou concolore (54, 220) gris-brun avec parfois des teintes bleuâtres ou sépia. Le pied est égal à légèrement clavé à l'état jeune, finement fibrilleux (223) ou fibrillo-soyeux (220), rapidement lisse et glabre, à l'apex finement pruineux à l'état jeune et à la base tomenteuse (223).

✓ La chair

La chair est hygrophane, concolore à sub-concolore avec la surface quand elle est humide et blanchâtre au séchage (223). L'odeur est indistincte à quelque peu cyanidique, et le goût est indistinct à légèrement amer (220).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores font (7-)8 – 9(-10) x 5,5 – 7(-7,5) µm et sont largement elliptiques d'après certains auteurs (220) ou mesurent 8,5 – 11,0(-11,5) x (6,0-)6,5 – 8,0 µm pour d'autres (223). Les spores sont amyloïdes et lisses (220, 223) (*voir* **Figure 162**, **Photo 137**).

✓ Les basides

Les basides mesurent 34 – 47 x 9 – 12 µm et sont tétrasporiques (223) (*voir* **Photo 137**).

✓ Les cystides

Pseudoclitocybe obbata ne présente pas de cystides, ni de cheilocystides (220, 223).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est un cutis. Les hyphes piléiques sont banales, plus ou moins couchées, parallèles, de 3 à 9 µm de large avec une extrémité libre rarement observée. Elles contiennent un pigment mixte plus ou moins pointillé vers le *mediopellis* (220). Le *pileipellis* est exceptionnellement accompagné de quelques poils courts ascendants à dressés, avec un pigment intracellulaire et finement encroûtant (220, 223) (*voir* **Photo 137**).

✓ Le *subpellis*

Un pigment plus distinctement incrustant dans le *subpellis* est également présent (223).

✓ La trame

La trame hyménophorale est régulière, avec seulement quelques hyphes ramifiées. Elle est constituée d'éléments élancés (60-)65 – 180(-205) x (4-)5 – 11(-13) µm et ne possède pas d'hyphes réfringentes (223).

✓ Le *stipitipellis*

Lors de mes observations, le *stipitipellis* présentait des hyphes parallèles avec un pigment incrustant zébrant.

✓ Les boucles

Les boucles sont absentes dans tous les tissus (223).

- Habitat et type trophique

Le *Pseudoclitocybe obbata* est un saprotrophe qui pousse en forêt, près des bois, au sol ou sur des débris de végétaux parfois ligneux (54, 231). Il pousse également dans les pelouses calcicoles, pâturées ou riches en azote (113, 231). Enfin, il se développe dans les prairies dunaires et il est plutôt commun dans la dune côtière (223).

- Lieux d’observation

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l’Aa et les coteaux d’Elnes, cette espèce a été rencontrée à deux reprises en novembre 2019 et novembre 2020 (*voir* **Photo 80**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-10-P910	Wavrans-sur-l’Aa	2019-11-19	910	***Pseudoclitocybe obbata*** (Fries) Singer
CV261120-16-P976	Wavrans-sur-l’Aa	2020-11-26	976	***Pseudoclitocybe obbata*** (Fries) Singer

Tableau 72 : Observations du *Pseudoclitocybe obbata* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Cette espèce rare a été aussi localisée dans le Nord et la Somme (113).

- Commentaires

Pseudoclitocybe obbata possède plusieurs synonymes qui ne sont plus valides aujourd’hui (232) :

- *Cantharellula obbata* (Fr.) Bousset, 1939 ;
- *Clitocybe cyathiformis* var. *obbata* (Fr.) Bigeard & Guillemin ;
- *Clitocybe obbata* (Fr.) Quél., 1872 ;
- *Omphalia cyathiformis* var. *obbata* (Fr.) Quél.



Photo 136 : *Pseudoclitocybe obbata*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, Novembre 2019.
Photographie de P.-A. MOREAU (à droite), photographies de N. VERDIN (à gauche).

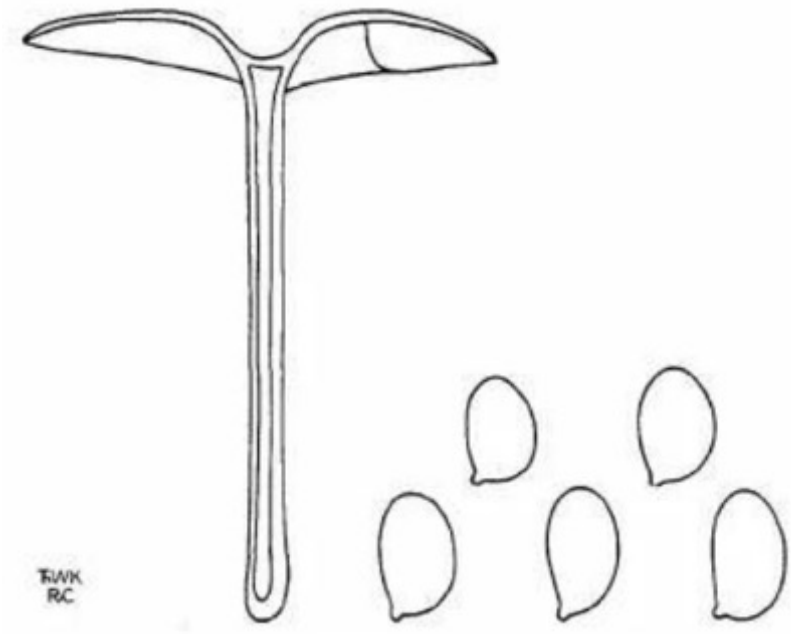


Figure 162 : Représentation d'une coupe d'un *Pseudoclitocybe obbata* et de ses spores visibles au microscope.
Source : dessins tirés de (223).

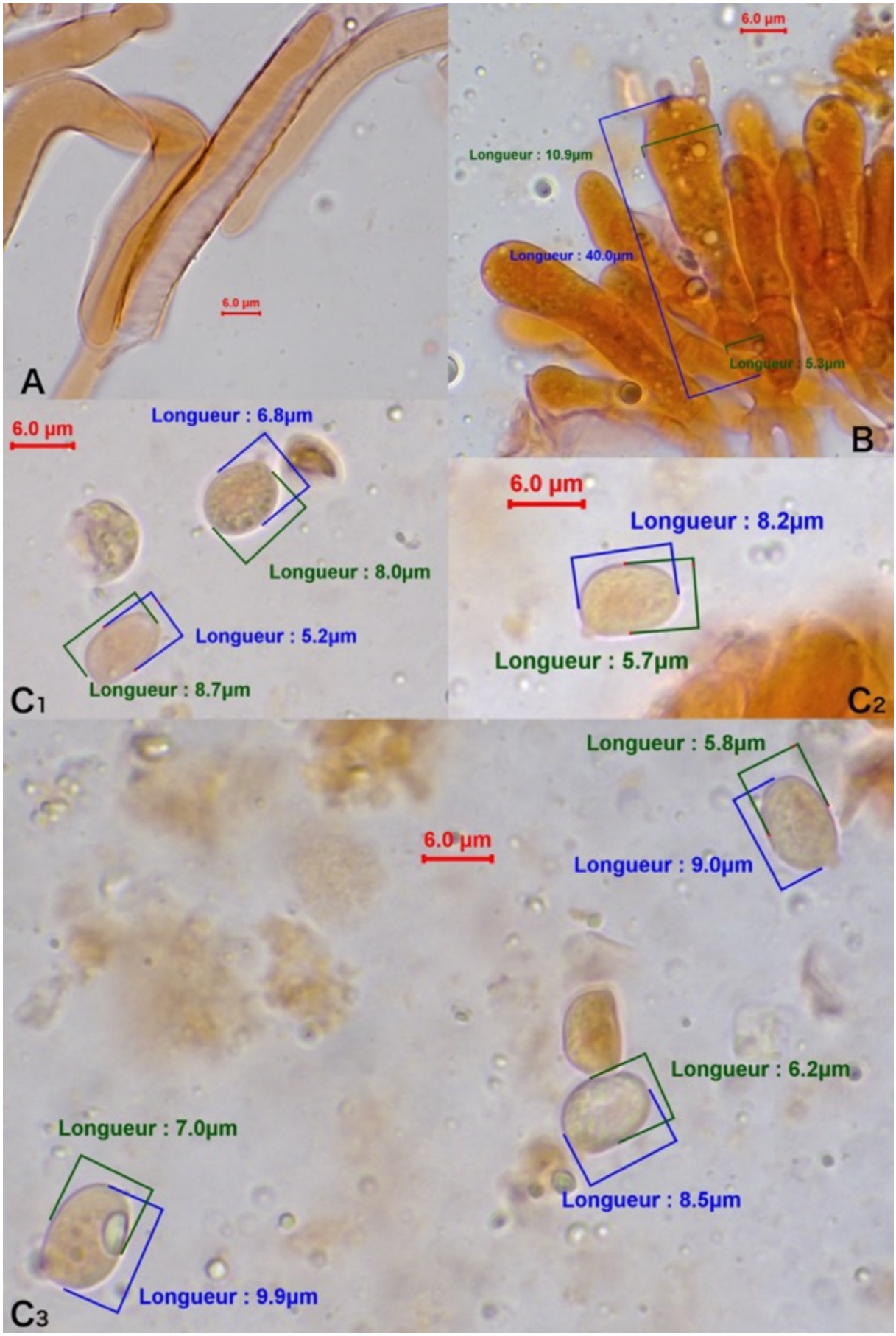


Photo 137 : A : pigment pariétal incrustant et zébrant ; B : baside ; C_1 à C_2 : spores.
Photographies X. CZECH.

6.1.4. Les « mycènes »

6.1.4.1. Rappels généraux sur les anciennes « mycènes »

De manière traditionnelle, les mycènes sont caractérisées par des espèces de taille petite à moyenne avec une morphologie grêle et élancée qui correspond à une silhouette mycénoïde. Elles peuvent être aussi de silhouette omphaloïde ou collybioïde (74).

Le chapeau des mycènes est possiblement lisse, ridé, pruineux, poudré floconneux, farineux, sec, visqueux ou encore orné d'une pellicule visqueuse détachable (74).

Les lames peuvent être ascendantes, adnées, échancrées ou décurrentes. L'arête des lames est occasionnellement bordée, c'est-à-dire nettement plus colorée que les faces. Enfin, elles produisent une sporée blanche (74).

Le pied des mycènes possède des caractéristiques intéressantes comme la présence de lait ou non. Ce lait peut arborer différentes couleurs possibles comme du blanc, du rougeâtre, de l'orange vif, ou être tout simplement incolore. La surface du pied est généralement lisse mais, selon les espèces, elle est aussi poudrée à veloutée, striée ou visqueuse à gélatineuse. Enfin, le stipe prend diverses formes comme cylindrique, bulbeuse, ou radicante. Il est soit fixé sur un disque charnu, soit fixé directement sur un support (74).

Leur chair est mince, fragile. La saveur de la chair des mycènes est généralement douce mais elle peut être farineuse, insipide, amère et elle présente une palette d'odeurs allant de celle de la bougie, de l'iode, de l'eau de javel à celle de la farine ou du radis (74).

Ce sont des parasites, saprotrophes ou encore des mycorhiziens, notamment des orchidées tropicales ou des bruyères (*Ericaceae*) (74).

Les mycènes nécessitent une étude par microscope car le genre *Mycena*, déjà difficile à identifier, fut démembré en plusieurs genres tels que les *Atheniella*, les *Phloeomana*, les *Roridomyces*, les *Delicatula*, les *Hemimycena*, les *Resinomycena*, ou les *Mycenella* (74).

Des *Mycena* correspondent à la section *Hiemales* du genre *Mycena*, c'est le cas de *Mycena radicifera* et de *Mycena atropapillata*. Les espèces de cette section ne sont pas toutes officiellement transférées dans le nouveau genre *Phloeomana* appartenant à la famille des *Porotheleaceae* (74).

6.1.4.2. Les *Mycenaceae*

- **Rappels généraux sur les *Mycenaceae***

La famille des *Mycenaceae* appartient à la classe des *Agaricomycetes* et à l'ordre des *Tricholomatales* (70).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Tricholomatales*	*MYCENACEAE*

Tableau 73 : Place des *Mycenaceae* dans l'ordre des *Tricholomatales*.

La famille des *Mycenaceae* comporte plusieurs genres : *Mycena*, *Panellus*, *Resinomycena* et *Roridomyces* (70).

Les *Mycenaceae* forment un groupe assez homogène, caractérisé par un port très gracile et un chapeau conique, campanulé abritant des lames souvent très ascendantes (silhouette mycénoïde) et une fragilité souvent évidente à la manipulation. Quelques espèces sont toutefois plutôt collybioïdes (70).

Certaines espèces présentent des lames largement adnées à subdécurrentes. Ces lames sont susceptibles d'être soulignées d'un liseré coloré. Le pied est souvent garni d'une touffe de poils mycéliens à la base. Il peut renfermer un lait blanc, rouge ou orangé (70).

Le chapeau, de couleurs très variables selon les espèces, est souvent strié, au moins au bord (70).

L'odeur peut être remarquable et caractéristique. Elle peut faire penser à une odeur de chlore, de radis, de farine, etc (70).

Une espèce du genre *Roridomyces* a le pied couvert d'un mucus abondant (70).

Les *Mycenaceae* sont souvent en troupe dans la litière des forêts ou en touffe sur bois mort ou sur d'autres débris végétaux (70).

- **Les *Mycenaceae* rencontrées sur le site**

L'ensemble des *Mycenaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 74**.

	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
MYCENACEAE	***Mycena***	*Mycena parca*

Tableau 74 : Synthèse des espèces appartenant aux *Mycenaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

❖ Mycena parca Aronsen

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

C'est une mycène de taille moyenne. Le chapeau mesure 0,7 à 3,0 cm de diamètre. Il est conique, parabolique, convexe à plan. Il est généralement composé d'un umbo obtus. Il est sulqué, strié par transparence. Le chapeau est hygrophane, d'abord de couleur noire brunâtre à gris brunâtre foncé avec un centre noirâtre. Par la suite, le *pileus* devient gris avec une marge grisée à blanchâtre. Il est également d'abord pruineux, puis glabrescent (233).

✓ Les lames

Les lames sont plus longues que profondes. Entre 17 à 26 lames atteignent le pied. Elles sont adnexées avec ou sans une courte dent décurrente (233). Elles sont parfois adnées selon certains auteurs (234). Elles sont quelque peu ruguleuses et à la base interveinée avec l'âge. Elles arborent des couleurs grises à gris foncé et avec le bord de l'arête plus pâle ou blanc (233, 234).

✓ Le stipe

Le pied est sans poils et à diamètre épais. Le pied atteint 6,0 cm de long sur 0,3 cm de diamètre. Il est fragile, cylindrique, parfois aplati avec l'âge et occasionnellement quelque peu fissuré longitudinalement. Il est glabre, devenant brillant. Le stipe est gris pâle au sommet. En-dessous de l'apex, les couleurs sont brunes à gris-brun, puis le stipe devient entièrement gris. La base est recouverte de longues, flexueuses et grossières fibrilles blanchâtres (233).

✓ La chair

L'odeur de la chair est indistincte ou nitreuse avec un goût fort quelque peu rance (233).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont amyloïdes et à simple paroi (233). Elles mesurent 7 – 9(-10) x 4,5 – 6 µm (233–235) (*voir* **Figure 163**, **Photo 140**, **Photo 139**).

✓ Les basides

Les basides font 27 x 7 µm. Elles sont clavées et tétrasporiques (233) (*voir* **Photo 140**).

✓ Les cystides

Les caulocystides sont rares et claviformes. Elles sont généralement rétrécies à l'apex (233) (*voir* **Figure 163**, **Photo 139**).

Les cheilocystides sont généralement lagéniformes et ont une paroi lisse (233). Elles mesurent 38 – 68 x 9 – 16 µm. Elles forment une bande stérile sur l'arête (233) (*voir* **Figure 163**, **Photo 139**).

Les pleurocystides sont semblables aux cheilocystides et sont peu nombreuses (233, 234).

✓ La trame hyménophorale

La trame lamellaire est dextrinoïde (233) (*voir* **Photo 139**).

✓ Le *pileipellis*

Les hyphes du *pileipellis* sont peu densément diverticulées par des excroissances cylindriques, courbées à flexueuses. Ces excroissances vont mesurer 4,5 – 18 x 1,8 – 2,2 µm. Tandis que les hyphes du *pileipellis* mesurent 2,7 à 4,5 µm de large (233) (*voir* **Figure 163**, **Photo 139**).

✓ Le *stipitipellis*

Les hyphes du *stipitipellis* sont lisses et régulières (233). Elles mesurent de 1,6 à 3,5 µm de large. Elles présentent de rares cellules terminales mesurant 45 – 65(-110) x (5-)5,5 – 7(-10) µm, de forme clavée et lisse (233, 234). La cellule terminale aurait quelques rares excroissances (234) (*voir* **Figure 163**, **Photo 139**).

- Habitat et type trophique

Il est grégaire parmi les aiguilles de la litière sous les genévriers (*Juniperus communis*) ou dans les pelouses ouvertes (233, 234).

- Lieux d'observation

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cette espèce *Mycena sp* potentiellement *Mycena parca* a été retrouvée en novembre 2019 sur la parcelle 976 (**Tableau 75**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :	Notes :
CV191119-22-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Mycena parca ?***	Proche de parca (Biologie moléculaire)

Tableau 75 : Observations de *Mycena sp,* potentiellement *Mycena parca,* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Discussion

L'échantillon recensé présente des caractères proches de *Mycena parca*. Les clefs d'identification permettent d'émettre l'hypothèse de *Mycena parca.* Cependant les cystides de l'échantillon ne correspondent pas totalement en termes de morphologie, de mensurations, ou encore de taille de basides. Une analyse moléculaire de l'échantillon peut être intéressante à réaliser afin de la confirmer.



Photo 138 : Photographie supposée de *Mycena parca*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographie de N. VERDIN.

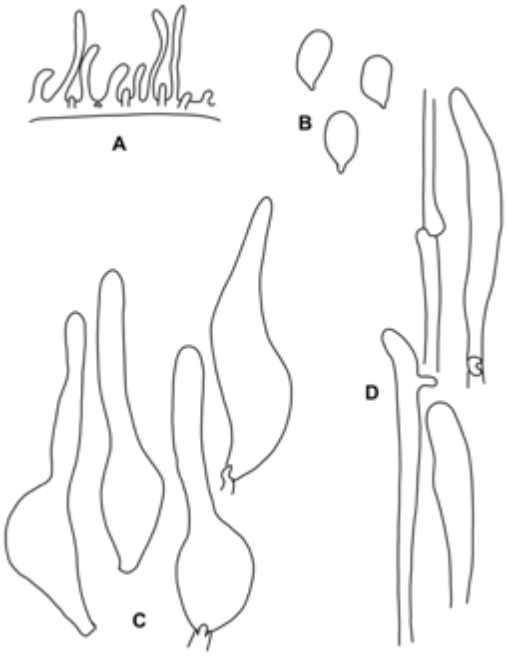


Figure 163 : Illustration des éléments microscopiques de *Mycena parca*.
A : hyphe du pileipellis ; B : spores ; C : cheilocystides ou pleurocystides ; D : hyphes du stipitipellis.
Source : dessins réadaptés par N. VERDIN à partir de (233).

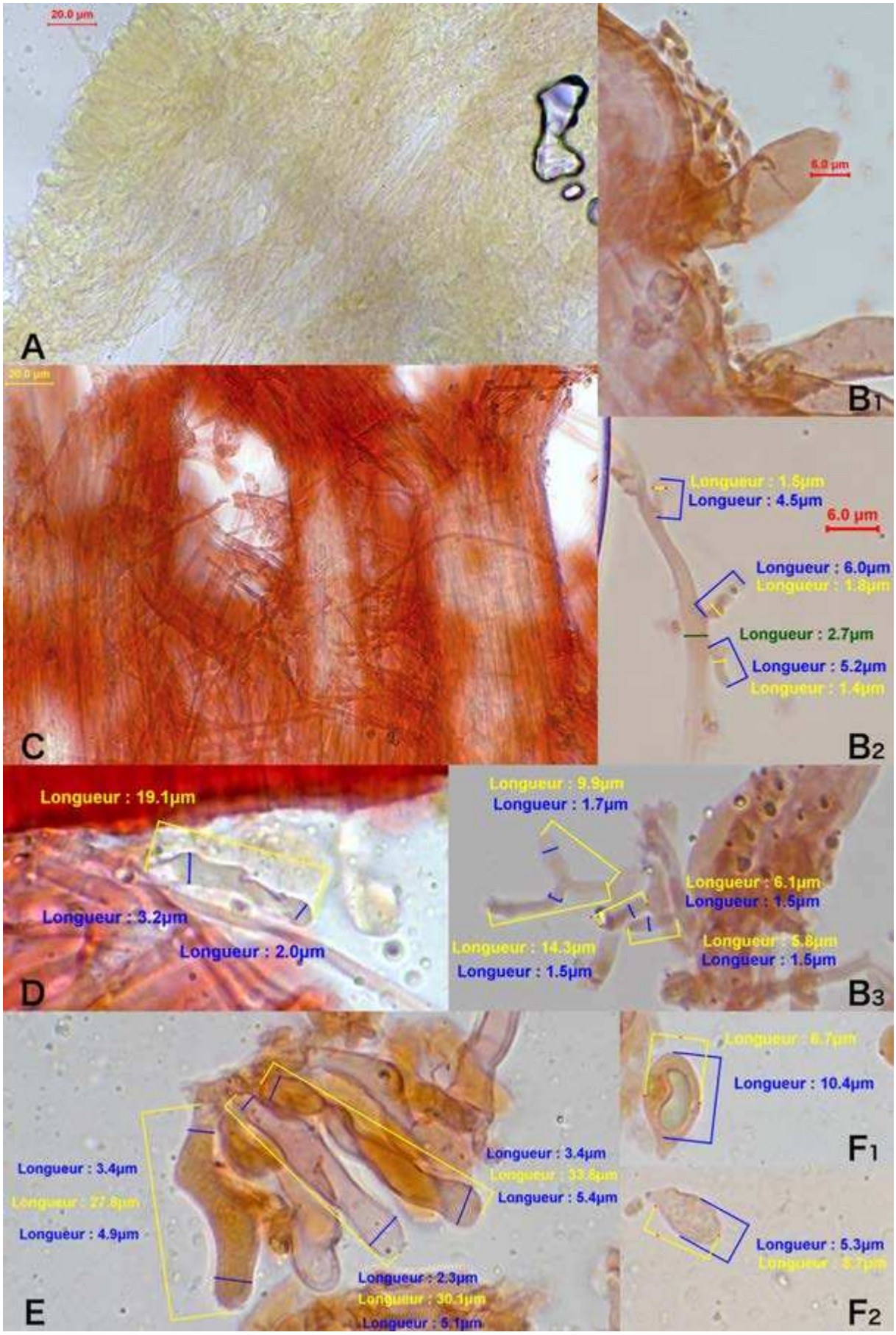


Photo 139 : A : trame dextrinoïde ; B_1 à B_3 : hyphes diverticulées du *pileipellis* ; C : *stipitipellis* ; D : caulocystide : E : cheilocystides ; F_1 à F_2 : spores.
Photographies de X. CZECH.

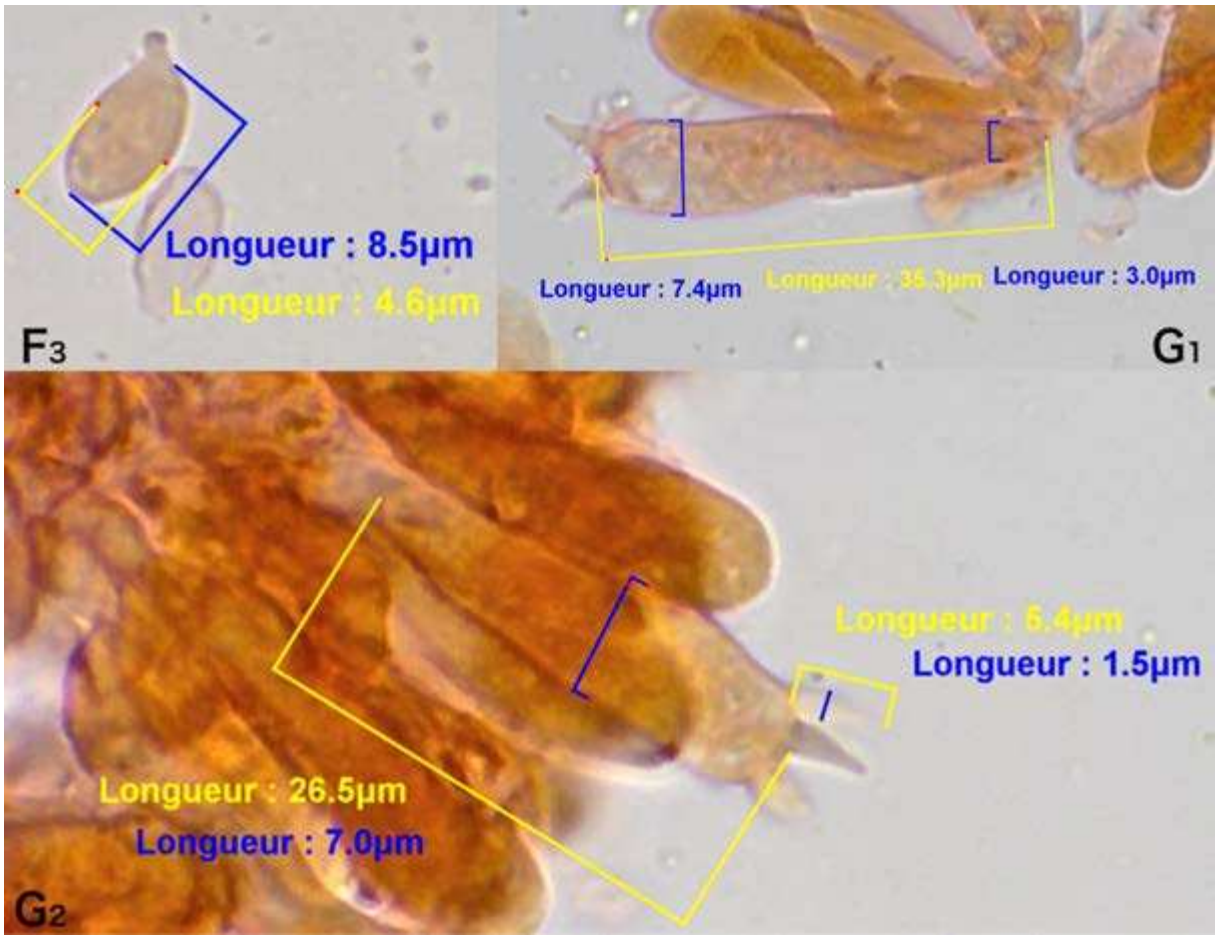


Photo 140 : F_3 : spore ; G_1 et G_2 : basides.
Photographies de X. CZECH.

6.1.4.3. Les *Porotheleaceae*

La section *Hiemales* du genre *Mycena* contient des espèces qui ne sont pas toutes officiellement transférées dans le nouveau genre *Phloeomana* appartenant à la famille des *Porotheleaceae*, elle-même comprise dans l'ordre des *Schizophyllales* (70, 74, 113).

La famille des *Porotheleaceae* appartient à la classe des *Agaricomycetes* et à l'ordre des *Schizophyllales* (70).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Schizophyllales*	*POROTHELEACEAE*

Tableau 76 : Place des *Porotheleaceae* dans l'ordre des *Schizophyllales*.

Cette classification nécessite une biologie moléculaire afin de confirmer la répartition de ces espèces (70, 74, 113).

Les *Porotheleaceae* contiennent le genre *Phloeomana* et le genre *Porotheleum* (113).

Le genre *Phloeomana* se caractérise par des genres mycénoïdes lignicoles à spores non amyloïdes et avec des cystides simples non diverticulées (58).

- **Les *Porotheleaceae* rencontrées sur le site**

L'ensemble des *Mycenaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 77**.

	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
POROTHELEACEAE	***« Mycena »***	***Mycena atropapillata***
		Mycena radicifera

Tableau 77 : Synthèse des espèces appartenant aux *Porotheleaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Mycena atropapillata* Kühner & Maire**

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Le chapeau mesure 0,6 à 1,5 cm de diamètre. Il est d'abord conique puis devient convexe à plan-convexe avec une papille saillante, proéminante et aiguë (233, 236).

Le chapeau est strié de manière translucide (233, 236). Il est hygrophane de couleur gris-brun foncé à noirâtre lorsqu'il est humide. Il est parfois plus pâle à la marge, puis cinéré* à sépia-grisé au séchage avec une papille noire ou plus foncée (54, 233, 236). Il est glabre à légèrement lubrifié après la pluie, un peu brillant et cartilagineux. Lorsqu'il sèche, il n'est pas visqueux. La marge est parfois crénelée avec l'âge (233) (*Voir* **Photo 141**).

✓ Le lames

Les lames ne possèdent pas d'arête colorée. Elles sont plutôt concolores (233, 236). Entre (15-)18 à 25(-28) lames atteignent le stipe. Elles sont ascendantes, largement adnées à sinueuses et échancrées. Elles sont plus ou moins interveinées à la base selon l'âge. La couleur arborée va du blanchâtre au gris pâle (233, 236) (*Voir* **Photo 141**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure de 2,0 à 5,0 cm de long pour 0,1 à 0,2(-0,3) cm de diamètre. Il est cartilagineux, cylindrique à comprimé, glabre, brillant. Il est de couleur blanchâtre à gris ocre, plus ou moins foncé ou brunâtre pâle vers la base. Ce pied est profondément radicant (54, 233, 236). Cette partie radicante peut atteindre jusqu'à 4,0 cm de long (233) et peut parfois être réduite. La base est recouverte de nombreuses fibrilles longues et blanches (233) (*Voir* **Photo 141**).

✓ La chair

La chair et le goût sont insignifiants (233).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont largement pointues avec un apicule normal. Elles sont inamyloïdes et à simple paroi. Elles mesurent (7-)8 – 11(-13) x (5-)6 – 8(-9) µm (233) (*voir* **Figure 164**, **Photo 142**).

✓ Les basides

Les basides, de (20-)25 – 40 µm par 5,5 – 9 µm, sont claviformes, tétrasporiques, et rarement bisporiques ou à une spore (233) (*voir* **Photo 142**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides sont minces et simples et se mélangent aux basides mais forment en partie une bande stérile. Elles sont de formes variables à savoir : cylindriques à clavées, jamais ventrues, souvent flexueuses, lisses avec un apex obtus, parfois furquées ou couvertes de quelques courtes excroissances. Leur taille est de 21 – 49 x 2,5 – 7,5 µm (233) (*voir* **Figure 164**, **Photo 142**).

Les pleurocystides sont absentes (233).

✓ La trame

La trame n'a pas de réaction amyloïde, ni de réaction dextrinoïde (233).

✓ Le *pileipellis*

Les hyphes du *pileipellis* mesurent de 2 à 4,5 µm de large. Elles sont irrégulièrement couvertes d'excroissances clairsemées, obtuses, simples ou rarement fourchues ou ramifiées, parfois courbées 1 – 10 µm x 0,5 – 2,5 µm (233) (*voir* **Figure 164**, **Photo 142**).

Le *pileipellis* présente quelques traces de gélification, il est congophobe sur un des échantillons.

✓ Le *stipitipellis*

Les hyphes du *stipitipellis* sont lisses et mesurent de 1 à 4 µm de large. Les caulocystides mesurent de 1 à 4 µm de large. Elles sont souvent en grappes, irrégulièrement claviformes, flexueuses et parfois ramifiées à l'apex (233) (*voir* **Figure 164**).

Des traces de pigments intracellulaires ont été observées sur le *stipitipellis*.

✓ Les boucles

Les boucles sont présentes dans les formes tétrasporiques mais peu nombreuses et difficiles à trouver (233).

- Habitat et type trophique

Cette espèce est saprotrophe (113, 214). Elle est héliophile praticole et côtoie les habitats secs, ouverts et calcaires (233), parmi les mousses et les herbes éparses sèches. Il pousse souvent dans des pelouses calcaires xérophiles (*Xerobromion*) (113, 233).

- Lieux d'observation

Ce champignon rare a déjà été localisé dans le Nord (113).

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cette espèce *Mycena atropapillata* a été retrouvée en novembre 2019 et 2020 sur la parcelle 976 (**Tableau 78**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-23-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Mycena atropapillata*** Kühner & Maire
CV261120-18-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Mycena atropapillata*** *Kühner & Maire*

Tableau 78 : Observations de *Mycena atropapillata*, sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Commentaires

Cette espèce appartient à la catégorie 3 de la Liste rouge de niveau 1 des champignons menacés du Nord-Pas-de-Calais (214).



Photo 141 : Photographies de *Mycena atropapillata*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH.

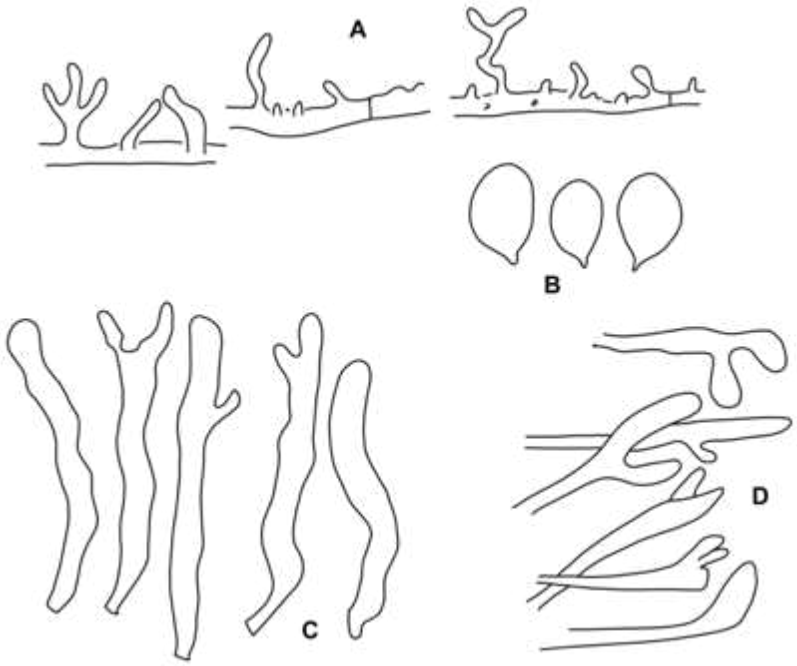


Figure 164 : Illustrations des éléments microscopiques de *Mycena atropapillata*.
A : pileipellis ; B : spores ; C : cheilocystides ; D : caulocystides.
Source : dessins réadaptés par N. VERDIN à partir de (233).

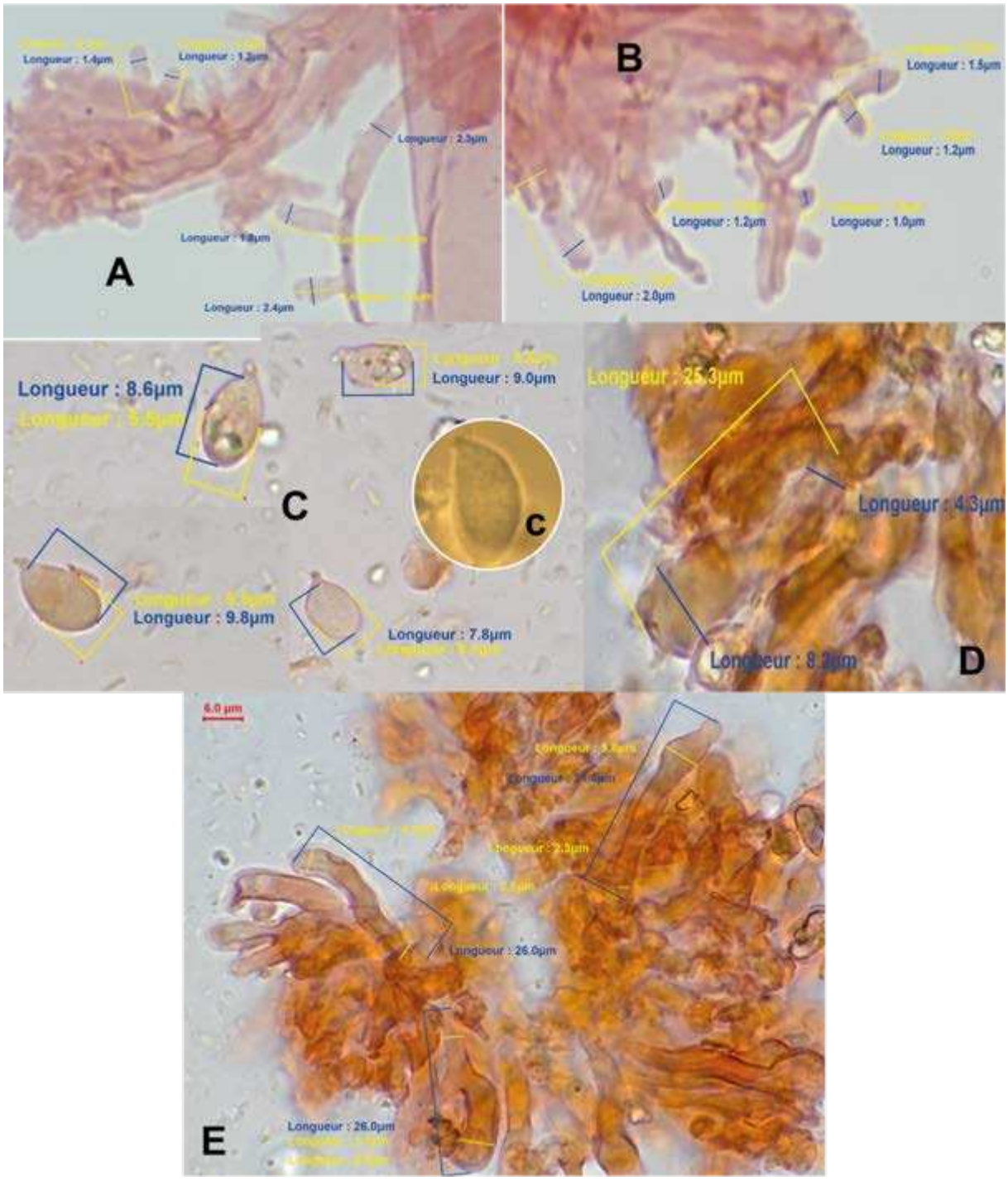


Photo 142 : A et B : *pileipellis* diverticulé ; C : spores ; c : spore dans le Melzer ; D : baside ; E : cheilocystides.
Photographies de X. CZECH.

- ***Mycena radicifera* J. Favre**

Il semblerait que cette espèce soit similaire à l'espèce *atropapillata*. Cependant, elle semble différer par quelques éléments.

- Description macroscopique

✓ Le chapeau

Le chapeau est non mamelonné, brun sépia (54). Il mesure 0,7 cm de diamètre. Il est bassement conique à petite papille noire au centre. Ailleurs, il est gris bistré devenant graduellement ochracé pâle vers la marge. Il est strié sur les deux tiers du rayon, mat, finement pruineux sous la loupe (237) (*voir* **Photo 143**).

✓ Les lames

Les lames sont gris pâle (54). Elles sont étroitement adnées à adnées décurrentes par une dent très courte (233). Les lames sont ascendantes, sub-libres, ocre pâle, serrées selon (237) (*voir* **Photo 143**).

✓ Le stipe

Le stipe est radicant, gris brunâtre pâle (54). Il mesure 4,5 x 0,1 cm. Il inclut une pseudorrhize de 1,2 cm. Il est blanchâtre à l'apex, graduellement ochracé vers la base. Sa surface est lisse et légèrement strigueuse sur la pseudorrhize. Le pied est pruineux et rigide (237) (*voir* **Photo 143**).

✓ La chair

La chair est blanche, un peu coriace avec une odeur et une saveur nulles (237).

- Description microscopique

✓ Les basides

Les basides sont tétrasporiques et bouclées, mais il existe également une forme bisporique et apogame, non bouclée. L'arête est fertile car composée de basides éparses. Elles mesurent 18 à 24 µm de long pour 5 à 12 µm de large. Elles sont cylindracées avec des stérigmates longs de 2 à 3,5 µm (237) (*voir* **Figure 165**).

✓ Les spores

Les spores sont non amyloïdes, non cyanophiles, à paroi mince, à apicule étiré et déjeté long de 0,5 à 1 µm de long (237). Elles mesurent 8,5 à 10,7(-11) µm de long pour 5 à 6,5 µm de large et sont ovo-elliptiques (237) (*voir* **Figure 165**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides sont ventrues contrairement à *Mycena atropapillata* (233). Les cheilocystides font 22 à 45 x 5 à 12 µm. Elles sont cylindracées-vermiformes, ovoïdes à fusi-lagéniformes plus ou moins étranglées (237) (*voir* **Figure 165**).

L'espèce ne contient pas de pleurocystides (237).

✓ Le sous-hyménium

Le sous-hyménium est compact, épais de 10-15 µm, pseudo-parenchymateux à petits éléments courts de 3 à 5 µm de large (237).

✓ La trame

La trame est régulière, constituée d'hyphes larges elliptiques de 8 à 35 µm de large, et d'hyphes grêles cylindracées de 3,5 à 10 µm de large, en proportions égales. Il n'y a pas d'hyphes gloeoplères nettement différenciées (237).

✓ Le *pileipellis*

Les hyphes du *pileipellis* sont relativement peu couvertes d'excroissances. Elles sont simples à fourchues ou ramifiées et atteignent 35 µm de long (233).

Le *suprapellis* est épais de 10 à 15 µm, gélifié, constitué d'une à deux couches d'hyphes grêles de 3,5 à 4,5 µm d'épaisseur émettant des diverticules dressés jusqu'à 9 à 15 µm de long, ou courtement ramifiés (237) (*voir* **Figure 165**).

Le *subpellis* est épais de 35 à 45 µm et différencié, à deux ou trois couches d'éléments larges et elliptiques de 9 à 35 µm de large, à pigment vacuolaire grisâtre pâle (237) (*voir* **Figure 165**).

✓ Le *stipitipellis*

Les hyphes du *stipitipellis* sont lisses et les cellules terminales sont grossièrement diverticulées (233).

Le revêtement du pied a une couche d'hyphes grêles de 3 à 4,5 µm de large, émettant des bouquets de cystides tantôt basidioloïdes, tantôt difformes, jusqu'à 45-60 µm de long et plus abondantes dans la partie supérieure (237).

Les caulocystides sont en petits bouquets. Elles mesurent 18 à 75 (-120) x 4 à 12 µm. Elles sont très polymorphes et parfois monstrueuses, cylindro-fusiformes, plus ou moins ramifiées à longuement appendiculées (237) (*voir* **Figure 165**).

✓ Boucles

Les boucles sont abondantes (237).

✓ Réaction chimique

Il n'y a aucune métachromasie des cellules, même dans la base du pied. La réaction dextrinoïde est nulle ou très faible, voire douteuse dans la trame des lames (237).

- Habitat et type trophique

Ce champignon est un saprotrophe qui pousse dans les espaces halo-nitrophiles (113). Il pousse tout aussi bien sur les sols moussus, les dunes, sur gravier, dans les zones alluviales et dans les milieux xérophiles (237).

- Lieux d'observation

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cette espèce *Mycena radicifera* a été retrouvée en novembre 2020 sur la parcelle 976 (**Tableau 79**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV261120-14-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Mycena radicifera*** J.Favre

Tableau 79 : Observations de *Mycena radicifera*, sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Cette espèce a également été repérée dans le Nord (113).

- Discussion

Selon les auteurs, les espèces *radicifera* et *atropapillata* seraient considérées comme une seule et même espèce. Pour d'autres auteurs, elles diffèrent par des caractères microscopiques et macroscopiques qui ne sont pas forcément très clairs. Une étude de biologie moléculaire pourrait être intéressante à réaliser pour confirmer l'une ou l'autre de ces hypothèses.



Photo 143 : Photographie de *Mycena radicifera*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographie de X. CZECH.

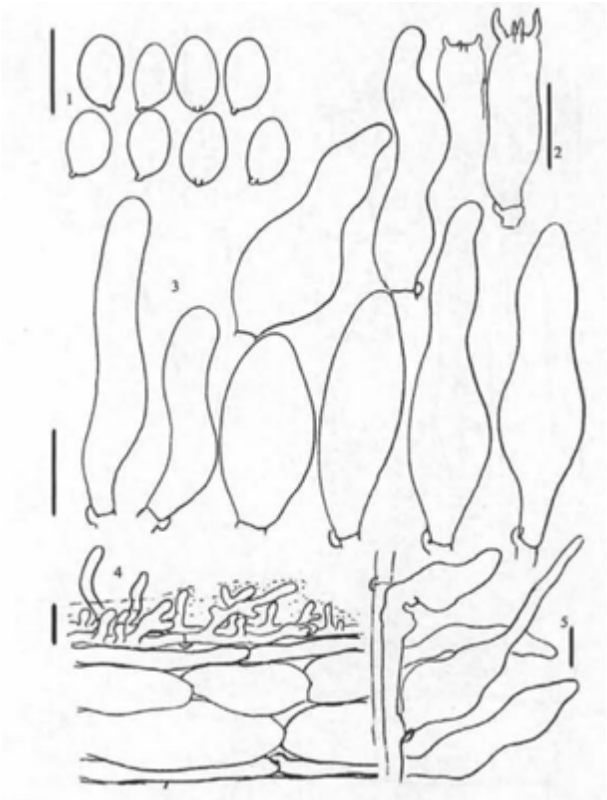


Figure 165 : Illustration des éléments microscopiques de *Mycena radicifera*.
1 : spores ; 2 : basides ; 3 : cheilocystides ; 4 : revêtement piléique ; 5 : caulocystides. Barre d'échelle = 10µm.
Source : dessins tirés de (237).

6.1.4.4. Les « *incertae sedis* »

Dans l'ordre des *Schizophyllales*, se trouve le groupe *Incertae sedis* comprenant les genres : *Hemimycena* et *Mycenella* de la section *Hiemales* et le genre *Baeospora* (70, 113).

Une étude moléculaire serait utile afin de confirmer la répartition de ces espèces (113).

❖ **Rappels généraux sur le genre *Hemimycena***

C'est un groupe artificiel polyphylétique de petites espèces mycénoïdes de couleurs dominantes blanchâtres à lames horizontales parfois très décurrentes, réduites voire absentes (70). Les lames sont serrées ou très espacées. Il n'y a pas de réaction à l'iode dans ce groupe et les spores sont souvent étroites. Elles présentent souvent d'évidentes caulocystides et piléocystides proéminantes parfois capitées ou à paroi épaisse (58). Le chapeau est mamelonné, ombiliqué ou en capuchon. Il s'agit d'espèces saprotrophes qui se développent sur divers substrats végétaux parfois particuliers comme le cirse ou la consoude par exemple (70).

❖ **Rappels généraux sur le genre *Mycenella***

Il s'agit d'un genre regroupant des espèces de forme mycénoïde à chapeau plus ou moins pruineux au pied pubescent et pruineux. Toutes les espèces ont des cystides évidentes et des spores non amyloïdes, lisses ou bosselées. La microscopie est nécessaire pour une identification sûre dans ce genre (58).

▪ **Les « *incertae sedis* » rencontrées sur le site**

L'ensemble des *« incertae sedis »* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 80.**

	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
« incertae sedis »	***Hemimycena***	***Hemimycena mairei***

Tableau 80 : Synthèse des espèces appartenant aux *« incertae sedis »* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes. Seule une espèce n'a pas pu être confirmée grâce à la microscopie.

- ***Hemimycena mairei* (E.-J. Gilnert) Singer : la mycène de maire**

- Description macroscopique

Il s'agit d'une espèce omphaloïde gris-brun (58) ou blanc à crème ocracé selon (54) ou gris brunâtre (238) (*voir* **Photo 144**).

✓ Le *pileus*

Le chapeau mesure jusqu'à 2 cm de diamètre (54). Il est conico-convexe avec une marge à bord droit et striolé (54, 238). Le chapeau est glabre (238) (*voir* **Photo 144**).

✓ Les lames

Les lames sont décurrentes (54, 58) ou adnées avec une dent décurrente pour certains auteurs (238). Elles sont espacées, pâles et plutôt blanches (54, 58, 238). Les lames atteignent le bord du chapeau (238) (*voir* **Photo 144**).

✓ Le stipe

Le stipe est blanc (58, 238) pâle, et glabre (54). Pour certains auteurs, il est glabre en haut et pubescent à la base (238). Il mesure 1,5 à 5 cm de long sur 0,2 cm de diamètre (54, 238). Il est cylindrique et droit (238). Le pied est très duveteux (233) (*voir* **Photo 144**).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont non amyloïdes, ovoïdes à citriformes et mesurent de 6 à 8(-8,6) x 3 – 5(-5,5) µm (58, 238). La paroi est mince, hyaline (238). Les spores sont lisses (233). Elles sont parfois en pépins de raisin (*voir* **Figure 166**, **Photo 145**).

✓ Les basides

Les basides sont étroitement clavées, tétrasporiques et mesurent de 27 à 33 µm par 5,5 à 7 µm (238) (*voir* **Figure 166**, **Photo 145**).

Quelques basides bisporiques ont pu être observées sur l'échantillon.

✓ Les cystides

Les pleurocystides sont absentes (238). Cette espèce présente des cheilocystides clavées (58). Les cystides sont très volumineuses (233).

Les caulocystides sont de la même forme que les cheilocystides (58, 238). Elles mesurent 6 à 30 µm par 3,5 à 8 µm. Elles sont étroitement cylindriques, ou claviformes

ou irrégulières avec des saillies, souvent flexueuses, à parois légèrement épaisses. Elles sont présentes de manière abondante (238) (*voir* **Figure 166**, **Photo 145**).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est un cutis avec des hyphes hyalines à paroi mince, cylindriques, larges de 2,7 à 6,5 µm, présentant des excroissances cylindriques ou rarement ramifiées et éparses. Ces excroissances peuvent atteindre 8 µm de long sur 3,5 µm de large. Les piléocystides sont absentes (54, 238) (*voir* **Figure 166**, **Photo 145**).

✓ Les boucles

Les boucles sont présentes dans cette espèce (238).

- Habitat et type trophique

C'est une saprotrophe herbicole (113, 214). Elle pousse sur sols riches, souvent perturbés avec une préférence pour les pelouses et les bords de routes (54, 58). Elle pousse sur le bois d'arbres feuillus en forte décomposition (238).

- Lieux d'observation

Sur les coteaux calcaires de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, cette espèce *Hemimycena mairei* a été retrouvée en novembre 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 81**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV111120-15-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Hemimycena mairei*** (E.-J. Gilbert) Singer

Tableau 81 : Observations de l'*Hemimycena mairei*, sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Il s'agit d'une espèce assez commune à rare selon la localisation du milieu d'observation (54). Elle a déjà été signalée dans le Nord, l'Oise et la Somme (113).

- Commentaire

Il s'agit d'une espèce de la catégorie 4 des espèces potentiellement menacées ou vulnérables appartenant à la Liste rouge de niveau 2 (214).

Elle peut être confondue avec *Hemimycena sordida* qui présente des cheilocystides plus ou moins lécythiformes et un pied pubescent. Elle peut être confondue également avec *Hemimycena juncinum* qui ne présente pas de boucles et qui possède des basides bisporiques (58). Elle peut évoquer aussi un *Cuphophyllus* à première vue (58). Il existe une variété décrite par Marcel Bon : *Hemimycena mairei var microspora* (113).



Photo 144 : Photographies de *Hemimycena mairei*, RNN se Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH.



Figure 166 : Illustration des éléments microscopiques de *Hemimycena mairei*.
A : pileipellis ; B : basides et spores ; C : stipitipellis et caulocystide. Barre d'échelle = 10 µm.
Source : dessins extraits de (238).

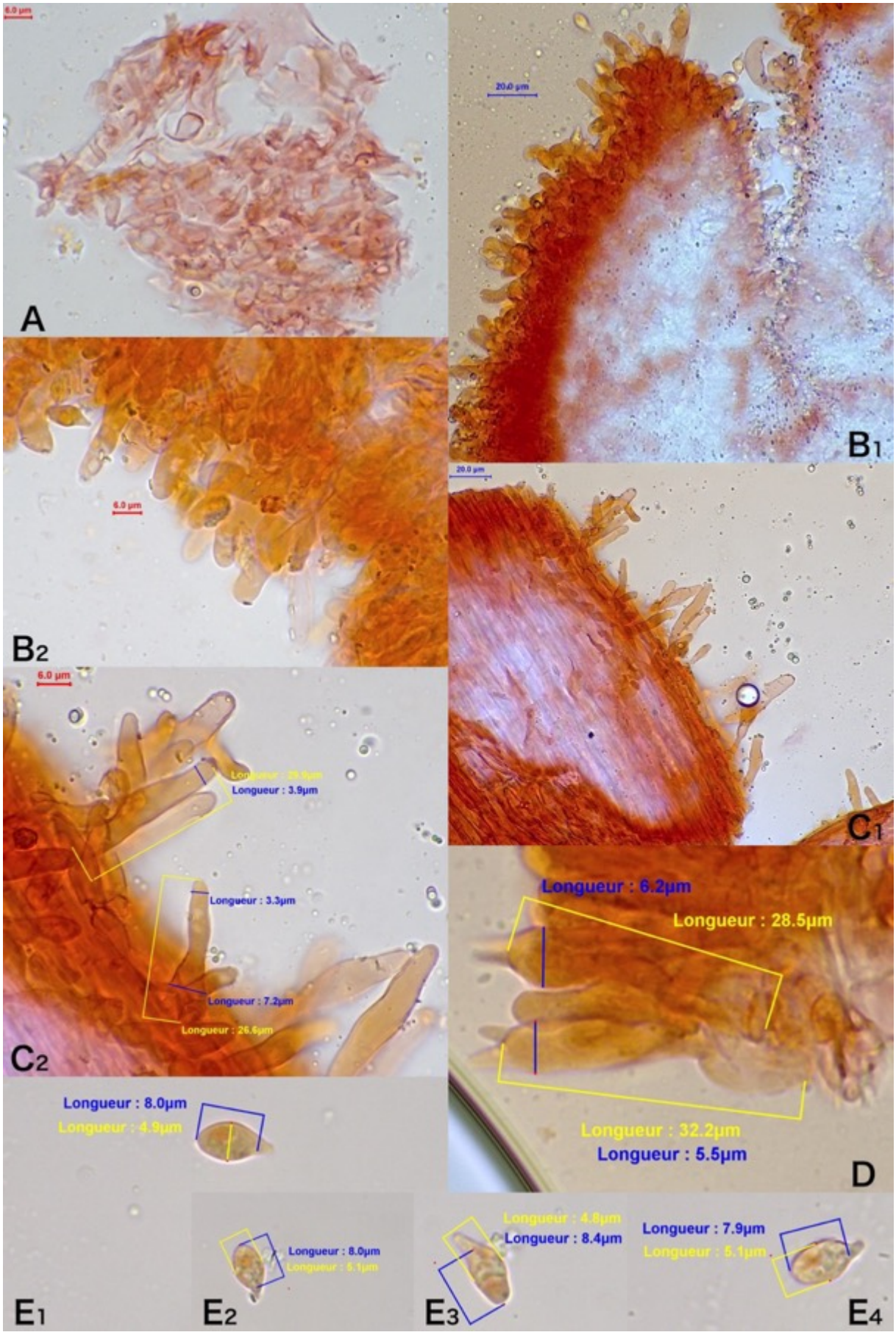


Photo 145 : A : hyphes diverticulées du *pileipellis* ; B_1 à B_2 : cheilocystides ; C_1 à C_2 : caulocystides ; D : basides ; E_1 à E_4 : spores.
Photographie de X. CZECH.

6.1.5. Les *ex-Melanoleucaceae*

6.1.5.1. Rappels généraux sur l'ancienne famille des *Melanoleucaceae*

La famille des *Melanoleucaceae*, proposée par Locquin en 1984 est invalide sur le plan nomenclatural. Elle pourrait héberger le genre *Melanoleuca*, classé actuellement de manière surprenante, mais soutenu sur le plan de la biologie moléculaire dans l'ordre des *Pluteales* (113).

Depuis 2021, à la suite d'analyses phylogénétiques, il a été démontré que le genre *Melanoleuca* appartiendrait maintenant à la famille des *Pluteaceae.* Ce genre *Melanoleuca* comprend deux sous-genres : le sous-genre *Melanoleuca* caractérisé par la présence de macrocystides et le sous-genre des *Urticocystis* caractérisé par des cheilocystides urticiformes ou par l'absence de cystides. La section des *Cognatae* du sous-genre *Urticocystis* est une exception, car elle est caractérisée par la présence de macrocystides (239, 240).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Pluteales*	*PLUTEACEAE*

Tableau 82 : Place des ex-*Melanoleucaceae* dans l'ordre des *Pluteales* à la suite des travaux moléculaires.

Ce genre difficile est en cours de révision. Plusieurs équipes travaillent actuellement sur le remaniement de ce genre complexe. Pour le moment, et pour faciliter la compréhension, nous avons repris les mêmes taxons que ceux décrits dans l'inventaire mycologique des Hauts-de-France, édition 2018-2019 (113).

Avant les travaux actuels, on rangeait dans les *Melanoleucacae* principalement les espèces tricholomatoïdes ou collyboïdes, de couleurs ternes, blanches, ocres, brunes à noirâtres à chapeau plus ou moins plat doté d'un mamelon central entouré d'une dépression, puis une marge relevée. Les lames des *Melanoleucaceae* sont généralement serrées et de couleur blanche très contrastante avec la couleur du chapeau. Le pied cylindrique est souvent strié longitudinalement ou poudré, plus ou moins pubescent (58, 70, 113).

La sporée est blanche (58). Ils ont des spores amyloïdes verruqueuses et beaucoup ont des cystides hyméniales lagéniformes, fusiformes, ou en poils d'orties (58).

Malgré ces critères, la microscopie reste indispensable pour l'identification d'une espèce de ce groupe dans l'état actuel des connaissances.

6.1.5.2. Les *Melanoleucaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Melanoleucaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 93**.

	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
PLUTEACEAE	***Melanoleuca***	*M. polioleuca*
		M. atripes
		M. friesii
		M. albifolia
		M. pallidipes (non confirmé)
		Melanoleuca sp

Tableau 83 : Synthèse des espèces appartenant aux *Melanoleucaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Seule une espèce n'a pas pu être confirmée grâce à la microscopie. Du fait de ses caractères microscopiques, elle se rapprocherait de l'espèce *Melanoleuca pallides*, mais certains critères ne correspondent pas à cette espèce. Cet échantillon devrait faire l'objet d'une étude moléculaire.

- ***Melanoleuca polioleuca* (Fries) Kühner & Maire : le tricholome à chair brune**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Le *Melanoleuca polioleuca* est un champignon dont le chapeau peut atteindre jusqu'à 8,5 cm de diamètre maximum. Le chapeau est bassement convexe et submamelonné (54, 221, 241) ou quelque peu déprimé au centre. Les couleurs du chapeau rappellent celles du type de *Melanoleuca melaleuca*, avec un brun grisâtre plus ou moins foncé un peu olivâtre, à palissant sous une grisaille blanchâtre (54, 241, 242) et plus foncé au centre (221). Le chapeau est glabre ou un peu pruineux (54, 241), ou plus ou moins velouté (241). Il est lisse, brillant (221) ou terne (242). La marge est quelque peu involutée mais souvent révolutée (242) (*voir* **Photo 146**).

✓ Les lames

Les lames sont blanches ou un peu salissantes, crème pâle et quelque peu gris-blanc. Elles sont échancrées (54, 221, 241, 242). D'après d'autres auteurs, elles sont aussi adnées, sinuées, et décurrentes par une dent. Elles sont segmentiformes et fines avec une largeur de (0,2)0,4 à 0,9 cm. L'arête est entièrement concolore (242) (*voir* **Photo 146**).

La sporée est blanchâtre avec une teinte jaunâtre qui s'évanouit (242).

✓ Le stipe

Le stipe peut mesurer jusqu'à 10 cm de long (54, 221, 241) ou maximum 15 cm selon l'auteur (242) et de 1(-1,1) cm de diamètre. Il est cylindro-clavé. La base clavée peut faire 1,6 cm de large. Le stipe est longitudinalement fibrilleux inné, densément couvert d'une pruine floconneuse blanchâtre sur fond sombre, brunâtre à l'apex (54, 221, 241). Au départ, il est blanchâtre et devient brun-gris pâle sordide. Vers la base, il devient brun, brun grisâtre foncé ou brun noirâtre (242) (*voir* **Photo 146**).

✓ La chair

La chair est brune cannelle foncée, brunâtre, noirâtre dans le stipe et davantage à l'extrême base et contraste avec la pâleur extérieure (54, 58, 241). La chair du chapeau est blanchâtre et rarement brun jaunâtre, et brune juste en-dessous du *pileipellis* (242) (*voir* **Photo 146**).

L'odeur est faible, plaisante, farineuse, quelquefois raphanoïde (242). La saveur est douce (221), farineuse rancie ou quelque peu amère (242).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent entre (6-)6,5 – 8,5(-9) µm de long par 4 – 5 µm de large. Elles sont à verrues cristulées à subréticulées (58, 241). Elles ont une forme elliptique à allongée avec une faible plage supra-apiculaire (242). Les spores sont amyloïdes sur les coupes microscopiques réalisées (*voir* **Photo 147**).

✓ Les basides

Elles font 25 à 40 µm de long et 6 à 10 µm de large. Elles sont clavées, tétrasporiques (242) (*voir* **Photo 147**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides, mesurant 40 – 75(-90) µm par 8 – 15 µm, sont variables, parfois à tendance sublagéniforme (241, 242). Ces cheilocystides sont aussi plus ou moins fusiformes (58, 242). Elles ont un apex subaigu qui est fréquemment incrusté

de cristaux. Elles ont une paroi épaisse. Les pleurocystides sont similaires aux cheilocystides (242) (*voir* **Photo 147**).

J'ai également observé des cystides pluri-étranglées sur mes échantillons.

✓ Le *pileipellis*

L'épicutis comporte des hyphes minces, plus ou moins articulées, subégales ou rarement nodulo-fluxueuses (241). Elles forment un ixotrichoderme épais de 100 µm, avec des cellules terminales obtuses et cystidioïdes (242) (*voir* **Photo 147**).

La partie supérieure du *pileitrama* est compacte et contient un pigment brun pâle (242) (*voir* **Photo 147**).

J'ai observé également la présence d'un pigment incrustant.

✓ Le *stipitipellis*

Le caulocutis est un mixte de clusters de poils clavés et comporte de nombreuses caulocystides fusiformes ou variables (241, 242). Les caulocystides font 50 – 80(-95) par 7 – 15 µm (242) (*voir* **Photo 147**).

Les caulocystides ont parfois des cristaux à l'apex sur les échantillons.

✓ Les boucles

Les boucles n'ont pas été observées sur les échantillons.

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe est assez ubiquiste et pousse dans les lisières ou sous feuillus mêlés, les orées nitrophiles, les bords des routes, les endroits rudéralisés, les parcs et les jardins souvent gramineux, mais aussi sur les dunes fixées et même sur les terrils (54, 241).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce très couramment déterminée sur la base des travaux de Marcel Bon (1991), mais non reprise par les travaux actuels. Sur cette base de travail, elle aurait été rencontrée dans les départements de l'Aisne, du Nord, de l'Oise, du Pas-de-Calais et de la Somme (113).

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, le *Melanoleuca polioleuca* a été inventorié à plusieurs reprises, entre novembre 2019 et novembre 2020, sur la parcelle 910 (**Tableau 84**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-7-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Melanoleuca polioleuca*** (Fries) Kühner & Maire
CV111120-7-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Melanoleuca polioleuca*** (Fries) Kühner & Maire
CV141120-5-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Melanoleuca polioleuca*** (Fries) Kühner & Maire
CV141120-8-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Melanoleuca polioleuca*** (Fries) Kühner & Maire

Tableau 84 : Observations du *Melanoleuca polioleuca* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

✓ Commentaire

Il existe une forme dans notre région nommée *f. langei* Boekhout (113).



Photo 146 : Photographies de *Melanoleuca polioleuca*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de gauche et en cartouche de X. CZECH et photographies de droite de N. VERDIN.

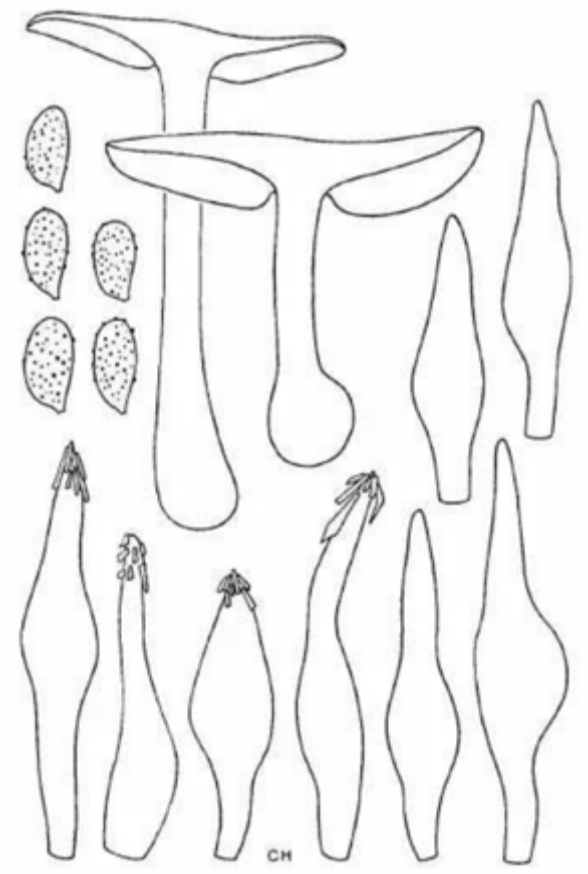


Figure 167 : Illustrations du sporophore et des éléments microscopiques de *Melanoleuca polieuloca*.
Source : dessins tirés de (242).

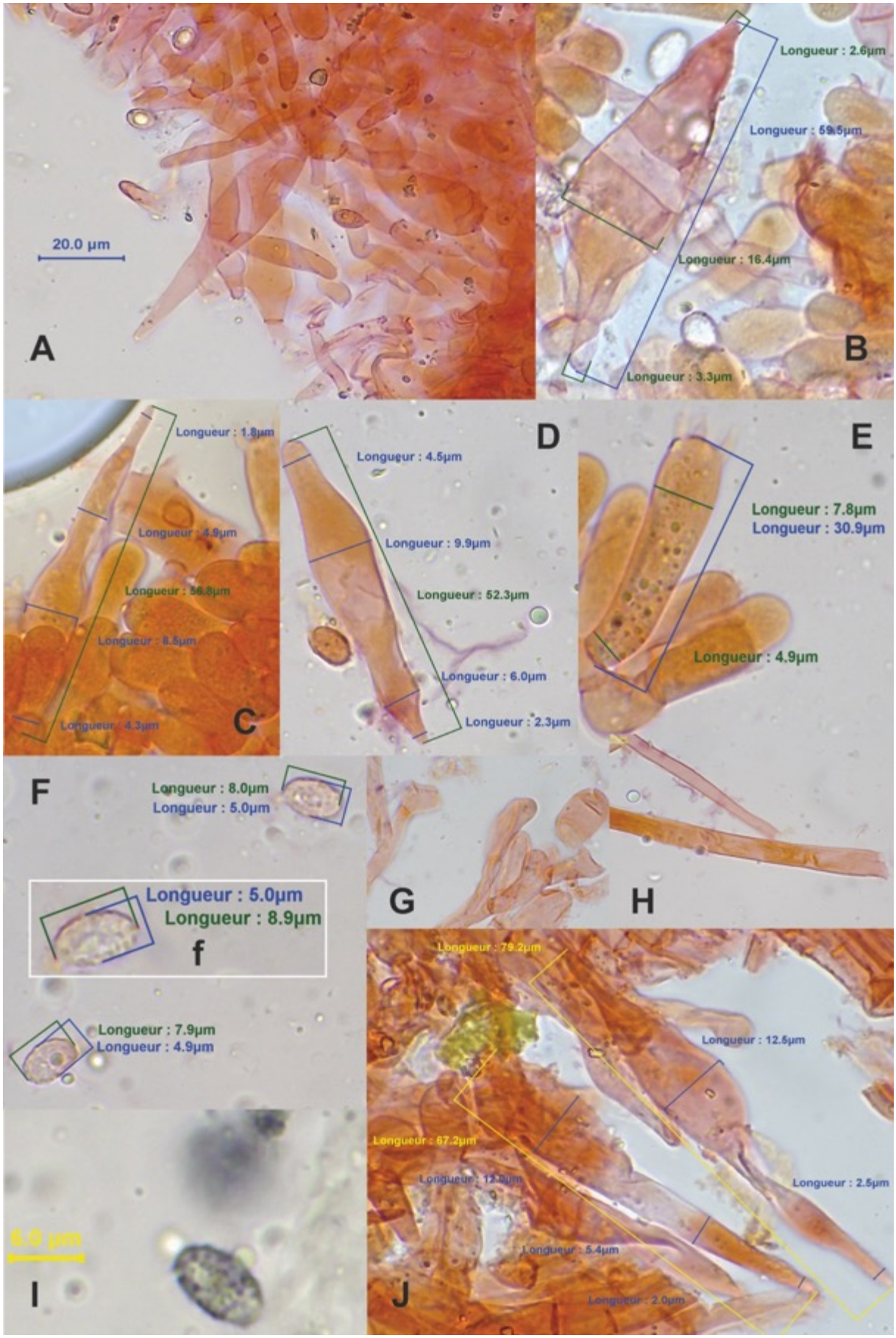


Photo 147 : A : ixotrichoderme avec une cellule terminale cystidioïde ; B, C et D : cheilocystides ; E : basides ; G : poils clavés du *stipitipellis* ; H : pigment intracellulaire brun pâle et pigment pariétal ; F et f : spores ; I : spore dans le Melzer ; J : caulocystides.
Photographies de X. CZECH.

- ***Melanoleuca atripes*** **(Boekout)**

- Description macroscopique

Le *Melanoleuca atripes* possède un chapeau de (2-)3 à 4(-7) cm de diamètre. Le chapeau est peu charnu mais la chair est plutôt épaisse. Quand il est jeune, il est convexe puis vite plat et finalement avec une dépression au centre. Il est glabre, hygrophane, brun bistré, alutacé au sec (241). À l'état humide, il est brun noirâtre foncé, pâlissant au séchage avec un centre devenant brun foncé et devenant brun jaunâtre à la marge. La marge a une pruine grise lorsqu'il est jeune. Lorsque le chapeau est sec, la surface est cireuse ou terne (242) (*voir* **Photo 148**).

✓ Les lames

Les lames sont larges jusqu'à 0,7 cm, sinueuses, segmentiformes à ventrues, peu serrées, plutôt épaisses et de couleur crème brunâtre, beige brunâtre ou brunissante (241, 242). L'arête est entièrement concolore (242) (*voir* **Photo 148**).

La sporée est blanchâtre (242).

✓ Le stipe

Le stipe mesure 2 à 3 cm, et parfois 4(-5) cm de long au maximum. Le diamètre du stipe est compris entre 0,4 à 0,6(-0,8) cm. Il est subégal, cylindrique, solide, plein, strié entièrement et longitudinalement, à sommet floconneux blanchâtre sur fond gris ou beige jaunâtre pale sordide à l'état jeune puis progressivement brun-noir ou noirâtre vers le bas avec quelques reflets brun rougeâtre (241, 242) (*voir* **Photo 148**).

✓ La chair

La chair est pâle à subconcolore dans le stipe et presque noirâtre vers la base (241). Pour d'autres auteurs, elle est beige pâle dans le *pileus* et brun jaunâtre dans le stipe. À l'état jeune, il est jaune dans la partie inférieure (242) (*voir* **Photo 148**).

Il n'y a pas d'odeur ou de saveur particulière.

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores elliptiques sont densément ornementées de grossières verrues amyloïdes plus ou moins cristulées. Elles mesurent 6 – 8(-8,5) µm de long par 4 – 5,5 µm de large (241, 242). Les spores ont une petite plage supra-apiculaire (242) (*voir* **Figure 168**, **Photo 149**).

✓ Les basides

Elles mesurent 30 – 40 µm par 8 – 10 µm. Elles sont clavées et tétrasporiques (*voir* **Photo 149**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides mesurent (45-)60 – 75(-85) µm par 10 – 13(-20) µm. Elles sont fusiformes, plus ou moins cloisonnées, avec un apex (sub-)aigu et sont également incrustées par des cristaux. Leur paroi est épaisse. Elles sont accompagnées de rares poils marginaux clavés (241, 242). Les pleurocystides sont similaires aux cheilocystides (*voir* **Figure 168**, **Photo 149**).

✓ L'epicutis

L'epicutis est subtrichodermique car c'est un intermédiaire entre le cutis et le trichoderme. Il fait jusqu'à 40 µm d'épaisseur. Le *pileipellis* est composé d'hyphes enchevêtrées à extrémités libres égales ou plus ou moins contournées, de 3 à 5 µm de diamètre et sans laticifères (241). Elles peuvent mesurer de 8 à 12 µm selon certains auteurs (242). Elles sont pourvues d'un pigment intracellulaire jaune-brun (242) (*voir* **Photo 149**).

✓ Le *stipitipellis*

Les caulocystides sont présentes au sommet du stipe (241). Elles sont fusiformes à lagéniformes et mesurent 50 – 70 x 6 – 13 µm (242) (*voir* **Figure 168**, **Photo 149**).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe pousse dans les parcs, sous les feuillus mêlés ou encore sous les mélèzes (113, 241).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce qui a déjà été rencontrée dans l'Oise et le Pas-de-Calais. La première récolte régionale a d'ailleurs eu lieu à Wavrans-sur-l'Aa en 2016 (113).

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, le *Melanoleuca atripes* a été inventorié en novembre 2019 et en novembre 2021 sur la parcelle 910 (**Tableau 85**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-8-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Melanoleuca atripes*** Boekhout
CV111121-6-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Melanoleuca atripes*** Boekhout

Tableau 85 : Observations du *Melanoleuca atripes* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Commentaire

Melanoleuca atripes Boekhout était auparavant nommé *Melanoleuca atripes var. nigripes* Métrod ex Bon (1990), ou encore sous un taxon invalidé : *Melanoleuca nigripes* Métrod (1949).



Photo 148 : Photographies *Melanoleuca atripes*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH.

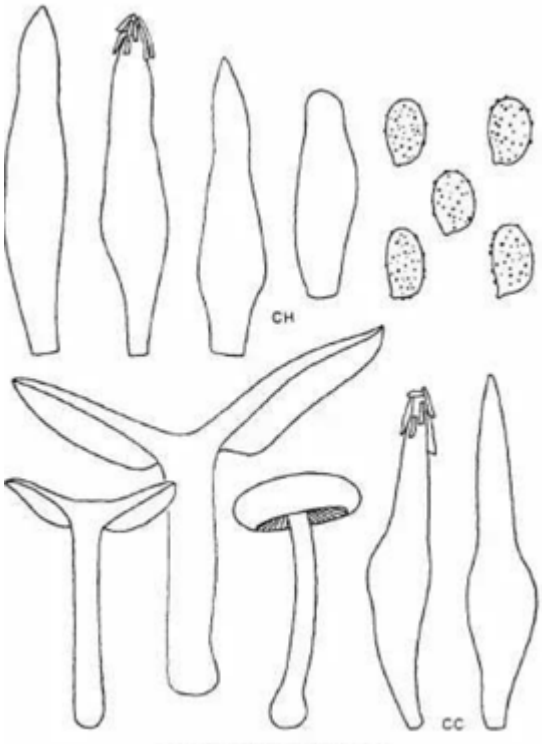


Figure 168 : Dessins du sporophore et des éléments microscopiques de *Melanoleuca atripes*.
Source : illustrations tirées de (242).

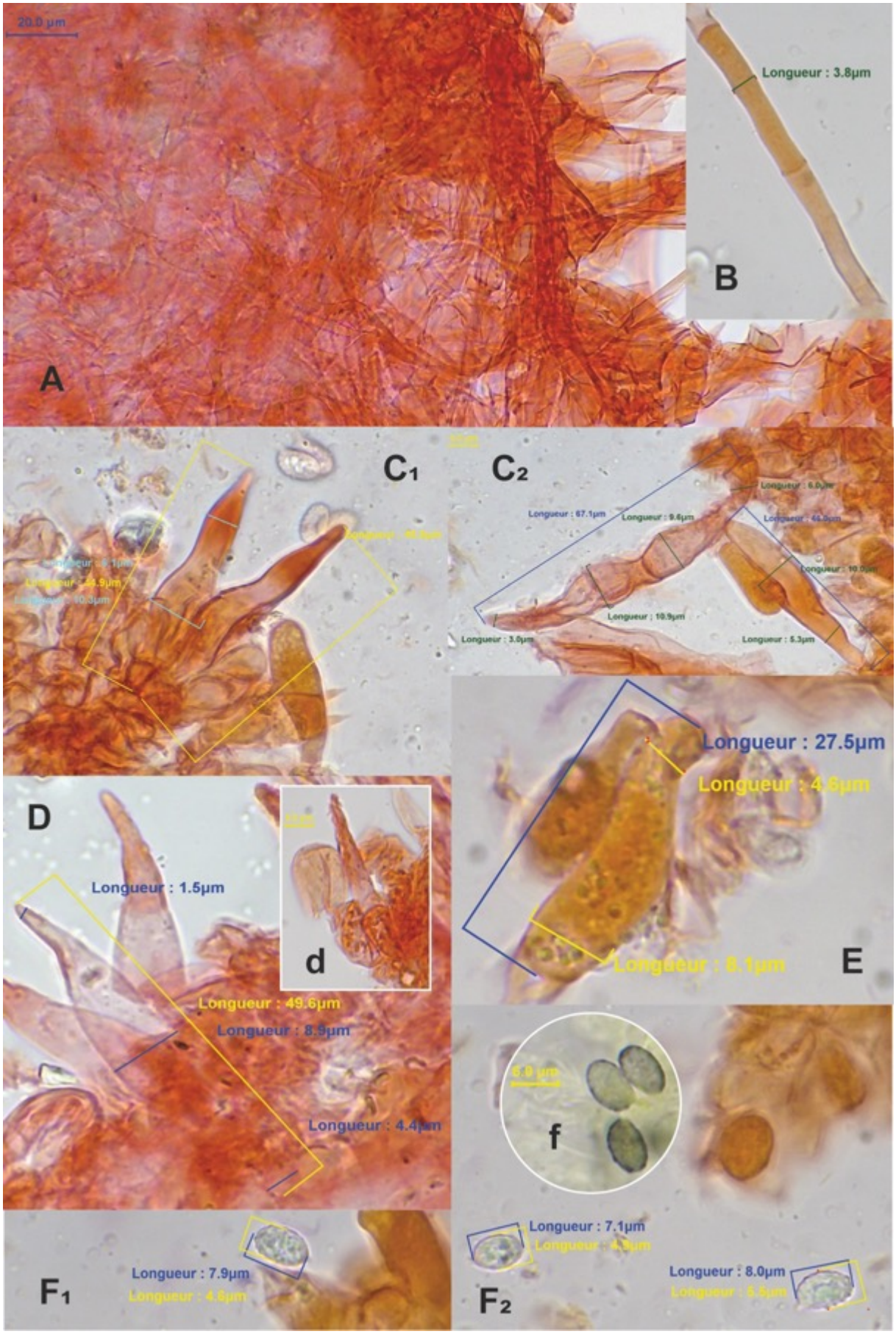


Photo 149 : A : *pileipellis ;* B : pigment intracellulaire du *pileipellis* ; C_1 à C_2 : cheilocystides ; D : caulocystides ; d : caulocystide avec cristaux ; E : baside ; F_1 à F_2 : spores ; f : spores dans le Melzer. Photographies de X. CZECH.

- ***Melanoleuca friesii* (Bresadola) Bon**

- Description macroscopique

✓ Le chapeau

Le *Melanoleuca friesii* est une espèce relativement robuste avec un chapeau de 6 à 10(-12) cm de diamètre. Le chapeau est charnu ou mamelonné, à revêtement mat ou micacé et à marge enroulée un peu flexueuse. Il est plutôt brun roussâtre bistré sombre ou ardoisé noirâtre vers l'extérieur (241) (*voir* **Photo 150**).

✓ Les lames

Les lames sont blanches, subimmuables, fines, peu larges, serrées et subadnées (241) (*voir* **Photo 150**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure 8 à 12 cm, et parfois jusqu'à 15 cm de long au maximum. Le diamètre du stipe est compris entre 1 et 1,5 cm de diamètre. Mais il peut parfois atteindre au minimum 0,8 cm et au maximum 2 cm de diamètre. Il est clavé à subbulbeux, concolore ou à base noirâtre plus ou moins rayée et à sommet lisse un peu plus pâle (241) (*voir* **Photo 150**).

✓ La chair

La chair est subconcolore en surface ou sépia noirâtre vers le bas (241). La saveur et l'odeur sont banales et plutôt fongiques (54).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores possèdent des verrues variables, plus ou moins crêtées à finement subréticulées. Elles mesurent de 6,5 – 9 µm de long par 4,5 – 5(-5,5) µm de large (241) (*voir* **Photo 151**).

✓ Les cystides

Les cystides, majoritairement lagéniformes avec un col marqué, mesurent 45 – 65 µm par 10 – 18 µm (58, 241) (*voir* **Photo 152**).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis rappelle le chevelu des russules mais n'est que peu ou pas gélifié. Il comporte des hyphes de 3 – 5(-7) µm, dressées, subégales, avec quelques poils piléocystidioïdes (241) (*voir* **Photo 151**).

✓ Le *stipitipellis*

Les rares caulocystides sommitales sont lagéniformes, partiellement obtuses à tendance de poils d'orties (241). Sur l'échantillon, elles mesuraient 65,6 – 94,5 µm x 6,9 – 14,0 (*voir* **Photo 152**).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe pousse sous les feuillus gramineux (113, 241).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce qui a déjà été rencontrée dans le Nord, l'Oise, le Pas-de-Calais et la Somme (113).

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, le *Melanoleuca friesii* a été inventorié en novembre 2019 sur la parcelle 976 (**Tableau 86**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-20-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Melanoleuca friesii*** (Bresadola) Bon

Tableau 86 : Observations du *Melanoleuca friesii* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Commentaire

Il s'agit d'une espèce peu documentée, mais a priori non critique d'après certains travaux (113). Il semblerait que *Melanoleuca friessi* devrait être renommé en *Melanoleuca polioleuca var. friesii* (Bresadola) Gminder (2016) (241).



Photo 150 : Photographies de *Melanoleuca friesii*.
Photographie de Patrice TANCHAUD en fond et photographies de X. CZECH en cartouche.

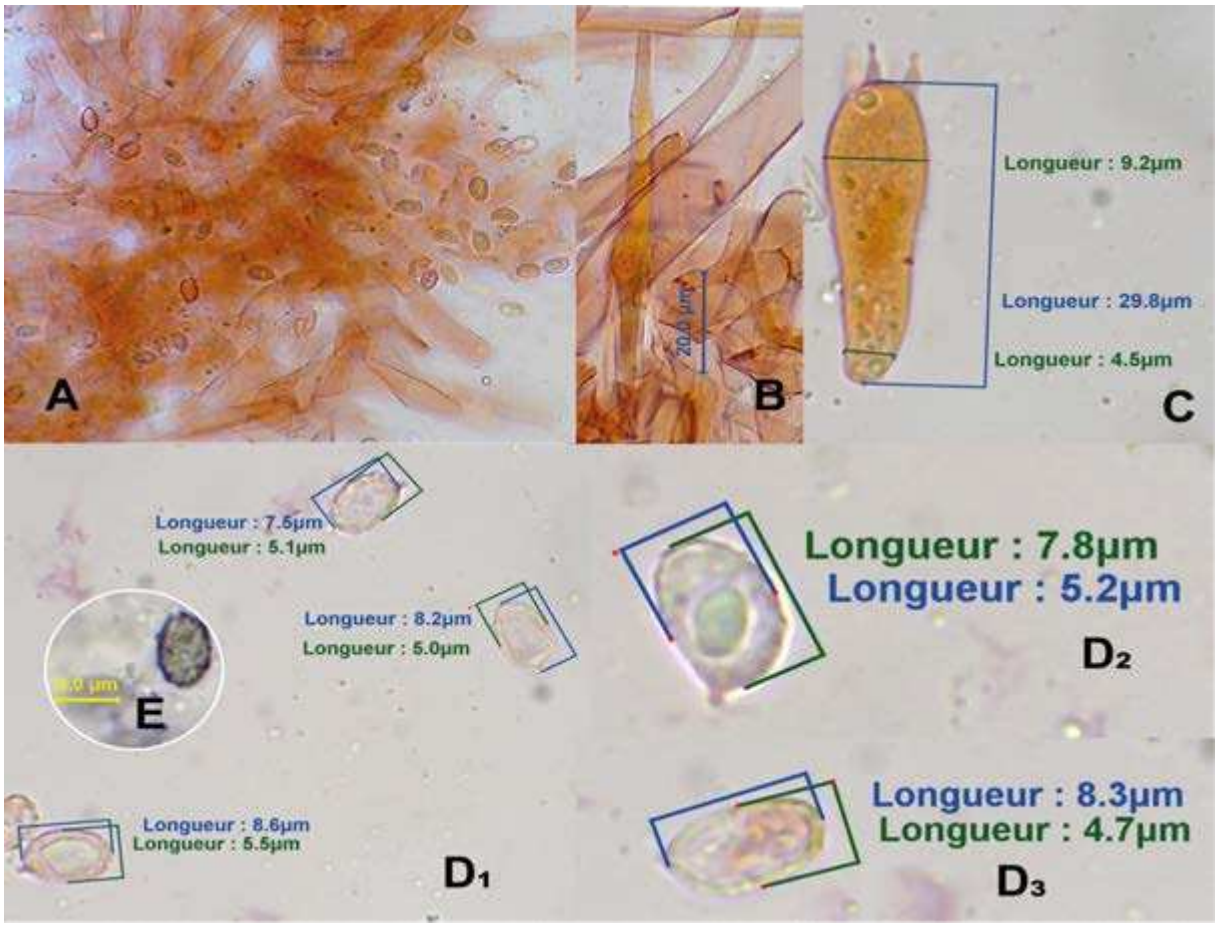


Photo 151 : A : *pileipellis* ; B : poil piléocystidioïde ; C : baside ; D_1 à D_3 : spores ; E : spore dans le Melzer.
Photographies de X. CZECH.

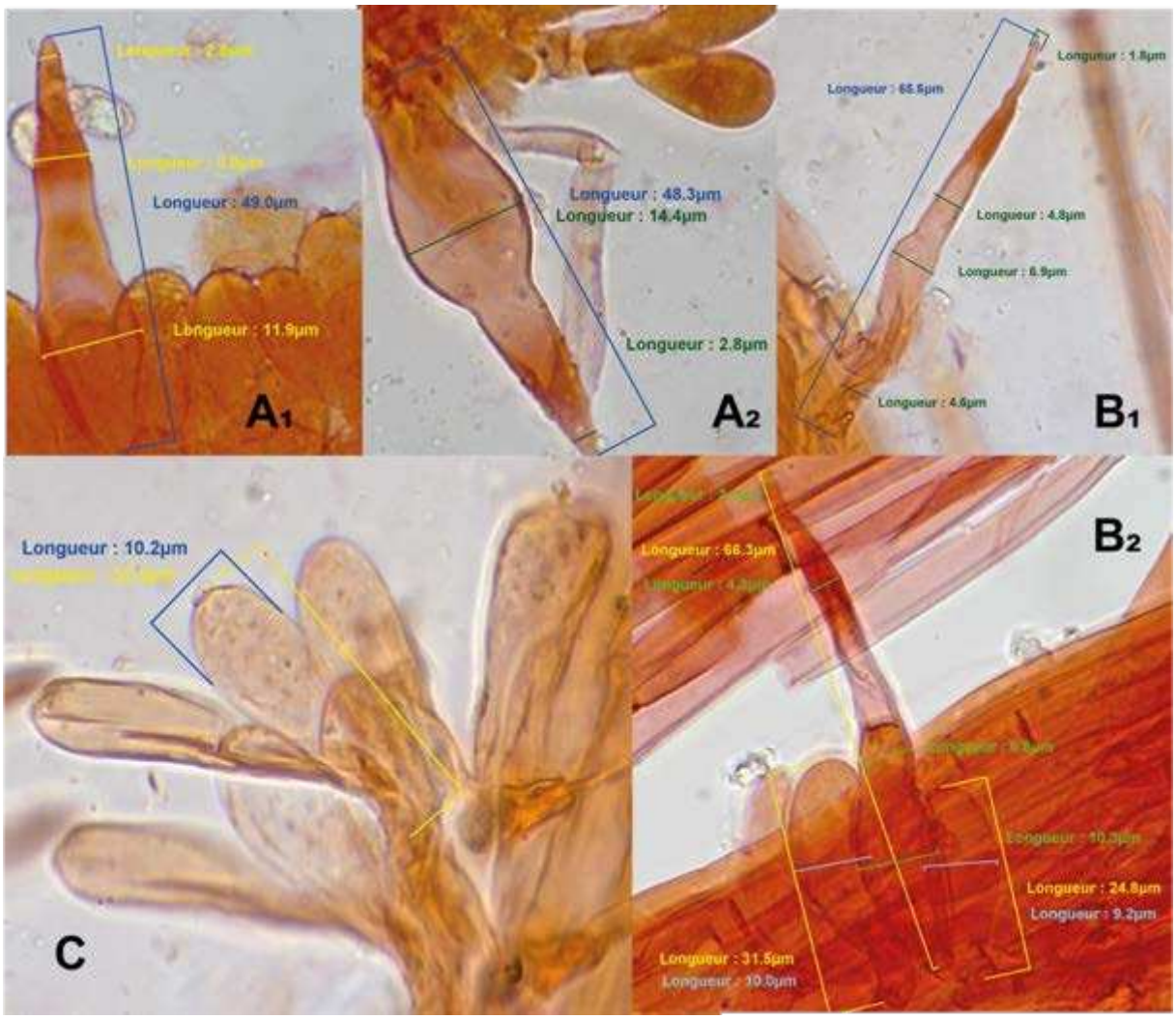


Photo 152 : A_1 à A_2 : cheilocystides ; B_1 à B_2 : caulocystides ; C : poils clavés du *stipitipellis*. Photographies de X. CZECH.

- ***Melanoleuca polioleuca var. albifolia*** **(Boekout) Gminder [= *Melanoleuca albifolia* Boekhout]**

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Le *Melanoleuca polioleuca var. albifolia*, que l'on appelait auparavant *Melanoleuca albifolia*, comporte un chapeau de (2,5)3 à 4 cm de diamètre en moyenne et 5 cm au maximum (241, 242). Le chapeau est au départ convexe à plan-convexe puis finalement avec un centre déprimé (242) et plus ou moins mamelonné (241, 242). La marge est involutée quand il est jeune et quelquefois celle-ci dépasse légèrement des lames (242). Quand il est humide, la surface est subvisqueuse et brillante, puis une fois sec, la surface est glabre et terne (241, 242). Le chapeau est hygrophane. Il est bistre noirâtre obscur, sauf la marginelle qui reste longtemps blanchâtre et pubescente (241). Pour d'autres, il est rougeâtre foncé à brun sépia olivacé, plus pâle vers la marge à l'état imbu devenant brun jaunâtre pâle (242) (*voir* **Photo 153**).

✓ Les lames

Les lames sont serrées, non interveinées, de couleur blanche pure ou carnée avec l'âge (241). Les lames sont immuables ou à reflets rosâtres avec l'âge, contrastant avec le chapeau (241). Elles sont émarginées à sinuées et segmentiformes à ventrues. La largeur des lames peut atteindre jusqu'à 0,6 cm (242). Les arêtes des lames sont entièrement concolores (242) (*voir* **Photo 153**).

La sporée est blanche (241, 242).

✓ Le stipe

Le stipe, cylindrique et solide, mesure (1,5-)2 à 5 cm et parfois au maximum 7 cm de long. Le diamètre du stipe est de 0,2 à 0,5 cm. Il est un peu clavé entre 0,8 à 1 cm. Il est gris sombre bistré, striolé, à sommet floconneux et plus pâle (241). Il est finement strié longitudinalement (242) (*voir* **Photo 153**).

✓ La chair

La chair est plus ou moins concolore, grisâtre dans le haut du stipe et un peu brun-noir, sépia rougeâtre en bas et ocracé bistre pâle dans le chapeau. L'odeur et la saveur sont banales ou fongiques (241) ou faiblement rances (242).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent (7-)8 – 9,5(-10) µm de long par (4-)4,5 – 5(-5,5) µm de large. Elles possèdent de grossières verrues amyloïdes cristulées et sont parfois

confusément réticulées (241, 242). Elles sont elliptiques à allongées avec une petite plage supra-hilaire (242) (*voir* **Photo 154**).

✓ Les basides

Elles mesurent 25 – 35 x 8 – 10 µm. Elles sont tétrasporiques et occasionnellement bisporiques (242) (*voir* **Photo 154**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides sont fusi-lagéniformes, variables et mesurent (35-)45 – 70(-80) µm par (8-)12 – 15(-20) µm. Elles possèdent un col plus ou moins aigu, rarement clavé (241, 242). La paroi est épaisse (242). Elles possèdent parfois un aspect de poil d'ortie avec la base cloisonnée (241). Les pleurocystides sont similaires aux cheilocystides (242) (*voir* **Photo 154**).

Certaines cystides ont des incrustations de cristaux à l'apex ou sont métuloïdes dans les échantillons de récolte.

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est banal ou subtrichodermique peu dissocié (241) à ixotrichoderme (242). Il fait 40 µm d'épaisseur. Il est formé d'hyphes à parois minces de 2 à 4 µm de large. La partie supérieure du *pileitrama* est compacte et associée à un pigment intracellulaire brun jaunâtre (242) (*voir* **Photo 154**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *caulocutis* est mixte à poils clavés et comporte de nombreuses caulocystides fusiformes à lagéniformes ou variables (241). Les caulocystides sommitales sont plus ou moins mêlées aux poils clavés, en bouquets (241, 242). Les caulocystides mesurent 55 – 70 x 10 – 20 µm (242) (*voir* **Photo 154**).

✓ Les boucles

Je n'ai pas observé de boucles sur les coupes réalisées.

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe est assez ubiquiste. On le retrouve dans les pelouses, les lisières des bois mêlés, les dunes fixées et dans d'autres habitats (241, 242). Il est parfois héliophile ou rudéral (241).

- Lieux d'observation

Il s'agit d'une espèce qui a déjà été rencontrée dans le Nord et la Somme (113).

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, le *Melanoleuca albifolia* a été inventorié à plusieurs reprises, entre novembre 2019 et novembre 2020, sur la parcelle 910 (**Tableau 87**).

Deux relevés ont été confirmés au microscope mais doivent faire l'objet d'une étude en biologie moléculaire.

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :	Notes :
CV191119-14-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Melanoleuca polioleuca var. albifolia*** (Boekhout) Gminder	
CV191119-18-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Melanoleuca polioleuca var. albifolia*** (Boekhout) Gminder	Biologie moléculaire nécessaire
CV221020-11-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Melanoleuca polioleuca var. albifolia*** (Boekhout) Gminder	
CV071120-9-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Melanoleuca polioleuca var. albifolia*** (Boekhout) Gminder	Biologie moléculaire nécessaire

Tableau 87 : Observations du *Melanoleuca polioleuca var. albifolia* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

✓ Commentaire

Melanoleuca polioleuca var. albifolia fait partie de la catégorie 4 correspondant aux espèces potentiellement menacées ou vulnérables de la Liste rouge des champignons menacés des départements du Nord et du Pas-de-Calais (214).



Photo 153 : Photographies de *Melanoleuca polioleuca var. albifolia*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa. Photographies de X. CZECH (à gauche) et de N. VERDIN (à droite).

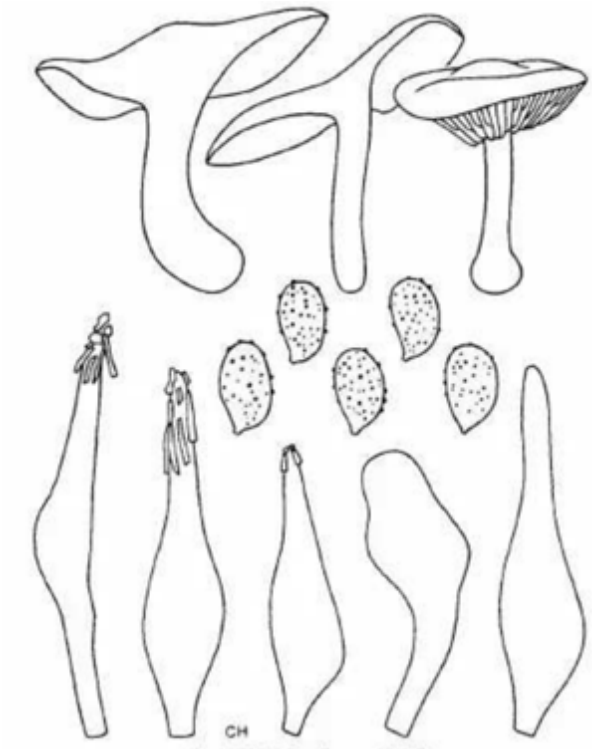


Figure 169 : Représentation du sporophore et des éléments microscopiques de *Melanoleuca polieuloca var albifolia*.
Source : dessins tirés de (242).

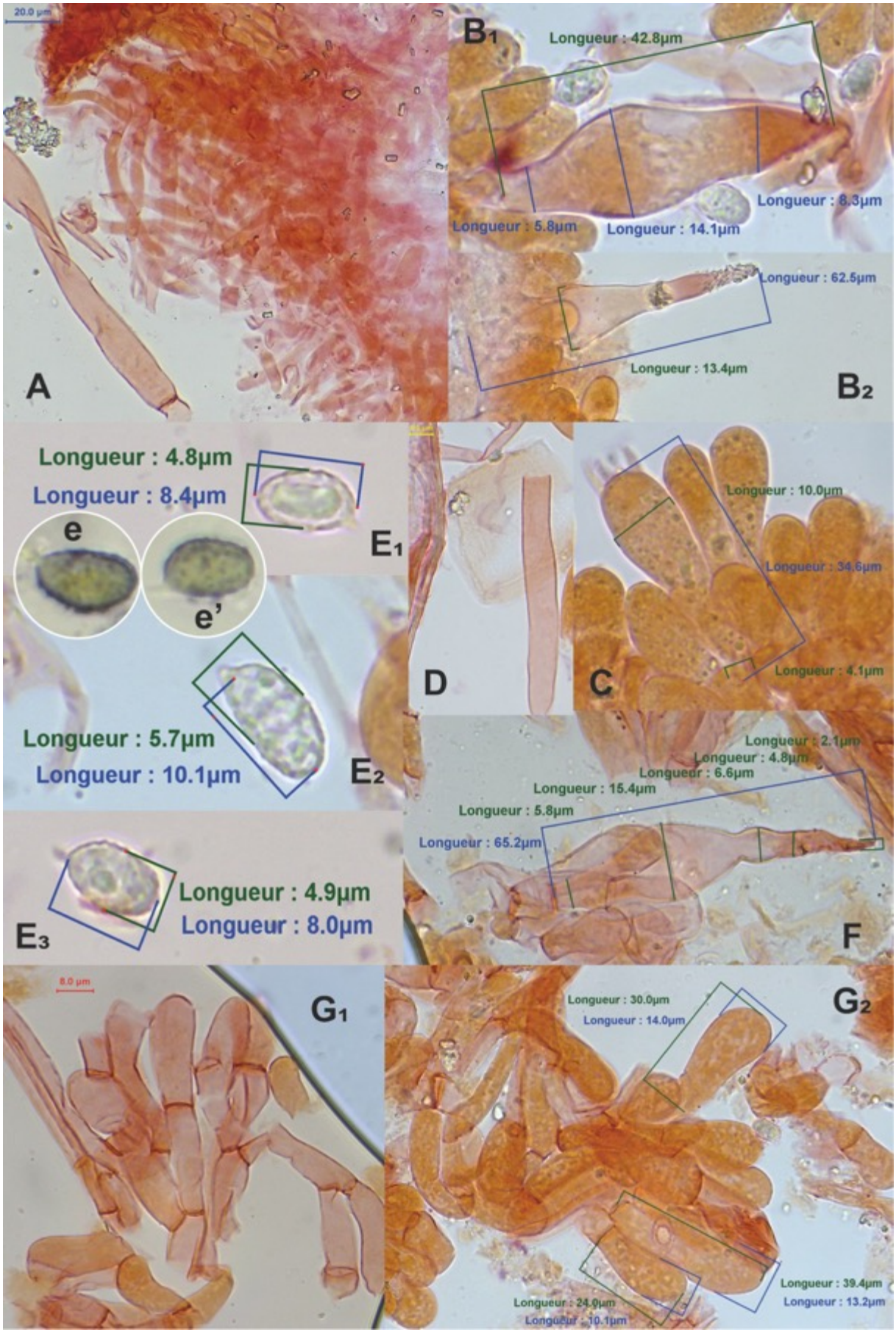


Photo 154 : A : *pileipellis* ixotrichoderme ; B_1 à B_2 : cheilocystides ou pleurocystides ; C : baside ; D : pigment intracellulaire et pariétal ; E_1 à E_3 : spores ; e et e' : spores dans le Melzer ; F : caulocystide ; G_1 à G_2 : poils clavés du *stipitipellis*.
Photographies de X. CZECH.

- ***Melanoleuca pallidipes* (J.E. Lange) Bon (1991)**
  [= *Melanoleuca stridula var pallidipes* (J.E. Lange)]

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Le *Melanoleuca pallidipes* est une espèce décrite avec un chapeau de (1-)2 à 4(-6) cm de diamètre, vite plat, collybioïde, glabre, ou luisant puis un peu mat ou papyracé en séchant. Le chapeau est de couleur brun sépia noirâtre palissant à brun fauvâtre sale (241) (*voir* **Photo 155**).

✓ Les lames

Les lames, peu serrées, sont blanches à crème ou plus ou moins jaunissantes avec l'âge ou à la manipulation (241) (*voir* **Photo 155**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure de 3 à 6 cm, et parfois jusqu'à 8 cm de long au maximum. Le diamètre du stipe est compris entre 0,4 – 0,8 cm de diamètre et peut parfois atteindre au maximum 1 cm de diamètre. Il est subégal ou un peu clavé, blanchâtre à base un peu brun jaunâtre sale (241) (*voir* **Photo 155**).

✓ La chair

La chair est entièrement blanche, ou à peine brunie à la base vers la fin. L'odeur et la saveur sont banales (241).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores, parfois un peu subréticulées à verrues cristulées, mesurent (7,5-)8 – 9(-10) µm de long par (4,5-)5 – 5,5(-6) µm de large (241). Les spores sont amyloïdes sur les coupes réalisées (*voir* **Photo 156**).

✓ Les cystides

Les cystides, fusiformes à sommet aigu, rarement étranglées ou cloisonnées, mesurent (40-)50 – 60(-70) µm par 10 – 15(-20) µm (241) (*voir* **Photo 156**).

✓ L'epicutis

L'epicutis comporte des hyphes enchevêtrées, à extrémités coralloïdes ou subdiverticulées, surtout vers la marge (241). Une légère gélification est observée par endroits sur les coupes.

✓ Le *stipitipellis*

Il ne contient pas de caulocystides (241).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe pousse sous les feuillus gramineux, les coteaux calcaires à genévriers mêlés ou encore sous les mélèzes (113, 241).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, ce *Melanoleuca* a été récolté en novembre 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 88**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :	Notes :
CV141120-2-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Melanoleuca pallidipes*** *(J.E. Lange) Bon*	Biologie moléculaire nécessaire

Tableau 88 : Observations du *Melanoleuca pallidipes* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Commentaire

La description microscopique de cet échantillon correspondrait à la description réalisée par Marcel Bon, excepté que les spores observées de notre échantillon avaient des dimensions différentes. De plus, l'échantillon présente des caulocystides disposées parfois en bouquet mesurant 52,2 – 84,3 µm de longueur, 1,4 – 3,9 µm de largeur à l'extrémité, et 10,5 – 23,2 µm de largeur pour la partie la plus renflée. Elles sont accompagnées de poils clavés, d'une longueur de 31,4 – 40,2 µm sur 12,4 – 17,9 µm pour la partie renflée (*voir* **Photo 156**). Cependant, l'unique espèce la plus cohérente, obtenue par les clés d'identification, correspondait à *Melanoleuca pallidipes* au sens de Marcel Bon.

Une biologie moléculaire de cet échantillon serait donc intéressante pour revoir cette hypothèse taxonomique.

- **Discussion sur les *Melanoleuca***

Des travaux basés sur la biologie moléculaire ont synonymisé *Melanoleuca friesii* avec *Melanoleuca polioleuca var friesii, Melanoleuca polioleuca f. langei* (243).

Ces mêmes travaux ont synonymisé *Melanoleuca bataillei avec Melanoleuca hétérocystidia*, *Melanoleuca albifolia*, *Melanoleuca polioleuca var albifolia* ou encore avec *Melanoleuca atripes* (243).

De plus, les études récentes en biologie moléculaire invalident le nom de *Melanoleuca pallidipes*. D'après certains auteurs, *Melanoleuca pallidipes* serait synonimisé avec *Melanoleuca stridula var. pallidipes* J.E Lange (113, 243).

Des travaux supplémentaires, utilisant d'autres ITS, pourraient être intéressants pour confirmer ces différents synonymes.



Photo 155 : Photographies de *Melanoleuca pallidipes*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH.

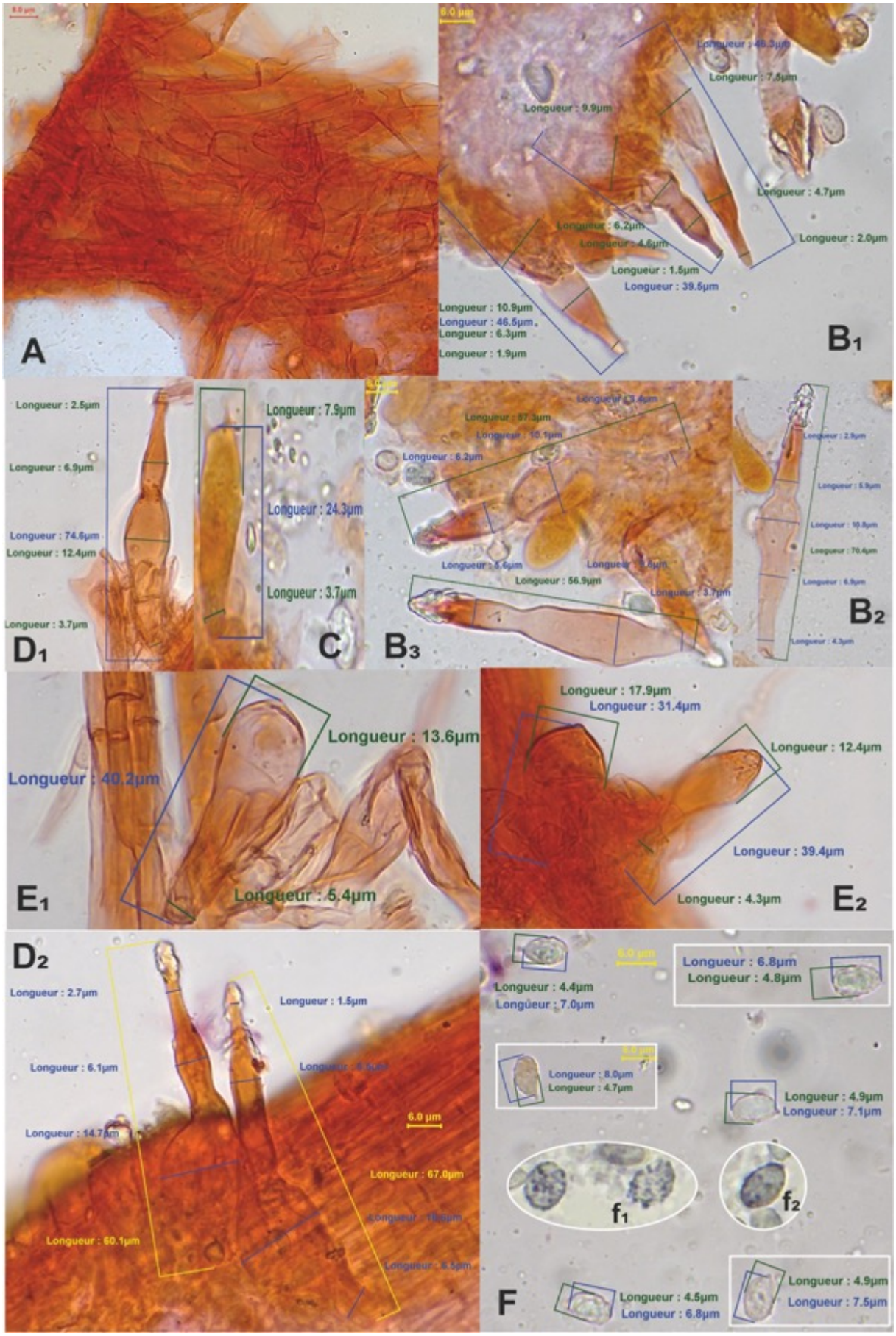


Photo 156 : A : *pileipellis* ; B_1 à B_3 : cheilocystides ; C : baside ; D_1 et D_2 : caulocystides ; E_1 et E_2 : caulocystides clavées ; F : spores ; f_1 et f_2 : spores dans le Melzer.
Photographies de X. CZECH.

6.1.6. Les *Pluteaceae*

6.1.6.1. Rappels généraux sur la famille des *Pluteaceae*

La famille des *Pluteaceae* fait partie de l'ordre des *Pluteales* appartenant à la et à la classe des *Agaricomycetes* appartenant aux *Basidiomycota* (70, 113) (**Tableau 89**).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Pluteales*	*PLUTEACEAE*

Tableau 89 : Place des *Pluteaceae* dans la classification phylogénétique.

Cette famille n'a actuellement pas encore énormément subi de révisions, cependant elle sera probablement sujette les années à venir à de nombreux remaniements.

Dans cette famille, le genre *Volvopluteus* (à chapeau visqueux) a été séparé des *Volvariella* qui ont un chapeau sec. Le genre *Pluteus* est actuellement conservé dans sa forme traditionnelle car il a fait l'objet de remaniements récents et encore partiels, dévoilant un futur bouleversement important de la définition des espèces européennes (70, 113).

Les *Pluteales* comprennent la famille des *Amanitaceae*, des *Pluteaceae* et des *Melanoleucaceae* (70, 113).

Les *Pluteaceae* comprennent deux groupes, à savoir :

i. le groupe des volvaires, composé de 20 espèces réparties dans les genres *Volvariella* et *Volvopluteus* (70, 113) ;

ii. et le groupe des plutées, composé du genre *Pluteus* comprenant 60 espèces (70, 113).

Les caractéristiques communes à tous ces genres sont la présence de lames libres et d'une sporée rose à maturité (70, 74, 113).

Les caractères généraux des volvaires sont la présence d'un voile général formant une volve à la base du pied et d'un chapeau à revêtement soyeux ou visqueux. Les volvaires comportent des espèces peuplant les milieux terricoles ou lignicoles et une espèce parasite du *Clitocybe nebularis* : l'espèce *Volvariella surrecta*. Le genre *Volvopluteus* est fréquent dans les champs récemment fumés ou amendés (70, 74, 113).

En ce qui concerne les plutées :

- elles correspondent à des espèces de petite à grande taille, de forme collyboïde à tricholomatoïde (70, 74, 113) ;
- elles ont une base de pied nue (70, 74, 244) ;
- elles poussent préférentiellement dans un habitat lignicole (troncs, branches, bois parfois enterré) (70, 74) ;
- elles ont un chapeau à surface fibrilleuse radialement, voire méchuleuse ou au contraire lisse et mate avec une tendance à se rider ou se craqueler (70, 74) ;
- elles ont un pied nu fibrilleux parfois ponctué (70, 74) ;
- leur chair est fragile et cassante, parfois très mince sous le chapeau (70, 74) ;
- elles n'ont pas de voile générale contrairement aux volvaires (74) ;
- elles ont très rarement un voile partiel, seule une espèce en contient un en Europe : *pluteus fenzlii* (74).

Le genre *Pluteus* est composé de trois sections : la section *Pluteus*, la section *Celluloderma* et la section *Hispidoderma* (74, 244).

✓ La section *Pluteus*

La section *Pluteus* comporte des espèces de taille moyenne à grande. Elles comportent un chapeau lisse ou presque, souvent gras au toucher sauf au centre où de petites mèches presque sans relief recouvrent le chapeau (74, 244).

La base du pied est toujours revêtue de fibrilles de manière plus ou moins intense (74, 244).

Les couleurs sont sombres et désordonnées (74, 244).

✓ La section *Celluloderma*

Elle est représentée par des plutées à cuticule formée par des cellules très courtes en poire ou en ballon, peu cohérentes entre elles. Ceci est responsable de particularités macroscopiques à savoir, un chapeau mat, très finement granuleux et qui a tendance à se craqueler en vieillissant (74, 244).

✓ La section *Hispidoderma*

Elle se compose de plutées à chapeau velouté. Ce chapeau est caractérisé par un *pileipellis* constitué uniquement de cellules allongées cylindriques ou fusiformes donnant un revêtement granuleux, feutré, parfois hérissé (74, 244).

6.1.6.2. Les *Pluteaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Pluteaceae* relevées sur le site sont répertoriées dans le **Tableau 90**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
PLUTEACEAE	***Pluteus***	*Pluteus murinus*

Tableau 90 : Synthèse des espèces appartenant aux *Pluteaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Pluteus murinus* Bresadola : la plutée gris souris**
  [= *Pluteus lepiotoides* Pears = *Pluteus ephebeus* (Fr.) Gill = *Pluteus pearsonii* P.D.Orton = *Pluteus villosus* (Bull.) Quél]

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Ce champignon fait partie de la section des *Hispidoderma*. Il est assez charnu avec une silhouette plus ou moins tricholomoïde (54, 84). Il est formé d'un chapeau brun grisâtre à disque assez sombre. Au centre, le revêtement est tomenteux à délicatement squamuleux, puis progressivement plus fibrilleux vers la marge. Ce revêtement fibrilleux se fissure de manière radiale, laissant apparaître à un degré plus ou moins fort la chair sous-jacente blanche. Le chapeau est alors dit rimeux vergeté surtout par temps sec (54, 84, 113, 211, 212, 244), notamment vers la marge qui est quant à elle striolée (54, 84) (*voir* **Figure 170**, **Photo 157**).

Ce chapeau peut atteindre la dimension de 7 cm de diamètre voire 9 cm occasionnellement (54, 212). Il est convexe, hémisphérique avec un mamelon. Par la suite, le *pileus* peut s'étendre jusqu'à aplanissement. La marge peut alors se redresser, le mamelon devient large, bas et très aplani (umbon) (*voir* **Figure 170**, **Photo 157**).(212, 245, 246).

✓ Les lames

Les lames sont libres, assez serrées, à peine à largement ventrues, larges jusqu'à 7 mm (212, 246). Elles sont, à l'état jeune, blanches à blanchâtres puis rose saumon, rose foncé à rose brunâtre par la couleur de la sporée (54, 70, 211, 212, 246). Les arêtes des lames sont concolores aux faces (84, 212), ou blanches, floculeuses, fimbriées (212) (*voir* **Photo 157**).

✓ Le voile

Ce champignon ne possède pas de voile général, ni de voile partiel (54).

✓ Le stipe

Le stipe est solide et cylindrique à légèrement évasé vers le bas. Il fait 7 cm de long sur 0,5 à 1 cm de diamètre. Il est glabre, fibrilleux, légèrement strié, de couleur blanche, grisâtre à brunâtre en bas sur fond blanc (54, 84, 211, 212, 228, 244). La base est souvent bulbeuse jusqu'à 1,5 fois plus large que le milieu du stipe, mouchetée de petites mèches gris brunâtre et désordonnées (211, 212, 244, 246). Le pied est rarement rempli ou légèrement fistuleux (212) (*voir* **Figure 170**, **Photo 157**).

✓ La chair

La chair est fibreuse. Celle du chapeau est moyennement à très épaisse, elle est blanche et terne. Au pied, la chair est blanc brillant à base grisâtre. Elle est de saveur douce au début, puis désagréable, fortement astringente (212) et à odeur nulle (211, 212).

- Description microscopique

✓ Les cystides

Les cystides dans cette section des *Hispidoderma* ne présentent pas de crochets typiques de la section *Pluteus* (54, 212, 244). Elles ont une paroi mince et lisse (212, 244) (*voir* **Figure 170**).

✓ Les basides

Les basides sont cylindriques à ventrues de 20 – 38(-42) x 6,5 – 9,5(-10.5) µm, tétrasporiques et non bouclées (212, 228) (*voir* **Photo 158**).

✓ La trame des lames

La trame des lames des échantillons analysés était inversée avec des hyphes plus ou moins clavées, renflées appelées acrophysalides* (*voir* **Photo 158**).

✓ Les spores

Les spores sont ellipsoïdes à subglobuleuses et mesurent 5,5 – 8,5 par 4,5 – 6,0(-7) µm (211, 212, 228, 246) (*voir* **Photo 158**).

✓ Les cheilocystides

Les arêtes présentent de nombreuses cheilocystides de (15-)25 – 75(-92) x 7 – 35(-40) µm. Elles sont de forme clavée, utriforme ou lagéniforme (211, 212, 228, 244) et ne sont pas appendiculées (244). Elles sont lisses, mucronées, sub-capitées ou avec une excroissance apicale longue jusqu'à 15 µm. Les cheilocystides ont une paroi mince ou avec une paroi légèrement épaissie à l'apex. Elles sont incolores ou contiennent un pigment intracellulaire brun pâle (212) (*voir* **Figure 170***,* **Photo 158**).

✓ Les pleurocystides

Les faces des lames présentent également des pleurocystides de formes et de tailles variables au sein d'une même collection et plus fortement entre les collections (212). Elle sont soit largement utriformes (212, 228) avec un col large de 7 à 15 µm (228), soit fusiformes à coniques parfois mucronées à sub-capitées, soit lagéniformes (212).

Elles ont des dimensions totales de (25-)40 à 90(-120) µm de long sur (11-)14 à 32(-45) µm de large (211, 212). La paroi est mince et incolore (212). D'après certaines clés, les pleurocystides sont abondantes (244) et absentes selon d'autres auteurs (212) (*voir* **Figure 170***,* **Photo 158**).

✓ Les anses de conjugaison

Les hyphes ne présentent pas de boucles (211, 212, 228).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est typique de la sous-section *Villosi* (mise au point par Schreus et Vellinga) avec des hyphes redressées en trichoderme dans la partie centrale et en cutis (hyphes couchées, parallèles) vers l'extérieur. Les hyphes terminales sont cylindriques à fusiformes parfois avec le sommet obtus, légèrement subcapité. Ces hyphes terminales ont des dimensions comprises entre (30-)50 et 240(-450) µm par 6 à 24(-40) µm. Elles comportent un pigment intracellulaire brun (211, 212, 244). Les hyphes piléiques sont multi-cloisonnées (244) (*voir* **Figure 170***,* **Photo 158**).

- Habitat et type trophique

Cette espèce est saprotrophe et saprotrophe lignicole (113). Elle pousse de manière solitaire ou subgrégaire, au sol, parfois sur des débris ligneux enterrés en forêt de feuillus (54, 212) ou dans l'herbe (84). Elle pousse de préférence sur un substrat riche en calcium (211).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Pluteus murinus* a été récolté en août 2021 sur la parcelle 910 (**Tableau 91**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV110821-01-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-08-11	910	***Pluteus murinus*** Bresadola

Tableau 91 : Observations de *Pluteus murinus* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Il a été observé aussi dans l'Aisne, l'Oise, la Somme et le Nord (113).

Il est considéré comme assez rare à rare, et se développe de juin à octobre (54, 211, 212).

- Commentaires

Pluteus murinus fait partie de la catégorie 4 correspondant aux espèces potentiellement menacées ou vulnérables de la Liste rouge de niveau 2 des espèces menacées des départements du Nord et du Pas-de-Calais (214).

Selon la Liste rouge de l'INPN, l'espèce *Pluteus murinus* est catégorisée dans le niveau LC (préoccupation mineure) (247).



Photo 157 : Photographies de *Pluteus murinus*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de N. VERDIN.

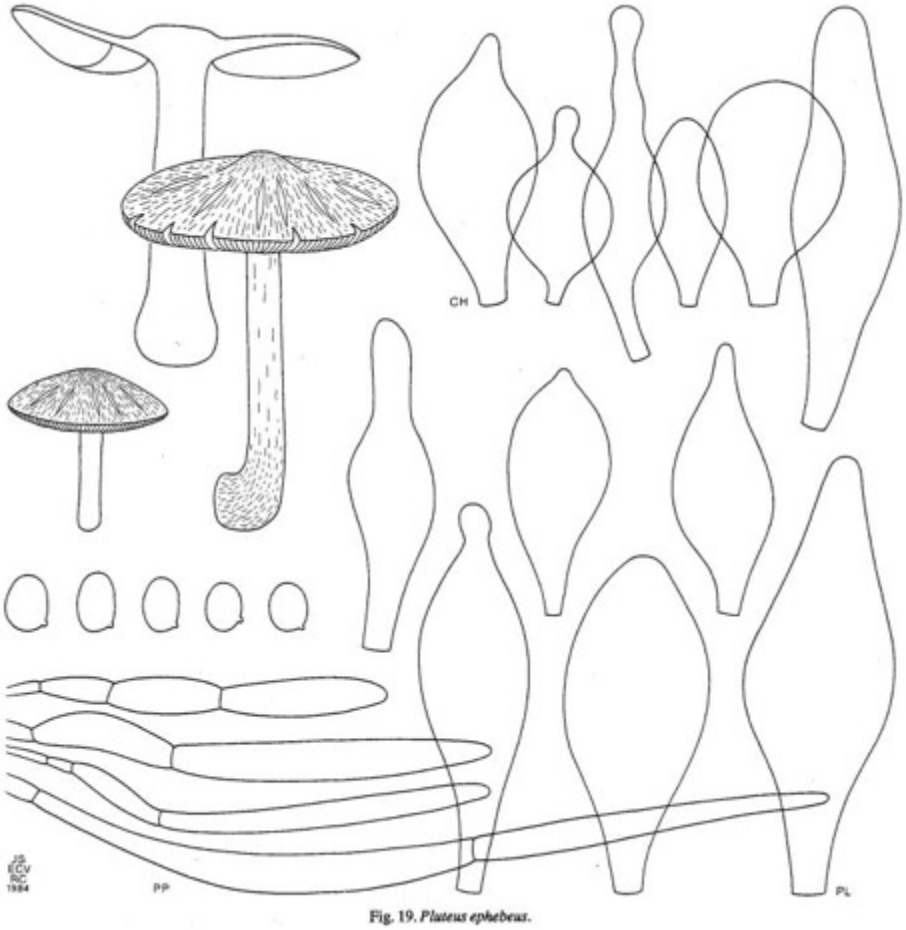


Fig. 19. *Pluteus ephebeus*.

Figure 170 : Représentation des différents caractères microscopiques et macroscopiques visibles chez Pluteus murinus.
Source : dessin tiré de (212).

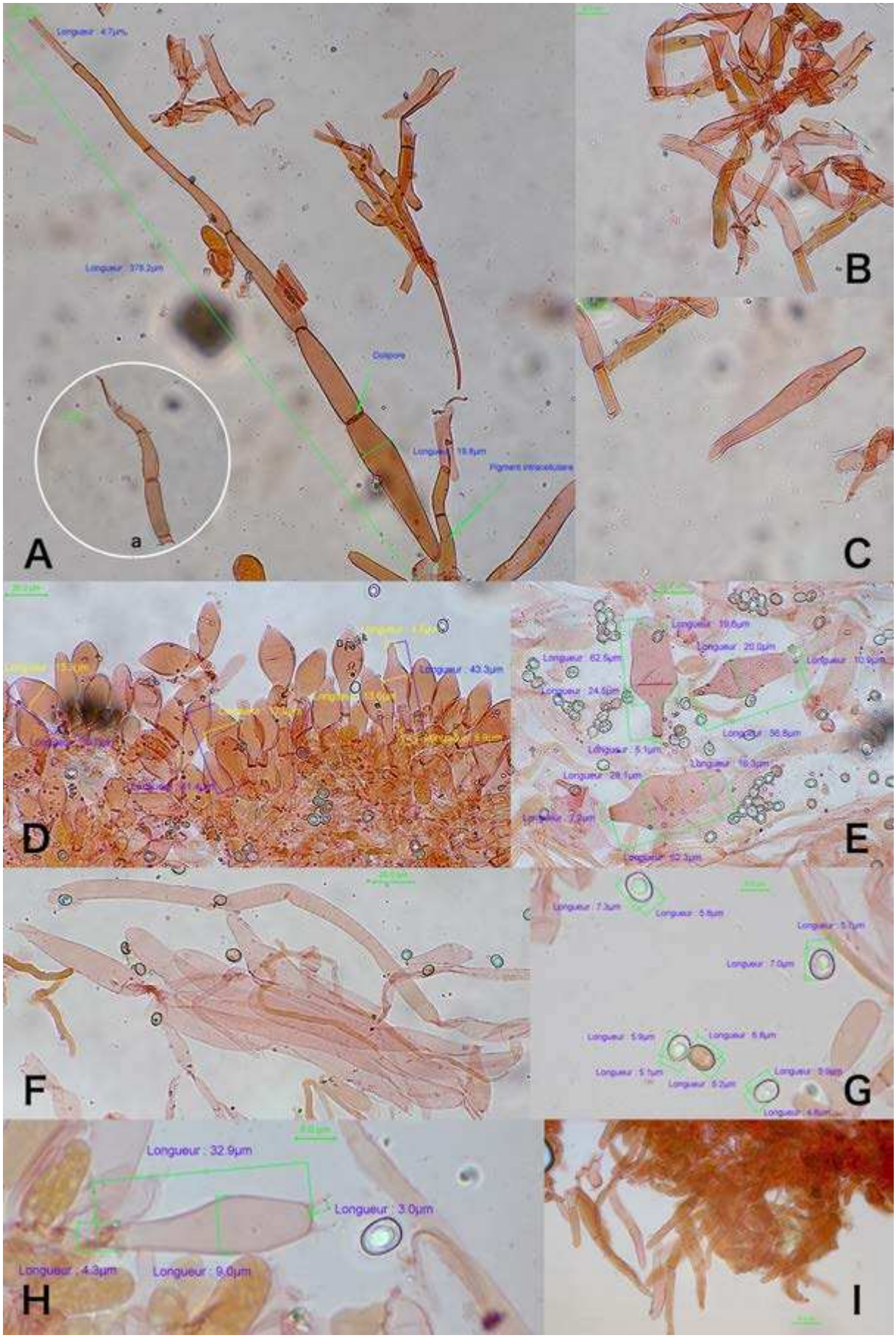


Photo 158 : Photo A, a, C : hyphes terminales multiseptées proches de la marge ; B : hyphes terminales avec pigment intracellulaire ; D : cheilocystides ; E : pleurocystides ; F : acrophysalyses de la trame avec pigment incrustant zébrant ; G : spores ; H : baside ; I : trichoderme centre du pileus. Photographies de X. CZECH.

6.1.7. Les *Psathyrellaceae*

6.1.7.1. Rappels généraux sur les *Psathyrellaceae*

La famille des *Psatyrellaceae* appartient à la division des *Basidiomycota*, à la sous-division des *Agaricomycetideae* et appartenait anciennement à l'ordre des *Agaricales* (70, 74, 113, 219) (**Tableau 92**).

DIVISION :	SOUS-DIVISION :	ORDRE :	FAMILLE :
Basydiomycota	*Agaricomycetideae*	*Anciennement dans les Agaricales*	*PSATHYRELLACEAE*

Tableau 92 : Place des *Psathyrellaceae* dans la classification phylogénique.

Cette famille s'est retrouvée séparée des *Agaricales* et ne trouve pas encore sa place dans la systématique des *Agaricomycetideae,* bien qu'elle soit certainement proche des *Agaricaceae*. Elle héberge, en plus des anciennes « psathyrelles », également les anciens coprins du genre *Coprinus* à l'exception du type du genre *Coprinus comatus* classé dans les *Agaricaceae* (70, 74, 113, 219).

Les champignons appartenant à cette famille possèdent une sporée brun sombre à noire. Il s'agit de champignons relativement fragiles voire déliquescents. Ils peuvent parfois posséder un voile mais lorsqu'il est présent, il est souvent fugace. Leurs lames peuvent être adnées à sublibres ou encore libres (70, 74, 113, 219).

Au sein de cette famille on distingue différents genres :

- Les « coprins »

Le genre *Coprinus* n'est plus d'actualité, il est en effet éclaté en différents genres tels que les genres *Coprinopsis*, *Parasola* et *Coprinielllus*. Cependant ce taxon est souvent encore évoqué pour parler des coprins au sens large (74, 219).

Il s'agit de genres relativement difficiles car leur basidiome est très fugace et l'identification formelle de ces champignons repose essentiellement sur des critères microscopiques. Du point de vue macroscopique, il s'agit d'espèces fragiles à sporée brun-noir à noire dont les lames sont déliquescentes à maturité.

Le groupe des « coprins » contient 200 espèces et se caractérise par un chapeau pouvant atteindre 8 cm de diamètre comme pour le coprin pie à seulement quelques millimètres dans le genre *Parasola.* Les « coprins » sont ovoïdes, coniques à plats, souvent recouverts de restes de voile aux formes diverses. Leur chapeau est pruineux, floconneux, micacé, laineux ou comme soupoudré de sucre (70).

Le voile est donc soit filamenteux, soit farineux. Si aucun voile n'est présent, il est nécessaire de vérifier la présence soit de sétules qui forment une fine pubescence pâle sur le chapeau, soit de crins qui forment de minuscules ponctuations rousses. Dans le cas où il n'y a ni voile, ni sétules, alors il est nu ou couvert de crins colorés correspondant nécessairement au genre *Parasola* (74).

Les couleurs sont généralement blanches, grises, noires à orangées (70).

Les « coprins » possèdent souvent un pied très fragile, avec quelquefois un renflement annuliforme*. Ils ont des lames blanches au début, puis grises et noires. Leur chair est déliquescente surtout dans les lames. L'étude des lames n'offre que peu d'intérêt dans l'identification (70, 74).

Leurs odeurs sont souvent banales ou parfois proches de celle du bitume (70, 74).

La sporée est noire ou d'un brun-noir très foncé et terne (70, 74).

Le stipe des « coprins » peut présenter des traces plus ou moins visibles sous forme de flocons, d'abondance et de régularité variables, témoignant de la présence d'un voile (74). Ils sont rarement pourvus d'un anneau comme c'est la cas pour *Coprinellus ephemeroides* qui porte un anneau fragile et fugace (74). D'autres « coprins » arborent un bourrelet à la base du stipe qui délimite un bulbe plus ou moins marginé* (74).

Ils poussent dans l'herbe, le fumier, sur les excréments et le bois pourri (70, 74), dans les déchets herbacés, les près amendés ou sur le charbon de bois des anciennes places à feu (74).

À noter que les anciens *Coprinus* appartenant à ces nouveaux genres, notamment le coprin noir d'encre, sont responsables d'un syndrome coprinien en cas d'une consommation d'alcool concomitante ou rapprochée (70).

✓ Le genre *Coprinellus*

Ce genre regroupe actuellement, sans exception connue, les coprins à sétules ou à voile farineux ou granuleux (58, 219). Ils sont généralement de couleur jaune-brun à brun rougeâtre (58). Ils apparaissent parfois micacés, rarement mêlés à quelques éléments filamenteux (74). Certains *Coprinellus* sont pourvus d'un ozonium qui est un feutrage roux apparaissant parfois à la base du stipe comme pour *Coprinellus domesticus* (74).

✓ Le genre *Coprinopsis*

Ce genre comprend les « coprins » à voile laineux ou diverticulé. Maintenant, il contient des « psathyrelles », comme le groupe (presque déliquescent) de *Psathyrella marcescibilis*, mais aussi *Psathyrella melanthina* qui est pour cette dernière peu coprinoïde. Ce regroupement est justifié par l'absence de pseudoparaphyses chez toutes les espèces de ce clade (219). Ce genre ne comporte pas de sétules. Le voile est filamenteux et très adhérent au chapeau, en plaques labiles ou en fines mèches retroussées ou il est grossièrement farineux (74).

✓ Le genre *Parasola*

Ce genre regroupe les « coprins » du groupe *Plicatilis* caractérisé par un revêtement hyménodermique sans voile, ni sétules mais parfois par des crins roux (74, 219). En plus de ce groupe, ce genre intègre les espèces *Parasola auricoma* et *Parasola conopilus* (anciennes *Psathyrella*) (219). Dans ce genre, les lames sont nettement libres. Ces lames se flétrissent mais ne sont pas déliquescentes. La chair est très fine et brune au centre du chapeau. Les spores sont plus larges de face que de profil (58).

- Les « psathyrelles »

Le groupe des « psathyrelles » contient 170 espèces. Elles sont caractérisées par quelques espèces charnues, parfois cespiteuses, mais surtout par des espèces graciles, fragiles et non déliquescentes, à la silhouette mycénoïde ou collybioïde (70, 74).

Leur chapeau est conique à plat. Il est peu charnu, lisse à fibrilleux avec la présence d'un voile ou non. Les lames sont adnées, ascendantes à sub-libres, pâles, puis brunes à noirâtres. L'arête est quelquefois surlignée de rouge (70, 74).

La sporée obtenue est noire ou d'un brun très foncé terne (70).

Le pied est souvent élancé et occasionnellement radicant (70, 74). Ce pied est possiblement pourvu de pseudorhizes. De plus, le stipe est soit court et fragile, soit long et rigide. Enfin, seules très peu d'espèces en Europe ont un anneau membraneux sur le pied (74).

Leur odeur est bien généralement peu caractéristique, semblable à celle des « coprins », à l'exception de quelques espèces à l'odeur de sucre brulé ou de goudron (70, 74).

Ces espèces poussent bien souvent dans l'herbe, l'humus, sur le bois pourri ou les débris de végétaux (70). Mais elle peuvent être aussi coprophiles, carbonicoles comme *Psathyrella pennata*, hygrophiles comme *Psathyrella* typhae qui pousse sur

les tiges de plantes immergées, ou encore sabulicoles comme *Psathyrella sabuletarum* qui pousse dans les dunes sableuses (74).

Ce groupe ne contient pas d'espèces toxiques, mais ces espèces n'ont aucun intérêt à la consommation car elles sont trop peu charnues (70).

✓ Le genre *Psathyrella*

Contrairement aux « coprins » au sens large, les psathyrelles possèdent des lames adnées non déliquescentes et une silhouette plutôt mycénoïde, fragile. Elles ont des spores brun foncé à presque noires. Elles possèdent un voile général filamenteux (58, 219).

Là encore, il s'agit d'un genre complexe dont la systématique repose sur des critères microscopiques.

✓ Le genre *Cystoagaricus*

Pour l'instant, *Psathyrella silvestris et Psathyrella hirtosquamulosa* sont les seules « pseudostropharia » à intégrer ce genre. C'est un genre extra-européen (219). Nous n'avons pas retrouvé d'espèces de ce genre dans notre inventaire.

✓ Le genre *Lacrymaria*

Ce genre se différencie des autres par la présence abondante de cortine. Mais aussi par la présence de lames nuageuses ou pommelées qui exsudent sur l'arête, des gouttes incolores se teintant rapidement en noir emprisonnant des spores noires grossièrement verruqueuses. Le chapeau possède un revêtement fibrilleux au bord barbu (58, 74, 219).

Nous n'avons pas retrouvé d'espèces de ce genre dans notre inventaire.

✓ Le genre *Kauffmania*

Ce genre correspond à des espèces charnues à voile rare et aux spores pâles. Celui-ci forme un groupe monospécifique encore peu caractérisé (219).

Nous n'avons pas retrouvé d'espèces de ce genre dans notre inventaire.

✓ Le genre *Homophon*

Il est caractérisé par l'absence de voile et la présence de pleurocystides cristallifères (couronnées de cristaux) à paroi épaisse (58, 219). Les spores sont d'un brun très pâle (58).

Nous n'avons pas retrouvé d'espèces de ce genre dans notre inventaire.

✓ Le genre *Typhrasa*

Ce nouveau genre regroupe les espèces dont les cystides ont une inclusion huileuse typique de *Psathyrella gossypina* (219).

Nous n'avons pas retrouvé d'espèces de ce genre dans notre inventaire.

6.1.7.2. Les *Psathyrellaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Psathyrellaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 93**.

	NOM DE GENRE :	SOUS-GENRE :	SECTION :	ESPECES RELEVEES :
PSATHYRELLACEAE	***Coprinopsis***			*C. marcescibilis*
	Parasola		***Hemerobii***	*P. lactea*
				Parasola sp
				Parasola conopilus
	Psathyrella			*P. clivensis*
				P. badiophylla var neglecta
				P. mesobromionis
				P. ocellata
				P. senex
				Psathyrella sp

Tableau 93 : Synthèse des espèces appartenant aux *Psathyrellaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes. Les espèces sont classées selon leur genre et leur section.

- ***Coprinopsis marcescibilis* (Britzelmayr) Örstadius & E. Larsson [= *Psathyrella marcescibilis* (Britzelmayr) Singer] : la psathyrelle marcescente**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Le chapeau aux stades précoces mesure 0,5 à 1,0 cm de diamètre. Il est conico-paraboloïde, hémisphérique avec une couleur brun rougeâtre chaud ou brune lorsqu'il est humide et brun pâle avec une teinte rosée lorsqu'il est sec. Il n'est pas strié (248).

Le chapeau à maturité atteint (1,0-)1,5 à 3,0 cm voire jusqu'à 3,5 cm de diamètre (54, 228). Il peut atteindre jusque 6,0 cm de diamètre (127). Il est généralement conique, parfois paraboloïde-conique (248), conique-campanulé (228), rarement paraboloïde (248) et parfois obtusément umboné (228) (*voir* **Figure 171**, **Photo 159**).

Il est à prédominance brun grisâtre foncé, plus brun au centre, parfois encore avec une légère teinte rosée et plus grise vers la marge. Parfois, le chapeau est soit entièrement brun, soit gris (248). Il est finement strié par transparence (228, 248) jusqu'à la moitié ou aux trois-quarts à partir de la marge (248). Il est hygrophane (228, 248). Il sèche donc rapidement à partir du centre pour devenir brun pâle, brun grisâtre, jaune grisâtre, alutacé voire blanchâtre et ocre jaunâtre pâle à l'apex (248) (*voir* **Figure 171**, **Photo 159**).

La surface devient très lisse et mate (228, 248), sans rose, rarement légèrement micacée ou ruguleuse (248). La dessication s'arrête généralement à courte distance de la marge, donnant ainsi un large bord de 0,2 à 0,3 cm brun grisâtre, le long de la marge, contrastant fortement avec le reste très pâle du chapeau et les denticules, fibrilles, flocons blancs correspondant aux restes vélaires bien visibles (54, 127, 228, 248). La marge est donc lisse et aiguë (228) (*voir* **Figure 171**, **Photo 159**).

✓ Le voile

Dès les premiers stades, le voile forme un collier ferme reliant la marge du chapeau avec le stipe, en plus d'une couche de fibrilles fragiles disposées radialement et atteignant l'apex. Il est rapidement présent seulement dans une zone de 0,1 à 0,2 cm de large le long de la marge. Ensuite, il se détache du stipe, le collier forme une ceinture appendiculaire effilochée, se divisant vite en denticules triangulaires ou en flocons sur la surface du chapeau près de la marge, à intervalles réguliers et dont les petits flocons vélaires persistent par la suite (58, 248) (*voir* **Photo 159**).

✓ Les lames

Les lames sont serrées, pâles, blanchâtres aux premiers stades, puis gris foncé à gris violacé (248), brun pourpre foncé sale (228), avec une trace de brun à la base (248). Les arêtes sont givrées (54, 228), finement ciliées ou fimbriées blanches (228, 248), puis unies et brun-noir dans la vétusté (228). Elles sont larges de 0,2 à 0,5 cm, fortement ascendantes, légèrement ventrues (rarement arrondies à la marge), et assez étroitement adnéxées à adnées (228, 248). Les lames sont non déliquescentes (58) (*voir* **Photo 159**).

Le sporée est noire pourprée, violacée (228).

✓ La trame des lames

Sous loupe binoculaire, la trame des lames « lavée » dans le NH4OH à 10% est pratiquement incolore à brun jaunâtre très pâle (248).

✓ Le stipe

Le stipe mesure de 2,5 à 5,0 cm de long sur 0,15 à 0,3 cm de diamètre (54, 248) à l'apex et jusqu'à 0,2 – 0,4 cm près de la base. Mais, en cas de croissance dans des herbes hautes ou dans l'humus, il peut atteindre alors des dimension de 5,0 à 7,5(-9,0) cm de long pour 0,3 – 0,4 cm à 0,4 – 0,6 cm de large, parfois à base épaissie de 0,3 – 0,6 cm (248). Il est cylindrique, cassant, fistuleux. Parfois, lorsqu'il est épaissi à la base, il se prolonge en un court pseudorhizoïde de 0,3 à 0,5 cm. La surface est fibrilleuse-floconneuse blanche sur fond blanchâtre à hyalin, flammée, brillante, avec un sommet pruineux blanc (54, 228, 248) (*voir* **Figure 171**, **Photo 159**).

✓ La chair

La chair est mince (54, 228) de 0,1 à 0,25 cm d'épaisseur au centre (248). Elle est brun grisâtre foncé ou brune dans le chapeau et blanchâtre dans le stipe (228, 248), presque inodore et à saveur douce, non typique (228).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont ellipsoïdes, aplaties adaxialement*, elliptiques et lisses (228, 248). Elles sont de couleur brun rouge dans l'eau, plus foncées dans le NH4OH à 10 % et elles sont brun noirâtre foncé dans le KOH à 5 % (les spores immatures simplement marron chaud) (58, 127, 248). Elles sont non opaques, avec un pore germinatif visible (1,8 à 2 µm de large) et à l'appendice hilaire distinct (58, 228, 248). Elles mesurent (9,9-)11 – 13,5(-15,5) x 6,1 – 7,3(-9) µm (58, 127, 228, 248) (*voir* **Figure 171**, **Photo 160**).

La paroi des spores visibles sur la coupe mesurait jusqu'à 1 µm d'épaisseur.

✓ Les basides

Les basides sont clavées mais celles proches de l'arête sont sphéropédonculées. Elles sont toutes tétrasporiques et quelques-unes sont bouclées. Elles ont pour dimensions (18-)20 – 27,5 x 11 – 15 µm (127, 228, 248) (*voir* **Figure 171**, **Photo 160**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides sont assez utriformes mais très variables tant en taille qu'en forme d'une collection à l'autre. Elles mesurent 25 – 47,5(-60) x 7,5 – 17,5 µm, avec un apex de 5 à 12,5(-15) µm de large. Elles sont abondantes, densément tassées, et

entremêlées de quelques cellules piriformes (127, 228), sphéropédonculées et clavées de 10 – 20 x 5 – 10 µm. Ces cellules sont petites, discrètes et difficiles à trouver. Toutes les cellules de la marge sont à paroi mince et incolore (248) (*voir* **Figure 171**, **Photo 160**).

Les pleurocystides sont absentes (228, 248).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est non strictement cellulaire. Il est constitué seulement de quelques minces couches superficielles de fines hyphes allongées, parallèles, couchées, larges de 4 à 7 µm (228, 248) et longues de (45-)60 – 80(-110) recouvrant une couche beaucoup plus épaisse de structure plus cellulaire (248). Cette couche est constituée dans sa partie supérieure de cellules hyalines, incolores, moins allongées, plus larges, entrecroisées et mesurant (25-)30 – 60 µm de long pour 10 – 20 µm de large. Puis, dans la partie inférieure, cette couche est constituée de cellules largement ellipsoïdes, subglobuleuses ou de formes irrégulières mesurant 20 – 40 x 22,5 – 30 µm (248). Les cloisons sont non bouclées (228) (*voir* **Photo 160**).

✓ La trame hyménophorale

La trame hyménophorale, lavée dans le NH4OH à 10%, apparait sous le microscope pratiquement incolore et sans *septa* jaunes, ni incrustations (248) (*voir* **Photo 160**).

✓ Les boucles

L'espèce présente des boucles dans le sporophore (127).

- Habitat et type trophique

C'est un saprotrophe vivant dans les lieux plus ou moins découverts, dans les lisières (54, 113, 228), lieux herbeux, les forêts (54, 228, 248), sur l'humus, autour de graminées, au bord des chemins ou des routes, sur des morceaux de bois (127, 228, 248), dans des sols aussi bien argileux que sableux (248). Il pousse de manière isolée à grégaire (228, 248).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Coprinopsis marcescibilis* a été récolté en octobre 2021 sur la parcelle 910 (**Tableau 94**).

Code inventaire :	Localisation	Date : (A-M-J)	Parcelle	Taxon retenu :	Notes :
CV071021-02-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Psathyrella marcescibilis*** (Britzelm.) Singer	Biologie moléculaire nécessaire
CV071021-07-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Psathyrella marcescibilis*** (Britzelm.) Singer	Biologie moléculaire nécessaire
CV071021-08-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Psathyrella marcescibilis*** (Britzelm.) Singer	Biologie moléculaire nécessaire
CV071021-10-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Psathyrella marcescibilis*** (Britzelm.) Singer	Biologie moléculaire nécessaire
CV071021-11-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Psathyrella marcescibilis*** (Britzelm.) Singer	Biologie moléculaire nécessaire

Tableau 94 : Observations de *Coprinopsis marcescibilis* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Ce champignon a été retrouvé dans le Nord, l'Aisne, la Somme et l'Oise (113). Il est assez commun à rare (54).

- Commentaire

Il existe une forme *f. elata* trouvée dans la Somme qui est plus élancée et robuste (113).

✓ Discussion

❖ **Des caulocystides**

Sur l'entièreté des échantillons déterminés par les clefs de Melzer et d'E. Kits, j'ai observé systématiquement la présence de caulocystides réparties sur tout au moins les deux tiers de sa hauteur. Ces caulocystides sont regroupées en grappes ou en bouquets ascendants et dressés par rapport au *stipitipellis*.

Les caulocystides sont généralement lagéniformes et fortement pédicellées. Ce long pédicelle est pluri-septé et pluri-articulé. Certaines caulocystides auraient potentiellement des pédicelles qui se rejoignent en un pédicelle commun et long. Ces pédicelles sont également ornés de plusieurs boucles.

Les caulocystides mesuraient entre 20 – 56 µm de long pour une largeur de 14 µm au niveau de la partie la plus ventrue et 9,5 µm de large à l'apex plutôt obtus. Les pédicelles avaient une largeur de 5 µm et une longueur plutôt variable mais importante car ils s'enfonçaient profondément à travers les couches du *stipitipellis*. La longueur totale de ces caulocystides, pédicelle compris, atteignait entre 90 à 110 µm de long.

Ces caulocystides ont des formes lagéniformes, utriformes, clavées mais aussi des aspects difformes. Des cystides se développent également sur d'autres cystides. D'autres cystides, sont disposées de manière juxtaposée où chaque base d'une cystide donne de chaque côté une nouvelle cystide à l'instar d'une « guirlande » (*voir* **Photo 160**, **Photo 161**, **Photo 162**).

Des poils sont également présents sur le stipe.

Après étude de plusieurs littératures, je n'ai pas trouvé de notion ou d'évocation de ces caulocystides sur *Coprinopsis marcescibilis,* ni sur d'autres espèces. Les clefs de détermination des différents ouvrages consultés m'ont également ramené systématiquement à cette espèce. Il serait donc intéressant de faire des observations avec différents réactifs afin de bien délimiter, si possible, la longueur des pédicelles dans le *stipitipellis* et le contenu de ces cystides. Mais surtout, il serait pertinent d'observer le *stipitipellis* de l'holotype de *Coprinopsis marcescibilis*, pour s'assurer de la présence de ces caulocystides sur l'espèce type et de réaliser une biologie moléculaire des échantillons. Ceci, dans le but de confirmer l'espèce identifiée ou de mettre un nom correct sur ces échantillons, d'éventuellement examiner la possibilité d'une variété de *Coprinopsis marcescibilis,* de savoir si l'espèce identifiée est correcte avec l'absence de caulocystides pour l'holotype ou de démontrer un polymorphisme de cette espèce. Ceci pourra donc faire l'objet de travaux personnels à la suite de cette thèse.

❖ Autres observations

Le stipe présentait également, par endroits, des petites zones congophobes insinuant une sub-lubrification. Certaines cheilocystides étaient légèrement pédicellées avec un pédicelle de 5 µm de long.

À noter également qu'un pigment pariétal parfois zébrant et intracellulaire est présent dans les divers tissus.



Photo 159 : Photographies de *Conoprinopsis marcescibilis*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa. Photographies de N. VERDIN et X. CZECH.

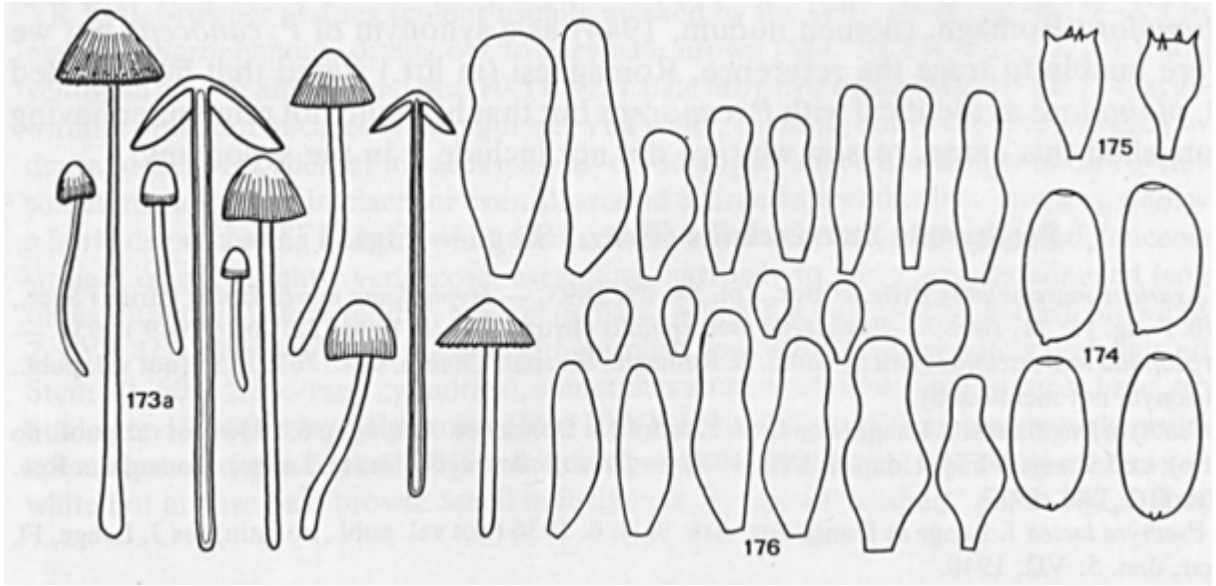


Figure 171 : Illustration de caractères macroscopiques et microscopiques de *Psathyrella marcescibilis* ; 173) sporophore ; 174) spores ; 175) basides ; 176) cheilocystides. *Source : dessins tirés de* (248).

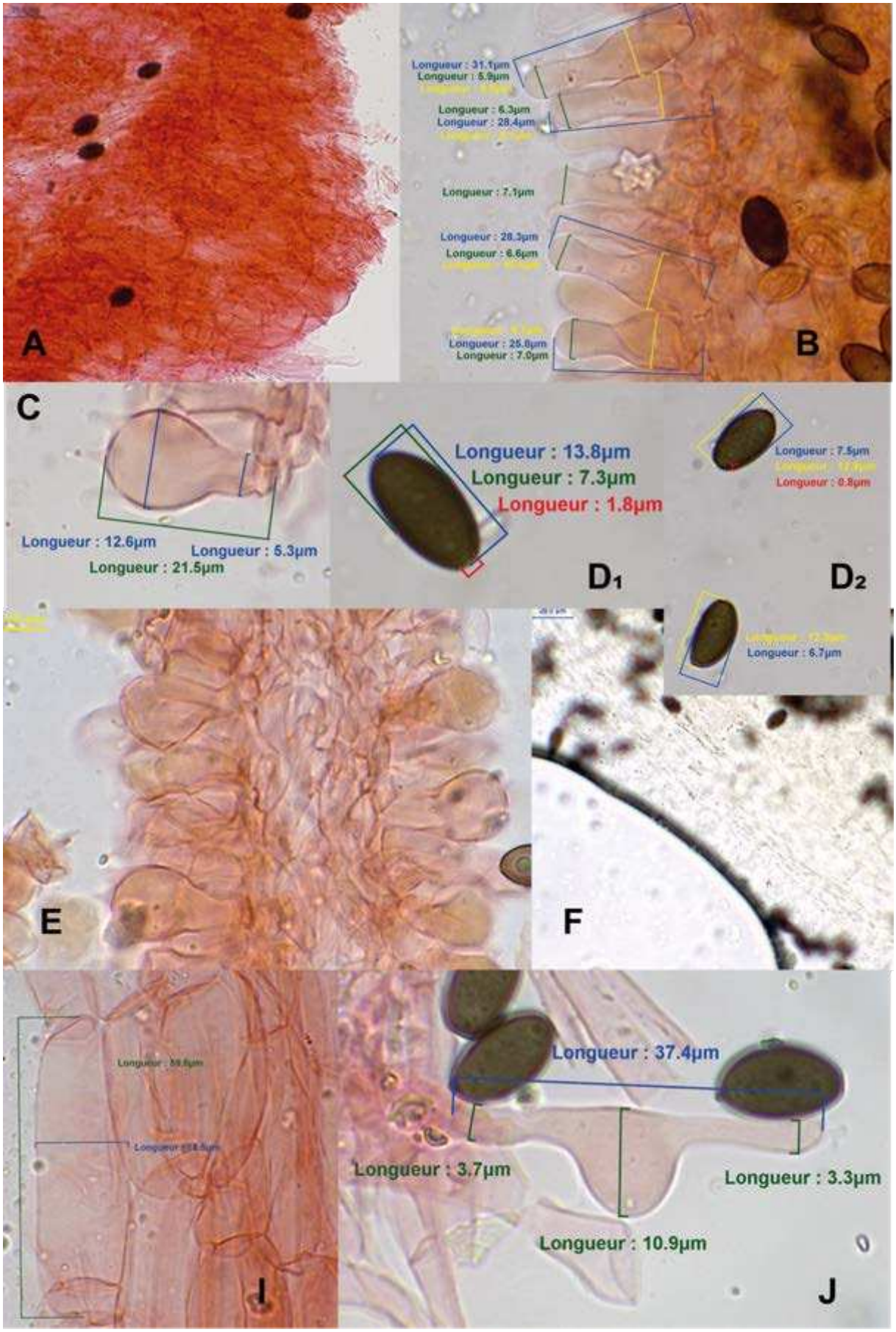


Photo 160 : A : *pileipellis* ; B : cheilocystides ; C : baside ; D_1 à D_2 : spores ; E : trame hyménophorale ; F : trame hyménophorale dans l'ammoniaque ; I : *stipititrama* ; J : caulocystide.

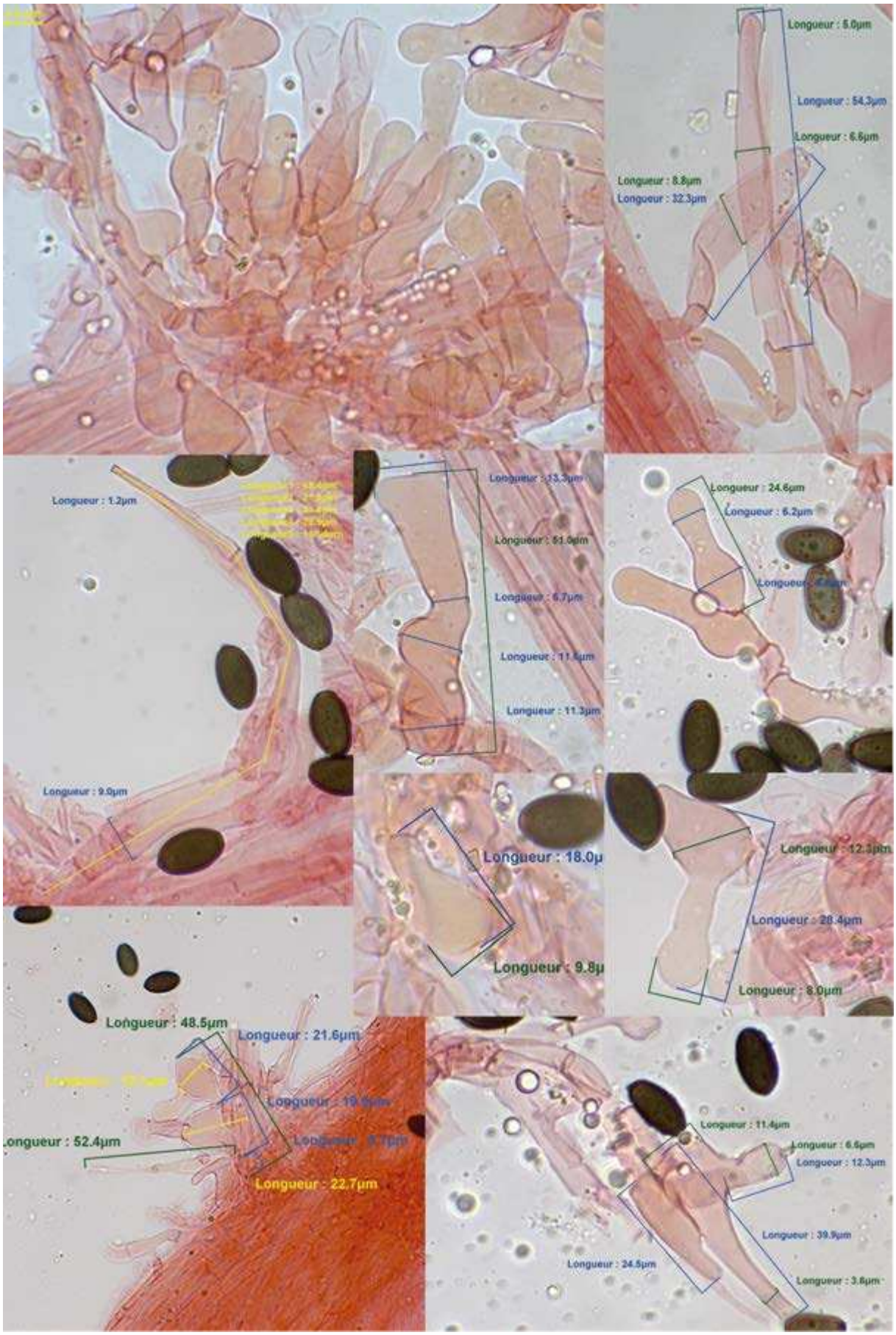


Photo 161 : Caulocystides et poils du *stipitipellis*.
Photographies de X. CZECH.

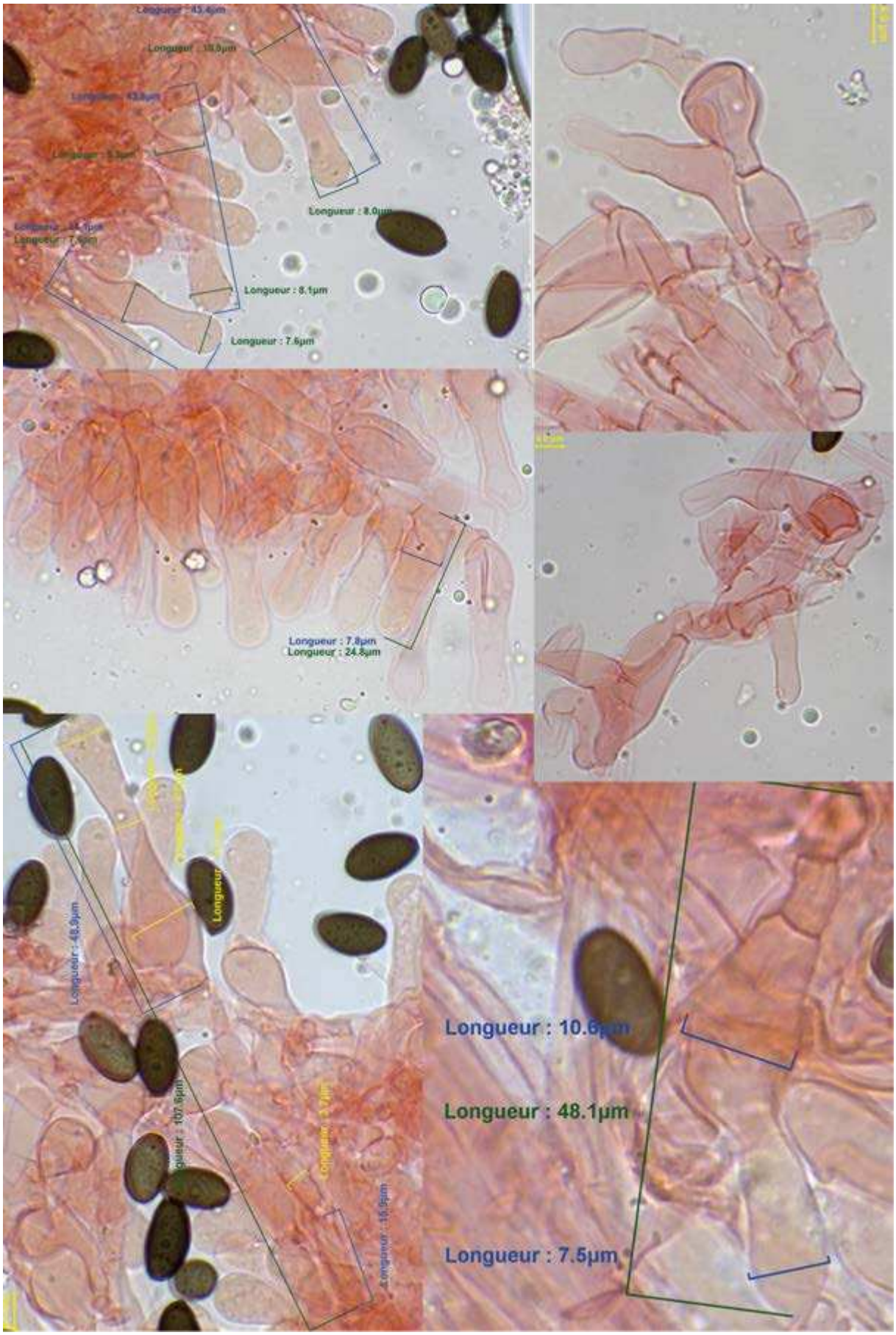


Photo 162 : Caulocystides lagéniformes, clavées et difformes pluriarticulées ou disposées de manière juxtaposée.
Photographies de X. CZECH.

- ***Parasola lactea* (A.H. Smith) Redhead, Vilgalys & Hopple [= *Coprinus leiocephalus*] : le coprin glabre**

  - Description macroscopique

    - ✓ Le *pileus*

Le chapeau est large de 1,5 à 5,0 cm de diamètre (54, 249, 250). Lorsqu'il est encore ellipsoïde ou ovoïde, il mesure de 0,5 à 2,5 cm de diamètre pour 0,3 à 1,5 cm de hauteur. Puis, il devient campanulé à convexe et enfin aplati (211, 249).

Il est jaunâtre sordide, jaune-brun sordide à brun rougeâtre (250), en passant par le brun orangé, cannelle (113, 249), le fauvâtre, le brun fauve briqueté à ocre grisâtre (54). Il est plutôt terne (84) avec un centre plus roux orangé, alors que le reste est davantage grisâtre (211). Le chapeau est dépourvu de reflets lilas (249). Il est sillonné-strié à cannelé presqu'à son entièreté. Le centre reste peu marqué (aspect presque lisse) (211, 249, 250) (*voir* **Figure 172**, **Photo 163**).

    - ✓ Les lames

Les lames n'atteignent pas le stipe. Les lames sont libres, avec 0,1 à 0,2 cm de distance entre le pied et les lames (249, 250). Elles sont insérées en un pseudo-collarium (211). Elles sont de couleur blanchâtre puis gris-brun à noirâtre. La longueur est de 2,1 à 4,8 cm et la largeur de 0,1 à 0,3 cm (211, 249, 250) (*voir* **Photo 163**).

Elles sont assez peu déliquescentes (54).

    - ✓ Le stipe

Le stipe mesure jusqu'à 14,0 x 0,1 à 0,3 cm. Il est glabre, lisse, blanchâtre pâle à sordide ou jaunâtre brunâtre sordide (54, 249, 250). Il a une base légèrement bulbeuse (211, 249) qui peut être un peu plus ocracée (54).

    - ✓ La chair

La chair a une saveur douce avec un goût agréable et une odeur sub-nulle (249, 250). Elle est hyaline à reflets roses en haut du pied (211).

  - Description microscopique

    - ✓ Les spores

Les spores font 8,1 – 12,0 x 7,0 – 10,5 x 5,3 – 7,0 µm. En moyenne, elles ont une longueur de 9,0 à 10,7 µm. Elles sont de formes plutôt variables, avec principalement 5 angles émoussés. En vue frontale, elles sont en forme de cœur avec un apex, soit légèrement allongé (papille) quand le pore germinatif est central, soit aplati (211, 249, 250).

Les spores peuvent être aussi légèrement à fortement citronnées (249, 250) ou convexes à aplaties coté basal et arrondies à l'apex (249) (*voir* **Figure 172**, **Figure 173**, **Photo 164**).

Elles possèdent une couleur brun-rouge foncé à presque noire. Le pore germinatif est plutôt excentrique (211, 249, 250) et mesure 1,3 à 1,5 µm de large. Elles ont une couleur rouge-brun foncé dans l'eau (249).

✓ Les basides

Les basides mesurent 20 – 40 x 9,5 – 12 µm. Elles sont tétrasporiques et sont entourées de plusieurs paraphyses. Le nombre de pseudoparaphyses présentes autour de chaque baside, varie de 4 à 6 et peut atteindre un maximum de 7 (250). Les basides peuvent être rarement bisporiques (249) (*voir* **Figure 172**, **Photo 164**).

✓ Les cystides

Les lames présentent des cheilocystides de 30 – 80 x 14 – 30 µm avec une largeur de 6 à 15(-18) µm pour la partie supérieure. Elles sont utriformes ou pour la plupart lagéniformes (211, 249, 250). Parfois, elles sont également ellipsoïdes ou ovoïdes. Elles sont dépourvues de granules huileuses (249) (*voir* **Figure 172**, **Photo 164**).

Les pleurocystides ont pour dimensions 50 – 110 x 25 – 35 µm, avec une largeur comprise entre 16 et 23 µm pour la partie supérieure. Elles sont lagéniformes à faiblement utriformes (211, 250), subutrifomes ou subcylindriques (249) (*voir* **Figure 172**, **Photo 164**).

D'après la littérature, il n'y aurait pas de caulocystides (249). Cependant, il me semble tout de même avoir observé de rares caulocystides (*voir* **Photo 164**). J'ai pu constater qu'exceptionnellement des cystides pouvaient être clavées ou sub-capitées sur quelques coupes.

✓ L'epicutis

Le *pileipellis* est de type hyménodermique (211, 249, 250) car il est composé de cellules sphéropédonculées, de 20 à 28 µm de large (249) (*voir* **Photo 164**). Il présente par endroits certaines zones congophobes et un léger pigment intracellulaire sur les échantillons observés.

✓ Les boucles

Dans cette espèce les boucles sont présentes (211, 249, 250).

- Habitat et type trophique

C'est un saprotrophe qui vit à terre dans l'herbe (113). Ce champignon terrestre assez commun à rare (54) se développe sur sol nu, souvent argileux. Même si ce dernier pousse parfois sur les pelouses ouvertes et les prairies, et assez fréquemment sur les chemins parcourus avec des copeaux de bois, il semblre montrer un intérêt particulier pour les habitats sous les arbres et arbustes (subsylvatique) (54, 249, 250). Il se développe de manière solitaire, subfasciculaire ou en petits groupes (249).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Parasola lactea* a été récolté en octobre sur la parcelle 910 (**Tableau 95**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV071021-05-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Parasola lactea*** (A.H. Smith) Redhead, Vilgalys & Hopple [= *Coprinus leiocephalus*]
CV071021-09-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Parasola lactea*** (A.H. Smith) Redhead, Vilgalys & Hopple [= *Coprinus leiocephalus*]
CV071021-13-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Parasola lactea*** (A.H. Smith) Redhead, Vilgalys & Hopple [= *Coprinus leiocephalus*]

Tableau 95 : Observations de *Parasola lactea* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Ce champignon est assez courant et a été retrouvé dans l'Aisne, la Somme, l'Oise et le Nord (113).

- Commentaire

Quand il pousse sur des copeaux de bois, l'individu est probablement une variante de *Parasola lactea*, dans laquelle les jeunes basidiocarpes ont une teinte lilas. Cette teinte est probablement causée par le contenu huileux des cellules du *pileipellis*. Cette information a également été notée par M. H. Bender, qui a collecté et étudié cette variante en Allemagne (250).

Cette variante a des spores légèrement plus grandes que celles typiques de *Parasola lactea* et ses cheilocystides sont ellipsoïdes à subellipsoïdes-subcylindriques. Le *pileus* est plutôt fortement cylindrique et mesure jusqu'à 3,0 x 1,2 cm lorsqu'il est encore fermé et atteint jusqu'à 5,0 cm de large. Il est brun grisâtre une fois déployé (250).

Parasola lactea ne peut être distingué avec certitude, de la plupart des autres espèces étroitement apparentées (telles que *Parasola lilatincta*, *Parasola plicatilis* et *Parasola kuehneri*), qu'au microscope. Celles de forme similaire chez *Parasola*

lilatinctus, sont nettement plus grandes, celles de *Parasola plicatilis* sont plus allongées, plus grandes mais pas plus larges. Enfin, chez *Parasola kuehneri*, les spores sont plus petites et triangulaires (250).



Photo 163 : Photographies de *Parasola lactea*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de N. VERDIN.

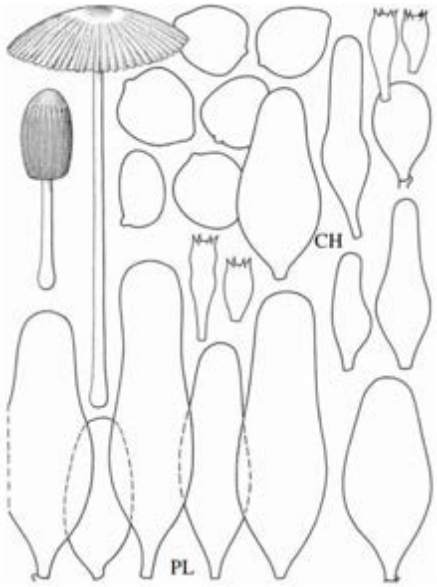


Figure 172 : Illustration de *Parasola lactea* avec son aspect macroscopique et ses éléments microscopiques ; PL) pleurocystides) ; CH) cheilocystides.
Source : dessins tiré de (249).

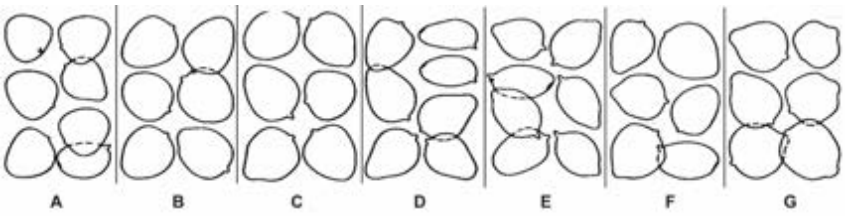


Figure 173 : Représentation de différentes formes de spores de *Parasola lactea*, la forme G) est celle du type.
Source : dessin tiré de (250).

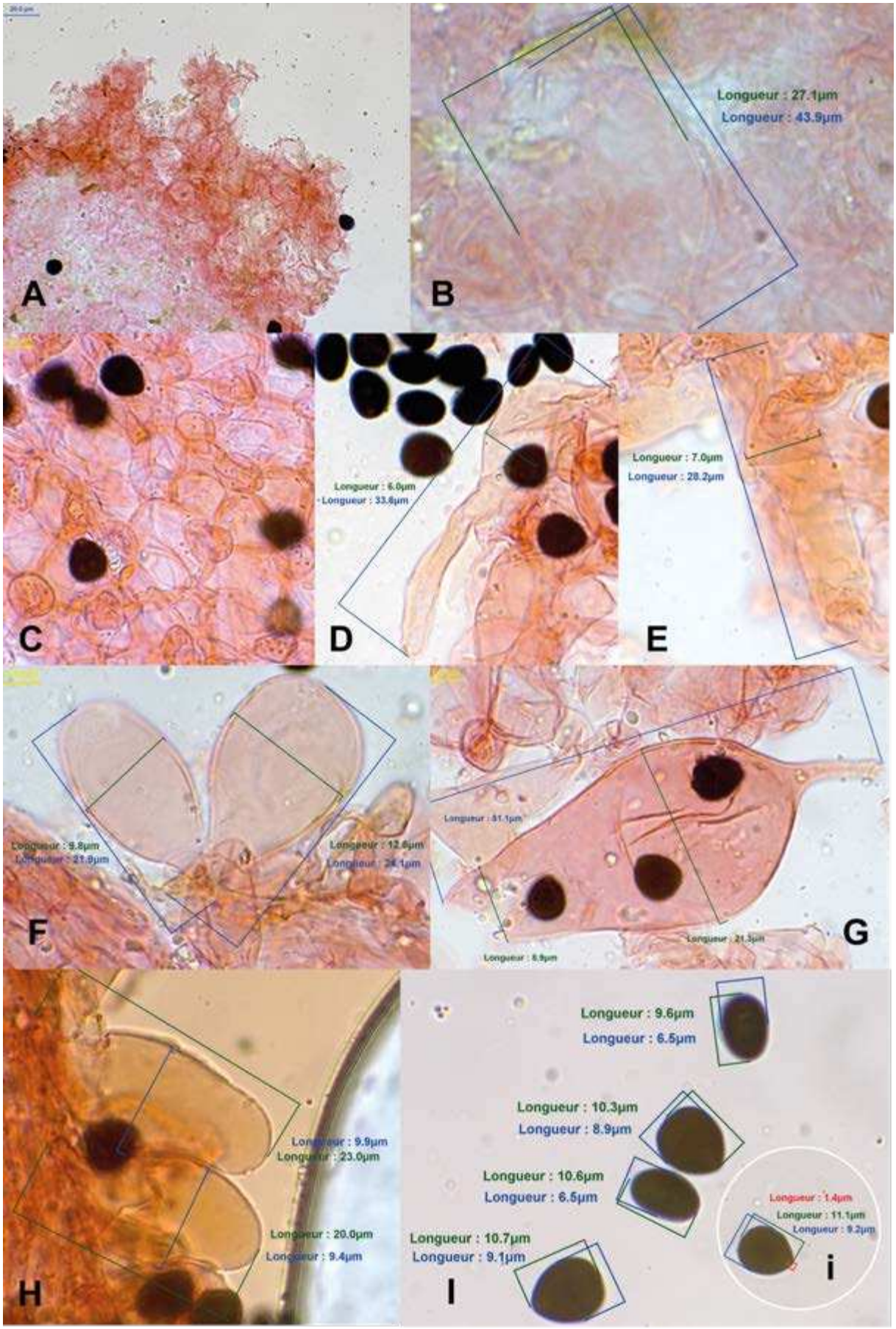


Photo 164 : A et B : *pileipellis* ; C : pseudoparaphyses et basides ; D, E et F : cheilocystides ; G : pleurocystides ; H : caulocystides ; I : spores.
Photographies de X. CZECH.

- ***Parasola conopilus* (Fries) Örstadius & E. Larsson**

  - Description macroscopique

    - ✓ Le *pileus*

Le chapeau, aux premiers stades, mesure 0,3 à 0,4 cm de large pour 0,5 à 0,6 cm de haut. Il a une forme ellipsoïde avec une marge déprimée vers le stipe. Il est de couleur très foncée à brun rougeâtre foncé. Il est rapidement conique, strié, et atteint finalement 2,5 à 5,5(-6,5) cm de large et 2,0 à 3,5 cm de haut. Pour les petites formes, il atteint 1,0 à 2,5 cm de large et 0,8 à 1,5 cm de haut (54, 127, 248, 251) (*voir* **Figure 174**).

Il est nettement conique, tout au plus paraboloïde-conique à légèrement étalé dans les stades finaux (54, 248, 251). Il est visiblement brun rougeâtre foncé lorsqu'il est très frais. Mais généralement, lorsqu'il est observé, il est déjà dépourvu de couleur rouge et arbore simplement une couleur brun chaud foncé (54, 248) (*voir* **Photo 165**).

Le chapeau est finement strié jusqu'à sa moitié, à deux tiers voire aux trois quarts, à partir de la marge (248, 251) par transparence. La marge est également glabre (251) (*voir* **Figure 174**, **Photo 165**).

Il est hygrophane. Le processus de séchage s'installe très rapidement et commence à l'apex. Le séchage tire vers le brun jaunâtre ou brun sordide foncé puis à la fin devient alutacé, jaunâtre très pâle, jaune grisâtre pâle ou brun grisâtre avec un centre plus foncé. Il est également dépourvu de rose, parfois légèrement micacé, souvent finement ruguleux, avec une surface lisse et mate une fois sec (54, 58, 221, 248, 251) (*voir* **Photo 165**).

L'espèce est dépourvue de voile (127, 248, 251).

- ✓ Les lames

Les lames mesurent de 0,4 à 0,6 cm de large (pour les petites variétés, elles atteignent 0,3 à 0,4 cm). Elles sont serrées, ventrues près de la marge puis droites et fortement ascendantes. Elles sont modérément larges à plutôt étroitement adnées sans dent (248) (*voir* **Photo 165**).

Aux premiers stades, les lames sont gris brunâtre pâle près de l'arête et le reste des lames est brun. À maturité, elles prennent une couleur tabac ou brun violacé avec une arête minutieusement fimbriée et blanche (251), givrée (221), ou ciliée (251). La sporée obtenue est de couleur noire (221, 248) (*voir* **Photo 165**).

✓ La trame des lames

La trame des lames «lavées» au NH4OH à 10% est nettement brun pâle, plus foncée dans la partie basale et plus pâle vers le bord de l'arête puis grise ou pratiquement incolore à l'arête (248).

✓ Le stipe

Le stipe cylindracé mesure (7,0-) 9,0 à 19,0 (-20,0) cm de long avec une largeur de 0,2 à 0,3 au sommet et une largeur de 0,25 à 0,5 cm à la base. Selon les auteurs il peut être légèrement radicant (59). Les petites variétés font 4,5 à 7,5 cm de long sur 0,2 à 0,35 cm de large (54, 127, 246, 248, 251). Les poils ne sont pas identiques à ceux du chapeau (59) (*voir* **Figure 174**, **Photo 165**).

Il est de couleur blanche ou blanchâtre (221, 248), souvent isabelle vers le bas. Il est lisse, brillant, creux. Le sommet est pruineux et souvent finement strié. La base extrême est parfois légèrement clavée voire bulbeuse avec une épaisseur de 0,4 à 0,7 cm. Le pied est strigueux avec des poils blancs (246, 248, 251). La base bulbileuse est floconneuse puis villeuse (246) (*voir* **Figure 174**, **Photo 165**).

✓ La chair

La chair du centre du chapeau mesure 0,1 à 0,25 cm d'épaisseur et possède une couleur brun rougeâtre foncé lorsque le spécimen est jeune et très frais. Rapidement il passe par le brun grisâtre jusqu'au blanc sordide. La chair du stipe est brun pâle avec une base plus foncée avec une fine couche superficielle blanche (248, 251).

La chair a une odeur et un goût indistincts (248, 251).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent 12,0 – 18(-20) x 6,5 – 9,5(-10) µm. Elles sont ellipsoïdes mais aplaties adaxialement (127, 248, 251) (*voir* **Figure 174**, **Figure 175**, **Photo 167**).

Dans l'eau, elles sont brun rougeâtre foncé (248). Dans le NH4OH à 10%, elles sont à peine plus foncées et plus brunes (248, 251), alors que dans le KOH 5%, elles sont très brun grisâtre foncé (248) ou gris-brun-olive (251) (*voir* **Photo 167**).

Du fait de leur paroi épaisse (0,7 à 1 µm), elles sont sub-opaques. Elles posèdent de grands pores germinatifs (2 à 2,5 µm), qui ont une position variable, à peine à distinctement excentrique d'une collection à l'autre et même entre spores d'une même lame (246, 248, 251). La paroi des spores est lisse (251) (*voir* **Figure 174**, **Figure 175**, **Photo 167**).

✓ Les basides

Les basides mesurent (20-)22 – 40(-42) x 11 – 15(-16) µm. Elles sont sphéropédonculées, et tétrasporiques (248, 251) (*voir* **Figure 174**, **Figure 175**).

✓ Les cystides

Les pleurocystides sont absentes (127, 248, 251).

Les cheilocystides sont versiformes en quantité très nombreuses et densément compactées (248).

Les cheilocystides sont :

- soit de manière prépondérante (à presque exclusivement) lagéniformes avec un court ou long col, fin ou épais et cylindrique ou subcylindrique (col qui peut être soit nettement délimité du corps ventru ou soit qui s'élargit progressivement vers le corps cellulaire ventru) ; elles ont comme dimensions 40 – 77 x 10 – 27 µm, le col est quant à lui large de 5 à 10 µm (248, 251) (*voir* **Figure 174**, **Figure 175**, **Photo 166**) ;

- soit de manière prépondérante (voire presque exclusivement) petites, ventrues, subutriformes, utriformes ou subfusiformes ; elles ont alors comme dimensions 30 – 55 x 15-20 µm (248, 251) (*voir* **Figure 174**, **Figure 175**, **Photo 166**).

Elles sont toutes hyalines à parois minces (251). Pour Melzer, les cheilocystides mesurent 20 – 80 x 7 – 20 µm (127).

Les deux formes se produisent normalement de façons concomitantes et mélangées. Leur mutuelles proportions varient d'une collection à l'autre et même au sein d'un spécimen d'une lame à l'autre (248).

Elles sont mélangées à des cellules sphéropédonculées plus ou moins nombreuses, et sont souvent difficiles à trouver. Ces cellules peuvent être à paroi mince ou souvent à paroi très légèrement épaissie. Elles mesurent 10 – 30 x 7,5 – 22,5 µm (248) (*voir* **Figure 174**, **Photo 166**).

✓ Au niveau du *stipitipellis*

Les caulocystides sont présentes à l'apex du stipe et mesurent 37 – 72 x 10 – 20 µm. Elles sont cylindriques à lagéniformes, avec des extrémités arrondies et souvent élargies (251) (*voir* **Figure 175**, **Photo 166**).

D’après les observations réalisées, la base du pied ne contient pas de caulocystides mais présente un pigment intracellulaire sur certaines hyphes.

✓ Le trame hyménophorale

La trame hyménophorale « lavée » dans le NH4OH 10 %, apparait sous microscope, de couleur brun-jaune pâle à brun jaunâtre provenant des pigments membranaires sur la moitié basale de la lame et d’intensité plus forte au niveau de la base, avec de nombreux *septa* jaunes et quelques incrustations pigmentaires (248, 251) (*voir* **Photo 167**).

✓ L’*epicutis*

Le *pileipellis* est un hyménoderme de type palisadoderme monostratique. Il est constitué de cellules pédicellées, à parois minces, incolores, clavées, de 50 – 65 x 15 – 25 µm. Elles sont effilées vers leur base dont la paroi est légèrement épaisse. Dans le NH4OH à 10% elles sont brunes, parfois légèrement incrustées. À l'extrême base, elles ont un pédicelle de 5 à 8 µm d'épaisseur (58, 248, 251) (*voir* **Figure 175**, **Photo 166**).

Entre les cellules du *pileipellis*, se trouve en quantités assez importantes et éparses, des soies longues de 100 à 400 µm de long. Elles ont une couleur brun jaunâtre foncé et des parois épaisses. Ces sétules, faisant 6,5 – 9,5 µm de large, se rétrécissent très progressivement depuis la base gonflée vers l'apex n’atteignant alors que 2,5 à 3,2 µm de large (58, 127, 248, 251) (*voir* **Figure 174**, **Figure 175**, **Photo 167**).

✓ Anses de conjugaison

Les boucles sont présentes dans tout le champignon (251).

- Habitat et type trophique

Cette espèce est solitaire, généralement grégaire, parfois mêlée à d’autres psathyrelles. Elle pousse sur un sol riche ou perturbé, sur l’humus, sur les détritus en tas, sur des matériaux en décomposition, dans les bois de feuillus, souvent contre des morceaux de bois. Elle pousse aussi sur des sols mêlés à des copeaux de bois, le long des routes en forêt. Elle est également présente sur les paillages de bois fragmentés en milieu urbain (58, 221, 248).

C’est une espèce saprotrophe et saprotrophe lignicole (113).

- Lieux d’observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l’Aa et les coteaux d’Elnes, *Parasola conopilus* a été récolté en octobre et novembre 2021 sur la parcelle 910 (**Tableau 96**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu	Notes :
CV071021-01-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Parasola conopilus*** (Fries) Örstadius & E. Larsson	Biologie moléculaire nécessaire (variété petite au sens de E. Kits Van Waveren)
CV111121-10-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Parasola conopilus*** (Fries) Örstadius & E. Larsson	Biologie moléculaire nécessaire

Tableau 96 : Observations de *Parasola conopilus* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Cette espèce se trouve aussi dans l'Aisne, le Nord, l'Oise, et la Somme (113).

- Commentaire

Les affirmations de Fries selon lesquelles, en plus de la forme haute la plus courante de *Psathyrella conopilus* il existerait une forme à taille moyenne avec un stipe de 5,0 à 7,5 cm et une forme plus petite avec un stipe de 2,5 cm, ont été confirmées par plusieurs auteurs et notamment par Kits (248).

Le *pileipellis* de cette espèce est constitué d'une palissade de cellules (au lieu des 2 à 4 couches profondes de cellules globuleuses à subglobuleuses comme chez la plupart des espèces de *Psathyrella*). Cette particularité morphologique procure un aspect mat à la surface du chapeau sec. À noter que le processus de séchage chez *Psathyrella conopilus* débute très précocement et il est de plus très rapide, de sorte que bien souvent, on ne trouve uniquement que des sporophores au stade sec (248).

Il existe une *forme substerilis* à lames très pâles, grisâtres et à arête des lames sub-stérile (113).



Photo 165 : Photographies de *Parasola conopilus*, RNN de Warans-sur-l'Aa. Photographies de N. VERDIN et X. CZECH.

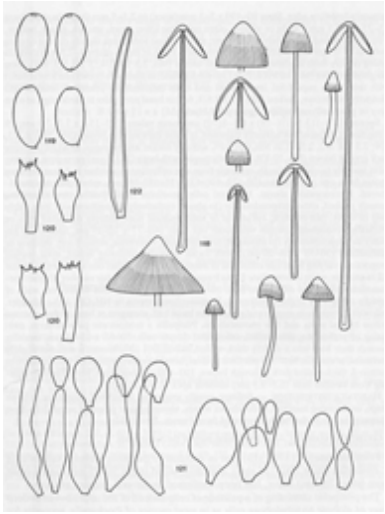


Figure 174 : Illustrations des caractères de l'espèce *Psathyrella conopilus* ; 118) sporophore ; 119) spores ; 120) basides ; 121) cheilocystides ; 122) setula. *Source : dessins extrait de* (248).

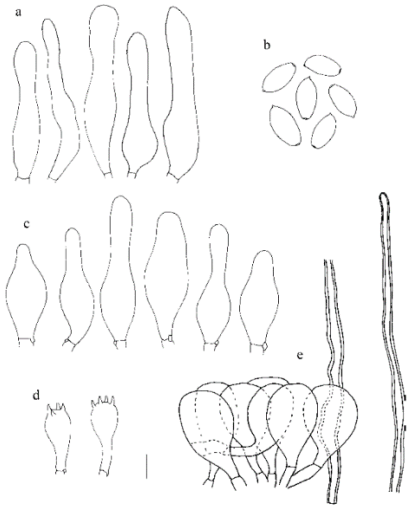


Figure 175 : Représentation d'éléments microscopique de *Psathyrella conopilus* ; a) caulocystides ; b) spores ; c) cheilocystides ; d) basides ; e) *pileipellis*. *Source : dessins extrait de* (251).

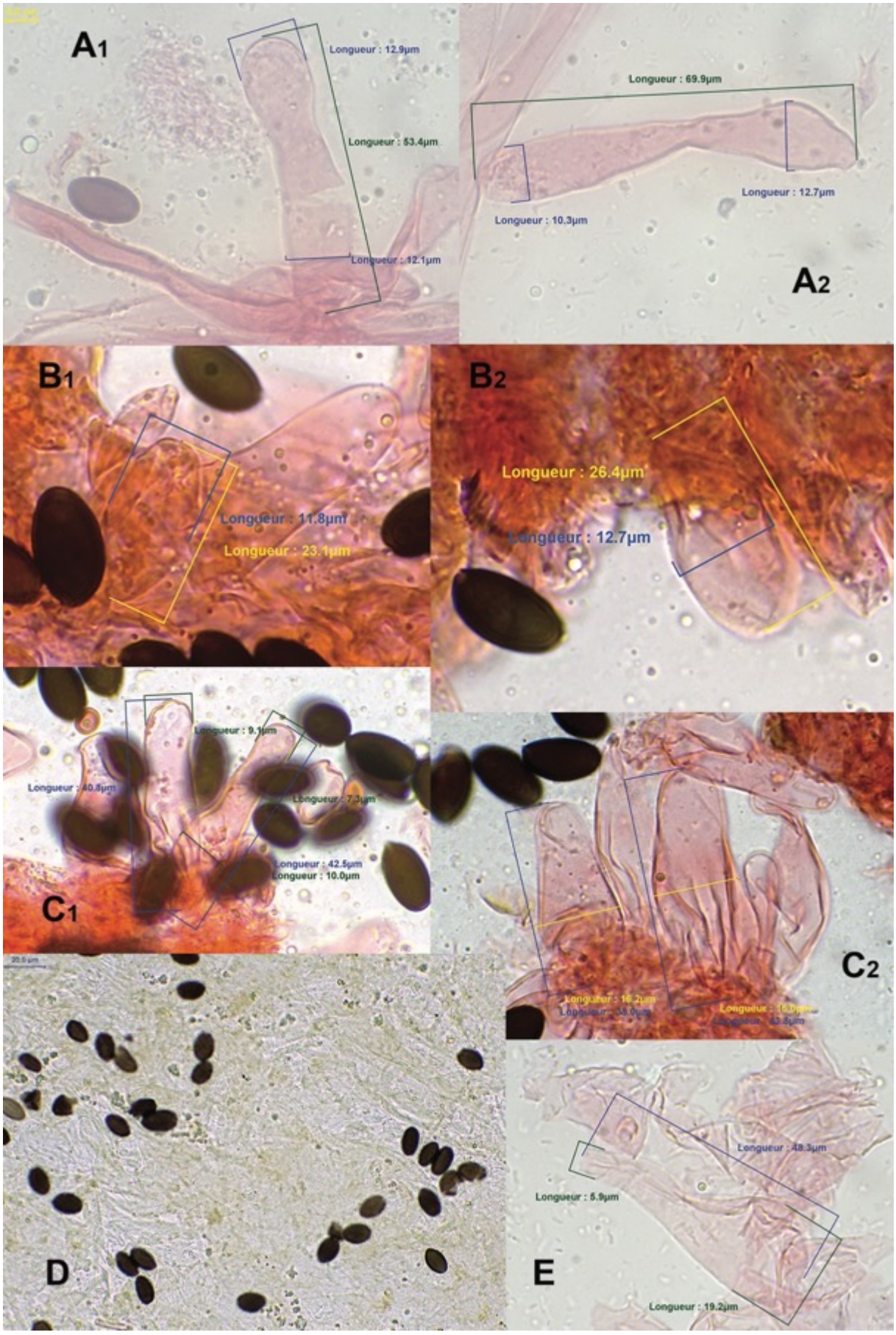


Photo 166 : A_1 : caulocystides et fragment de poil ; A_2 : caulocystides ; B_1 e B_2 : cellules sphéropédonculées de l'arête des lames ; C_1 et C_2 : cheilocystides ; D : *pileipellis* dans l'ammoniaque ; E : cellule sphéropédonculées du *pileipellis*.
Photographies de X. CZECH.

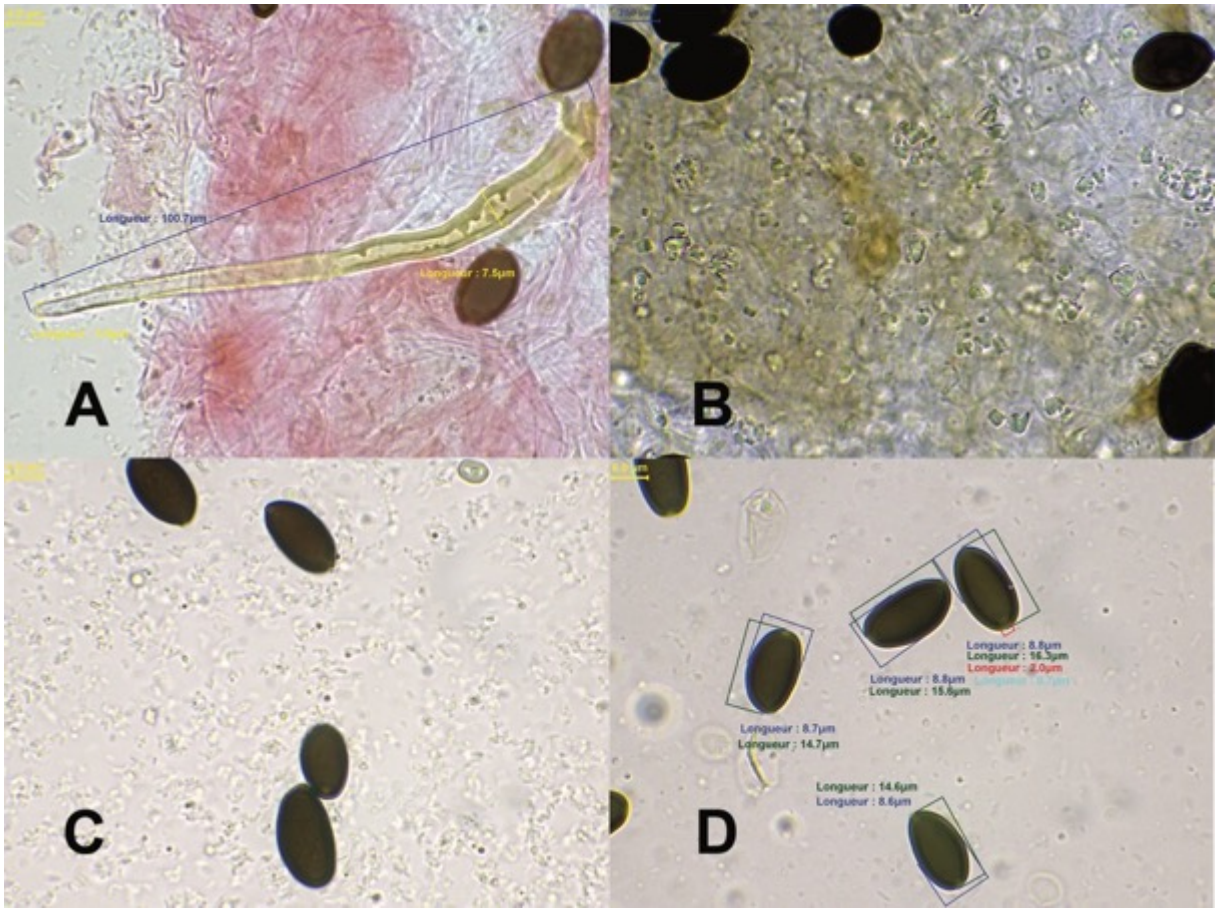


Photo 167 : A : sétule ; B : pigment de la trame hyménophorale dans l'ammoniaque ; C : spores dans l'ammoniaque ; D : spores dans le KOH à 5 %.

- ***Parasola sp* (non confirmé)**

  - Description macroscopique

Il s'agit d'une espèce de petite taille avec des lames non libres. Le chapeau est sec et de couleur beige-gris. La sporée est noire.

  - Description microscopique

L'hyménium présente des cheilocystides et des pleurocystides lagéniformes ou utriformes. Les spores ont une paroi épaisse et sont lentiformes avec un pore germinatif distinct et central. Elles sont parfois papillées. Elles sont de couleur brun pâle dans le KOH. Les basides sont tétrasporiques (*voir* **Photo 168**). La trame hyménophorale est brun jaunâtre plus ou moins pâle dans le KOH et davantage foncée dans l'ammoniaque (*voir* **Photo 169**). Des caulocystides sont présentes à l'apex et à la base du pied avec une forme clavée, fusiforme ou lagéniforme (*voir* **Photo 169**).

Le *pileipellis* présente un pigment incrustant et un pigment intracellulaire brun jaunâtre. De nombreux cristaux inter-hyphiques sont aussi présents. Le *pileipellis* est composé de cellules sphéropédonculées (*voir* **Photo 168**).

  - Habitat et type trophique

Ce spécimen a été récolté en pelouse calcicole.

  - Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Coprinus sp* a été récolté en 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 97**).

Code inventaire :	Localisation	Date : (A-M-J)	Parcelle	Taxon retenu	Notes :
CV221020-5-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Coprinus sp***	Hésite entre *P. auricoma* ou *P.* megasperma (biologie moléculaire)

Tableau 97 : Observations de *Parasola sp (anciennement Coprinus sp)* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

  - ✓ Discussion

L'échantillon rappelle *Parasola auricoma*. Cependant cette espèce ne comporte pas de caulocystides. Il rappelle également *Parasola megasperma*, mais ses spores ont un pore germinatif excentré. Une biologie moléculaire est donc nécessaire pour confirmer l'espèce.

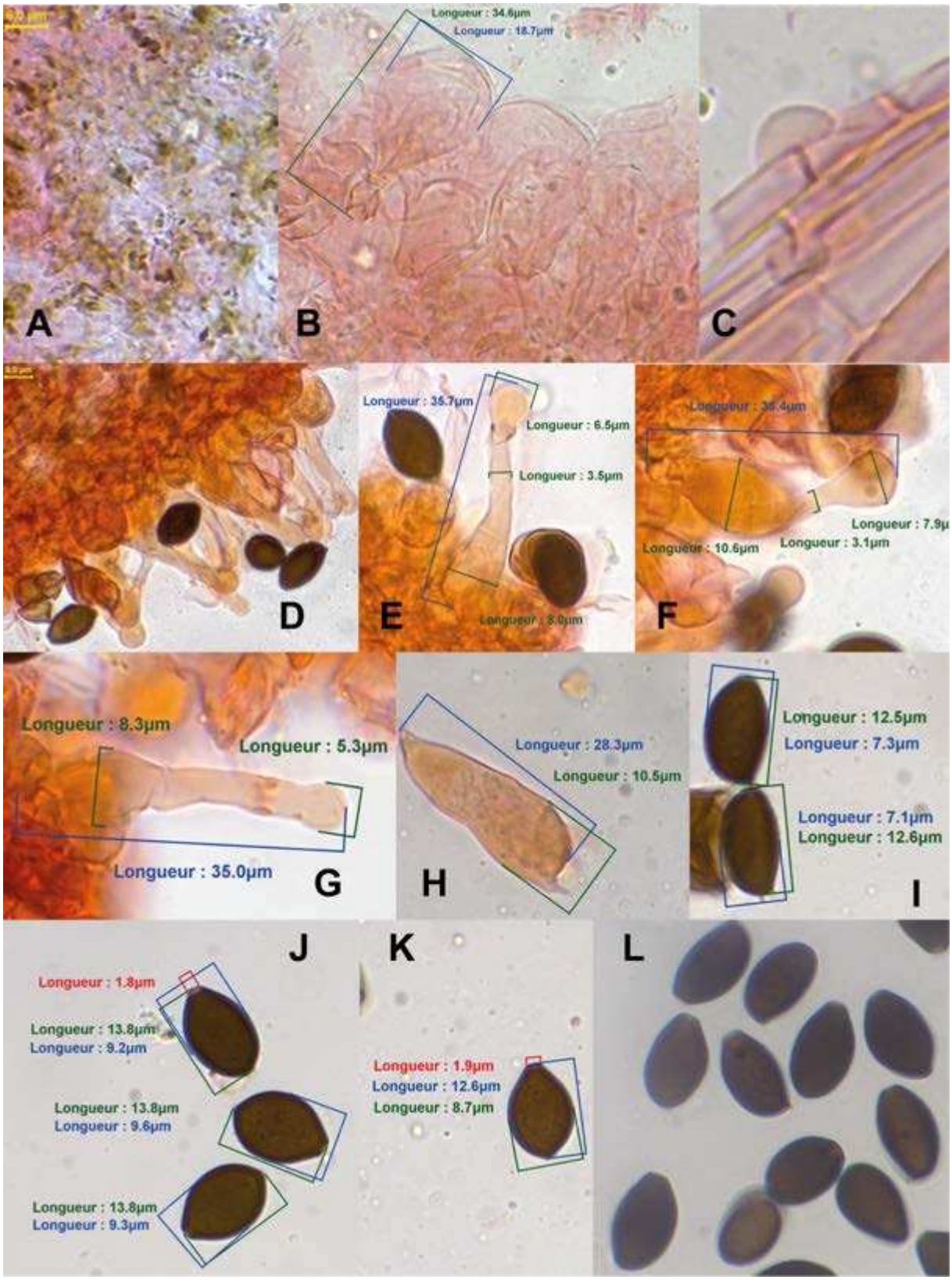


Photo 168 : A : pigment du *pileipellis* ; B : cellule sphéropédonculées du *pileipellis* ; C : boucle ; D, E et F : cheilocystides ; G : pleurocystide ; H : baside ; J et K : spores dans le rouge Congo ; L : spores dans le KOH.
Photographies de X. CZECH.

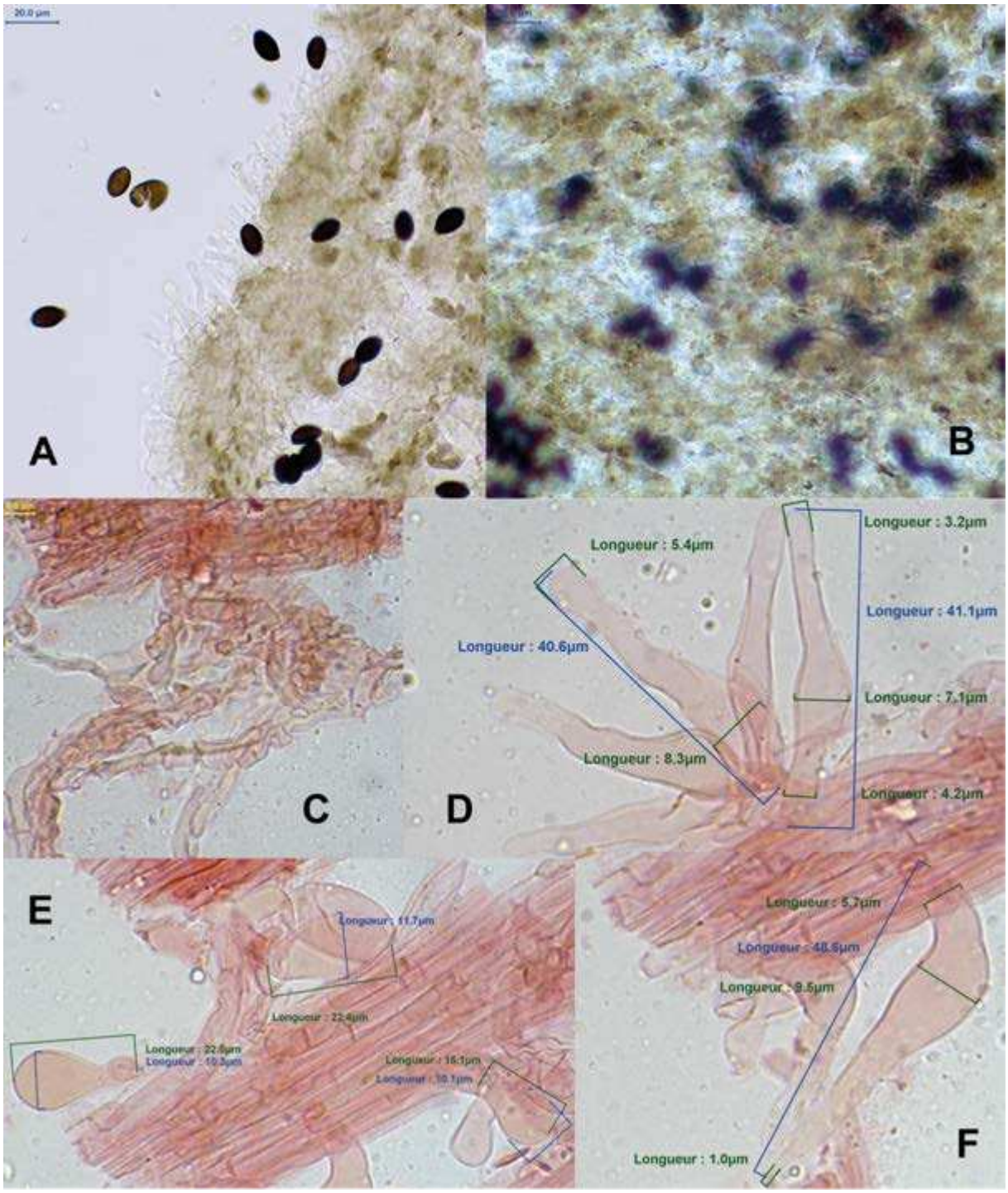


Photo 169 : A : trame hyménophorale dans le KOH ; B : trame hyménophorale dans l'ammonique. C : *stipitipellis* multisepté, D et F : caulocystides lagéniformes ou fusiformes ; E : caulocystides clavées. Photographies de X. CZECH.

- ***Psathyrella clivensis* (Berkeley & Broome) P.D. Orton : la psathyrelle des talus**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Le chapeau mesure 1,0 à 3,0 cm de diamètre (228, 248). Il est paraboloïde, campanulé, puis s'étend pour devenir conico-paraboloïde, hémisphérique, convexe ou conico-convexe. Il devient enfin convexe à étalé, élargi-convexe, obtusément mamelonné, légèrement umboné (228, 248), souvent largement hémisphérique (248). Il est parfois entièrement orné de fibrilles vélaires éparses blanchâtres et fugaces à la marge (58, 228, 248) ou donnant l'aspect d'une marge floconneuse (211) (*voir* **Photo 170**).

D'abord ambre, brun datte ou brun roux-orangé et hygrophane. Il devient progressivement plus pâle à crème, ocre pâle, bronzage pâle vers le bord et avec un centre ocre plus foncé (211, 228, 248). La surface sèche est mate, lisse (228), plus ou moins atomisée et parfois craquelée par endroits (248). Le chapeau est strié par transparence jusqu'à mi-rayon à l'état frais et humide (228). Il est non ou légèrement strié, plutôt lisse et brillant à l'humidité selon certains auteurs (248). La marge est unie, un peu onduleuse (228) (*voir* **Photo 170**).

✓ Les lames

Les lames sont blanches à crème sale, argile pâle, puis de couleur terre d'argile pâle, enfin parfois avec une légère teinte violacée (228, 248). Elles sont larges, ascendantes et largement adnées souvent avec une dent (228, 248). Les lames ont une forme plus ou moins ventrue (248). Elles possèdent une arête finement crénelée (228) et blanche (211) (*voir* **Photo 170**).

La sporée est bistre selon la description originelle (228) ou brun foncé selon (248).

✓ La trame des lames

La trame des lames « lavée » dans le NH4OH 10% est visiblement pigmenté de brun jaunâtre dans la moitié ou les deux tiers basaux. Puis, elle est progressivement plus pâle vers le bord et brun pâle au niveau de l'arête (248).

✓ Le stipe

Le stipe mesure 2,5 à 5,0 cm de long voire 6,5 cm (228, 248) sur 0,15 à 0,30 cm de diamètre (211, 228, 248). Il est cylindrique, égal ou à la base un peu bulbileuse, d'abord plein puis fistuleux, creux avec l'âge et cassant. Il possède une surface blanchâtre à hyaline dans le jeune âge, puis progressivement ocracé pâle à brunâtre

pâle et sale de la base vers le haut (58, 228, 248). Il est strié-soyeux selon l'auteur (248) ou possède des fibrilles blanchâtres longitudinalement sur toute sa longueur, surtout vers la base (228) qui peut être jusqu'à tomenteuse (248). Il a un sommet avec une pruine blanche (211, 228, 248) (*voir* **Photo 170**).

✓ La chair

La chair du chapeau est blanchâtre à ocracée, mince (211, 228) et plutôt épaisse au centre (248). La chair du pied est blanchâtre à hyaline (211, 248). La chair est inodore et à saveur douce faiblement raphanoïde (228).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont elliptiques à amygdaliformes*, lisses, à parois épaisses (211, 228). Elles sont ellipsoïdes à ellipsoïdes-ovoïdes en vue de face et aplaties adiaxialement, parfois sub-phaséoliformes de profil (248). Elles sont de couleur pâle et ocracée dans l'eau. Dans le NH4OH 10%, elles sont jaune-brunâtre pâle avec une teinte rougeâtre. Dans le KOH 5%, elles sont brun jaunâtre pâle. Elles sont non opaques (58, 127, 248). Le pore germinatif est peu apparent ou absent (58, 127, 211, 228, 248). Les spores mesurent 7,7 – 11(-12) x 4,3 – 6,5 µm (58, 127, 211, 228, 248) (*voir* **Figure 176**, **Photo 171**).

✓ Les basides

Les basides sont clavées à ventrues et mesurent 20 – 30 x 7,5 – 10 µm. Elles sont bisporiques, tétrasporiques et non bouclées (228, 248) (*voir* **Figure 176**, (*voir* **Photo 171**).

✓ Les cheilocystides

Les cheilocystides pleurocystidioïdes sont clavées, sublagéniformes, lagéniformes à utriformes, cylindriques, fusiformes à apex obtus avec des dimensions de 30 – 65 x 9 – 20 µm (127, 211, 228, 248). Elles sont rares parfois même apparemment absentes (248). Leur paroi est mince et incolore (248). Elles sont entremêlées de nombreuses cellules vésiculeuses à piriformes (228), sphéropédonculées et clavées mesurant 17,5 – 32 x 7,5 – 22 µm (248) (*voir* **Figure 176**, **Photo 171**).

✓ Les pleurocystides

Les pleurocystides sont moyennement nombreuses (248). Elles sont lagéni-fusiformes à principalement utriformes mais ont aussi des formes variables. Elles mesurent 37,5 – 60(-75) x 10 – 17,5 µm (127, 211, 228, 248). Elles ont une paroi mince et sont incolores (248) (*voir* **Figure 176**, **Photo 171**).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est un hyménoderme constitué de 2 à 3 couches profondes de cellules hyalines, globuleuses, subglobuleuses à piriformes, voire celluleuses et mesurant 16 à 45 µm de long sur 12 à 30 µm de large avec des cloisons non bouclées (211, 228, 248) (*voir* **Photo 171**).

Il y a présence d'un pigment pariétal zébrant et intracellulaire, ainsi que de petites zones congophobes dans le revêtement.

✓ Le *stipitipellis*

Les hyphes de ce revêtement sont parfois légèrement diverticulées selon mes observations sur certains spécimens. Le *stipitipellis* présente des caulocystides cylindriques, lagéniformes à utriformes plus ou moins pédicellées. Ces caulocystides sont leur base pluriarticulées et disposées en bouquets. Des cellules clavées à sphéropédonculées sont également présentes au pied des caulocystides (*voir* **Photo 172**).

✓ La trame hyménophorale

La trame hyméniale est distinctement brune dans le NH4OH à 10% à partir du pigment membranaire (211, 248). La coloration est plus forte à la base puis l'est de moins en moins vers le bord avec quelques *septa* jaunes et avec très peu de petites incrustations (248).

✓ Les boucles

Certains auteurs évoquent l'absence de boucles (228, 248), tandis que d'autres parlent de leur présence (127, 211).

- Habitat et type trophique

Ce champignon est un saprotrophe poussant dans les pelouses calcicoles (113, 127), en forêt, sur terre nue parmi les graminées et les plantes herbacées. Il pousse de manière isolée à grégaire (228).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Psathyrella clivensis* a été récolté quatre fois sur la parcelle 910 en octobre 2020, novembre 2020 et août 2021 (**Tableau 98**).

Elle a été retrouvée également dans le Nord, l'Oise, l'Aisne et la Somme (113).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221020-9-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Psathyrella clivensis*** (Berk. & Broome) P.D. Orton
CV111120-11-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Psathyrella clivensis*** (Berk. & Broome) P.D. Orton
CV141120-11-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Psathyrella clivensis*** (Berk. & Broome) P.D. Orton
CV110821-02-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-08-11	910	***Psathyrella clivensis*** (Berk. & Broome) P.D. Orton

Tableau 98 : Observations de *Psathyrella clivensis* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.



Photo 170 : Photographies de *Psathyrella clivensis*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH et N. VERDIN.

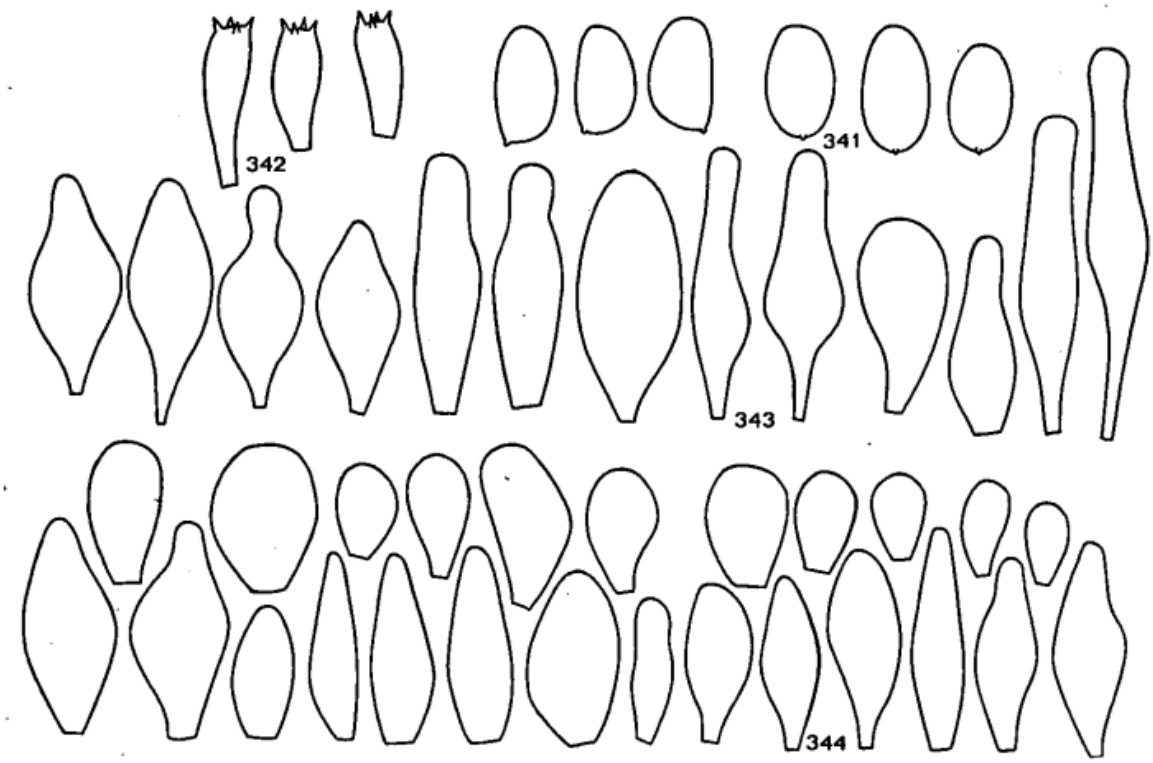


Figure 176 : Illustration des éléments microscopiques de *Psathyrella clivensis*, 341 : spores ; 342 : basides ; 343 : pleurocystidiogramme ; 344 : cheilocystidiogramme.
Source : dessin tiré de (248).

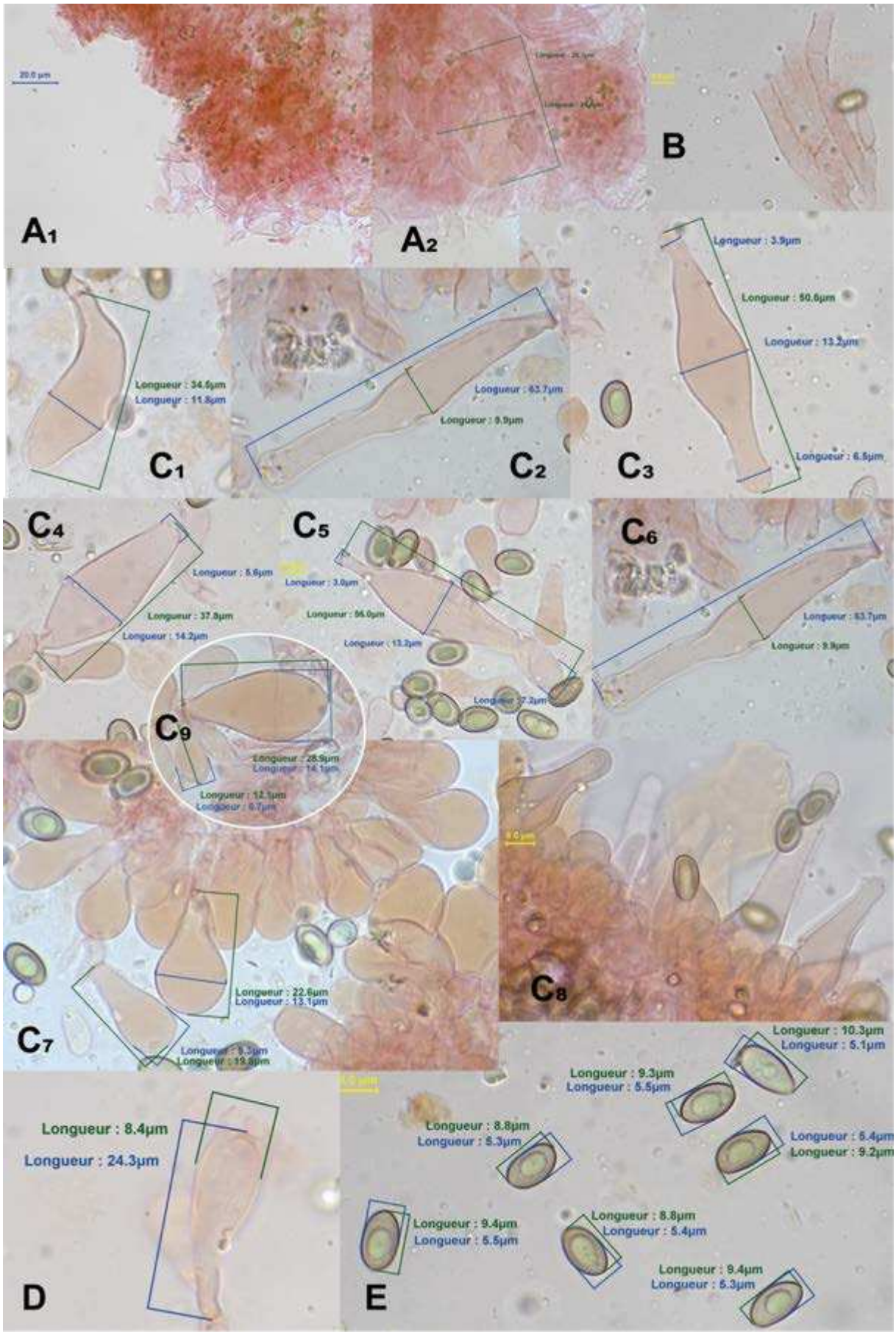


Photo 171 : A_1 à A_2 : *pileipellis* ; B : pigment incrustant ; C_1 à C_9 : cheilocystides ; D : baside ; E : spores.
Photographies X. CZECH.

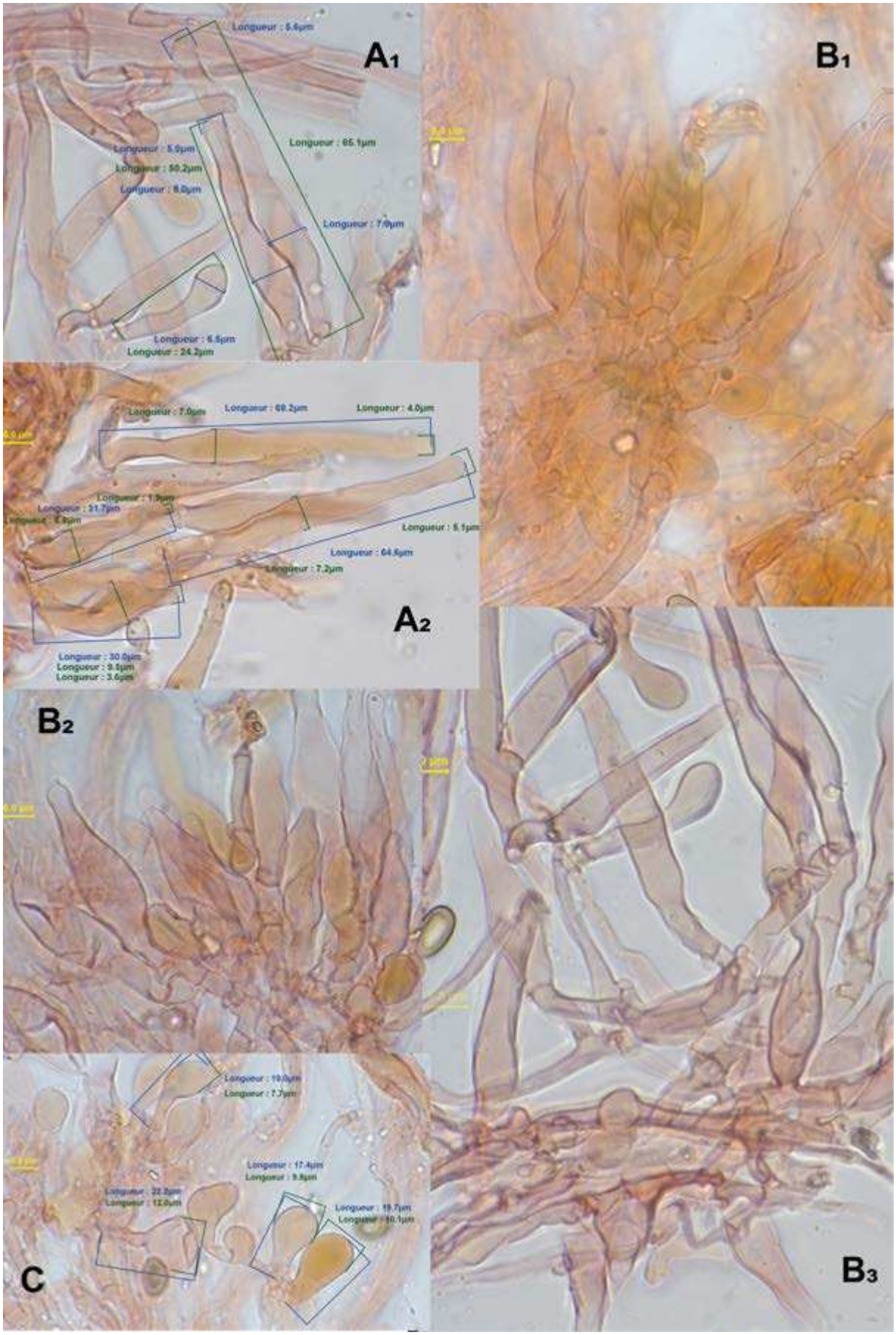


Photo 172 : A_1à A_2 : caulocystides cylindriques, lagéniformes, utriformes ; B_1 à B_3 : caulocystides et *stipitipellis* ; C : caulocystides clavées ou sphérophédonclées.
Photographies de X. CZECH.

- ***Psathyrella badiophylla var neglecta* (Romagn.) G. Hirsch**

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Le chapeau, mesurant de 0,4 à 1,0 cm de large, est d'abord glandulaire, puis campanulé, obtusément umboné avec une marge légèrement cannelée, rainurée. Il est hygrophane, d'abord de couleur brun rougeâtre foncé avec un apex plus ocre, puis prend une couleur fortement pâle à crème pâle. Il est finalement lisse, à peine micacé, ou ruguleux une fois sec (248) (*voir* **Figure 177**).

✓ Le voile

Le voile couvre d'abord le *pileus* jusqu'à l'apex avec de petites fibrilles blanchâtres très fugaces. À ce stade, il ne forme pas un revêtement continu. Puis, il disparait à maturité. Il n'y a aucun reste vélaire visible sur le pied (248).

✓ Les lames

Les lames font de 0,1 à 0,25 cm de large. Elles sont relativement proches, adnées mais non uncinées, subventrues. Au début, elles sont très brun foncé, puis brun tabac foncé, avec une arête blanchâtre (248). La sporée est noirâtre avec un reflet cannelle (248).

✓ La trame des lames

La trame des lames « lavées » dans le NH4OH à 10% sous lentille binoculaire apparait nettement brune (248).

✓ Le stipe

Le stipe fait 3,0 – 4,0 x 1,2 – 2,0 cm. Il est cylindrique, légèrement épaissi à la base, étroitement fistuleux. Le stipe arbore une couleur blanchâtre et est non noircissant, flammé satiné. Il est finement duveteux, devenant bientôt lisse et strié-soyeux longitudinalement et pruineux à l'apex (248) (*voir* **Figure 177**).

✓ La chair

La chair du chapeau est fine et assez fragile aux premiers stades, légèrement brunâtre, rougeâtre autour de la cavité du stipe (248).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont plus petites dans cette variété. Elles mesurent 10 – 11,5 x 5,5 – 6,5 µm (113, 248). Elles sont elliptiques, adaxialement aplaties. Dans l'eau et le NH4OH à 10%, elles apparaissent brun rougeâtre foncé (248). Dans le KOH, les

spores apparaissent brunes (127). Elles ont un pore germinatif distinct (1,5 à 1,8 µm de large) ainsi qu' un appendice hilaire distinct (127, 248) (*voir* **Figure 177**, **Photo 174**).

La paroi des spores pouvait atteindre 0,5 µm d'épaisseur sur mes coupes.

✓ Les basides

Les basides tétrasporiques et clavées mesurent 21 x 10 µm (248) (*voir* **Figure 177**, **Photo 174**).

✓ Les cystides

Les pleurocystides sont absentes (127, 248).

Les cellules marginales mesurent 28 – 30 x 11,5 – 17 µm. Elles sont plus ou moins identiques à celles de *Psathyrella badiophylla* var. *badiophylla* (248). Les cheilocystides sont versiformes, principalement utriformes, certaines sont cylindriques à apex très obtus. Elles sont nombreuses et mélangées avec plutôt peu de cellules sphéropédonculées. Toutes les cellules sont à paroi mince et incolore (127, 248) (*voir* **Figure 177**, **Photo 174**).

Les cheilocystides font 25 – 55 x 10 – 18 µm (127).

✓ La trame hyménophorale

Sous le microscope et dans le NH4OH 10 %, la trame hyménophorale apparait très distinctement brun jaunâtre depuis le pigment membranaire, avec de nombreux *septa* jaunes et un petit nombre d'incrustations pigmentaires (248) (*voir* **Photo 174**).

✓ Le *pileipellis*

La structure du *pileipellis* pour cette variété n'a pas été décrite selon (248). Cependant, il semble se rapprocher du *pileipellis* de *var. badiophylla* qui semble être une monostrate plus ou moins désorganisée, constituée de cellules elliptiques ou claviformes, incolores, mesurant 35 – 57 x 16 – 30 µm (248) (*voir* **Photo 174**).

✓ Les anses de conjugaison

Les boucles sont présentes au sein du sporophore (127).

- Habitat et type trophique

C'est une espèce saprotrophe (113). Elle pousse dans l'herbe ou avec des débris ligneux ou moussus (113, 248) en dehors des bois (248).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Psathyrella badiophylla var. neglecta* a été récoltée en octobre 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 99**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221020-6-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Psathyrella badiophylla var. neglecta*** (Romagn.) Gröger ex Hirsch

Tableau 99 : Observations de *Psathyrella Badiophylla var neglecta* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Elle a été localisée également dans le Nord, la Somme, et l'Oise (113).

- Commentaire

Il existe également deux autres variétés :

- la variété *var. badiophylla* qui est caractérisée par des spores de 11 – 13,5(-15,5) par 6,5 – 7 µm (113, 248) avec un large pore germinatif (2 à 2,5 µm), les lames sont brun tabac avec une teinte rougeâtre (248) (*voir* **Figure 177**) ;

- la variété *var. microspora* avec des spores de (6,5-)7 – 8 x 4 – 5 µm, et un petit pore germinatif (1 µm), les lames sont visiblement rouge brunâtre (248).

Depuis 2020, *Psathyrella Badiophylla* est devenue *Candolleomyces badiophyllus* (252).



Photo 173 : Photographie de *Psathyrella badiophylla*.
Photographie de T. DUCHEMIN.

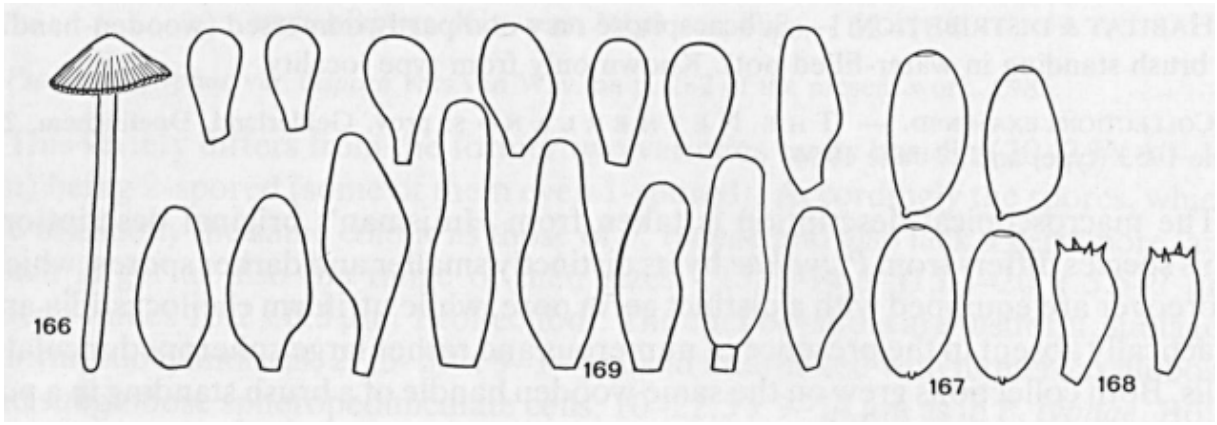


Figure 177 : Dessins représentant les éléments microscopiques de *Psathyrella badiophylla var. badiophylla*, 166 : sporophore ; 167 : spores ; 167 : basides ; 169 : cheilocystides.
Source : illustrations tirées de (248).

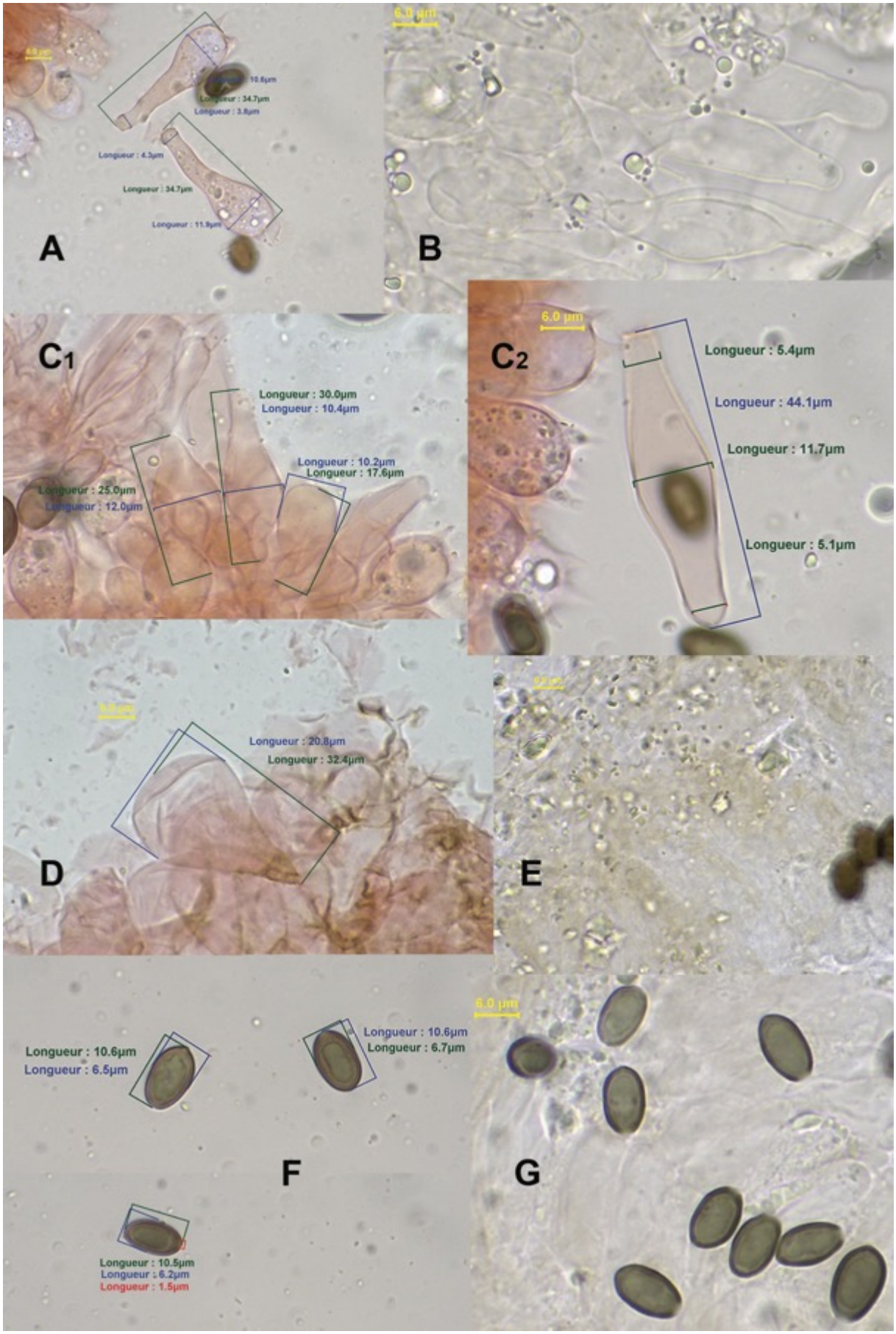


Photo 174 : A : basides ; B : cheilocystides dans l'ammoniaque ; C_1 : cheilocystides utriformes et cellule sphéropédonculées dans le rouge Congo ; C_2 : cheilocystides ; D : *pileipellis* ; E : pigment intracellulaire trame hyménophorale ; F : spores ; G : spores dans le KOH à 10%.
Photographies de X. CZECH.

- ***Psathyrella mesobromionis* Arnolds,**
  [= Psathyrella magnispora (Heykoop & G. Moreno)]

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

C'est une espèce avec un chapeau mesurant 1,2 à 3,0 cm de large pour 0,8 à 1,4 cm de haut. Il est conico-convexe, hémisphérique, puis plan-convexe avec un umbo large et obtus (127, 253, 254).

C'est un chapeau hygrophane. Quand il est humide, le centre est brun rouge foncé et la marge est légèrement plus pâle. Le chapeau est strié par transparence jusqu'à la moitié de celui-ci. Puis, en séchant à partir de la marge, il devient de couleur chair pâle, ocre ou ocre orangé, avec un centre restant d'abord orange brunâtre chaud, brun dattier foncé séchant ensuite vers le beige grisâtre ou gris crème et enfin le brun grisâtre pâle sans rose (253, 254) (*voir* **Photo 175**).

Il devient également lisse en séchant et sans reste de voile (253, 254). Il peut être fissuré à l'état sec (254).

✓ Le voile

Le voile fibrilleux, blanchâtre, forme presque une cortine unissant le bord du chapeau et la partie supérieure du stipe. Il disparait à maturité et laisse des fibrilles blanchâtres, fugaces le long du bord du chapeau (255). Le voile est pratiquement absent (127) (*voir* **Photo 175**).

✓ Les lames

Les lames mesurent 1,6 à 2,3 cm de long pour 0,3 à 0,7 cm de large. Elles sont modérément distantes à serrées, largement adnées (253, 255) et parfois décurrentes par une dent (256). Elles sont ventrues et espacées. Elles sont d'abord, blanchâtres, puis gris pâle, gris blanchâtre à progressivement brun grisâtre avec des reflets lilas-violacés. Les lames possèdent une arête fimbriée blanche (253, 254). Il y a une alternance de lamelles et lamellules. De plus les lames débordent de la marge du chapeau (255, 256). Les lames ne présentent pas d'arête avec une bordure rosée (127) (*voir* **Photo 175**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure (1,3-)3,3 à 4,5 cm de long et (0,15-)0,25 à 0,35 (-0,4) cm de diamètre (253, 255, 256). Il est cylindrique et non radicant (253), mais plutôt à base légèrement élargie (256). Il est fistuleux et fragile (253, 255). Il est blanc au sommet. Vers la base, il est brun pâle chez les jeunes basidiocarpes. Quelques fibrilles

blanches de voile sont présentes près de la base (253). Le sommet est pruineux (256). Le stipe ne possède pas de pseudorhizes (127) (*voir* **Photo 175**).

✓ La chair

La chair est concolore et sa surface est fragile. L'odeur de la chair est faible voire indistincte (253, 255).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores lisses ont comme dimensions (9,0-)9,5 – 12,5(-14,0) x (-5,5-)6,0 – 7, 5 µm avec une moyenne de 10,7 – 11,3 x 6,2 – 6,9 µm. Elles ne sont pas aplaties mais plutôt elliptiques à ellipsoïdes-oblongues et pour d'autres auteurs, elles sont ovoïdes-oblongues de face, puis asymétriques, amygdaliformes de profil. Elles peuvent avoir une dépression supra-hilaire mineure (127, 253, 254) (*voir* **Figure 178**, **Figure 179**, **Photo 177**).

Elles sont de couleur brun rougeâtre dans l'ammoniaque, et gris à brun noir dans le KOH (127, 254). Elles ne sont pas opaques et ont un pore germinatif central de 1,2 à 2,3 µm de large qui fait parfois protrusion (127, 253, 254). Ce pore germinatif est décrit comme peu distinct, correspondant à un simple cal, plus facile à observer en contraste de phase. En microscopie électronique à balayage (SEM), les pores germinatifs apparaissent très indistinctement et ne montrent aucune callosité selon les auteurs Heykoop et Moreno (255, 256) (*voir* **Photo 176**).

Sur certaines spores de des échantillons, le pore germinatif pouvait atteindre 2 à 3 µm de large (*voir* **Photo 177**).

Elles ont avec une grande vacuole huileuse au centre (les spores sont dites guttulées) (253, 254) ou à contenu granuleux dense, brun orangé à l'intérieur (255). Les spores sont lisses (255) (*voir* **Photo 177**).

✓ Les basides

Les basides mesurent 17 à 24(-33) µm de long sur 9,0 à 12(-14) µm de large et sont tétrasporiques (127, 253, 254). Elles sont clavées, bouclées (255, 256) et densément guttulées dans certaines récoltes (256) (*voir* **Figure 178 Figure 179**, **Photo 177**).

✓ Les cheilocystides

L'arête des lames est stérile ou presque stérile car elle est composée de nombreuses cheilocystides pleurocystidioïdes compactes mesurant (20,5-)22 – 42(-47) x (6,8-)7,5 – 13(-17) µm (127, 253, 255) (*voir* **Photo 177**).

Elles sont lagéniformes ou fusiformes (253, 255). Certains auteurs estiment qu'elles sont sublagéniformes à plus courtement utriformes (256). Ces cheilocystides ont un col court, effilé et obtus avec près de l'apex une largeur de 3,5 à 5,5 µm. Parfois à l'apex, sont présents de petits dépôts mucoïdes (253), en quantités plus ou moins abondantes selon les auteurs. Ces gouttelettes seraient plus solubles dans l'ammoniaque à 10% et n'adhéreraient plus aux cheilocystides (255, 256) (*voir* **Figure 178**, **Figure 179**).

Parfois, cet apex est subcapité ou rarement fourchu (254–256). La base des cheilocystides est soit un peu ou soit non pédicellée (256).

Certaines cheilocystides présentent une paroi épaisse (jusqu'à 2 µm) et réfringente, et teintée de beige verdâtre dans le NH4OH à 10 %. Cet épaississement pariétal étant modéré, il peut échapper à un examen superficiel (255, 256). En revanche, la coloration intracellulaire est plus facile à observer. Toutefois, selon A. Melzer, ces caractères n'apparaîtraient que sur les exemplaires arrivés à maturité (256) (*voir* **Photo 177**).

Les cheilocystides sont entremêlées de nombreuses cellules sphéropédonculées et clavées (paracystide). Ces cellules ont une taille de 12 – 22 x 7,5 – 16 µm (127, 253). Elles sont souvent masquées par les cheilocystides et sont davantage nombreuses vers la marge du chapeau (127, 256). Leur paroi est fine et incolore (255) (*voir* **Figure 178**, **Photo 177**).

✓ Les pleurocystides

Les pleurocystides sont dispersées, rares à modérément communes et mesurent (23-)32 – 41(-55) x (8,2-)9,0 – 14(-17) µm (127, 253, 254, 256).

Elles sont lagéniformes à rarement fusiformes (253). Pour d'autres auteurs, elles sont sublagéniformes et plus souvent utriformes (254, 256). La plupart des cheilocystides ont un col court, effilé de 4,0 à 5,5 µm de large qui est obtus à l'apex (253). Parfois le col est plus cylindre et allongé, avec un apex qui est rarement fourchu (254, 256) mais parfois celui-ci est subcapité ou non selon les auteurs (254, 255) (*voir* **Figure 178**, **Figure 179**).

Elles sont peu ou pas pédicellées (256), hyalines et souvent réfringentes (255). Elles arborent une couleur beige verdâtre au niveau du cytoplasme dans l'eau (256) et possèdent localement des épaississements pariétaux (254, 255), également jaunâtres à verdâtres dans le NH4OH à 10% (256). Certaines ont aussi des gouttelettes mucoïdes en surface (255) (*voir* **Figure 178**).

✓ La trame hyménophorale

La trame hyménophorale lavée dans le NH4OH à 10%, sous microscope, apparait brunâtre avec un pigment incrustant (255). Le médiostrate est nettement pigmenté de beige-brun (256) (*voir* **Photo 177**).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est un hyménoderme épithélioïde, constitué de cellules clavées et subglobuleuses. Elles sont de dimensions 20 – 34 x 14 – 25 µm (253). Ces cellules constituent plus ou moins deux couches de cellules hyalines (256) (*voir* **Photo 177**).

Sur certains échantillons, le revêtement était parfois congophobe par endroits attestant possiblement d'une légère lubrification.

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis composé d'hyphes parallèles de 2,0 à 9,0 µm de large avec des clusters de caulocystides à l'apex (253).

Les caulocystides sont sublagéniformes, lagéniformes à utriformes et mesurent 23 – 39(-42) x 8,5 – 17 µm(253, 255) (*voir* **Figure 178**, **Photo 177**).

Elles sont similaires aux pleurocystides mais avec un col court et épais qui devient obtus à subcapité au niveau de l'apex. Elles sont réfringentes et à paroi épaisse mesurant jusqu'à 2,5 µm d'épaisseur. Souvent au niveau du cou et de l'apex, les caulocystides sont jaunâtres à verdâtres dans le NH4OH à 10% (253, 255) (*voir* **Figure 178**, **Photo 177**).

Certaines ont également des gouttelettes mucoïdes (255). Elles sont mélangées à des éléments clavés à subglobuleux de taille 8,0 – 23 x 8,0 – 19 µm (253). Les caulocystides sont plus nombreuses à l'apex du stipe (256) (*voir* **Figure 178**, **Photo 177**).

✓ Les boucles

Les boucles sont présentes dans tous les tissus (127, 255), tout au moins dans le *stipitipellis* (253, 254, 256).

✓ Les pigments

Dans plusieurs tissus, la présence de pigments intracellulaires et d'un léger pigment zébrant ont pu être observés par endroits et selon les échantillons.

- Habitat

Cette espèce se développe de manière typique en prairie sèche calcaire et sur sol pauvre (127, 254, 256). Elle pousse de manière isolée ou grégaire (255).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Psathyrella mesobromionis* a été récoltée en octobre 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 100**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-5-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Psathyrella mesobromionis*** Arnolds
CV221020-3-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Psathyrella mesobromionis*** Arnolds
CV071021-04-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Psathyrella mesobromionis*** Arnolds
CV111121-8-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Psathyrella mesobromionis*** Arnolds

Tableau 100 : Observations de *Psathyrella mesobromionis* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.



Photo 175 : Photographies de *Psathyrella mesobromionis*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa. Photographies de X. CZECH et N. VERDIN.

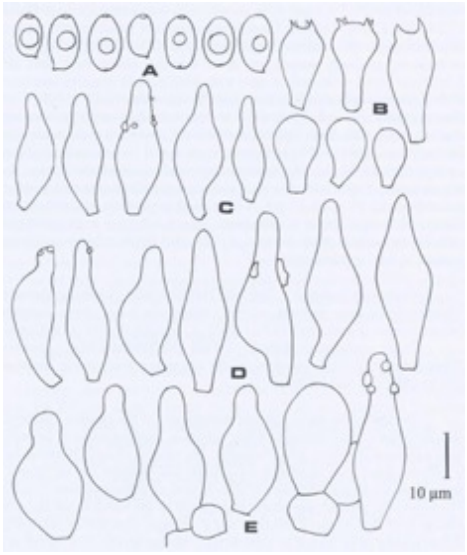


Figure 178 : Illustration des éléments microscopiques de *Psathyrella mesobromionis* selon Arnolds. A : spore ; B : basides ; C : cheilocystides ; D : pleurocystides ; E : caulocystides.
Source : dessin tiré de (253).

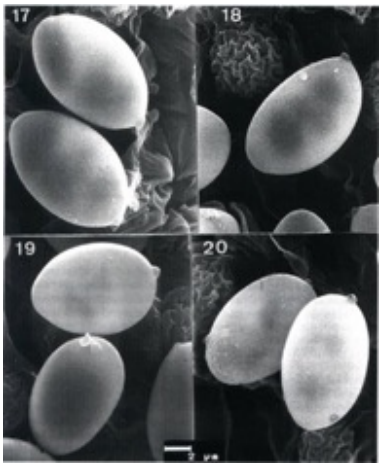


Photo 176 : Spores photographiées sous microscope électronique à balayage en vue frontale et latérale sans pore germinatif réellement visible.
Source : photographies extraites de (255).

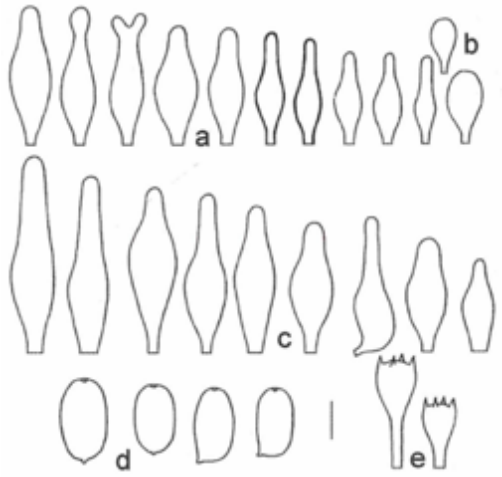


Figure 179 : Illustrations des éléments microscopiques de *Psathyrella magnispora* selon A. Melzer. a : cheilocystides ; b : cellules clavées ou sphéropédonculées ; c : pleurocystides, d : spores ; e : basides.
Source : figures extraites de (254).

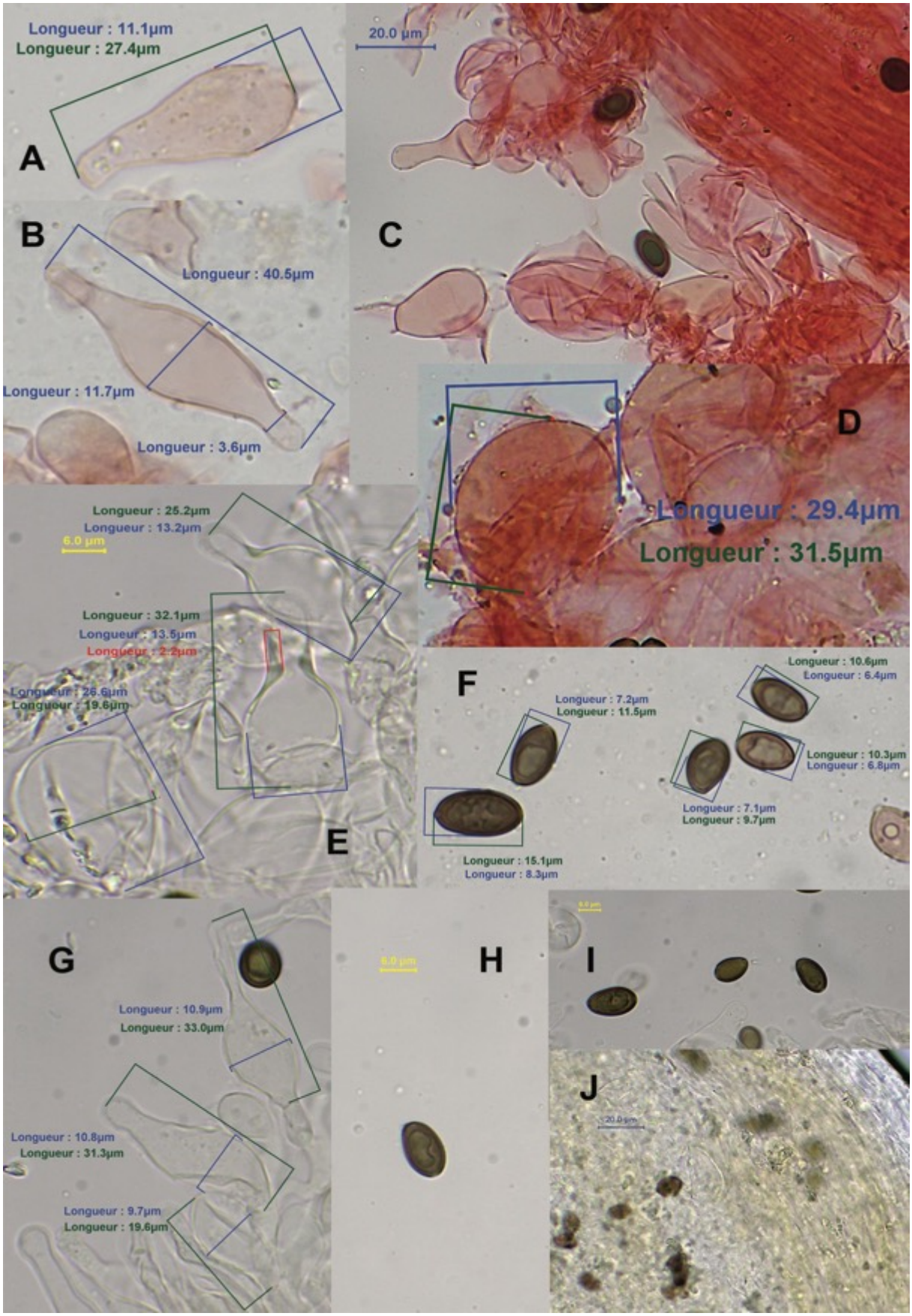


Photo 177 : A : baside ; B : pleurocystide ; C: *stipitipellis* et caulocystides ; D : *pileipellis* ; E : caulocystides dans l'ammoniaque avec la paroi épaissie au niveau du col et présentant une coloration verdâtres et élément subglobuleux ; F : spores dans le rouge Congo ; G : cheilocystides et paracystides dans l'ammoniaque ; H : spore dans l'ammoniaque ; I : spores dans le KOH à 10% ; J : trame hyménophorale dans l'ammoniaque et son pigment intracellulaire.
Photographies de X. CZECH.

- ***Psathyrella ocellata* (Romagnesi) M.M Moser**

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Le chapeau mesure 0,8 à 2,5 cm. Il est d'abord paraboloïde, puis s'étend de façon paraboloïde-convexe, pour enfin devenir plus ou moins plan-convexe, parfois vaguement umboné. Il est de couleur brun très foncé, brun datte, brun grisâtre foncé, grisâtre foncé ou encore couleur boue. Il est strié et hygrophane. Lorsqu'il sèche, il tire vers un brun noisette sordide à gris très pâle, ocre pâle ou blanc sordide, au centre plus foncé, sans rose. La surface du chapeau est ruguleuse et nettement micacé*. Le voile est blanc, fugace. Il forme d'abord quelques fibrilles et des fascicules de fibrilles sur le chapeau près de la marge. Puis à la fin, il ne reste que quelques fibrilles sur la marge et davantage sur la moitié inférieure du stipe (248) (*voir* **Figure 180**, **Photo 178**).

✓ Les lames

Les lames font 0,2 à 0,4 cm de large. Elles sont ventrues, largement adnées. Leur couleur est d'abord gris violacé pâle, puis brun violacé foncé. Elles ont une arête blanche qui n'est pas soulignée de rouge. La sporée est noire violacée (248) (*voir* **Photo 178**).

✓ Le stipe

Le stipe fait 3,0 à 5,0 cm de long pour 0,2 à 0,3 cm de diamètre. Il est cylindrique, parfois légèrement épaissi à la base. Il est de couleur blanche, parfois brun pâle en bas. Il est creux, fragile avec un sommet pruineux (248) (*voir* **Photo 178**).

✓ La chair

La chair du chapeau fait en son centre 0,1 à 0,15 cm d'épaisseur avec une couleur brun grisâtre foncé. En revanche la chair du stipe est blanche (248).

✓ Trame hyménophorale

La trame des lames « lavées » dans le NH4OH 10% est brun pâle à très pâle, légèrement plus foncée près de la base (248).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent 7 – 10 x 3,5 – 5,5 µm. Elles sont ellipsoïdes allongées et aplaties de manière adaxiale. Dans l'eau, elles apparaissent rouge foncé, dans le NH4OH 10% plutôt foncé brun et dans le KOH 5%, elles sont brun sordide foncé. Elles sont non opaques, avec un pore germinatif distinct (1,5 à 1,8 µm de large) et un apicule

distinct (248) (*voir* **Figure 180**, **Photo 179**). La paroi des spores des échantillons atteignait les 1 µm d'épaisseur.

✓ Les basides

Les basides tétrasporiques mesurent 14,5 – 21 x 8 – 10 µm. Elles sont clavées (248) (*voir* **Figure 180**).

✓ Les cystides

Les pleurocystides font 25 – 58 x 9 – 12,5(-15) µm. Elles sont dispersées à modérément nombreuses. Elles prennent des aspects versiformes, sub-lagéniformes. Elles peuvent être largement à étroitement fusoïdes et se rétrécissent de manière sub-obtuse à obtuse au niveau de l'apex. Elles sont parfois utriformes. Leur pédicelle est court. Elles ont une paroi mince et sont incolores (248) (*voir* **Figure 180**, **Photo 179**).

Les cheilocystides sont pleurocystidioïdes avec des dimensions de 27 – 40(-50) x 7,5 – 12,5 µm. Nombreuses à abondantes, elles sont mélangées à de nombreuses discrètes petites cellules sphéropédonculées et clavées atteignant 10 – 20 x 5 – 10 µm. Toutes les cellules sont à parois minces et incolores (248) (*voir* **Figure 180**, **Photo 179**).

Les cystides n'ont aucune inclusion huileuse (248).

✓ La trame hyménophorale

La trame hyménophorale dans le NH 4OH 10%, sous microscope, est brun pâle à très pâle sans ou avec seulement quelques *septa* jaunes. Elles n'ont pas d'incrustations de pigments (248) (*voir* **Photo 179**).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est formé de 2 à 3 couches profondes de cellules subglobuleuses incolores, mesurant entre 25 et 40 µm de diamètre (248) (*voir* **Photo 179**).

- Habitat et type trophique

C'est un saprotrophe et un saprotrophe lignicole (113). Il pousse sur les bords de routes, dans les sols herbeux ou moussus et dans les endroits marécageux, sur sol sableux ou argileux. Cette espèce se trouve également sur le sol fumé des serres (248).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Psathyrella ocellata* a été récoltée en novembre 2021 sur la parcelle 910 (**Tableau 101**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV111120-12-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Psathyrella ocellata*** (Romagnesi) M.M. Moser

Tableau 101 : Observations de *Psathyrella ocellata* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

- Discussion

L'étude de l''échantillon a été réalisée à partir des descriptions établies par E. Kits van Waveren (cf. Romagnessi et Personnia). Cependant, les spores de l'échantillon en question sont un peu plus larges que celles décrites dans la clef d'E. Kits. Toutefois, seule l'espèce *Psathyrella ocellata* décrite par Kits correspond le mieux face aux différents éléments observés.



Photo 178 : Photographies de *Psathyrella ocellata*.
Photographies de N. VERDIN.

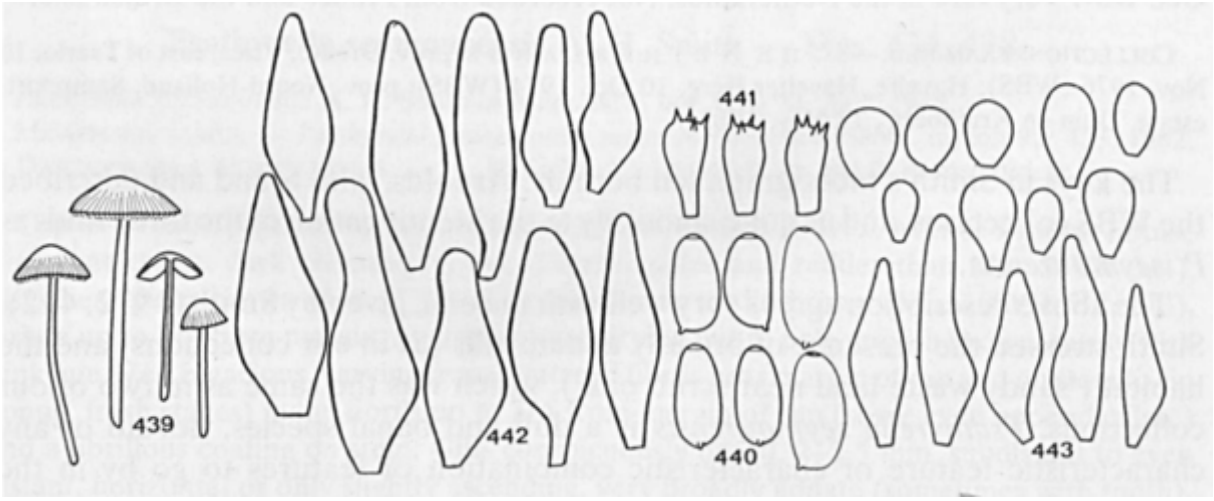


Figure 180 : *Psathyrella ocellata.* 439 : sporophore ; 440 : les spores ; 441 : les basides ; 442 : les pleurocystides ; 443 : les cheilocystides.
Source : dessin tiré de (248).

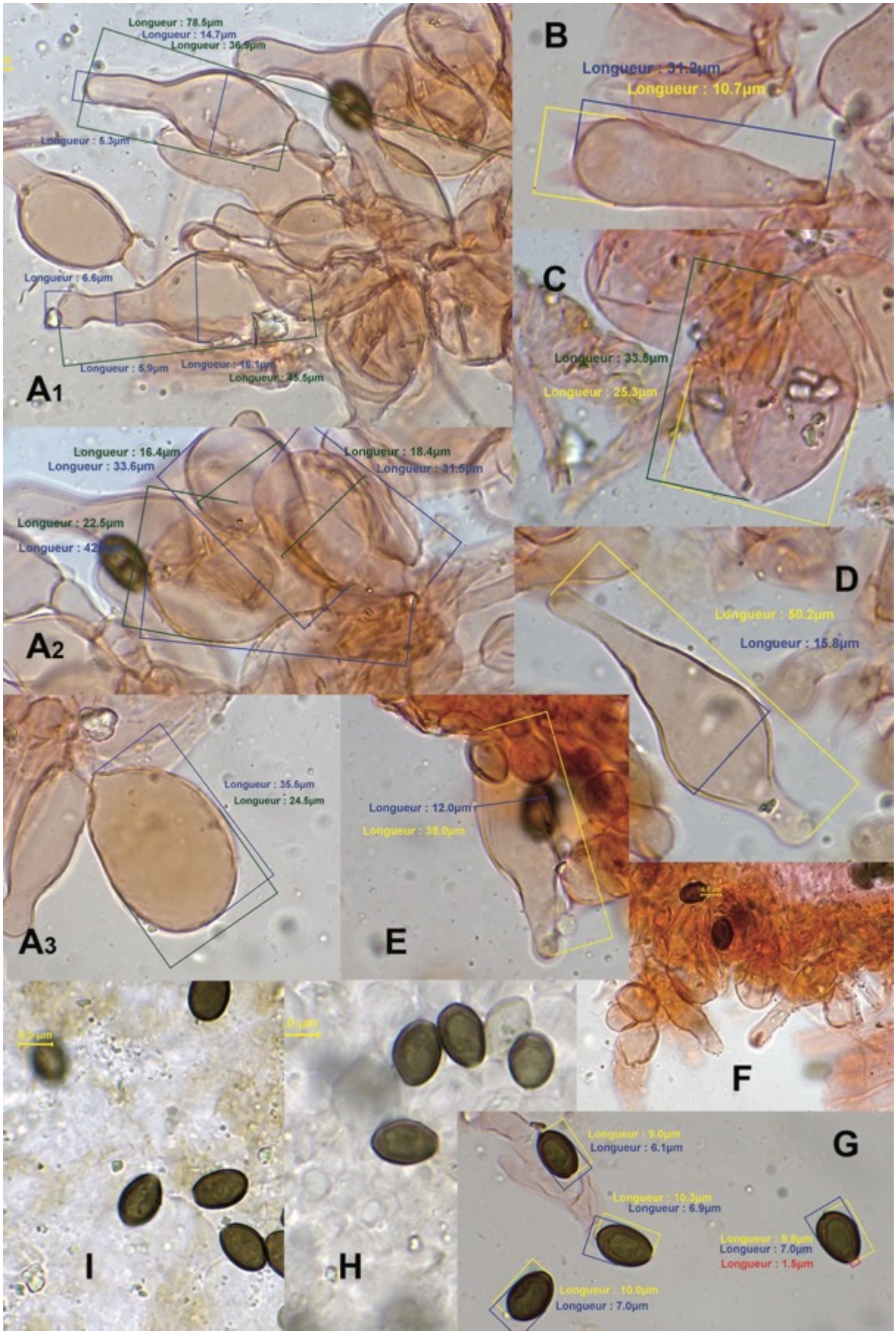


Photo 179 : A_1 à A_3 : caulocystides ; B : baside ; C : *pileipellis* ; D : pleurocystides ; E : cheilocystides ; F : caulocystides ; I : spores dans l'ammoniaque ; H : spore dans le KOH ; G : spores dans le rouge Congo.
Photographies de X. CZECH.

- ***Psathyrella senex* (Peck) A.H.Sm**

  - Description macroscopique

    - ✓ Le pileus

Aux premiers stades, le chapeau atteint 0,6 à 1,1 cm de large, il est conico-paraboloïde, fortement strié jusqu'aux trois quarts à partir de la marge, avec un centre lisse et des stries brun chaud. Les crêtes entre les stries sont plus pâles, jaune brunâtre sordide et sont encore plus pâles vers la marge, voire presque blanches. Dans l'ensemble, il donne une impression de couleur brun chaud au centre plutôt brun jaunâtre ailleurs (248) (*voir* **Figure 181**, **Photo 180**).

Plus tard, le centre est brun et plus pâle à la marge avec des stries brun jaunâtre. À maturité, le chapeau atteint 1,0 à 2,5(-5,0) cm, s'étendant jusqu'à devenir paraboloïde-convexe (non plan), sans umbo, avec un centre et de fortes striations brun sordide. Les crêtes entre les stries sont, quant à elles, plus pâles et brun jaunâtre. Près de la marge de couleur blanche, le chapeau est brun très pâle (127, 248) (*voir* **Figure 181**, **Photo 180**).

Il est hygrophane. Il sèche lentement jusqu'à devenir brun pâle à l'apex brun ocre, sans rose. Enfin il est ruguleux et peu ou pas micacé (248) (*voir* **Photo 180**). Le voile est distinctement développé mais fugace. Aux stades précoces, il forme une ceinture barbue appendiculaire le long de toute la marge et de nombreux flocons et fibrilles lâches sur tout le *pileus* (248).

Un peu plus tard, de très denses fibrilles sont tressées sur une zone de 0,1 cm de large tout le long de la marge du chapeau. Le chapeau est appendiculé uniquement dans quelques endroits et comporte de nombreuses fibrilles lâches jusqu'à mi-chemin de l'apex, parfois même à l'apex (248). À maturité, il a seulement de minuscules fibrilles à la marge (248).

À des stades très précoces, de nombreuses fibrilles lâches forment une couverture laineuse sur tout le stipe, disparaissant rapidement et laissant quelques fibrilles dans la partie supérieure du pied (248).

- ✓ Les lames

Les lames sont, au début, d'une largeur de 0,2 cm, ascendantes, légèrement ventrues, assez étroitement adnées. Elles sont de couleur gris rosé très pâle et le long de leur base, elles sont nettement brun pâle. À maturité, elles mesurent 0,3 à 0,5 cm de large et sont ventrues, assez largement adnées. Elles sont pâles, au début de couleur chocolat pâle, plus brunâtre près de la base et à l'extrémité plus sombre avec une arête blanche. La sporée est brun violacé foncé (248) (*voir* **Photo 180**).

✓ Le stipe

Le stipe atteint 2,0 – 6,0 x 0,15 – 0,25 cm. Il est cylindrique, parfois graduellement épaissi près de la base ou seulement avec une base épaissie (0,3 cm). Dans la moitié et les trois quarts supérieurs, il est recouvert d'une couche blanche dense et finement fibrilleuse, brun rougeâtre pâle sur la partie inférieure et plus foncé à la base. Il est sans enracinement, creux. L'apex est pruineux, et la base est fortement strigueuse avec des poils blancs fixant le stipe au substrat (branches mortes) (248) (*voir* **Photo 180**).

✓ La trame hyménophorale

La trame des lames « lavées » dans le NH4OH à 10%, sous loupe binoculaire, est distinctement pigmentée de brun très pâle à partir de la base jusqu'au bord. Aux deux tiers basals des lames, elle est parfois vaguement de plus en plus tachetée de brun jaunâtre en direction de la base (248).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent 7 – 9,5(-10) x (4-)4,5 – 5,5(-6) µm. En vue de face, elles sont ellipsoïdes à ellipsoïdes-ovoïdes, tandis que de profil elles sont ellipsoïdes et aplaties adaxialement à souvent légèrement phaséoliformes ou de forme variée. Elles sont légèrement pâles, et elles apparaissent dans l'eau de couleur jaune avec une trace de rouge. Dans le NH4OH à 10%, elles sont de couleur brun. Dans le KOH à 5%, elles sont de couleur brun sordide, foncé. Elles ne sont pas opaques et possèdent un petit et plutôt indistinct pore germinatif (+/- 1µm), ainsi qu'un petit apex hilaire (127, 248) (*voir* **Figure 181**).

✓ Les basides

Les basides tétrasporiques et clavées font 16 – 19 x 8 – 9,5 µm (127, 248) (*voir* **Figure 181**).

✓ Les cystides

Les pleurocystides ont des dimensions de (25-)30– 60(-70) x 9 – 17,5(-20) µm et sont nombreuses. Elles prennent une morphologie fusoïde à sub-lagéniforme avec un pédicelle court et assez large, un apex sub-obtus ou sub-aigu. Enfin, elles arborent une paroi mince, pratiquement incolore dans le NH4OH à 10 % et ne présentent pas de dépôt cristallisé bleu-vert dans celui-ci (127, 248) (*voir* **Figure 181**).

Les cellules marginales rendent l'arête stérile. Cette arête est densément remplie de nombreuses cheilocystides pleurocystidioïdes, non mucronées, atteignant 20 – 60(-70) x 10-17,5(-20) µm. En quantités égales ou supérieures, se trouvent des

cellules sphéropédonculées et clavées assez grandes atteignant 20 – 30 x 10 – 12,5 µm. Toutes les cellules sont à parois minces et incolores (127, 248) (*voir* **Figure 181**).

✓ La trame hyménophorale

La trame hyménophorale dans le NH4OH à 10%, sous microscope, est distinctement brune à partir du pigment membranaire, en particulier dans les deux tiers basaux des lames, avec de nombreux *septa* jaunes et de minuscules incrustations pigmentaires (248).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est formé de 3 à 4 couches profondes de cellules subglobuleuses faisant 25 à 50 µm de diamètre (248). Il ne possède pas de poils. Le voile n'est pas constitué d'éléments globuleux (127). J'ai pu constater la présence d'un pigment intracellulaire et pariétal zébrant.

✓ Le *stipitipellis*

Sur les coupes, le stipe présentait de nombreuses boucles et un pigment pariétal sur des hyphes larges de 15 à 20 µm. La base du pied présentait des hyphes sans revêtement celluleux.

- Habitat et type trophique

C'est un saprotrophe et un saprotrophe lignicole (113). Il est grégaire et pousse sur le sol, sur des branches mortes (*Ulmus*) ou sur des tas d'ordures (127, 248).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Psathyrella senex* a été récolté en octobre 2021 sur la parcelle 910 (**Tableau 102**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV071021-12-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Psathyrella senex*** (Peck) A.H. Smith

Tableau 102 : Observations de *Psathyrella senex* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Discussion

L'échantillon fut décrit *Psathyrella senex* au sens de Melzer et de Kits.



Photo 180 : Photographies de *Psathyrella senex*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de N. VERDIN.

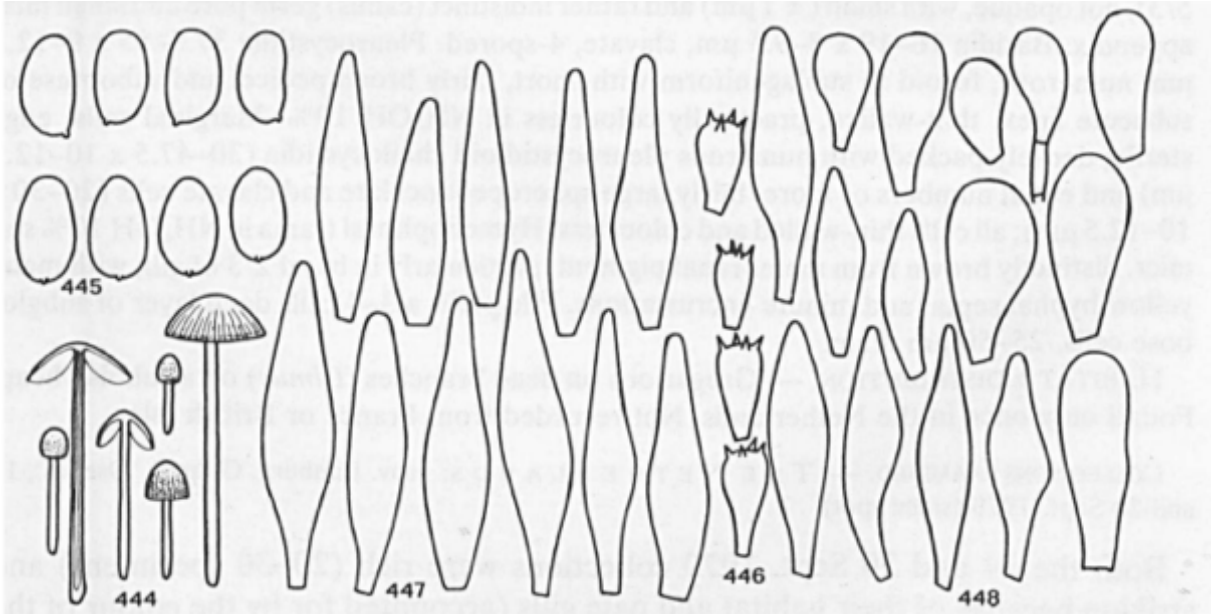


Figure 181 : Illustration des caractères macroscopiques et microscopiques de *Psathyrella senex.*
444 : sporophore ; 445 : spores ; 446 : basides ; 447 : pleurocystides ; 448 : cheilocystides.
Source : dessin tiré de (248).

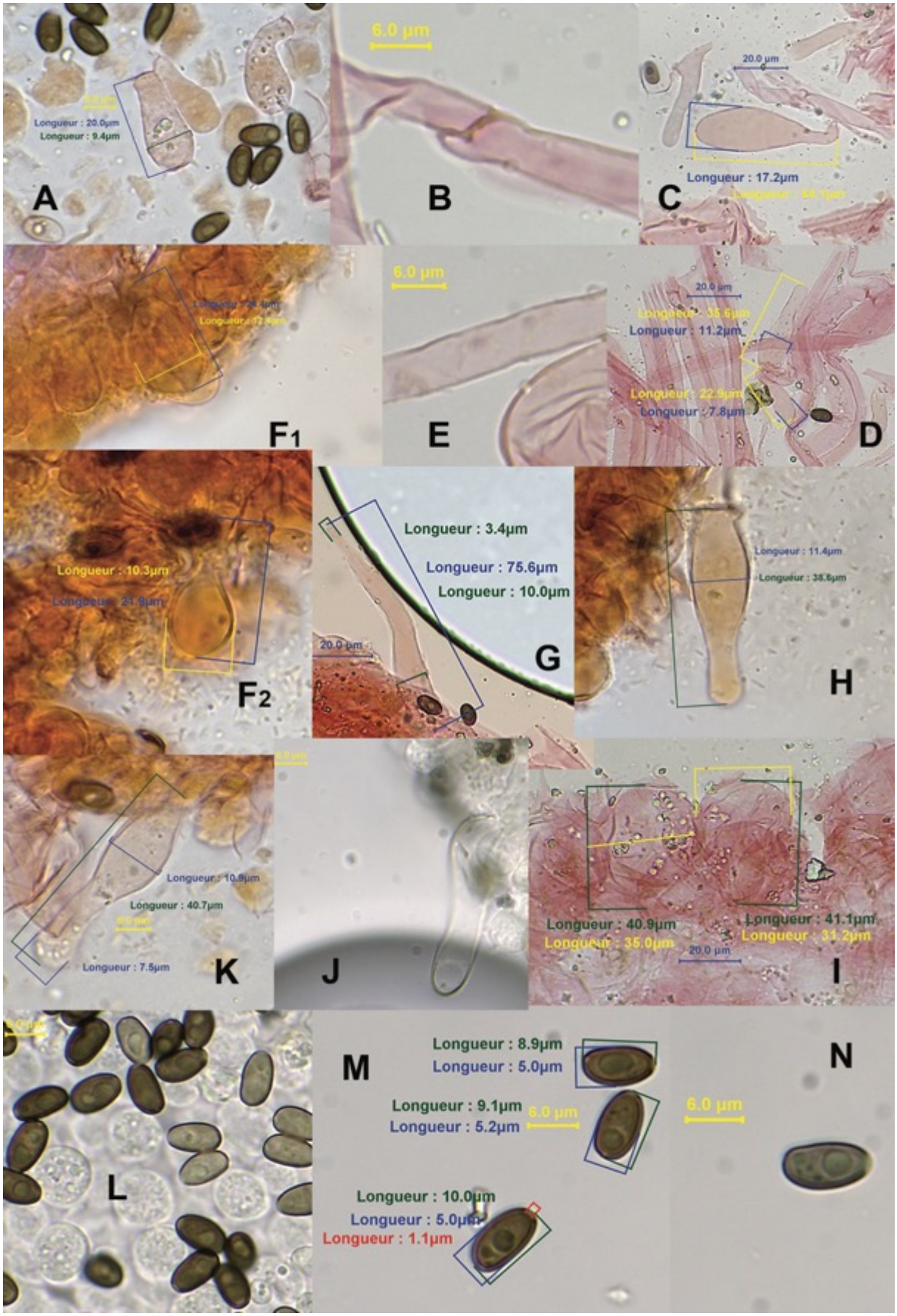


Photo 181 : A : baside ; B : boucle ; C : caulocystides ; F_1 à F_2 : cellules sphéropédonculées ; G : poil du *stipitipellis* ; H : cheilocystides ; I : *pileipellis* ; J : pleurocystides dans l'ammoniaque ; K : pleurocystides ; L : spores dans l'ammoniaque ; M : spores dans le rouge Congo ; N : spore dans le KOH 5%.
Photographies de X. CZECH.

- ***Psathyrella sp*** **(non confirmé)**

  - Description macroscopique

L'espèce est de petite taille. Elle est dotée d'un chapeau de couleur beige, sûrement hygrophane.

Les lames sont non libres plutôt décurrentes de couleur brune et à arêtes blanches et stériles. La sporée est sombre, brune ou plus ou moins rouille.

Le stipe est central, grêle, fragile, de petite taille atteignant 2 cm de long. Il présente un apex blanc et brun à la base (*voir* **Photo 182**).

  - Description microscopique

Les spores sont brunâtres dans le rouge Congo. Elles sont ovoïdes, subelliptiques. Elles sont dotées d'un pore germinatif bien distinct et de 1,5 µm de large maximum. Elles ont pour dimensions (5,5-)6 – 7 x 9,5 – 11,7 µm. La paroi des spores est épaisse jusqu'à 0,9 µm. Elles sont pâlissantes dans le KOH à 5 %. Les spores contiennent principalement une vacuole au contenu huileux (*voir* **Photo 183**).

Les basides sont tétrasporiques. Elles mesurent de 25 – 32 µm x 12 – 12,5 µm et 5 à 6 µm de large à la base (*voir* **Photo 183**).

L'hyménium est composé de cheilocystides clavées et de cheilocystides pleurocystidioïdes, qui peuvent être mucronées, lagéniformes ou encore sub-capitées. Des pleurocystides lagéniformes, capitées et utriformes sont également présentes (*voir* **Photo 183**).

Ces cheilocystides mesurent 22 – 40 x 6,1 – 15 µm avec un apex de 4 – 10 µm de large. Les cheilocystides clavées sont plus petites et mesurent 7,6 µm de long et 9,4 µm de large. Les pleurocystides mesurent jusqu'à 50 µm de long et 16 µm de large. Parfois, les cystides sont dotées d'incrustations sur leur paroi (*voir* **Photo 183**).

La trame hyménophorale comporte des pigments incrustants. Un pigment pariétal de couleur jaune brunâtre peut-être présent dans des hyphes à la paroi épaisse, atteignant les 1 µm d'épaisseur. Le *stipitipellis* arbore également la même pigmentation, en plus de la présence d'un pigment intracellulaire (*voir* **Photo 183**).

Le *stipitipellis* contient des caulocystides clavées d'une taille de 14,8 x 9,0 µm et également des caulocystides cylindriques, lagéniformes à sub-capitées allant de 27,5 µm à 66,1 µm de longueur pour une largeur de 7,1 à 11,6 µm de large. Elles sont, la plupart du temps disposées en grappes (*voir* **Photo 184**).

- Habitat et type trophique

Elle fut observée sur pelouse calcicole.

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Psathyrella sp* a été récoltée en octobre 2020 sur la parcelle 910 (**Tableau 103**).

Code inventaire :	Localisation	Date : (A-M-J)	Parcelle	Taxon retenu :	Notes :
CV221020-2-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Psathyrella sp***	non confirmé

Tableau 103 : Observations de *Psathyrella senex* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.



Photo 182 : Photographies d'une *Psathyrella sp*. RNN de Wavrans-sur-l'Aa. Photographies de N. VERDIN.

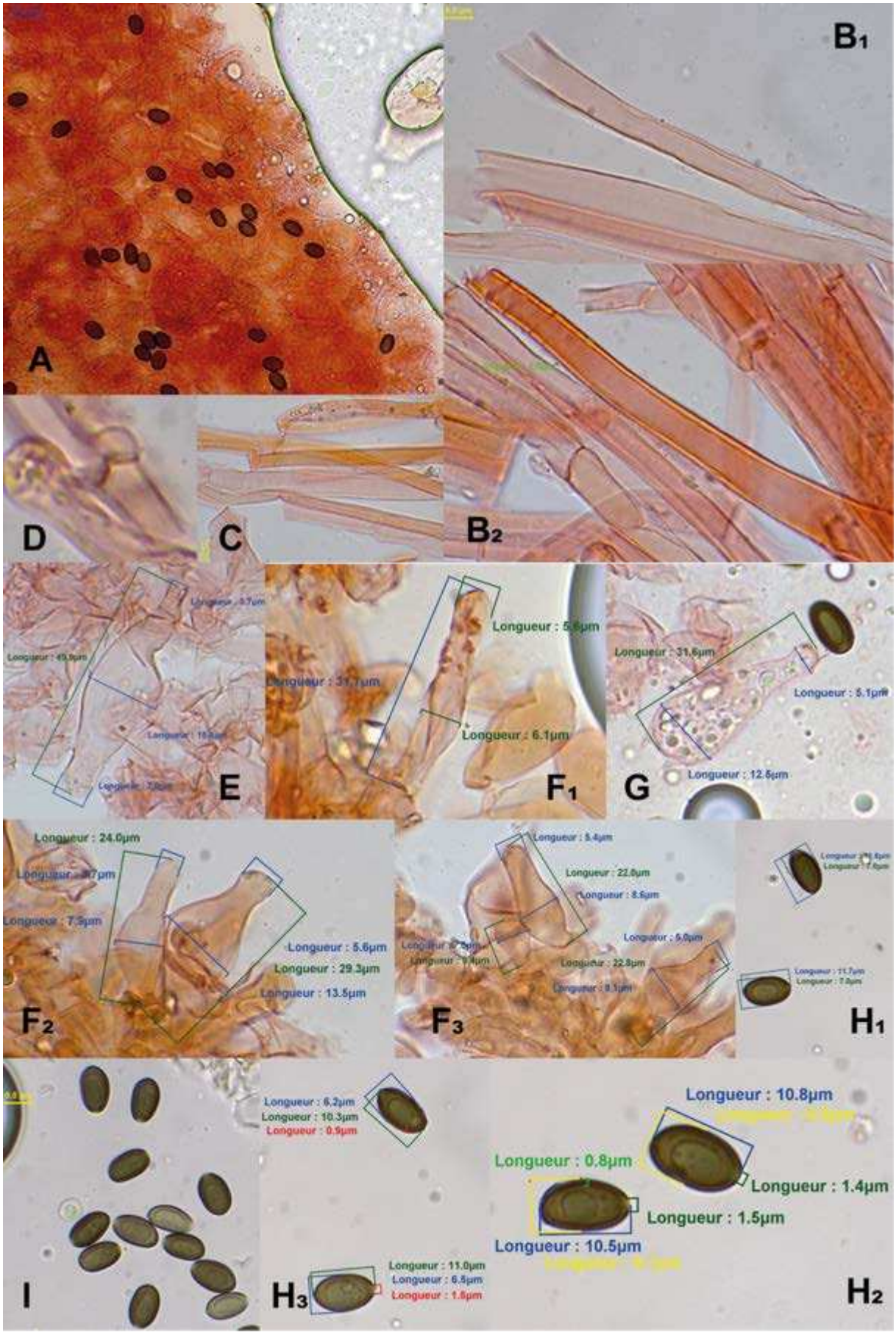


Photo 183 : A : *pileipellis* ; B_1 et B_2 : pigment pariétal de couleur jaune brunâtre d'hyphes à paroi épaisse ; C : pigment intracellulaire ; D : boucle ; E : pleurocystide ; F_1 à F_3 : cheilocystides ; G : baside ; H_1 à H_3 : spores ; I : spores dans le KOH à 5 %.
Photographies de X. CZECH.

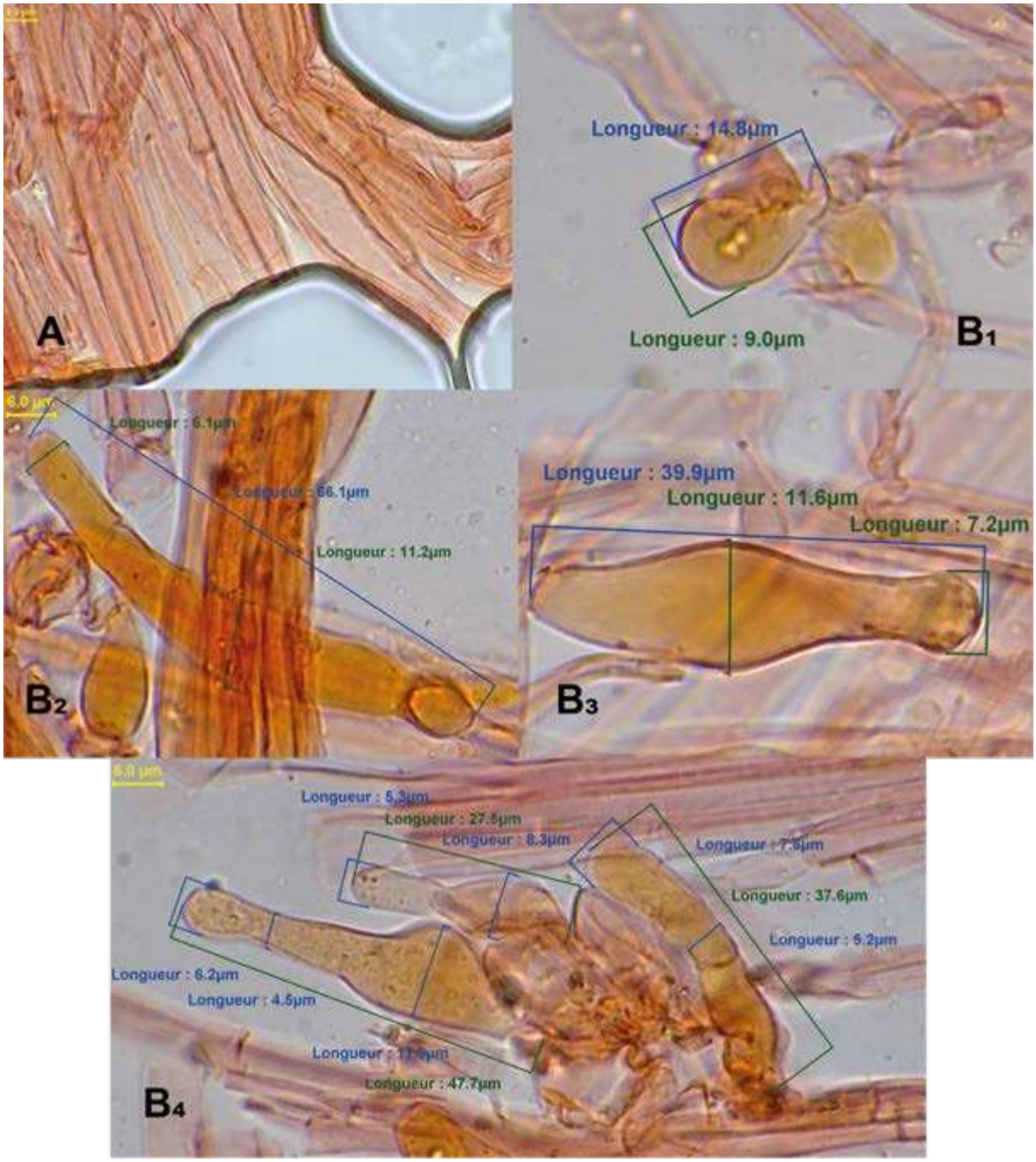


Photo 184 : A : *stipitipellis* ; B_1 à B_4 : caulocystides.
Photographie de X. CZECH.

6.1.8. Les *Strophariaceae*

6.1.8.1. Rappels généraux sur les *Strophariaceae*

La famille des *Strophariaceae* appartient à la division des *Basidiomycota*, à la classe des *Agaricomycetes* et à l'ordre des *Cortinariales* (**Tableau 104**) (70, 74, 113).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basydiomycota	*Agaricomycetes*	*Cortinariales*	*STROPHARIACEAE*

Tableau 104 : Place des *Stroophariaceae* dans la classification phylogénique.

Cette famille des *Strophariaceae* a peu changé dans sa classification dans le temps, mais son découpage a tout de même évolué. Ainsi, quelques genres traditionnels se sont vus amputer de certaines sections relevées au rang de genre et reclassées dans la phylogénie. Subséquemment à cette reclassification, les *Stropharia* se sont vues retirer les *Leratiomyces* et les *Protostropharia*, les *Hypholoma* des *Bogbodia*, enfin le genre *Pholiota* a perdu les *Flammula* et les *Hémistropharia* (70, 113).

Nonobstant, la famille des *Strophariaceae* s'est vue ajouter le genre *Agrocybe,* anciennement classé dans les *Bolbitiaceae* et la distinction des *Agrocybe* et des *Cyclocybe* qui pour ces derniers ont des spores non porées. Les *Strophariaceae* ont également de nouveaux genres décrits comme les *Romagnesiella* issus du genre *Galerina* (70, 113).

De manière globale, se distinguent au sein de la famille des *Strophariaceae* :

- Les genres à sporée plutôt brune
  - ✓ Les agrocybes

Les *Agrocybe* sont composés des genres aux spores porées et les *Cyclocybe* aux spores non porées. Les *Agrocybe* comportent environ quarante espèces. Ils sont caractérisés par une silhouette collybioïde à tricholomoïde, d'un revêtement sec et souvent nettement ridulé à craquelé. Leurs couleurs sont variables (blanc, ocre, jaune, brun). Ils sont composés de lames largement adnées, brunes assez ternes à maturité et d'un pied nu ou parfois annelé (70, 74, 113, 249).

  - ✓ Les pholiotes

Les pholiotes sont des espèces moyennes ou assez grandes, souvent cespiteuses sur bois (saprotrophes), à voile partiel (armille avec anneaux ascendant ou parfois d'une cortine). Elles présentent des silhouettes collybioïdes à tricholomatoïdes. Elles sont composées des genres (70, 74, 113) :

- *Kuehneromyces*, qui comporte généralement un chapeau nettement discolore avec un centre de couleur miel au bord brun de datte associé à une armille souvent nettement écailleuse (70, 74, 113) ;

- *Pholiota* (50 espèces), composé globalement d'espèces avec un chapeau et un pied écailleux, parfois lisse, d'un revêtement sec ou plus souvent visqueux, avec un pied généralement arqué ou excentré et des lames adnées ou échancrées (70, 74, 113) ;

- *Romagnesiella* (70, 113).

- Les genres à sporée plutôt noire à violacée

✓ Le genre *Deconica* (30 espèces)

Il est issu du genre *Psilocybe* et se caractérise par des lames largement adnées ou pentues, et sombres à maturité. Il s'agit bien souvent de petites espèces saprotrophes, lignicoles, herbicoles ou fimicoles (coprophiles) (70, 74, 113).

✓ Le genres *Hypholoma* représentant les hypholomes (15 espèces)

Les hypholomes se définissent par la présence d'une cortine. Ce sont des espèces soit mycénoïdes graminicoles ou poussant sur des mousses, soit des espèces lignicoles, généralement cespiteuses, collybioïdes avec des couleurs allant du jaune au orange briqueté (70, 74, 113).

✓ Le genre *Stropharia* correspondant aux strophaires (15 espèces)

Ce sont des saprotrophes humicoles ou fimicoles, de silhouettes collybioïdes à tricholomatoïdes, couramment associées à un voile souvent plus abondant (généralement annuliforme et fragile) et à un chapeau fréquemment lubrifié à visqueux, parfois sec, hygrophane et non strié, de couleur jaune ou vert-de-gris. Les lames sont adnées à échancrées (70, 74, 113).

✓ Autres genres

Enfin il existe les genres *Hemistropharia*, *Leratiomyces*, *Bogbodia*, *Phaeonematoloma*, *Protostropharia* (70, 113).

6.1.8.2. Les *Strophariaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Strophariaceae* relevées sur le site est répertorié dans le (**Tableau 105**).

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
STROPHARIACEAE	***Agrocybe***	*Agrocybe vervacti*
	Stropharia	*Stropharia caerulea*
	Deconica	*Deconica coprophila*

Tableau 105 : Synthèse des espèces appartenant aux *Strophariaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Agrocybe vervacti* (Fr.) Singer : l'agrocybe jaune**

- Description macroscopique

✓ Le chapeau

Le chapeau, d'un diamètre de 1 à 4 cm à maximum 5 cm, est de couleur jaune fauvâtre, ocre jaune assez vif à jaune-brun et à marge plus pâle, blanchâtre à jaunâtre. Il a tendance à pâlir au sec. Le *pileus* est ridulé ou cabossé (54, 113, 228, 249). Le revêtement est parfois brillant à l'état sec et légèrement visqueux à l'état humide. La forme du chapeau est au début hémisphérique, puis plan-convexe, aplanie ou occasionnellement obtusément umbonée (228, 249). La marge du chapeau présente parfois quelques restes vélaires (249) (*voir* **Figure 182**, **Photo 185**).

✓ Les lames

Les lames sont larges (0,35 à 0,6 cm), subventriceuses et adnées avec une couleur beige clair, brun pâle avec parfois une teinte violacée au début, puis brunâtre plus foncée avec des reflets plus pâles (54, 228, 249). Selon les auteurs, les lames sont éloignées, adnexées à adnées ou émarginées, occasionnellement décurrentes par une légère dent et portent une arête denticulée claire presque blanche (228, 249) (*voir* **Photo 185**).

✓ Le stipe

Le stipe, atteignant (1,5-)2 à 4 cm de long voire 6 cm maximum pour 0,3 à 0,5 cm de diamètre, est de couleur blanchâtre à crème ocracé pâle, puis brun jaunâtre pâle par la base. Il est d'aspect fibrillo-soyeux mais non poudré (54, 113, 228, 249). Certains auteurs estiment que l'apex du stipe peut être subpruineuse et sa base parfois légèrement tomenteuse. Ce stipe ne présente pas d'anneau (249). Il est cylindrique

souvent quelque peu flexueux, d'abord plein puis creux (fistuleux) avec l'âge et un peu élargi vers le sommet (228, 249) (*voir* **Figure 182**, **Photo 185**).

✓ La chair

La chair mince de cet *Agrocybe* est pâle (54, 228), blanchâtre à crème pâle avec une odeur non typique à sucrée et une saveur douce (228, 249).

- Description microscopique

✓ Les basides

Les basides sont cylindriques à clavées de 24 à 30 µm de long sur 6 à 8,0(-10) µm de large. Elles sont bisporiques à tétrasporiques et bouclées à la base (228) (*voir* **Figure 182**, **Photo 186**).

Sur l'échantillon récolté, les basides pouvaient mesurer jusqu'à 37 µm de long et posséder de longs stérigmates pouvant atteindre les 6 µm.

✓ Les spores

Les spores sont ellipsoïdales à oblongues, généralement ovoïdes, à parois épaisses jusqu'à 0,8 µm, lisses et de couleur brun clair. Le pore germinatif est peu net, étroit jusqu'à 0,5 µm, voire absent. Elles mesurent (6,5-)7,5 – 8,5(-10,5) x 5,0 – 6,0 x 5,0(-6,0) µm (228, 249). Des inclusions uni ou bi-guttulées jaune-brun sont parfois observables (249). Lors des observations microscopiques de l'échantillon, j'ai pu constater un apicule plutôt excentré (*voir* **Figure 182**, **Photo 186**).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis*, d'une épaisseur de 50 à 65 µm, est de type hyménodermique. Il est constitué de cellules clavées à ellipsoïdes de 15 à 30(-40) µm par 7 à 15(-20) µm. contenant un pigment intracellulaire jaune pâle. Ce *pileipellis* est entremêlé à de très rares et éparses piléocystides lagéniformes, parfois sub-capitées, à parois minces, avec un contenu incolore ou brunâtre. Ces piléocystides mesurent 40 à 45 µm de long par 8,5 à 10 µm de large à la base et 10 µm par 2,0 µm à l'apex (228, 249) (voir **Figure 182**, **Photo 186**).

Les hyphes composants la cuticule ont des cloisons non bouclées (228).

Le *subpellis* est composé quant à lui d'éléments rectangulaires arrondis de 5,0 à 20 x 5,0 à 11 µm passant progressivement dans la *pileitrama* (249) (voir Figure 182).

✓ Les cystides

Les bords des lames sont hétérogènes car, en plus des basides, elles présentent également d'abondantes cheilocystides lagéniformes, ventrues, à sommet élargi et sub-capité. Celles-ci mesurent de 20 – 50 µm de long sur 5,0 – 13 µm de

large à la base, et de 1,5 à 2,5(5,0) µm de large à l'extrémité (228, 249). Parfois l'extrémité est bi-apiculée ou comporte des projections en forme de doigts. Ces cheilocystides sont incolores et possèdent une paroi mince (249) (voir Figure 182, Photo 186).

Des pleurocystides lagéniformes, semblables aux cheilocystides, sont très exceptionnellement présentes de manière dispersée (228, 249).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipipellis* (revêtement du stipe) est légèrement gélatinisé avec des hyphes cylindriques non ramifiées, mesurant de 2,0 à 5,5 µm de large. Elles comportent un pigment pariétal jaune pâle. Ces hyphes du *stipipellis* présentent de nombreuses boucles comme pour celles du *stipititrama* (chair du pied), ou à la base des basides et des cheilocystides. Ces boucles sont rares dans le *pileitrama* (chair du chapeau) (249) (*voir* **Figure 182**, **Photo 186**). Des caulocystides au sommet du pied seraient observables selon certains auteurs (228).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe pousse de manière solitaire ou en petits groupes dans les terri-graminicoles, prairies et pelouses, parfois sur sol sableux ou en bordure de chemin (54, 113, 228, 249). Il est observable en été et en automne (228).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'*Agrocybe vervacti* a été inventorié en novembre 2021, sur la parcelle 910 (**Tableau 106**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV111121-17-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Agrocybe vervacti*** (Fries) Singer

Tableau 106 : Observations de *l'Agrocybe vervacti* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Cette espèce fut également répertoriée dans d'autres départements comme la Somme, le Nord et l'Oise (113).

- Commentaires

Cette espèce bien que, n'appartenant pas à la Liste rouge, n'est pas très fréquente et peut être considérée comme rare en Europe occidentale malgré son caractère cosmopolite (4,115,225).



Photo 185 : Photographies d'*Agrocybe vervacti*.
Photographies de X. CZECH.

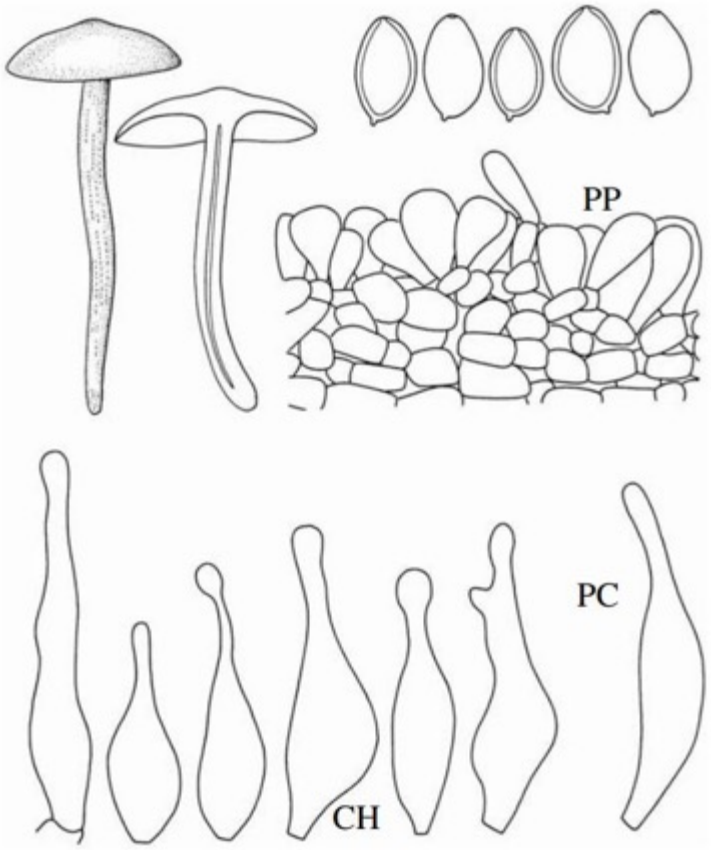


Figure 182 : Schéma des cheilocystides (CH), piléocystides (PC), spores et du pileipellis (PP) de l'*Agrocybe vervacti.*
Source : figure tirée de (249).

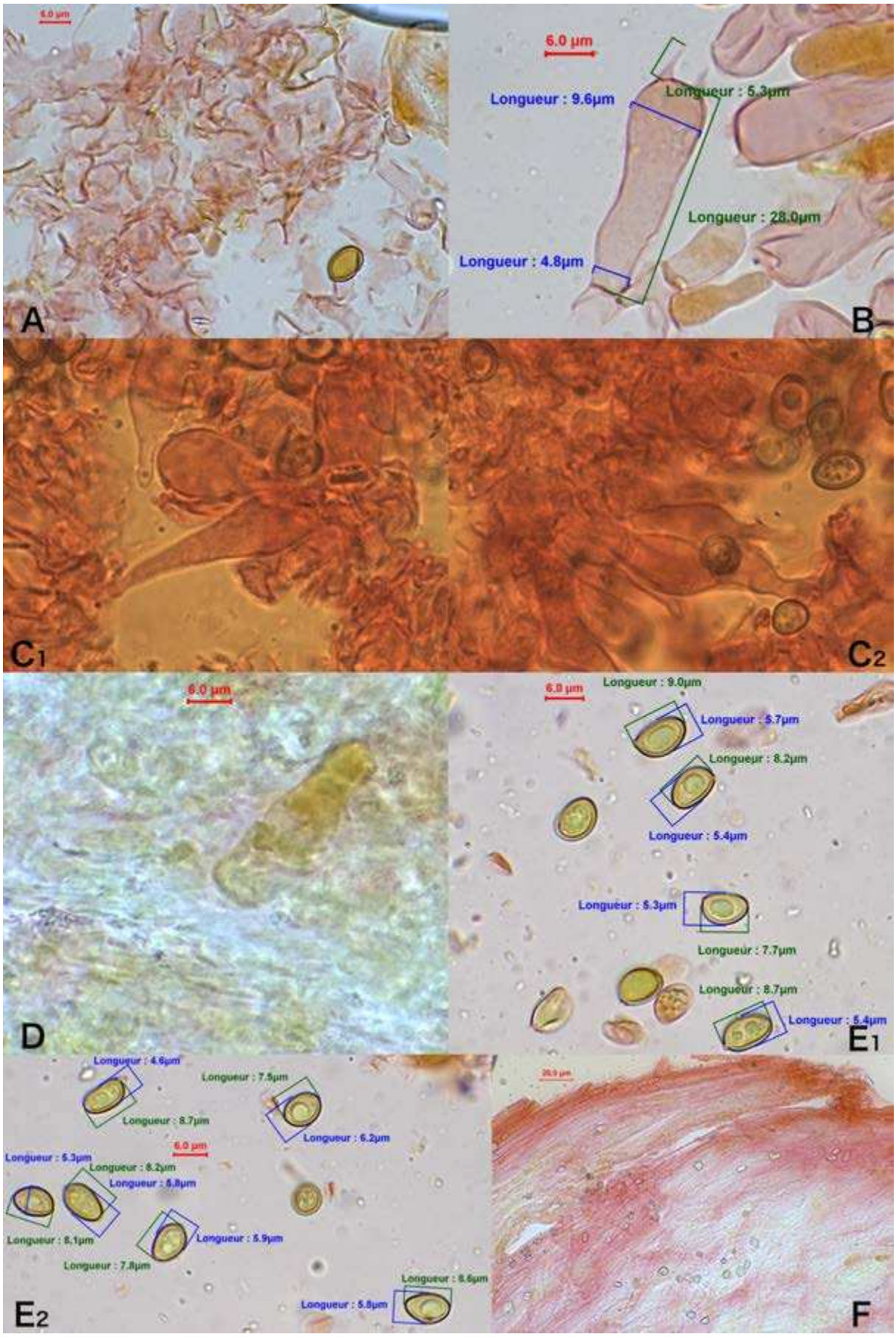


Photo 186 : A : *pileipellis* ; B : baside ; C_1 à C_2 : cheilocystides et pleurocystides ; D : piléocystides ; E_1 à E_2 : spores ; F : *stipitipellis*.
Photographies de X. CZECH.

- ***Stropharia caerulea* Kreisel [= *Stropharia cyanea* (Bolt.) Tuomikoski] : la strophaire bleue**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Le chapeau est verdâtre bleuté pâle, turquoise, puis décolore en jaune-vert bleuâtre à ocre-jaunâtre avec une zone marginale blanchâtre avec toujours des nuances bleu-vert. Il est visqueux avec une pellicule gélatineuse. La pellicule est séparable, lisse, brillante lorsqu'il est sec. La marge est appendiculée par peu de restes véliques floconneux, squamuleux à l'état jeune. Elle se retrouve rapidement nue car elle est facilement lavée. Cette marge est longtemps infléchie et obtuse. Le chapeau mesure de (1,0-)1,5 à 5,5 cm et peut atteindre jusqu'à 8 cm de diamètre. Au départ, il est hémisphérique à conico-convexe, puis convexe pour s'aplanir obtusément ou rarement à plan concave. Généralement il présente un umbo large et bas (54, 84, 113, 211, 228, 242, 257) (*voir* **Figure 183**, **Photo 187**).

✓ Les lames

Les lames sont de couleur ocre rosé pâle puis chamois purpurin pâle avec une arête subconcolore à concolore (54, 84, 113, 257). Les lames sont émarginées, adnées à légèrement décurrentes par une dent (211, 228). Elles sont segmentiformes ou ventrues et moyennement espacées à serrées (242). La sporée obtenue est brun-violet à noir-violet selon les auteurs (70, 242) (*voir* **Photo 187**).

✓ Le stipe

Le stipe, de 10 cm de long sur 1,5 cm de diamètre, est moins voilé que chez *Stropharia aeruginosa*. Il présente seulement un anneau fugace floconneux, peu membraneux et plus ou moins cortinoïde. Le pied peut parfois comporter à la base du pied des rhizomorphes ou rhizoïdes blancs. Le stipe est cylindrique et légèrement effilé ou élargi à la base, sec, de couleur bleuté verdâtre, fibrillo-floconneux, rigide et cassant, plein à fistuleux, creux et doté de méchules de couleur blanchâtre. La base est souvent feutrée de blanc (54, 58, 84, 113, 228, 242, 257) (*voir* **Figure 183**, **Photo 187**).

✓ La chair

La chair de la strophaire bleue est bleutée dans le pied à ocracée par zone (54, 211) et blanche dans le chapeau. La saveur est douce et l'odeur est un peu herbacée (211).

- Description microscopique

✓ Les cystides

L'arête des lames présente des cheilochrysocystides en abondance rendant l'arête stérile, mais elle ne présente aucune cheilocystide normale (58, 257). Ces cheilochrysocystides font 30 à 55 µm de long sur 4 à 20 µm de large et sont de formes clavées, clavées-mucronées ou lagéni-fusiformes (211, 242) avec un col de 2,0 à 5,0 µm de large. Il n'y a pas de cheiloleptocystides. Les pleurochrysocystides font 40 à 60 µm de long pour 5,0 à 18 µm de large. Elles possèdent également un rostre large de 2,0 à 4,0 µm (242) (*voir* **Figure 183**, **Photo 188**, **Photo 189**).

✓ Les basides

Les basides sont cylindriques, clavées, tétrasporiques et bouclées. Elles mesurent 24 à 40 µm de long sur 6,5 à 12 µm de large (228, 242) (*voir* **Photo 189**).

✓ Les spores

Les spores mesurent (7-)8 – 9(-10) x 4,0 - 5(-6) µm. Elles possèdent un pore germinatif peu visible ainsi qu'une paroi lisse et épaisse (58, 211, 228, 257). Elles sont de forme ellipsoïdale à subovoïde (211, 257). Elles sont elliptiques à oblongues en vue latérale et ovoïde en vue frontale (242). Elles prennent une couleur brun pâle dans l'eau (242) (*voir* **Figure 183**, **Photo 189**).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est fortement gélifié. C'est un ixocutis avec des transitions vers l'ixotrichoderme atteignant 1000 µm d'épaisseur. Il est constitué d'hyphes cylindriques, hyalines associées à un pigment incrustant-zébrant et de pigments membraneux. Elles sont disposées de manière parallèle. Elles sont de plus, couchées, dressées et irrégulièrement enchevêtrées. Elles font 2 à 7 µm de diamètre et présentent de nombreuses boucles (211, 228, 242). Les extrémités des hyphes sont généralement un peu élargies et clavées (228) (*voir* **Photo 188**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis d'hyphes étroites, cylindriques de 4,0 à 9,5 µm de large. Des caulocystides sont présentes au sommet du stipe généralement sous forme de chrysocystides clavées parfois mucronées et d'une taille allant de 20 à 45 µm de long pour 4 à 16 µm de large. Des acanthocytes* sont également présents à la base du stipe (242) (*voir* **Photo 188**).

✓ Les boucles

Les boucles sont présentes en abondance dans tous les tissus du sporophores (242) (*voir* **Photo 189**).

- Habitat et type trophique

Stropharia caerulea est une espèce saprotrophe (113) qui se développe de façon isolée ou en petits groupes, dans des sols riches ou pauvres, perturbés comme les lieux rudéralisés, les décharges, les bords de routes, ou bien dans des lieux sub-héliophiles, les sous-bois, sous feuillus, sur l'herbe morte, surtout dans les ourlets nitrophiles et les orties (54, 58, 84, 211, 242, 257).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Stropharia caerulea* a été inventoriée en octobre 2020, sur la parcelle 910 (**Tableau 107**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221020-12-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Stropharia caerulea*** Kreisel

Tableau 107 : Observations de *Stropharia caerulea* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Cette strophaire est très courante, parfois assez commune à rare dans certains milieux. Elle a également été observée dans l'Aisne, la Somme, l'Oise et le Nord (54, 113).

- Commentaire

L'espèce *Stropharia caerulea* peut être confondue avec *Stropharia aeruginosa*. Nonobstant, le chapeau de cette dernière présente davantage de flocons vélaires à la marge, noyés dans le mucus. Les lames sont pâles, puis violacées à noirâtres avec une arête blanche composée de cheilocystides capitées. Le stipe présente un anneau ample membraneux plus résistant et qui est garni de rhizoïdes abondants à la base (54, 58, 113, 211, 242).

Stropharia pseudocyanea diffère de *Stropharia caerulea* par l'absence de chrysocystides le long de l'arête des lames (242).



Photo 187 : Photographies de *Stropharia caerulea*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de N. VERDIN.

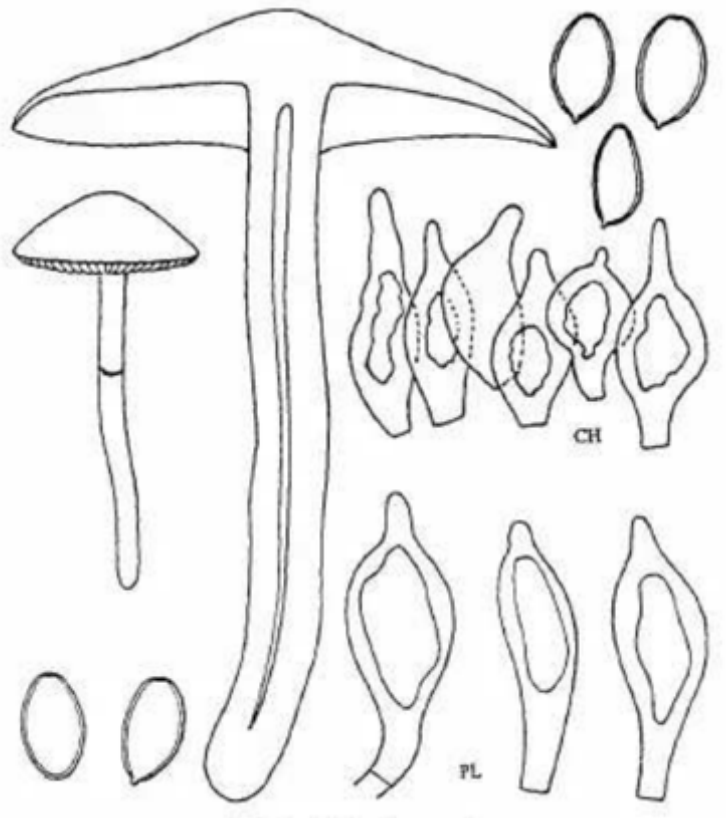


Figure 183 : Représentation de *Stropharia caerulea*.
Source : dessins tirés de (242).

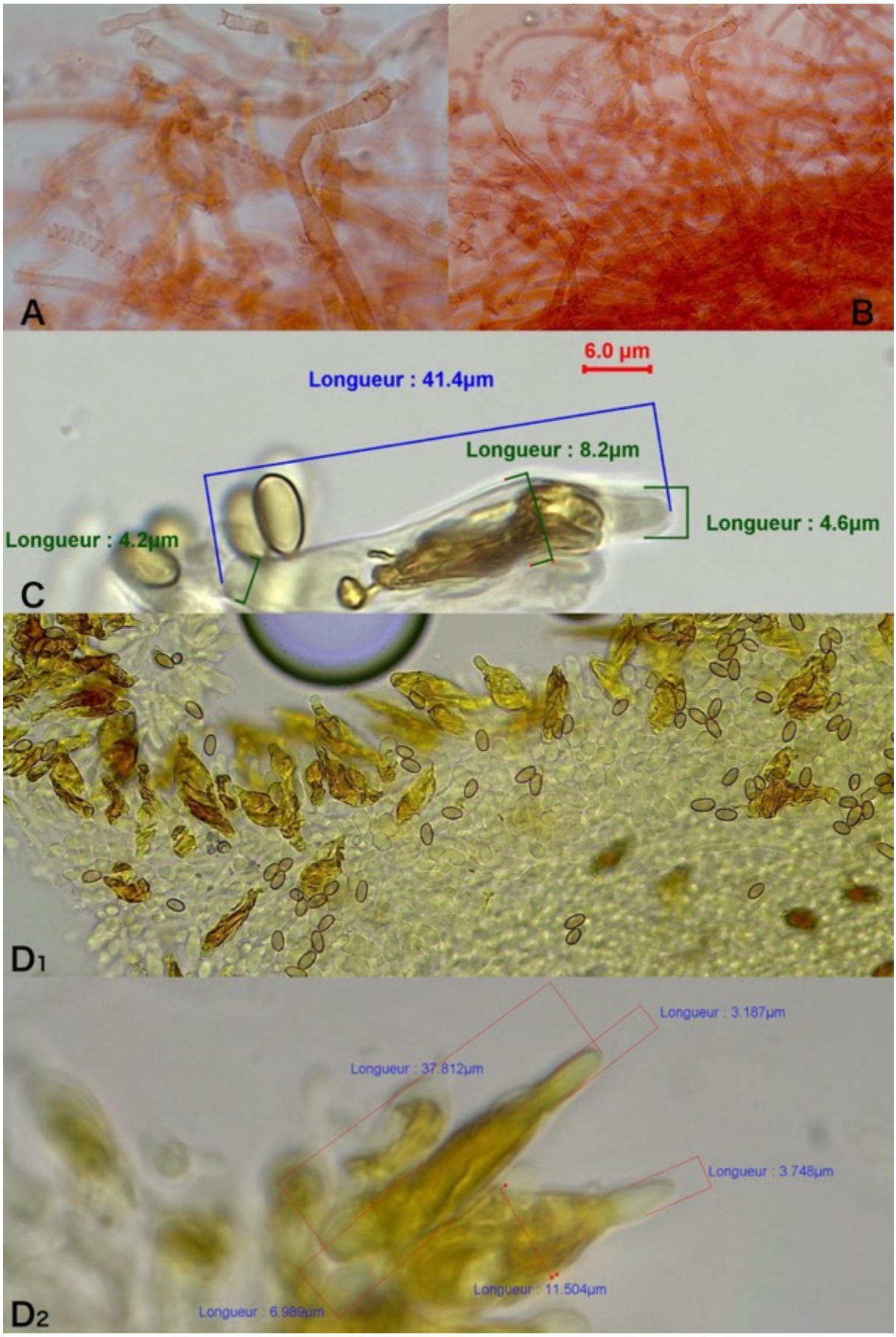


Photo 188 : A : pigment pariétal incrustant zébrant ; B : pileipellis ; C : caulocystides dans le Melzer ; D_1 à D_2 : cheilochrysocystides dans le Melzer.
Photographies de X. CZECH.

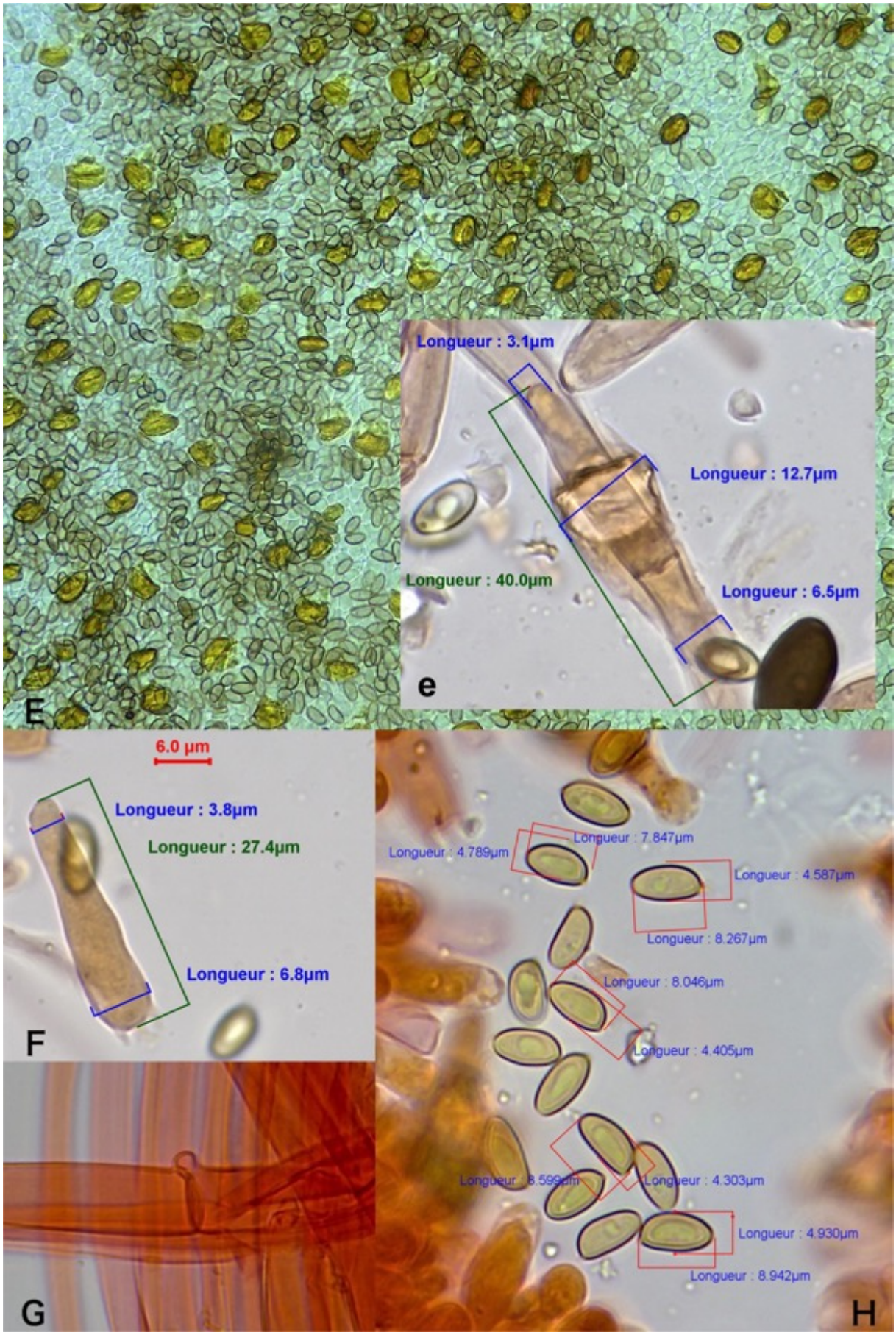


Photo 189 : E : pleurochrysocystides dans Melzer ; e : pleurochrysocystide ; F : baside ; G : boucle ; H : spores.
Photographies de X. CZECH.

- ***Deconica coprophila* (Bull.) P. Karsten : le psilocybe coprophile**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Le chapeau, de 0,2 à 2,5 cm de diamètre, est hémisphérique à convexe avec une involuté. Quelquefois, il présente une marge légèrement crénelée, et légèrement expansée avec l'âge. Le chapeau est hygrophane. Lorsqu'il est humide, il est brun rougeâtre foncé à jaune brun foncé (242, 257), et plus pâle à crème vers le bord (228). Il est strié de la marge à la moitié du rayon par transparence et gras-visqueux. En séchant il est plus pâle, à brun jaunâtre, avec de minuscules taches vélaires blanchâtres en surface et adhérentes à la marge. Le chapeau est glabrescent. La pellicule gélatineuse est facilement séparable du reste du chapeau (211, 242) (*voir* **Figure 184**, **Photo 190**).

✓ Les lames

Les lames sont espacées, adnées quelquefois légèrement émarginées avec une légère dent décurrente. Elles sont d'aspect segmentiforme à subventru et triangulaire. Elles mesurent de 2,5 à 5 mm de large. Elles sont de couleur brun pâle puis rougeâtre à brun violacé foncé. L'arête blanchâtre est fimbriée pour certains (58, 242, 257), voire finement floconneuse pour d'autres (228) (*voir* **Photo 190**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure de 0,6 à 4 cm de long par 0,02 à 0,2(-0,3) cm de diamètre. Il est cylindrique, quelquefois élargi à la base, de couleur brun pâle plus prononcée que celle du chapeau. Le stipe est sans voile, il est brun-noir à la base et pruineux au sommet, initialement fibrilleux aux couleurs blanchâtres, subtomenteux ou subsquamuleux en dessous, (242), fistuleux et élastique (228) (*voir* **Figure 184**, **Photo 190**).

✓ La chair

La chair est gris-brun à brun rougeâtre dans le chapeau et brun jaunâtre dans le pied. Elle est pâlissante en séchant. Elle possède une odeur et un goût indistincts ou légèrement farineux (228, 242). La chair est immuable non bleuissante ni verdissante (257).

La sporée obtenue est brun rouge foncé presque noire (58).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores brunes mesurent 10,0 – 14,0(-15) x 6,0 – 9,0 x 5,5 – 8,5(-10) µm. Elles sont lentiformes, hexagonales en vue de face et elliptiques à oblongues en vue de profil. Elles possèdent une paroi plutôt épaisse, de 1 µm d'épaisseur pour les auteurs et jusqu'à 1,5 (-1,8) µm selon les mesures effectuées sur les échantillons récoltés. Elles présentent un large pore germinatif (58, 242, 257) pouvant atteindre jusqu'à 2 µm sur les échantillons observés. Les observations réalisées ont permis de déceler la présence d'un petit apicule centré (242) (*voir* **Figure 184**, **Photo 191**).

✓ Les basides

Les basides mesurent 17 – 29 par 5,0 – 9,0 µm. Elles sont tétrasporiques (242), clavées à cylindriques et bouclées (228) (*voir* **Photo 191**).

✓ Les cystides

Les arêtes des lames sont stériles avec des cheilocystides pouvant atteindre 20 à 40 µm de long par 4,0 à 8,0 µm de large. Elles sont lagéniformes avec un large col de 2,0 à 5,0 µm (228, 242, 257). Leur paroi est plutôt mince (257) (*voir* **Figure 184**, **Photo 191**).

Les pleurocystides sont absentes (242, 257). Toutefois, un échantillon de la collection récolté (code inventaire : CV141120-12-910), présentait sur les lames des pleurocystidioles évoquant des chrysocystides sans coloration intracellulaire jaune. Certaines étaient lagéniformes pédicellées et d'autres ventrues pédicellées avec un léger mamelon obtus. Les dimensions étaient de 30 à 32 µm de longueur, 9 à 10 µm de large pour la partie la plus renflée et un pédicelle de 5 µm de large. Enfin les pleurocystidioles lagéniformes pédicellées présentaient un col de 4,5 µm de large (*voir* **Figure 184**, **Photo 191**).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est un ixocutis à hyphes étroites cylindriques de 2,0 à 5,0 µm de large et comportant un pigment pariétal brun clair (228, 242) observés (*voir* **Photo 191**). Sur les échantillons observés, la pigmentation pariétale prenait parfois l'aspect de plaques régulières allant jusque 3 µm de long. Des pigments intracellulaires ont également pu être observés (*voir* **Photo 192**).

Dans le *subpellis* et dans la trame supérieure, les pigments pariétaux sont minutieusement incrustés (211, 242).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis avec une transition vers un trichoderme irrégulier, composé d'éléments vaguement disposés d'hyphes cylindrique de 3,0 – 9,0 µm de large. Les caulocystides mesurent de 11 à 32 par 3,0 à 7,5 µm. Elles sont subcylindriques à irrégulièrement clavées, en groupe au sommet du stipe (211, 242). Cependant, sur de nombreux échantillons, j'ai pu observer des caulocystides aux dimensions supérieures et aux morphologies variées allant de clavées à subcylindriques, flexueuses, ventrues voire furquées.

✓ Les anses de conjugaison

Les boucles sont abondantes (211, 242).

- Habitat

Cette espèce est saprotrophe coprophile, seule ou grégaire sur les excréments d'herbivores (vaches, chevaux, lapins, brebis, lièvres). Elle pousse à la fois dans les prairies et les forêts ouvertes pâturées. Elle est commune et cosmopolite jusqu'en zone alpine, de mai à novembre (58, 228, 242, 257).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'espèce *Deconica coprophila* a été inventoriée en octobre 2020, sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 108**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-12-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Deconica coprophila*** (Bull.) P.Karst. (cystide problématique)
CV221020-8-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Deconica coprophila*** (Bull.) P.Karst.
CV071120-10-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-07	910	***Deconica coprophila*** (Bull.) P.Karst.
CV111120-14-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Deconica coprophila*** (Bull.) P.Karst.
CV141120-12-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-14	910	***Deconica coprophila*** (Bull.) P.Karst.

Tableau 108 : Observations de *Deconica coprophila* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa au cours de l'inventaire.

Elle a été localisée aussi dans la Somme (113).

- Commentaire

Deconica coprophila est caractérisée par un revêtement avec une striation plutôt noire par transparence et par l'absence d'anneau ou de zone annuliforme sur le stipe. Au microscope, les spores sont hexagonales en vue de face (58).

En revanche *Deconica subcoprophila* possède des spores plus grosses, ellipsoïdes à oblongues et non hexagonales en vue de face (58).

Deconica merdaria diffère par un chapeau plus pâle de couleur plus jaune-brun ou ocre, non strié de manière translucide. Le stipe comporte une zone annuliforme faible à distincte sur le stipe et les spores sont plus courtes que celles de *Deconica coprophila* (58).

- Discussion

En ce qui concerne l'échantillon CV141120-12-910, les caractères macroscopiques et microscopies amènent sans conteste à l'espèce *Deconica coprophila* d'après les clefs utilisées (242, 257). Il serait peut-être judicieux de réaliser une analyse moléculaire pour confirmer le nom d'espèce de cet échantillon puisque je n'ai pas trouvé dans la littérature de mentions de ces pleurocystidioles. Cette observation pourrait faire l'objet d'une hypothétique erreur d'interprétation ou de l'existence d'une éventuelle variété.

L'échantillon CV191119-12-P910 présentait une sporée brune à noir-violet. Les basides étaient tétrasporiques. Les spores présentaient une paroi épaisse et un pore germinatif de 1 µm. L'espace interpariétal était de 1 µm. Les spores étaient amyloïdes, lisses et subhexagonales. Leurs tailles était comprises entre 13 à 14 par 7 à 9 µm. Elles possédaient un petit apicule. Les cheilocystides présentes étaient d'aspect lagéniforme ou pluriventriculé ou encore ventrues avec un long col. Elles mesuraient entre 15 à 24 µm de long, 5 à 8 µm de large à la base et 3 à 4 µm de large à l'apex. Il n'y avait pas de pigmentation visible, ni de chrysocystides. Les boucles étaient présentes. Les différentes clefs utilisées, ont abouti à l'espèce *Deconica coprophila* mais les cheilocystides observées n'avaient pas la morphologie attendue pour cette espèce. Une confirmation par biologie moléculaire ou par comparaison avec le type peut être intéressante.



Photo 190 : Photographies de *Deconica coprophila*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH (photos de gauche) et N. VERDIN (photos de droite).

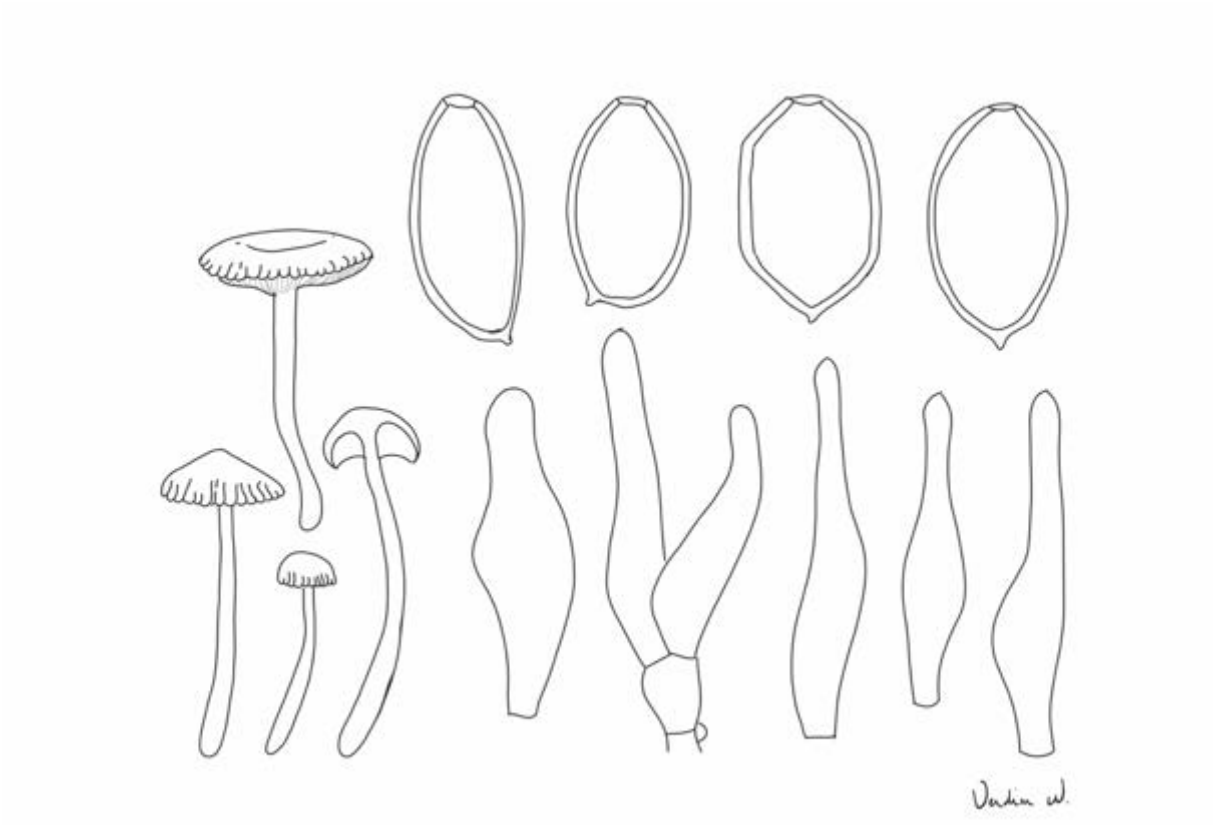


Figure 184 : Représentation de caractères macroscopiques et microscopiques de *Deconica coprophila*.
Source : N. VERDIN, X. CZECH, illustration adaptée de (242).

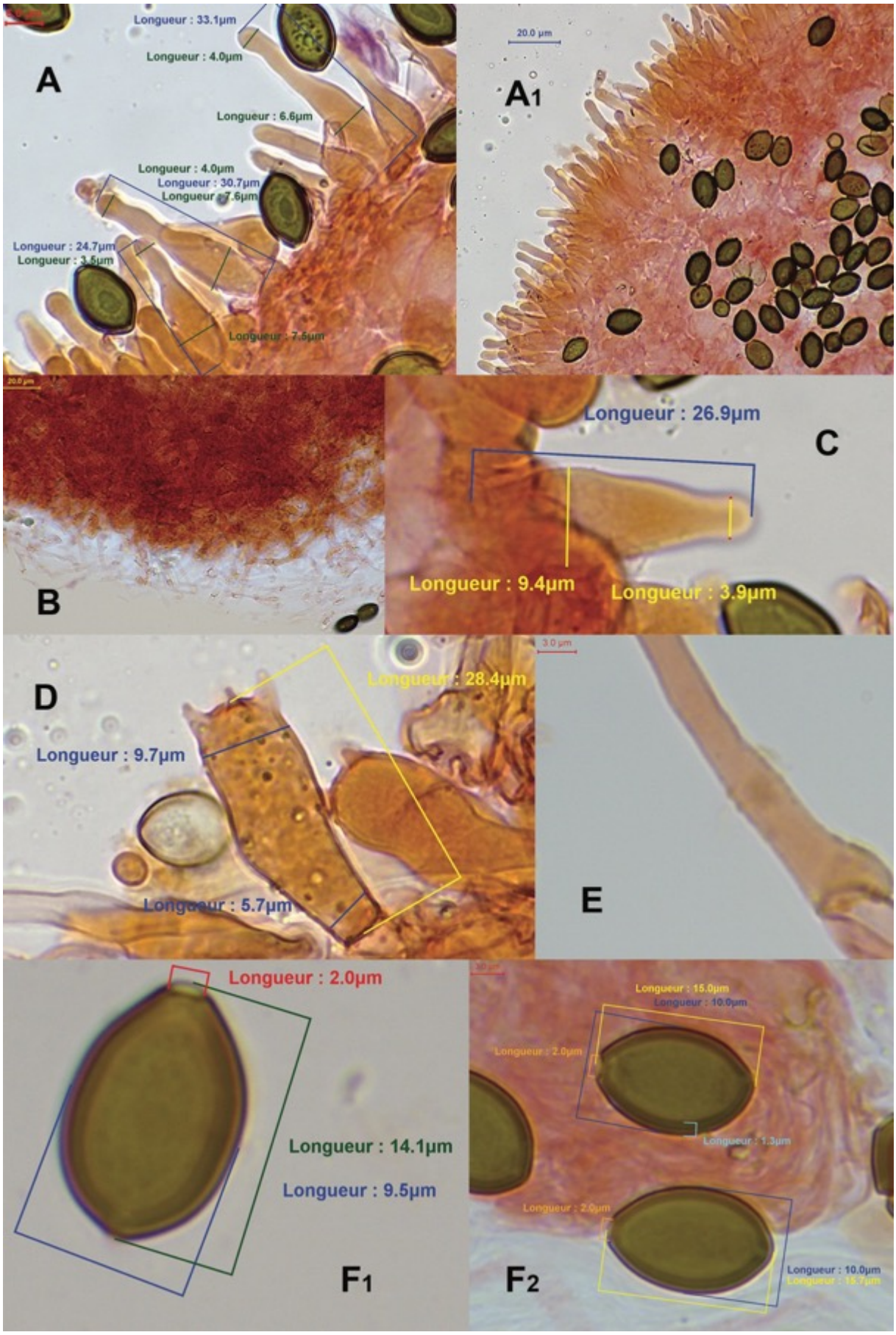


Photo 191 : A et A_1 : cheilocystides ; B : ixocutis ; C : pleurocystidiole ; D : basides ; E : boucle ; F_1 et F_2 : spores.
Photographies de X. CZECH.

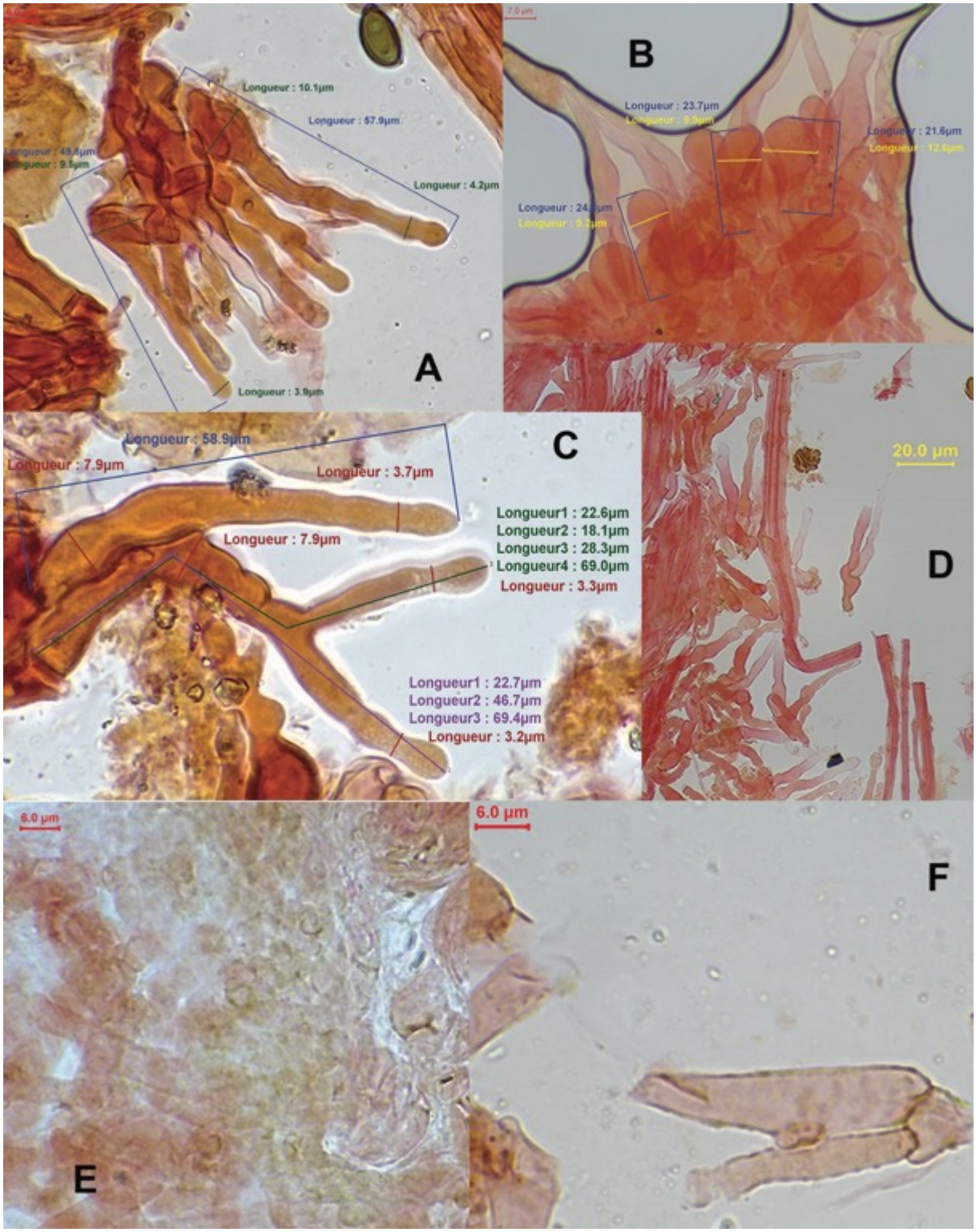


Photo 192 : A à D : caulocystides ; E : pigment intracellulaire ; F : pigment pariétal incrustant. Photographies de X. CZECH.

6.1.9. Les *Panaeolaceae*

6.1.9.1. Rappels généraux sur les *Panaeolaceae*

L'ancienne famille des *Panaeolaceae* appartient à la division des *Basidiomycota*, à la classe des *Agaricomycetes* et à l'ordre des *Cortinariales* (**Tableau 109**) (70, 113).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basydiomycota	*Agaricomycetes*	*Cortinariales*	*PANAEOLACEAE*

Tableau 109 : Place des *Panaeolaceae* dans la classification phylogénique.

Elle n'est constituée que d'un seul genre, les *Panaeolus* (113). Il comprend environ 25 espèces caractérisées par des lames adnées échancrées ou ascendantes et sont nuageuses à cause d'une maturation des spores de manière irrégulière par plage. Les lames ont parfois une arête blanche, qui exsude parfois des gouttelettes jaunâtres (*Panaeolaceae guttulatus*). Ils ont une sporée noire. Ce sont de petites espèces souvent élancées à chapeau hémisphérique, campanulé ou mamelonné parfois ridulé ou craquelé. La marge est occasionnellement appendiculée dûe à la présence d'un voile partiel et le pied est couramment pruineux (70, 74).

Ce sont des saprotrophes poussant dans les prairies, les parcs, les dunes, et souvent sur des excréments (70).

Toutes les espèces de ce genre sont à considérer comme toxiques car suspectes (74).

6.1.9.2. Les *Panaeolaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Panaeolaceae* relevées sur le site est répertorié dans le (**Tableau 110**).

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
PANAEOLACEAE	***Panaeolus***	*P.fimicola*

Tableau 110 : Synthèse des espèces appartenant aux *Panaeolaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Panaeolus fimicola* (Pers.) Gillet : panéole des pelouses**

- Description macroscopique

✓ Le chapeau

Le chapeau est convexe, assez régulier et jamais acuminé* (84, 113, 258). Il atteint 3 cm de diamètre avec un revêtement lisse et sec. Il est hygrophane, d'abord brun terne, foncé puis beige brunâtre ou beige grisâtre (54, 84, 258) (*voir* **Photo 193**).

C'est une espèce de *Panaeolus* sans voile (58, 84).

✓ Les lames

Les lames sont adnées, un peu ventrues, nuageuses et avec des arêtes blanches (54, 258) (*voir* **Photo 193**).

✓ Le stipe

Le stipe fait jusqu'à 6 cm de haut pour 0,2 cm de diamètre. Il est grêle, pruineux au sommet et de couleur beige brunâtre sale (54, 258) (*voir* **Photo 193**).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont lisses, à paroi épaisse, avec un pore germinatif variablement distincte qui excentré ou axial. Elles mesurent (10-)11 – 15(-16) x (7-)8 – 12 x 6 – 8(-10) µm (58, 228, 258) (*voir* **Photo 194**).

Le pore germinatif de l'échantillon de la collection pouvait atteindre 2,3 µm de large, la parois 1 µm d'épaisseur et l'apicule était axial (*voir* **Photo 194**).

Les spores de mes échantillons étaient lentiformes.

✓ Les basides

Les basides sont clavées, tétrasporiques, en partie bouclées et mesurent 22 – 28 x 12 – 14 µm (228). De larges stérigmates ornaient les basides de l'échantillon (*voir* **Photo 194**).

✓ Les cystides

Les chrysocystides faciales sont absentes (258) et les cheilocystides sont lagéniformes avec un col grêle ou elles sont renflées aux extrémités, sub-capitées à capitées (58, 84, 228, 258). Elles mesurent 30 – 50 x 7 – 10 x 2,5 – 5,5 µm (228, 258) (*voir* **Photo 194**).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est hyménodermique à celluleux. Il est constitué de cellules globuleuses à piriformes de 20 – 40 x 15 – 30 µm, entremêlées de piléocystides cylindriques à clavées. Une pigmentation intracellulaire brun clair ainsi que des boucles sont présentes (228) (*voir* **Photo 194**).

✓ *Stipitipellis*

Au niveau du *stipitipellis*, des bouquets d'hyphes dressées sont observables sur l'échantillon (*voir* **Photo 194**).

- Habitat et type trophique

Le champignon est un saprophyte. C'est un graminicole rudérale mais pas particulièrement coprophile (54, 113, 258). Il se développe dans les pelouses et les prairies non fertilisées, les chemins, les bordures de route (54, 58, 258). Il est parfois présent dans les pelouses du littoral (258).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, le *Panaeolus fimicola* a été inventorié en novembre 2021, sur la parcelle 910 (**Tableau 111**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV111121-4-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Panaeolus fimicola*** (Pers,) Quélet

Tableau 111 : Observations de *Panaeolus fimicola* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Ce champignon commun à assez rare (54), a été localisé également dans l'Aisne, l'Oise, la Somme et le Nord (113).

- Commentaire

Cette espèce peut être confondue macroscopiquement avec *Panaeolus foenisecii*. Cependant, cette dernière possède des spores plus grandes et rugueuses (58).

L'échantillon fut déterminé par microscopie jusqu'à obtenir le rang de *Panaeolus fimicola* en sens de Gillet via la clé de détermination du genre *Panaeolus* (258).



Photo 193 : Photographies de *Paneolus fimicola*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH.

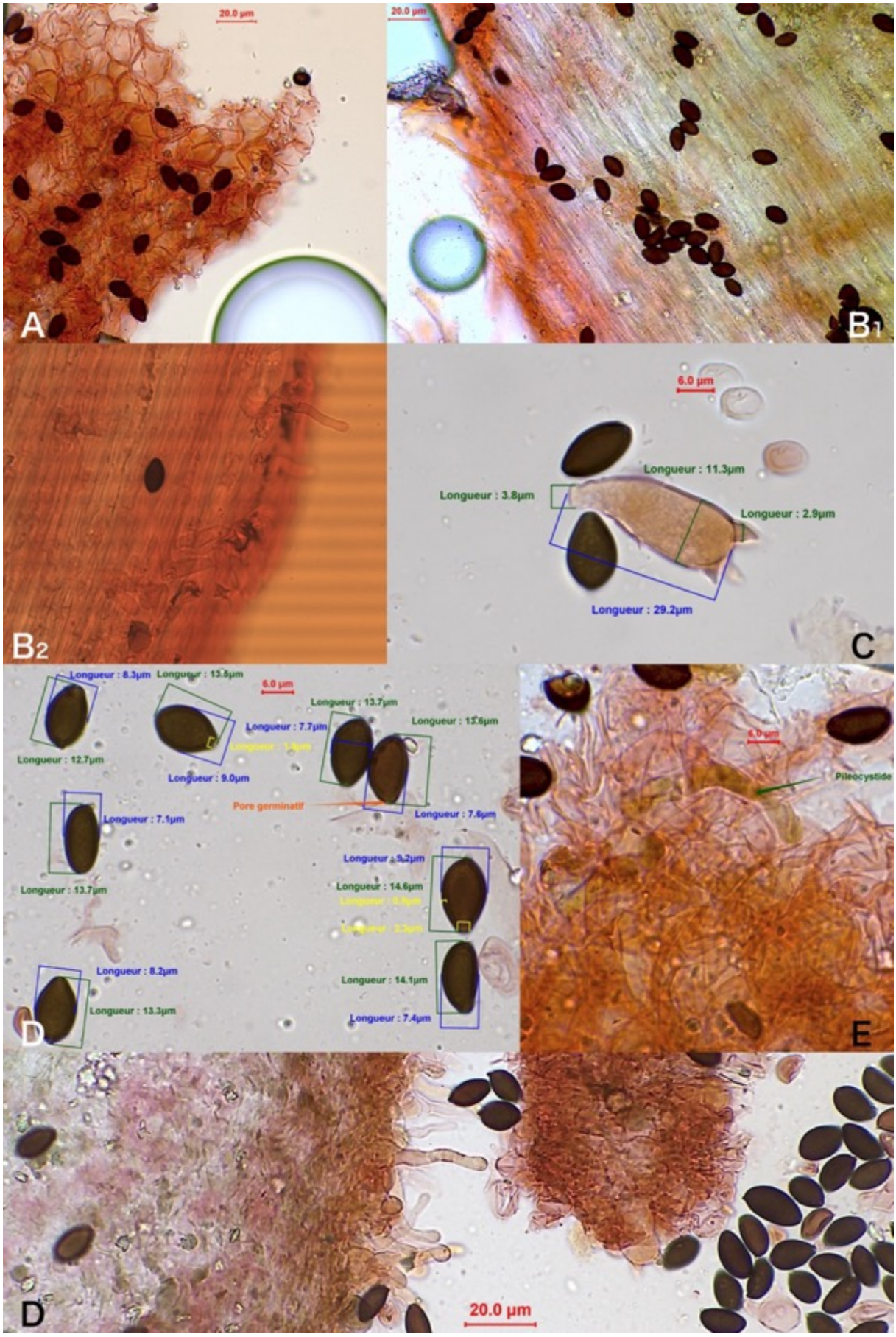


Photo 194 : A : *pileipellis* ; B_1 : *stipitipellis* ; B_2 : bouquets d'hyphes dressées sur *stipitipellis* ; C : baside ; D : spores et cheilocystides ; E : piléocystide.
Photographies de X. CZECH.

6.1.10. Les *Bolbitiaceae*

6.1.10.1. Rappels généraux sur les *Bolbitiaceae*

La famille des *Bolbitiaceae* fait partie de l'ordre *Cortinariale*, qui lui-même fait partie des *Agarigomycetes* compris dans les *Basidiomycota* (70, 113) (**Tableau 112**).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	*Cortinariale*	*BOLBITIACEAE*

Tableau 112 : Place des *Bolbitiaceae* dans la classification phylogénique.

L'ordre des *Cortinariale* regroupe les sporées dites « ochrosporées » c'est-à-dire de couleur ocre à brun et les « ianthinosporées » c'est-à-dire les sporées de couleur brun à pourpre (113).

La famille des *Bolbitiaceae* a été remaniée. Elle contenait anciennement les *Agrocybe*, les *Simocybe* et les *Paneolus* (54). Actuellement, il ne reste plus que les genres *Bolbitius*, *Conocybe*, *Pholiotina* et *Galeropsis* (70, 113).

Les bolbities correspondant au genre *Bobitius* comportent environ 10 espèces. Le genre représente des champignons avec une sporée ocre-rouille vif à brun, avec des chapeaux au revêtement lubrifié ou visqueux, qui est bien souvent de couleur vive (jaune d'œuf, olivacée…). Ils ont des sporophores fragiles éphémères presque coprinoïdes (déliquescents) et à chair très mince. La plupart du temps les lames sont libres à sub-libres et les spores sont lisses avec un pore germinatif (58, 70, 74).

Les conocybes regroupent le genre *Conocybe* et le genre *Pholiotina* englobant tous deux une centaine d'espèces. Ces genres ont des silhouettes mycénoïdes ou rarement collybioïdes. Leur revêtement est plutôt sec et expose des couleurs pâles à brunâtres ou occasionnellement plus vives (vert de gris, fauve…). Les lames sont souvent rouille à maturité et leur pied élancé est parfois bulbilleux* ou radicant (70, 74).

Les *Pholiotina* se distinguent des *Conocybe* généralement par le reste d'un voile partiel sous forme d'anneau ou de flocons sur le pied ou également de lambeaux appendiculés à la marge du chapeau. La différence essentielle concerne la trame des lames qui est une médiostrate pseudoparenchymateuse (70, 74).

6.1.10.2. Rappels généraux sur le genre *Conocybe*

Le genre *Conocybe* comporte, sauf exception, des espèces plus ou moins graciles ou élancées (249).

Les cheilocystides sont lecythiformes avec une partie basale gonflée passant soudainement à un col court, mince et cylindrique (1,0–2,0 µm). Elles sont couronnées de capitules globuleux (249), à mediostrate subnulle ou à hyphes étroites avec une tendance à la bilatéralité (259). Les pleurocystides sont absentes (249).

Le chapeau est souvent conique. La cuticule est souvent celluleuse. Le pied est souvent strié par des rangées de caulocystides lecythiformes ou par des poils (249).

La sporée est brun rouille. Les spores sont lisses ou rarement verruqueuses et ont généralement un pore germinatif (259).

Le genre *Conocybe* comporte le sous-genre *Concocybe* qui regroupe des espèces à stipe nu ou plus ou moins poudré à la base, parfois bulbeux mais sans traces de volve ou même de cortine à la base. Les pseudoparaphyses sont absentes ou éparses. La silhouette est conique, gracile, élancée. Certains auteurs décrivaient plusieurs sections au sein de sous-genre : la section *Conocybe*, la section *Mixtae* et la section *Piloselleae* (259).

✓ Section *Conocybe*

Les conocybes présentent des cystides lécithiformes partout sur l'arête des lames, sur le stipe et parfois aussi sur la cuticule piléique. Le stipe pruineux est entièrement couvert de caulocystides lécithiformes analogues aux cheilocystides et sans poils et plus ou moins allongées (259).

✓ Section *Mixtae*

Dans cette section, le stipe est plus ou moins pubescent ou villeux à subvelouté. Les caulocystides sont de formes hétérogènes à lécythiformes mêlées de poils allongées. Quelques caulocystides lécythiformes sont visibles de manière éparse mêlées aux poils allongés en majorité au sommet ou dans le quart ou le tiers supérieur. Le stipe est concolore au chapeau ou plus sombre (259).

✓ Section *Piloselleae*

Il n'y a pas de cystides lécythiformes caulinaires sauf parfois immédiatement sous les lames, il peut y avoir des poils caulinaires variables plus ou moins allongés à ventrus ou fusiformes, clavés à subcapités à tête jamais franchement arrondie ni à col étroit. Le stipe pâle est souvent blanchâtre, surtout dans la moitié supérieure ou brunissant vers le bas. Il est d'aspect pruineux ou villeux à subvelouté (259).

6.1.10.1. Les *Conocybe* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Conocybe* relevées sur le site sont répertoriées dans le (**Tableau 110**).

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
BOLBITIACEAE	***Conocybe***	*Conocybe subovalis*
		Conocybe juniana
		Conocybe dumetorum var. dumetorum
		Conocybe microspora var. microspora

Tableau 113 : Synthèse des espèces appartenant aux *Bolbitiaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Conocybe subovalis* Kühner ex Kühner & Watling : le conocybe à bulbe marginé**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Le chapeau est campanulé, hémisphérique ou obtus conique s'étendant légèrement pour devenir conico-convexe à convexe (249, 260). Il est fortement hygrophane. Lorsqu'il est humide et à l'état frais, il possède un centre brun ocre, jaune-brun, brun orangé ou brun sale (249, 260), ocre rouillé (259). Il est parfois nuancé de jaune olivâtre en séchant (249, 259). Il est plus pâle vers la marge.

Le chapeau est strié par transparence. Avec l'humidité, cette striation peut se cantonner seulement à la marge, mais elle peut parfois s'étendre jusqu'au centre (249, 259). Cependant, en séchant rapidement, le chapeau est généralement retrouvé sans striations. Dans ce cas, il est de couleur jaune ocre sale, brun ocre à crème avec un centre plus foncé souvent avec un ton olivacé au centre (249, 259, 260), lisse et glabre (228, 249, 259, 260).

La marge est également nue sans reste de voile (84). Il mesure (1,0) 2 à 3 cm voire 5 cm de diamètre (249, 259, 260) et 2,2 à 2,5 cm de haut (249, 260). Le chapeau est plutôt sec (84) (*voir* **Figure 185**, **Photo 195**).

✓ Les lames

Les lames sont modérément espacées à serrées et plus ou moins fortement ascendantes (228, 249, 260), adnexées à adnées (228, 249, 260). Elles sont ventrues, larges jusqu'à 0,5 cm. Elles sont de couleur crème à brun clair ocracé à l'état jeune, puis deviennent brun ocre, brun orangé, brun rouille à maturité (228, 249). Les arêtes

sont légèrement pâles et floconneuses (249) et crénelées (228). La sporée obtenue est brun rouille (249) (*voir* **Photo 195**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure 8 – 10(-16) x 0,2 – 0,4 jusqu'à 0,6(-0,8) cm au niveau du bulbe qui est plus ou moins marginé* et jaune pâle à crème (228, 249, 260). Le pied pourrait atteindre 15 à 20 cm selon (84, 246). Il est subconcolore au chapeau ou il est de couleur crème à ochracé, pâle au début puis s'assombrissant progressivement pour devenir jaune-brun ou rouge-brun de la base vers le haut (249, 259). Le pied est également fistuleux (228, 246, 249).

Le stipe n'est pas prolongé par des pseudorhizes (84). Il est cylindrique (228, 249), parfois sinueux, rigide et cassant (228). Il est pruineux sur toute la longueur (228, 249) et fibrillo-strié (228, 260), non pubescent ou avec quelques poils visibles près de l'apex (249) (*voir* **Figure 185**, **Photo 195**).

✓ La chair

La chair est concolore à la surface, à odeur faible, non distinctive, au goût faible et doux (249, 260).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores font (9,0-)12 – 14(-16) x (5,0-)6 – 8(-9) µm (249, 259). Elles sont généralement de forme légèrement aplatie, elliptique-oblongue en vue latérale et en vue frontale, elles sont ovoïdes-oblongues, donc légèrement lentiformes et de couleur jaune brun à brun rouille dans l'ammoniaque (249) et dans le KOH (260). Pour finir, les spores sont lisses, à paroi épaisse (0,5 – 1,0 µm), avec un pore germinatif apical de 1,5 à 2,0 µm de large (228, 249) (*voir* **Figure 185**, **Photo 196**).

✓ Les basides

Les basides sont tétrasporiques, clavées, et de dimensions 17 – 31 x 7,5 – 11(-13) µm (228, 249, 260) (*voir* **Photo 196**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides lécythiformes présentes, ont pour dimensions (17-)20 à 40 µm de long pour (8,0-)10 – 15(-17) µm de large sur la partie la plus ventrue, avec un col court de 1,0 – 3,0(-5,0) x 1,0 – 2,0 µm et (3,5-)4 – 5,5(-8) µm de large pour le grand capitule subglobuleux à ovoïde (249, 259, 260), en moyenne supérieur à 5,0 µm (249) (*voir* **Figure 185**, **Photo 196**).

Les pleurocystides sont absentes (228, 249).

✓ La trame hyménophorale

La trame hyménophorale est constituée d'éléments globuleux cylindriques à fortement gonflés de 3,0 à 24 µm de large (249).

✓ Les réactions chimiques

La réaction ammoniacale est faible mais généralement positive. Le plus souvent, elle apparait après plusieurs heures, mais il arrive qu'elle soit forte et rapide ou parfois même absente. Elle correspond à la création de cristaux filamenteux, à l'instar d'une toile d'araignée, dans les réactifs microscopiques utilisés durant l'observation (249, 259, 260) (*voir* **Photo 196**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis constitué d'hyphes hyalines de 2,0 à 6,0 µm de large, avec de nombreuses grappes de caulocystides lécythiformes mesurant (18-)23 – 44(-55) X (7,0-)9,0 – 22 µm avec une partie basale ovoïde à clavée se rétrécissant progressivement en un col épais, court ou plutôt long de 2,0 – 7,0 x 2,0 – 4,0 µm et avec un grand capitule de 5,0 à 12 (-13) µm de large (*voir* **Figure 185**, **Photo 196**). Ces cystides sont mélangées avec des éléments subglobuleux plus petits, 7,0 – 12 x 6,0 – 10 µm. Parfois, près de l'apex du stipe, quelques poils sommitaux cylindriques mesurant jusqu'à 100 x 3 – 5(-8) µm sont retrouvés (249, 259, 260). Cette espèce est une transition vers la section *Mixtae* (259) (*voir* **Photo 196**).

✓ Les boucles

Les boucles sont absentes d'après certains auteurs (259) et présentes selon d'autres (249, 260).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est un hyménoderme épithélioïde, constitué d'éléments clavés à sphéropédonculés de 16 – 30(-40) x 7,0 – 20 µm, hyalins ou à pédicelle brunâtre (249, 260). Ces éléments sont entremêlés de piléocystides éparses contenant un pigment jaunâtre à brun orangé et de formes lécythiformes (228, 249, 259, 260) comme les cheilocystides, mesurant 20 – 28 x 6,0 – 10 µm, mais plus minces avec un cou plus long de 4,0 – 12 x 1,0 – 2,0 µm et un capitule de 4,0 – 6,0 µm de large (249, 259) (*voir* **Figure 185**, **Photo 196**).

Sur un des échantillons, certaines piléocystides présentaient un ou plusieurs septum au niveau du col long.

- Habitat

C'est un saprotrophe qui pousse sur les débris végétaux, les hêtres (259), sur les sols des forêts de feuillus ou rarement de conifères, mais aussi les prairies, les

lieux gramineux, les sites rudéraux et les bords de routes (113). Généralement, ce conocybe pousse sur des sols riches en humus, faiblement basides, souvent riches en azote (nitrophile), mais également dans les prairies calcaires pauvres en nutriments. Il pousse de manière isolée ou en petits groupes grégaires, ou en troupe (228, 249, 260).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Conocybe subovalis* a été inventorié en novembre 2020 et 2021, sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 114**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV261120-17-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Conocybe subovalis*** Kühner ex Kühner & Watling
CV111121-13-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Conocybe subovalis*** Kühner ex Kühner & Watling

Tableau 114 : Observations de *Conocybe subovalis* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Il a été également observé dans l'Aisne, la Somme, l'Oise, et le Nord (113). Il reste une espèce assez rare (54).



Photo 195 : Photographies de *Conocybe subovalis*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH.

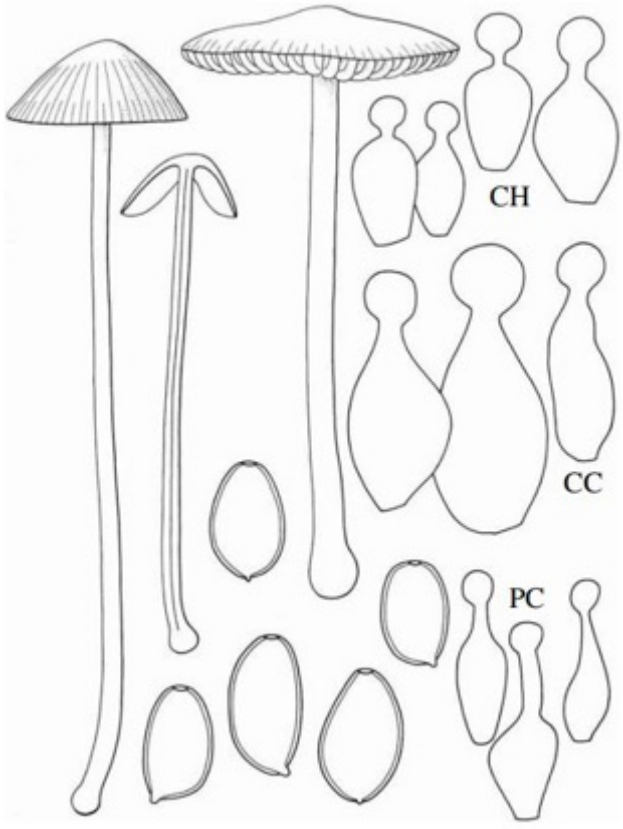


Figure 185 : Illustration des éléments macroscopqies et microscopiques de *Conocybe subovalis.*
Source : dessin tiré de (249).

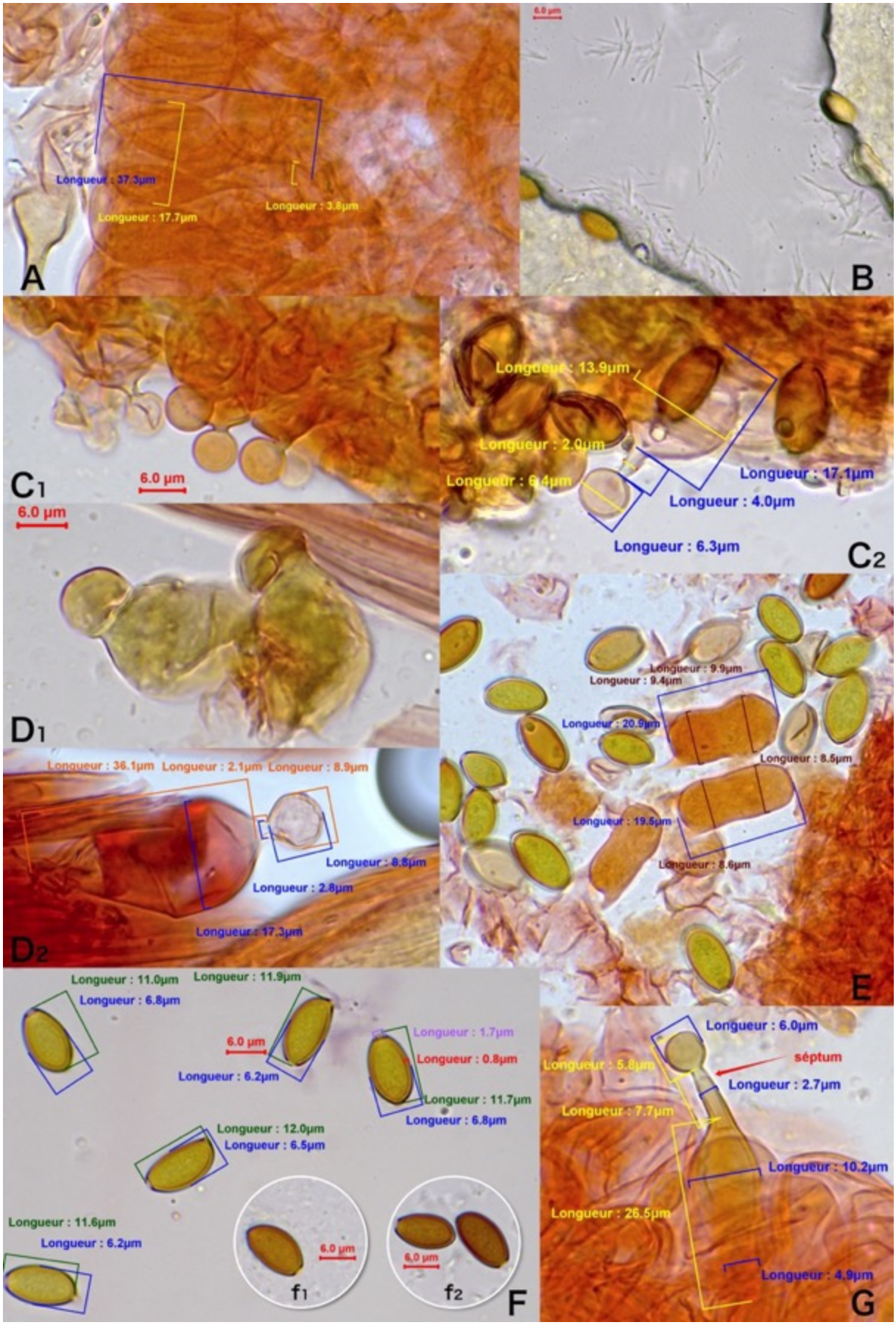


Photo 196 : A : *pileipellis* avec cellules sphéropédonculées ; B : réaction ammoniacale positive ; C_1 à C_2 : cheilocystides ; D_1 : caulocystides et son pigment brun jaunâtre ; D_2 : caulocystide ; E : basides ; F : spores ; f_1 : spore dans l'ammoniaque ; f_2 : spores dans le KOH à 10% ; G : piléocystide septée. Photographies de X. CZECH.

- ***Conocybe juniana* (Velenovský) Hausknecht & Svrček [= *Conocybe magnicapitata* P.D. Orton] : conocybe mamelonné**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Le chapeau mesure de 0,5 à 1,8 cm, au maximum 2,5(-3) cm de diamètre et jusqu'à 1,5 cm de haut. Il est d'abord de forme obtuse, conique à hémisphérique, s'étendant pour devenir conico-convexe ou plan-convexe, parfois umboné. Il est hygrophane. Quand il est humide et frais, il a un centre sombre à brun pâle, brun grisâtre ou brun jaunâtre, brun argileux, noisette, de couleur terne sans teinte orange. La marge est légèrement plus pâle et brun-beige. Il peut être strié de manière translucide jusqu'au tiers du rayon surtout dans la jeunesse. Mais il peut être également non strié. Lorsqu'il sèche, il prend une couleur pâle à beige, gris ochracé ou une couleur chair brun avec une marge ocre pâle, gris orangé pâle (58, 228, 249, 259, 260) (*voir* **Figure 186**, **Photo 197**).

La surface est glabre, lisse à rugueuse ou ridée principalement près du centre (249).

✓ Les lames

Les lames sont moyennement serrées à serrées. Elles sont adnexées à adnées, ventrues, avec une couleur qui est au début, ochracée, jaune-brun puis brun rouille. L'arête peut être concolore aux faces des lames, mais elle peut parfois être un peu plus pâle (249) ou même blanche (228, 259). Elle est légèrement fimbriée (249) à légèrement denticulée (260). La sporée est de couleur brun rouille (249) (*voir* **Photo 197**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure de 2,5 à 6,0(-8,0) cm de long sur 0,07 à 0,2 cm de diamètre. Il est cylindrique-filiforme avec une base légèrement plus large, sub-bulbeuse ou bulbilleuse, qui mesure jusqu'à 0,35 cm d'épaisseur (249, 260).

Le sommet du pied est blanchâtre, ocre pâle et orange pâle à orange brunâtre, souvent brun rouille à brun rougeâtre à la base (249), pour devenir concolore unicolore avec l'âge (113, 260). La base peut être un peu grisonnante (259). Il est entièrement pruineux et strié mais n'est pas pubescent (249, 259) (*voir* **Figure 186**, **Photo 197**).

✓ La chair

La chair est concolore à la surface. L'odeur est indistincte (249) ou légèrement de cacao (260). Elle possède un goût faible et indéterminé (249).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent (7,0-)8,0 – 12,5(-13,5) x (4,5-)5,0 – 7,0(-7,5) µm. Elles sont légèrement aplaties, ellipsoïdes-oblongues à ovoïdes-oblongues en vue latérale et frontale (58, 228, 249, 259) ou à peine lentiformes selon certains auteurs (260). Elles sont de couleur brun orangé dans l'ammoniaque (249) et jaune-brun à brun rougeâtre dans le KOH (260). Les spores présentent une paroi épaisse de 0,5 à 1,0 µm. Elles sont ornées d'un pore germinatif apical large de 1,0 – 1,8 µm (58, 228, 249, 260) (*voir* **Figure 196**, **Photo 199**).

J'ai constaté, sur certaines spores, la présence d'un pore germinatif pouvant atteindre occasionnellement la taille de 2 à 3 µm de large, une taille exceptionnelle par rapport aux valeurs indiquées.

✓ Les basides

Les basides sont tétrasporiques et mesurent de 16 à 27 µm sur 8,0 à 12 µm (228, 249). Elles présentent des boucles (260) (*voir* **Photo 199**). Certaines basides avaient de longs et larges stérigmates sur les coupes réalisées.

✓ Les cystides

Les arêtes des lames présentent des cheilocystides lécythiformes, avec une partie basale sub-globuleuse ovoïde à clavée de 16 – 27 x 7,5 – 14 µm (249, 259), atteignant parfois jusqu'à 33 µm de long et 20 µm de large maximum (58, 228, 259, 260). Elles possèdent un col court à moyennement long de 1,5 – 4,5 x 1,3 – 2,0 µm. Leur capitule, plus ou moins grand, peut atteindre une largeur de (4,0-)4,5 – 8,0(-9,0) µm (228, 249, 259). La largeur semble pouvoir atteindre les 10,5 µm pour certains auteurs (58, 259, 260) (*voir* **Figure 186**, **Photo 198**).

Les pleurocystides sont absentes (228, 249, 260), Les cystides lagéniformes et les poils cylindriques sont également absents (249).

✓ L'epicutis

L'epicutis est un hyménoderme épithélioïde, constitué d'éléments clavés et sphéropédonculés de (15-)23 – 45 x 9,0 – 23(-27), hyalins ou avec un pédoncule jaune pâle, souvent mêlé de cystides. Les piléocystides peuvent être absentes ou nombreuses et dispersées. Lorsqu'elles sont présentes, elles mesurent de 24 – 45 x 8,0 – 13 µm (comme les cheilocystides). Elles possèdent souvent un cou plus long de

4,0 – 8,0 sur 1,5 – 3,0 µm et des capitules larges de 5,0 – 8,0 µm. Leur paroi est jaunâtre et légèrement épaissie (228, 249, 260) (*voir* **Figure 186**, **Photo 198**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis composé d'hyphes hyalines ou jaune pâle, de 2,0 à 6,0 µm de large (249).

Les caulocystides sont présentes et mesurent 17 – 37 µm de long sur 8 – 17(-22) µm de large avec un aspect lécythiforme comme les cheilocystides. Cependant les caulocystides ont un grand col épais de 1,5 – 5,0 x 2,0 – 5,0 µm et un grand capitule de (4,0-)5,0 – 12(-14) µm de large (58, 228, 249, 260). Elles sont entremêlées à de nombreux éléments globuleux à ellipsoïdes, mesurant 13 x 12 µm (249, 260) (*voir* **Figure 186**, **Photo 198**).

✓ Les boucles

Les boucles sont présentes. La réaction chimique à l'ammoniaques est négative mais avec rarement une apparition retardée et forte de simples cristaux en aiguille (58, 228, 249, 260) (*voir* **Photo 199**).

✓ Autres observations

J'ai pu observer sur les hyphes des lames et du stipe, la présence d'un pigment pariétal incrustant zébrant et intracellulaire par endroits.

- Habitat

C'est un saprotrophe, solitaire ou en groupe, se développant sur le sol. Il pousse dans les prairies pauvres, sur le fumier, dans les pelouses, au bord des chemins, dans les communautés rudérales à hautes herbes, dans les cimetières, les jardins, les champs arables et moins fréquemment en forêt. Il est aussi présent sur les accotements de routes, sur du sable ou de l'argile, dans des milieux acides à basiques et plutôt riches en nutriments ou en encore dans la tourbe (228, 249, 260).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, *Conocybe juniana* a été inventorié en novembre 2019 et 2020, sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 115**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-6-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Conocybe juniana*** (Velenovský) Hausknecht & Svrček [= ***Conocybe magnicapitata*** P.D. Orton] *(déterminé au sens de M. Bon)*
CV111120-5-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-11	910	***Conocybe juniana*** (Velenovský) Hausknecht & Svrček [= ***Conocybe magnicapitata*** P.D. Orton] *(déterminé au sens de M. Bon)*

Tableau 115 : Observations de *Conocybe juniana* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Cette espèce a été retrouvée également dans le Nord, et la Somme (113).

- Commentaire

Il existe des variétés de *Conocybe juniana* avec des différences microscopiques par rapport à *Conocybe juniana var. juniana* :

- *Concybe juniana var. sordescens* (≡ *Conocybe sordescens* P. D. orton), qui se distingue par des spores plus petites, des cheilocystides et des caulocystides moins volumineuses (260) ;

- *Conocybe juniana var. subsejuncta*, qui possède de grandes cheilocystides et des caulocystidies similaires à celles de *Conocybe juniana var. juniana*, mais avec un basidiome beaucoup plus tendre et des spores plus petites (260) ;

- *Conocybe subovalis*, qui se distingue par des spores plus grosses et plus foncées avec une paroi plus épaisse, et des basidiomes plus grands avec une couleur et une striation du chapeau différente (260) ;

- *Conocybe macrocephala*, qui possède des spores plus petites, à parois plus fines, plus pâles, également de forme différente, avec une réaction ammoniacale spontanément positive (58, 260).



Photo 197 : Photographies de *Conocybe juniana*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de N. VERDIN.

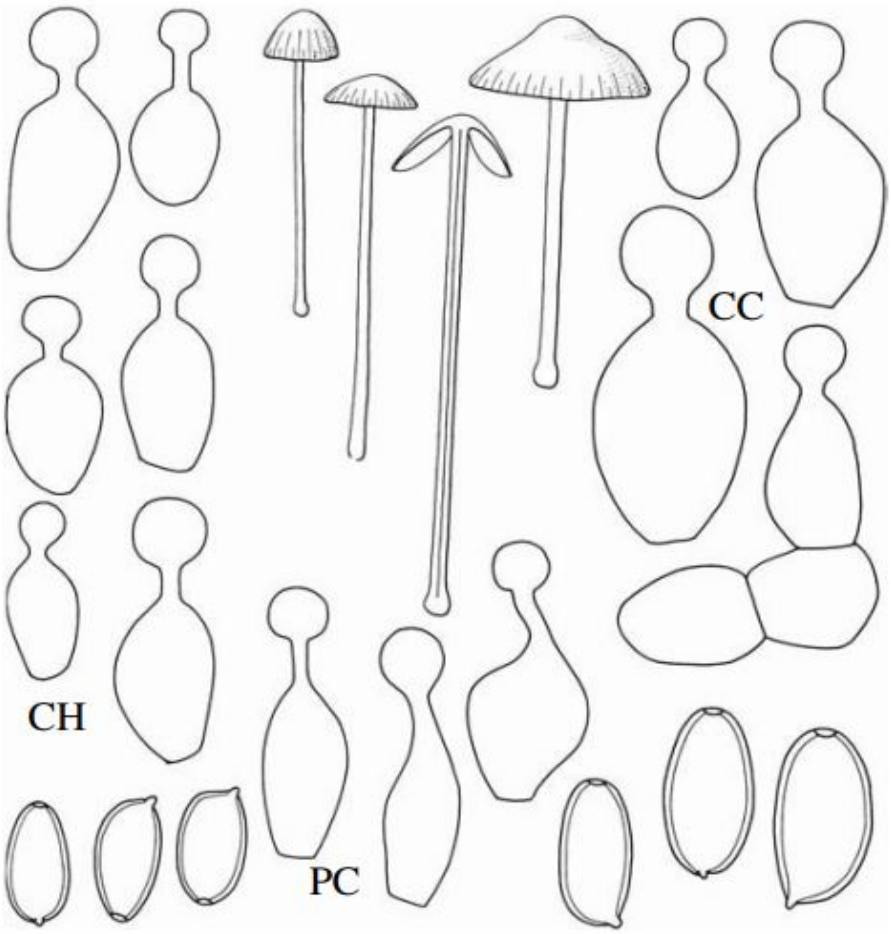


Figure 186 : Illustration des éléments microscopiques de *Conocybe juniana* ;
PC = piléocystide ; CH = cheilocystide ; CC = caulocystide.
*Source : illustration tiré*e de (249).

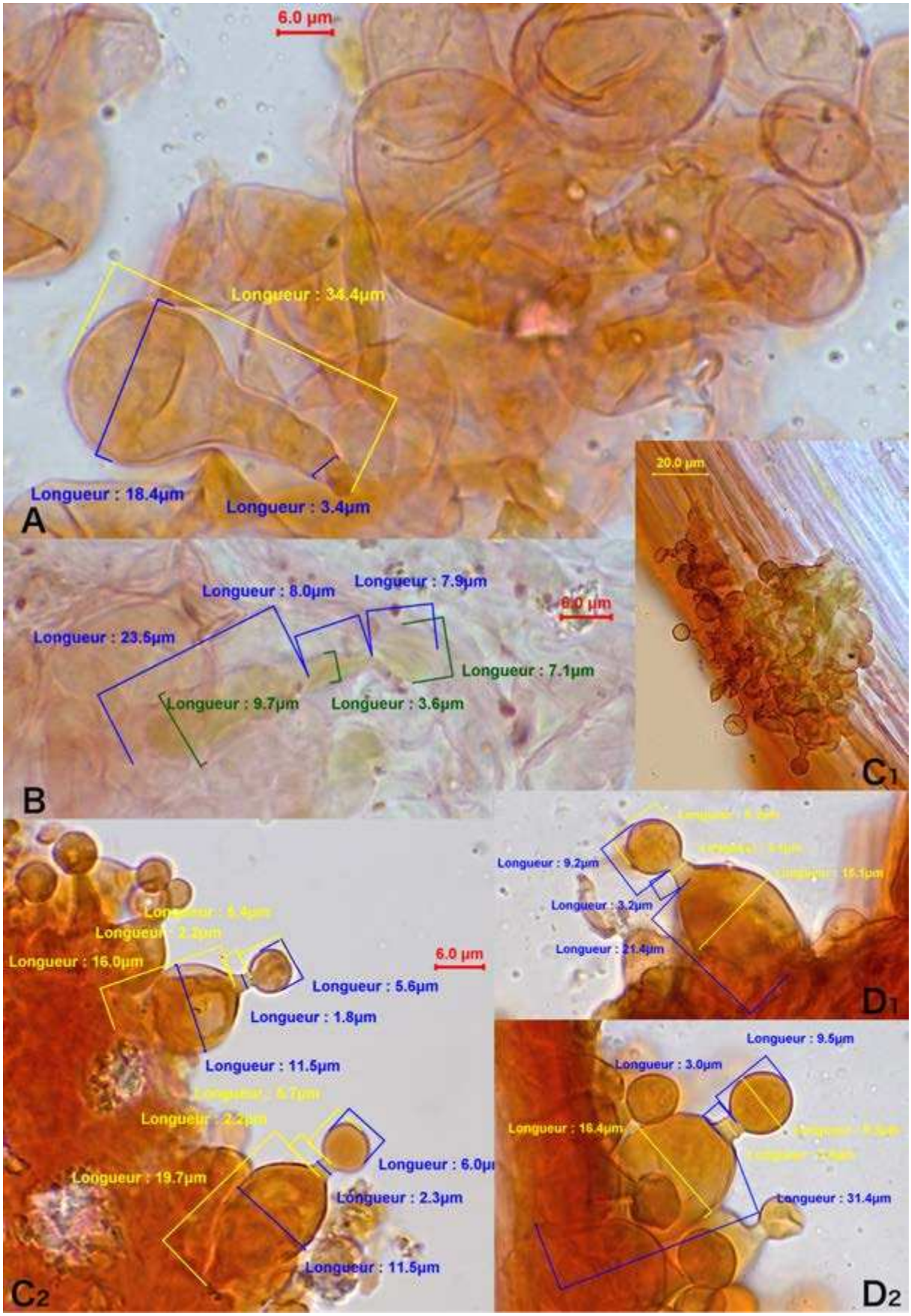


Photo 198 : A : *pileipellis* ; B : piléocystide ; C_1 : caulocystides ; C_2 : cheilocystides ; D_1 et D_2 : caulocystides.
Photographies de X. CZECH.

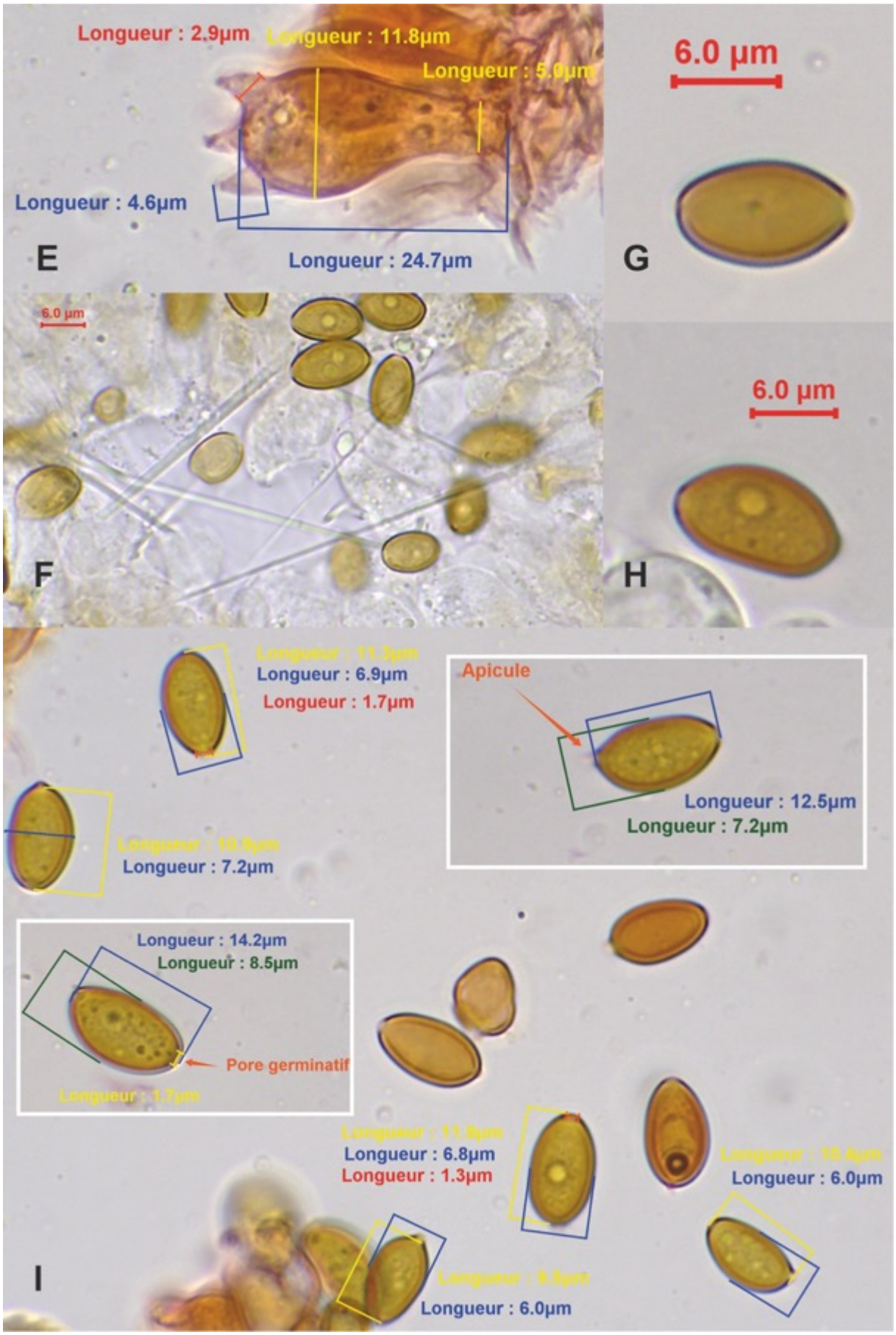


Photo 199 : E : baside, F : réaction ammoniacale positive ; G : spore dans le KOH 10% ; H : spore dans l'ammoniaque ; I : spores dans le rouge Congo.
Photographies de X. CZECH.

- ***Conocybe dumetorum* (Velen.) Svrček var. *dumetorum***

- Description macroscopique

✓ Le chapeau

C'est une espèce élancée. Le chapeau mesure 0,4 à 1,1 cm de diamètre pour 0,5 cm de haut. Il est d'abord hémisphérique à plat, puis campanulé-convexe. À l'état jeune et frais, le chapeau présente un centre en partie brun foncé, brun rouge-foncé jusqu'au brun noirâtre. La marge est plus pâle, beige à noisette,à jaune-brun (260) (*voir* **Photo 200**). Le chapeau d'un sporophore plus âgé, comporte un umbo brun foncé et une marge jaune-brun à jaune brun grisâtre. Il est hygrophane.

Le chapeau est aussi ornementé de stries jusqu'à la moitié du rayon. À l'état jeune, il est nettement pruineux et poilu (260) (*voir* **Photo 200**).

✓ Les lames

Les lames sont étroitement adnées, plutôt serrées, pas spécialement larges. Durant tout le cycle de vie du sporophore, les lames restent jaune-brun. Elles présentent des arêtes légèrement plus pâles (260) (*voir* **Photo 200**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure de 1,0 à 2,0 cm de long et 0,1 de diamètre, avec une base légèrement bulbeuse de 0,15 cm maximum. Au départ, le sommet du pied est presque blanc, blanc crème et plutôt jaunâtre, jaune miel à jaune-brun vers la base. Sur les sujet âgés, le pied est complètement plus foncé avec un sommet jaune laiton et une base tirant vers le brun rougeâtre. À l'état frais, la surface est pruineuse avec des poils visibles sous une loupe (260) (*voir* **Photo 200**).

✓ La chair

La chair du chapeau et du haut du stipe est hyaline cireuse. Vers le pied, elle est davantage brun rougeâtre. La chair possède une odeur et un goût indistincts (260).

Au séchage, l'exsiccata présente un chapeau et des lames brun-gris, brunes à rubigineuses avec un stipe souvent légèrement plus clair (260).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont très petites, de 4,5 à 7 µm de long sur 3 à 4 µm de large. Elles sont plus ou moins ellipsoïdes et, très rarement, elles sont légèrement amygdaliformes. Elles possèdent une paroi plutôt mince et sont légèrement rugueuses à tuberculées. Elles présentent un pore germinatif indistinct de 1 µm de large et elles

sont non ou indistinctement papillées. Elles prennent une couleur jaune pâle à jaune ocre dans le KOH (260) (*voir* **Figure 188**, **Photo 201**).

Au microscope électronique à balayage (MEB), les tubercules sont très régulièrement petits, de même taille et proches des pores germinatifs (260).

✓ Les basides

Les basides sont tétrasporiques avec des dimensions de 15,5 – 20 x 5 – 6,5 µm (260) (*voir* **Photo 201**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides lécythiformes mesurent 15 – 20 x 8 – 11 µm avec un capitule de 3,5 – 6 µm de large (58, 260) (*voir* **Figure 188**, **Photo 201**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est composé de caulocystides lécytiformes (58, 260) de 15 – 24 x 7 – 15 µm avec des capitules de 5 à 6 µm. Elles sont très dispersées entre de longs poils mesurant jusqu'à 100 µm de long (260) (*voir* **Figure 188**, **Photo 202**).

Par endroits les hyphes du *stipitipellis* présentaient un pigment incrustant zébrant sur les coupes (*voir* **Photo 201**).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est hyméniforme (= hyménodermique) constitué de cellules sphéropédonculées de 20 à 40 µm de long sur 10 à 20 µm de large entre des piléocystides souvent lécytiformes avec un capitule de 6 à 7 µm de large et dispersées entre des poils éparses (260) (voir **Figure 188**, **Photo 201**).

✓ Les boucles et les réactions chimiques

Les boucles sont présentes et la réaction ammoniacale est négative (260) (*voir* **Photo 201**).

- Habitat

C'est un saprotrophe (58) qui pousse dans les forêts plutôt feuillues ou mêlées de conifères (260).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavran-sur -'Aa et les coteaux d'Elnes, *Conocybe dumetorum var. dumetorum* a été inventorié en Août 2021, sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 116**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV110821-03-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-08-11	910	***Conocybe dumetorum var dumetorum*** (Velenovský) Svrček *(au sens de Hausknetch*)

Tableau 116 : Observations de *Conocybe dumetorum var. dumetorum* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Ce conocybe a été localisé également dans le Nord (113).

- Commentaire

Conocybe dumetorum var. laricina et *phaeoleiospora* sont pratiquement indissociables macroscopiquement. Cependant, elles montrent des divergences au niveau microscopique (260).

Conocybe dumetorum var. laricina a des spores présentant des pores germinatifs tronqués (58). Ces spores sont papillées (249, 260) avec de grosses verrues aux motifs différents qui n'atteignent pas le pore germinatif car les verrues deviennent progressivement plus petites. Les spores se terminent par une surface pratiquement lisse à la marge du pore germinatif (*voir* **Figure 189**) (260).

Conocybe dumetorum var phaeoleiospora a des spores lisses ou presque lisses (58, 260) au microscope optique, mais présente de très petites verrues au microscope électronique. Au microscope électronique, ces verrues ont des motifs variables tout en restant très petites et deviennent progressivement plus petites vers les pores germinatifs, puis se terminent par une surface presque lisse à la marge des pores germinatifs. Au microscope optique, les pores germinatifs sont indistincts et les spores jamais papillées. La paroi est légèrement plus épaisse (*voir* **Figure 190**) (260).

Conocybe dumetorum var. dumetorum possède des ornementations constituées de petites verrues presque égales, atteignant le bord des pores germinatifs (*voir* **Figure 188**) (260).

Conocybe microspora a des spores lisses (58), phaséolées (58, 249, 260) ou non (249, 260), et un pore germinatif distinct (260).

Conocybe dumetorum avait été synonymisé avec *Conocybe laricina* (Kühner) Kühner. Cependant, *Conocybe laricina* a récemment été réhabilité comme C*onocybe dumetorum var. laricina* par Hausknecht (260).

- Discussion

Noordeloos, dans sa description de l'espèce *Concybe dumetorum*, généralise l'ensemble des différentes morphologies en une seule espèce, en intégrant *var. dumetorum*, *var. laricina*, *et var. phaeolieospora* (*voir* **Figure 187**) (249, 260).

Dans sa clef de détermination des Conocybe, M. Bon a considéré que lorsque les spores étaient verruqueuses, l'espèce était *Conocybe dumetorum* synonymisée avec *Conocybe laricina* (Kühn.) Kühn, et lorsque les spores étaient lisses, l'espèce était une forme léiosporée de *Conocybe dumetorum* (259).

Cependant, l'échantillon présentait des spores verruqueuses, mais très peu ou non papillées comme c'est le cas dans la description de Hausknecht de l'espèce *Conocybe dumetorum var. dumetorum* (260).

En effet Hausknecht considère que les *Conocybe dumetorum* avec des spores verruqueuses et non ou peu papillées correspondent à la variété *dumetorum*. En revanche, ceux présentant des spores verruqueuses et fortement papillées, seraient en réalité *Conocybe dumetorum var. laricina*, correspondant au *Conocybe dumetorum* (= *Conocybe laricina*) au sens de M. Bon et Noordeloos. Enfin, ceux avec des spores lisses seraient la variété *Phaeoleiospora* correspondant à *Conocybe dumetorum* au sens de Noordeloos et *Conocybe dumetorum* f leiosporé de M. Bon.

Compte tenu de cette différence bien notable, j'ai préféré m'appuyer uniquement sur la description de Hausknecht, notamment parce qu'il a étudié chaque variété au microscope électronique à balayage.

Une analyse au niveau moléculaire des trois variétés avec des ITS différents et des ITS propres au rang de l'espèce, pourrait être intéressante afin de confirmer si l'espèce *Conocybe dumetorum* peut contenir trois variétés au sens de Hausknetch, ou si elle peut être simplement due à un polymorphisme et être regroupée comme un seul et même rang d'espèce.



Photo 200 : Photographies de *Conocybe dumetorum var. dumetorum*.
Photographies de N. VERDIN.

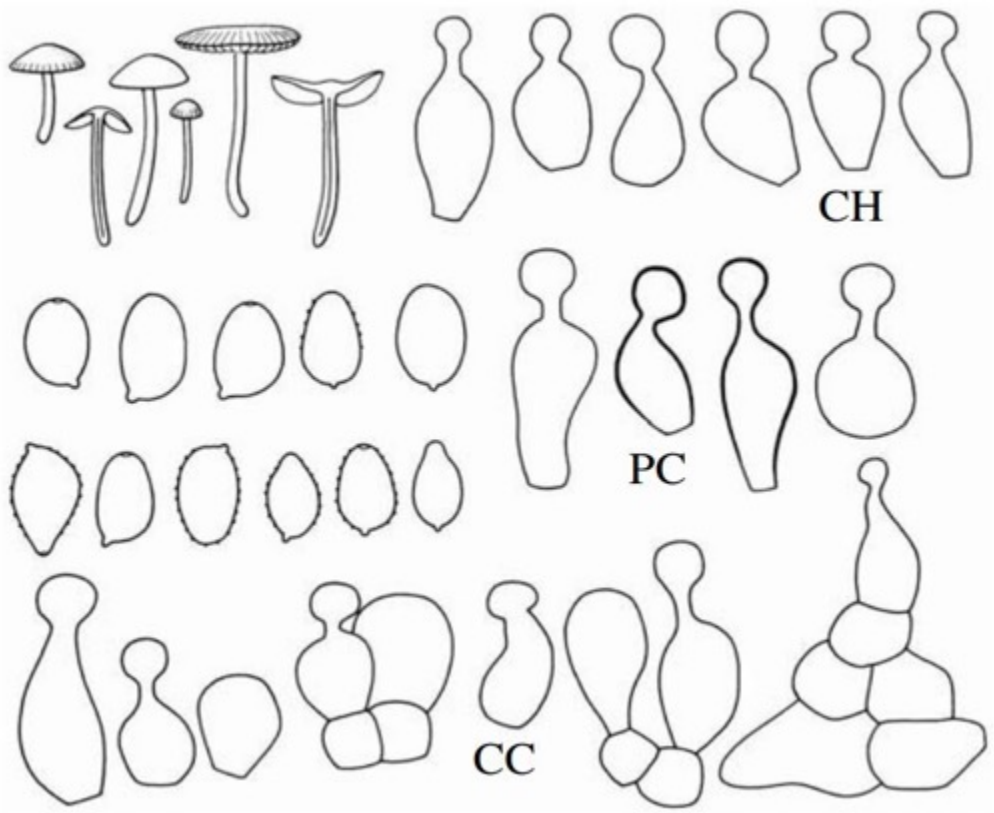


Figure 187 : Dessin des éléments microscopiques de *Conocybe dumetorum* au sens de Noordeloos.
Source : illustration tirée de (249).
Remarque : CC : caulocystide ; *PC : Piléocystides* ; *CH : cheilocystides*.

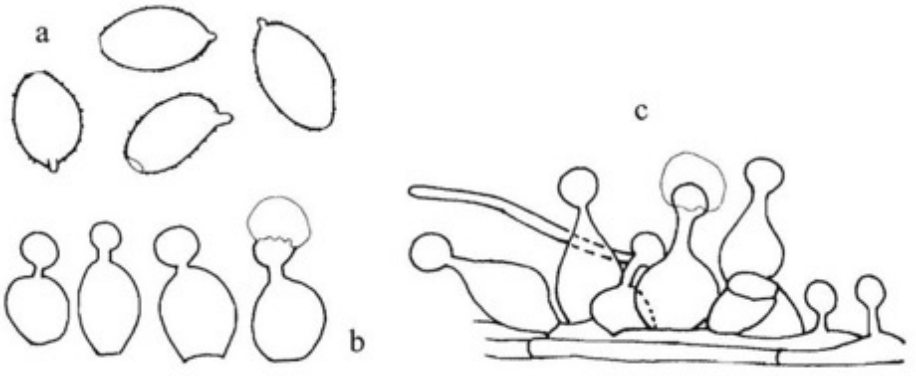


Figure 188 : Éléments microscopiques de *Conocybe dumetorum var. dumetorum* selon Hausknecht.
Source : dessins tirés de (260).
Remarque : a) spores verruqueuses ; *b) cheilocystides* ; *c) stipitipellis.*

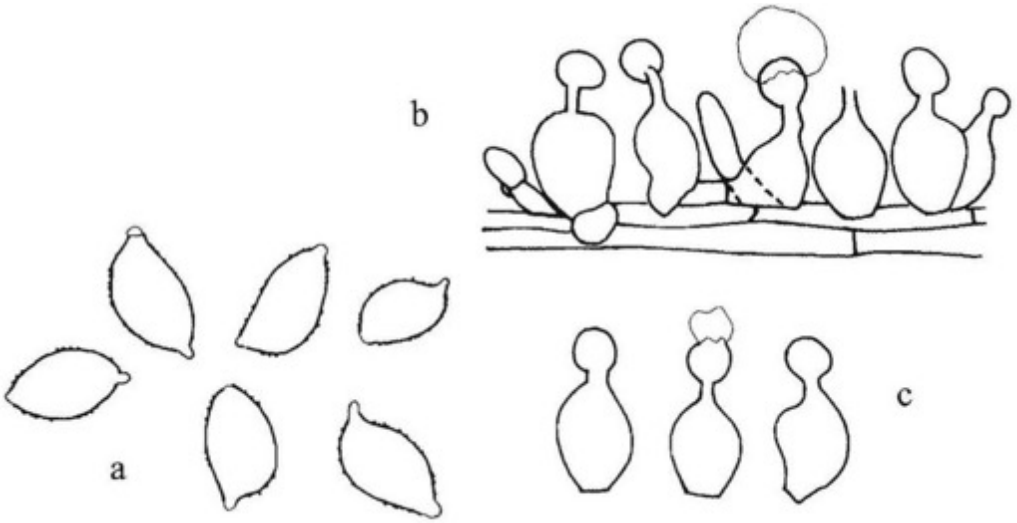


Figure 189 : Dessins d'éléments microscopiques de *Conocybe dumeterum var laricina.*
Source : illustrations tirées de (260).
Remarque : a) spores verruqueuses et papillées ; *b) stipitipellis* ; *c) cheilocystides.*

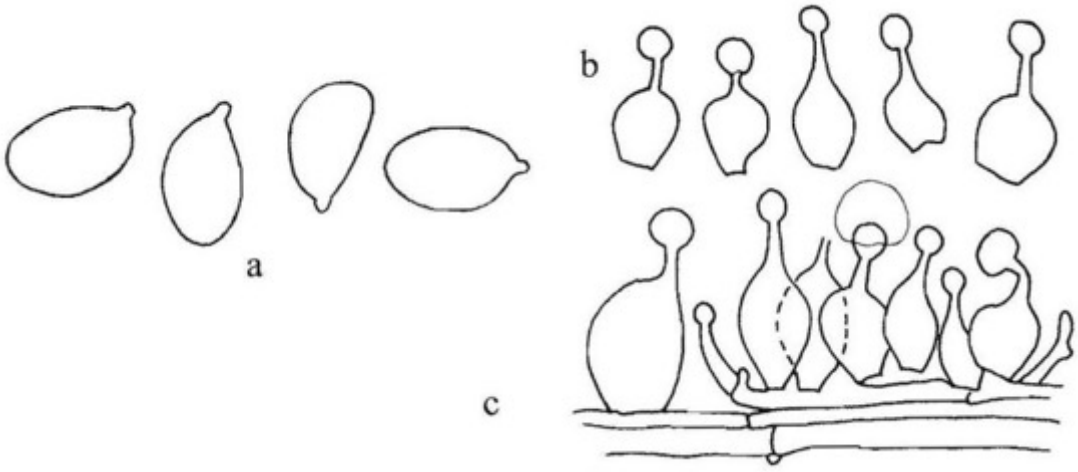


Figure 190 : Illustrations d'éléments microscopiques composant *Conocybe dumeterum var. phaeoleiospora* selon Hausknecht.
Source : dessins tirés de (260).
Remarque : a) spores lisses ; *b) cheilocystides* ; *c) stipitipellis*.

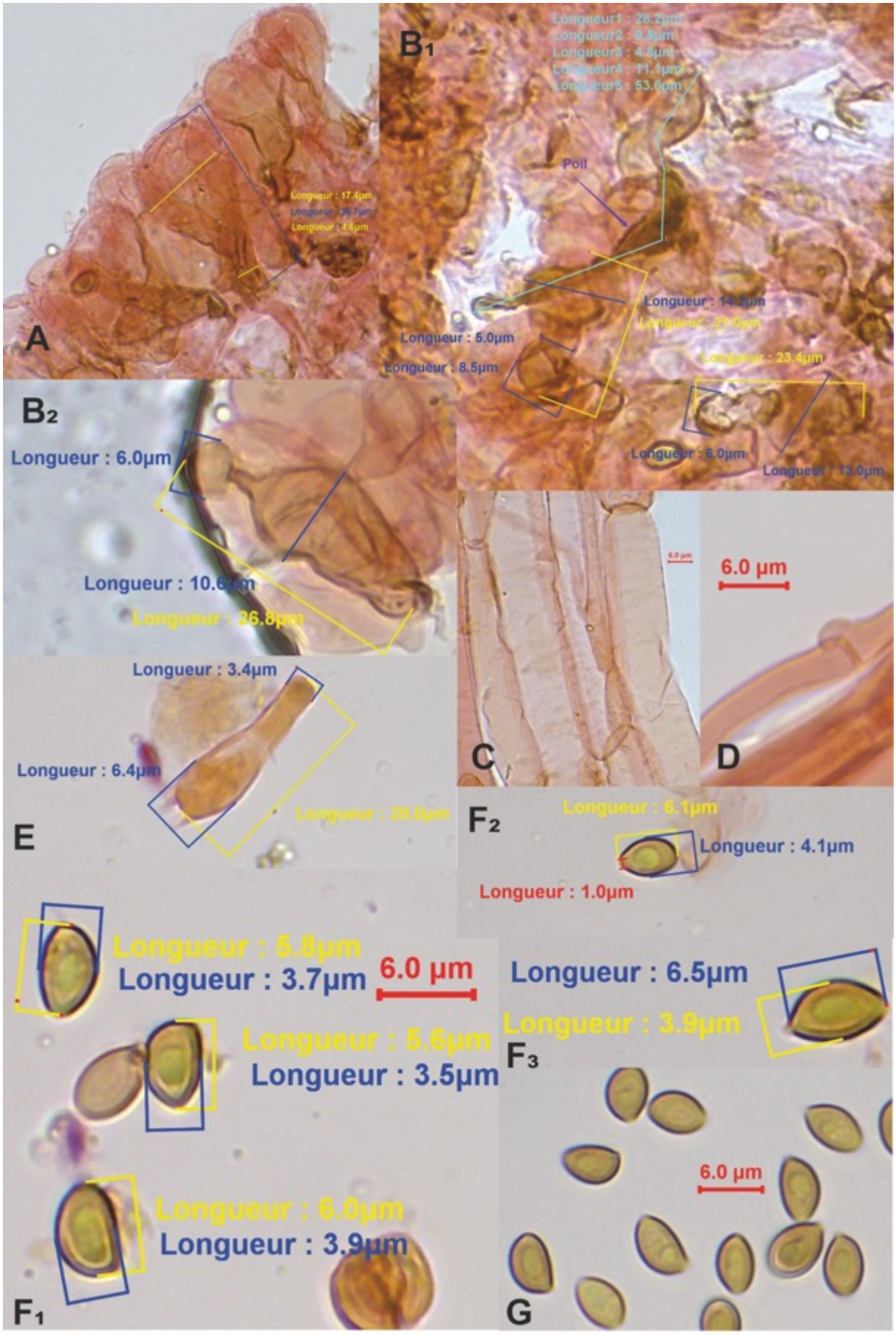


Photo 201 : A : *pileipellis* ; B_1 : piléocystide et poil ; B_2 : piléocystide ; C : pigment pariétal ; D : boucle ; E : baside ; F_1 à F_3 : spores dans le rouge de Congo ; G : spores dans le KOH 10%. Photographies de X. CZECH.

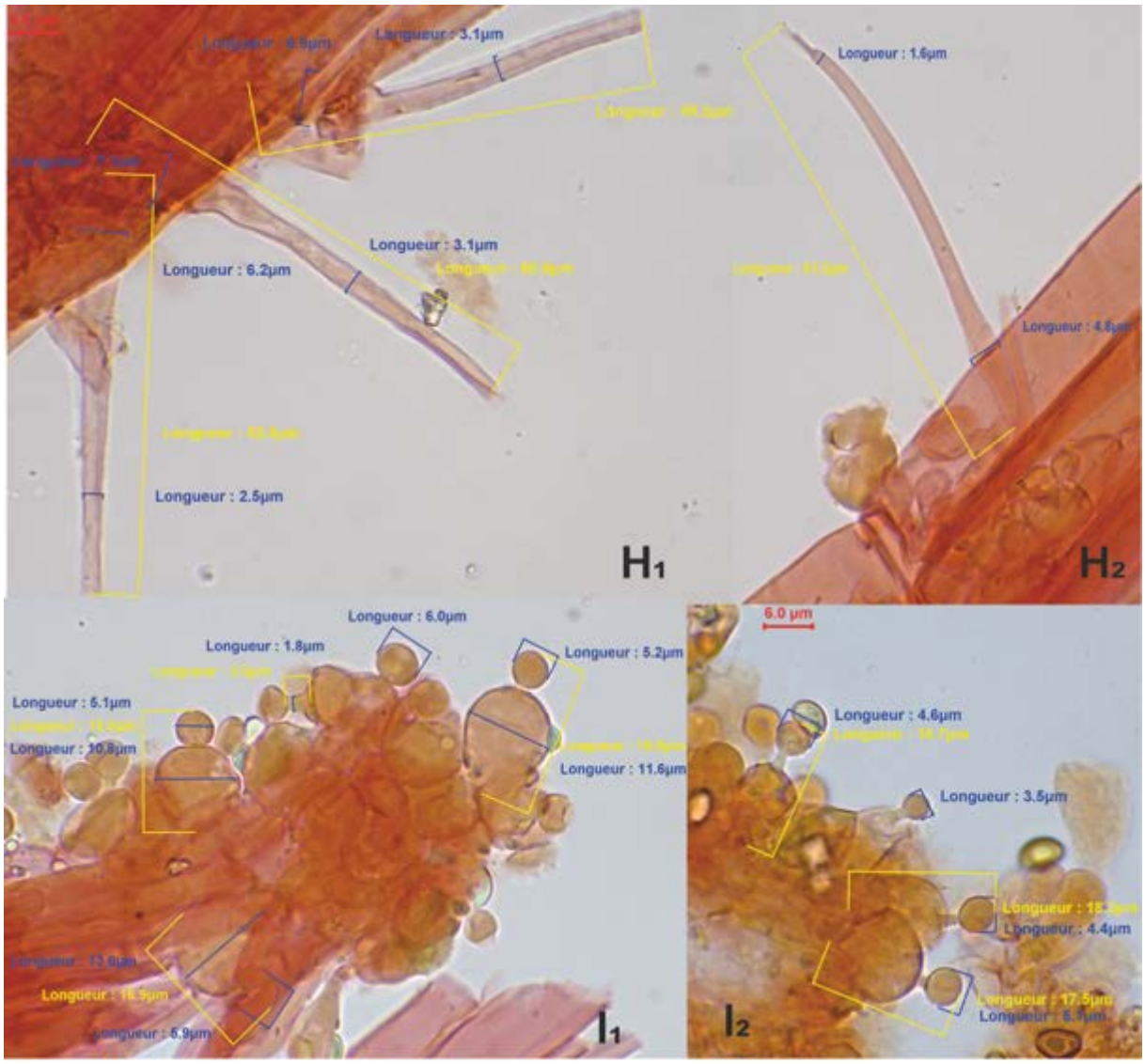


Photo 202 : H_1 à H_2 : poils du stipe ; I_1 à I_2 : caulocystides.
Photographies de X. CZECH.

- ***Conocybe microspora* (Velen.) Dennis *var. microspora***

  - Description macroscopique

    - ✓ Le *pileus*

Le chapeau mesure de 0,6 à 1,8(-2,0) cm de diamètre jusqu'à 0,5 – 1,0 cm de haut. Il est campanulé à largement conico-convexe au début, puis plano-convexe à presque aplani avec un umbo obtus (249, 260). C'est un chapeau hygrophane. Lorsqu'il est humide et frais, il présente au centre une couleur brun rougeâtre foncé (249), bronzé terre d'ombre, rubigineuse à brun chocolat (260), et légèrement plus pâle vers la marge (249, 260).

Il est strié par transparence au minimum jusqu'à la moitié du rayon et au maximum jusqu'aux trois quarts du rayon (249, 260). Quand il est sec, il prend une couleur brun grisâtre pâle, brun-ocre, orange brunâtre terne d'après certains auteurs (249). Il prendrait une couleur blond foncé, nougat, au centre et sable à ivoire à la marge d'après d'autres auteurs (260). De plus, il est glabre ou finement pubescent (249), finement pruineux. Les bords du chapeau sont obtus et non saillants (260) (*voir* **Figure 191**, **Photo 203**).

- ✓ Les lames

Les lames sont moyennement espacées à serrées (249, 260), adnexées (249) à adnées (260) plus ou moins ventrues de couleur jaune-brun à cannelle pâle au départ puis orange-brun à brun rouille rubigineux. L'arête est blanche et floconneuse selon certains auteurs (249), concolore et lisse pour d'autres (260) (*voir* **Photo 203**).

- ✓ Le stipe

Le stipe fait 2,0 à 4,5(-6,0) cm de long sur 0,08 à 0,15(-0,2) cm de diamètre. Il est cylindrique-filiforme ou à la base sub-bulbeuse allant jusqu'à 0,25 cm de large. Il est d'abord de couleur blanchâtre à pâle jaune (249) ou jaune-gris avec une base plus foncée (260), puis vire progressivement au jaune-brun, brun chair ou orange brunâtre La base vire au brun rougeâtre à brun noirâtre à maturité. Il est entièrement pruineux, non pubescent (249) et seulement pruineux au sommet (260) (*voir* **Figure 191**, **Photo 203**).

- ✓ La chair

La chair est fine et concolore à la surface (249) ou blanchâtre, ocre et à la base brun foncé (260), l'odeur et le goût sont faibles (249).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont non aplaties mais ellipsoïdes à ellipsoïde-oblongues et non sub-amygdaliformes en vue latérale. En vue de face, elles sont souvent ovoïdes à ovoïde-oblongues ou sub-amygdaliformes (249, 260). Ces spores ne sont ni phaséoliformes, ni lentiformes (260).

Elles sont de couleur brun orangé, brun rouille à brun rougeâtre dans l'ammoniaque. Elles ont une paroi légèrement épaisse (<0,5 µm) et lisse. Par microscopie électronique, il est possible d'observer un pore germinatif apical d'environ 1,0 µm de large. Elles sont de dimensions 5,0 – 8,0 x (3,0-)3,5 – 4,5 µm (*voir* **Figure 191**, **Figure 192**, **Photo 204**) (249, 260).

✓ Les basides

Les basides sont clavées, tétrasporiques et font 13 – 20(-24) x 6,0 – 8,5 µm (*voir* **Figure 192**, **Photo 204**) (249, 260).

✓ Les cystides des lames

Les arêtes sont stériles avec des cheilocystides de 12 – 22(-24) x 6,0 – 10 µm lécythiformes avec une partie basale subglobuleuse à clavée et avec un col court de 1,5 – 3,5 x 1,0 – 1,5 µm. Les cheilocystides possèdent un petit capitule de 2,5 – 5,0 (6,0) µm de large. Elles ont souvent une paroi brune. Les pleurocystides sont par contre absentes (*voir* **Figure 191**, **Photo 204**) (249, 260).

Parfois, sur certaines coupes étudiées, les cystides étaient pourvues exceptionnellement d'un septum.

✓ La trame hyménophorale

La trame hyménophorale est constituée d'hyphes cylindriques et fortement gonflées, de 4,0 à 23 µm de large, à paroi hyaline et de couleur brun pâle (249) (*voir* **Photo 204**).

✓ L'épicutis

Le *pileipellis* est un épithélium constitué d'éléments clavés à sphéropédonculés de 18 – 42 (-45) x 9,0 – 25 µm en partie avec une paroi brun pâle et parfois avec un pigment incrustant (*voir* **Figure 191**, **Figure 192**, **Photo 204**) (249, 260).

Les piléocystides sont dispersées ou en quantité nombreuse. Elles sont principalement de type lécythiforme, comme les cheilocystides, mais plus variables. parfois ces piléocystides sont cloisonnées. Elles ont pour dimensions 16 – 28 x 4,0 – 7,0 µm, avec un col long de 3,0 à 9,0 x 1,0 à 2,0 µm et un capitule qui mesure 3,0 –

5,0 µm de large. Les piléocystides ont généralement une paroi brune. Elles sont souvent accompagnées de quelques poils courts cylindriques de 23 – 47 x 1,0 – 2,0 µm jusqu'à 3,0 µm de large (*voir* **Figure 191**, **Figure 192**, **Photo 204**) (249).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis constitué d'hyphes cylindriques larges de 2,0 à 6,0 µm à paroi hyaline à brun pâle. Il y a une présence de caulocystides lécythiformes aux dimensions de 15 – 24(-30) x 4,5 – 8,5(-13) µm, avec un col de 1,5 – 8,5 x 1,0 – 1,5 µm et un capitule de 2,5 – 4,5 µm de large. Elles sont souvent à paroi brune et entremêlées à de nombreux éléments subglobuleux de 5,0 à 10,0 µm x 4,0 à 10,0 µm (249) ou globuleux jusqu'à 18 x 16 µm surtout à l'apex du pied (*voir* **Figure 191**, **Figure 192**, **Photo 204**) (260). Les poils cylindriques sont absents (249).

J'ai remarqué que les caulocystides étaient souvent regroupées en grappe. De plus les hyphes du *stipitipellis* arboraient un pigment zébrant et intracellulaire par endroits.

✓ Les boucles et réactions chimique

Les boucles sont présentes et la réaction à l'ammoniaque est négative (249, 260) (*voir* **Photo 204**).

- Habitat et type trophique

C'est un saprotrophe généralement solitaire, parfois en petits groupes terrestres grégaires. On le retrouve souvent dans des prairies pauvres non fertilisées et dans les champs, quelquefois sur des pentes sèches, sur des sols limoneux, basiques et calcaires (les prairies calcaires notamment). Il est rare dans les dunes calcaires et dans les zones fluviales (249). Cette espèce est aussi retrouvée le long des routes, dans les forêts herbeuses jusque dans les zones alpines (260).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, le *Conocybe microspora var. microspora* a été inventorié en octobre 2021, sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 117**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV071021-03-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Conocybe microspora*** (Velen.) Dennis ***var. microspora*** *(déterminé au sens de Hausknecht)*
CV071021-06-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-10-07	910	***Conocybe microspora*** (Velen.) Dennis ***var. microspora*** *(déterminé au sens de Hausknecht)*

Tableau 117 : Observations de *Conocybe microspora var. microspora* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Commentaire

Le conocybe microspore est caractérisé par de petites spores lisses avec un pore germinatif distinct. Il est constitué de caulocystides lécythiformes avec un petit capitule. Il peut être confondu avec *Conocybe dumetorum*, qui possède des spores de dimensions similaires ou légèrement inférieures (249).

Nonobstant, cette espèce *Conocybe dumetorum* diffère par la présence de spores finement verruqueuses, qui sont en outre souvent amygdaliformes. Les spores sont toujours ellipsoïdes et lisses chez *Conocybe microspora*, qui est parfois accompagné d'une papille apicale (249).

Cependant, dans certaines collections de *Conocybe dumetorum*, les spores sont ellipsoïdes et paraissent lisses sous le microscope optique, ce qui correspond à la *var. phaeoleiospora* de Hausknecht (249, 260).

Dans certains cas, cette variante et *Conocybe microspora* ne peuvent être distingués que par l'étude de la surface des spores avec un microscope électronique à balayage selon Hausknecht (249, 260).

Il existe une variété *Conocybe microspora var. brunneola* qui possède des basidiomes légèrement plus petits et qui se distingue par des spores légèrement plus étroites et distinctement phaséolées (260).



Photo 203 : Photographies de *Conocybe microspora var. microspora*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa. Photographie de N. VERDIN.

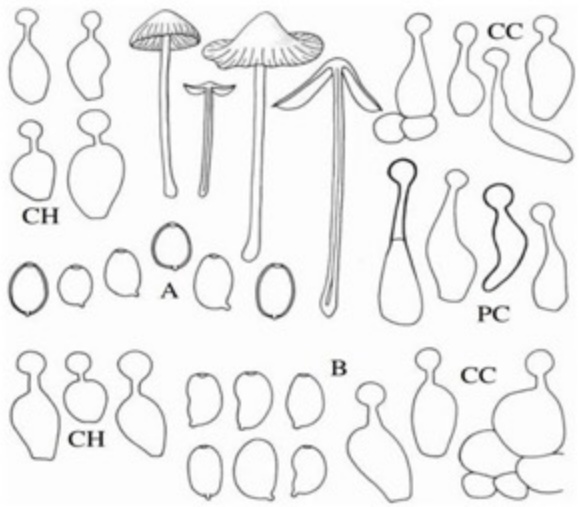


Figure 191 : illustrations macroscopiques et microscopiques de *Conocybe microspora var microspora* (A) ; et *var. Bunneola* (B) ; selon Noordeloos.
Source : dessins tirés de (249).
Remarque : CH) cheilocystides ; CC) caulocystides ; PC) piléocystides.

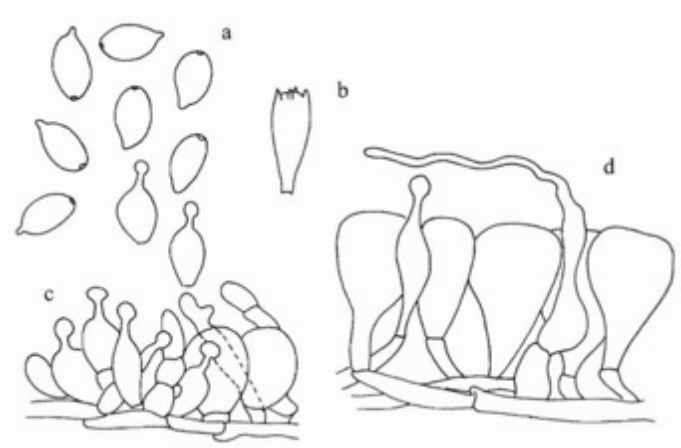


Figure 192 : illustrations de la composition microscopique *de Conocybe microspora var microspora* selon Hausknecht.
Source : dessins tirés de (260).
Remarque : a) spores ; b) basides ; c) stipitipellis ; d) pileipellis

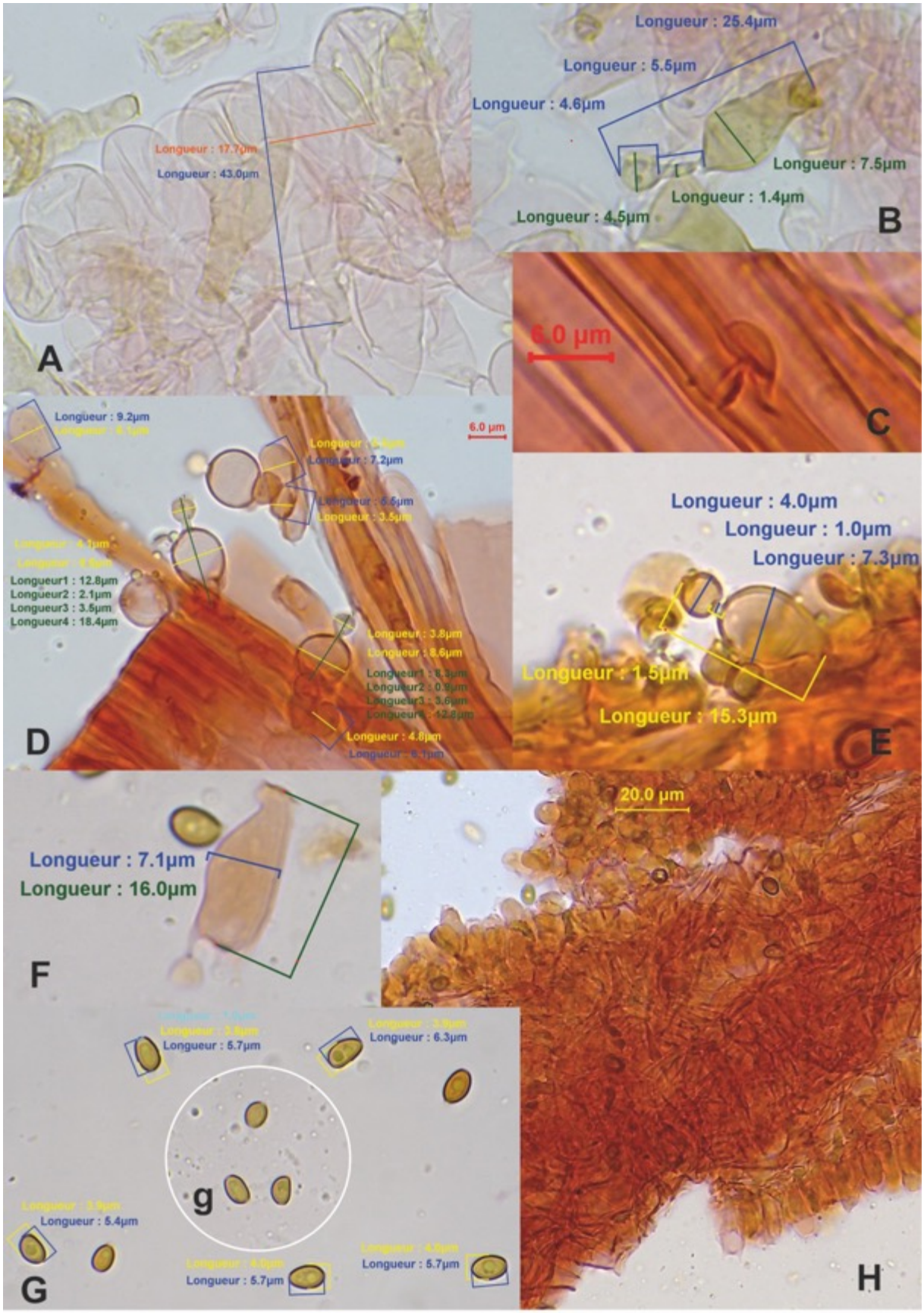


Photo 204 : A : *pileipellis* ; B : piléocystide ; C : boucle ; D : caulocystides ; E : cheilocystide ; F : baside ; G : spores ; f : spores dans l'ammoniaque ; H : trame hyménophorale.
Photographies de X. CZECH.

.

6.1.11. Les *Hymenogastraceae*

6.1.11.1. Rappels généraux sur les *Hymenogastraceae*

Cette famille fait partie de la division des *Basidiomycota*, de la classe des *Agaricomycotina*, et de l'ordre des *Cortinariales*.

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basydiomycota	*Agaricomycotina*	*Cortinariales*	*HYMENOGASTRACEAE*

Tableau 118 : Place des *Hymenogastraceae* dans la classification phylogénique.

Cette famille originellement crée pour le genre gastéroïde appelé *Hymenogaster*, s'est ouverte à d'autres genres agaricoïdes. D'abord avec des champignons ectomycorhiziens comme les genres *Alnicola et Hebeloma*, puis des saprotrophes et des bryotrophes plus éloignés mais sans être « rattaché » dans la phylogénie générale des *Agaricomycotina* : *Galerina*, *Flammula*, *Psilocybe* et enfin *Chromocyphella* (113).

Ils sont caractérisés par des spores brunes verruqueuses ou porées, la présence de cheilocystides et d'un revêtement non hyménodermique, à quelques exceptions près (113).

Cette famille est hétéroclite, mais ne pourrait pas être fusionnée avec les *Strophariaceae* car celle-ci concerne des espèces aux spores plus sombres et toutes saprotrophes (113).

Elle est donc composée des genres *Alnicola*, *Chromocyphella*, *Flammula*, *Galerina*, *Hebeloma*, *Pheocollybia*, *Hymenogaster* et *Psilocybe* (113).

✓ Les hébélomes

Les hébélomes (120 espèces) sont caractérisés principalement par une sporée café au lait, des lames café au lait à maturité et par une arête parfois givrée ou pleurant de fines gouttelettes. Le chapeau est convexe, obtus ou plat, souvent lisse, sec ou un peu lubrifié. Ce genre est composé de couleurs souvent ternes : blanchâtres, chamois, brunâtres, parfois cocardé à centre plus foncé. Le pied est souvent pâle, parfois cortiné ou floconneux au sommet. L'odeur est typique mêlant terre, pomme de terre, et chocolat. Parfois les odeurs peuvent être différentes : amande amère, fleur d'oranger, etc. La silhouette des hébélomes est collybioïde à tricholomoïde (70, 74).

Les espèces de ce genre sont plutôt forestières (70).

Ce genre est composé de quelques espèces toxiques. Leur consommation est à proscrire (70).

✓ Le genre *Alnicola*

Le genre *Alnicola* contient 30 espèces qui sont proches des hébélomes morphologiquement mais possède plutôt une silhouette plus gracile, de type mycéno-collybioïde. Les couleurs sont jaunâtres à brunâtres. Les habitats de ces espèces sont souvent des milieux humides, ectomycorhizienes des aulnes, des saules et d'autres plantes (70).

✓ Le genre *Galerina*

Les galères regroupent environ 125 espèces de petite taille, mycénoïdes parfois collybioïdes. Elles sont saprotrophes. Ces espèces vivent parmi les mousses, sur les débris végétaux, le bois, ou encore sur le sol. Leur chapeau est de couleur jaunâtre, brun miel à brun roux et il est souvent strié à la marge (70).

Le pied est nu ou voilé (fibrilles blanchâtres, anneau fugace ou persistant). Il est souvent grêle, mais il peut arriver qu'il soit charnu. Il est lisse ou poudré. Les lames sont adnées, échancrées, ou très légèrement décurrentes, de couleur jaunâtre à brun ochracé. La sporée est ocre à brun rouillé. L'arête des lames est bien souvent très finement poudrée, ce qui prouve la présence de cystides. L'odeur est souvent farineuse. Enfin *Galerina marginata* et les espèces proches sont responsables d'un syndrome phalloïdien mortel (70, 74).

Le genre *Galerina* se distingue en deux groupes :

- le groupe de la galère marginée, qui comporte des espèces plutôt charnues, avec un pied portant un anneau membraneux, dont le bord du chapeau présente un petit liseré transparent, et pour lesquelles la cuticule dépasse sur le bout des lames en périphérie du chapeau (74) ;

- le groupe des autres galères, qui comporte les galères de petite taille, un peu charnues, qui n'ont jamais d'anneau membraneux, ni de liseré transparent au bord du chapeau ; les couleurs générales, le voile sur le chapeau et sur le pied et l'habitat sont alors à prendre en compte (74).

✓ Le genre *Flemmula*

Le genre *Flammula* concerne des petites espèces parasites de feuillus (70).

✓ Le genre *Phaeocollybia*

Le genre *Phaeocollybia* contient des espèces à stipe radicant et qui poussent sous conifères (70).

Le genre *Hymenogaster* possède les espèces gastéroïdes, mycorhiziques se développant sous forme hypogée (70).

✓ Le genre *Psilocybe*

Ce genre *Psilocybe* est composé de très petites espèces des prairies à lames et spores noirâtres. Ce genre contient des espèces hallucinogènes (70).

6.1.11.1. Les *Hymenogastraceae* rencontrés sur le site

L'ensemble des *Hymenogastraceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 119**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
HYMENOGASTRACEAE	***Galerina***	*Galerina uncialis*
		Galerina graminea
		Galerina moelleri
		Galerina clavata

Tableau 119 : Synthèse des espèces appartenant aux *Hymenogastraceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

- ***Galerina uncialis* (Britzelm.) Künher**

Elle appartient à la section *Mycenopsis* (259, 261).

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Ce champignon a une silhouette naucorioïde (113, 259). Le chapeau fait de (0,5-)1cm jusqu'à 2 cm de diamètre (54, 259, 261), voire maximum 3 cm selon (259, 261, 262). Il est glabre, lisse, et hygrophane. Lorsqu'il est humide, il prend des couleurs brun orangé jaunâtre à brun orangé dans sa jeunesse (54, 259, 261), voire brun rougeâtre foncé terne et légèrement plus pâle près de la marge avec l'âge (211, 261). Le chapeau est un peu brillant à gras (261) (*voir* **Figure 193**, **Photo 205**).

Lorsqu'il est sec, il prend des couleurs ocre-beige, à chamois rouillé avec un centre plus brun terne (261). Il est peu strié (54, 211, 259). Le chapeau est semi-globuleux à l'état jeune, puis s'étale mais pas complètement (211). Il peut être conique à hémisphérique, hémisphérique à plan convexe rarement à plan concave, parfois conico-convexe, puis campanulé (261).

La marge est légèrement involutée au début et parfois révolutée chez les spécimens plus anciens (261) (*voir* **Figure 193**, **Photo 205**).

✓ Les lames

Les lames sont subdécurrentes (54, 261), largement adnées (211, 261, 262) à adnexées (261) et parfois légèrement décurrentes par une dent (211). Dans ce dernier cas, le terme de lames adnées-uncinées peut être utilisé (259). Elles sont moyennement espacées (211, 261) à serrées (261). Elles présentent une couleur ochracé brunâtre, puis ocre rouillé (54, 211, 259, 261). Les lames semblent légèrement ciliées de blanc d'après certains auteurs (261, 262) (*voir* **Figure 193**, **Photo 205**).

La sporée est brune, rouille, rougeâtre plutôt foncé (261).

✓ Le stipe

Le stipe fait 7(-8) cm de long, sur 0,3 cm de diamètre. Il possède une forme trapue. Il est concolore, à base assombrie plutôt rousse (259). Il est plus ou moins guirlandé de fibrilles blanchâtres (54) d'aspect zébrant (211) sur un fond brun foncé (262). Il est fugacement annelé (54, 211, 261) par un anneau fibrilleux ou membraneux (262) très peu consistant (211). Le terme de cortine sub-annellée ou guirlandée assez fugace, est employé par certains auteurs (259) (*voir* **Figure 193**, **Photo 205**).

Le pied est cylindrique, plein et cassant (261, 262). Il est légèrement pruineux au sommet. Sa base est légèrement tomenteuse et un peu blanchâtre (261) (*voir* **Figure 193**, **Photo 205**).

✓ La chair

L'odeur est plutôt sub-farineuse (211, 259, 261, 262), épicée ou herbeuse (259, 262) et la saveur est sub-farineuse (54, 211, 261).

La chair est de couleur crème dans le chapeau et dans le haut du pied. Dans le reste du pied, la couleur est plutôt brun rougeâtre foncé ou roussâtre (211, 261).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores font (7,2-)8 – 11 x 5 – 6,5 µm. Elles sont ovo-elliptiques (211, 259, 261, 262) à amygdaliformes. Les spores sont assez bassement ruguleuses, parfois calyptrées (259, 261), et sont nettement verruqueuses surtout dans le Melzer. Elles possèdent une plage supra-apiculaire plus ou moins nette. Les spores sont dextrinoïdes dans le Melzer, où il est plus facile d'observer un petit périspore (211, 261, 262). La réaction au KOH est positive car la spore devient plus foncée. Elles sont

de couleur jaune-brun dans l'eau et ferrugineuses dans le NH4OH (261) (*voir* **Figure 193**, **Photo 206**).

✓ Les basides

Les basides sont cylindriques à clavées. Elles mesurent 25 à 32(35) µm de long sur (6,5-)7 à 8(-9) µm de large. Elles sont tétrasporiques et bouclées (261, 262) (*voir* **Photo 206**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides mesurent 30 – 60(-65) x 5 – 6(-13) µm (211, 259, 261). Elles sont fusiformes (261, 262) à lagéniformes avec un col assez long (211, 259, 262), grêle ou aigu (259), très mince de 1 à 3 (4) µm de large. Parfois, ces cheilocystides sont sub-capitées, et rarement à contenu jaunâtre (261) (*voir* **Figure 193**, **Photo 206**).

Les pleurocystides sont absentes (211, 261, 262).

✓ La trame hyménophorale

La trame est plus ou moins régulière avec un sous-hyménium composé d'hyphes de 2 à 4 µm de large et au centre d'hyphes hyphes de 8 à 12 µm de large de couleur orange dans l'eau. Le sous-hyménium est mince avec une épaisseur de 5 à 10 µm (261).

✓ L'epicutis

L'epicutis est filamenteux avec des hyphes de 4 à 10 µm de diamètre selon certains auteurs (211, 262) et de 3 à 5 µm pour d'autres (259). Elles sont parallèles, couchées, entremêlées, hyalines à pigmentées de jaune (261, 262). L'epicutis est nettement gélifié en surface (211, 261), sur une épaisseur de 20 à 50 µm. L'épaisseur totale de l'épicutis est de 40 à 70 µm (261) (*voir* **Photo 206**).

✓ La trame corticale du pileus

La trame du chapeau est composée d'hyphes entremêlées de 4 à 15 µm de largeur au centre. Elles sont disposées de manière radiale au-dessus de l'attache des lames au chapeau (261).

✓ La trame du stipe

La trame du stipe contient des hyphes longitudinales de 2 à 4 µm de diamètre près de la surface et jusqu'à 15 µm dans le centre et elles passent progressivement dans la trame du chapeau. Les hyphes les plus externes sont légèrement espacées et les interstices sont remplis de matière hyaline. Les hyphes de la trame du pied sont incrustées d'un pigment brun jaunâtre devenant plus foncé dans le NH4OH et le KOH (261) (*voir* **Photo 206**).

Quelques hyphes de la cuticule et de la surface du pied ont un pigment intracellulaire jaunâtre opaque. De rares hyphes vasculaires opaquement jaunâtres sont présentes dans les trames (261).

✓ Les boucles

Galerina uncialis possède également des boucles (211, 259, 261).

- Habitat

C'est un saprotrophe (113, 261) et un saprotrophe lignicole qui pousse de façon grégaire à parfois sub-fasciculaire (261). Il se développe sur des débris de végétaux, dans les friches (113, 261), dans les mousses et les pelouses (259, 261).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans sur l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'espèce *Galerina uncialis* a été inventoriée en novembre 2020, sur la parcelle 176 (*voir* **Tableau 120**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV261120-13-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Galerina uncialis*** (Britzelm.) Kühner

Tableau 120 : Observations de *Galerina uncialis* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes

Cette espèce assez rare a été localisée aussi dans l'Aisne, la Somme et le Nord (113).

- Commentaire

Galerina uncialis est une espèce appartenant à la catégorie 2 des espèces fortement menacées de la Liste rouge de niveau 1 (214).



Photo 205 : Photographies de *Galerina uncialis*.
Photographies de X. CZECH.

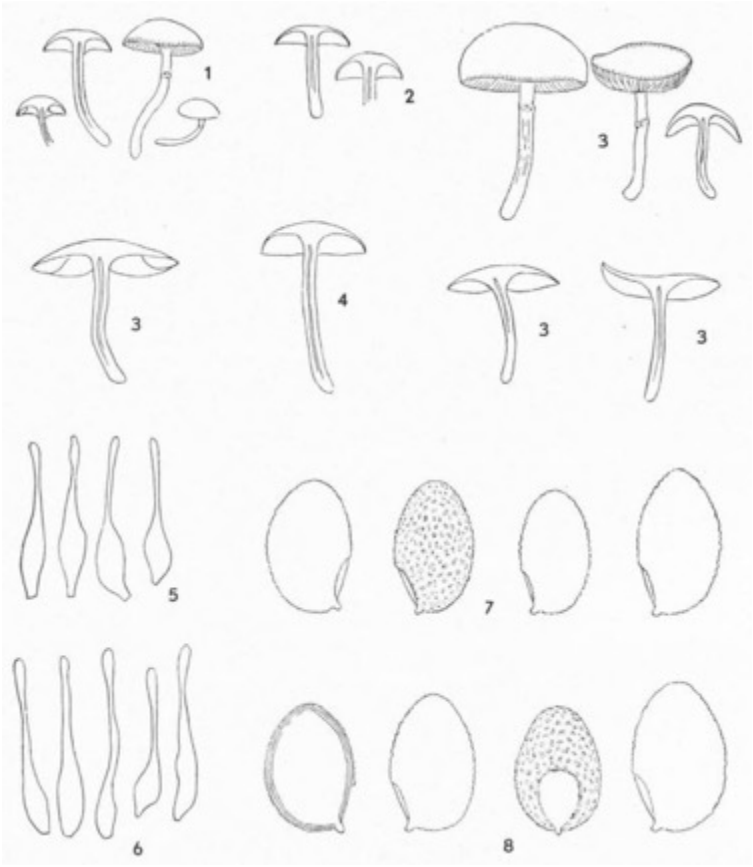


Figure 193 : Illustration des éléments microscopiques caractérisant *Galerina uncialis*.
Source : dessin tiré de (261).
Remarques : 1 – 4) sporophores ; 5 – 6) cheilocystides ; 7 – 8) spores.

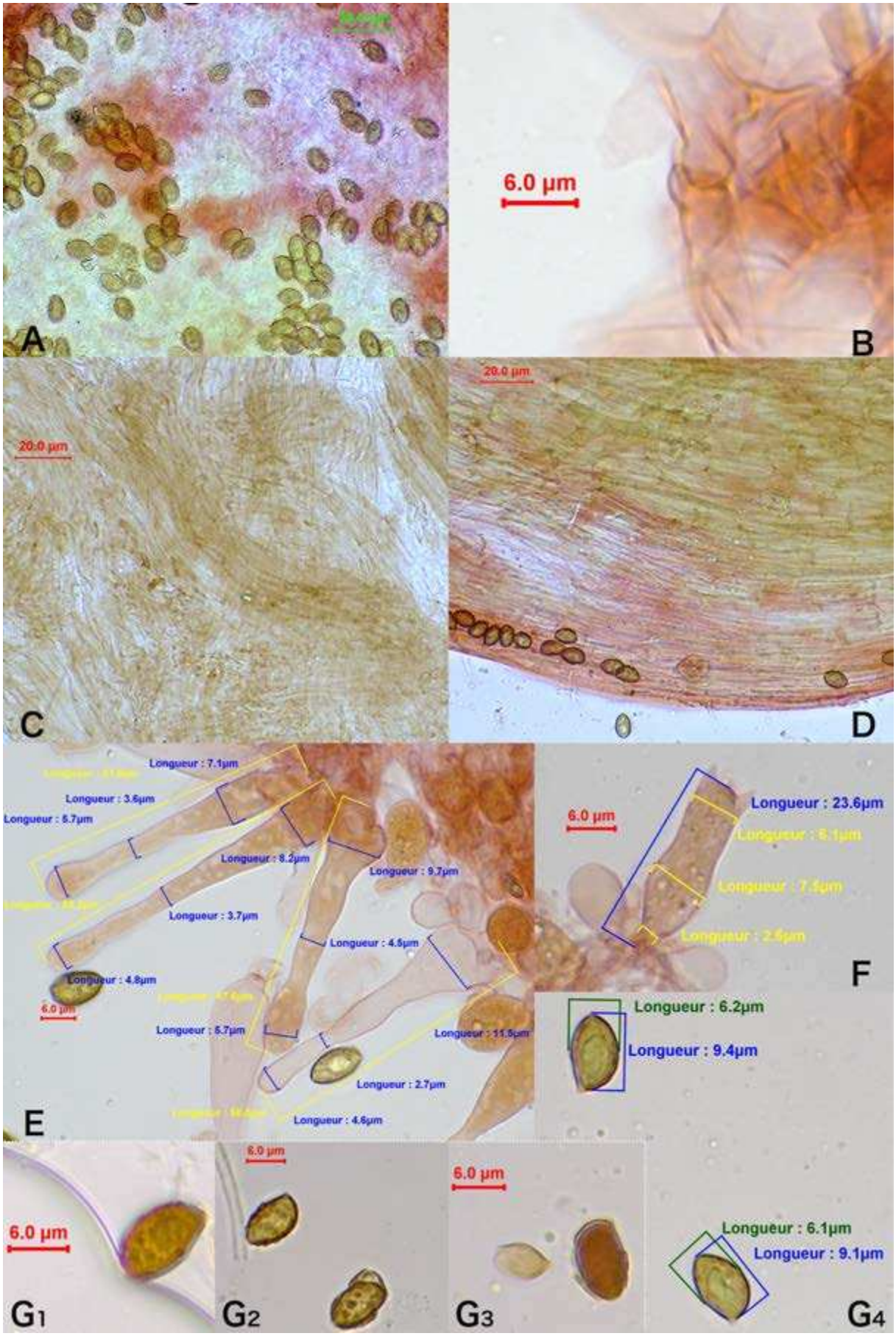


Photo 206 : A : *pileipellis* ; B : boucle ; C : pigment intracellulaire de la *stipitrama* sous KOH ; D : *stipitipellis* ; E : cheilocystides ; F : baside ; G_1 : spore dans l'ammoniaque ; G_2 : spores dans le KOH ; G_3 : spores dans le Melzer ; G_4 : spores dans le rouge Congo.
Photographies de X. CZECH.

- ***Galerina leavis* (pers.) Singer : la galère lisse**
  [= *Galerina graminea* (velenovsky) Kühner]

- Description macroscopique

✓ Le chapeau

Ce champignon, qui appartient au sous-genre *Tubariopsis* et à la section *Tubariopsis*, possède un chapeau de 0,7 à 1,5 cm de diamètre (54, 211, 262, 263). Celui-ci est d'abord hémisphérique, puis convexe à campanulé ou aplani (211, 246, 262). Dans ce dernier cas, il est alors souvent obtusément mamelonné (58, 262) (*voir* **Photo 207**).

Sa surface est lisse, glabre, mate et hygrophane. Lorsqu'il est à l'état d'imbibition, il est brun ocracé à brun rouille, ocre roux vif et strié par transparence pratiquement jusqu'au milieu du chapeau. Lorsqu'il est sec, il est plutôt de couleur crème à crème blanchâtre, chamois, jaune pâle et non strié (54, 58, 211, 246, 259, 262). D'autres auteurs, le décrivent comme étant roux ocracé chaud et strié (sans précision de son état d'imbibition), puis jaune pâle (54) (*voir* **Photo 207**).

✓ Les lames

Les lames sont plus ou moins adnées, d'abord de couleur jaune, fauve pâle, ocre pâle, puis brun ocracé (211, 262). Elles possèdent une arête finement floconneuse blanche (262). Les lames sont décrites comme peu serrées, concolores au chapeau ou jaune pâle selon certains auteurs (54, 246) (*voir* **Photo 207**).

La sporée est brun-ocre (211, 262).

✓ Le stipe

Le stipe fait 1,5 à 3,5(-4) cm de long (211, 262, 263) sur 0,1 à 0,15(-0,20) cm de diamètre. Le stipe est cylindrique, plein, plutôt élastique. Il possède également une couleur crème à jaune pâle. Il est orné d'une fine pruine blanche au sommet et à la base du pied (211, 262). Le stipe est parfois un peu grisonnant à la base (54, 113). Lorsque le pied est imbu, il est plutôt foncé (246). Enfin, le pied est également fibrilleux (54, 58, 246) ou glabre (54) (*voir* **Photo 207**).

✓ La chair

C'est une espèce très pâle en globalité (chapeau et lames) (113).

La chair est crème ocracé (262), pâle, insipide (259), mince avec une odeur indistincte ou faiblement épicée. La saveur est douce à légèrement astringente mais non typique (262). La saveur semble être herbacée (211).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont dépourvues de plage supra-apiculaire. Elles ont une paroi mince et se collapsent facilement (58, 259, 263). Elles mesurent 7 à 10,3 µm de long sur 4 à 5(-5,5) µm de large (58, 211, 262, 263). Elles sont ovoïdes à elliptiques et sont atténuées à l'apex (263). Elles peuvent être amygdaliformes pour certains auteurs (262) ou un peu trapézoïdales ou à sommet étiré-conique parfois difforme pour d'autres (259) (*voir* **Figure 194**, **Photo 208**, **Photo 209**, **Photo 210**).

La région supra-hilaire varie de la forme aplanie à fortement déprimée. Les spores sont finement aspérulées, c'est-à-dire que leur surface est rugueuse par la présence de nombreux petits points ou verrues (*voir* **Photo 208**, **Photo 209**, **Figure 194**, **Photo 210**) (263).

La paroi apparait ocre et très mince (0,3 µm d'épaisseur). Les spores portent une ornementation exosporiale fine mais distincte, constituée de petites verrues arrondies qui sont souvent fusionnées généralement avec de courtes crêtes interconnectées formant un réticulum au MEB. Les verrues sont uniformément réparties sur toute la surface y compris sur la région supra-apiculaire (*voir* **Photo 209**, **Photo 208**, **Figure 194**) (259, 263). Au microscope optique, elles paraissent finement verruqueuses à presque lisses (sub-lisses) et sont davantage visibles au Melzer. Les spores sont de couleur jaune pâle (58, 211, 259, 262). De nombreuses spores ont tendance à s'agglutiner et se collapser (246, 262). Les spores sont non dextrinoïdes (211) (*voir* **Photo 210**).

L'appendice hilaire (apicule) est lisse et porte un hile à pore ouvert (263).

✓ Les basides

Les basides sont étroitement clavées et mesurent 25 à 36 µm par 6 à 8 µm. Elles sont tétrasporiques et non bouclées (211, 262) (*voir* **Photo 210**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides sont capitées (58, 211, 263). Elles sont étroitement lagéniformes et mesurent 20 à 45 µm de long pour 6 à 10 µm de large. Elles ont un capitule qui mesure 2 – 3 x 5 – 6 µm (58, 211, 259, 262) (*voir* **Photo 210**).

Les pleurocystides sont absentes (259, 262).

✓ Le *pileipellis*

La cuticule est constituée d'hyphes parallèles, couchées, larges de 3 à 5 µm voire 13 µmm (262). Elles sont hyalines ou comportent une pigmentation intra-

cellulaire jaune pâle et sont non bouclées. L'epicutis présente quelques piléocystides (211, 259, 262) d'aspect lagéniforme et capité (58) (*voir* **Photo 210**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* présente des caulocystides au sommet du stipe (58, 211, 262), qui sont lagéniformes et capitées (58).

✓ Les anses de conjugaison

Les boucles sont absentes (58, 246, 259, 263) ou très rarifiées au moins au niveau du stipe ou de l'epicutis (259).

- Habitat

C'est un champignon saprotrophe herbicole (113). Il pousse dans les endroits herbeux ou parmi les mousses (263), dans les près, les pelouses et les clairières (113, 211, 262). Le plus souvent, il est grégaire et rarement isolé (262). Il est présent jusqu'en zone subalpine (259).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'espèce *Galerina graminea* a été inventoriée en novembre 2019 et 2020, sur les parcelles 176 et 910 (*voir* **Tableau 121**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-11-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	910	***Galerina graminea*** (Velenovský) Kühner [= G. laevis]
CV261120-15-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2020-11-26	976	***Galerina graminea*** (Velenovský) Kühner [= G. laevis]

Tableau 121 : Observations de *Galerina graminea* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Il s'agit d'une espèce relativement courante. Elle a également été localisée dans l'Aisne, la Somme, l'Oise et le Nord (113).

- Commentaire

Il est possible de confondre cette espèce avec *Galerina clavate* et *Galerina subclavata*. Celles-ci ont des spores nettement rugueuses à paroi épaisse (58).



Photo 207 : Photographies de *Galerina leavis*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa.
Photographies de X. CZECH.

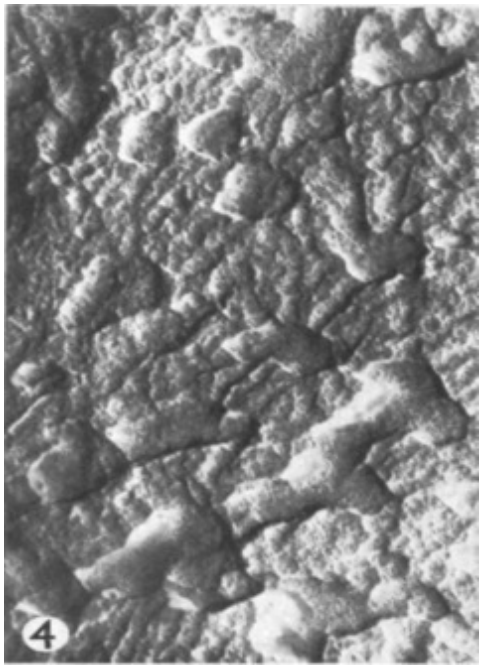


Photo 208 : Surface de *Galerina graminea* au microscope électronique à balayage où les détails de la surface exosporiale sont visibles.
Source : photo tirée de (263).

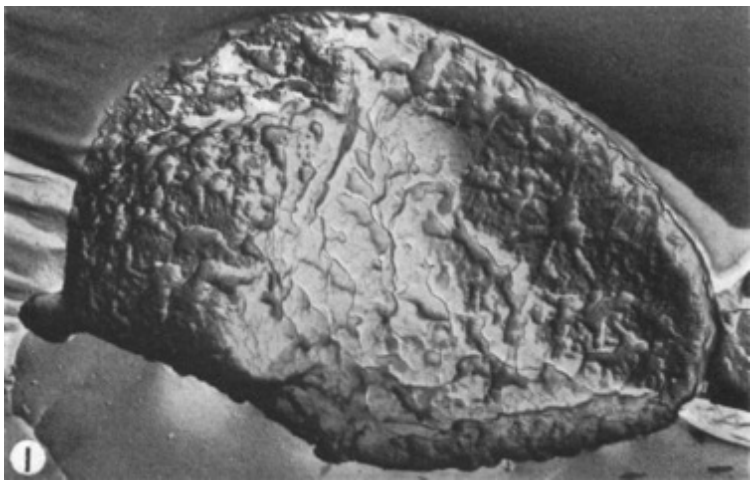


Photo 209 : Spore de *Galerina graminea* en vue latérale au microscopie électronique à balayage montrant la dépression supra-apiculaire et les verrues reliées par les réticulums.
Source : photo tirée de (263).



Figure 194 : Dessin de spore de *Galerina graminea* par Pegler.
Source : illustration tirée de (263).

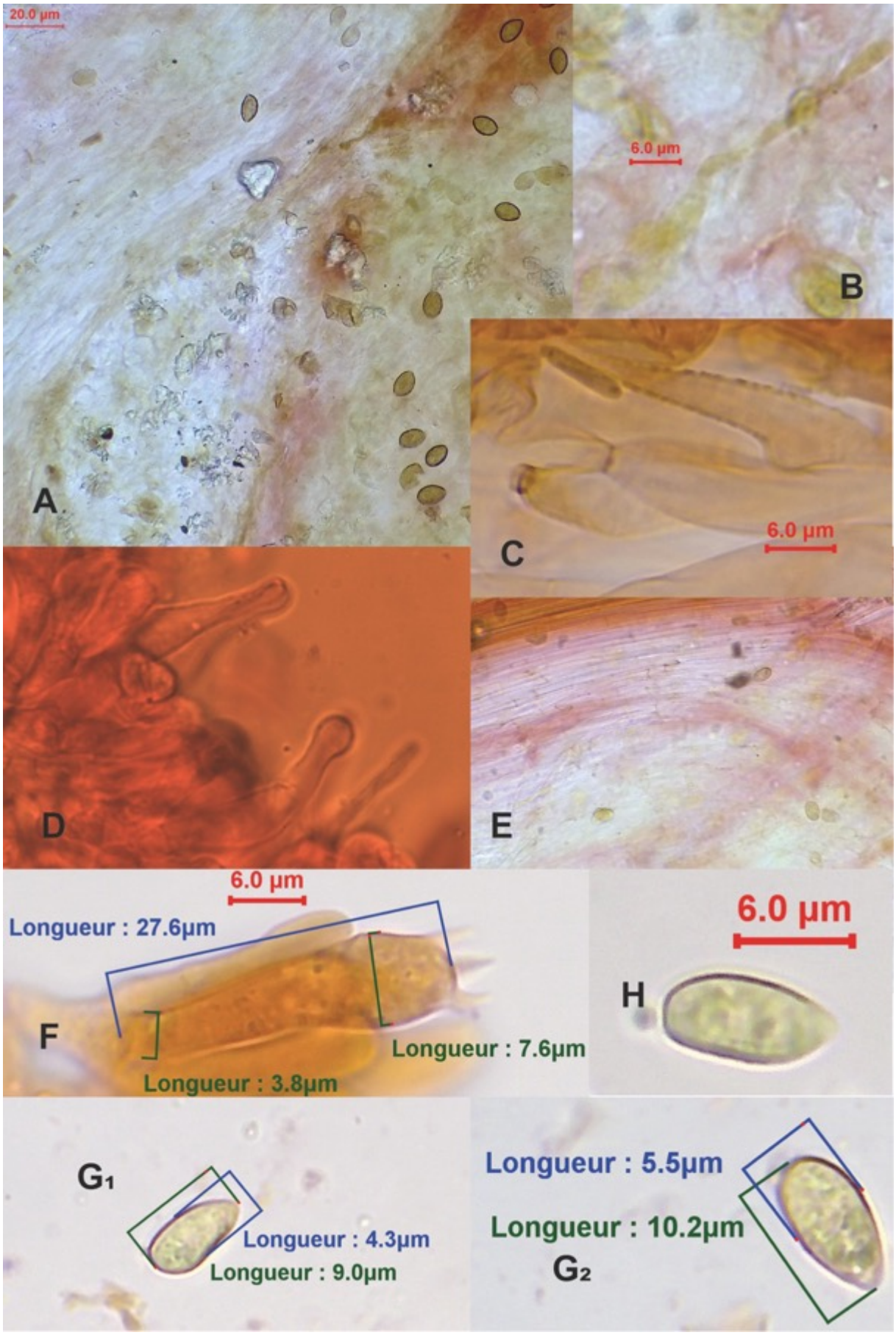


Photo 210 : A : *pileipellis* ; B : piléocystide ; C : pigment pariétal ; D : cheilocystides ; E : *stipitipellis* ; F : baside ; G_1 à G_2 : spores ; H : spore dans le Melzer.
Photographies de X. CZECH.

- ***Galerina moelleri* (Bas)**
  [= *Galerina pseudomycenopsis* (Pilat)]
  [= *Galerina pumila* (Fr) Favre ss Möll. fo. Oreina favre]

- Description macroscopique

✓ Le *pileus*

Galerina moelleri fait partie de la section des *Naucoriopsis*, elle a donc une silhouette naucorio-collybioïde avec un chapeau convexe-étalé ou vite plat, à marge incurvée. Le stipe est moins gracile, plus ou moins robuste (259, 264) (*voir* **Photo 211**).

Le chapeau peut faire jusqu'à (1,0-)2 – 3 cm de diamètre avec un revêtement plus ou moins lubrifié (259, 262). Le chapeau est d'abord hémisphérique, puis convexe et parfois légèrement mamelonné (262). La surface est lisse, soyeuse, brillante et hygrophane. La surface est au début brun-marron à l'état humide, puis pâlissant à orangé ocre rougeâtre à l'état sec (262) (*voir* **Figure 195**, **Photo 211**). D'autres auteurs lui donne des couleurs rousses à châtains, puis ocracé pâle (259). La marge est aiguë, lisse, parfois légèrement striée (262, 264).

✓ Les lames

Les lames sont jaune-ocre. Elles sont adnées à subdécurrentes (259, 261, 262). Les arêtes sont floconneuses et blanchâtres (262) (*voir* **Photo 211**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure de 2 à 4 cm de long pour 0,2 à 0,7 cm de diamètre. Il est pâle, blanc au sommet, à base brune, brun-ocre à brun-rouge. L'anneau est fibrilleux, plus ou moins armillé à la fin (259, 262, 264) ou plus ou moins membraneux (262). Le stipe est cylindrique, élastique, plein au début, puis fistuleux. Sous l'anneau, il est recouvert de fibrilles longitudinales blanches dans sa jeuneuse, puis il devient glabrescent par la suite (262) (*voir* **Figure 195**, **Photo 211**).

✓ La chair

La chair mince est ocre rougeâtre (262).

L'odeur et la saveur sont farineuses (259).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores font (8-)9 – 12(-15) x (5,6-)6,5 – 7,5 (-10) µm. Elles sont ruguleuses ou marbrées, pratiquement lisses (259, 261, 262, 264, 265). La réaction au KOH est nulle selon un auteur (259) mais d'autres auteurs parlent d'une coloration fauve à brun-

rouille (261, 264, 265) ou légèrement à modérément foncée dans le KOH (261) Elles possèdent un pore germinatif peu visible, inférieur à 0,5µm de large (259, 262, 264, 265).

Elles sont de forme ellipsoïdale à amygdaliforme, faiblement verruqueuses (262, 265). Elles sont à apex aiguë, obtuses ou quelque peu mucronées (265) ou avec une légère papille (261). Elles sont brun-ocracé pâle avec une plage supra-hilaire indistincte (262, 264). Il n'y a pas de perte périsporiale et elles sont dextrinoïdes (261, 264, 265) (*voir* **Figure 195**, **Figure 196**, **Photo 212**).

✓ Les basides

Les basides sont clavées, parfois pédicellées et mesurent 22 – 30(-45) x (7-)10 – 12 µm. Elles sont tétrasporiques, bouclées (262, 264, 265), à paroi un peu épaisse (265) (*voir* **Photo 212**).

✓ Les cystides

Les pleurocystides et les cheilocystides font 40 – 75(-90) x 5 – 15 x 3 – 6(-10)(-16) µm. Elles sont fusi-ventrues (259, 261, 262) à lagéniformes (261, 262) ou rarement sub-capitées (261, 264) (*voir* **Figure 195**, **Figure 196**, **Photo 212**).

J'ai pu observer certaines cheilocystides légèrement pluriétranglées élancées et parfois septées sur certaines des coupes réalisées.

Les caulocystides, au sommet du stipe (264–266), sont identiques aux cheilocystides (264) (*voir* **Figure 195**, **Figure 196**).

✓ L'epicutis

L'epicutis est composé d'hyphes de 2 à 6(-7) µm de diamètre, plus ou moins congophobes ou gélifiées (259, 261, 262). Elles sont parallèles, couchées, de couleur hyaline pour celles en surface et celles sous-jacentes présentent un pigment incrustant brun clair (261, 262, 265) (*voir* **Photo 212**).

✓ Les boucles

La plupart des hyphes sont bouclées (261, 262, 264, 265) (*voir* **Photo 212**).

- Habitat et type trophique

Cette espèce est saprotrophe ou saprotrophe herbicole (113). Elle pousse dans les prairies et les pelouses humides (113, 259).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'espèce *Galerina moelleri* a été inventoriée en novembre 2021, sur la parcelle 910 (*voir* **Tableau 122**).

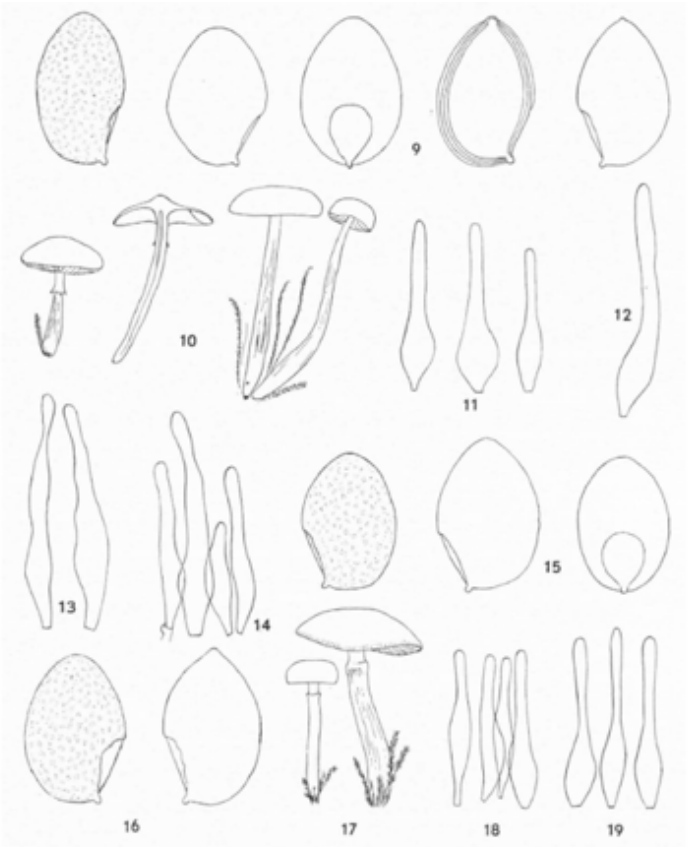
Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV111121-9-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Galerina moelleri*** (Bas)

Tableau 122 : Observations de *Galerina moelleri* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Elle a été repérée également dans la Somme (113).



Photo 211 : Photographies de *Galerina moelleri*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa. Photographies de X. CZECH.



Figs. 9–19. *Galerina moelleri* Bas: 9, 15, and 16—spores × 2500; 10 and 17—carpophores × 1; 11, 14, and 18—cheilocystidia × 500; 12, 13, and 19—pleurocystidia × 500 (9–12: from type; 10: after Möller; 13–15: from *Terkelsen 42*; 16, 18, and 19: from *Favre s.n.*, 20 Aug. 1943, Haut val Sesenna; 17: after Favre).

Figure 195 : Dessins représentant *Galerina graminea* au niveau macroscopique et ces éléments microscopiques selon différents auteurs.
Source : dessins tirés de (261).

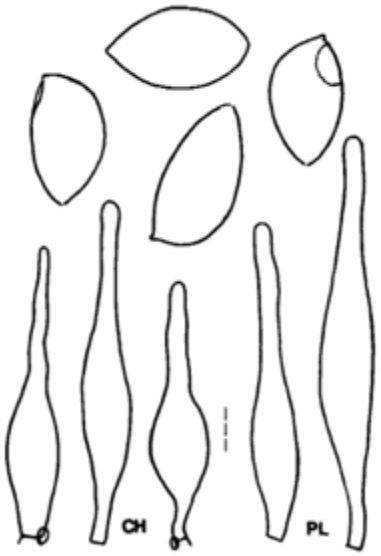


Figure 196 : Illustration des spores, des cheilocystides (CH) et pleurocystides (PL), selon Gulden et Vesterholt.
Source : illustration tirée de (264).

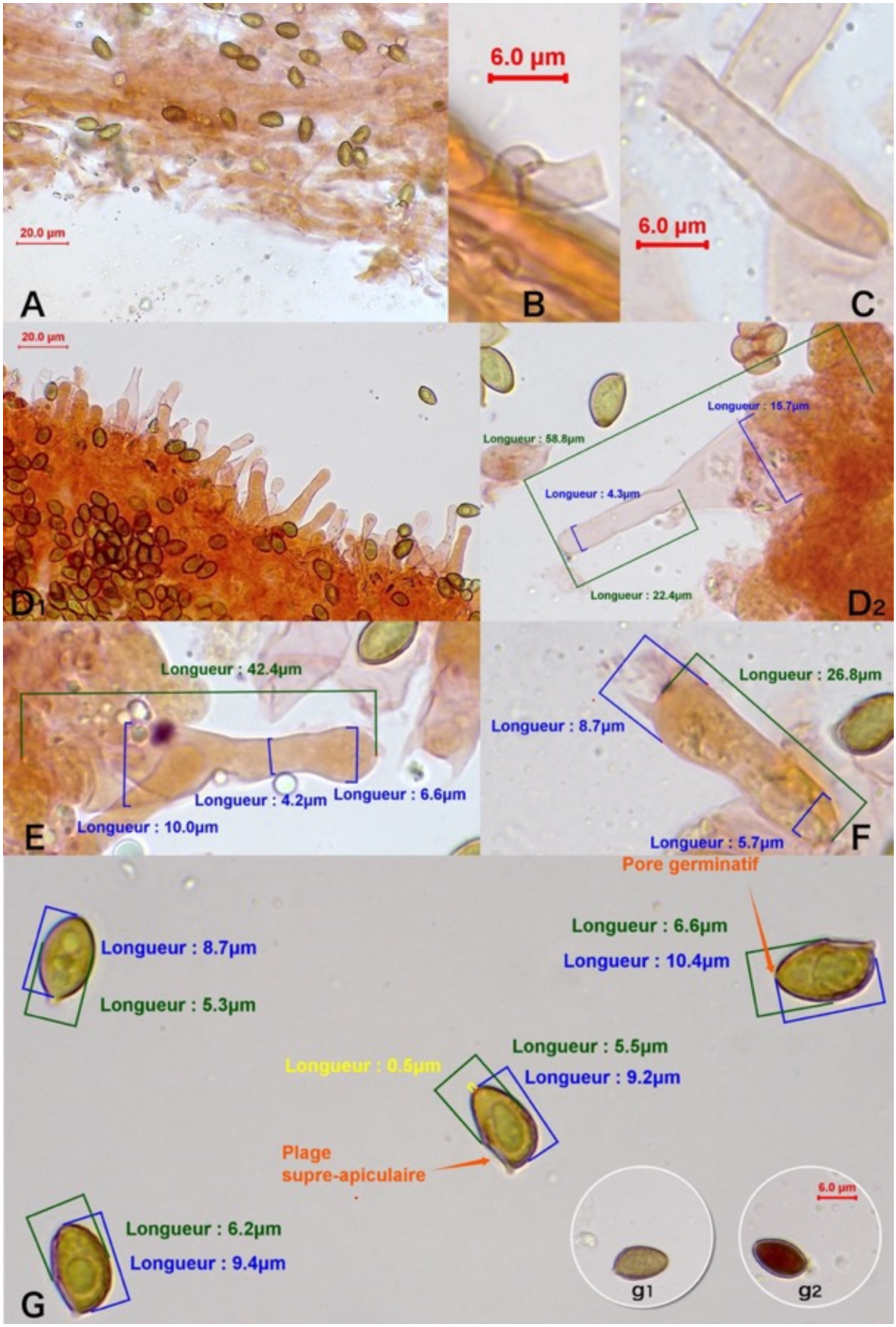


Photo 212 : A : *pileipellis* ; B : boucle ; C : pigment pariétal ; D_1 à D_2 : cheilocystides ; E : pleurocystide ; F : baside ; G : spores dans le rouge de Congo ; g_1 : spore dans le KOH 10% ; g_2 : spore dans le Melzer.
Photographies de X. CZECH.

- ***Galerina clavata* (Velenovsky) kühner (=*G. heterocystis* ss auct europ)**

- Description macroscopique

✓ Le chapeau

C'est une espèce appartenant au sous-genre *Tubariopsis*. Le chapeau mesure de 2 à 3 cm de diamètre et 1,5 mm d'épaisseur à l'apex. Il est glabre, lisse, luisant ou mat et hygrophane. Il est de couleur fauve-orange, fauve-roux vif à beige pâle au sec. La marge est très striée jusqu'au demi-rayon. (54, 259, 262, 265). Le chapeau est hémisphérique ou mamelonné, umboné (259, 265), campanulé à convexe, puis conico-campanulé. Il est brun ocracé à châtain clair, plus foncé au centre. Il est strié par transparence à l'état d'imbibition et de couleur jaune crème et non strié à l'état sec selon (262, 265). La marge est aiguë et finement dentée (262) (*voir* **Photo 213**).

✓ Les lames

Les lames sont moyennement serrées à peu espacées de couleurs jaune fauvâtre, ocre-jaune (54, 259). La sporée est brun-ocre (262). Les lames sont larges, ascendantes et largement adnées avec des arêtes légèrement floconneuses (262, 265, 266) et ventrues (265) (*voir* **Photo 213**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure 3 à 8 cm de long sur 0,3 cm de diamètre (54, 259). Il est de consistance fragile et de couleur ocre miel clair, ocre clair plus ou moins vif. Il est glabre ou presque (54). Le stipe est fibrilleux argenté en bas (113). Le stipe est non voilé ou à cortine basale fugace (259). Il est de forme cylindrique, plein, élastique, flexible, poudré de blanc au sommet, recouvert de fibrilles longitudinales blanchâtres (262) (*voir* **Photo 213**).

✓ La chair

La chair est fragile et pâle à odeur subnulle ou raphanoïde (259). La saveur est douce ou un peu rance (262).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores mesurent (10,4-)11 – 15(-17) x 6 – 9(-10) µm (259, 265). En vue de face, elles sont ovoïdes, elliptiques (262) à sub-amygdaliformes (259). En vue latérale, elles sont inéquilatérales, aplanies à légèrement déprimées au niveau de la plage (263, 265), avec un contour atténué à l'apex. La spore semble être plus large à partir d'un axe fictif situé au milieu de celle-ci (265). Les spores sont ponctuées (259), verruculeuses (265) ou verruqueuses (262) (*voir* **Figure 197**, **Figure 198**, **Photo 214**, **Photo 215**).

Ces ornementations sont de formes irrégulières et dispersées de manière uniforme. Ces verrues semblent parfois, selon le stade de développement de la spore, fusionner pour donner des zones plus grandes et irrégulièrement surélevées (263). Elles sont de couleur fauve au KOH (264, 265) (*voir* **Photo 215**).

Elles ne sont pas dextrinoïdes et ne possèdent pas de réelle plage supra-apiculaire, ni de pore germinatif visible (264, 265). La paroi est moyennement mince de 0,4 µm. L'appendice hilaire est petit mais distinct, lisse et porte un hile à pore ouvert visible au MEB (*voir* **Photo 214**, **Figure 197**, **Figure 198**, **Photo 215**) (263).

✓ Les basides

Les basides sont tétrasporiques, parfois bisporiques et non bouclées. Elles sont clavées et mesurent 26 – 40(-50) x 7,5 – 15 µm (262, 265) (*voir* **Photo 215**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides mesurent (25-)30 – 65 (-100) x (5-)6 – 15(-20) x 2 – 4(-5) x (2-)5 – 10 (-12) µm et comportent un col cylindrique, elles sont capités et possèdent une base ventrue (259, 264, 265). Elles sont lagéniformes, longuement becquées* et capitées (262, 264), ou encore tibiiformes (264, 265) (*voir* **Figure 198**) (*voir* **Photo 215**).

Des pleurocystides sont parfois présentes (259, 264–266).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est composé d'hyphes de (4-)5 – 8(-15) µm, plus ou moins enchevêtrées ou radiales, couchées et parallèles avec quelques piléocystides similaires aux cheilocystides (259, 262, 264). Les hyphes sont hyalines ou contenant un pigment incrustant jaune pâle. Elles ne sont pas bouclées (262) (*voir* **Photo 215**).

✓ Le *stipitipellis*

Des caulocystides sont présentes sur l'ensemble du stipe, mais elles sont plus nombreuses au sommet de celui-ci (262, 265). Elles sont de même forme que les cheilocystides (265) (*voir* **Photo 215**).

✓ Les boucles

Les boucles sont absentes dans cette espèce (259, 264, 265).

- Habitat

C’est un saprotrophe herbicole ou de bryophytes. Le champignon pousse dans les pelouses, les milieux moussus, dans les lieux hygrophiles (54, 113, 265), les tourbières, jusqu’en zone alpine où c’est l’un des plus commun (259, 265). Ce champignon est souvent grégaire (262).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l’Aa et les coteaux d’Elnes, l’espèce *Galerina clavata* a été inventoriée en novembre 2019 et 2020, sur les parcelles 910 et 976 (*voir* **Tableau 123**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-26-P976	Wavrans-sur-l’Aa	2019-11-19	976	***Galerina clavata*** (Velenovský) Kühner [= *G. heterocystis*]
CV141120-4-P910	Wavrans-sur-l’Aa	2020-11-14	910	***Galerina clavata (Velenovský) Kühner*** [= *G. heterocystis*]

Tableau 123 : Observations de *Galerina clavata* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Elle est très courante et a été répertoriée dans l’Aisne, la Somme, l’Oise et le Nord (113).



Photo 213 : Photographie de *Galerina clavata*.
Photographie de Duchemin Thierry.



Figure 197 : Représentation d'une spore de *Galerina clavata* selon Pegler.
Source : dessin tiré de (263).

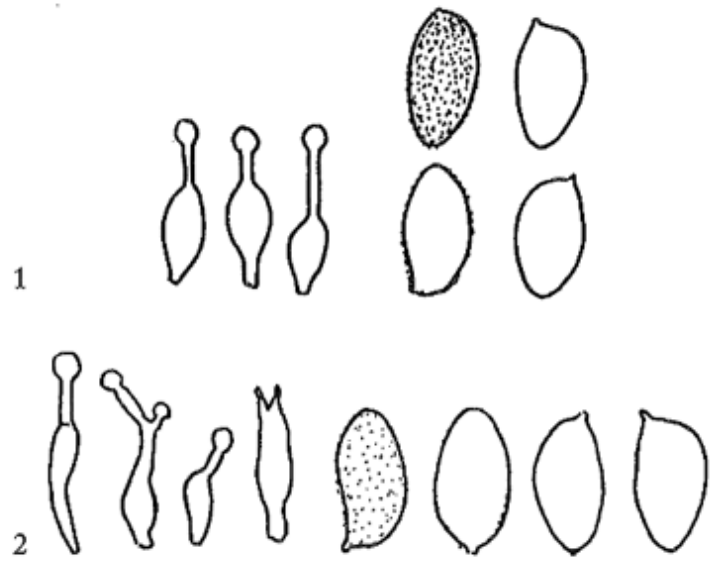


Figure 198 : Représentation de (1) *Galerina clavata* ; (2) *Galerina subclavata*.
Source : illustration tirée de (265).

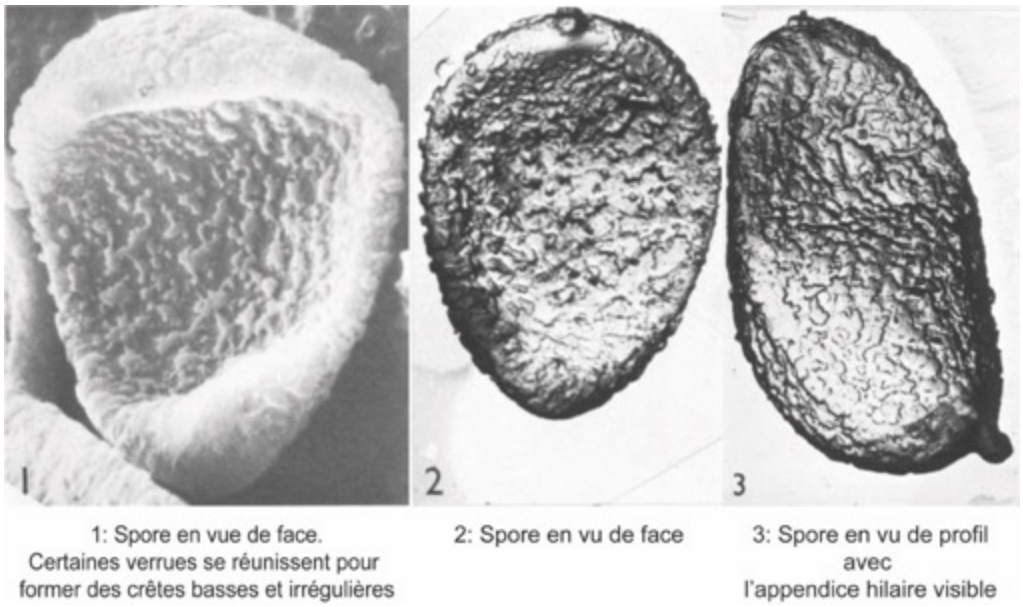


Photo 214 : Photos de spores de *Galerina heterocystis* réalisées au microscope électronique.
Source : photos tirées de (263).

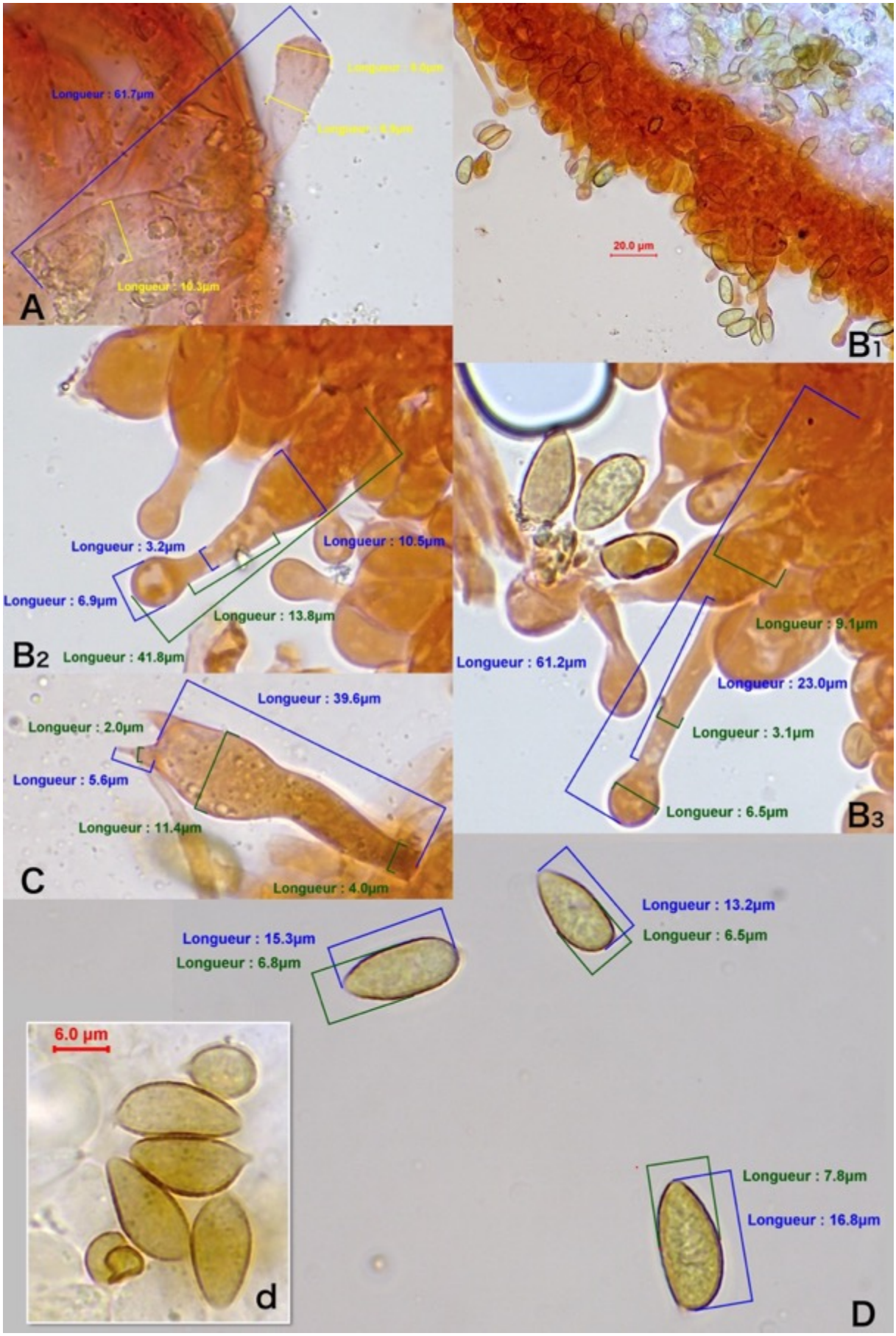


Photo 215 : A : caulocystide ; B_1 à B_3 : cheilocystides ; C : baside ; D : spores dans le rouge Congo ; d : spores dans le KOH 5%.
Photographies de X. CZECH.

6.1.12. Les *ex-Lepiotaceae*

6.1.12.1. Rappels généraux sur les *ex-Lépiotaceae*

L'ancienne famille des *Lepiotaceae* appartient à la division des *Basidiomycota*, à la classe des *Agaricomycetes* et à l'ordre des *Agaricales.* Actuellement, cette ancienne famille est incorporée dans la famille des *Agaricaceae* (**Tableau 124**) (70, 113).

DIVISION :	CLASSE :	SOUS-CLASSE	ORDRE :	FAMILLE :
Basydiomycota	*Agaricomycetes*	*Agarigomycetidea*	*Agaricales*	*AGARICACEAE* (groupe des lépiotes)

Tableau 124 : Place des *ex-Lépiotaceae* dans la classification phylogénique.

Elles forment dans cette famille des *Agaricaceae*, le groupe des lépiotes (70, 113).

La famille des *Agaricaceae* délimitait, anciennement, uniquement le genre *Agaricus* (et éventuellement de petits genres satellites comme le genre *Allopsalliota*). Désormais, elle accueille une partie des coprins morphologiques (à sporée noire et lames déliquescentes) appartenant au groupe de *Coprinus comatus.* Les autres « coprins » font partie maintenant des *Psathyrellaceae* et donnent également de nouveaux genres (70, 113).

À cela s'ajoute, les études phylogénétiques moléculaires de 2004 qui permettent de prouver l'affiliation des *Agaricaceae* avec les *Lepiotaceae.* Ainsi les « lépiotes » morphologiques, traditionnellement rangées dans la famille des *Lepiotaceae* font maintenant partie des *Agaricaceae*. De plus, *Lepiotaceae* est un taxon n'ayant jamais été publié validement (70, 113).

Une classification mettant en place des sous-familles serait possible par exemple les *Agaricoideae*, *Coprinoideae*, *Lepiotoideae*, *Leucocoprinideae* mais reste à être officialisée. Car le découpage génétique n'est pas encore terminé et subséquemment des genres comme *Melanophyllum*, *Echinoderma ou Pulverolepiota* ne seront plus certainement reconnus ou d'autres nouveaux genres pourraient éventuellement émerger. Du côté des lépiotes, par exemple, les « grandes lépiotes » du groupe *Rhacodes* font maintenant partie du genre *Chlorophyllym* (113).

Le genre *Agaricus*, a également été profondément révisé et remanié (113).

- Les « lépiotes »

Ce groupe des « lépiotes » est constitué des genres : *Chamaemyces*, *Chlorophyllum*, *Cystolepiota*, *Echinoderma*, *Lépiota*, *Leucoagaricus*, *Leucocoprinus*,

Macrolepiota, *Melanophyllum*, *Pulverolepiota*, *Sericeomyces*. Cet ensemble de genres représente environ 220 espèces (70).

Les lépiotes constituent un ensemble de genres dont les caractéristiques générales sont communes mais à morphologies différentes :

- la sporée est blanche, rarement verdâtre ou rougeâtre (70, 74) ;
- les lames sont libres et le pied est séparable du chapeau (70, 74) ;
- le voile partiel est présent sous forme d'anneau ou de flocons annuliformes. Les « grandes lépiotes » (*Chlorophyllum* et *Macrolepiota*) ont un sporophore de grande taille et un anneau complexe épais et coulissant le long du stipe. Les « petites lépiotes » ont un anneau fragile, membraneux, non coulissant et parfois fugace (70, 74) ;
- le chapeau est très souvent couvert de squames ou d'écailles plus foncées que la chair, formant parfois une calotte discale, avec présence fréquente d'un mamelon (70) ;
- les lames sont très pâles, blanches à crème, très rarement rouges ou vertes (*Melanophyllum*) (70) ;
- le pied est séparable du chapeau, avec souvent une base bulbeuse ornée d'un anneau mais sans volve (70, 74) ;
- la chair est fragile ou fibreuse (70) ;
- l'odeur est soit nulle, soit agréable et fruitée (mandarine) soit une odeur désagréable de caoutchouc (70, 74), de gaz, aromatique évoquant certains alcools de fruits, ou de bois à crayon (74) ;
- leur habitat concerne souvent les forêts, les clairières, les parcs, les dunes, avec des prédilections pour les zones rudéralisées, certaines lépiotes notamment tropicales sont retrouvées dans les serres et les pots de fleurs (70).

Toutes les « petites lépiotes » sont à considérer comme toxiques, car certaines peuvent être mortelles comme le groupe *Helveola* provoquant un syndrome phalloïdien. Les « grandes lépiotes » quant à elles doivent nécessiter une certaine précaution notamment pour celles au stipe lisse comme *Chlorophyllum brunneum* responsable d’un syndrome gastro-intestinal pouvant être violent (70).

- La tribu des *Leucocoprineae*

Cette tribu se caractérise par :

- un revêtement lisse ou soyeux plus ou moins éraillé ou pélucheux sur les « Macrolépiotes », rarement squamuleux sur les petites espèces, avec possiblement de grosses squames variablement labiles, ou poudré ou pulvérulent pour d'autres, avec une marge striée (sauf *Pulverolepiota*) ; ou encore des espèces pouvant être rougissantes (267) ;

- une marge obtuse, lisse ou fortement sillonée-cannelée (*Leucocoprinus*) (267) ;

- des stipes de longueur variable, avec une armille subnulle ou juste basale et mal délimitée (cette armille est parfois remplacée par une ornementation chinée, sans reliefs chez les grandes espèces ou sur les espèces robustes), ou avec un anneau le plus souvent infère (ou ascendant) formant un entonnoir et rarement en jupette avec l'âge (cet anneau est souvent labile ou coulissant à la fin sauf pour les petites espèces graciles) (267) ;

- une taille très variable de 1cm à 40 cm (228) ;

- des silhouettes diverses (trapues, charnues à convexes, non mammelonnées sauf pour les *Macrolepiota*) ;

- un endospore pour les spores métachromatiques, les rares spores sont complètement lilacines plus ou moins ruguleuses avec un pore germinatif occasionnel ;

- de rares boucles, (ou parfois nulles surtout pour les petites espèces de moins de 10 cm ;

- une trame subrégulière à lâchement entrecroisée-lacuneuse avec le vieillissement, vers la médiostrate ;

- une réaction à l'ammoniaque chez certaines lépiotes qui colore le chapeau soit en vert ou en rouge vif lorsque la réaction est positive (74).

6.1.12.2. Les *ex-Lepiotaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *ex-Lepiotaceae* relevées sur le site est répertorié dans le (**Tableau 125**).

FAMILLE :	GROUPE :	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
AGARICACEAE	**Groupe des « lépiotes »** **« Potentielle sous-famille des *Lepiotoideae* »**	***Leucoagaricus***	*Leucoagaricus leucothites*

Tableau 125 : Synthèse des espèces appartenant aux *ex-Lepiotaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

- ***Leucoagaricus leucothites* (Vittadini) Wasser [= *L. pudicus* (Bull.) M Bon], [= *L. naucinus* (Fr.) Singer] : la lépiote pudique**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Elle possède une silhouette agaricoïde avec un chapeau pâle, blanc à crème, mais parfois le disque est un peu plus foncé à ochracé. Le chapueau arbore parfois une légère teinte grisâtre. Il peut être finement ponctué de gris ou d'un peu de rosâtre douteux (54, 58, 84, 113, 228, 267, 268) (*voir* **Photo 216**).

Le chapeau a une allure d'abord hémisphérique avec une marge défléchie ou une allure largement tronquée-conique avec une marge infléchie. Puis il s'étend avec l'âge vers une forme plan-convexe avec un centre aplati ou déprimé, ou encore plan-convexe ou légèrement tronqué-conique avec une marge relevée (79, 267, 268) (*voir* **Figure 199, Photo 216**). Lorsque le champignon est jeune, la marge est frangée, c'est-à-dire qu'elle dépasse les lames (268).

Le chapeau est glabre, lisse, sec, plus ou moins charnu et atteint 5 à 8 cm maximum 10 cm de diamètre (54, 79, 84, 211, 267). Il irait même de 3,5 cm à 20 cm ou de 5 cm à 20 cm pour certains auteurs (268). La surface du chapeau est très finement feutrée, fibrillo-soyeuse, à légèrement rimeuse radialement à la fin (58, 79, 211, 228, 267, 268) (*voir* **Photo 216**).

Il arbore parfois une décoloration plus ou moins jaunâtre au bord ou par endroits, au toucher (58, 79, 211, 228, 267, 268). La marge n'est pas striée (84, 228, 246), mais elle est possiblement appendiculée de voile (211, 228).

✓ Les lames

Les lames sont plus ou moins serrées, rarement éloignées, blanches, blanc grisâtre à crème rosâtre pâle en vieillissant (54, 58, 79, 113, 228, 267, 268), rougissantes parfois au froissement avec du blanc et du brun avec l'âge chez certains spécimens (268). Les lames sont libres (84, 211, 267, 268) avec un écartement par rapport au pied d'importance variable (267). Elles sont segmentiformes, sub-ventrues à ventrues. Elles ont une largeur de 0,5 à 1,4 cm (268). Elles pourraient être aussi anastomosées (268). L'arête des lames est finement floculeuse à la loupe. La sporée obtenue est blanche contrairement aux agarics dont la sporée est noire (211, 268) (*voir* **Figure 199, Photo 216**).

✓ Le stipe

Le stipe est cylindrique, subégal ou un peu clavé (cylindroclavé) avec un anneau membraneux étroit, mince, fragile parfois détachable et qui disparaît avec l'âge (4,79,84,115,228).

L'anneau supère prend une forme en manchon tomenteux-membraneux à marge supérieure évasée, épaissie (58, 267, 268), sans roue dentée et un peu mobile (211, 267). L'anneau est blanc ou crème, parfois à face grisâtre en-dessous (268) (*voir* **Figure 199**).

Le pied est glabre au sommet et fibrillo-soyeux sous l'anneau (267). Le stipe possède des dimensions de 4 à 6 cm de long (12,5 cm maximum) sur 0,5 à 1 cm de diamètre (voire 1,5 cm selon l'auteur (268)) et jusqu'à 2,5 cm de diamètre à la base (54, 211, 246, 267, 268) dont celle-ci s'élargit en bulbe chez certains individus (268) (*voir* **Figure 199, Photo 216**).

Le stipe ne possède pas de volve (84, 228, 246). Le stipe est creux, ferme, cassant et se tache de jaune au touché notamment au niveau du bulbe (79, 228, 246, 268). La couleur du stipe est blanc pur à crème ochracé pâle et rosâtre douteux à la base (267, 268). Quand les sujets sont jeunes, il est entièrement blanc, plus tard seulement blanc à l'apex. Chez les spécimens plus âgés au-dessous de cette zone blanche, il est gris-brunâtre et sous l'anneau, il est courtement strié ou longitudinalement crémeux avec des fibrilles grisâtres dans la partie inférieure (268) (*voir* **Figure 199, Photo 216**).

✓ La chair

La chair est globalement blanche (211, 228, 246). Plus exactement, elle est très épaisse dans le chapeau, blanche et terne avec une ligne vitreuse au-dessus des lames. Il est possible qu'elle vire au jaune chez certains spécimens. Dans le stipe, la

chair est brillante et blanche, jaunissant parfois à la coupe et rosâtre ou brunâtre dans le bulbe (268).

D'après certains auteurs, l'odeur est sub-nulle et la saveur douce (211). Pour d'autres, elle correspond plutôt à une odeur forte de champignon, un peu astringente, de moisi ou indistincte avec un goût fongique ou indistinct (268).

✓ Les réactions chimiques

La réaction ammoniacale est absente (267).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont dextrinoïdes au Melzer, lisses, hyalines, à paroi épaisse (jusqu'à 1µm noté durant mes observations), elliptique à sommet obtus à sub-ogival ou tronqué (58, 267) ou elliptique-amygdaliformes à oblongue-amygdaliformes à apex arrondi ou légèrement aigu (268). Elles mesurent (7-)8 – 10(-11) µm x 5- 6(-7) µm (58, 267). Elles possèdent un pore germinatif évident muni d'un tractus poral (médula) métachromatique qui, au bleu de crésyl, se colore en rouge et qui colore de manière légère la paroi intérieure (correspondant à la coloration de l'endosporium) (54, 267). Les spores sont dextrinoïdes, congophiles et cyanophiles (268) (*voir* **Figure 199***,* **Photo 217**).

Lors de mes observations microscopiques, la largeur du pore germinatif allait de 1 à 1,5 µm et les spores analysées étaient uni à bi-guttulées, associées à un apicule centré ou excentré de 1 µm.

✓ Les cystides

Les cheilocystides présentes sont de formes variables : sub-utriformes, lagéniformes, clavées à ventrues, cylindriques ou difformes avec une excroissance à l'apex ou acuminées au sommet ou bien sub-capitées. Elles ont des dimensions allant de (22-)40 à 55(-70) µm x (7-)12 à 20(-30) µm (211, 228, 267, 268). Elles sont non colorées et ont une paroi légèrement épaisse (268) (*voir* **Figure 199***,* **Photo 217**).

Les pleurocystides sont absentes (228, 268).

✓ Les basides

Les basides sont clavées tétrasporiques, non bouclées et mesurent (17-)19 – 36(-39) µm x (8-)9 – 11(-13) µm (228, 268). Elle peuvent être rarement bisporiques (268) (*voir* **Photo 217**).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est un trichoderme constitué d'hyphes cylindriques érigées à ascendantes souvent arrangées en touffes. Elles sont accompagnées de poils plus ou moins fasciculés de (20-)50 – 100(-145) µm x (6-)10 – 15 µm, cylindroclavés ou fusiformes et avec quelques poils courts sub-hyméniformes de 30 à 50 µm (211, 228, 267, 268) (*voir* **Figure 199**). La présence d'un pigment intracellulaire grisâtre pâle ou brunâtre peut également être observé (268) (*voir* **Photo 217**).

Le *subcutis* et l'hypoderme sont banals, composés d'hyphes plus ou moins enchevêtrées parfois à articles plus ou moins courts mais sans tendance sub-celluleuse (267).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis constitué d'hyphes cylindriques, incolores, mesurant de 4,0 à 7,0 µm de diamètre (268).

✓ Les boucles

L'espèce ne comporte pas de boucles (211, 267, 268).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe, plutôt héliophile, pousse dans les lieux herbeux (113, 214, 268), dans les pelouses, les pâtures, les prairies un peu nitrophiles ou plus ou moins amandées plutôt calcicoles (54, 267, 268). Mais aussi dans les jardins, les parcs, les forêts ouvertes (58), les champs en jachère, les bords de chemin (79, 268) et dans les prairies dunaires (268).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'espèce *Leucoagaricus leucothites* a été inventoriée en octobre 2020, sur la parcelle 910 (**Tableau 126**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221020-13-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2020-10-22	910	***Leucoagaricus leucothites*** (Vittad.) Wasser

Tableau 126 : Observations de *Leucoagaricus leucothites* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Cette espèce a été retrouvée également dans l'Aisne, l'Oise, la Somme et le Nord (115).

- Commentaire

Cette espèce, assez commune à assez rare, est largement répandue en région (54, 113). Toutefois, elle fait partie de la Liste rouge de niveau 2 catégorie 5 des espèces sensibles à surveiller en raison d'une valeur patrimoniale importante dans d'autres régions d'Europe malgré qu'elle ne soit pas menacée dans le Nord-Pas-de-Calais (214).

Leucoagaricus leucothites est une lépiote comestible (54).

L'espèce *Leucoagaricus leucothites* pourrait possiblement être confondue avec l'espèce *Leucoagaricus subpudicus*. Cette dernière possède des lames qui rosissent puis brunissent ainsi qu'une sporée crème rosâtre. Elle pousse préférentiellement sous feuillus thermophiles. *Leucoagaricus leucothites* peut également être confondue avec des amanites blanches (79, 211).

Il existe une variété, *Leucoagaricus leucothites var. carneifolius*, qui possède un chapeau gris et un jaunissement plus intense (58). Pour certains auteurs, le chapeau serait davantage granuleux et les lames plus rosissantes (211).

Selon (268), il existerait une variété nommée *var. carneifolius* caractérisée par un chapeau gris, gris-brun surtout quand elle est jeune, avec des lames roses à arête floculeuse et blanche et un stipe se décolorant en jaune au toucher. Cette variété est pourvue de spores de 8,0 – 11,5 x 5,0 – 7,0(-7,3) µm, de forme elliptique à amygdaliforme avec un apex arrondi, une paroi épaisse et un pore germinatif visible. Elles sont dextrinoïdes, congophiles, avec une paroi et un tractus rose au bleu de Crésyl et cyanophile. Le *pileus* est couvert d'un trichoderme constitué d'éléments relativement courts de 11 – 70(-125) µm par 8,0 – 15 µm avec un pigment intracellulaire grisâtre ou brunâtre (268).

- Discussion

Personnellement, l'odeur de la chair évoquait celle d'une odeur chimique plutôt iodée rappelant certains produits ménagers, voire de manière très subtile de cartouche d'encre.

De plus, à la base du pied j'ai pu constater que la chair avait un faible brunissement légèrement rosâtre après un grattage au bout de quelques minutes. Marcel Bon supposait une couleur rosâtre douteuse à la base, en conséquence il peut être hypothétique qu'un grattage ou un froissement de la chair à la base du pied puisse mettre légèrement en évidence cette coloration rosâtre douteuse.



Photo 216 : Photographies de *Leucoagaricus leucothites*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa. Photographies de N. VERDIN.

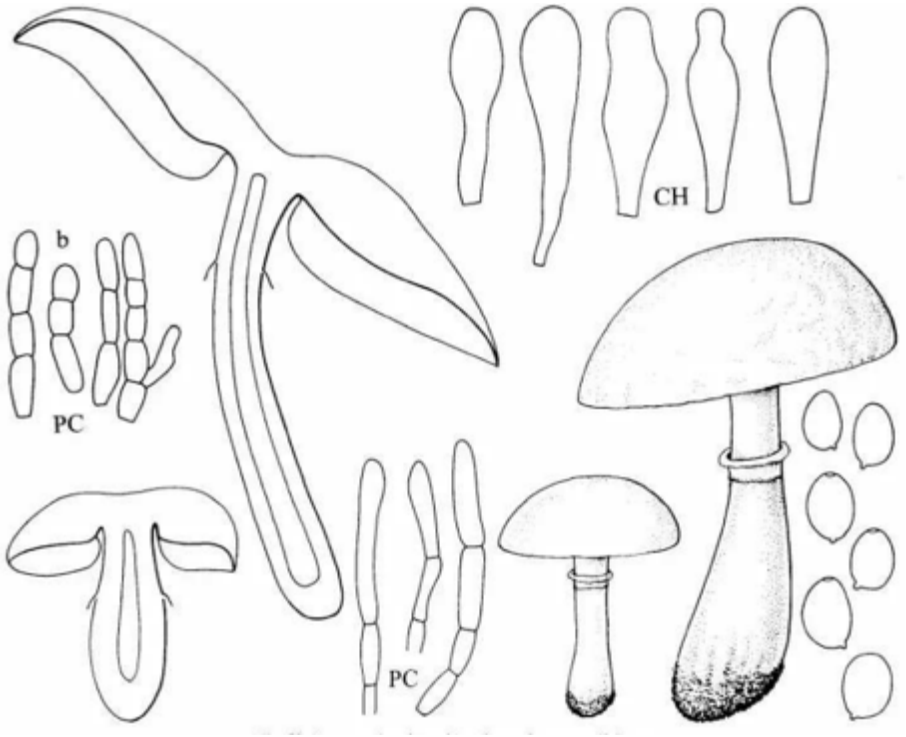


Figure 199 : Représentations macroscopiques et d'éléments microscopiques de *Leucoagaricus leucothites*. (b) : concerne les piléocystides de la *var.carneifolia*.
Source : dessins tirés de (268).

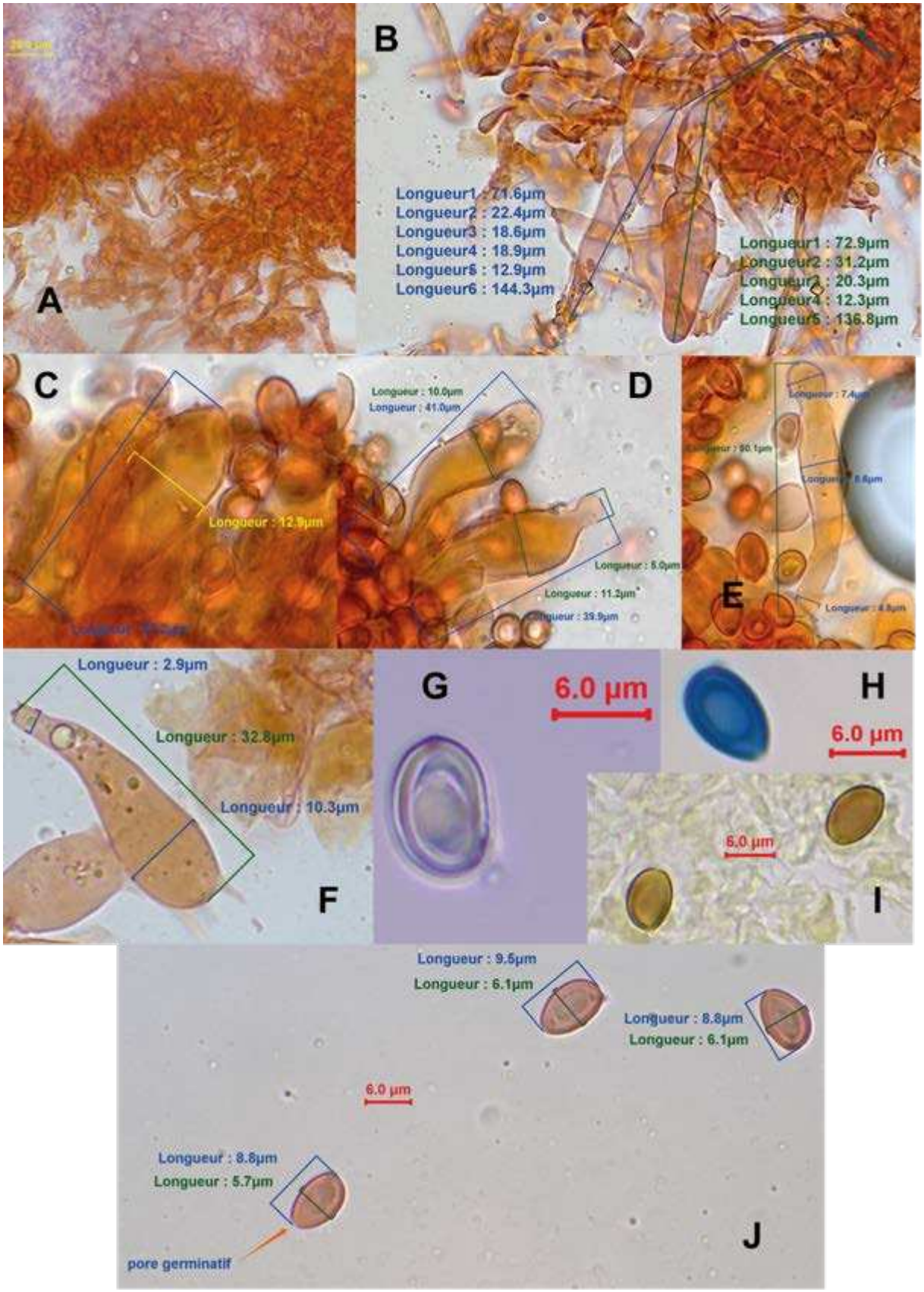


Photo 217 : A : trichoderme ; B : poils fasciculés ; C : cheilocystides clavées ; D : deux cheilocystides, l'une sub-utriforme et l'autre sub-capitée ; E : cheilocystides sub-capitées ; F : baside ; G : spore métachromatique dans le bleu de Crésyl ; H : spore cyanophile dans le bleu lactophénol ; I : spore dextrinoïde dans le Melzer ; J : spore congophile dans le rouge Congo.
Photographies de X. CZECH.

6.1.13. Les *Clavariaceae*

6.1.13.1. Rappels généraux sur les *Clavariaceae*

Les *Clavariaceae* font partie de l'ordre *Clavariale* rangé dans un clade artificiel des espèces Clavarioïdes, rangé dans les *Agarigomycetes* compris dans les *Basidiomycota* (70) (**Tableau 127**).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycetes*	Clade des *Clavarioïdes (Clavariale)*	*CLAVARIACEAE*

Tableau 127 : Place des *Clavariaceae* dans la classification phylogénique.

Ce groupe contient également d'autres ordres comme celui des *Gomphale* contenant la famille des *Clavariadelphaceae* et la famille des *Gomphaceae* avec le genre *Ramaria*. Ce groupe des *Clavarioïdes* contient aussi l'ordre des *Cantharellales* et d'autres incertains (70).

Cette famille fut révisée par Birkebak en 2013 qui inclut à présent :

- les genre clavarioïdes : *Clavaria*, *Clavicorona*, *Clavulinopsis*, *Ramariospsis*, *Mucronella* (70, 113) ;

- les genres agaricoïdes c'est-à-dire : *Camarophyllopsis* réduit aux espèces à basides dextrinoïdes et à revêtement trichodermique, *Hodophilus* (pour l'essentiel des *ex-Camarophyllopsis* à revêtement hyménodermique) et les *Lamelloclavaria* (70, 113).

Les sporophores sont dressés, filiformes, en massue ou en forme de corail et l'hyménophore est réparti soit partiellement, soit sur toute la surface externe (hyménophore amphigène) (70).

Les différentes formes possibles sont :

- les sporophores non ramifiés filiformes, en fuseau ou en massue, à rameaux arrondis ou tronqués ; les couleurs sont souvent uniformes (jaune, blanc, orange, rosé) (70);

- les sporophores ramifiés en forme de corail ou d'arbuscule, parfois en chou-fleur avec un « tronc » charnu en guise de base ; les couleurs sont très variées (70) ;

- les sporophores foliacés, volumineux à rameaux nombreux, aplatis, sinueux, en forme d'éponge ; la couleur est beige ; le pied est court et épaissi (70).

Les *Clavulinopsis* sont clavarioïdes, plus ou moins ramifiées, souvent jaunes à orangées. Les hyphes et basides bouclées et les spores sont en général lisses, sphériques, ellipsoïdales ou en étoile (58).

Les *Clavaria* peuvent avoir un aspect semblable mais ont normalement des pieds plus satinés, translucides. Elles sont complétement dépourvues de boucles sur les hyphes. Toutefois, elles peuvent avoir des boucles ouvertes à la base des basides (58).

6.1.13.2. Les *Clavariaceae* rencontrées sur le site

Les *Clavariaceae* relevées sur le site sont répertoriées dans le **Tableau 128**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
CLAVARIACEAE	***Clavulinopsis***	*Clavulinopsis corniculata*

Tableau 128 : Synthèse des espèces appartenant aux *Clavariaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Clavulinopsis corniculata* (J.C.Sch) Corner : clavaire cornue ou clavaire corniculée [= *Clavaria corniculate* schaeffer], [= *Ramariopsis corniculata* (J.C.Sch) R.H Petersen]**

  - Description macroscopique

    ✓ La partie fertile

C'est une clavule grêle, droite ou sinueuse et ramifiée, dans la plupart des cas, de manière dichotomique dans sa hauteur à l'instar des bois de cerf. Elles sont généralement ramifiées sur deux à quatre niveaux, mais quelques basidiomes peuvent présenter jusqu'à cinq niveaux de ramifications ou parfois même uniquement un seul niveau (58, 84, 113, 216, 269–272) (*voir* **Figure 200**).

La clavaire cornue fait 1 à 6 cm de haut [voire maximum 8cm (269)] et 0,1 à 0,4 cm de large. Elle pousse en fascicules assez denses ou en groupes ou isolée. Elle présente donc un aspect buissonnant ou arbusculaire ramifié, à rameaux sommitaux

souvent terminés en « U » d'où son nom « cornue ». (58, 84, 113, 216, 269–272) (*voir* **Figure 200**).

De plus les extrémités des ramifications cylindriques se finissent pointues ou arrondies (216, 269–272), parfois incurvées, courbées (269, 270). Généralement, elles se terminent à la dernière division par deux voire rarement quatre branches terminales. Les branches terminales mesurent habituellement environ 0,1 cm d'épaisseur (272) (*voir* **Figure 200**).

Les aisselles au niveau des divisions sont habituellement arrondies et larges (272).

Il existe une forme rarement non ramifiée [*Forma simplex* (Donk.) Corner 1950] (113, 269, 271).

La surface externe lisse, présente une couleur jaune-ocre assez vive, orange-or jusqu'à orangé abricot intense (58, 84, 113, 218, 270, 271), brunissant ensuite à partir de la base (269). Les pointes et la base sont parfois plus pâles. De plus, la base à souvent un *tomentum* blanc (272).

La sporée de la clavaire cornue est de couleur blanche (218).

✓ Le stipe

Le stipe de *Clavulinopsis cornuculata* est relativement peu développé (216, 218, 269) mais distinct. Il mesure de 0,6 à 4 cm de haut sur 0,1 à 0,4 cm de large (269). Il est plein (270), stérile et il est généralement aussi long ou presque que la partie ramifiée (272).

✓ La chair

La chair est blanc cassé à jaunâtre. Elle est cassante, à saveur amère et à odeur farineuse (58, 113, 216, 218, 269, 270, 272). Des formes inodores, qui ne semblent pas devoir comporter un nom particulier, ont été repérées en région (113).

✓ Réaction chimique

L'hyménium noircit fortement dans le sel ferrique (272).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont sphériques à subglobuleuses, lisses et hyalines, uni-guttulées, de 5 à 6,5(-7,5) x 4,5 à 6,5(-7) µm (58, 218, 270), et selon Walter Jülich de 4,5 à 7 µm de diamètre (269). J'ai pu tout de même constater des spores ayant des dimensions allant jusque 9 µm, autant en largeur qu'en longueur (*voir* **Photo 219**).

Certains auteurs font une distinction entre la taille des spores issues de basides tétrasporiques et celles issues de basides bisporiques. Ainsi, celles issues de basides tétrasporiques mesureraient entre (4,6-)4,7 – 5,8(-6,2) par (4,3-)4,5 – 5,5(-5,9) µm et celles issues de basides bisporiques entre (5,4-)5,7 – 6,9(-7,5) µm par 5,3 – 6,6(-6,8) µm (272).

Lors des observations, j'ai noté une épaisseur de la paroi des spores capable d'atteindre 1 µm et la présence d'un apicule plutôt volumineux de 1 à 1,5 µm.

En effet, l'appendice hilaire peut atteindre 1 à 1,5 µm jusqu'à 2,5 µm de long (272).

✓ Les basides

Les basides sont étroitement clavées, pédicellées. Elles mesurent 35 à 60 par 6 à 9 µm. Elles sont tétrasporiques et bouclées (269, 270). Dans certaines collections occidentales, des basides aux parois extrêmement épaisses et fonctionnelles ont été observées mélangées avec des basides normales à paroi mince. Leur paroi était jaunâtre en fond clair et réfringente en contraste de phase (271) (*voir* **Photo 219**).

Les basides de l'échantillon étaient tétrasporiques avec des stérigmates allongés.

Il existe des collections où les basides sont bisporiques (272).

✓ Les hyphes

L'espèce *Clavulinospsis corniculata* ne dispose pas de cystides, mais elle est composée d'hyphes monomitiques à paroi mince, bouclées et de 1,5 à 9 µm diamètre (58, 218, 270) voire jusqu'à 10 – 13 µm selon Walter Jülich (269).

Sur plusieurs spécimens de certaines collections occidentales, des hyphes gléoplères bien développées ont pu être observées et restent inexpliquées. Ces hyphes sont identiques à celles décrites pour certaines collections de *Clavulinopsis laeticolor* (271).

À cela, s'ajoute l'appréciation sur le revêtement de l'échantillon, d'une légère gélification.

✓ Le sous hyménium

Il fait environ 20 à 50 µm d'épaisseur. Les hyphes qui le composent, sont entrelacées et mesurent habituellement environ 2 à 3 µm d'épaisseur. Elles sont distinctement délimitées de la trame (272).

✓ La trame

La trame est composée d'hyphes parallèles souvent à paroi épaissie. Elles font généralement 2 à 8 µm d'épaisseur. Ces cellules composant la trame, font généralement plus de 100 µm de long (272) (*voir* **Photo 219**).

- Habitat et type trophique

Ce saprotrophe pousse au sol, sur les pelouses ou les prairies plus ou moins moussues non fertilisées mais aussi dans les broussailles, les fougères sur sol calcaire mais aussi sur les sols humifères et humides des sous-bois et des forêts (58, 84, 113, 216, 269, 270). Il est également retrouvé sur les terrains sableux d'anciennes dunes (216).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'espèce *Clavulinopsis corniculata* a été inventoriée en novembre 2019, sur la parcelle 976 (**Tableau 129**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV191119-29-P976	Wavrans-sur-l'Aa	2019-11-19	976	***Clavulinopsis corniculata*** (J.C.Sch : Fr.) Corner

Tableau 129 : Observations de *Clavulinopsis corniculata* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Elle a été également répertoriée dans l'Aisne, le Nord, la Somme, l'Oise (113). Elle est largement répandue et assez commune à rare. La clavaire cornue pousse de août à janvier (58, 270).

- Commentaires

Elle peut être confondue avec *Ramariospsis crocea* qui, a généralement des couleurs plus vives, est plus grêle et qui n'a pas de goût de farine. Elle a des spores plus petites et plus finement ornées (58).

Les *Phaeoclavulina* ont des spores colorées et ornées. *Calocera viscosa* est très caoutchouteuse et a des spores complètement différentes, des basides en diapason et elle pousse sur le bois (58).

Clavulonopsis corniculata fait partie de la Liste rouge des départements du Nord et du Pas-de-Calais. Elle est classée dans la catégorie 2 des espèces fortement menacées (214). Concernant sa valeur patrimoniale, *Clavulonopsis corniculata* est considérée comme une espèce caractéristique (70).



Photo 218 : Photographies de différentes variations de *Clavulinopsis corniculata*.
Photogaphie de C. LECURU (en fond), de H. LAMBERT (photographie en cartouche au centre), X. CZECH (photographie en cartouche à droite).



Figure 200 : Représentations des différentes variations morphologiques du basidiome de *Clavulinopsis corniculata*.
Source : illustrations tirées de (271).

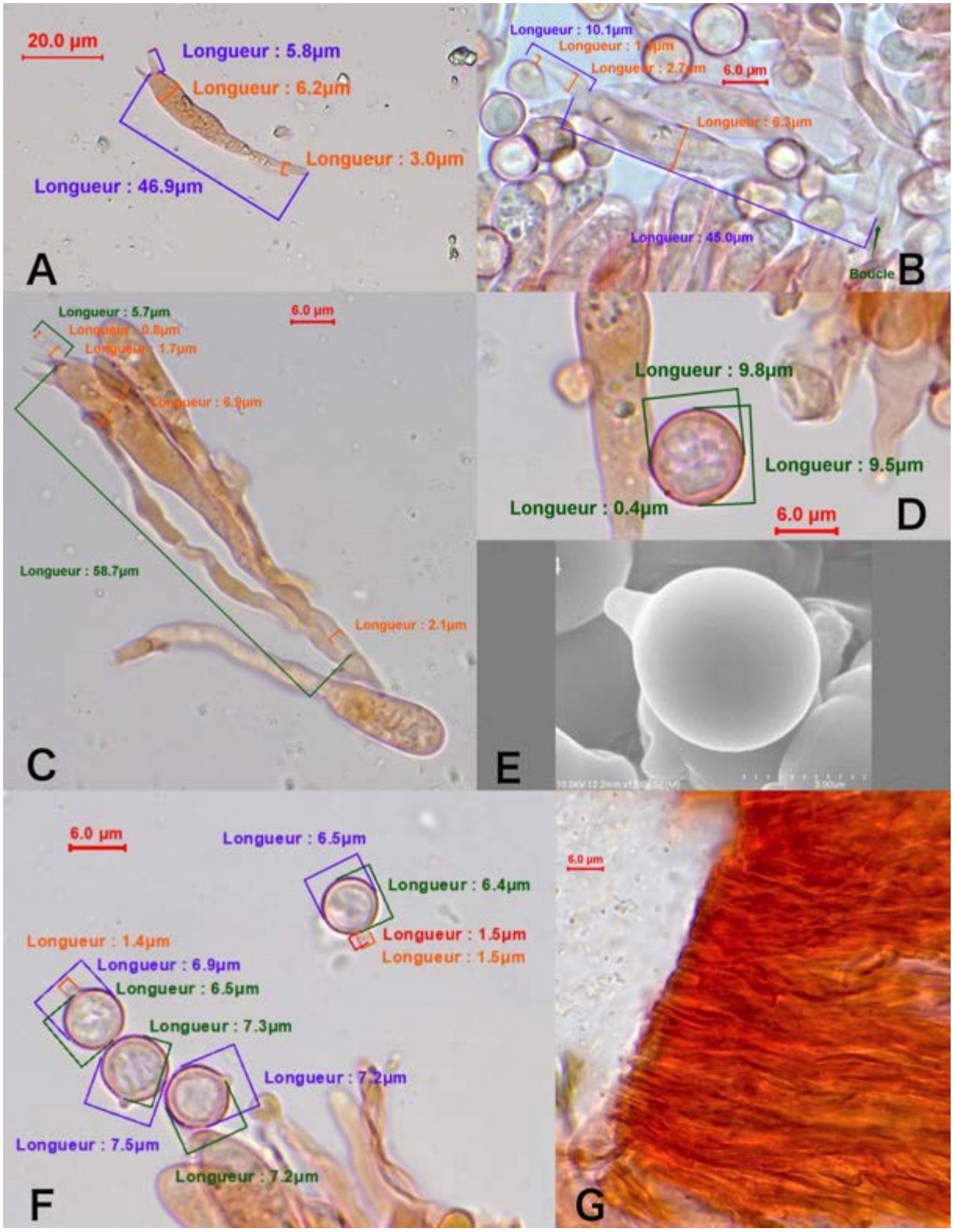


Photo 219 : A : basides bisporiques ; B : basides bisporiques ; C : basides tétrasporiques ; D et F : spores ; E : photographie d'une spore de *Clavulinopsis corniculata* au microscope électronique à balayage ; G : trame.
Source : photographie E tirée de (272)*, photographies de A à G de X. CZECH.*

6.1.14. Les *Pucciniaceae*

6.1.14.1. Rappels généraux sur les *Pucciniaceae*

La famille des *Puccinaceae* appartient à la division des *Basidiomycota*, de la sous-division des *Pucciniomycotina*, puis à la classe des *Pucciniomycete*. Enfin, elle fait partie de l'ordre des *Pucciniales*.

Les *Pucciniomycotina* rassemblent surtout des parasites des végétaux supérieurs, dont les rouilles.

Les *Pucciniomycetes* contiennent l'ordre des *Pucciniales* dont la plupart des rouilles en font partie et l'ordre des *Helicobasidiales*, des *Platygloeales* et des *Septobasidiales*.

Cette famille des *Pucciniaceae* comporte les genres : *Cumminsiella*, *Endophyllum*, *Gymnosporangium*, *Miyagia*, *Uromyces*, *Puccinia*.

Les *Gysmnosporangium* provoquent des infections systématiques sur les genévriers où ils forment des télies plus ou moins gélatineuses, évidentes, de couleur orange dont l'intensité est variable. Les *Gysmnosporangium* provoquent aussi des galles (218).

6.1.14.2. Les *Pucciniaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des espèces de *Pucciniaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 128**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
PUCCINIACEAE	***Gymnosporangium***	*Gymnosporangium clavariiforme*

Tableau 130 : Synthèse des espèces appartenant aux *Pucciniaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Gymnosporangium clavariiforme* (Wulfen) de Candolle : chancre du genévrier**

✓ Description macroscopique

Le *Gymnosporangium clavariiforme* est une rouille hétéroxène. Elle doit donc, pour accomplir son cycle, nécessiter la présence de deux hôtes sur lesquels installer son mycélium (58, 270, 273).

Cette rouille provoque des épaississements sur les troncs de genévrier commun. Au printemps, il y a formation de grandes et de nombreuses cornicules (télies) jaune-orange à orange vif, cylindriques et de texture gélatineuse. Ces cornicules sont remarquables en période humide, mais rétractées et discrètes dès qu'elles sèchent. La surface des télies contient les spores de type III correspondant au téleutospores (ou téliospores) (58, 270, 273).

Le type II est quant à lui absent (58, 270, 273).

Le type 0 et I se présente surtout sur les feuilles et les fruits de *Crataegus*, plus rarement d'*Aronia*, *Cotoneaster*, *Cydonia*, *Pyrus* et *Sorbus* (58, 270, 273).

Le premier stade asexué dit « écidien » issu des basides, produit des tâches orangées floconneuses sur les feuilles, puis libère à maturation les écidiospores. Elles vont migrer, au gré du vent et des insectes, sur les branches de *Juniperus* (58, 270, 273).

Les écidiospores germent et produisent les cornicules qui donneront les téliospores qui elles-mêmes se déposeront sur les essences citées selon les aléas pour produire à leur tour les basides (58, 270, 273).

✓ Description microscopique

Les spores de type I mesurent 22 – 30 x 18 – 26 (58, 270, 273).

Les spores de type III correspondent aux téleutospores. Elles ont une dimension de 40 – 120 x 10 – 22µm et une matrice gélatineuse. Elles arborent une couleur brun-jaune. Elle sont bicellulaires et longuement pédicellées (58, 270, 273).

✓ Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'espèce *Gymnosporangium clavariiforme* a été inventoriée en juin 2021, sur la parcelle 910 (**Tableau 131**).

Code inventaire:	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV290421-1-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-04-29	910	***Gymnosporangium clavariiforme*** (Wulfen) de Cand.

Tableau 131 : Observations de *Gymnosporangium clavariiforme* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

✓ Commentaire

Ce parasite peut être confondu avec *Gymnosporangium cornutum*, qui lui vit aussi sur le genévrier commun, mais a des télies évoquant plus des tremelles et ne provoque que des déformations modérées sur les jeunes branches (58).

L'espèce *Gymnosporangium gaeumannii* vit sur les aiguilles (58).



Photo 220 : Photographie de *Gymnosporangium clavariiforme*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa. Photographie de N. VERDIN.

6.1.15. Les *Geoglossaceae*

6.1.15.1. Rappels généraux sur les *Geoglossaceae*

Cette famille appartient à la division des *Ascomycota* et à la classe des *Geoglossomycotina* (70, 274).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Ascomycota	*Geoglossomycotina*	*Geoglossales*	*GEOGLOSSACEAE*

Tableau 132 : Place des *Geoglossaceae* dans la classification phylogénique.

Cette classe est caractérisée par des saprotrophes souvent dans les lieux herbeux, moussus, tourbeux, marécageux (274, 275).

Leur ascome est dispersé à grégaire, il est stipité et capité, le stipe est cylindrique, noir, lisse à furfuracé (274),

La tête fertile est variablement étirée, occasionnellement courte et bien distincte. Elle est en continuité avec le stipe tout au moins à l'état jeune (274). L'hyménium fertile prenant naissance sur cette tête fertile située à l'apex de l'ascome, peut continuer sur le stipe ou se terminer brusquement laissant le stipe stérile (276).

Le sporophore est donc une apothécie transformée en forme plus ou moins spatulée au sommet avec une base plus étroite rappelant une « langue » ou une massue, dressée et de couleur noire à très sombre (70, 276).

Les asques sont clavés, inoperculés, à paroi fine et l'appareil apical est « J+ », c'est-à-dire qu'il se colore en bleu par réaction amyloïde à un colorant iodé (274).

Les spores sont allongées, hyalines, brun foncé à noires, septées à maturité (274). Lorsque les spores sont brun foncé à noire, elles sont souvent fusiformes et multi-septées. Tandis que, les spores claires à hyalines, sont plutôt ellipsoïdes-fusiformes et peu septées. Il est important de prendre en considération que la pigmentation et les cloisons des spores peuvent ne pas se développer avant un stade très tardif de maturité pouvant fausser l'interprétation (276).

Les paraphyses sont filiformes mais à apex souvent différencié, elles sont hyalines à noirâtres (274).

Cette description de cette classe correspond au caractère commun autant au niveau de l'ordre que de la famille, car il n'existe qu'un seul ordre (les *Geoglossales*) et une seule famille (les *Geoglossaceae*) au sein de cette classe (274).

Cette famille contient :

- le genre *Geoglossum*, aux ascomes de couleurs sombres, brun foncé à noires, ne possédant pas de soie ni de revêtement visqueux ; ce genre réunit beaucoup d'espèces de valeur patrimoniale parfois importante (274) ;

- le genre *Glutinoglossum*, qui présente un ascome pratiquement noir, à la surface glutineuse à visqueuse et qui est aussi caractérisé par l'absence de soie (274) ;

- le genre *Trichoglossum*, caractérisé par un ascome presque noir, la présence de soie bien visible lui conférant un aspect velouté ou strigueux surtout sur le pied (274) ;

- le genre *Microglossum* et d'autres petits genres (275).

De nombreux caractères morphologiques utilisés pour séparer les taxons sont encore ambigus au sein de cette famille (276).

6.1.15.2. Les *Geoglossaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Geoglossaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 133**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
GEOGLOSSACEAE	***Geoglossum***	*G. simile*

Tableau 133 : Synthèse des espèces appartenant aux *Geoglossaceae* relevées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- ***Geoglossum simile* (Peck.)**

  - Description macroscopique

    ✓ L'ascome

L'ascome de (2,1-)3 à 7(-8) cm de haut est gracile, non visqueux (277, 278), solitaire en forme de massue et stipité (278) (*voir* **Photo 221**).

✓ La partie fertile

La partie fertile fait environ un tiers de la longueur totale de l'ascome. Elle est lancéolée, plus ou moins comprimée (277, 278), et mesure de 1 à 3 cm d'après Nannfeldt (277) ou bien (0,4-)0,97 – 1,92(-3,5) cm de long et (0,1-)0,2 – 0,4 (-0,7) cm de large d'après Hustad (278). Elle est longue, obtuse ou subaiguë, de couleur brun noirâtre. La partie fertile est parfois différenciée du stipe stérile ou parfois peu délimitée du stipe. Un sillon médian étroit est occasionnellement présent de manière longitudinale (277, 278) (*voir* **Photo 221**).

✓ Le stipe

Le stipe est gracile et cylindrique au-dessus, noir brunâtre, plutôt mince, minutieusement pubescent ou glabre quand il est frais et formé de touffes aigués. Il est densément squamuleux ou rugueux quand il est sec. Il mesure (1,5-)2,6 – 4,8(-6,0) cm de long pour 0,05 – 0,2(-0,3) cm de large (277, 278). Le stipe est de couleur noir brunâtre avec une base brun cannelle foncé (277, 278) (*voir* **Photo 221**).

- Description microscopique

✓ Le *stipitipellis*

Le pied à sa surface est recouvert d'hyphes saillantes en forme de poils flexueux. Ces hyphes sont septées vers le haut, de 100 µm de long, simples ou agglutinées en groupes (277) (*voir* **Photo 234**).

✓ Les asques

Les asques sont plutôt gros, clavés ou lancéolés (277, 278), à étroitement effilés vers l'apex (278) mais restent un peu arrondis (277). Les asques mesurent 170 – 200 x 20 – 22 µm pour (277). Ils mesurent (155-)175 – 200(-220) x (16,5-) 24,5 – 29,5(-36) µm (278). Enfin, le pore de l'asque est bleuissant dans le réactif de Melzer (277, 278) (*voir* **Photo 223**).

✓ Les spores

Les asques contiennent 8 spores en fascicules parallèles. Ces spores lisses sont foncées à fuligineuses. Elles sont généralement sept fois septées (277, 278), mais il arrive que parfois 8 à 9 septa soient observés (278). Les ascospores sont cylindriques à clavées ou légèrement plus étroites à une extrémité, et légèrement incurvées ou courbées (277, 278) (*voir* **Photo 223**).

Les spores mesurent (70-)75 – 85(-100) x 6 – 8 µm (277). D'autres auteurs parlent de mesures comprises entre (60-)74 – 91(-108) par (4,7-)6,6 – 7,8(-11) µm (248). Les spores sont de couleur brune avec des septa plus foncés dans le KOH (279) (*voir* **Photo 223**).

✓ Les paraphyses

Les paraphyses sont nettement plus longues que les asques (277, 278). Elles dépasseraient de 10 à 60 µm les asques (279) (*voir* **Photo 223**).

Les paraphyses sont filiformes. Elles sont droites, flexibles ou courbées, incurvées bien que souvent sigmoïdes à l'extrémité terminale. Les paraphyses ont une base hyaline, mesurant 2 à 3 µm de diamètre et légèrement cloisonnée (277, 278).

En revanche, elles sont dans le tiers supérieur de couleur brun pâle (mais ni foncées, ni opaques), plus épaisses et modérément à étroitement septées (277, 278). La partie supérieure est moniliforme, cloisonnée en cellules rarement plus de deux fois plus longues que larges. Ces cellules sont généralement resserrées, rétrécies au niveau des septa et renflées de manière à donner naissance à une chaine de maillons constituée de cellules terminales segmentées en forme de « tonneau » et ressemblant à des didymospores (277, 278) (*voir* **Photo 223**).

Les constrictions ne surviennent souvent qu'à un septum sur deux. Les « tonneaux » sont formés de deux cellules (277, 278). Les chaînes se brisent facilement au niveau des constrictions. La partie supérieure commence en mesurant 4-6 µm de diamètre puis augmente jusqu'à 8 µm en moyenne sur les dernières cellules (277).

Les cellules terminales sont irrégulièrement et fortement incurvées à circinées. La cellule apicale mesure (7-)9,7 – 13,9(-20) x (4-)5,3 – 7,3(-10) µm (278) (*voir* **Photo 223**).

Les paraphyses ont une paroi brunâtre au KOH et les cauloparaphyses sont similaires aux paraphyses mais de longueur plus courte (279) (*voir* **Photo 234**).

✓ L'hyménium

Enfin, l'hyménium ne comporte pas de soie, ni d'épines (277).

- Habitat et type trophiques

Geoglossum simile semble être une espèce peu exigeante. Elle pousse sur le sol et l'humus, parmi les sphaignes, dans les prairies humides parmi les mousses, dans les tourbières et même sur les bûches pourries (277, 278).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes, l'espèce *Geoglossum simile* a été inventoriée en novembre 2021, sur la parcelle 910 (**Tableau 134**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV111121-3-P910	Wavrans-sur-l'Aa	2021-11-11	910	***Geoglossum simile*** Peck Biologie moléculaire nécessaire

Tableau 134 : Observations de *Geoglossum simile* sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

- Commentaire

Elle peut être confondue avec l'espèce *Geoglossum cookeianum.* Cependant chez *Geoglossum simile*, les cellules sont moins renflées et partiellement étranglées au niveau des paraphyses et ces dernières dépassent nettement des asques (275).

Les paraphyses de *Geoglossum cookeianum* sont moins caractéristiques. Elles sont de formes très variables, mais les chaînes paraphysaires ne sont jamais aussi longues que chez *Geoglossum simile*. Les « tonneaux » ne sont pas non plus formés par paire de cellules (277).

En ce qui concerne *Geoglossum simile*, les spores sont plus longues que celles de *Geoglossum cookeianum* (277).

Geoglossum cookeianum a un stipe plus court et robuste, tandis que celui de *Geoglossum simile* est plus long et gracile. Le stipe de *Geoglossum simile* est squamuleux et à l'inverse, il est presque lisse chez *Geoglossum cookeianum*, bien qu'il puisse supporter quelques petites verrues ou touffes d'hyphes dans la partie supérieure (277).

- Discussion

Les paraphyses de mon échantillon dépassent de plusieurs micromètres les asques. En outre, les ascospores de l'échantillon sont bien trop grandes pour correspondre à *Geoglossum cookeianum*.

De plus selon la clef de J.A. Nannfeld, seule la description de *Geoglossum simile* correspond à l'échantillon étudié. Cependant la longueur entre l'extrémité de la paraphyse et de l'extrémité de l'asque n'est pas évoquée dans cet ouvrage. Seules sont évoquées la notion de dépassement des paraphyses de manière distincte par rapport aux asques chez *Geoglossum simile* et la notion de paraphyses dépassant à peine les asques chez *Geoglossum cookeianum*.

Dans ce cas, le nom de *Geoglossum simile* est retenu sous forme d'hypothèse et nécessitera une biologie moléculaire afin de confirmer définitivement le nom à retenir. Si celui-ci vient à être exact, cela apportera une valeur patrimoniale importante

étant donné que selon le site « Adonif », l'espèce *Geoglossum simile* n'a pas encore été répertoriée en France.

J’ai pu observer sur mon échantillon un pigment intracellulaire. Des asques contenant 8 spores fasciculées. Ces spores foncées fuligineuses sont pourvues de 7 cloisons espacées d’environ 9 µm. Elles mesuraient 6 à 7,5 µm de large et jusqu’à 100 µm de long et sont légèrement courbées avec une extrémité plus effilée. Elles possèdent également une paroi épaisse de 1 µm. Les paraphyses observées sont brunâtre pâle, moniliformes, septées et dépassent largement les asques. Les paraphyses finissent de manière incurvée créant de façons variables une protection au-dessus des asques. Les cellules de la partie supérieure sont en forme de tonneau. L’article terminal est soit en forme de tonneau, soit cylindrique avec un renflement apical. Cet article mesure de 10 à 20 µm de long sur 5 à 10 µm de large.

Dans cette partie, des photographies des échantillons décrits par Nannfeldt, par Hustad et de l’échantillon sont intégrées afin de mieux visualiser le rapprochement morphologique entre eux (*voir* **Figure 201**, **Photo 222**).



Photo 221 : Photographies de *Geoglossum simile*, RNN de Warvans-sur-l’Aa.
Photographies de X. CZECH.

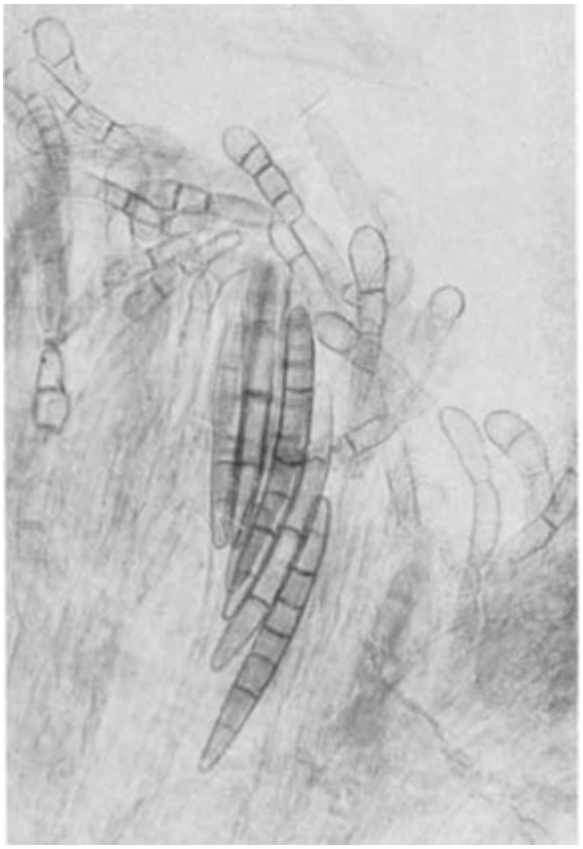


Photo 222 : *Geoglossum simile*.
Source : photographie tirée de (277).

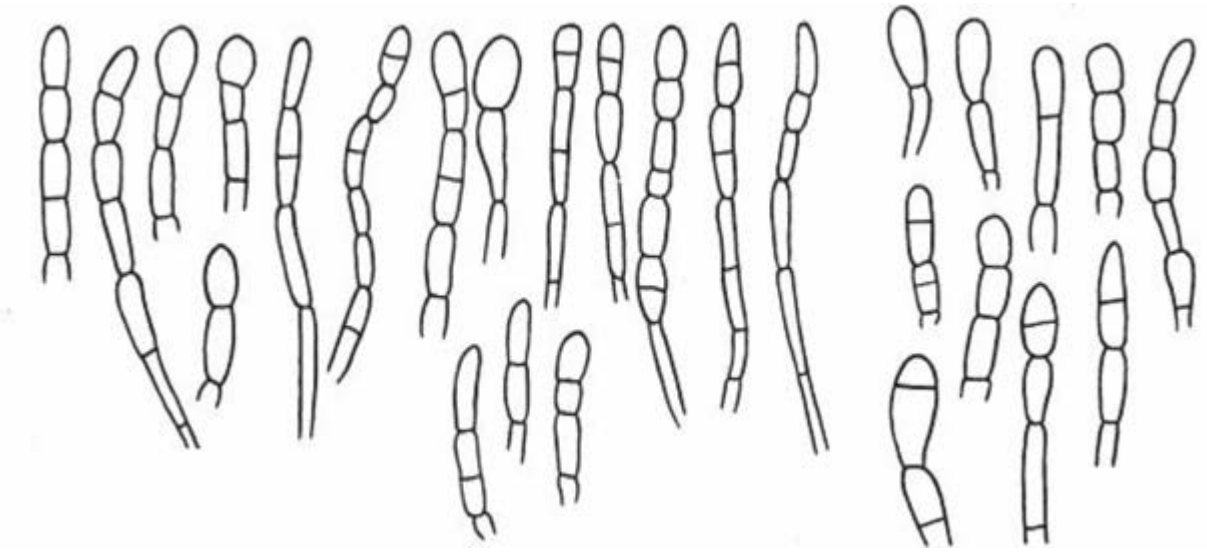


Figure 201 : Illustration des paraphyses de *Geoglossum simile* selon Nannfeldt.
Source : dessins tirés de (277).

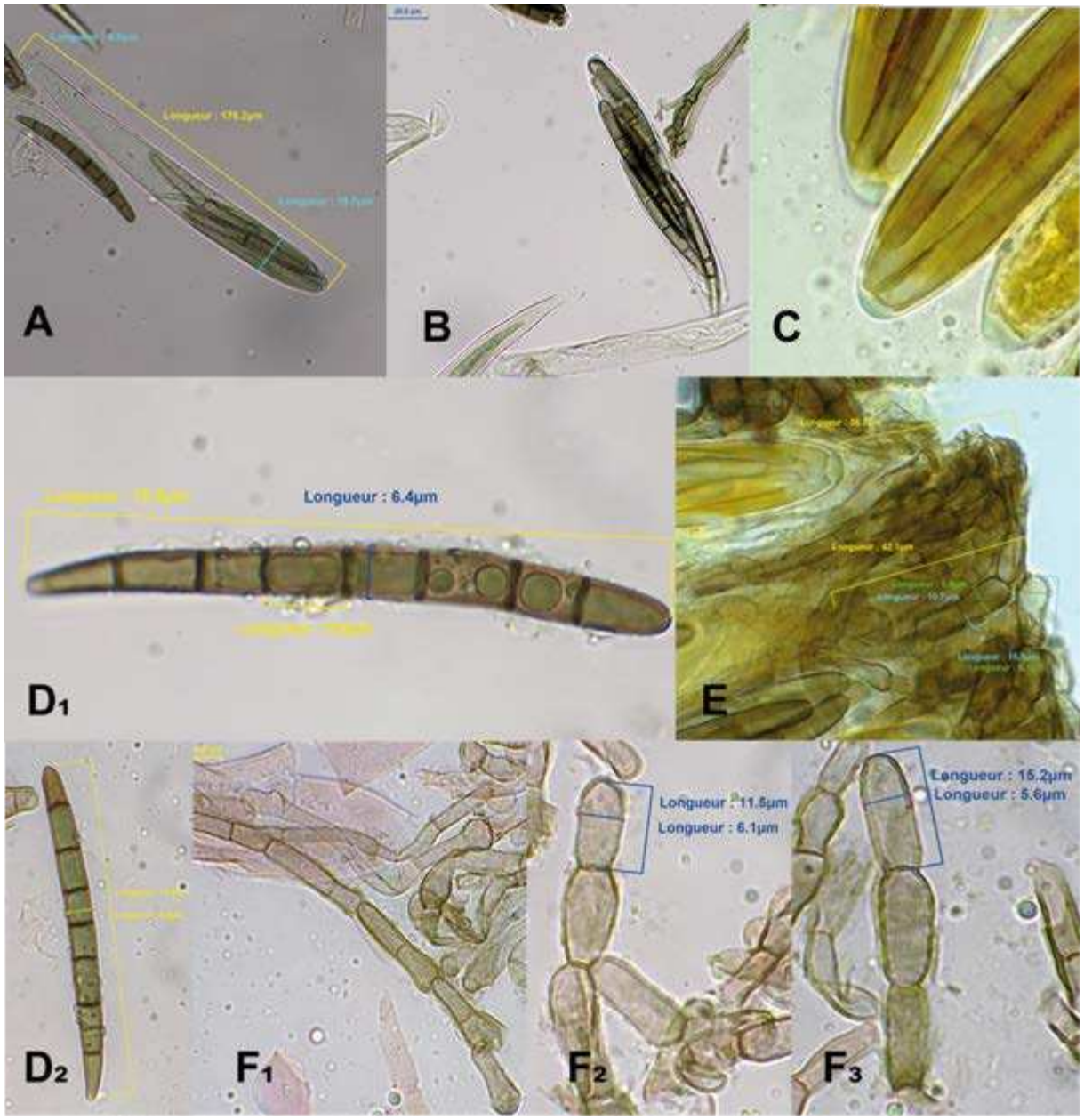


Photo 223 : A : asque ; B : spores fasciculées dans un asque ; C : extrémité amyloïde des asques dans le Melzer ; D_1 à D_2 : spores dans le KOH ; E : paraphyses dépassant les asques ; F_1 à F_3 : extrémité des paraphyses.
Photographies de X. CZECH.

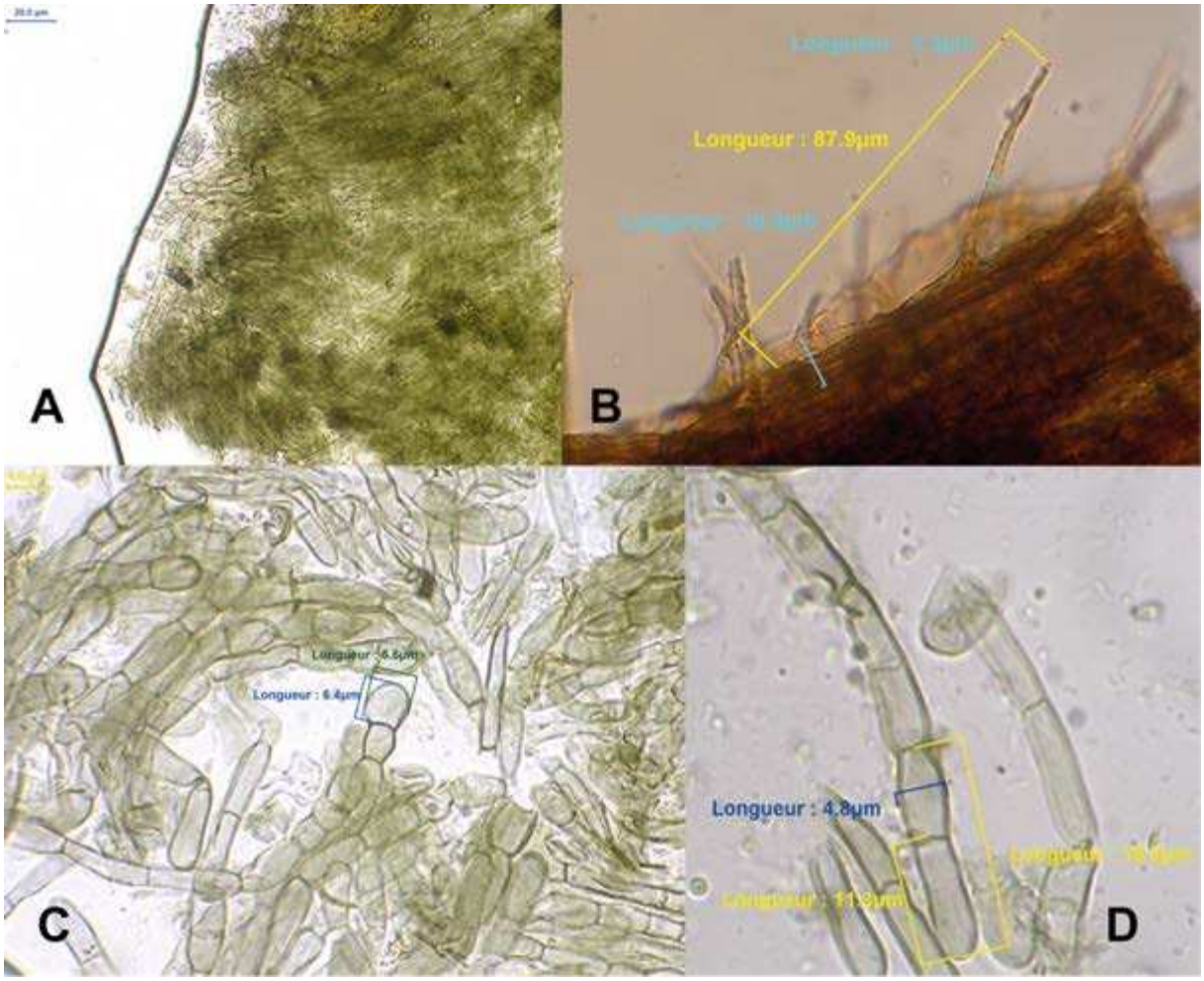


Photo 224 : A : cauloparaphyses dans le KOH ; B : poil du *stipitipellis* ; C : cauloparaphyses ; D : cellule terminale des cauloparaphyses.
Photographies X. CZECH.

Deuxième site : RNR de la Forteresse de Mimoyecques et coteaux de Landrethun-le-Nord

6.2. Les espèces intéressantes rencontrées sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la Forteresse de Mimoyecques entre 2020 et 2022

6.2.1. Les *Hygrophoraceae*

6.2.1.1. Les *Hygrophoraceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Hygrophoraceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 135**.

NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
Cuphophyllus	*Cuphophylus fornicatus*
	Cuphophyllus virgineus
	Cuphophyllus fornicatus var. streptopus
	Cuphophyllus Berkeleyi
Hygrocybe	*H. pseudoconica var. tristis*
	H. pseudoconica
	H. cereopallida
	H. konradii
	H. subglobispora
	H. reae

Tableau 135 : Synthèse des espèces appartenant aux *Hygrophoraceae* relevées sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et les coteaux de Landrethun-le-Nord.

- ***Hygrocybe subglobispora* (P.D. Orton) M.M. Moser : l'hygrophore à spores rondes**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Il présente un chapeau de 3 à 6 cm qui est conique aigu à obtus ou campanulé puis plan-convexe à mamelon plus ou moins pointu. Le revêtement est lisse ou fibrillo-soyeux ou un peu visqueux. Le chapeau est faiblement hygrophane. À l'état humide, les couleurs sont jaune vif citrin à jaune orangé, voire plus pâles avec un centre orange se décolorant en jaune pâle à blanchâtre avec l'âge (54, 84, 212, 213). En séchant la couleur est chair pâle orange à jaune soufre (212). La marge est légèrement incurvée

ou flexueuse puis retroussée, révolutée (212, 213). Elle est striée par transparence jusqu'à 1,9 cm (212) (*voir* **Figure 202**, **Photo 225**).

✓ Les lames

Les lames sont sublibres à adnées, ascendantes. Elles sont plutôt ventrues et épaisses, mesurant environ 0,7 cm de large. Elles ont une couleur d'abord blanche puis jaune pâle, crème jaune avec une teinte orange et des arêtes blanches (54, 84, 212, 213). Elles sont plus ou moins espacées. La sporée est de couleur blanche (212) (*voir* **Figure 202**, **Photo 225**).

✓ Le stipe

Le stipe mesure 3 à 6 cm de long, jusqu'à 10 cm au maximum (213) ou 15 cm selon certains auteurs (212). Il mesure de 0,5 à 0,8 cm de diamètre et jusqu'à 1,2 cm (213) ou même 1,7 cm au maximum pour certains auteurs (212). Le stipe est plein, puis fistuleux à creux. Il est fibrillo-strié ou sillonné-comprimé longitudinalement, cylindrique ou légèrement plus large vers la base qui est arrondie. Il est concolore au chapeau (212, 213), jaune citron à jaune orangé parfois rouge-orangé par endroits et blanc à la base (212). Il est légèrement lubrifié à presque sec (212) (*voir* **Figure 202**, **Photo 225**).

✓ La chair

L'*Hygrocybe subglobispora* n'a pas de noircissement de sa chair (54). Celle-ci est fibrilleuse, blanchâtre à plus ou moins jaune vers la périphérie (213) ou concolore à la surface. Elle peut occasionnellement tourner au gris pâle dans la base du pied. L'odeur et le goût sont non distinctifs (212).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont toutes comprises de (7,0-)7,5 – 14,0(-16,0) x (5,5-) – (-11,5) µm. Chez les variants tétrasporiques, elles mesurent en moyenne autour de 7,5 – 10,5 x 6,0 – 8,5 µm et chez les variants bisporiques les spores sont subglobuleuses avec des tailles de (8-)10 – 14 x 7,5 – 10(-11,5) µm (212, 213) (*voir* **Photo 226**).

Les spores sont ellipsoïdes à largement subglobuleuses, quelquefois oblongues (212, 213). Elles ne sont pas resserrées. Elles possèdent un large appendice hilaire de 0,9 à 1,3 µm (212) (*voir* **Figure 202**, **Photo 226**).

✓ Les basides

Les basides ont une taille de 31 à 58(-80) x (7,5-)8,5 – 15(-20) µm. Elles sont clavées ou quelquefois étroitement clavées. Certains basidiomes ont une prédominance tétrasporique avec quelques basides bisporiques. D'autres ont plutôt

une prédominance bisporique avec quelques basides uni-, tri- et tétrasporiques (212) (*voir* **Photo 226**).

✓ Les cystides

Des pseudocystides aux extrémités atténuées ou plus ou moins fourchues (queues de trame) sont présentes (213). Elles mesurent de 600 à 1600 µm de long sur (12-)15 – 42 µm de large (*voir* **Photo 226**). Les cystides sont absentes (212). Il arrive que l'arête soit stérile avec seulement des basidioles (212).

✓ La trame hyménophorale

La trame hyménophorale est régulière et composée d'éléments cylindriques, tubuliformes effilés aux extrémités (queue de trames) (212). Des hyphes vasculaires sont souvent présentes (212).

✓ L'epicutis et stipitipellis

L'epicutis est composé d'hyphes grêles plus ou moins gélifiés, peu nombreuses, directement issues des hyphes fusiformes sous-jacentes (213). Les hyphes sont couchées, ascendantes, cylindriques, de 3 à 8 µm de large et forment un ixocutis d'une épaisseur de 80 à 200 µm (212) (*voir* **Photo 226**).

Le *stipitipellis* est un ixocutis similaire à l'epicutis.

✓ Les boucles

Cette espèce est dépourvue de boucles (213). Elles semblent présentes dans les variants tétrasporiques et absentes en cas de basidiomes bisporiques (212).

- Habitat et type trophique

Ce champignon est un saprotrophe graminicole qui pousse dans les pelouses et dans les coteaux calcicoles, ou dans les taillis argilo-calcaires (113, 212, 213) et parfois en forêt. Il est plutôt solitaire ou sub-grégaire (212).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, ce champignon a été observé en novembre 2020 sur la parcelle B002 (**Tableau 136**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221120-8-B002	Forteresse de Mimoyecques	2020-11-21	B002	***Hygrocybe subglobispora*** (P.D. Orton) M.M. Moser

Tableau 136 : Observations de *l'Hygrocybe subglobispora* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

Cette espèce considérée comme rare, a été également observée dans la Somme et dans l'Aisne (113).

- Commentaires

Il existe une variabilité de l'espèce qui se base sur les couleurs avec la forme *aurantiorubra* (Arnolds), entièrement rouge orangé (113, 212).

Hygrocybe subglobispora, fait partie de la catégorie 2 (espèces fortement menacées) de la Liste rouge de niveau 1 (214).



Photo 225 : Photographie de *Hygrocybe subglobispora*, RNR de la Forteresse de Mimoyecques, novembre 2020.
Photographie de N. VERDIN.

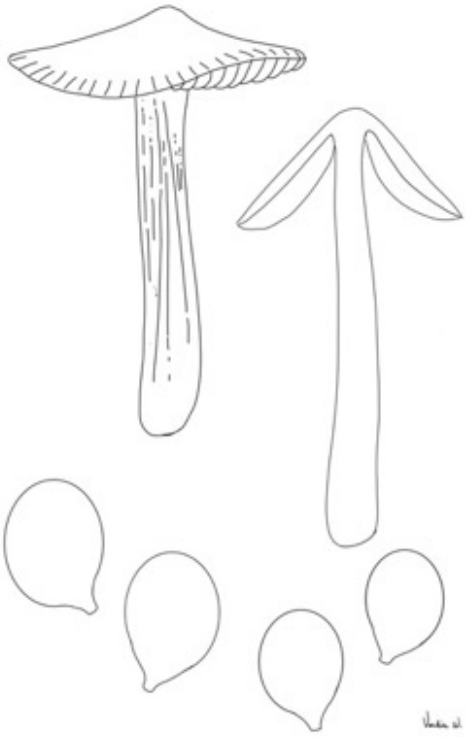


Figure 202 : Illustration du sporophore et des spores de *Hygrocybe subglobispora*.
Source : N. VERDIN, dessins adaptés de (212)*.*

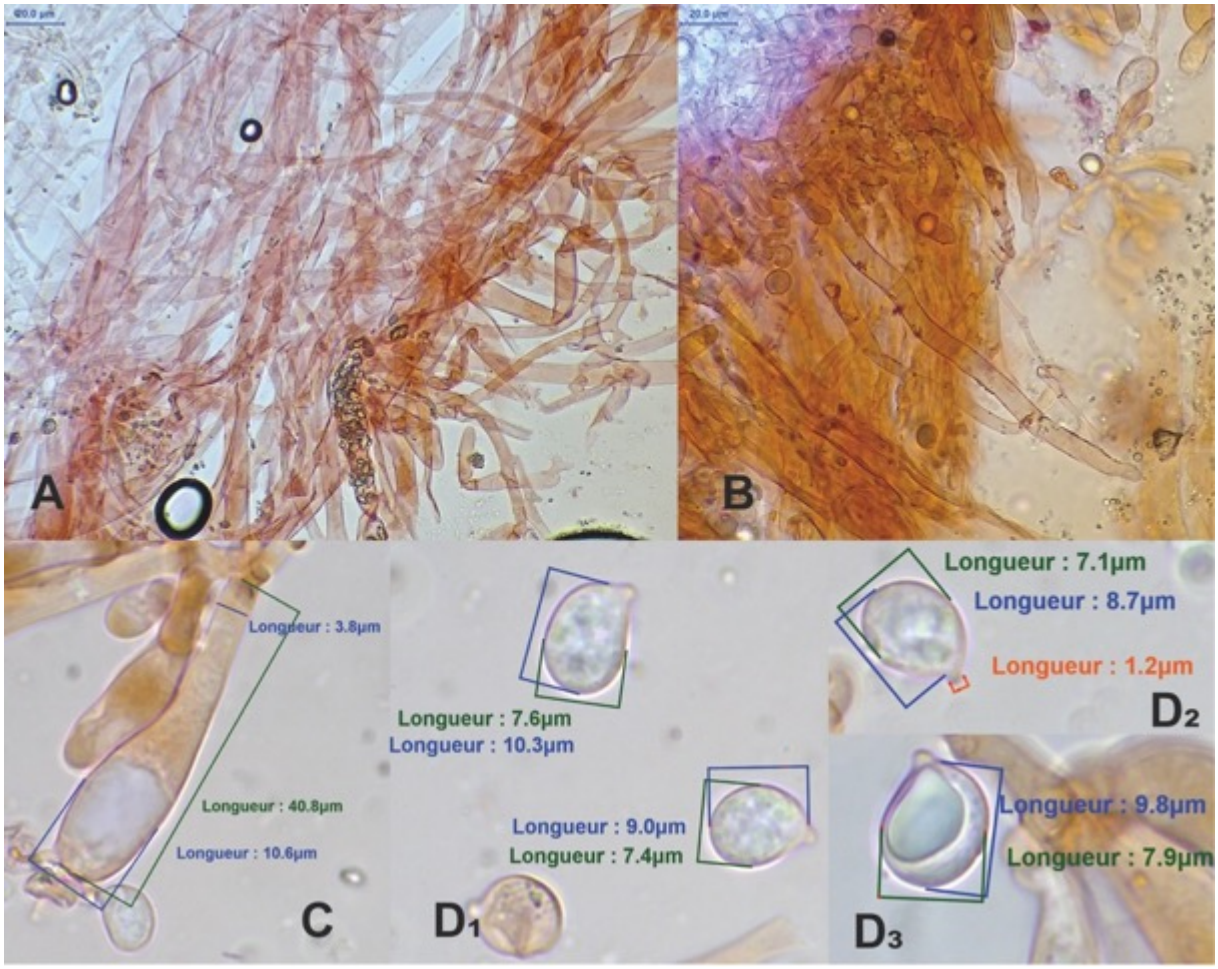


Photo 226 : A : *pileipellis* ; B : queues de trame ; C : baside ; D_1 à D_3 : spores.
Photographies de X. CZECH.

- ***Hygrocybe reae* (R.Maire) J.E Lange : l'hygrocybe de Rea**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Le chapeau est un peu lubrifié ou visqueux, viscidule. Il est hémisphérique, conique-obtus ou campanulé puis conico-convexe, bombé à plan-convexe, plus ou moins mamelonné, enfin parfois aplané à légèrement déprimé, de forme assez irrégulière. Cette espèce est pourvue d'une taille pouvant atteindre au minimum 0,5 cm et en moyenne 1 à 2 cm de diamètre voire 3 cm au maximum (54, 58, 212, 213, 215, 216). La marge est crénelée (212).

Le chapeau possède un revêtement glabre et lisse. Il est hygrophane. Lorsqu'il est humide, il arbore une couleur rouge vif écarlate à rouge-orange, souvent avec une étroite marge jaune-orange (54, 84, 212, 213, 215, 216).

Progressivement, il devient orange à jaune orangé avec une marge jaune. Le chapeau est strié par transparence jusqu'au quart ou au trois quarts du rayon (54, 212, 213). Il est peu pâlissant, mais parfois d'un rosé terne, sale ou rappelant *Hygrocybe laeta fo. laeticolor* (213) (*voir* **Figure 203**). En séchant rapidement, il devient ocre orangé (212).

✓ Les lames

Les lames de couleur jaune-rouge, sont arquées adnées à subdécurrentes avec une dent (54, 212, 213, 215). Certains auteurs parlent d'une couleur orange rosé à orange avec une marge jaune, devenant jaunâtre avec l'âge (212). D'autres encore, décrivent qu'elles seraient aussi échancrées (54).

Les lames sont plus ou moins espacées, épaisses, souvent faiblement ventrues jusqu'à 0,6 cm de large (212) et occasionnellement interveinées de manière plus ou moins importante (213). La sporée est blanche (212).

✓ Le stipe

Le stipe est cylindrique, tortueux, plein puis fistuleux, glabre. Il est nettement visqueux, voire davantage et plus collant que le chapeau lorsqu'il est humide. Il mesure 1 à 3 cm voire jusqu'à 4,5 cm de long maximum pour 0,15 à 0,3(-0,4) cm de diamètre. Il présente un diamètre égal ou plus atténué vers la base. Le stipe possède une couleur rouge vif, orange écarlate à l'apex, puis il se décolore progressivement vers du orangé à jaune orangé, jaune chrome, jaunâtre au niveau de la base du stipe (54, 84, 212, 213, 215) (*voir* **Figure 203**).

✓ La chair

En plus d'être très amère (54, 212, 213, 215, 216), la chair est sub-concolore à concolore au reste du champignon (54, 212, 213). Elle est plutôt ferme. Elle peut mesurer jusqu'à 0,2 cm d'épaisseur dans le chapeau (212). Elle est inodore (212, 213).

- Description microscopique

✓ Les spores

L'*Hygrocybe reae* donne des spores ellipsoïdes à oblongues en vue de profil et plus ou moins étranglées ou épaissies, comme lobées vers la base en vue de face de manière caractéristique et typique dites obovoïdes à obpyriformes (212, 213). Elles mesurent de (5,5-)6,5 – 8,5(-10) x (4-)4,5 – 5,5(-6) µm dans le cas de basides tétrasporiques ou jusqu'à 12 x 8 µm pour les formes bisporiques (212, 213). Pour la partie des spores resserrées elles ont, en vue frontale, des dimensions de (4,5-)5,0 – 6,5 µm de large (212). Les spores sont lisses, hyalines, partiellement guttulées (215). Elles ont un appendice hilaire élargi. Elles sont en majorité uninucléées (212) (*voir* **Figure 203**, **Photo 228**).

✓ Les basides

Ces basides sont clavées à étroitement clavées et mesurent 31 à 50 µm de long sur 5 à 10 µm de large. Elles sont également bouclées (212, 215). Elles sont tétrasporiques et occasionnellement bisporiques (212) (*voir* **Photo 228**).

De plus, j'ai constaté qu'elles étaient pourvues de stérigmates parfois de grande taille allant de 7 à 8 µm de long et d'une largeur de 3 µm à leur base et de 1 µm de large à leur extrémité (*voir* **Photo 228**).

✓ Les cystides

Cette espèce ne présente pas de cystides (212).

✓ La trame hyménophorale

La trame des lames est sub-régulière composée d'hyphes plus ou moins parallèles à articles courts, cylindriques, d'éléments faiblement gonflés, de dimensions 40 – 155 x 8 – 18 µm (212, 215).

✓ Le *pileipellis*

Ce champignon possède un epicutis à hyphes gélifiées sous forme ixotrichoderme ou ixocutis selon les auteurs (212, 213). Les hyphes de l'epicutis sont couchées et ascendantes, cylindriques, constituées d'articles libres qui rétrécissent progressivement vers l'extérieur (213). Les hyphes mesurent 2,5 à 7 µm de large et ne se resserrent pas au niveau des *septa*. L'épaisseur de l'epicutis est de 40 à 100 µm (212) (*voir* **Photo 228**).

✓ Le *subpellis*

Le couche subcutilaire est non-visible ou rarement évidente avec des hyphes clavées, variablement étranglées ou flexueuses (213).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est semblable au *pileipellis* avec une épaisseur de 30 à 80 µm et forme un ixocutis (212) (*voir* **Photo 228**).

✓ Les boucles

Chez l'*Hygrocybe reae*, les hyphes sont pourvues de boucles (212, 213, 215) (*voir* **Photo 228**).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe, assez commun à rare, pousse plutôt dans les pelouses calcicoles, mais aussi dans les prairies, les lisières, les pré-bois, ou sous les taillis (54, 113, 213, 216). Il pousse de manière solitaire ou parfois sub-grégaire (212).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, ce champignon a été observé en novembre 2020 sur la parcelle B002 (**Tableau 137**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221120-13-B002	Forteresse de Mimoyecques	2020-11-21	B 002	***Hygrocybe reae*** (Maire) J.E. Lange

Tableau 137 : Observations de *l'Hygrocybe reae* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

Il a été également recensé dans l'Oise, l'Aisne et la Somme et le département du Nord (113).

- Commentaires

Cet hygrocybe est considéré en tant que valeur patrimoniale comme une espèce caractéristique (216). *Hygrocybe reae* appartient à la catégorie 3 (espèces menacées) de la Liste rouge de niveau 1 des champignons menacés des départements du Nord et du Pas-de-Calais (214).

L'*Hygrocybe reae* aurait pour synonyme *Hygrocybe mucronella* (Fr) P. Karsten. Cependant, le référentiel national distingue pour le moment les deux espèces comme étant différentes (113).

L'*Hygrocybe reae* peut être confondu avec l'*Hygrocybe insipida*, qui lui est surtout non amer, ou encore avec les *Hygrocybe calciphila* et *miniata* dont le chapeau est finement squameux (216).



Photo 227 : Photographie de l'*Hygrocybe reae*.
Source : photographie de C. FRUND.

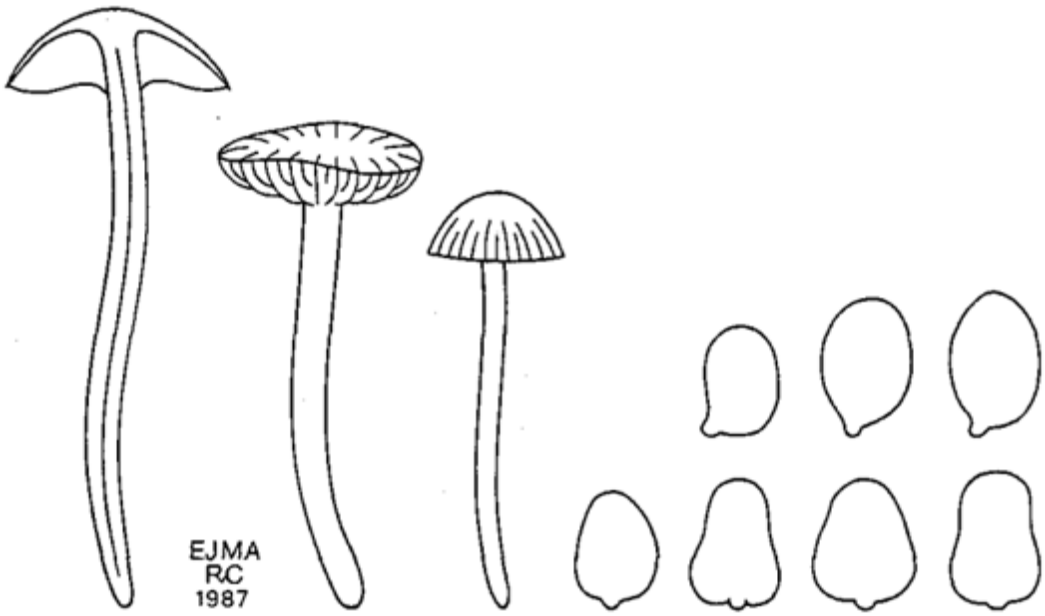


Figure 203 : Illustration du sporophore et des spores de l'*Hygrocybe reae*.
Source : dessins tirés de (212).

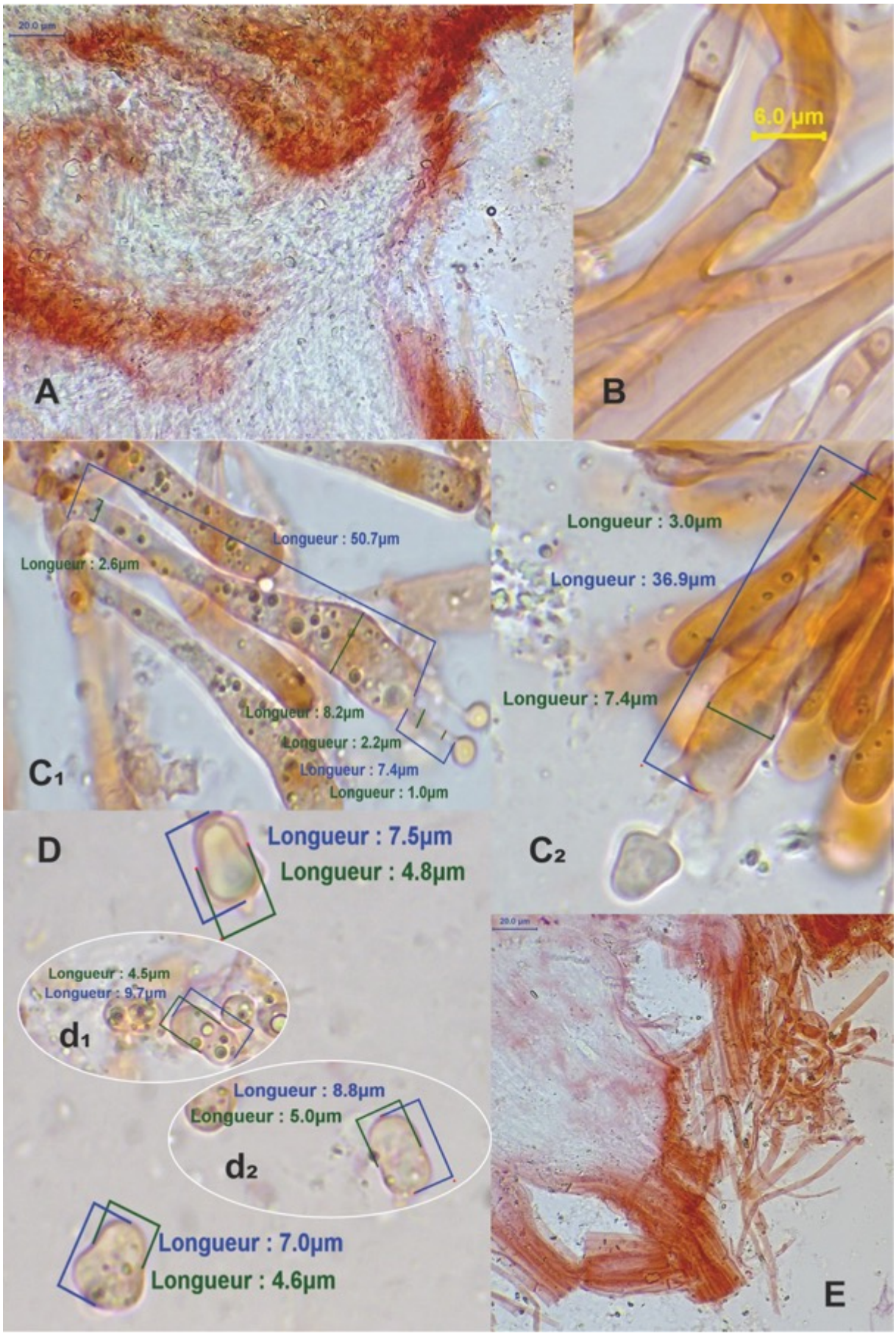


Photo 228 : A : *pileipellis* ; B : boucle ; C_1 à C_2 : basides ; D, d_1 à d_2 : spores ; E : *stipitipellis*. Photographies de X. CZECH.

- ***Hygrocybe pseudoconica var. tristis* (Pers.) Bon**

- Description macroscopique

✓ Le chapeau

Le chapeau, de forme conique, a un diamètre pouvant atteindre 4 cm. Il est associé à un revêtement plus ou moins fibrilleux de couleur jaune sale à un peu orangé terne. Les fibrilles sont rapidement grises (54, 213). Le chapeau est noircissant (54) (*voir* **Photo 225**).

✓ Les lames

Les lames sont pâles, jaunâtres à jaune sale et gris ardoisé (54, 213) (*voir* **Photo 225**).

✓ Le stipe

Le stipe fibrilleux est de couleur jaunâtre à orange terne. La base du stipe est fortement grisonnante comme la chair jusqu'à noircissante. Il mesure 10 cm de long pour 1,5 cm de large (54, 213) et rappelle le stipe trapu de l'*Hygrocybe pseudoconica* (213) (*voir* **Photo 225**).

✓ La chair

Il s'agit d'une variété plus jaune, avec le pigment rouge absent ou très dilué, avec une stature intermédiaire vers *Hygrocybe conica* (113).

- Description microscopique

✓ Les basides

Les basides sont uniquement tétrasporiques et bouclées (213).

J'ai pu observer des basides plutôt clavées allant de 35 à 45 µm de long sur 10 à 11 µm pour la partie la plus renflée et jusqu'à 3 – 4,5 µm de large à leur base (*voir* **Photo 230**).

✓ Les spores

Ces basides donnent des spores elliptiques ou subphaséolées de dimensions (8) 9 – 10,5(-12) x 5 – 7 µm (213). L'apicule observé sur les spores de l'échantillon était excentré et de grande taille (1 µm). Les spores sont composées d'une grande guttule réfringente (54, 113, 213) (*voir* **Photo 230**).

✓ Autres observations

J'ai pu constater un epicutis composé d'hyphes larges et visqueuses comme pour le stipe. Les hyphes sont également bouclées. Enfin, la présence d'un pigment

pariétal et intracellulaire jaune-brun dans le rouge Congo a pu être noté (*voir* **Photo 230**).

- Habitat et type trophique

Ce champignon saprotrophe graminicole, pousse essentiellement dans les prairies et les pelouses, jusqu'en prairie alpine (54, 113, 213).

- Localisation

Cette espèce est assez commune à assez rare selon les secteurs de pousse (54).

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, ce champignon a été observé en novembre 2020 sur la parcelle B002 (**Tableau 138**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221120-7-B002	Forteresse de Mimoyecques	2020-11-21	B 002	***Hygrocybe pseudoconica var. tristis*** (Pers.) Bon

Tableau 138 : Observations de *l'Hygrocybe pseudoconica var tristis* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

Elle a été retrouvée également dans l'Aisne, le Nord et la Somme (113).



Photo 229 : Photographies de l'*Hygrocybe pseudoconica var.* tristis. Photographies de N. VERDIN.

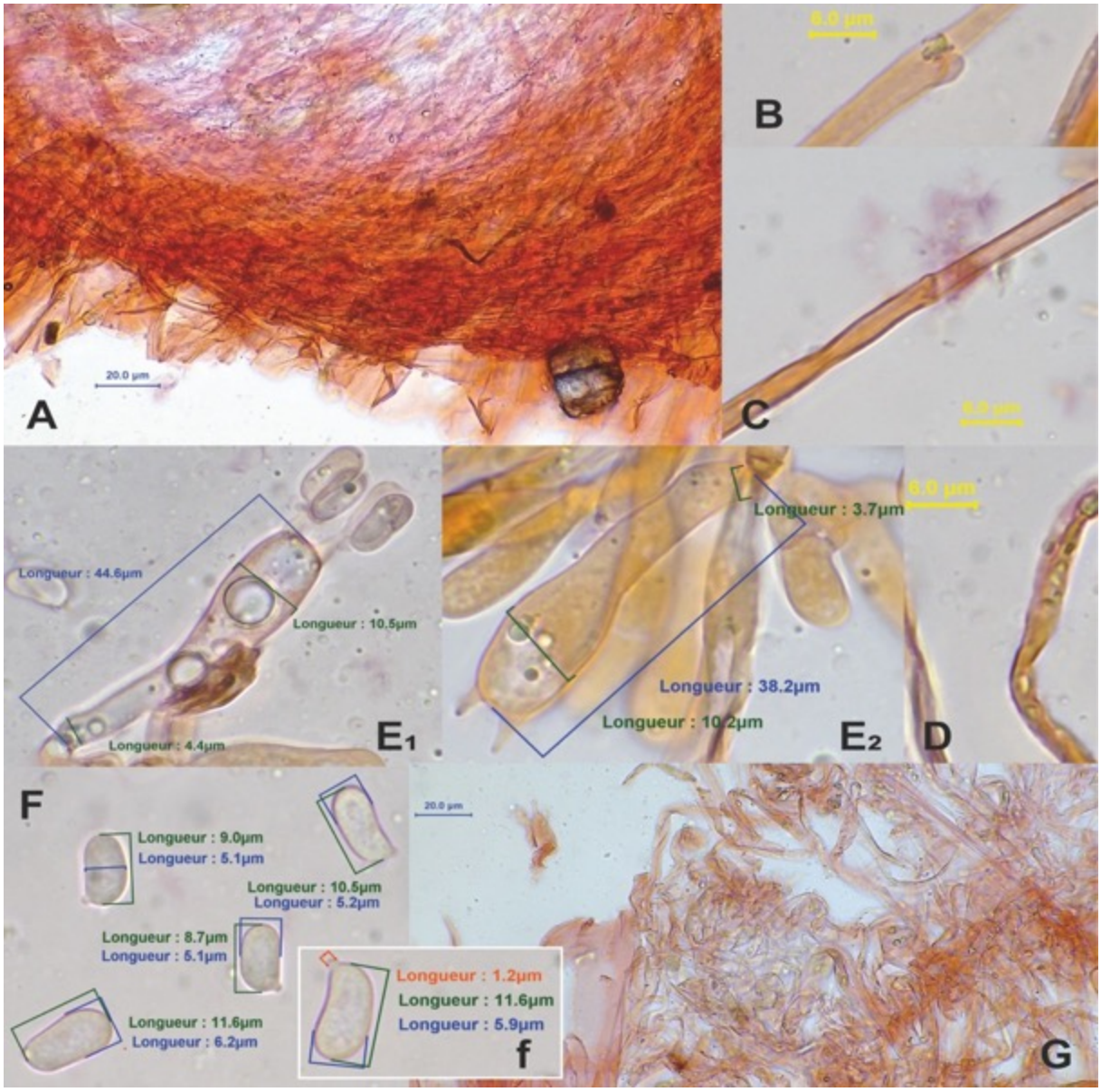


Photo 230 : A : *pileipellis* ; B : boucle ; C : pigment pariétal et intracellulaire ; D : pigment intracellulaire ; E_1 à E_2 : basides ; F et f : spores ; G : *stipitipellis*. Photographie de X. CZECH.

6.2.2. Les *Strophariaceae*

6.2.2.1. Les *Strophariaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Strophariaceae* relevées sur le site sont répertoriées dans le **Tableau 139**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
STROPHARIACEAE	***Pholiota***	*Pholiota jahnii*

Tableau 139 : Synthèse des espèces appartenant aux *Strophariaceae* relevées sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et coteau de Landrethun-le-Nord.

- ***Pholiota jahnii* Tjallingi-beukers & Bas : pholiote de Jahn [= *Pholiota muelleri ss auct*]**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Le chapeau est visqueux, voire gluant lorsqu'il est fortement humide avec une épaisse pellicule séparable. Il est densément recouvert d'écailles triangulaires, concentriques, sombres retroussées, pointues, peu labiles et de couleur brune à pointe noire sur un fond jaune pâle, citrin vif à ocre orangé. Il est non hygrophane, ni strié, ni translucide. Il peut mesurer jusqu'à 10 cm de diamètre. D'abord convexe, il s'aplanit avec l'âge (54, 84, 113, 228, 242, 257, 280) pour devenir plan-convexe avec un umbo bas et émoussé (242). La marge est enroulée, involutée à l'état jeune, puis devient défléchie lorsqu'il est vieux (228, 242). La marge est également ornée de débris blanchâtres du voile (228) (*voir* **Figure 204**, **Photo 231**).

✓ Les lames

Les lames sont serrées, ocre jaunâtre, puis brunes à brun olivacé (54, 228, 246). Elles sont larges et ont une insertion de type émarginé ou largement adné (228, 280). Elles sont sub-ventrues avec une largeur de 0,4 à 0,6 cm (242). La sporée est brun-ocre ou brun-rouille, cannelle (228, 242, 257) (*voir* **Photo 231**).

✓ Le stipe

Le stipe sec a des dimensions allant jusqu'à 15 cm de long sur 2 cm de diamètre. Sous la zone annuliforme fugace fibrilleuse, le stipe est écailleux comme le chapeau sur un fond plus pâle jaune à ocre, avec des lambeaux de voile subconcolores (54, 84, 228, 242, 257, 280). Il se termine par une base plus amincie. Au-dessus de la zone annulaire, il est de couleur ocre-jaune et également lisse à finement ponctué ou finement strié (84, 228, 242). Le pied est cylindrique, élastique, plein au début, puis creux, fistuleux (228, 242) (*voir* **Figure 204**, **Photo 231**).

Il pousse en touffe de manière cespiteuse, fasciculée (54, 84, 242, 280).

✓ La chair

La chair est épaisse, jaune pâle à brunâtre dans le stipe, tandis que la chair reste jaunâtre pâle dans le chapeau (58, 228, 242, 280) et diffuse une odeur faible et agréable (257).

- Description microscopique

✓ Les cystides

Cette pholiote de Jahn présente des cheilocystides et cheiloleptocystides cylindriques, sinueuses, fusoïdes-étroites et clavées, irrégulièrement lagéniformes, à paroi mince et mesurant (16-)28 à 40 µm de long sur 5 à 10(-12) µm de large. Elles sont entremêlées de quelques cheilochrysocystides fusiformes et ventrues, clavées-mucronées à lagéniformes avec un col large de 2,0 à 4,0 µm. Des pleurochrysocystides sont également présentes. Ces cheilo- et pleurochrysocystides ont des dimensions de 22 – 45 x 7 – 10 µm (54, 58, 228, 242, 257, 280) (*voir* **Figure 204**, **Photo 232**).

✓ Les basides

Les basides sont cylindriques et clavées, tétrasporiques, bouclées et mesurent 18 – 29 x 5 – 8,0 µm (228, 242, 280) (*voir* **Photo 232**).

✓ Les spores

Les spores ont une dimension de 5 – 7 x 3 – 4 µm (58, 228, 257). Elles sont de forme ellipsoïdale en vue frontale et légèrement ovoïdes en vue latérale. Elles ont une paroi lisse et épaisse, avec un pore germinatif à peine visible ou absent et de couleur jaune pâle, jaune sordide dans l'eau (228, 242, 257). Elles sont réticulés-ponctuées au microscope électronique à balayage (242) (*voir* **Figure 204**, **Photo 232**).

✓ L'epicutis

L'epicutis est formé d'hyphes cylindriques, couchées, parallèles, d'une largeur de 2 à 6,0 µm, bouclées, de couleur jaune avec un pigment incrustant. Elles sont

comprises dans un ixocutis (228, 257). Cette couche gélatineuse est hyaline. Le *subpellis* est constitué d'une couche compacte d'hyphes gonflées et plutôt grossièrement incrustées de pigment (242) (*voir* **Photo 232**).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis d'hyphes larges de 3,5 à 9,0 µm avec des touffes trichodermiques d'éléments terminaux gonflés mesurant 12 – 50 x 3,0 – 12 µm avec des parois brunes à pigments incrustés. Les boucles sont abondantes dans tout le champignon (242).

- Habitat et type trophique

Cette pholiote est un saprotrophe lignicole qui pousse donc sur les souches, les racines et le bois mort (113, 242). Elle pousse au ras du sol (242), surtout sous les feuillus, notamment les hêtres, très rarement sous les conifères (54). Elle est présente typiquement sur les sols argileux ou de type Mull (58) et sur des sols calcaires (242).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, cette espèce a été observée en novembre 2020 sur la parcelle B915 (**Tableau 140**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221120-1-B915	Forteresse de Mimoyecques	2020-11-21	B 915	***Pholiota jahnii*** Tjallingi-beukers & Bas

Tableau 140 : Observations de *Pholiota jahnii* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

Cette espèce, assez commune à rare, a été retrouvée également dans les départements du Nord, de l'Aisne, de l'Oise et de la Somme (54, 113).



Photo 231 : *Pholiota jahnii*, RNR de la Forteresse de Mimoyecques, novembre 2020. Photographie de N. VERDIN.

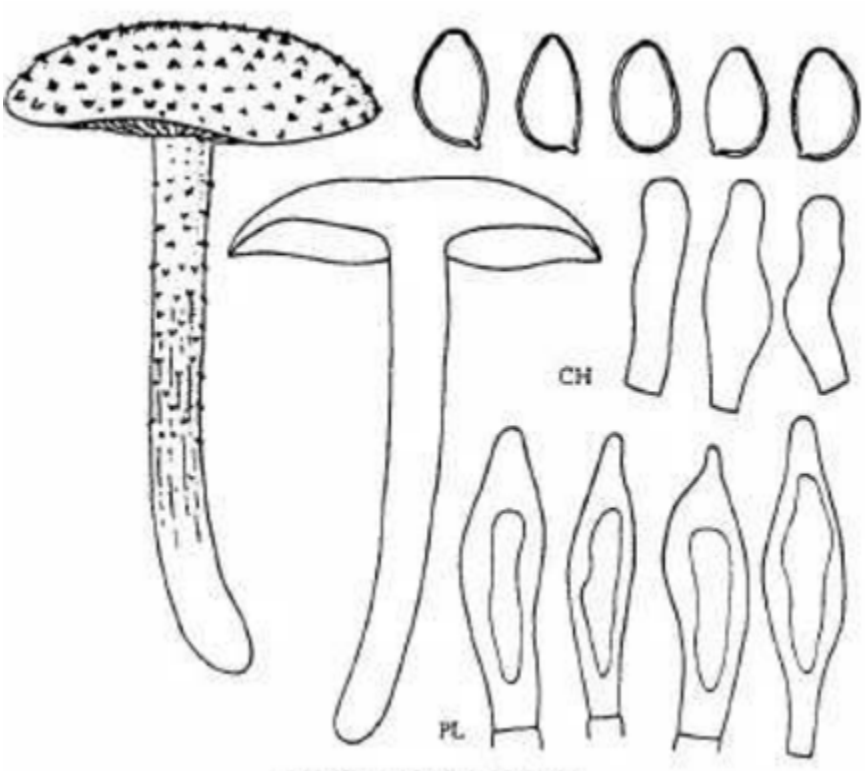


Figure 204 : Illustration des caractères macroscopiques et microscopiques de *Pholiota jahnii*. *Source : dessins tirés de* (242).

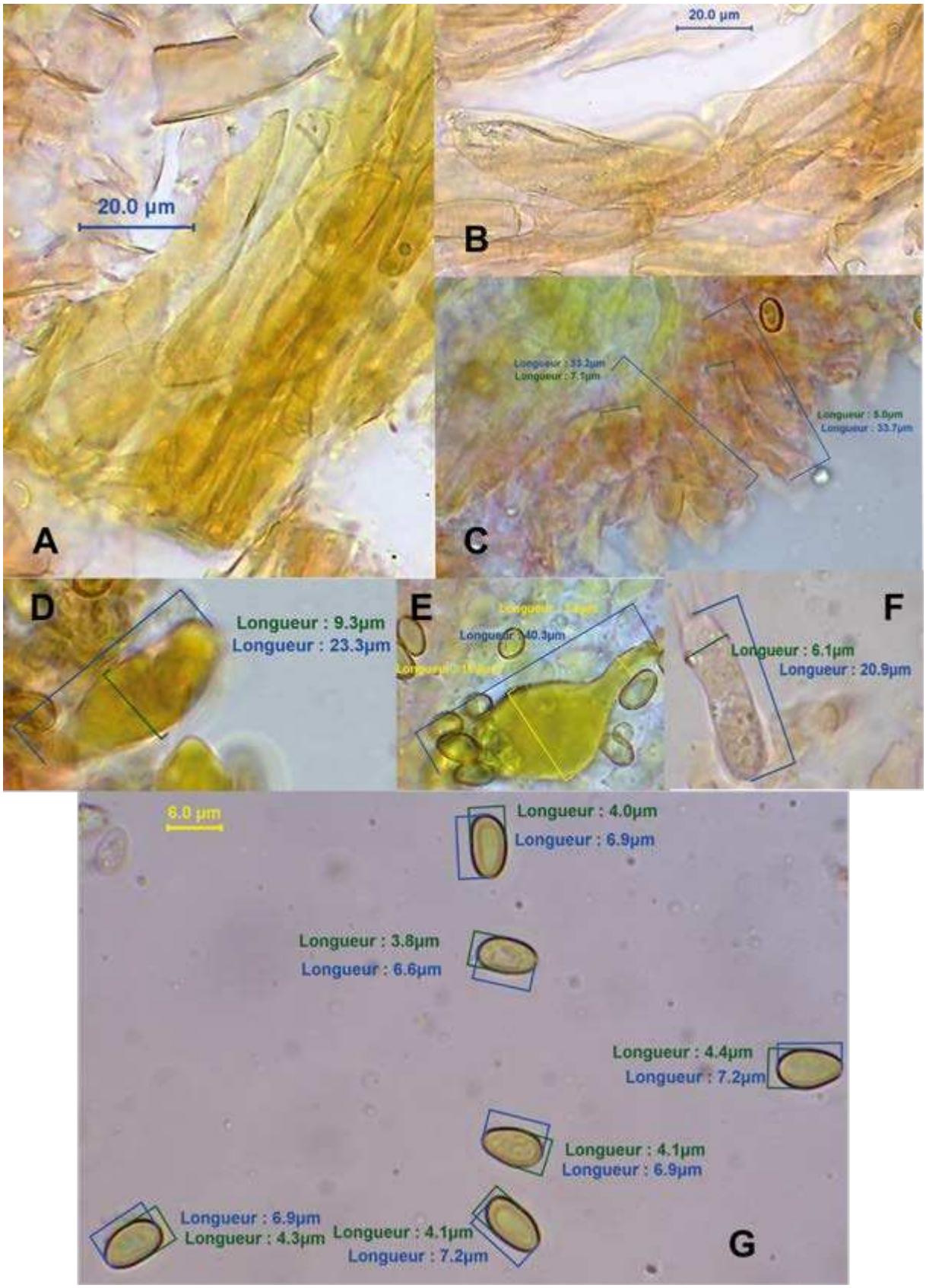


Photo 232 : A : *pileipellis* ; B : *subpellis* ; C : leptocystides ; D : cheilochrysocystides ; E : pleurochrysocystides ; F : baside ; G : spores.
Photographies de X. CZECH.

6.2.3. Les *Russulaceae*

6.2.3.1. Rappels généraux sur les *Russulaceae*

La famille des *Russulaceae* appartient à la division des *Basidiomycota*, à la classe des *Agaricomycetes* et au clade des Russuloïdes correspondant aux *Russulales* (70,74,115).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basydiomycota	*Agaricomycetes*	Clade des Russuloïdes (*Russulales*)	*RUSSULACEAE*

Tableau 141 : Place des *Russulaceae* dans la classification phylogénique.

La famille des *Russulaceae* contient les genres : *Boidinia*, *Lactarius*, *Lactifluus*, *Russula* (70, 74, 113).

On retrouve donc d'un côté les russules (genre *Russula* : 430 espèces) caractérisées par (70) :

- une chair grenue, cassante composée de cellules sphériques (sphérocystes) à saveur douce ou âcre poivrée, sans latex (70, 74) ;

- des spores à ornementations amyloïdes (70) ;

- un chapeau à coloris très variés, parfois ternes, mais souvent vifs (rouge, vert, jaune, rose, polychromatique), de forme convexe à étalée ou déprimée avec une marge barbue ou non (70, 74). De manière générale, la couleur du chapeau contraste nettement avec celle des lames plus ternes (74) ;

- un revêtement sec, velouté à plus ou moins visqueux qui peut être éventuellement séparable de la chair (70, 74) ;

- des lames souvent adnées, cassantes, restant blanches ou devenant crème, ocre à jaune foncé selon la couleur des spores (70, 74) ;

- un pied cylindrique, lisse à pruineux surtout au sommet, parfois lavé de jaune-rose ou violet avec une texture cassante comme de la craie (70, 74) ;

- des odeurs variées : d’écrevisse, d’amande amère, de compote de pommes, etc. (70, 74) ;

- un habitat ectomycorhizien des feuillus et des conifères (70, 74).

À l'opposé, on retrouve le groupe des lactaires, composé des genres *Lactarius* et *Lactifluus* (150 espèces). La grande différence par rapport aux russules concerne la chair qui, chez ce groupe des lactaires, exsude un latex (lait) à la coupe ou à la cassure (70, 74).

Ce groupe est caractérisé par :

- la présence d’un chapeau convexe, puis étalé et enfin déprimé, avec une surface sèche, parfois laineuse à plus ou moins visqueuse, et occasionnellement zonée ou ruguleuse (70, 74) ;

- la présence ou non de fossettes appelées scrobicules généralement plus sombres que le fond et parfois disposées en cercles concentriques sur le chapeau (74) ;

- la présence de lames pentues ou décurrentes, de couleur contrastante avec le chapeau ou non (moins nette que chez les russules) (74), à sporée blanche à jaunâtre ; les lames laissent apparaître un latex à la cassure (70), elles sont exceptionnellement anastomosées chez certaines espèces (74) ;

- en cas de temps très sec ou lorsque le lait d’une lactaire est tari, il est possible de la distinguer par sa silhouette comportant un chapeau plus déprimé et des lames plus décurrentes contrastant avec les russules ayant une netteté entre les lames et le chapeau moins évidente (70) ;

- la présence d’un stipe cylindrique ou atténué, nu, avec selon les espèces la présence de fossettes appelées scrobicules (70, 74) ;

- la présence d’une chair également grenue, cassante, laissant apparaître un latex à la coupe qui peut être hyalin, opalescent, blanc-orange, rouge, qui peut être immuable ou virer de couleur au contact de l'air immédiatement ou après quelques minutes au jaune, rose, violet, gris verdâtre (70, 74) ;

- la présence d’une odeur pouvant faire penser à de la noix de coco, du géranium, de la chicorée ou du caoutchouc (70,74)

- la présence d'une saveur douce ou piquante, voire brulante (comme chez *Lactarius pyrogalus*) (70, 74).

- la présence d'une réaction aux réactifs notamment de gaïac ou la potasse pour certains lactaires (74) ;

- un habitat de type mycorhizien, sous feuillus ou conifères, parfois lié à une seule essence d'arbre (70, 74).

6.2.3.2. Les *Russulaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Russulaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 142**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
Russulaceae	***Lactarius***	*Lactarius pubescens*

Tableau 142 : Synthèse des espèces appartenant aux *Russulaceae* relevées sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

- ***Lactarius pubescens* Fr : le lactaire pubescent (au sens de Marcel Bon)**
  [= *Lactarius blumii* M. Bon]

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

Il s'agit d'un lactaire très pâle, à couleur blanche à crème ou simplement comportant une vague zonation rose pâle puis ocracée à roussâtre (54, 58, 84, 218, 281). Le chapeau mesure jusqu'à 10 cm (4,231) et possède un revêtement lisse à pubescent (231). La marge est un peu barbue sur les bords sur 2 à 3 mm, mais moins laineuse et plus courtement barbue que l'espèce *Lactarius torminosus* (54, 58, 84, 281). La marge est longtemps enroulée, elle devient avec l'âge lisse et glabre (245) et peut paraitre parfois striolée ou cannelée (281). Le chapeau possède une forme convexe aplanie au stade immature, puis s'étale pour devenir profondément déprimé au centre. Il est légèrement visqueux lors de temps pluvieux (245) (*voir* **Photo 233**).

✓ Les lames

Les lames décurrentes sont blanches à crème rose pâle avec des reflets carnés. Elles exsudent un lait (54, 218) blanc immuable au goût âcre (58, 84, 218), mais

jaunissant sur le mouchoir et à odeur agréable (54, 84, 218, 281) un peu fruitée ou pélargoniée (211, 281) (*voir* **Photo 233**).

✓ Le stipe

Le stipe est blanc court et trapu, cylindrique parfois, il présente des cernes rose vif en haut du pied juste sous les lames avec une zone pseudo-annulaire diffuse (54, 84, 218, 281). Il est plein, puis creux une fois arrivé à vétusté (218, 281). Sa surface est finement pruineuse et pubescente (231,232). En moyenne, il est possible d'estimer sa dimension entre 2 à 5(-7) cm sur (0,4-)0,6 à 1,3(-1,5) cm de diamètre en prenant en considération les dimensions de *Lactarius blumii* et celles de *Lactarius pubescens* au sens de M. Bon, espèces qui ont toutes deux été synonymisées (281) (*voir* **Photo 233**).

✓ La chair

La chair est immuable (84).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont elliptiques, subglobuleuses voire oblongues et mesurent de 5,5 – 8 x 4,5 – 5,5(-7) µm. Elles sont pourvues de verrues très reliées (58, 281) formant des crêtes plus ou moins épaisses et plus ou moins entièrement réticulées (211, 245, 281). Ces verrues mesurent jusqu'à 0,7 µm de haut (245) (*voir* **Photo 234**).

✓ Les basides

Les basides sont clavées à ventrues, tétrasporiques et mesurent 30 – 40 µm x 6 – 8 µm (245) (*voir* **Photo 234**).

✓ Les cystides

Cette espèce présente des cheilocystides de 45 – 75 x 7 – 10 µm (211). Selon certains auteurs, elles prennent le terme cheilomacrocystides. Elles sont plus ou moins fusiformes et généralement mucronées. Des pleuromacrocystides de même forme seraient présentes, mais moins nombreuses et ne mesurant que 37 à 53 µm de long sur 7 à 11 µm de large (245) (*voir* **Photo 234**).

✓ Le *pileipellis*

L'epicutis est un cutis à trichoderme qui comporte des hyphes filamenteuses et entremêlées de 3 à 8 µm de diamètre (211, 245). Il y a présence de laticifères isolées dans la cuticule, le tout compris dans une gélification (245) (*voir* **Photo 234**).

- Habitat et type trophique

Il s'agit d'un champignon ectomycorhizien qui pousse sous boulot surtout sur sols calcaires, en pelouses et friches (58, 113, 218) ou dans les chênaies calcaires ou argilo-calcaires (218). Il est retrouvé souvent dans des habitats plutôt secs, dans les parcs et les cimetières près d'arbres solitaires (58). Cependant, il fut trouvé près de plusieurs souches de boulot par temps très pluvieux.

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, ce champignon a été observé en novembre 2020 sur la parcelle B002 (**Tableau 143**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221120-1-B002	Forteresse de Mimoyecques	2020-11-21	B 002	***Lactarius pubescens*** Fr.

Tableau 143 : Observations de *Lactarius pubescens* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

C'est une espèce commune avec de nombreuses mentions régionales (58, 113). Elle est surtout visible de septembre à octobre (58). Elle est considérée comme très courante à assez rare selon les milieux (54).

Elle a été localisée également dans l'Aisne, l'Oise, la Somme et le département du Nord (113).

- Commentaire

Il existerait une variété *var. betularum* décrite par M. Bon qui aurait, quant à elle, les cernes rosées beaucoup plus nettes sous les lames (113).

L'espèce *Lactarius pubescens* peut être confondue avec *Lactarius torminosus*, qui est une espèce plus rose, plus barbue et qui côtoie des habitats plus humides. Elle semble parfois être aussi confondue avec *Lactatius scoticus*, une espèce plus petite qui pousse plutôt dans les habitats marécageux très humides (10).

- Discussion

L'échantillon récolté sur le site a été identifié comme *Lactarius pubescens* au sens de M. Bon (281). Cependant, en se référant à d'autres publications d'auteurs, certains éléments peuvent diverger subtilement ou être présents en complément à la description de M. Bon. Ceci est notamment dû au fait que Marcel Bon avait fait une distinction entre les espèces *Lactarius pubescens* et *Lactarius blumii* qui se sont finalement avérées synonymes. La description proposée dans cette thèse est donc

une synthèse de l'appréciation de différents auteurs et de la réunion des caractères décrits par M. Bon pour ces deux lactaires.



Photo 233 : Photographie de *Lactarius pubescens* de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques, novembre 2020.
Photographie N. VERDIN.

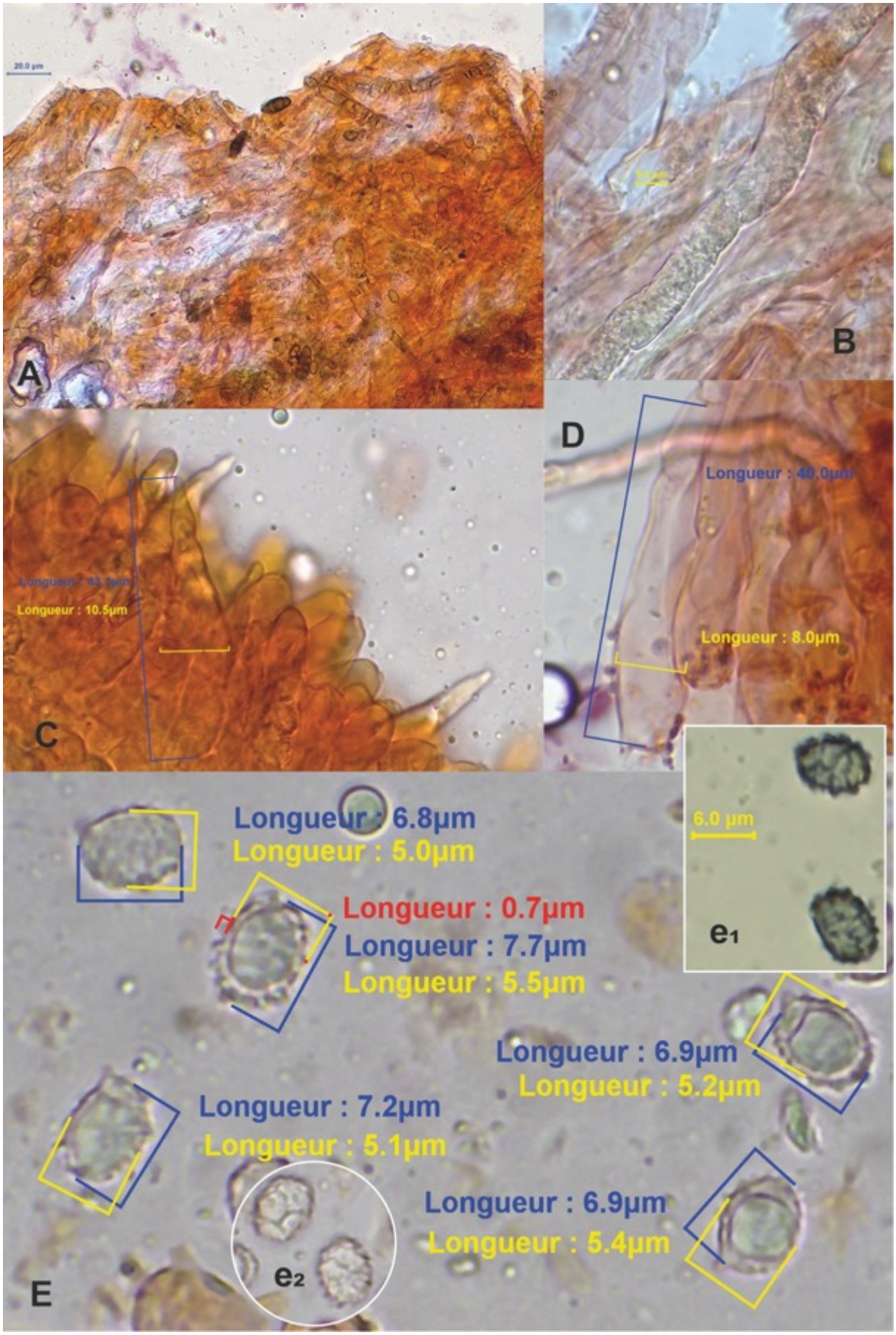


Photo 234 : A : *pileipellis* ; B : hyphe lacitifère ; C : cheilocystides ; D : basides ; E : spores réticulées ; e_1 : spores dans le Melzer avec les crêtes mises en évidence ; e_2 : spores avec les crêtes bien visibles.
Photographies de X. CZECH.

6.2.4. Les *Clavariaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Clavariaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 144**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
CLAVARIACEAE	***Clavaria***	*C. fragilis var. gracilis* (au sens de Corner)
		C. fragilis

Tableau 144 : Synthèse des espèces appartenant aux *Clavariaceae* relevées sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

- ***Clavaria fragilis* (Holmsk.) : la clavaire vermicelle [= *Clavaria vermicularis* (Swartz)]**

  - Description macroscopique

    ✓ Le sporophore

Ce champignon comporte un basidiome dressé en clavules blanches non ramifiées, disposées en touffes, fasciculées de 3 à 6 clavules ou en groupes grégaires plus ou moins denses, cespiteux mais possiblement solitaires ou disséminés. *Clavaria fragilis* est capable d'atteindre entre 10 et 15 cm de haut (54, 84, 216, 270, 272, 275, 282, 283) et de 0,3 à 0,5(-0,7) cm de large (218, 270, 272, 282, 283) (*voir* **Photo 235**).

Les clavules sont cylindracées, cylindroclavées, fusiformes allongées ou vermiformes, rectilignes ou un peu sinueuses, flexueuses et parfois un peu comprimées, aplaties (84, 270, 272, 282, 283). En coupe transversale, le basidiome apparait rond ou ellipsoïde (272) (*voir* **Photo 235**).

La surface est lisse, mais devient rugueuse avec l'âge (272).

Les clavules sont pleines puis creuses, parfois sillonnées longitudinalement et leurs extrémités concolores sont obtuses ou légèrement pointues. Elles sont de couleur blanche, puis jaunissent avec le temps ou la sécheresse (218, 270, 272, 282, 283). Elles deviennent ensuite entièrement jaunâtre pâle avec l'âge (270, 282), voire brun chêne avec l'âge ou le séchage (272) (*voir* **Photo 235**).

C'est une espèce très polymorphe (218). Il arrive très rarement que les extrémités soient fourchues (282).

La sporée obtenue est blanche (218).

✓ Le stipe

Le pied est stérile et indistinct sous la forme d'une partie basale courte, plus légèrement étroite que le reste du basidiome (270, 282, 283). Il mesure seulement quelques millimètres, environ 0,25 à 0,35 cm de long sur 0,1 à 0,2 cm de large, avec une couleur identique à la partie fertile et légèrement translucide (270, 283). Il est d'abord plein puis creux, très fragile (283) (*voir* **Photo 235**).

✓ La chair

La chair ne présente pas d'odeur (218, 270, 272, 282, 283). Elle est blanche et cassante. De plus, la chair ne présente pas de saveur (270, 272, 282, 283).

✓ Réaction chimique

La réaction de l'hyménium dans le sel ferrique est négative (272).

- Description microscopique

✓ Les hyphes

Clavaria fragilis possède des hyphes renflées, non bouclées, à paroi mince et en moyenne larges de 2,5 à 15 µm pour 25 à 80 µm de long (occasionnellement jusqu'à 150 µm) (218, 270, 282, 283) (*voir* **Photo 236**).

La structure est monomitique (218, 270) (*voir* **Figure 205**).

Le basidiome n'est pas visqueux. Cependant, j'ai pu apprécier l'observation d'une légère gélification sur les échantillons, éventuellement due aux très fortes précipitations lors de la récolte.

✓ L'hyménium

L'hyménium mesure environ 38 µm d'épaisseur. Il est absent sur le stipe (283) (*voir* **Photo 236**).

✓ Le sous-hyménium

Le sous-hyménium, quant à lui, mesure de 30 à 50 µm d'épaisseur. Il est constitué d'hyphes entrelacées (272, 283), courtes, sans boucles, d'environ (1,5-)2 à 3(-4) µm de diamètre et qui sont nettement délimitées de la trame (272, 283) (*voir* **Photo 236**).

✓ La trame

Elle est composée d'hyphes parallèles, sans boucles, habituellement d'environ 20 à 100 µm de long sur 5 à 20(-25) µm de large. Ces grandes cellules sont souvent secondairement cloisonnées (272). Les hyphes sont resserrées au niveau des *septa*

primaires. Elles ont une paroi mince. Elles sont compactes entre-elles (283) (*voir* **Figure 205**, **Photo 236**).

✓ Les basides

Les basides sont tétrasporiques, étroitement clavées, non bouclées. Elles mesurent (30-)45 à 50 µm de long sur 6 à 9 µm de large (270, 272, 275, 282, 283) (*voir* **Figure 205**, **Photo 236**).

Elles sont finement multi-guttulées et présentent des stérigmates de 4 à 5 µm de long (270, 283). Toutefois, j'ai pu observer des stérigmates avec des longueurs plus importantes de 6 à 7 µm (*voir* **Photo 236**).

✓ Les spores

Les spores sont largement ellipsoïdes à ovoïdes, lisses, hyalines, inamyloïdes et mesurent 4 – 6,5(-7) x (2,8-)3 – 4,5(-5) µm (270, 272, 275, 282, 283). Elles peuvent être aussi bien dépourvues de guttules ou au contraire remplies de nombreuses petites guttules très finement granuleuses (270, 282, 283) et parfois même uni-guttulées. Elles ont une paroi mince et un apicule court (270, 272, 283) qui mesure jusqu'à 1 µm de long (272, 283) (*voir* **Figure 205**, **Photo 236**).

✓ Les cystides

Clavria fragilis ne présente pas de cystides (270, 282, 283).

✓ Description *Clavaria fragilis var. gracilis*

La variété *gracilis* est plus petite, moins fasciculée, grégaire ou parfois solitaire avec un pied translucide (pellucide) distinct. Le basidiome ne mesure que 2 à 5 cm de haut (282).

Les spores sont plus petites (4,5 – 5 x 3 – 4 µm) et largement ellipsoïdes ou ovoïdes (282).

- Habitat et type trophique

Cette clavaire héliophile est une saprotrophe, pouvant vivre dans l'herbe sur des sols plus ou moins calcaires ou riches en argiles, sur taillis, dans des prairies, des pelouses non fertilisées, de préférence moussues (84, 113, 216, 218, 275) ou encore en forêt (113, 216).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, ce champignon a été observé en novembre 2020 sur la parcelle B915 et B002 (**Tableau 145**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221120-2-B915	Forteresse de Mimoyecques	2020-11-21	B 915	***Clavaria fragilis*** (Holmsk.) ***var. gracilis***
CV221120-2-B002	Forteresse de Mimoyecques	2020-11-21	B 002	***Clavaria fragilis*** (Holmsk.)
CV29102020-1-B915	Forteresse de Mimoyecques	2020-10-29	B915	***Clavaria fragilis*** (Holmsk.)

Tableau 145 : Observations de *Clavaria fragilis et C. fragilis var. gracilis* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

C'est une clavaire assez commune à assez rare selon les localisations (54, 216). Elle a également été localisée dans l'Aisne, la Somme, l'Oise et le département du Nord (113).

- Commentaire

Cette espèce présente plusieurs formes et variétés décrites comme des récoltes petites et graciles dans le Pas-de-Calais et dont la nomenclature reste à préciser, car plusieurs épithètes disponibles (*gracilis*, *gracilor*, *singaporensis*, *sphaerospora*) ont été proposés par plusieurs auteurs ou soit mis sous le nom global de *Clavaria fragilis* ou *Clavaria vermicularis* (113, 282).

Clavaria fragilis est considérée comme une espèce caractéristique (216). Elle appartient également à la Liste rouge des espèces du Nord et du Pas-de-Calais de niveau 2 et dans la catégorie 5 des espèces sensibles à surveiller en raison d'une valeur patrimoniale importante dans d'autres régions d'Europe (214, 216).

Clavaria fragilis peut être confondue avec *Clavaria falcata*. Nonobstant, cette dernière est en général plus courte et possède des basides bouclées, ainsi que des spores plus grandes (275).



Photo 235 : Photographie de *Clavaria fragilis var. gracilis* (en fond) et photographie de *Clavaria fragilis* (en cartouche).
Photographie de N. VERDIN en fond et photographie de X. CZECH en cartouche.

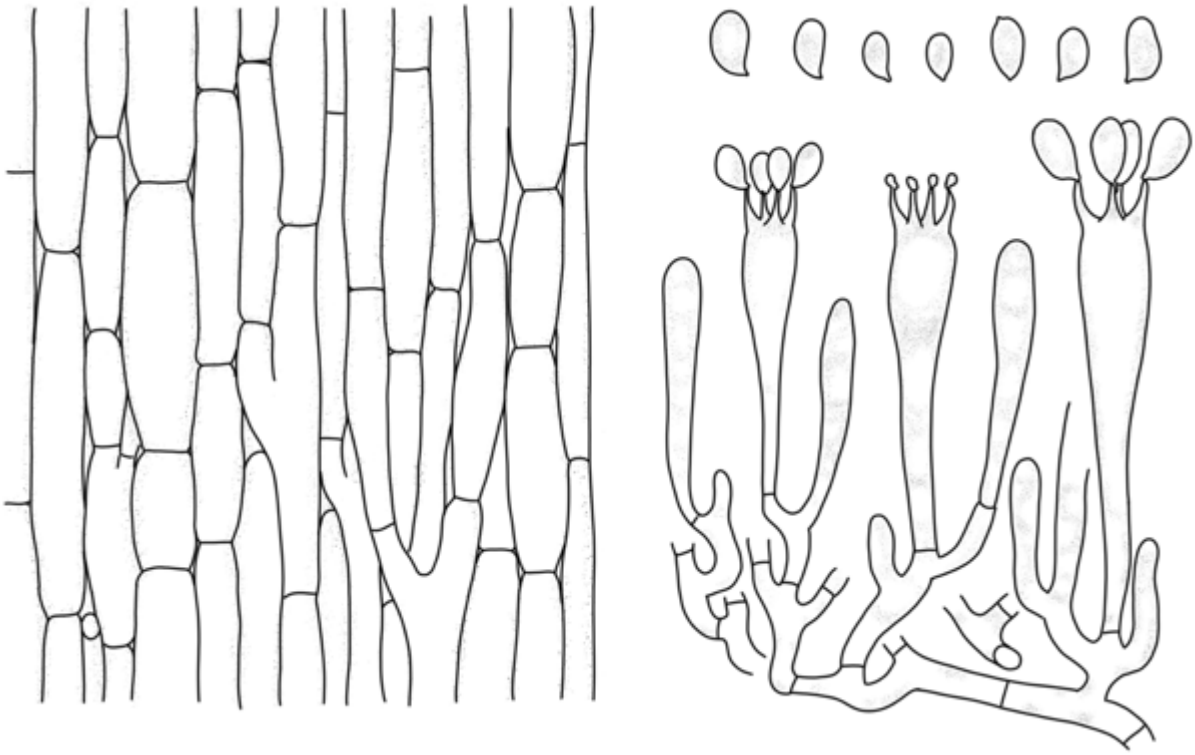


Figure 205 : Illustrations des composants microscopiques de *Clavaria fragilis* (spores, basides, et hyphes de la chair).
Source : dessins réadaptés par N.VERDIN à partir de (282).

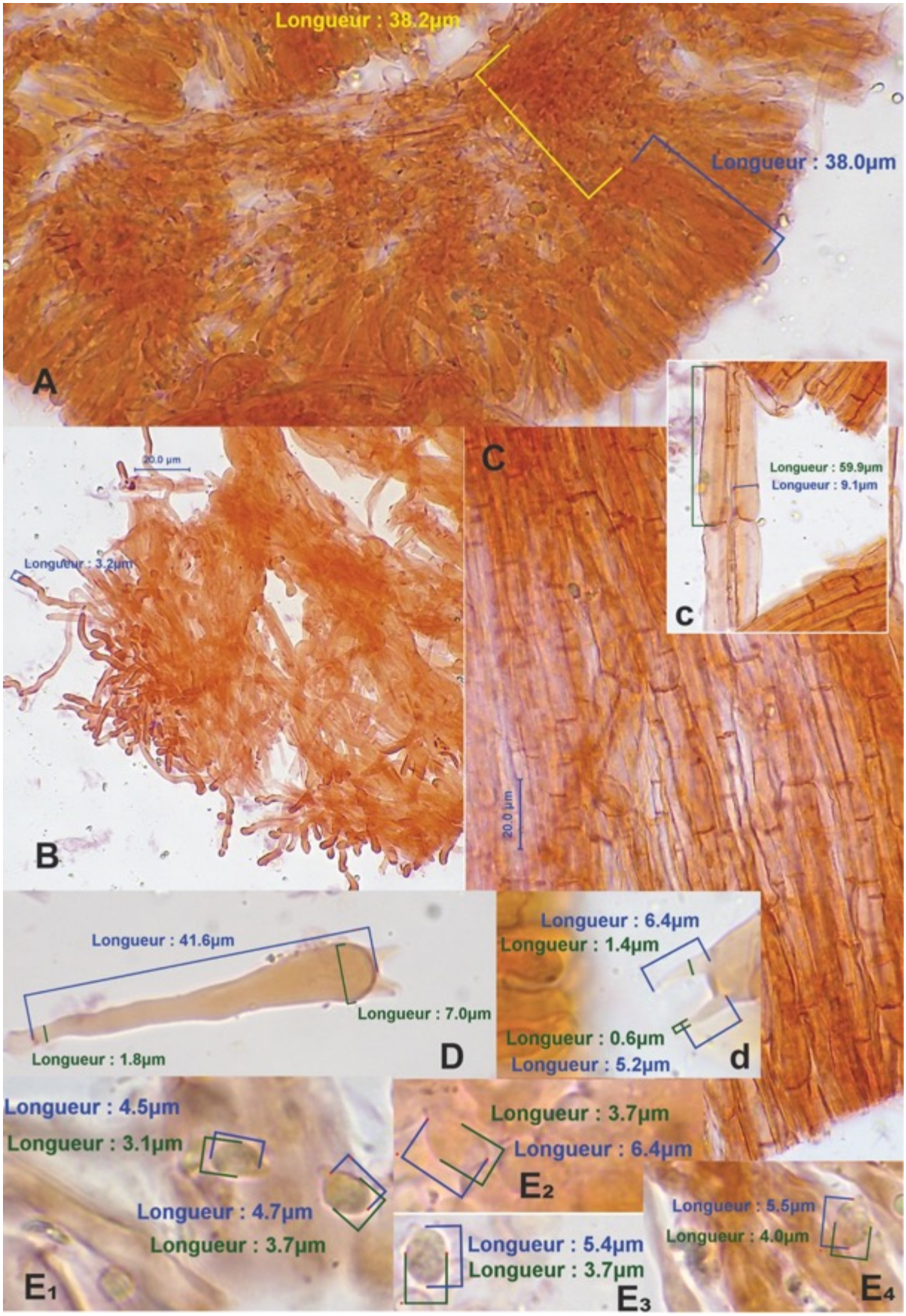


Photo 236 : A : hyménium, sous-hyménium et trame visibles ; B : hyphes du sous-hyménium ; C : trame ; c : hyphes de la trame resserrées au septum ; D : baside ; d : stérigmates ; E_1 à E_4 : spores. Photographies de X. CZECH.

6.2.5. Les *Bolbitiaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Bolbitiaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 146**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
BOLBITIACEAE	***Bolbitius***	*B. titubans*

Tableau 146 : Synthèse des espèces appartenant aux *Bolbitiaceae* relevées sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord.

- ***Bolbitius titubans* (Bull.) Fries : bolbitie jaune d'œuf**
  [= *B.vitellinus var titubans* (Bull.) Bon & Courtecuisse
  [= *B. vitellinus var fragilis* (Fr) Bon & Courtecuisse]

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Le chapeau est d'abord de couleur jaune d'or à jaune d'œuf vif ou parfois jaune verdâtre, puis il pâlit rapidement vers l'ocre, le beige ou le brun grisâtre. Toutefois, il garde un centre plus intensément coloré. Il est également visqueux à gluant, lisse ou ridé et sub-pellucide (54, 58, 84, 113, 221, 228, 249, 259). Il mesure jusqu'à 6 cm de diamètre et présente une marge striolée radialement par transparence presque jusqu'à la moitié du chapeau avec l'âge (54, 84, 221, 228, 249, 259). Le chapeau est d'abord ovoïde, puis conico-campanulé et s'aplanit finalement en gardant un léger mamelon obtus lors de son développement (58, 84, 228, 249, 259). Enfin, le centre peut être régulièrement déprimé et le chapeau est rapidement déliquescent (249) (*voir* **Figure 206**, **Photo 237**).

Le sporophore à tendance à se désagréger rapidement (58).

✓ Les lames

Les lames sont étroites, libres, segmentiformes, légèrement espacées, presque déliquescentes et de couleur crème, jaune paille, puis rouille vif, avec des arêtes un peu givrées (54, 84, 211, 228, 249, 259). La sporée est brun ochracé à brun rouille (58, 249) (*voir* **Figure 206**, **Photo 237**).

✓ Le stipe

Le stipe est cylindrique, creux ou largement fistuleux, avec une base légèrement élargie. Il est également fragile et de couleur jaunâtre, jaune citrin ou blanche (54, 58, 84, 113, 211, 228, 249, 259). Il arbore un aspect pruineux à floconneux. Il mesure 8 cm de long voire 11 cm au maximum, et 0,5 cm de diamètre (54, 58, 84, 211, 228, 249, 259) (*voir* **Figure 206**, **Photo 237**).

Le type actuel est considéré comme la forme la plus grêle, la plus fragile, déliquescente et vite avachie (113).

✓ La chair

La chair est mince, fragile (54, 211, 228, 249) et de couleur blanchâtre, pâle (211, 221, 228). Elle n'a pas d'odeur particulière et possède une saveur douce, fade atypique (211, 228, 249). La chair du chapeau est très fine jusqu'à 0,2 cm d'épaisseur (249).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores ont une paroi épaisse (0,5 à 1,0 µm) et lisse. Elles possèdent un pore germinatif central à légèrement excentrique nettement évident (1,5 à 2,5 µm de large). Les spores mesurent (8,5-)9,5 – 15(-15,5) X 6 – 9 x 5,5 – 8,0 µm (58, 211, 228, 249, 259). Elles sont elliptiques à ovoïdes. En vue frontale, elles apparaissent ellipsoïde-oblongues à sub-amygdaliformes et parfois phaséoliformes en vue latérale (249). Elles apparaissent de couleur ocre-brun à brun rougeâtre (211, 228) (*voir* **Figure 206**, **Photo 238**).

✓ Les basides

Les basides sont légèrement clavées, tétrasporiques et non bouclées. Elles sont souvent entourées de pseudoparaphyses. Elles mesurent 17 – 30 x 10 – 15 µm (228, 249) (*voir* **Photo 238**).

✓ Les cystides

Les cheilocystides sont sub-cylindriques, clavées, utriformes, cylindriformes ou lagéniformes avec pour dimensions 30 – 80 x 10 – 24. Elles présentent un apex au col large de 5 – 10 µm lorsqu'elles sont lagéniformes, ou un apex arrondi large de 8,0 à 16 µm lorsqu'elles sont utriformes. Les pleurocystides ne sont pas présentes ou peuvent être éparses et semblables aux cheilocystides (211, 228, 259) (*voir* **Figure 206**, **Photo 238**).

✓ Les pseudoparaphyses

Les pseudoparaphyses sont largement clavées ou sphéropédonculées. Elles sont souvent difficiles à observer sur des échantillons trop vétustes. Elles ont des dimensions de l'ordre de 16 – 30 x 11 – 23 µm (249) (*voir* **Photo 238**).

✓ La trame

La trame hyménophorale est composée d'éléments sub-cylindriques de 4,0 à 15 µm de large (249).

✓ L'epicutis

L'epicutis est plus ou moins épithélioïde-hyméniderme, constitué de cellules clavées de 26 à 84 µm de long sur 8,0 à 26 µm de large, avec une fine paroi hyaline et d'un pigment intracellulaire jaune contenu dans une gélification (ixo-hyménoderme), Cet epicutis peut atteindre jusqu'à 150 µm d'épaisseur. Les hyphes de cet epicutis sont non bouclées (211, 228, 249, 259) (*voir* **Figure 206**, **Photo 238**). J'ai également observé sur les hyphes, la présence d'un pigment zébrant.

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* à cutis, est constitué d'hyphes cylindriques, non bouclées, de 2,0 à 6,0 µm de large, avec des grappes de caulocystides notamment au sommet du pied. Elles sont plus variables morphologiquement que les cheilocystides et sont souvent fourchues ou avec des projections irrégulières. Elles mesurent 18 – 52 µm x 7,0 – 18 µm (228, 249) (*voir* **Figure 206**, **Photo 238**).

- Habitat et type trophique

C'est un champignon saprotrophe solitaire ou sub-grégaire. Il est graminicole, nitrophile parfois coprophile (113, 211, 228, 249). Il se développe sur la paille, les débris herbacés pourrissant (54, 58, 211, 228, 249), sur les fumiers, sur les tas de compost, sur les bois pourris ou les copeaux de bois, à la fois dans des habitats ouverts, sur les bords de chemin, dans les jardins et rarement dans les bois (58, 211, 228, 249).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, ce champignon a été observé en novembre 2020 sur la parcelle B002 (**Tableau 147**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV221120-3-B002	Forteresse de Mimoyecques	2020-11-21	B 002	***Bolbitius titubans***(Bulliard) Fries

Tableau 147 : Observations de *Bolbitius titubans* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

La bolbitie jaune d'œuf est très fréquente et largement répandue, ainsi elle est considérée comme commune à assez rare selon les localisations (54, 113). Elle est retrouvée également dans l'Aisne, l'Oise, la Somme et le Nord (113).



Photo 237 : Photographies de *Bolbitius titubans* de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques, novembre 2020.
Photographies de N. VERDIN.

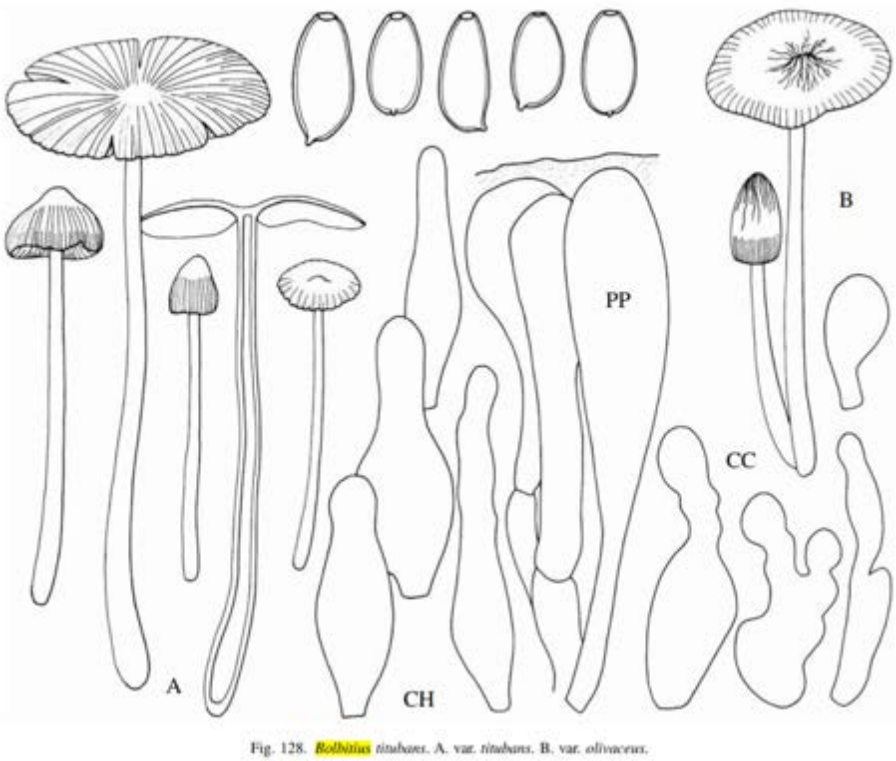


Fig. 128. *Bolbitius titubans*. A. var. *titubans*. B. var. *olivaceus*.

Figure 206 : Dessin des caractères macroscopiques et microscopiques de *Bolbitius titubans*.
CH : cheilocystides ; PP : *pileipellis* ; CC : caulocystides.
Source : illustration tirée de (249).

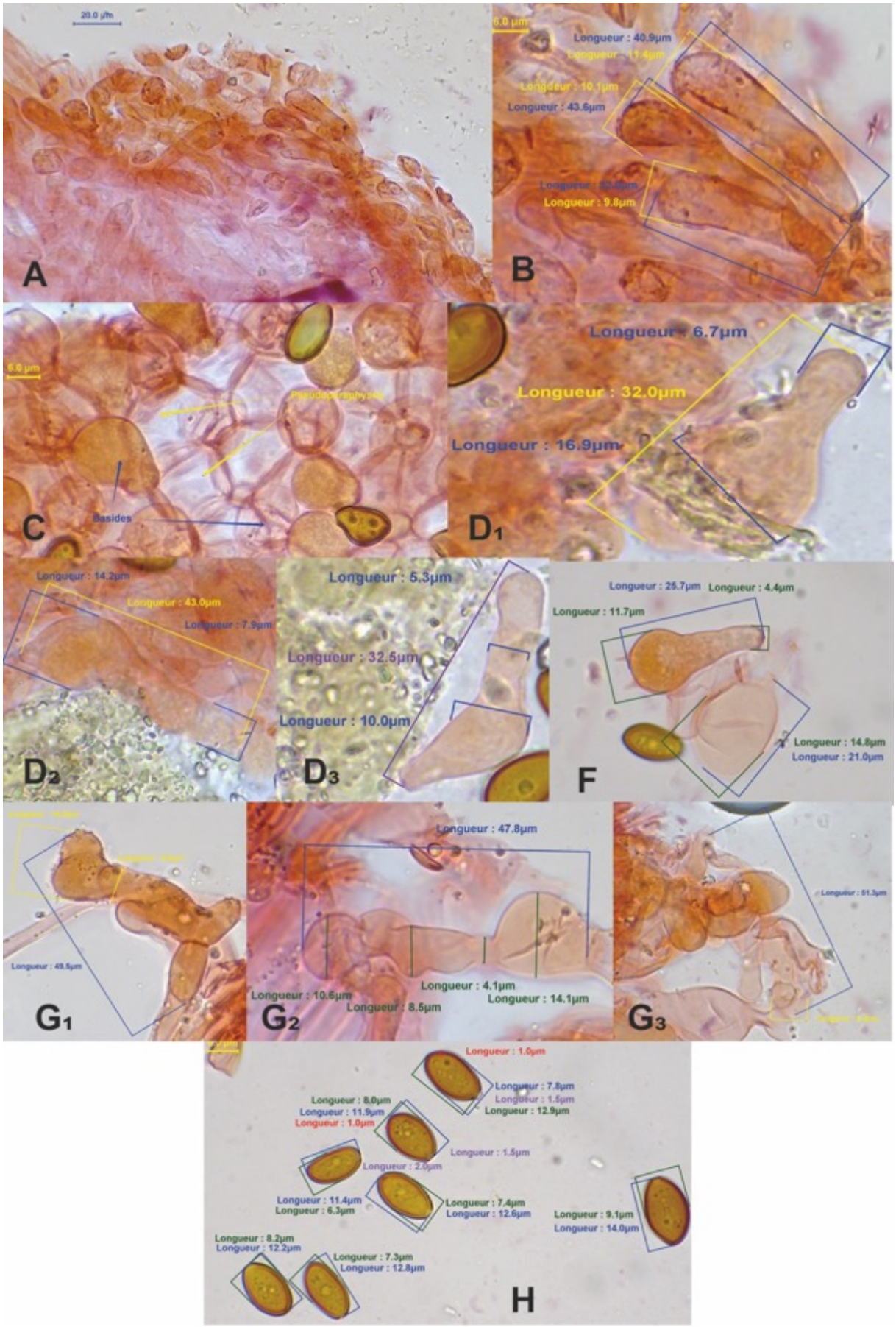


Photo 238 : A : *pileipellis* ; B : cellule de l'hyménoderme ; C : paraphyses entourant les basides ; D_1 à D_3 : cheilocystides ; F : basides ; G_1 à G_3 : caulocystides ; H : spores avec pores germinatifs. Photographies de X. CZECH.

6.2.6. Les « *incertae sedis* » des *Schyzophyllales* rencontrées sur le site

L'ensemble des « *incertae sedis* » relevés sur le site est répertorié dans le **Tableau 148**.

	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
« incertae sedis »	***Mycenella***	***Mycenella salicina***

Tableau 148 : Synthèse des espèces appartenant aux *« incertae sedis »* relevées sur le site de la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques.

- ***Mycenella salicina* (Velenovský) Singer : la mycène du saule**

  - Description macroscopique

    ✓ Le *pileus*

Il s'agit d'une espèce plutôt robuste pourvue d'un chapeau sombre (58). Le chapeau mesure de 1,3 à 1,8 cm voire jusqu'à 2 cm (54, 242, 284). Le chapeau est convexe, campanulé, conico-campanulé, obtus ou aplané avec un umbo bas et discret constitué d'une chair fine (54, 242, 284). Le umbo peut-être papillaire (285). Il est de couleur brune à brun chaud, brun foncé au centre et plus pâle vers la marge ou brun grisâtre et palescent au séchage (54, 242, 284, 285). Le chapeau est pruineux, à marge striée (54, 284, 285) par transparence (242, 285), terne, glabre surtout au séchage (242) (*voir* **Figure 207**, **Photo 239**).

✓ Les lames

Les lames sont plus pâles (58), gris pâle (242) à très blanches. Elles sont plutôt espacées à moyennement serrées (54, 242, 284), ascendantes (54, 284), émarginées, adnées ou parfois légèrement décurrentes avec une dent (242, 284). Elles sont également poudrées (54). Elles sont de forme ventrue (242, 285) à presque triangulaires parfois interveinées (242). Elles ont une arête finement floculeuse (242). L'arête est concolore (284) (*voir* **Photo 239**).

✓ Le stipe

Le stipe est blanchâtre au sommet à grisâtre brunâtre vers le bas (54, 58, 242) avec la partie de la base la plus éloignée de couleur brun-jaune à brun foncé (242). Il est fortement pruineux (54, 58) à pubescent blanchâtre à gris corne (58, 242, 284, 285). Il est cylindrique et mesure 1,7 à 6 cm de long sur 0,25 cm de diamètre. Le pied

a parfois une partie radicante (54, 242, 285). Il est fistuleux avec l'âge (242). À la base, il y a des rhizoïdes de couleur brune (242, 285) (*voir* **Photo 239**).

✓ La chair, l'odeur et la saveur

La chair du chapeau est gris pâle et celle du stipe est concolore à sa surface. L'odeur et le goût sont indistincts (242, 284).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont légèrement épaisses, non amyloïdes, sphériques, globuleuses, subglobuleuses à largement ellipsoïdes parfois quelque peu anguleuses (ou triangulaires), sub-isodiamétriques. Elles mesurent de (4,6-)5 à 7,1 µm par 4,0 – 6,5 µm (58, 242, 284, 285). Elles possèdent occasionnellement 1 ou 2 tubes germinatifs (242). Elles ont une paroi mince, hyaline avec un grand apicule allant jusqu'à 2 µm de long (242, 284, 285). Elles sont lisses (285). Cependant, elles auraient une tendance à montrer un début de verrues (284) (*voir* **Figure 207**, **Figure 208**, **Photo 240**).

✓ Les basides

Les basides mesurent de (23,7-)25 à 32,6 µm par (3,1-)5,5 à 7,0 µm. Elles sont clavées, étroites, tétrasporiques et éventuellement bisporiques (242, 284, 285) (*voir* **Figure 207**, **Figure 208**, **Photo 240**).

✓ Les cystides hyménophorales

Les pleurocystides sont assez nombreuses, grêles, à long col cylindrique plus ou moins irrégulier, elles sont obtuses à parois légèrement épaissies près du renflement (284) (*voir* **Figure 207**, **Figure 208**, **Photo 240**).

Les cheilocystides sont identiques ou plus courtes, éparses et ne donnant pas d'arête stérile (284) (*voir* **Photo 240**).

Les pleurocystides et les cheilocystides sont grandes lagéniformes et non digitées au sommet (54, 242, 285). Elles mesurent 50 – 80 µm par (8,6-)9,0 – 16 µm avec un col de 3,0 à 7,0 µm de large finissant de manière obtuse. Elles ont une paroi plutôt épaisse avec un contenu réfringent. Il est possible qu'une masse résineuse jaunâtre et réfringente soit présente autour de l'apex (242, 284, 285) (*voir* **Figure 207**, **Figure 208**, **Photo 240**).

✓ La trame

La trame hyménophorale est régulière (242) à sub-régulière (284), constituée d'hyphes cylindriques à fusiformes de 80 – 90 µm par 12 – 15 µm (242). Le milieu de

la trame est presque sub-celluleux avec des hyphes en forme de « saucisse », courtes, par exemple de 25 – 30 x 10 – 15 µm (284).

✓ Le sous-hyménium

Le sous-hyménium est fin, confus et tortueux (284).

✓ Le *pileipellis*

Le *pileipellis* est légèrement un ixocutis et composé d'hyphes, tortueuses, dressées, de 2,0 à 3,0(-6) µm de large avec des excroissances coralloïdes (242, 284, 285) et des piléocystides cylindriques éparses de 50 – 60 µm par 12 – 14 µm (242, 284). Les piléocystides ont une paroi mince, fragile et sont plutôt difficiles à voir (284) (*voir* **Figure 207**, **Figure 208**, **Photo 240**).

Sur l'échantillon, des piléocystides pluriétranglées lancéolées ont pu être aperçues.

L'hypocutis comporte des hyphes entrelacées, plus larges et plus courtes 5 – 10 µm (242, 284, 285) avec un pigment intracellulaire vacuolaire évident et abondant brun rougeâtre (242) ou brun grisâtre (284). Dans le KOH à 5 %, le pigment intracellulaire est brun à brun olive (285) (*voir* **Figure 207**, **Photo 240**).

✓ La chair

La chair est composée d'hyphes entrelacées, dont certaines ont des parois légèrement amincies. Certaines hyphes lactifères sont présentes (284). Les hyphes de la chair du stipe mesurent jusqu'à 12,6 µm de large (285).

✓ Le *stipitipellis*

Le *stipitipellis* est un cutis avec de nombreuses protubérances coralloïdes ou simples avec la présence de caulocystides sub-cylindriques de 50 à 120 µm de long sur 3,0 à 10 µm de large. Les caulocystides sont, à leur base, souvent avec des protubérances coralloïdes (242, 285). Elles sont mélangées à des grappes d'hyphes hyalines. Les hyphes superficielles du *stipitipellis* sont comprises dans une masse légèrement gélatineuse (284, 285). Les hyphes du *stipitipellis* mesurent 5,5 à 6,2 µm de large (285) (*voir* **Photo 240**).

✓ Les boucles

Les boucles sont présentes (242, 284), mais elles sont très petites, difficiles à voir et peuvent être inconstantes (284).

- Habitat et type trophique

C'est une espèce saprotrophe (113, 214). Elle pousse sur sol calcaire, dans les fourrés ouvertes ou denses, le plus souvent dans des endroits très secs exposés au

sud (58, 242), en lisière, en forêt claire de feuillus ou de conifères (*Pinus*), dans les taillis (54, 242) de façon terrestre ou sur des souches. Elle pousse également dans les dunes. Elle pousse de manière solitaire (242, 285).

- Lieux d'observation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, cette *Mycenella salicina* a été retrouvée en novembre 2021 sur la parcelle B002 (**Tableau 149**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
cv221120-12-B002	Forteresse de Mimoyecques	2021-11-21	B 002	***Mycenella salicina*** (Velenovský) Singer

Tableau 149 : Observations de *Mycenella salicina* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

C'est une espèce assez à rare selon la localisation (54). Elle a été observée également dans le Nord, l'Oise et la Somme (113).

- Commentaire

La forme bisporique a des caractères identiques avec quelques différences. Les spores mesurent entre (4,8-)5 – 6,5(-7) µm. L'apicule mesure jusque 3,5 µm de long. Les basides sont toujours bisporiques, étroites et clavées, de 20 – 25 x 6,5(-7) µm. Elles ont deux stérigmates aigus, minces, mesurant jusqu'à 6 à 8 µm de long. Les boucles sont absentes (284).

Mycenella salicina appartient à la catégorie 5 des espèces sensibles de la Liste rouge de niveau 2 des espèces menacées du Nord et du Pas-De-Calais (214).

Les autres *Mycenella* ont des spores bosselées. *Mycenella salicina* ne doit pas être confondue avec les *Dermoloma sp* qui eux, ont une odeur farineuse et une absence de cystides (58).



Photo 239 : Photographie de *Mycenella salicina*, canal de la Sensée Brunemont 62, le 9 avril 2004.
Source : SMNF photographie de C. LECURU.

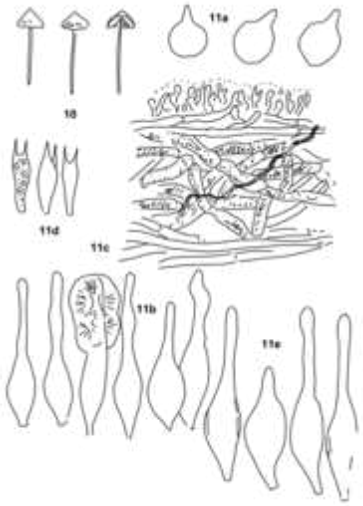


Figure 207 : Illustration des éléments microscopiques et du sporophore de *Mycenella salicina*.
11a : spores ; 11b : cheilocystides ; 11c : pileipellis ; d à e : *fo bispora* ; 11d : basides ; 11e : cheilocystides.
Source : dessins extrait de (284).

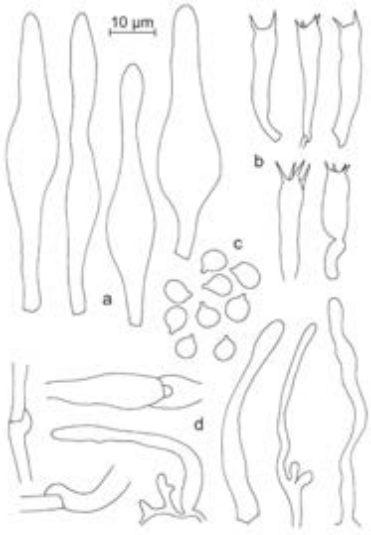


Figure 208 : Illustration des éléments microscopiques de *Mycenella salicina*.
a : cystides ; b : basides ; c : spores ; d : hyphes du pileipellis et les piléocystides.
Source : dessin extrait de (285).

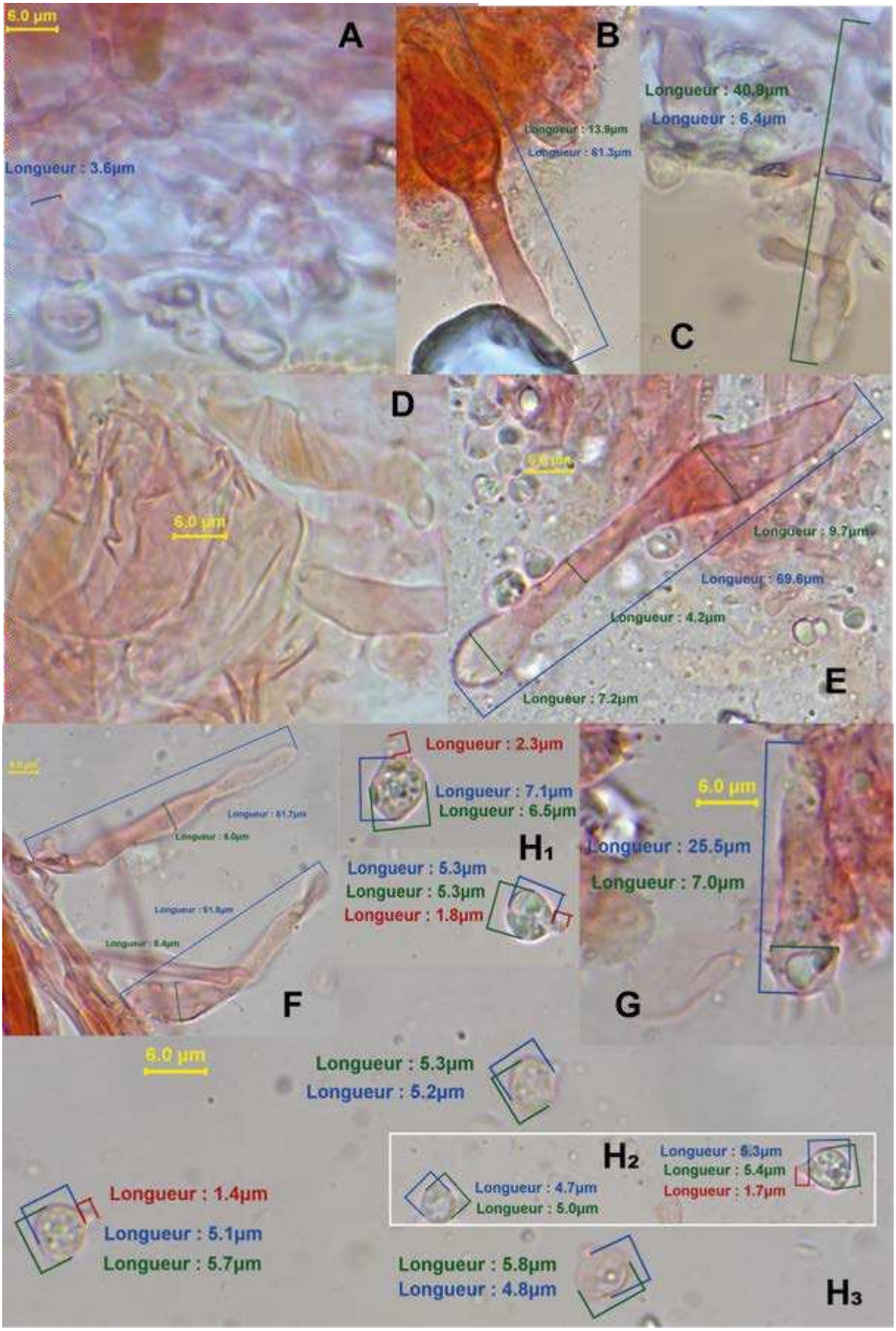


Photo 240 : A : *pileipellis* à diverticules coralloïdes ; B : cheilocystide ; C : piléocystide ; D : pigment vacuolaire ; E : pleurocystide ; F : caulocystides ; G : baside ; H_1 à H_3 : spores dans le rouge Congo. Photographies de X. CZECH.

6.2.7. Les *Coriolaceae*

6.2.7.1. Rappels généraux sur les *Coriolaceae*

La famille des *Coriolaceae* fait partie de l'ordre des *Polyporales*, qui lui-même fait partie de la classe des *Agarigomycotina* comprise dans les *Basidiomycota* (70, 113) (**Tableau 112**).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycotina*	*Polyporales*	*CORIOLACEAE*

Tableau 150 : Place des *Coriolaceae* dans la classification phylogénique.

La famille des *Coriolaceae* appartient à l'ordre des *Polyporales* (70, 113). Cet ordre est défini par la présence de tubes débouchant sur des pores. Ces pores peuvent être ronds, allongés ou polygonaux. Les polypores ont une chair coriace, ils n'ont pas de pied ou alors il est excentré, inséré à la périphérie du chapeau. Enfin, certains polypores sont résupinés, c'est-à-dire qu'ils forment une simple croûte appliquée sur le bois mort et plus ou moins épaisse, composée d'une seule ou de plusieurs couches de tubes (74).

Cette famille des *Coriolaceae* contient les genres : *Cerrena*, *Pycnoporus* et *Trametes* (70, 113).

Les tramètes sont constituées de 7 espèces à chapeaux étalés, imbriqués, souvent zonés. Leur chair est très mince et trimitique. Elles vivent sur des souches principalement de feuillus (70, 113).

Le genre *Pycnoporus* ne contient qu'une seule espèce rare et de couleur rouge cinabre (70).

6.2.7.2. Les *Coriolaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Coriolaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 151**

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
Coriolaceae	***Trametes***	*T. versicolor*

Tableau 151 : Synthèse des espèces appartenant aux *Coriolaceae* relevées sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord.

- ***Trametes versicolor* (L.) Lloyd : tramète versicolore**

  - Description macroscopique

    ✓ Le chapeau

C'est un polypore annuel dont le chapeau fait 2 à 8 cm voire 10 cm de large pour 1 à 5 cm de projection, avec une forme d'éventail. Il est mince (0,1 à 0,5 cm d'épaisseur) jusqu'au support et flexible avec un revêtement sinueux. Il est zoné de manière concentrique peu large, glabre ou hirsute, finement velouté ou feutré avec un éclat soyeux. Ces zones ont des couleurs variables (multicolore, violacée-noirâtre, brunâtre, rougeâtre, jaunâtre) et elles correspondent à une alternance de zones sombres et claires (54, 58, 84, 221, 270). Ce polypore devient plus terne en séchant (54). Il a une forme dimidiée, flabelliforme, en rosette, spatulée ou hémi-circulaire et vient se fixer au substrat par une portion rétrécie en un pied qui peut être parfois un peu décurrent (84, 270) (*voir* **Photo 241**).

La marge est flexueuse-ondulée, irrégulièrement crénelée, et plus ou moins aiguë (270) (*voir* **Photo 241**).

Ce polypore pousse en séries ou en colonies ou bien sous formes de plusieurs individus imbriqués. Enfin, plus rarement, il peut être solitaire (270) (*voir* **Photo 241**).

✓ Les pores

Les pores sont en général arrondis, parfois un peu étirés, fins et blancs (54, 84, 221, 270) ou très pâles à jaune-ocre. L'hyménophore possède (2-)3 à 5 pores par mm (54, 58, 270). Les tubes mesurent 0,5 à 4 mm de longueur (270).

✓ La chair

La chair est coriace, fine, pâle. Elle possède une saveur douce et une odeur de bois (54, 58, 84, 221, 270).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores sont hyalines. Elles mesurent 5 – 6,5(-7) x 2 – 2,5 µm (58, 270). Elles sont cylindriques à faiblement allantoïdes, lisses (270).

✓ Les basides

Les basides sont clavées, bisporiques ou tétrasporiques, avec des boucles peu distinctes. Elles mesurent 15 – 20 x 5 – 6 µm (270).

✓ Les cystides

Cette tramète ne comporte pas de cystides (270).

✓ La chair

La chair est trimitique, elle est donc composée d'hyphes génératrices à parois minces (larges de 1,5 à 3,5 µm et bouclées), mais aussi d'hyphes squelettiques à parois épaisses (larges de 2,5 à 5 µm) et enfin d'hyphes conjonctives à parois épaisses, (fortement ramifiées et tortueuses, larges de 2 à 5 µm) (270).

- Habitat et type trophique

C'est un saprotrophe lignicole, retrouvé sur le bois mort de feuillus et plus rarement sur les conifères (54, 58, 221). Il provoque une pourriture blanche (113).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, ce champignon a été observé en mai 2021 sur la parcelle B915 (**Tableau 152**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV020521-2-B915	Forteresse de Mimoyecques	2021-05-02	B915	***Trametes versicolor*** (L.) Lloyd

Tableau 152 : Observations de *Trametes versicolor* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques

Il est très courant et ubiquiste (54, 221). Il a été également localisé dans l'Aisne, la Somme, l'Oise et le Nord (113).

- Commentaire

Bien que la tramète versicolore ne soit pas vraiment une espèce fongique des pelouses, il a été toutefois décidé de l'intégrer dans l'inventaire mycologique, car elle a été trouvée sur un arbre isolé au sein de la parcelle des pelouses calcicoles.

Cette espèce peut être confondue avec l'espèce *Trametes ochracea* qui possède cependant un chapeau d'un brun plus pâle. Elle est d'ailleurs un peu plus épaisse et moins flexible, et possède des pores plus grossiers (3 à 4 pores par mm) et un peu plus grands (6 – 7 x 2 – 2,5 µm) (58).



Photo 241 : *Trametes versicolor.*
Photographies de N. VERDIN.

6.2.8. Les *Fomitaceae*

6.2.8.1. Rappels généraux sur les *Fomitaceae*

La famille des *Fomitaceae* fait partie de l'ordre des *Polyporales*, qui lui-même fait partie de la classe des *Agarigomycotina* comprise elle-même dans la division des *Basidiomycota* (70, 113) (**Tableau 153**).

DIVISION :	CLASSE :	ORDRE :	FAMILLE :
Basidiomycota	*Agaricomycotina*	*Polyporales*	*FOMITACEAE*

Tableau 153 : Place des *Coriolaceae* dans la classification phylogénique.

Cette famille est composée de deux genres, celui des *Daedaleopsis* et celui des *Fomes* (70, 113).

Le genre *Daedaleopsis* est caractérisé par un chapeau étalé et un hyménophore composé de pores qui s'étirent radialement jusqu'à pratiquement évoquer des lamelles. Les pores rougissant au toucher sur le sporophore frais (70, 275).

Le genre *Fomes* contient des espèces en forme de gros sabot poussant sur les troncs d'arbres vivants, provoquant leur mort (70).

6.2.8.2. Les *Fomitaceae* rencontrées sur le site

L'ensemble des *Fomitaceae* relevées sur le site est répertorié dans le **Tableau 154**.

FAMILLE	NOM DE GENRE :	ESPECES RELEVEES :
FOMITACEAE	***Daedaleopsis***	*D. confragosa*

Tableau 154 : Synthèse des espèces appartenant aux *Fomitaceae* relevées sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord.

- ***Deadaleopsis confragosa* (Bolt.) J. Schröter : la tramète rougissante**
  [= *Trametes rubescens* (Alb. Et Schax.) Fr.]

- Description macroscopique

C'est un polypore annuel de forme plate, dimidié ou flabelliforme et plus rarement en rosette, greffé latéralement sur le support (84, 218, 270, 275).

Il est plus ou moins zoné de brun rouge foncé et totalement glabre. Il arbore à l'état jeune une couleur pâle, presque blanchâtre, souvent brun-jaune à brun chamois, puis il devient rouge brunâtre en vieillissant (84, 218, 270, 275). Le revêtement est bosselé, faiblement umboné au centre (270) (*voir* **Photo 242**).

La marge est souvent blanchâtre ocracé (211, 221, 270), puis brune avec l'âge. Elle est aiguë, plus ou moins ondulée (270).

Vers la base, le sporophore à tendance à rétrécir, mais il reste largement attaché à son support (84, 218, 275). L'épaisseur du sporophore est en moyenne d'environ 4 cm et peut atteindre les 20 cm de diamètre (84, 211, 270).

Sur l'hyménophore, les pores sont au nombre de 1 à 2 par millimètre. Ils sont d'abord arrondi-anguleux, puis allongés radialement sans être franchement lamelliformes (270, 275), voire dédaléens (labyrinthiformes) (211, 221, 270). Les pores ont une couleur blanche à crème grisâtre et prennent un coloris rouge vineux sale au toucher (84, 211, 275). Les pores sont larges de 0,5 à 1 mm et ils ont des longueurs variables. Les tubes mesurent quant à eux 5 à 10 mm de long (270) (*voir* **Photo 242**).

La chair est coriace d'abord subéreuse puis indurée (218, 275). Elle est trimitique (275). Elle est blanchâtre puis rougissante (211).

La saveur est un peu amère avec une odeur assez agréable de champignon, aigrelette (211, 221).

Il pousse de manière isolée ou en groupe, parfois même de façon ou imbriquée ou concrescente (270).

- Description microscopique

✓ Les spores

Les spores cylindriques, ou faiblement allantoïdes sont hyalines, lisses, parfois guttulées, non-amyloïdes et mesurent (7,5-)9 – 11 x 2,0 – 2,5 µm (270, 275).

✓ Les basides

Les basides sont étroitement clavées, tétrasporiques et bouclées avec des dimensions allant de (20-)30 à 45 x (3,5-) 4 – 5 µm (211, 270).

✓ Les cystides

Cette espèce ne possède pas de cystides (270).

✓ La chair

La chair trimitique est composée d'hyphes génératrices à paroi mince large de 2 à 5 µm, cloisonnées et bouclées, puis d'hyphes squelettiques à paroi épaisse large de 4 à 7 µm et enfin d'hyphes conjonctives ramifiées et larges de 2 à 4 µm (211, 270).

- Habitat et type trophique

Cette espèce est un saprotrophe lignicole. Elle se développe majoritairement sur les feuillus et rarement sur les conifères (113). Elle est retrouvée surtout sur les branches dans les forêts humides ou détrempées, en particulier sur les vieilles saulaies (275). Elle va créer une pourriture blanche (113).

- Localisation

Sur la Réserve Naturelle Régionale (RNR) de la forteresse de Mimoyecques, ce champignon a été observé en mai 2021 sur la parcelle B915 (**Tableau 155**).

Code inventaire :	Localisation :	Date : (A-M-J)	Parcelle :	Taxon retenu :
CV020521-1-B915	Forteresse de Mimoyecques	2021-05-02	B915	***Deadaleopsis confragosa*** (Bolt. : Fr.) J. Schröter

Tableau 155 : Observations de *Deadaleopsis confragosa* sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques.

Il a été localisé également dans l'Aisne, la Somme, l'Oise et le Nord (113). C'est une espèce très courante et ubiquiste (113, 275).

- Commentaire

Tout comme pour *Trametes versicolor*, l'espèce *Deadaleopsis confragosa* n'est pas vraiment dans l'écologie des pelouses. Il a toutefois été décidé de l'intégrer dans l'inventaire mycologique, car elle a été retrouvée sur un arbre isolé au sein de la parcelle des pelouses calcicoles.

Il existe des variabilités avec une forme assez fréquente qui présente des pores allongés et serait éventuellement un intermédiaire morphologique vers *Deadaleopsis tricolor* (113).

L’espèce *Deadaleopsis confragosa* peut être éventuellement confondue avec celle de *Deadaleopsis septentrionalis*. Cette dernière possède des pores lamelliformes dès le jeune âge et elle tire plutôt vers un brun plus foncé. Il est également possible de la confondre avec *Trametes betuline* qui possède quant à elle, un chapeau feutré et des spores plus petites (275).



Photo 242 : *Deadaleopsis confragosa*, RNR de la Forteresse de Mimoyecques, mai 2021. Photographies de N. VERDIN.

7. Analyses

7.1. Inventaire et analyse des espèces relevées sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes

7.1.1. Les limites analytiques

L'investigation portait sur les pelouses calcicoles, c'est-à-dire un milieu globalement herbacé. Cette étude s'est donc essentiellement limitée aux espèces de champignons se développant sur le sol. Les champignons de type lignicole ou les lichens ont donc été volontairement exclus. Seule une exception fut répertoriée, car elle concerne une espèce poussant sur genévrier, un ligneux caractéristique des pelouses calcicoles. Ce choix, nous conduit à n'avoir qu'une vision partielle de la diversité fongique. Cependant, les espèces poussant uniquement sur le sol représentent tout de même la majorité de la diversité de ce type de milieu.

Les résultats obtenus dépendent également de la méthode de prospection employée. Dans cette étude, la technique employée est celle des transects aléatoires. Celle-ci est plus adaptée pour parcourir les grands espaces comme ceux des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes. Elle permet en effet de repérer plus facilement les espèces rares.

7.1.2. Liste des espèces inventoriées et effectifs récoltés

Liste des espèces relevées :	Type troph :	Statut pat :	LR :	Effectifs récoltés totaux :
Agrocybe vervacti	S			**1**
Clavulinopsis corniculata	S	C	2	**1**
Clitocybe graminicola	S			**2**
Clitocybe nitrophila	S			**1**
Clitocybe phyllophila	S			**2**
Conocybe dumetorum var. dumetorum	S		4	**1**
Conocybe juniana	S			**2**
Conocybe microspora	S			**2**
Conocybe subovalis	S			**2**
Coprinus sp	?			**1**
Cuphophyllus colemaniannus	S	C	2	**7**
Cuphophyllus fornicatus	S	D	1	**1**
Cuphophyllus fornicatus var. streptopus	S		1	**1**
Cuphophyllus fuscescens	S		4	**1**
Cuphophyllus ochraceopallidus	S			**3**
Cuphophyllus virgineus	S			**4**
Deconica coprophila	SC			**5**
Dermoloma sp	?			**1**
Entoloma bloxamii	S	P	2	**8**

Liste des espèces relevées :	Type troph :	Statut pat :	LR :	Effectifs récoltés totaux :
Entoloma hebes	S			**5**
Entoloma hirtum	S			**1**
Entoloma incanum	S	C	3	**2**
Entoloma prunuloides	S			**1**
Entolome sp	?			**2**
Galerina clavata	SHe			**2**
Galerina graminea	S			**2**
Galerina moelleri	S			**1**
Galerina uncialis	S		2	**1**
Geoglossum simile	S			**1**
Gymnosporangium clavariiforme	Pb			**1**
Hemimycena mairei	SHe		4	**1**
Hygrocybe cereopallida	S		3	**9**
Hygrocybe conica	S			**1**
Hygrocybe insipida	S		3	**1**
Hygrocybe konradii	S	C	4	**4**
Hygrocybe pseudoconica	S			**1**
Lepista sordida var. sordida	S			**1**
Leucoagaricus leucothites	S		5	**1**
Melanoleuca atripes	S			**2**
Melanoleuca friesii	S		0	**1**
Melanoleuca pallidipes	S			**1**
Melanoleuca polioleuca	S			**4**
Melanoleuca polioleuca var. albifolia	S		4	**4**
Melanoleuca sp.	?			**1**
Mycena atropapillata	S		3	**2**
Mycena radicifera	S			**1**
Mycena sp	?			**1**
Panaeolus fimicola	S			**1**
Parasola conopilus	S/SL			**2**
Parasola lactea	S			**3**
Pluteus murinus	S/SL		4	**1**
Psathyrella badiophylla var. neglecta	S			**1**
Psathyrella clivensis	4			**4**
Psathyrella marcescibilis	S			**5**
Psathyrella mesobromionis	S			**4**
Psathyrella ocellata	S/SL			**1**
Psathyrella senex	S/SL			**1**
Psathyrella sp	?			**1**
Pseudoclitocybe obbata	S		3	**2**
Stropharia caerulea	S			**1**
Total des espèces différentes récoltées : 60				

Tableau 156 : Liste des espèces recensées sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes au cours de l'inventaire réalisé entre 2019 et 2022.

Type troph. : type trophique ;
Statut pat. : staut patrimonial ;
LR : catégorie dans la Liste rouge du Nord-Pas-de-Calais (1997)

Contrairement au site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord, celui de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes a fait l'objet d'une étude de la flore fongique, antérieure à la mienne, menée par P-A Moreau de 2016 à 2017. La liste des espèces recensées durant cet inventaire est fournie en annexe (*voir* **Annexe 5**).

La SMNF a réalisé également en 2001 et 2013 deux excursions, en collaboration avec le CEN. La liste des champignons recensés est également répertoriée en annexe (*voir* **Annexe 6**).

Ainsi, en comparant les 96 taxons répertoriés lors de ces prospections précédentes avec les 60 taxons recensés lors de notre inventaire, le nombre total de taxons différents aboutit à 128 taxons sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

7.1.3. Les espèces observées une seule fois au cours des inventaires

Nous avons décidé de recenser d'une part les espèces observées une seule fois lors de l'inventaire réalisé entre 2001 et 2007 (**Tableau 157**) et d'autre part celles recensées une seule fois lors de l'inventaire réalisé entre 2019 et 2022 (**Tableau 158**).

Agaricus gennadii	*Gliophorus psittacina*	*Psathyrella sp.*
Belonidium sulphureum	*Helvella crispa*	*Ramaria gracilis*
Bisporella sulfurina	*Helvella sulcata*	*Ripartites tricholoma*
Bolbitius vitellinus	*Hemimycena cucullata*	*Stereum ochraceoflavum*
Camarophyllopsis foetens	*Hemimycena tortuosa*	*Suillus collinitus*
Camarophyllopsis phaeophylla	*Hygrocybe calciphila*	*Tremella mesenterica*
Chromocyphella muscicola	*Hygrocybe ceracea*	*Tricholomella constricta*
Clitocybe truncicola (cf.)	*Hygrocybe cinereifolia*	*Tubaria romagnesiana*
Collybia butyracea	*Hygrocybe psittacina*	*Vascellum pratense*
Conocybe antipus	*Hypoxylon howeanum*	*Xerula radicata*
Conocybe sordida	*Melanoleuca melaleuca*	*Xylaria hypoxylon*
Conocybe sp.	*Microglossum truncatum*	*Xylaria polymorpha*
Coprinus niveus	*Mycena adscendens*	*Galerina vittaeformis*
Coprinus stercoreus	*Mycena aetites*	*Protostropharia semiglobata*
Crepidotus epibryus	*Mycena filopes*	*Pluteus griseopus*
Dermoloma cuneifolium	*Mycena flavoalba*	*Protostropharia luteonitens*
Dermoloma punctipes	*Mycena galericulata*	*Phellopilus nigrolimitatus*
Entoloma prunuloides var. obscurum	*Mycena pseudopicta*	*Entoloma sericeum*
Entoloma cinereo-opacum	*Panaeolus olivaceus*	*Diatrype stigma*
Entoloma papillatum		

Tableau 157 : Liste des espèces vues une seule fois uniquement au cours des inventaires de 2001 à 2007 réalisés par Pierre-Arthur Moreau et Didier Huart sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Clitocybe nitrophila	*Leucoagaricus leucothites*
Conocybe dumetorum var. dumetorum	*Melanoleuca friesii*
Coprinus sp	*Melanoleuca pallidipes*
Cuphophyllus fornicatus	*Melanoleuca sp.*
Dermoloma sp	*Mycena radicifera*
Entoloma prunuloides	*Mycena sp*
Entoloma sp 1	*Panaeolus fimicola*
Entolome sp 2	*Pluteus murinus*
Galerina moelleri	*Psathyrella badiophylla var. neglecta*
Galerina uncialis	*Psathyrella ocellata*
Geoglossum simile	*Psathyrella senex*
Gymnosporangium clavariiforme	*Psathyrella sp*
Hygrocybe pseudoconica	*Stropharia caerulea*

Tableau 158 : Liste des espèces vues une seule fois lors de l'inventaire réalisé de 2019 à 2022 sur la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes.

Ces deux tableaux permettent de constater les espèces vues une seule fois sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes à travers les différentes sorties de prospection lors des inventaires et entre ces inventaires. Ceci permet de mettre en évidence les espèces qui mériteraient une attention particulière lors de futures prospections, afin de vérifier si elles sont de nouveau présentes. Ces observations auraient pour but de constater ou non, un appauvrissement du site sur le long terme ou de vérifier si elles peuvent être considérées comme rares ou occasionnelles pour le site.

7.1.4. Nombre de taxons recensés et Liste rouge des espèces fongiques du Nord-Pas-de-Calais

Un total de 60 espèces différentes a été recensé sur les coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes entre 2019 et 2022, sur l'ensemble des sorties effectuées.

Sur l'ensemble de ces espèces inventoriées, une seule est classée dans la catégorie 0, correspondant à la plus grande menace dans la Liste rouge des espèces fongiques de la région Nord-Pas-de-Calais. Deux espèces sont classées dans la catégorie 1, puis quatre sont classées dans la catégorie 2, cinq espèces font partie de la catégorie 3, six de la catégorie 4, et une espèce est classée dans la catégorie 5.

Ceci porte au nombre de 33, le nombre d'espèces considérées comme menacées à différents niveaux dans la Liste rouge régionale de R. Courtecuisse (1997), sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes (*voir* **Figure 209**).

Cette première information issue de cet inventaire montre un certain intérêt à porter pour ce site, car celui-ci contient quelques espèces comprises dans des catégories aux menaces plus ou moins importantes, justifiant la protection prise auparavant pour ce milieu.

Toutefois, un certain recul doit être pris en compte, car cette répartition au sein des catégories de la Liste rouge se base sur celle de 1997, qui est la plus récente à l'heure actuelle dans la région. Des modifications sont donc envisageables lors de la prochaine Liste rouge, comme le changement vers une autre catégorie bien généralement avec un niveau de menace supérieur ou l'apparition d'espèces qui autrefois, n'apparaissait pas dans les Listes rouges antérieures.

7.1.5. Indice patrimonial du site

Sur les 128 recensées, 33 espèces étaient considérées comme menacées à différents niveaux dans la Liste rouge régionale de R. Courtecuisse (1997). À partir de cette liste, un indice patrimonial a été calculé selon la formule suivante :

$$\mathbf{IP} = \sum \frac{(\mathbf{Nombre\ d'esp\grave{e}ces\ par\ cat\acute{e}gorie\ de\ la\ LR} \times \mathbf{Coefficient})}{\mathbf{Nombre\ total\ d'esp\grave{e}ces}} \times \mathbf{100}$$

Le coefficient étant de 5 à 1 selon les catégories respectives 1, 2, 3, 4, 5 de la Liste rouge précitée.

Catégorie dans la Liste rouge	Formule indice patrimoniale	Résultat
Catégorie 1	(4*5)*100/128	= 15,625
Catégorie 2	(10*4)*100/128	= 31,25
Catégorie 3	(9*3)*100/128	= 21,09375
Catégorie 4	(8*2)*100/128	= 12,5
Catégorie 5	(2*1)*100/128	= 1,5625
Total		**= 82,03125**

Tableau 159 : Calcul de l'indice patrimonial de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

Le site de Wavrans donne un indice patrimonial de 82,03125. Le tableau suivant compare cette valeur à d'autres sites prairiaux analogues.

Site	Indice patrimonial	Nombre total d'espèces
Parc de la Rhônelle (Valenciennes)	30,43	230
Noeux-les-Auxi (pâture à Mille Trous)	33,01	112
Sorrus (Communal)	38	562
Parc, Fac. Pharmacie, Lille	48,85	229
Teneur (coteau de Teneur)	62,92	89
RNN Wavrans	**82,03**	**128**
Dannes-Camiers (côteau de Dannes)	112,1	33

Tableau 160 : Comparaison de l'indice patrimonial et du nombre total d'espèces entre la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et les coteaux d'Elnes et d'autres sites correspond à des pelouses.

On remarque que l'indice patrimonial a légèrement baissé par rapport aux premiers recensements. En effet, celui-ci était précédemment de 89,36. Cette baisse s'explique par un nombre total d'espèces qui a été augmenté à 128, associé à un faible ajout de nouvelles espèces pour le site appartenant à la Liste rouge de 1997. Cette

baisse de l'indice patrimonial peut traduire une potentielle banalisation du site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

La réserve de Wavrans conserve un indice patrimonial élevé par rapport aux autres sites et une diversité globale devenue supérieure à celle de Noeux-les-Auxi.

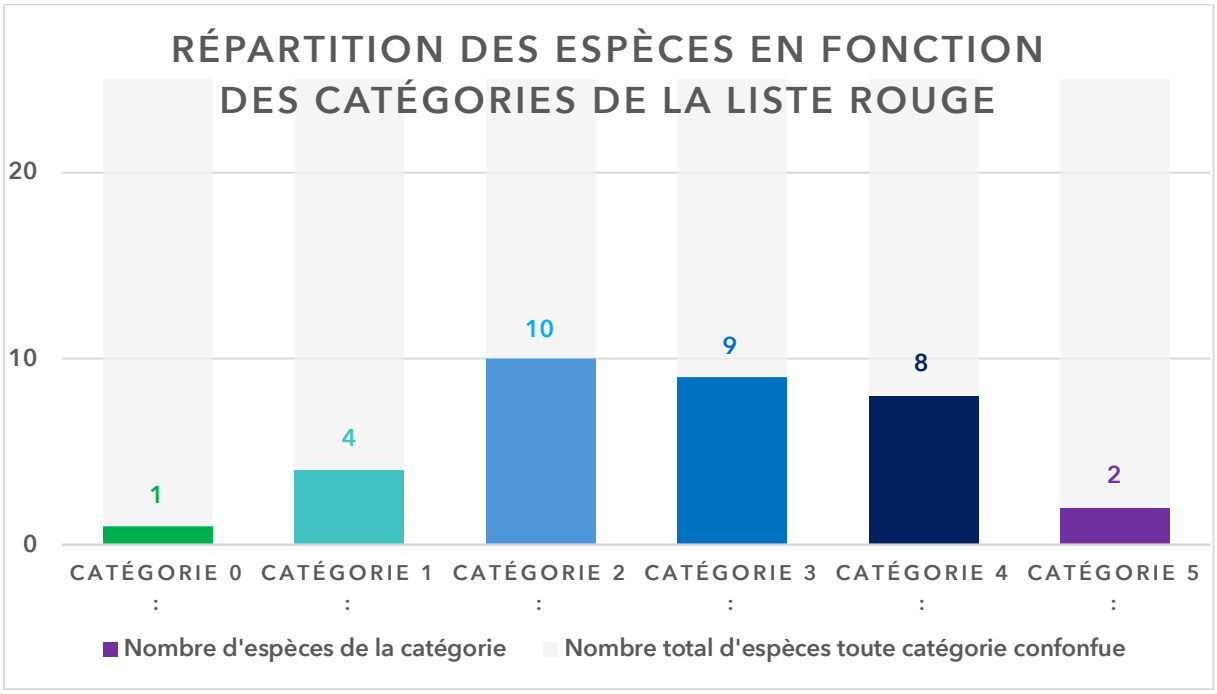


Figure 209 : Histogramme de la répartition des espèces du site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes, en fonction des catégories de la Liste rouge des espèces de champignon menacées dans les départements du Nord-Pas-de-Calais (1997).

7.1.6. Statut trophique et statut patrimonial

Parmi les 60 espèces répertoriées dans cet inventaire, quatre ont un statut patrimonial dit d'espèce caractéristique, une appartient aux espèces dites déterminantes et une est considérée comme une espèce parapluie. Ces statuts patrimoniaux, attribués antérieurement, montrent un début de l'intérêt patrimonial que peut représenter ce site (*voir* **Tableau 161**).

De plus, les espèces ont été répertoriées en fonction de leur type trophique. Ainsi, 80 % des espèces recensées sont des saprophytes de manière générale, c'est-à-dire qu'ils correspondent à des saprophytes capables de dégrader tout type de matières organiques mortes ou à des saprophytes capables de dégrader également tout type de matières organiques mortes, mais aussi bien de se contenter uniquement de matières organiques lignicoles (*voir* **Figure 210**).

En-dehors de ces 83,3 % de saprophytes, ont été volontairement exclus des saprophytes aux substrats plus spécifiques. Ainsi, 1,7 % de saprophytes coprophiles et 3,3 % de saprophytes herbicoles sont présents sur le site.

Le dernier pourcentage de 1,7 % correspond à l'espèce parasitaire des genévriers répertoriée.

La différence pour attendre 100 % correspond aux 10 % d'espèces dont le statut trophique est inconnu.

Ce pourcentage élevé correspond parfaitement au milieu des pelouses calcicoles composées dans la très grande majorité de saprophytes. La présence de saprophytes coprophiles s'explique essentiellement par la présence d'ovins selon le plan de gestion établi.

Statut patrimonial :	Nb d'espèces :	en %
Espèces caractéristiques (C) :	4	6,7
Espèces déterminantes (D) :	1	1,7
Espèces parapluies (P) :	1	1,7

Tableau 161 : Répartition des espèces en fonction de leur statut patrimonial.

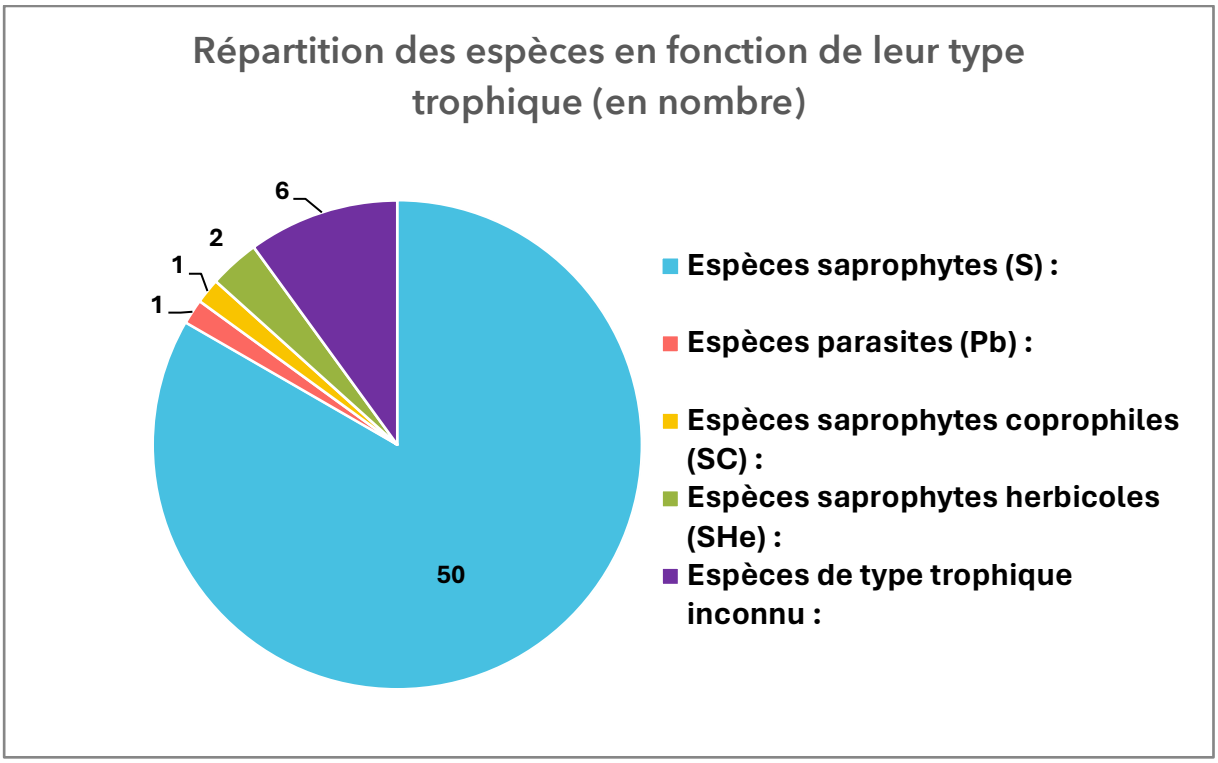


Figure 210 : Diagramme de répartition (en nombre) des espèces en fonction du type trophique sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.

7.1.7. Évolution du site et indice de représentativité

7.1.7.1. Obtention de l'indice de représentativité

Pour obtenir l'indice de représentativité, il est tout d'abord indispensable de réaliser un tableau croisé répertoriant à chaque date de prospection, le nombre d'observations pour chaque taxon différent.

De ce tableau, sont ainsi extraites plusieurs données, comme le nombre d'observations par sortie ou encore le nombre d'espèces nouvelles recensées par sortie. À partir de ces valeurs, le nombre total d'espèce peut être déduit, par simple addition du nombre d'espèces nouvelles à une date donnée et du nombre total d'espèces obtenu à la date de la sortie précédente (**Tableau 162**).

Grâce au tableau croisé, le nombre d'espèces observées une seule fois au cours des différentes prospections peut être également obtenu (**Tableau 162**).

Une fois que toutes ces valeurs sont répertoriées, l'indice de représentativité (IR) peut être calculé pour chaque date de prospection selon la formule :

$$\mathbf{IR} = \frac{(\mathbf{1} - \mathbf{\text{nombre d'espèces vue une fois}})}{\mathbf{\text{nombre d'espèces total du site}}}$$

Cet indice de représentativité permet de montrer l'observation régulière d'espèces au cours du temps, et de déduire si la représentation du site en termes de recensement est correcte ou insuffisante.

Date d'observation :	04/11/01	08/11/13	08/11/16	01/11/17	15/11/17	19/11/19	22/10/20	07/11/20	11/11/20	14/11/20	26/11/20	11/08/21	07/10/21	02/11/21	11/11/21	15/06/21
NB d'observations :	21	37	36	13	43	25	11	9	11	10	10	3	6	3	14	1
NB d'espèces nouvelles :	15	28	23	1	27	10	5	3	1	2	2	2	4	0	4	1
NB total d'espèces :	15	43	66	67	94	104	109	112	113	115	117	119	123	123	127	128
NB de vues 1 fois :	15	37	54	53	72	67	70	72	70	70	69	71	74	72	76	77
Indice de représentativité :	0,00	0,14	0,18	0,21	0,23	0,36	0,36	0,36	0,38	0,39	0,41	0,40	0,40	0,41	0,40	0,40

Tableau 162 : Synthèse des données récoltées à l'aide d'un tableau croisé afin d'obtenir l'indice de représentativité pour chaque date de prospection.

7.1.7.2. Interprétation de l'indice de représentativité

L'analyse sur l'évolution de terrain reprend les données accumulées lors de l'inventaire mené par Pierre-Arthur Moreau de 2001 à 2017 ajouté à celle obtenues lors de cet inventaire.

Ainsi, il est constaté que de 2001 à 2017 la courbe correspondant au nombre total d'espèces suit une croissance importante. Ceci est dû à l'accumulation de plusieurs espèces différentes à chaque sortie, encore non recensées sur le site, car celui-ci n'avait pas encore eu de plan d'inventaire (*voir* **Figure 211**).

Puis à partir de 2019, année du début de l'étude, il est observé le début d'une phase de plateau qui se maintient tout au long des années de prospection.

Toutefois, ce plateau est caractérisé par une légère hausse de cette courbe à chaque sortie. Ceci s'explique par le fait que peu d'espèces nouvelles pour le site ont été répertoriées au cours de l'étude. En effet, entre 1 à 5 espèces nouvelles furent répertoriées sur chaque journée de recensement avec une moyenne de 2,4 espèces par sortie (*voir* **Figure 211**).

Ce recensement faible de nouvelles espèces pour le site à chaque sortie, s'explique par le fait qu'au fur et à mesure du temps, le nombre d'espèces retrouvées tend vers la diversité globale réelle de la pelouse calcicole du site.

Cependant, au cours des années 2019 à 2022 du recensement, les conditions climatiques n'ont pas forcément été propices au développement de la fonge. Il est donc possible de s'interroger si elles n'ont pas impacté l'inventaire du site. Autrement dit, il est important de s'interroger sur le fait que les périodes de sécheresse ont peut-être limité l'apparition de nouvelles espèces à recenser et elles ont possiblement défavorisé le développement des espèces qui ont été observées au cours des inventaires précédents.

Une autre question possible concerne la méthode appliquée : a-t-elle été réalisée dans un cadre rigoureux ?

Pour cela, l'indice de représentativité est calculé. Tout comme pour le nombre total d'espèces observées, la courbe connait une forte augmentation sur les premières années de recensement, car elle correspond à chaque première observation de nouvelles espèces pour le site. Puis au cours de l'année 2019, une phase de plateau avec une légère augmentation est observable jusqu'à un indice de 0,40. Ceci témoigne d'une bonne représentativité du site (*voir* **Figure 212**).

Plusieurs interprétations peuvent donc en être tirées. Tout d'abord, les conditions climatiques peu adéquates n'ont que peu impacté le recensement. En effet, les espèces observées lors des inventaires antérieurs furent retrouvées également pour la majeure partie lors de mon inventaire. Leur absence se serait traduite par une baisse importante de l'indice de représentativité. De plus, l'augmentation constante mais légère de l'indice montre que de nouvelles espèces pour le site sont toujours relevées.

De plus, la stabilité de l'évolution de l'indice de représentativité conclu que la méthodologie encadrant les relevées fut rigoureusement respectée, car dans le cas contraire, il se serait traduit par une baisse de cet indice.

Cet indice de représentativité à 0,40 évoluant en plateau, prouve que la grande majorité des espèces de la pelouse calcicole du site ont été répertoriées et observées avec une certaine répétition concluant que la diversité de la pelouse calcicole du site est circonscrite de manière satisfaisante. Cependant, cela n'exclut pas l'observation de nouvelles espèces pour le site plus ou moins rares et localisées pour celui-ci, ou ayant une période de latence entre chaque fructification plus ou moins longue, ou encore n'ayant pas bénéficié de conditions adéquates pour leur développement.

Il est envisageable que la continuité des prospections du site tendra à conserver un indice représentatif du site sans accroitre grandement la diversité globale du site.

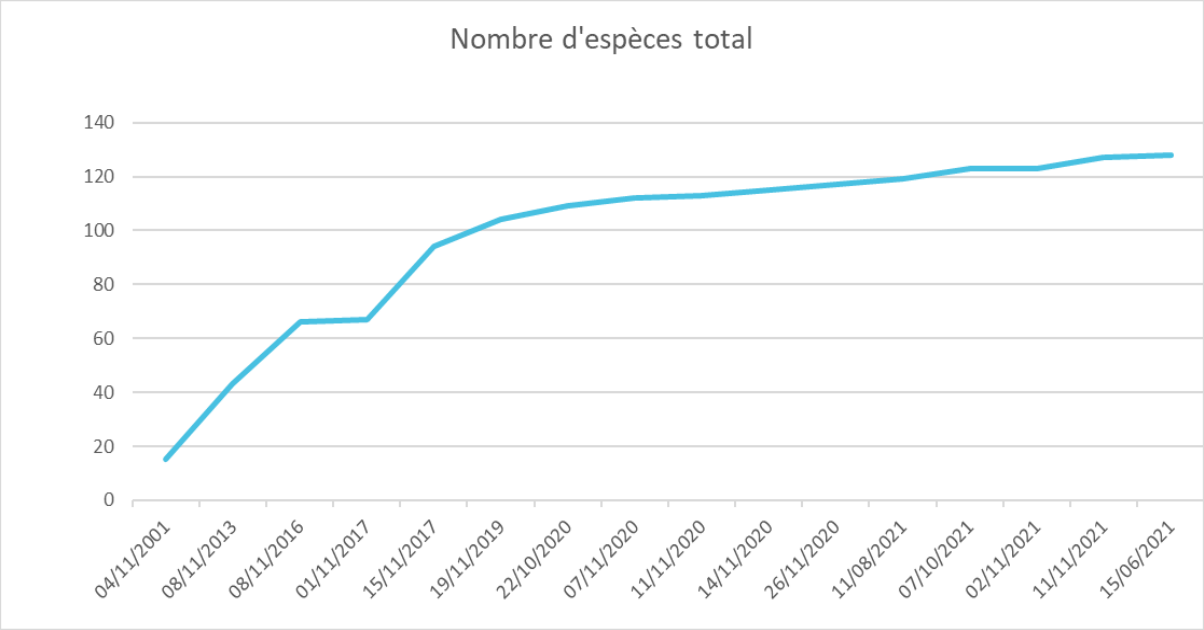


Figure 211 : Graphique représentant le nombre accumulé total d'espèces différentes au cours du temps selon les dates de relevées.

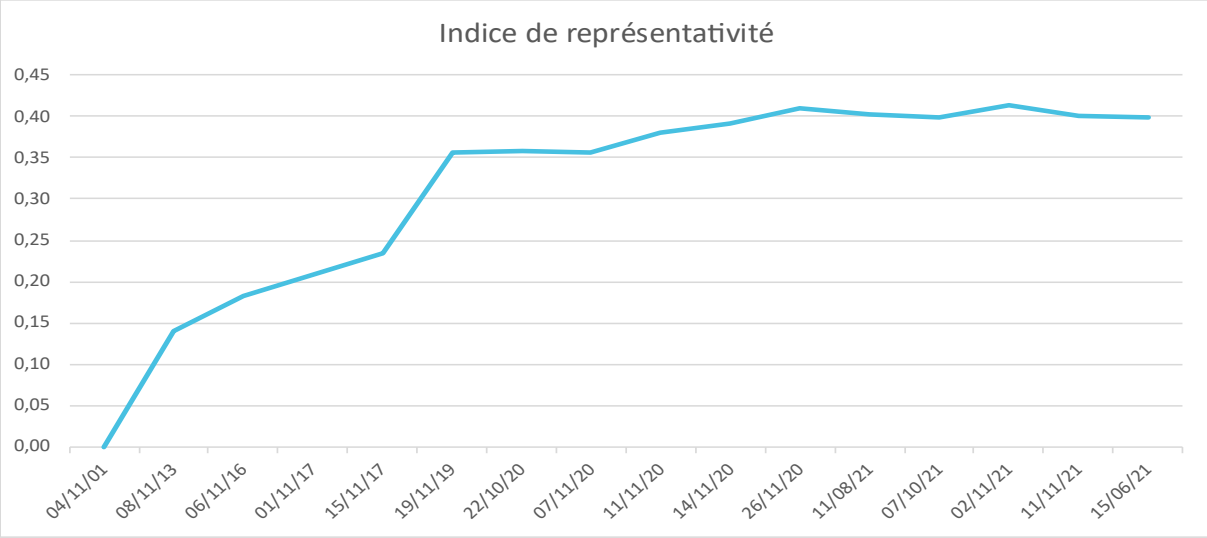


Figure 212 : Graphique représentant l'indice de représentativité évoluant au cours du temps selon les dates de relevées.

7.1.8. Les contraintes liées aux sites

Comme remarqué par les inventaires précédents, il a été constaté également lors de ce nouvel inventaire que des espèces n'ont été observées qu'une fois ou à plusieurs reprises, mais sur une sortie uniquement. Les observations des espèces sont souvent faites en très petites quantités et demandent une recherche attentive d'autant plus que les espèces concernées ne sont que très rarement des espèces ayant des proportions facilitant leur détection.

De plus, la configuration du terrain rend le site difficile à prospecter d'un point de vue d'accès à certaines localisations, mais aussi difficile d'un point de vue temporalité par la grande superficie à couvrir en un temps limité.

Malgré une diversité fongique riche et composée d'espèces intéressantes, les champignons sont bien souvent dispersés, peu abondants et ne se développent généralement que sur des moments brefs et difficilement prévisibles. À cela, s'ajoute les conditions météorologiques de sécheresse en période automnale sur mes années de prospections qui ont impacté l'abondance des champignons malgré leur présence et donc complexifié leur observation.

7.2. Inventaire et analyse des espèces relevées sur la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord

7.2.1. Les limites analytiques

L'investigation portait sur les pelouses calcicoles également. Je me suis donc limité aux espèces de champignons se développant sur le sol. Les champignons de

type lignicole ou les lichens ont été volontairement exclus. Cependant, ce site était caractérisé par la forte présence d'argousier et d'aubépine. De ce fait, quelques exceptions furent répertoriées, car ces espèces furent relevées sur l'un de ces ligneux ou sur du bois en décomposition situé au centre de la pelouse. Ce choix, nous conduit à n'avoir qu'une vision partielle de la diversité fongique globale du site notamment par la forte présence de divers ligneux qui referment progressivement la pelouse calcicole du site. Ainsi, bon nombre d'espèces ligneuses, ne sont pas répertoriées dans ce recensement et pourront faire l'objet d'une étude annexe en dehors de cette thèse.

7.2.2. Liste des espèces inventoriées et effectifs récoltés

Liste des espèces relevées :	Type troph :	LR	Statut pat :	Effectifs récoltés totaux
Bolbitius titubans	S			**1**
Clavaria fragilis	S	5	C	**2**
Clavaria fragilis var. gracilis	S	5		**1**
Conocybe subovalis	S			**1**
Coprinopsis saccharomyces	S			**1**
Cuphophyllus berkeleyii	S	4		**1**
Cuphophyllus fornicatus	S	1	D	**2**
Cuphophyllus fornicatus var streptopus	S	1		**1**
Cuphophyllus virgineus	S			**6**
Deadaleopsis confragosa	S			**1**
Hygrocybe cereopallida	S	3		**1**
Hygrocybe konradii	S	4	C	**4**
Hygrocybe pseudoconica	S			**1**
Hygrocybe pseudoconica var. tristis	S			**1**
Hygrocybe reae	S	3	C	**1**
Hygrocybe subglobispora	S	2		**1**
Lactarius pubescens	EcM			**1**
Mycena metata	S			**1**
Mycenella salicina	S	5		**1**
Pholiota jahnii	S			**1**
Psathyrella clivensis	S			**1**
Trametes versicolor	S			**1**
Tubaria autochtona	S			**1**
Xylaria hypoxylon	S			1
Total d'espèces différentes inventoriées : 24				

Tableau 163 : Liste des espèces recensées sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord.

Contrairement au premier site étudié, celui-ci n'a jamais fait l'objet de recensement fongique auparavant. La technique des transects aléatoires fut utilisée pour couvrir le plus de superficie et de répertorier plus facilement les espèces peu abondantes ou rares.

Comme peu de sortie se sont avérées concluantes et le site étant à ses premiers prélèvements, la plupart des espèces furent observées une seule fois.

7.2.3. Nombre de taxons recensés et Liste rouge des espèces fongiques de la région du Nord-Pas-de-Calais

Sur les 24 taxons différents recensés entre 2019-2022, seules deux espèces appartiennent à la catégorie 1 de la Liste rouge des espèces fongiques de la région du Nord-Pas-de-Calais (de 1997), une seule est classée dans la catégorie 2, deux autres espèces appartiennent à la catégorie 3, deux autres à la catégorie 4 et enfin trois espèces classées dans la catégorie 5 furent inventoriées (*voir* **Figure 213**).

Les premières prospections laissent sous-entendre que le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord peut porter un intérêt en terme patrimonial. Toutefois il est à noter que, comme pour le site de Wavrans, la classification des espèces se base sur la Liste rouge de 1997 susceptible d'évoluer. De plus, la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord, doit montrer une répétition de l'apparition de ces espèces pour montrer un réel intérêt.

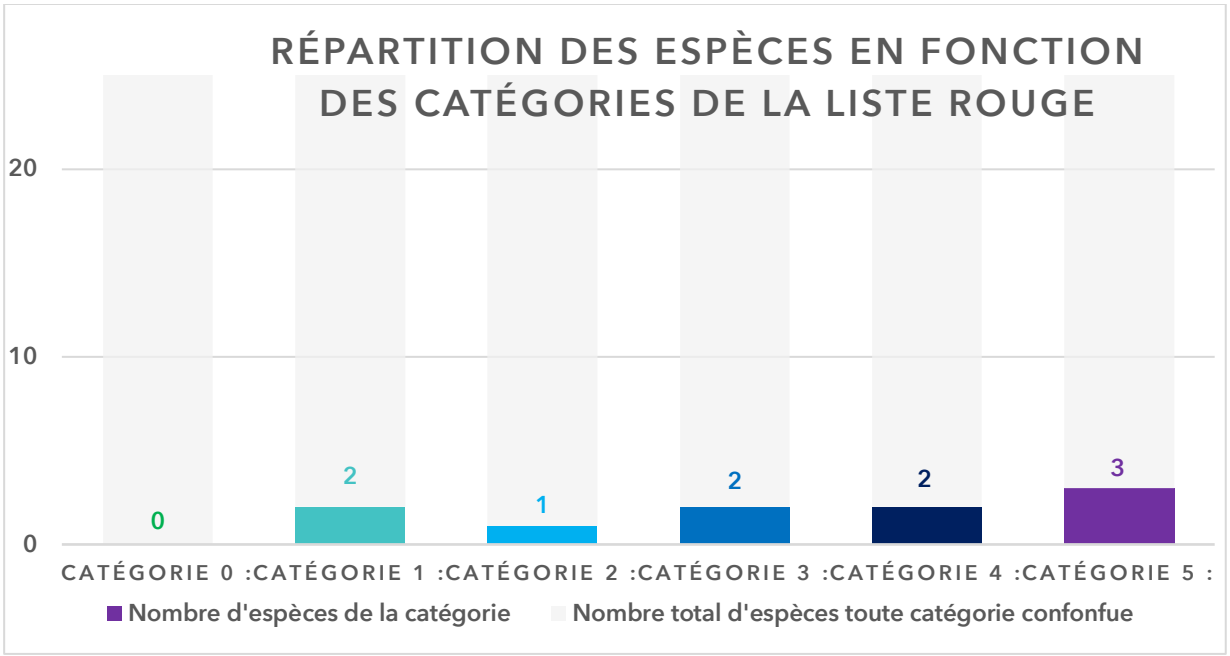


Figure 213 : Histogramme de la répartition des espèces répertoriées lors de l'inventaire du site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord, en fonction des catégories de la Liste rouge des espèces de champignon menacées dans les départements du Nord et du Pas-de-Calais (datant de 1997).

7.2.4. Indice patrimonial du site

Sur les 24 espèces recensées sur le site, 10 espèces sont considérées comme menacées selon la Liste rouge de 1997. À partir de cette liste, un indice patrimonial peut être établi en utilisant la même méthode que celle vue précédemment pour le site de Wavrans.

Catégorie dans la Liste rouge	Formule indice patrimoniale	Résultat
Catégorie 1	(2*5)*100/24	= 41,66
Catégorie 2	(1*4)*100/24	= 16,67
Catégorie 3	(2*3)*100/24	= 25,0
Catégorie 4	(2*2)*100/24	= 16,67
Catégorie 5	(3*1)*100/24	= 12,5
Total		**= 112,5**

Tableau 164 : Calcul de l'indice patrimonial de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord.

Ainsi, le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord, arbore un indice patrimonial de 112,5. Cependant, si les prospections sont continuées à l'avenir, cet indice sera fortement susceptible d'évoluer au cours du temps, probablement vers une baisse si le nombre d'espèces n'appartenant pas à la Liste rouge augmente.

Site	Indice patrimonial	Nombre total d'espèces
Parc de la Rhônelle (Valenciennes)	30,43	230
Noeux-les-Auxi (pâture à Mille Trous)	33,01	112
Sorrus (Communal)	38	562
Parc, Fac. Pharmacie, Lille	48,85	229
Teneur (coteau de Teneur)	62,92	89
RNN Wavrans	**82,03125**	**128**
RNR Forteresse de Mimoyecque	**112,5**	**24**
Dannes-Camiers (côteau de Dannes)	112,1	33

Tableau 165 : Comparaison de l'indice patrimonial et du nombre total d'espèces entre la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord avec d'autres sites correspond à des pelouses.

Comparée à d'autres sites, la RNR de la Forteresse de Mimoyecques arbore l'indice patrimonial le plus élevé, cependant la diversité globale en termes de nombre total d'espèces différentes est la plus pauvre.

7.2.5. Statut trophique et statut patrimonial

Parmi les 24 espèces recensées lors de cet inventaire, trois espèces ont un statut patrimonial de type espèce caractéristique et une seule est considérée comme une espèce déterminante (*voir* **ci-dessous**).

Statut patrimonial :	Nb d'espèces :	en %
Espèces caractéristiques (C) :	3	12,0
Espèces déterminantes (D) :	1	4,0
Espèces parapluies (P) :	0	0,0

Tableau 166 : Répartition des espèces en fonction de leur statut patrimonial.

Comme pour le site de Wavrans, les espèces ont été classées selon leur type trophique. Il est constaté que la majorité des taxons sont des saprotrophes, ce qui est caractéristique des pelouses calcicoles. Une espèce ectomycorhizienne est toutefois répertoriée, ce qui peut s'expliquer par la forte présence de ligneux à travers la surface représentant la pelouse calcicole. À noter que malgré la présence d'ânes et d'ovins, aucun saprotrophe coprophile ne fut répertorié sur le site contrairement à la RNN de Wavrans (*voir* **ci-dessous, Figure 214**).

Type trophique :	Nb d'espèces :	en %
Espèces saprophytes (S) :	23	95,8
Espèces parasites (Pb) :	0	0,0
Espèces saprophytes coprophiles (SC) :	0	0,0
Espèces saprophytes herbicoles (SHe) :	0	0,0
Espèces ectomycorhiziennes (EcM) :	1	4,2

Tableau 167 : Répartition des espèces en fonction du type trophique.

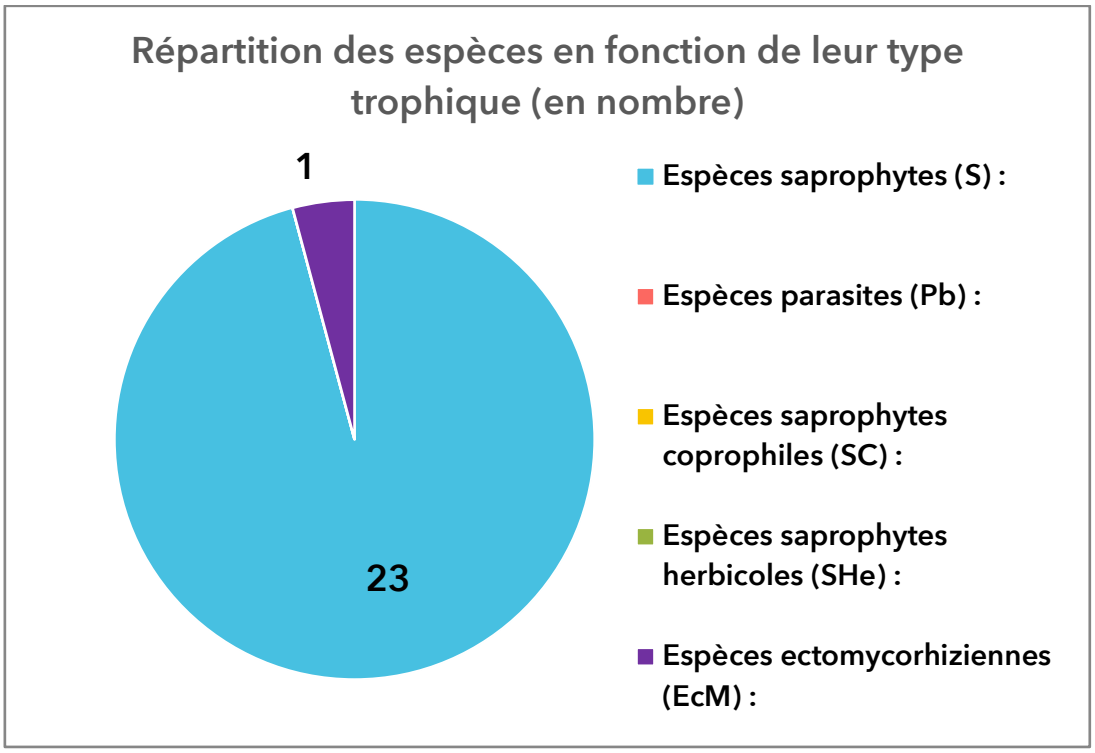


Figure 214 : Diagramme de répartition (en nombre) des espèces en fonction du type trophique sur le site de RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord.

7.2.6. L’indice de représentativité

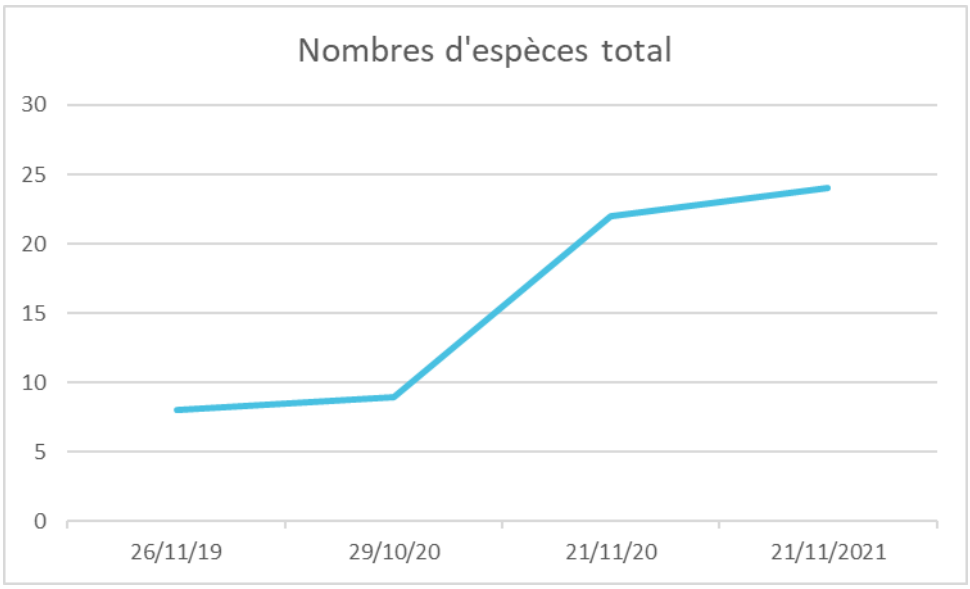


Figure 215 : Graphique représentant le nombre total d'espèces différentes accumulé au cours du temps lors de l'inventaire 2019-2022.

Sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du coteau de Landrethun-le-Nord, n’ayant jamais eu de prospections auparavant, il est tout à fait normal de remarquer une forte augmentation du nombre total d’espèces. Une moyenne de 6 espèces nouvelles relevées par sortie a été comptabilisée (*voir* **ci-dessus**).

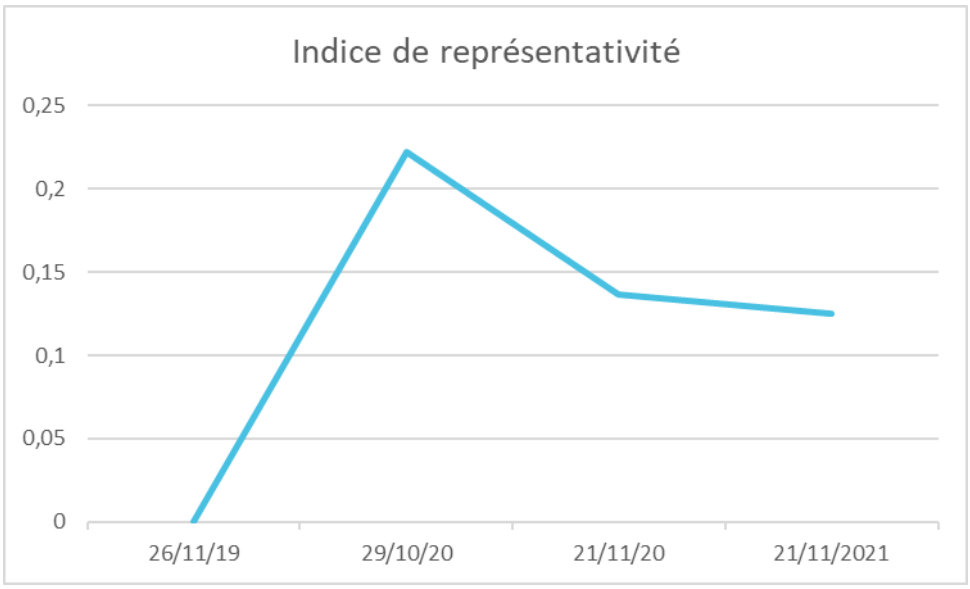


Figure 216 : Graphique représentant l'indice de représentativité évoluant au cours du temps selon les dates de relevées.

Selon l’indice de représentativité mis en place par Pierre-Arthur Moreau, les 4 relevés effectués sur le site sont insuffisants pour fournir une carte représentative de sa fonge. En prenant en compte son augmentation générale et les conditions climatiques (sécheresse) ayant impacté le développement fongique au cours du mois de novembre 2020 et 2021 (d’où une baisse de l’indice de représentativité à ces

périodes), une dizaine d'excursions supplémentaires, dans des conditions favorables pour la même période, pourraient permettre un niveau significatif d'informations pour le site (*voir* **ci-dessus**).

Il n'est pas possible actuellement d'estimer le nombre potentiel d'espèces observables sur le site, car il est susceptible de s'accroitre à chaque sortie effectuée dans des conditions favorables de fructification fongique. Il serait logique d'estimer que de futures prospections attentives pourraient permettre le relever de nouvelles espèces plus ou moins rares ou localisées jusqu'à une phase plateau et que la plupart des espèces précédemment observées pourraient être de nouveau aperçues.

Le site reste potentiellement prometteur notamment en termes d'*Hygrocybe* et de *Cuphophyllus*. En effet, en automne 2021, une forte poussée de diverses espèces appartenant à ces deux genres fut observée en grand nombre et de manière plus conséquente que le site de Wavrans pour ces genres. Cependant, un défaut de conservation a rendu obsolète toute interprétation de cette récolte, mais elle a permis d'entrevoir ce potentielle fongique pour ces genres caractéristiques des pelouses calcicoles. Au vu de cet aperçu, il serait judicieux de continuer cet inventaire pour la potentielle richesse des hygrocybes sur le site de la RNR de la Forteresse de Mimoyecques et du côteau de Landrethun-le-Nord.

Enfin, il existerait un autre intérêt de poursuivre ces relevées suite à la mise en place d'une nouvelle gestion du site par des ânes promettant une diversification de la richesse fongique.

7.2.7. Les contraintes liées aux sites

Tout comme le site de Wavrans, les champignons sont bien souvent dispersés, peu abondants et ne se développent généralement que sur des moments brefs et difficilement prévisibles. À cela, s'ajoute le caractère exceptionnel, des conditions météorologiques de sécheresse en période automnale sur mes années de prospections qui ont impacté leur abondance et leur présence complexifiant leur observation et le suivi du site.

Il s'agit également d'un site difficile à prospecter bien qu'il se situe sur un plateau géologique. En effet, le site est jonché de cratères à la profondeur parfois importante complexifiant la portée de certaines espèces. De plus, sur mes années de prospections, la pelouse calcicole présente une tendance à sa fermeture. Ceci se confirme par la forte abondance d'ourlets et de ligneux morcelant cette pelouse et rendant certaines zones difficiles d'accès notamment dans la parcelle B002. De ce fait, des prospections supplémentaires et attentives dans ces zones sont susceptibles de mettre en évidence de nouvelles espèces pour le site.

7.2.8. Observation de l’influence du pâturage sur la végétation

Au cours de juillet 2023, nous avons effectué une sortie organisée par le CEN sur le coteau de la Forteresse de Mimoyecques. L’objectif de cette sortie était pour nous, de retourner sur le site sur lequel nous avions travaillé les deux années précédentes. Ce que nous avons pu constater au premier abord, c’est que la gestion du site avait été modifiée. Monsieur Denis Tirmarche, conservateur bénévole pour le CEN, nous avait alors expliqué que le pâturage était désormais effectué par des ânes. Cette nouvelle gestion semble avoir considérablement modifié la végétation, car les ânes se nourrissent préférentiellement de matières sèches (herbes sèches, arbrisseaux, etc.). De ce fait, nous avons constaté visuellement une diminution de la taille des graminées, des ourlets et des arbustes au profit des petites herbacées.

Ceci s’est manifesté par une grande diversité et abondance de diverses espèces florales comparées aux années précédentes avec des conditions climatiques pratiquement identiques sur le site aux mêmes périodes. À cela, s’ajoute la mise à nu du sol par endroits et une végétation au niveau du sol plus aérée. Cette évolution florale spectaculaire et ces nouvelles conditions peuvent laisser supposer qu’avec la continuité du suivi fongique sur le site, l’observation d’une flore fongique plus abondante et diverse est susceptible d’être constatée. Cependant, la parcelle B002 semble n’avoir pour l’instant pas bénéficié de cette nouvelle gestion, car la présence de nombreux ourlets a pu être vaguement aperçue lors de cette sortie. De plus, lors de mes prospections en automne et hiver 2022, la présence des ânes sur le site ne fut constatée à titre personnel, que sur la parcelle B915.

8. Conclusion

8.1.1. Contraintes de déplacement liées à la crise sanitaire du Covid-19

L'année 2020 a été marquée par la pandémie de Covid-19. Dans le but de freiner la diffusion du virus responsable de cette pandémie, plusieurs mesures sanitaires ont été mises en place. Parmi ces mesures, l'interdiction de déplacement a été mise en place à trois reprises par le gouvernement français :

i. du 17 mars 2020 au 11 mai 2020 ;

ii. du 30 octobre 2020 au 15 décembre 2020 ;

iii. du 3 avril au 3 mai 2021.

Les déplacements nous permettant d'inventorier et de comptabiliser les espèces ont donc été rendus impossibles au cours de ces périodes. Il s'agit essentiellement de la période comprise entre mi-mars 2020 et mi-mai 2020, ainsi que la période comprise entre début avril 2021 et début mai 2021 qui ont affecté le plus l'inventaire. En effet, ces périodes printanières correspondent à des périodes où des espèces fongiques calcicoles et uniquement printanières se développent. De ce fait, plusieurs prospections n'ont pas pu être réalisées, sous-estimant ou non inventoriant ces espèces possiblement présentes sur les sites étudiés.

La période de covid a également eu un impact sur l'accès au laboratoire de la faculté pour effectuer les confirmations microscopiques. Pour remédier, au retard engendré, l'acquisition de matériel microscopique personnel fut opté.

8.1.2. Autres contraintes

Durant la réalisation de cette thèse, en plus des contraintes naturelles, d'autres contraintes fut ressentie. Tout d'abord, les espèces des pelouses étant particulièrement petit et difficile à déterminer, la majorité des relevés ont nécessité une exploration microscopique. De plus, une autre difficulté rencontrée est l'accès à la bibliographique scientifique telle que les clefs de déterminations ou description précise d'espèce. En effet, beaucoup d'ouvrages ne sont pas ou plus éditées obligeant, en cas de recherche approfondie sur une espèce ; de dépendre soit de prêts, soit de chercher d'autres alternatives pour se les procurer.

8.1.3. Les bénéfices personnels à la réalisation de cette thèse

Cette thèse a permis d'acquérir davantage de connaissances sur la flore fongique des pelouses, généralement représentée par des espèces dont leur attrait est souvent moins important que des espèces forestières plus spectaculaire. Elle a aussi permis l'acquisition de profondes connaissances en termes de microscopie et dans l'application d'une méthode scientifique rigoureuse.

8.1.4. Excipit

Cet inventaire a permis d'inventorier sur une période de trois ans, à savoir de 2019 à 2022, des champignons pour la plupart calcicoles. Malgré les contraintes limitant le nombre de prospections, liées notamment à la crise sanitaire du Coronavirus, nous avons pu relever un total de 128 espèces différentes sur la Réserve Naturelle de Wavrans-sur-l'Aa et de 24 espèces sur la Réserve Naturelle de la Forteresse de Mimoyecques. Du fait que certaines espèces soient classées dans un statut de menace sur les sites de Wavrans-sur-l'Aa et d'Acquin-Westbécourt et le site de la Forteresse de Mimoyecques rend leur conservation intéressante pour la région. Cependant, l'état d'avancement des prospections étant à des stades très différents pour ces deux sites, toute comparaison entre eux reste pour l'instant difficile.

V. Quelques espèces d'insectes repérées sur les sites au cours des inventaires et leurs relations avec les plantes

Partie rédigée par Nicolas VERDIN avec la participation de X. CZECH

Au cours de l'inventaire floristique des sites, certaines espèces d'insectes dont certaines ont un intérêt patrimonial, ont été repérées.

1. Les Orthoptères

1.1.1. Une espèce exceptionnelle dans le Nord-Pas-de-Calais : le dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus*)

Le dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus*) est une espèce d'orthoptères considérée comme exceptionnelle dans les départements du Nord et du Pas-de-Calais (10). Elle est d'ailleurs fortement menacée dans certaines régions de France, comme c'est le cas en Haute-Normandie et en Ile-de-France où elle est en danger critique (286).

Le dectique verrucivore est une espèce thermo-xérophile, ce qui signifie qu'il affectionne les habitats à température élevée et relativement secs. On le retrouve donc particulièrement sur les coteaux calcaires, les pelouses montagnardes et les landes. Dans ces milieux, il vit préférentiellement dans des zones où une végétation dense est juxtaposée à des strates relativement nues ou encore herbacées rases bien exposées au soleil. Les œufs de cet orthoptère sont pondus dans le sol à une profondeur de 0,5 à 2 cm et éclosent en majorité durant la première moitié du mois d'avril, après deux hivers (10, 17). Le développement des nymphes passe ensuite par sept stades avant d'atteindre le stade adulte vers fin juin et début août. Les premiers stades larvaires se cantonnent aux zones de pelouses rases, plus chaudes et mieux appropriées au développement des larves. A partir du sixième et du septième stade larvaire, les individus occupent les végétations plus denses comme celles de *Bromus erectus* et de *Brachypodium pinnatum*. Ce type de végétation présent dans la Réserve Naturelle de Wavrans, offre des conditions favorables au développement de chaque stade larvaire (17).

Le dectique verrucivore a un régime alimentaire varié, composé d'invertébrés et de végétaux selon la disponibilité alimentaire et le stade de développement (17). Du point de vue de son comportement, le dectique verrucivore est une espèce qui ne vole que très rarement et qui ne se déplace que sur de petites distances (10, 17).

La population du dectique verrucivore fait l'objet d'une surveillance sur les coteaux de Wavrans-sur-l'Aa. Les spécialistes utilisent la technique de « capture-marquage-recapture » ou « CMR ». Il s'agit d'une méthode d'inférence statistique couramment utilisée en écologie pour estimer la taille d'une population animale. Celle-ci est utile lorsqu'il n'est pas possible d'estimer la taille réelle d'une population par comptage direct (10).



Photo 243 : Dectique verrucivore mâle (*Decticus verrucivorus*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, juillet 2021.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 244 : Dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, juillet 2021.
Photographie N. VERDIN.

1.1.2. *Phaneroptera falcata* : le phanéroptère commun

Le phanéroptère commun est une sauterelle de couleur vert pâle, légèrement mouchetée de noir et de roux. Ses antennes et ses ailes sont longues.



Photo 245 : Le phanéroptère commun (*Phaneroptera falcata*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, août 2021. Photographie de N. VERDIN.

2. Les Lépidoptères

2.1.1. *Melanargia galathea* : le demi-deuil

La chenille du demi-deuil se nourrie essentiellement de phléole des prés (*Phleum pratense*), de dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*), de fétuque ovine (*Festuca ovina*), de bromes (*Bromus*) ainsi que d'autres graminées (287).



Photo 246 : Le demi-deuil (*Melanargia galathea*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, juin 2021.
Photographie de N. VERDIN.



Photo 247 : Le demi-deuil (*Melanargia galathea*) sur *Centaurea scabiosa*, RNN de Wavrans-sur-l'Aa, juin 2021.
Photographie N. VERDIN.

2.1.2. *Pyrausta nigrata* : l'ennychie cordelière

L'ennychie cordelière (*Pyrausta nigrata*), petit papillon d'environ quinze centimètres d'envergure, appartient à la famille des *Crambidae*. Ce papillon, de couleur noire à brune, est muni à la fois sur ses ailes antérieures et postérieures d'une large bande postmédiane sinueuse de couleur blanche à crème. L'aile antérieure possède un point cellulaire de couleur crème.

2.1.3. *Pararge aegeria* : le tircis

Le tircis est un papillon relativement simple à reconnaître. Les adultes peuvent être observés de fin février à novembre. Le dessus des ailes est brun foncé avec de nombreuses taches jaune orangé. L'apex des ailes possède un ocelle pupillé de blanc. Trois autres ocelles pupillés de blanc sont également visibles dans la partie marginale de l'aile postérieure. Le dessous des ailes antérieures est identique au-dessus. Le dessous des ailes postérieures est marbré de brun clair avec un arc d'ocelles brun rougeâtre pupillés de jaune dans la partie marginale (288–290).

Le tircis a plusieurs générations par an. L'espèce hiverne au stade de chrysalide ou de chenille. D'avril à mai, les femelles pondent leurs œufs isolément sur différentes espèces de *Poaceae* dont se nourrissent les chenilles, telles que : le dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*), le chiendent (*Agropyron repens*), ou encore le pâturin annuel (*Poa annua*).

L'espèce est relativement présente dans toute l'Europe. Elle est caractéristique des sous-bois. Dans la RNN de Wavrans-sur-l'Aa c'est d'ailleurs dans ce type d'écosystème que l'on peut la repérer.



Photo 248 : L'ennychie cordelière (*Pyrausta nigrata*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, août 2021. Photographie de N. VERDIN.



Photo 249 : Le tircis (*Pararge aegeria*), RNN de Wavrans-sur-l'Aa, mars 2022. Photographie de N. VERDIN.

ANNEXE

AUTORISATION INDIVIDUELLE DE RAMASSAGE DES CHAMPIGNONS N° 4

Pour la période du 1er septembre au 31 décembre 2014, sans tacite reconduction

André LEFRESNE, propriétaire du Bois de Sauvagine (Montillac), autorise :

Nom : Jacques MULOT
Adresse : 8 impasse des Châtaigniers
Tél. : 06 08 30 06 08 Mail : mulot.jacques@aol.fr.

À ramasser les champignons dans le bois de Sauvagine sur la commune de Montillac, moyennant le paiement d'une adhésion de 40 €, en échange de la carte d'autorisation à deux volets, et le respect des conditions énoncées ci-dessous.

Le ramasseur s'engage :

- à respecter les champignons qu'il ne ramasse pas
- à respecter toutes les autres essences et espèces (arbres, arbustes, mousses, animaux...)
- à respecter la réglementation en vigueur
- à respecter les autres utilisateurs autorisés de la forêt : chasseurs, exploitants, gardes.
- à respecter les 3 jours autorisés de ramassage : lundi, mercredi et samedi
- à respecter l'interdit des jours chassés dont le calendrier lui a été communiqué
- à respecter la limite autorisée de 3 kg par jour
- à respecter les horaires de cueillette fixés de 8H30 à la tombée de la nuit
- à respecter la zone privative autour de la maison telle que reportée sur le plan fourni
- à signaler aux cueilleurs sans carte que l'accès et le ramassage leur sont interdits
- à venir avec au maximum un accompagnant
- à ne pas prêter ou louer sa carte
- à porter sur soi la carte les jours de ramassage
- à poser le volet vignette de la carte sur le pare-brise de la voiture les jours de ramassage
- à stationner son véhicule aux endroits autorisés précisés sur le plan remis.

Des contrôles peuvent être faits par la gendarmerie, le garde assermenté ou la garderie de l'ONCFS.

Le titulaire du permis reste seul responsable :

- des accidents qu'il pourrait provoquer à des tiers, à lui-même, à la forêt (attention au feu !) ou qu'il pourrait subir,
- des risques et des dangers auxquels il s'expose en pénétrant en forêt,
- de sa récolte, même infructueuse ou erronée.

Fait à : Montillac
Le propriétaire

Le : 27.08.2014
Le ramasseur

Carte individuelle n°4 - Année 2014
M. MULOT Jacques



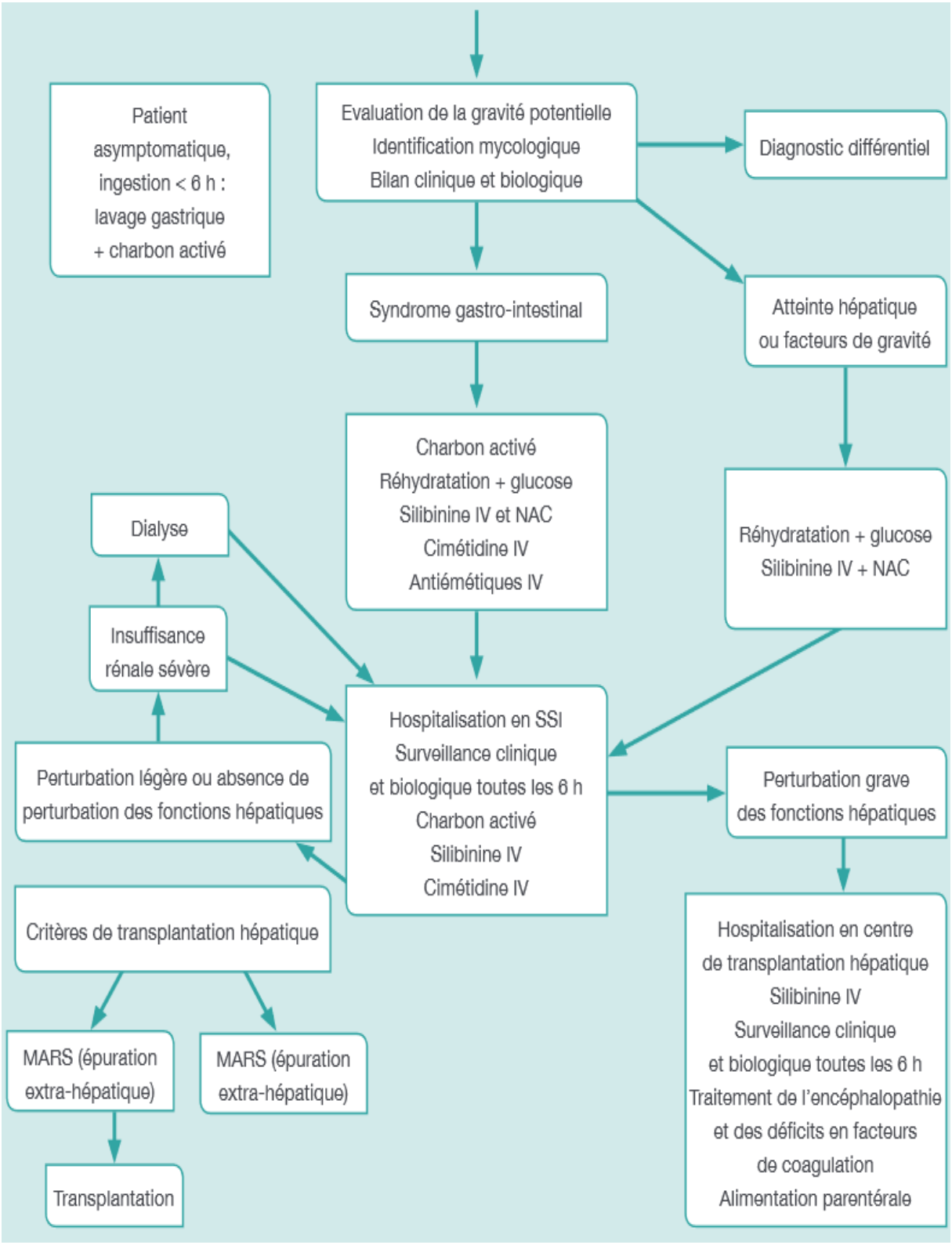
Vignette pare brise - année 2014
M. MULOT Jacques
Véhicule : AD 734 VS



Annexe 1 : Exemple de carte individuelle de ramassage de champignons.
Source : *d'après le livre* (63).

Catégories	Types de question
Délai	• Quand a eu lieu l'ingestion ? • Quel est le délai d'apparition entre l'ingestion et les premiers symptômes ?
Identification	• Quel type de champignon ? • Nombre ? Quantité ? • Différentes espèces ? • Couleur ? • Pied ? • Lamelles ? • Existe-t-il des restes qui pourraient permettre l'identification ? • Dans quel environnement a-t-il été cueilli (sous-bois, forêt) ? • A quel endroit ?
Préparation	• Consommé immédiatement ? Congelé ? Conservé au frigo ? (combien de temps ?) • Comment a-t-il été transporté et conservé ? (sac papier, plastique) • Comment a-t-il été cuisiné ? (cru, cuit, bouilli, l'eau de cuisson a-t-elle été consommée ?) • Est-ce que de l'alcool a été consommé ? Quand par rapport à la consommation des champignons et par rapport à l'apparition des symptômes ?
Entourage	• Est-ce que plusieurs personnes ont consommé les mêmes champignons ? • Sont-elles également malades ? • Est-ce qu'il y a une personne malade qui n'a pas consommé de champignons ?
Antécédents	• Pathologies hépatiques • Consommation chronique d'alcool

Annexe 2 : Exemple d'anamnèse.
Source : tableau d'après (195).



Annexe 3 : Protocole de prise en charge des intoxications aux champignons.
Source : schéma tiré de (197).

SOUS-FAMILLE :	TRIBU :	GENRES PRINCIPAUX :	SOUS-GENRES :	SECTION :	SOUS-SECTION :
Hygrocyboideae	***Hygrocybeae***	***Hygrocybe***	***Hygrocybe***	***Hygrocybe***	*Hygrocybe*
					Macrosporae
				Velosae	*X*
				Pseudofirmae	*X*
				Microsporae	*X*
				Chlorophanae	*X*
			Pseudohygrocybe	***Coccinea***	*Coccinea*
					Siccae
					Squamulosae
				Firmae	*X*
		Hygroaster	X		
	Humidicuteae	***Neohygrocybe***	X	***Neohygrocybe***	X
				Tristes	
		Porpolomopsis	X		
		Humidicutis	X		
		Gliophorus	X	***Gliophorus***	X

SOUS-FAMILLE :	TRIBU :	GENRES PRINCIPAUX :	SOUS-GENRES :	SECTION :	SOUS-SECTION :
				Glutinosae	X
				Unguinosae	X
	Chromosereae	***Chromosera***	***Chromosera***	X	X
			Oreocybe	X	X
			Subomphalia	X	X
		Glioxanthomyces	X		
Hygrophoroideae	***Chrysomphalineae***	***Chrysomphalina***	X		
		Haasiella	X		
		Aeruginospora	X		
	Hygrophoreae	***Hygrophorus***	***Hygrophorus***	***Hygrophorus***	*Hygrophorus*
					Fulventes
				Discoidei	*X*
				Picearum	*X*
			Colorati	***Olivaceoumbrini***	*Olivaceoumbrini*
					Tephroleuci
				Pudorini	*Clitocyboides*

SOUS-FAMILLE :	TRIBU :	GENRES PRINCIPAUX :	SOUS-GENRES :	SECTION :	SOUS-SECTION :
					Pudorini
					Salmonicolores
				Aurei	*Aurei*
					Discolores
			Camarophyllus	***Camarophylli***	*X*
				Chrysodontes	*X*
				Rimosi	*X*
Lichenomphalioideae	***Arrhenieae***	***Acantholichen***	X	X	X
		Cora	X	X	X
		Dictyonema	X	X	X
		Cyphellostereum	X	X	X
		Arrhenia	X	X	X
		Corella	X	X	X
		Eonema	X	X	X
	Lichenomphalieae	***Lichenomphalia***	***Lichenomphalia***	X	X
			Protolichenomphalia	X	X

SOUS-FAMILLE :	TRIBU :	GENRES PRINCIPAUX :	SOUS-GENRES :	SECTION :	SOUS-SECTION :
		Semiomphalina	X	X	X
	Cantharelluleae	***Cantharellula***	X	X	X
		Pseudoarmillariella	X	X	X
Grade des *Cuphophylloïde*	*X*	***Cuphophyllus***	X	***Fornicati***	X
				Adonidum	X
				Cuphophyllus	X
				Virginei	X
		Ampulloclitocybe	X	X	X
		Cantharocybe	X	X	X

Annexe 4 : Classification de la famille des *Hygrophoraceae* en sous-familles, tribus, genres, sous-genres, sections, d'après les études récentes.
Source : tableau réalisé à partir de (210).

Espèces	statut patrimonial	statut trophique	Statut de Liste Rouge
Agaricus gennadii			
Agrocybe vervacti		S	
Auricularia auricula-judae		SL	
Belonidium sulphureum		S	
Bisporella sulfurina		SL	
Bolbitius vitellinus		S	
Camarophyllopsis foetens	D	S	1
Camarophyllopsis phaeophylla	D	S	1
Chromocyphella muscicola		S	
Clavulinopsis corniculata			2
Clitocybe fragrans		S	
Clitocybe graminicola		S	
Clitocybe truncicola (cf.)			
Collybia butyracea		S	
Conocybe antipus			
Conocybe juniana		S	
Conocybe sordida			
Conocybe sp.			
Conocybe subovalis		S	
Coprinus ephemeroides		SC	
Coprinus niveus		SC	
Coprinus stercoreus			
Crepidotus epibryus		SL	
Cuphophyllis ochraceopallidus		S	
Cuphophyllus cereopallidus		S	3
Cuphophyllus colemannianus	C	S	2
Cuphophyllus fuscescens			4
Cuphophyllus virgineus		S	
Dermoloma cuneifolium		S	3
Dermoloma punctipes		S	
Diatrype stigma		SL	
Entoloma bloxamii	P	S	2
Entoloma cinereo-opacum		S	
Entoloma hebes		S	
Entoloma hirtum		S	
Entoloma incanum	C	S	3
Entoloma papillatum		S	2
Entoloma prunuloides var. obscurum		S	
Entoloma rhombisporum		S	2

Espèces	statut patrimonial	statut trophique	Statut de Liste Rouge
Entoloma sericeum		S	
Entoloma turci	C	S	2
Galerina graminea		S	
Galerina vittaeformis		S	
Geoglossum cookeianum	P	S	3
Geoglossum umbratile			4
Gliophorus psittacina		S	
Hebeloma senescens			
Helvella crispa		S	
Helvella sulcata		S	
Hemimycena cucullata		S	
Hemimycena mairei		S	4
Hemimycena tortuosa		SL	
Hygrocybe calciphila	C	S	2
Hygrocybe ceracea		S	4
Hygrocybe cinereifolia		S	
Hygrocybe conica		S	
Hygrocybe konradii		S	4
Hygrocybe insipida			3
Hygrocybe persistens		S	
Hygrocybe streptopus	D	S	1
Hypoxylon howeanum		SL	
Lentaria byssisseda		SL	
Lepista sordida		S	
Melanoleuca atripes		S	
Melanoleuca melaleuca		S	
Melanoleuca polioleuca		S	
Microglossum truncatum		S	? 1
Mycena adscendens		S	
Mycena aetites		S	
Mycena filopes		S	
Mycena flavoalba			
Mycena galericulata		SL	
Mycena pseudopicta		S	2
Panaeolus olivaceus		SC	3
Phellopilus nigrolimitatus		SL	
Pluteus griseopus		S	
Protostropharia luteonitens			0
Protostropharia semiglobata		SC	3
Psathyrella clivensis	D	S	?
Psathyrella conopilus		S	
Psathyrella sp.			
Pseudoclitocybe obbata		S	3

Espèces	statut patrimonial	statut trophique	Statut de Liste Rouge
Psilocybe coprophila		S	
Ramaria gracilis		S	
Ripartites tricholoma		S	
Stereum ochraceoflavum		SL	
Suillus collinitus			5
Tremella mesenterica		S	
Tricholomella constricta			
Tubaria romagnesiana		SL	
Vascellum pratense		S	
Xerula radicata		SL	
Xylaria hypoxylon		SL	
Xylaria polymorpha		SL	

Annexe 5 : Liste globale des espèces recensées durant la période d'étude menée de 2016 à 2017 par P-A Moreau sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes.
Source : tableau tiré de (291).

Espèces	04/11/2001	08/11/2013
Cuphophyllus virgineus	X	X
Entoloma hebes	X	X
Entoloma turci	X	X
Geoglossum cookeianum	X	X
Hygrocybe conica	X	X
Gliophorus psittacina	X	X
Hygrocybe konradii	X	X
Collybia butyracea	X	
Conocybe antipus	X	
Conocybe sordida	X	
Conocybe sp.	X	
Coprinus ephemeroides	X	
Coprinus stercoreus	X	
Cuphophyllus fuscescens	X	
Psathyrella sp.	X	
Auricularia auricula-judae		X
Camarophyllopsis foetens		X
Camarophyllopsis phaeophylla		X
Clavulinopsis corniculata		X
Coprinus niveus		X
Crepidotus epibryus		X
Cuphophyllus colemannianus		X
Dermoloma cuneifolium		X
Entoloma bloxamii		X
Entoloma hirtum		X
Entoloma incanum		X
Entoloma papillatum		X
Entoloma rhombisporum		X
Entoloma sericeum		X
Helvella crispa		X
Helvella sulcata		X
Hemimycena mairei		X
Hygrocybe calciphila		X
Lepista sordida		X
Melanoleuca melaleuca		X
Mycena adscendens		X
Mycena filopes		X
Mycena galericulata		X
Psathyrella clivensis		X
Psathyrella conopilus		X
Tubaria romagnesiana		X
Xerula radicata		X
Xylaria polymorpha		X

Annexe 6 : Liste des espèces recensées par la SMNF sur le site de la RNN de Wavrans-sur-l'Aa et des coteaux d'Elnes lors des sorties effectuées en 2001 et 2013.
Source : tableau tiré de (291).

Glossaire :

Abiotique (adj.) : Se dit d'un facteur lié au milieu, indépendant des êtres vivants.

Acanthocyte (n.) : Extrémité hyphale dendroïde et incrustée portant une masse stellée d'aiguilles pointues et de branches cristallines. Elles sont situées sur le mycélium et à la base du pied des *Stropharia*.

Acaule (adj.) : Se dit d'une tige lorsqu'elle est courte voire inexistante. Le pédoncule de l'inflorescence ou le pédicelle de la fleur apparaissent de ce fait juste au-dessus de la rosette basale de feuilles.

Acéculé (adj.) Relatif aux mots « aiguille », « aiguillon ».

Acrophysalide (n.) : Article terminal turgescent, solitaire, parfois en chaînette, ayant la forme d'un bâton de baseball, provenant de l'apex d'une hyphe simple.

Actinomorphe (adj.) : Se dit d'une fleur dont la disposition des pièces florales est affectée par une symétrie radiale autour d'un axe (disposition en rayons autour d'un axe). Le terme zygomorphe désigne le contraire de cet adjectif.

Aculéolé (adj.) : Légèrement épineux et aigu. Se dit des hyménophores munis de petites pointes ou d'aiguillons, des ornements, pointus ou dressés comme de longues épines.

Acuminé (adj.) : Atténué en un point, pointu. Terminé en pointe allongée. Se dit des extrémités, des lames, des cystides.

Adaxial (adj.) : Dirigé vers l'axe ou la ligne centrale.

Adaxialement (adj.) : Dirigé vers l'axe ou la ligne centrale.

Adné (adj.) : Solidement attaché, difficile à séparer, à détacher. Se dit des lames ou des tubes reliés au pied sur la plus grande partie de leur hauteur, des revêtements du chapeau et des ornements non détachables de la chair.

Adnexé (adj.) : Étroitement adné ou attaché. Se dit des lames, tubes un peu adnés voire attenants, sublibres.

Aérifère (adj.) : Enfermant de l'air. Se dit des paraphyses sur les veines de certaines *Tuberales*, des hyphes dont les espaces sont occupés par de l'air.

Alternes (adj.) : Se dit d'organes, bien souvent à propos des feuilles, qui s'insèrent à des niveaux différents sur une tige ou sur un rameau.

Alutacé (adj.) : 1) De la couleur du cuir, souvent rapporté comme semblable à isabelline. Couleur se rapprochant du jaunâtre, brun jaunâtre terne et pâle. 2) Ayant la texture du cuir mou

Amarescente (adj.) : À saveur légèrement amère, devenant amère après mastication.

Amphipathique (adj.) : Espèce chimique, que ce soit un ion ou une molécule, ayant pour spécificité de posséder une partie hydrophile (qui absorbe l'eau) et une partie hydrophobe (qui rejette l'eau).

Amygdaliforme (adj.) : En forme d'amande (= amygdaloïde).

Amyloïde (adj.) : Se dit d'une réaction chimique effectuée avec une solution iodée, IKI, Lugol ou réactif de Melzer, comme avec l'amidon, montrant une coloration bleu-gris-noir d'un tissu ou d'un élément microscopique.

Anaérobie (Adj) : Se dit d'un organisme qui se développe uniquement en l'absence d'oxygène. Se dit également d'un milieu dépourvu d'oxygène.

Anamorphe (adj.) : Forme ou stade asexué d'un champignon ou qualificatif de cette structure ne se reproduisant souvent que par des conidies et ainsi dit mitosporique, mais pouvant aussi être sclérotial.

Anastomosé (adj.) : Réunie par des anastomoses (liaison, plis ou veine entre lames ou lamelles, entre hyphes ou entre ornements sporiques) ; si les anastomoses sont nombreuses, on a une sorte de vague réseau étiré. Se dit de lamelles ou replis reliés entre eux par des plis transversaux.

Andains (n.) : Entassements linéaires des rémanents, des souches ou autres matériaux liés à la coupe forestière.

Annuliforme (adj.) : En forme d'anneau.

Anthère (n.) : Partie de l'étamine contenant le pollen.

Anthropogène (n.) : Relatif à ce qui est créé par l'activité de l'être humain.

Anurie (n.) Absence d'élimination de l'urine de l'organisme.

Apatite (n.) : Phosphate de calcium naturel, répandu notamment dans les roches éruptives.

Apical (adj.) : Qui est au sommet, à la pointe (d'un organe, d'une cellule, etc.).

Apicule (n.) : *Voir* appendice hilaire.

Appendice hilaire (n.) : Petite projection ou appendice sporal pointu réunissant la base de la spore au stérigmate de la baside ou situé à une ou aux deux extrémités de certaines ascospores.

Appendiculé (adj.) : Muni d'appendice(s). Se dit de la marge des chapeaux ayant des restes de voile accrochés et pendants.

Apprimé (adj.) : Étroitement appliqué, attaché sur la surface, le support, sans y être soudé. Se dit des sporophores, des ornements.

Aréole (n.) : Petites portions polygonales qui ensemble forment le thalle aérolé.

Armille (n.) : Anneau engainant longuement le pied de la base vers le haut comme un manchon, une chaussette, et s'épanouissant en une collerette.

ARN polymérase 2 (n.) : Est une enzyme réalisant l'étape de transcription. Elle permet de synthétiser un ARN messager à partir d'un brin d'ADN complémentaire. Cette ARNm permet par la suite de créer les protéines lors de l'étape de traduction.

Arqué (adj.) En forme d'arc. Courbé comme un arc. Se dit des pieds plus ou moins courbés, des lames décurrentes dont les arêtes ont un profil concave.

Arqué-décurrent (adj.) : Se dit des lames courbées-concaves et descendantes sur le pied.

Arthropode (n.) Animal protostomien, à squelette externe chitineux, dont le corps est annelé et les membres ou appendices composés d'articles, et comprenant plus de la moitié des espèces animales (crustacés, myriapodes, insectes, arachnides).

Articulé (adj.) : Formé de plusieurs articles qui se déboîtent. Se dit de chacune des cellules hyphales séparées par des septa. Se dit des pieds qui se séparent du chapeau par une cassure nette.

Aryens (n.) : Peuples indo-européens qui s'établirent dès la fin du 3e millénaire sur le plateau iranien et qui, vers 1500 Av J-C commencèrent à pénétrer dans le Penjab où ils fondèrent la civilisation indienne et se donnèrent eux-mêmes le nom d'ârya.

Ascendant (adj.) : Élevé vers le haut, se redressant de l'horizontal vers le vertical. Se dit des organes couchés à leur base qui se redressent, des lames dont l'arête, en se rapprochant du pied, prennent une direction de plus en plus redressée, des anneaux remontants ou évasés vers l'apex du pied depuis le point d'attache.

Ascogone (n.) : Gamétange femelle recevant les noyaux de l'anthéricie chez de nombreux *Ascomycotina*.

Ascomycètes (n.) : Constituent un vaste embranchement de champignons supérieurs. Ils sont caractérisés par la formation des spores à l'intérieur de cellules spécialisées nommées asques.

Asque (n.) : Cellule plus ou moins en forme de sac contenant les spores (ascospores) chez les *Ascomycota*.

Aubier (n.) : Partie de cellules vivantes se trouvant entre le duramen et le cambium et qui possèdent les vaisseaux conducteurs de la sève brute.

Autoïque (adj.) :
Autoxènes (adj.) : Se dit des rouilles (*Uredinales*) qui complètent le cycle de vie sur un hôte unique.

Autotrophe (adj.) : Capable de synthétiser ses propres composés énergétiques riches en carbone à partir des composés inorganiques du sol et de l'atmosphère. Organisme utilisant le carbone inorganique en tant que seule source de carbone cellulaire.

Balivage (n.) : Technique qui consiste à repérer et sélectionner les plus beaux arbres, les baliveaux, afin de favoriser leur croissance le plus souvent par éclaircie. Le balivage est une technique d'éclaircie ne s'appliquant qu'au taillis.

Baside (n.) : Cellule sur laquelle naissent les spores (basidiospores chez les *Basidiomycota*).

Basidiole (n.) : Baside immature ou avortée, de forme similaire et de taille plus petite, binucléée en méiose, sans stérigmates ni spores. Se dit des basides stériles.

Basidiomycète (n.) : Constituent un vaste embranchement de champignons qui produisent leurs spores sur des cellules spécialisées appelées basides.

Becqué (adj.) : Terminé par un rétrécissement allongé et plus ou moins aigu à l'apex, comme un bec.

Bio accumulateur (n.) : Capacité à accumuler des substances toxiques comme des métaux lourds.

Biofilm (n.) : Les biofilms bactériens sont des amas structurés de cellules bactériennes enrobés d'une matrice polymérique et attachés à une surface.

Biomasse (n.) : Désigne l'ensemble des matières organiques d'origine végétale, animale, bactérienne ou fongique pouvant devenir des sources d'énergies.

Bioremédiation (n.) : On parle chez le champignon de mycoremédiation. Elle désigne sa capacité à décomposer des substances toxiques comme des produits chimiques induisant un assainissement du milieu.

Biotique (adj.) : Liés aux êtres vivants (opposé à *abiotique*).

Bistre (adj.) De couleur de la suie détrempée, brun grisâtre à brun noirâtre teinté de jaunâtre.

Biternée (adj.) : Qualifie une feuille deux fois ternée.

Bituniqué (adj.) : Ayant deux tuniques, deux parois, dont la paroi est double.

Bois de cœur (n.) : Appelé « bois parfait » ou duramen. C'est la partie interne du bois correspondant aux zones d'accroissements les plus anciennes. Constitué uniquement de cellules mortes. Il n'a plus de rôle physiologique mais seulement de soutien.

Bractée (n.) : Feuille modifiée insérée à la base d'une fleur, ou à la base d'un pédicelle floral, ou encore à la base d'un pédoncule d'une inflorescence.

Bryophyte (n.) : Végétal cryptogame non vasculaire tel que les mousses, les hépatiques.

Bulbe (n.) Extrémité brusquement renflée. Se dit des pieds ayant un renflement plus ou moins prononcé à la base, des cystides ayant un renflement brusque et accusé.

Bulbe marginé (n.) : Bulbe avec un bord circulaire.

Bulbilleux (adj.) : Se dit des pieds munis d'un petit bulbe peu distinct.

Cal (n.) : Amincissement ou bouchon sans évidement, correspondant à une simple modification de la paroi sporale. Tissu de cicatrisation qui se forme en réaction à une blessure.
Se dit d'une zone sporale à paroi mince et convexe au bout apical.

Calice (n.) : Ensemble des sépales qui forme l'enveloppe externe du bouton floral.

Cambium (n.) : Est le tissu végétal marquant la limite entre le bois (xylème secondaire), et le liber (phloème secondaire). Il correspond au tissu de croissance de l'arbre.

Campanulé (adj.) : En forme de clochette, parabolique et obtusément mamelonné.

Canaux transmembranaires (n.) : Sont des pores situés dans une bicouche lipidique. Ils traversent la membrane pour relier le cytoplasme au milieux extracellulaire. Les canaux effectuent les transports passifs. Certains canaux sont toujours ouverts, d'autres peuvent s'ouvrir et se fermer selon certaines conditions et le type de canal. Le déplacement se fait selon le gradient de concentration et jamais contre celui-ci.

Cannelé (adj.) : Marqué de cannelures. Se dit surtout des marges piléiques, des pieds, des spores. *Voir* cannelure.

Cannelure (n.) : Rainure, sillon plus ou moins large en relief assez profond, en creux, parallèle à d'autres, assez régulièrement disposé, alternant régulièrement avec des côtes.

Capité (adj.) : Ayant ou formant une tête. Dont l'extrémité est brusquement dilatée en tête arrondie. Se dit des cystides effilées et pourvues d'un bouton à l'apex.

Capitule (n.) : Petite tête.

Carbonifère (n.) : Période entre le dévonien et le permien appartenant au système paléozoïque supérieur et durant 65 Ma. Cette période est caractérisée par la richesse en végétaux des sédiments continentaux qui ont donné la houille.

Carène (n.) : La carène forme l'ensemble plus ou moins soudé des deux pétales inférieurs des fleurs de *Fabaceae* de la sous-famille des *Faboideae*.

Carie (n.) : Pourriture, décomposition du bois par les champignons.

Carminophile (adj.) : Se colorant fortement au carmin acétique ou acéto-ferrique. Se dit surtout des granulations de certaines basides. *Voir* sidérophile.

Carpelle (n.) : Pièce florale à fonction féminine dérivant par modification d'une feuille et formée de l'ovaire contenant les ovules, du style et du stigmate.

Caulocutis, Caulopellis (n.) : Revêtement du pied, du stipe.

Caulocystide (n.) : Cystide située sur le revêtement du pied.

Cauloparaphyse (n.) : Paraphyse se situant sur le stipe.

Caverneux (adj.) Creusé de cavernes ou de cavités irrégulières, séparées. Se dit des pieds ayant une ou plusieurs poches internes vides dont la forme est irrégulière, visible en coupe.

Cellulose (n.) : La cellulose est un glucide constitué d'une chaîne linéaire de molécules de D-glucose et est l'un des principale constituant de la paroi des cellules végétales.

Céphalodie (n.) (en lichénologie) : Petite formation délimitée en forme de galle à l'intérieur du thalle, d'excroissance ou de verrue à la surface, contenant le photosymbionte secondaire différent du photosymbionte primaire (souvent une algue) qui domine dans le thalle des cyanolichens. Les céphalodies contiennent généralement des cyanobactéries (78, 186).

Céracé (adj.) : Cireux, ayant la consistance ou le toucher de la cire, un peu dur, mat et uni.

Cespiteux (adj.) : Formant une touffe serrée. Se dit des sporophores plus ou moins étroitement accolés, partant d'une même base.

Chaméphytes (n.) : Forme biologique concernant des plantes herbacées ou sous-arbrisseaux dont les bourgeons hivernaux sont situés à une faible distance du sol et peuvent donc, en région froide, être protégés par la couche de neige.

Charnu (adj.) : Qui comporte beaucoup de chair, dont la chair est épaisse.

Cheilocystide (n.) : Type de cystide située sur l'arête des lames et des tubes.

Chitine (n.) : C'est un polysaccharide azoté ayant la propriété d'être dure, solide et imperméable. Il recouvre le corps des arthropodes et compose la paroi des cellules fongiques.

Chrysocystide (n.) : Cystide à inclusion amorphe sur la partie la plus large, virant plus ou moins intensément au jaune réfringent en alcali, KOH ou NH4OH, et en bleu au Bleu coton lactophénol, de forme caractéristique, clavée, fusiforme-clavée ou clavée-mucronée.

Cilié (adj.) : Muni, frangé de cils.

Cils (n.) (en lichénologie) : Formation filiforme, de teinte habituellement sombre par rapport à la couleur du thalle, visible à l'œil nu, constituée par les prolongements de plusieurs hyphes accolées, se trouve généralement sur les bords du thalle mais peut être disséminée à sa surface. Lorsque les cils sont épais et rigides, on les nommes spinules (186).

Cinéré (adj.) : Relatifs au mot « cendre ». Une couleur cinérée est une couleur cendrée.

Circiné (adj.) : Enroulé ou presque, comme une crosse.

Cirrhe (n.) : Gelée ou mucus enrobant les conidies, lorsqu'elle est émise au niveau de l'ostiole.

Citriforme (adj.) : En forme de citron. Plus ou moins ellipsoïde et légèrement étiré aux extrémités. Se dit des spores ovoïdes à bouts légèrement étirés.

Classification phylogénétique (n.) : Est une forme de classification des êtres vivants qui repose sur leur phylogénie. Celle-ci repose sur l'étude des liens de

parenté entre les êtres vivants et ceux qui ont disparu. Elle permet de reconstituer l'évolution du monde du vivant.

Clavé (adj.) : En forme de massue. Progressivement renflé vers la base ou vers l'apex. Se dit des sporophores, des pieds, des cystides.

Claviforme (adj.) : Clavé.

Cléistothèce (n.) : Ascome microscopique définitivement clos, dont les asques sont arrangés irrégulièrement à l'intérieur et le péridium se déchire de manière irrégulière à maturité pour libérer les ascospores.

Cocardé (adj.) : Présentant des couleurs différentes, disposées en deux ou trois zones concentriques.

Coenocytique (adj.) À nombreux noyaux dans une même unité cytoplasmique. Se dit des hyphes multinucléés sans septa transverses.

Coma urémique (n.) : Coma qui constitue la complication majeure d'une augmentation très importante de l'urée sanguine (insuffisance rénale).

Commensal (n.) : Micro-organisme qui est l'hôte habituel d'un organisme sans lui causer de dommage.

Communauté végétale (n.) : C'est une formation végétale composée d'individus de plusieurs espèces qui sont en interaction avec des individus de mêmes espèces ainsi qu'avec des individus d'espèces différentes.

Concolore (adj.) : De la même couleur qu'une structure déjà décrite. De couleur uniforme.

Conductance stomatique (n.) : Est la mesure du flux de vapeur d'eau sortant d'une feuille à travers les stomates.

Congophile (adj.) : Ayant une affinité pour la coloration du rouge Congo, en microscopie.

Congophobe (adj.) : Repoussant la coloration par le rouge Congo, en microscopie.

Conidie (n.) : (= conidospore, mitospore) Spore asexuée (ne naissant pas sur une baside ou dans un asque) permettant une

reproduction végétative appelée le « stade conidien ». On parle aussi de spores « secondaires ».

Conidiome (n.) :
(= conidiomale) (adj.) : Toute structure multihyphale produisant des conidies, acervule, pycnide, sporodochie, synnema. Groupement de conidiophores à l'intérieur d'un conceptacle ou à la surface d'un réceptacle.

Conné (adj.) : Né avec d'autres, soudé à d'autres avec lesquels il est né. Réuni par deux ou par quelques individus à la base dès la naissance. Se dit des sporophores, des lames ou des pieds soudés sur une base commune.

Contexte (n.) : Chair, tissu ou trame interne des champignons à chapeau, excluant les revêtements et l'hyménophore.

Contourné (adj.) : Ayant des courbes ou des contre-courbes.

Convexe (adj.) : À surface bombée à sphérique vers l'extérieur. Courbé, arrondi et régulièrement plus élevé au centre. Se dit des chapeaux à bord plus bas que le centre, de l'arête des spores arrondie vers le bas, comme l'extérieur d'un cercle.

Coralloïde (adj.) : Ayant l'aspect ou la consistance du corail.

Cordiforme (adj.) : Se dit d'un organe en forme de cœur.

Coriace Ayant la consistance et l'aspect du cuir. Tenace, résistant, assez dur et flexible.

Corolle (n.) : Ensemble des pétales d'une fleur.

Cortex (n.) : Couche entre l'épiderme et l'endoderme racinaire, dite parenchyme cortical (ou cortex) qui est composée généralement de plusieurs couches de cellules peu différenciées et dans laquelle s'installeront les hyphes du champignon mycorhizien.

Cortine (n.) : Voile partiel en toile d'araignée, formé de filaments individualisés et visibles reliant la marge du chapeau au pied.

Coupe rase (n.) : Technique de coupe utilisée en sylviculture qui est unique et non progressive. Elle consiste à couper en une seule fois les arbres de même âge ayant poussé en même temps et sans

que les jeunes pousses soient encore installées. On parle parfois de coupe à blanc.

Couverture végétale (n.) : Désigne la végétation, toutes strates confondues, recouvrant dans un espace donné, le sol de manière permanente ou temporaire.

Craquelé (adj.) : Ayant des craquelures (petite fissure divisant irrégulièrement une surface). Profondément fendu, crevassé, aréolé.

Crénelé (adj.) : Légèrement créné qui signifie être muni de crénelures, sur les bords. Bordé de crénelures qui sont des dentelures espacées irrégulièrement et plus ou moins obtuses. Se dit de la marge des chapeaux, de l'arête des lames, des tubes.

Cristulé (adj.) Orné de cristules qui sont de petites crêtes.

Cuesta (n.) : Est une forme de relief dissymétrique dégagée dans une structure de résistance contrastée, superposant une couche résistante à une couche tendre. L'abrupt ou talus à profil concave en pente raide constitue le front de la cuesta (couche tendre), tandis que le plateau incliné en pente douce correspond au revers (couche résistante affleurante).

Cuticule (n.) Couche superficielle du chapeau, appelée également revêtement piléique ou pileipellis.

Cutis (n.) : Se dit d'un pellis dont les hyphes sont régulières, subparallèles, gonflées ou non et souvent disposées radialement.

Cyanidique (adj.) : En rapport au cyanure.

Cyanophile (adj.) : Qualifie une réaction distinctement colorée en bleu par le Bleu coton, le Bleu lactique ou le Bleu de méthyle, et dont les parois cellulaires absorbent fortement ce colorant bleu. Se dit des parois des hyphes, des spores, des cystides, etc.

Cylindracé (adj.) : Plus ou moins cylindrique.

Cyphelle (n.) (en lichénologie): Est une petite dépression cortiquée (donc du cortex), en forme de coupe et au contour arrondi, parfois en fentes ou en réseaux à la face inférieure du thalle des lichens. De la couleur de la médulle du thalle.

Cystide (n.) : Articles d'hyphes terminaux, spécialisés et stériles qu'on retrouve dans le basidiome de plusieurs hyménomycètes.

Débardage (n.) : Transport des bois après abatage et façonnage depuis le lieu où ils ont été abattus jusqu'en bordure d'une voie carrossable.

Décurrent (adj.) : Présentant une décurrence. Se dit des éléments de l'hyménophore se prolongeant ou descendant sur le pied, lames, tubes, aiguillons.

Décurrent en dent (adj.) : Décurrent seulement par la partie étroite terminale. Se dit des lames, des tubes ou des aiguillons qui descendent sur le pied par une petite portion basale, étant brusquement coudée en une sorte de dent ou d'onglet presque individualisé.

Dédaléen (adj.) : De contour allongé, irrégulièrement lobé et sinueux. Se dit des pores. Synonyme de labyrinthiforme, labyrinthique.

Défoliateur (n.) : Insecte adulte ou au stade larvaire comme une chenille de papillon, qui enlève tout ou une partie des feuilles d'une plante.

Déliquescent (adj.) : Se dissolvant en un fluide ou un liquide, se liquéfiant. En voie de liquéfaction. Se dit des lames et des chapeaux des coprins qui se liquéfient en une encre noire à maturité.

Denticulé (adj.) : Bordé de denticules qui sont de fines dents, de petites projections ou pointes plus ou moins régulières en forme de dent. Légèrement denté.

Dépressage (n.) : Opération en sylviculture consistant à sélectionner un nombre de jeunes sujets, à supprimer dans un peuplement dense afin de favoriser le développement en diamètre du tronc des arbres restants.

Dépression hilaire (n.) :
Plage hilaire (n.) :
Plage supra-apiculaire (n.) : Plage située au-dessus de l'appendice hilaire, sur la face ventrale de la spore pouvant apparaître comme une tache ou une absence de pigment ou d'ornementation.

Déprimé (adj.) : Plus ou moins creux, affaissé, enfoncé. Se dit des chapeaux un peu creusés vers le centre, ayant la partie centrale plus basse que la marge, des lames ou des tubes creusés autour du pied, des bulbes un peu aplatis.

Dévonien (n.) : Situé entre le silurien et le carbonifère, le dévonien constitue une période transitoire de l'ère primaire d'une durée de 50 Ma.

Dextrinoïde (adj.) : 1) Se dit d'un corps réagissant par un changement de teinte brun-rouge ou rougeâtre au contact d'une solution iodée (appelée Lugol ou Melzer), comme le glycogène et l'amidon. 2) Qualifie une réaction chimique effectuée avec une solution iodée (Lugol ou réactif de Melzer), montrant la coloration brun rougeâtre à brun vineux d'un tissu ou d'un élément microscopique fongique : chair, paroi cellulaire, ornementation sporale, etc.

Dicaryotique (adj.) : Ayant deux noyaux indépendants, mais sexuellement compatibles dans chaque cellule ou compartiment.

Dimidié (adj.) : Se dit d'un organe dont la moitié n'est pas développée, réduit de moitié, ne s'étant développé qu'à demi. Se dit des chapeaux en demi-cercle attachés latéralement au support.

Diverticulé (adj.) : Qui possède des diverticules qui sont de petites excroissances ou appendices souvent creuses.

Dolipore (n.) : Appareil sporal complexe, en forme de baril et à bords renflés, situé au centre du septum transversal des hyphes de la plupart des basidiomycètes dicaryotiques et contrôlé par une structure hémisphérique, le parenthésome.

Duveteux (adj.) : Couvert d'un duvet, finement velouté. Se dit des revêtements.

Dynamique végétale (n.) : Phénomène par lequel différentes plantes vont se succéder à un même endroit au cours du temps, en fonction des conditions du milieu, et du type de sol.

Dyspnée (n.) : Essoufflement, difficulté à la respiration.

Écailleux (adj.) : Couvert d'écailles correspondant à de petites plaques, de pellicules de formes diverses, dressées ou appliquées sur les revêtements, membraneuses ou cotonneuses, provenant de déchirures de la chair ou des surfaces.

Échancré (adj.) : Présentant une sorte d'encoche profonde sur le bord. Se dit des lames portant une petite échancrure près du pied. Séparé par une gorge. Se dit des lames dont l'arête dessine

une brusque concavité immédiatement avant de s'insérer sur le pied.

Édaphique (adj.) : Qui concerne les relations entre les végétaux et leurs substrats. Se dit d'un facteur inerte agissant sur les plantes. Relatif au sol (de Foucault).

Ellipsoïde (adj.) (= ellipsoïdal (adj.) : Utilisé comme synonyme d'elliptique.

Elliptique (adj.) : En forme d'ellipse, dont toutes les coupes optiques sont des ellipses. Dont les côtés sont courbes et les extrémités arrondies, la plus grande largeur se trouvant au milieu. Se dit des cellules, des spores, des conidies, des cystides dont le contour suit une courbe continue.

Emarginé (adj.) : (= Echancrée). Lames présentant une entaille juste avant leur insertion sur le pied. L'ensemble de ces entailles prend la forme d'une rigole circulaire. Les hébélomes, entolomes et tricholomes ont des lames émarginées. Autrement dit : se dit des lames présentant une sorte d'échancrure, d'encoche arrondie, près du pied. Ayant une petite dépression sur la marge.

Embrassant (adj.) : Se dit d'un organe sans pédoncule, sans pétiole ou encore sans pédicelle et qui englobe la tige. Ex : Une feuille embrassante est donc une feuille dont le limbe est directement fixé à la tige et qui entoure plus ou moins la tige.

Endocytose (n.) : Correspond à la pénétration dans la cellule de matériel extérieur à la cellule via l'invagination de la membrane plasmique qui forme à terme une vésicule contenant se matériel et l'isolant du cytoplasme.

Endomycorhize (n.) : Type d'association symbiotique du mycélium d'un champignon et des racines d'un arbre ou d'une plante à fleurs.

Epicutis (n.) : Zone la plus externe du revêtement. *Voir* Suprapellis.

Épiphyte (adj.) : Croissant sur une plante sans qu'il y ait de relation trophique entre les deux organismes, ni parasitisme.

Épithélioïde (adj.) : De la même forme que l'épithélium.

Épithélium (n.) : Type de pileipellis celluleux à sub-celluleux à plus d'une couche de profondeur, avec couche superficielle formée de

cellules ± isodiamétriques - l'aspect macroscopique correspond à crevassé, mat, micacé, papyracé, ridé.

Érodé (adj.) : Rongé, partiellement usé et apparaissant déchiré, usé irrégulièrement. Dont la surface est rongée et qui laisse apparaître les structures sous-jacentes. Se dit de la marge des chapeaux ou de l'arête des lames irrégulièrement usées, comme finement rongées.

Espèce parapluie (n.) : Une espèce parapluie ou espèce paravent désigne, en écologie une espèce dont l'étendue du territoire permet la protection d'un grand nombre d'autres espèces si celle-ci est protégée.

Étranglé (adj.) : Ayant un ou plusieurs rétrécissements. Se dit des hyphes présentant des resserrements sur certains points de leur longueur.

Eumycète (n.) : Eumycètes auxquels appartiennent les phyla *Chytridiomycota*, *Zygomycota* et *Dikarya*. Terme ancien pour vrai champignon.

Eutrophisation (n) : Désigne un processus d'accumulation des nutriments, principalement l'azote et le phosphore, dans un écosystème donné. Ceci se traduit par une modification progressive des équilibres biologiques de l'écosystème concerné. On parle de milieu « eutrophe » pour un milieu riche en nutriments.

Exocyste (n.) : Est un complexe protéique impliqué dans le trafic des vésicules, en particulier l'attache et le ciblage spatial des vésicules à la membrane plasmique avant la fusion des vésicules.

Fasciculé (adj.) : Réuni en touffe, rassemblé en faisceau par le pied. Se dit des sporophores dont les pieds paraissent accolés en faisceau sur une certaine hauteur, sans être vraiment soudés.

Fascicule (n.) : Groupe d'organes réunis en faisceau. Petit faisceau.

Fendu (adj.) : Divisé par des fentes linéaires.

Festonné (adj.) : Muni de festons, de bordures crénelées arrondies. Se dit des marges piléiques ondulées ou bordées de dentelures larges.

Feutré (adj.) : Ayant l'aspect du feutre. Fortement et densément fibrilleux. Se dit d'une surface essentiellement mate, à cause de poils

fins, courts, mous-flexueux, serrés, non isolés, mais aplatis les uns sur les autres en tous sens, de façon à former un revêtement enchevêtré et apprimé, sans éléments individualisables.

Feutré (adj.) : Ayant l'aspect du feutre. Fortement et densément fibrilleux. Se dit d'une surface essentiellement mate, à cause de poils fins, courts, mous-flexueux, serrés, non isolés, mais aplatis les uns sur les autres en tous sens, de façon à former un revêtement enchevêtré et apprimé, sans éléments individualisables.

Fibreux (adj.) : Formé de fibres. Ayant une consistance assez tenace. Se dit de la chair formée de fibres assemblées longitudinalement, de consistance plutôt résistante, un peu tenace, nullement fragile.

Fibrille (n.) (en lichénologie) : Filament court et très fin plus ou moins couché sur la surface qui le porte, concolore au thalle. Contient des hyphes et des algues augmentant de manière significative la surface photo synthétisante (186).
Petite fibre ou filament très fin plus ou moins apprimé en surface.

Fibrilleux (adj.) : Se dit couvert de fibrilles. Se dit des revêtements ornés de fins filaments ou de cordons hyphaux macroscopiques, apprimés ou innés, plus ou moins parallèles, compacts ou dispersés.

Filet (n.) : Partie amincie d'une étamine portant l'anthère.

Fimbrié (adj.) : Finement frangé, bordé de longs poils dressés situés dans un même plan. Découpé en éléments fins et irréguliers. Se dit de la marge des chapeaux, de l'arête des lames ou des pores découpés en franges très étroites.

Fissible (adj.) : Qui tend à se fendre, à se fragmenter.

Fissile (n.) : Se fendant selon l'axe radial, capable de fendre. Se rompant facilement, rapidement. Se dit des lames se fendant en deux feuillets dans les sens de la longueur, de la marge du chapeau tendant à se fendiller radialement, du pied se défaisant longitudinalement.

Fistuleux (adj.) : Creusé d'une fistule. Traversé par un canal. Se dit du pied percé d'un étroit canal axial, vide comme un petit tube.

Flabelliforme (adj.) : En forme d'éventail, de languette plus ou moins spatulée. S'atténuant en une base étroite latérale. Se dit des sporophores, des chapeaux dont la forme rappelle un éventail, s'élargissant en continu depuis une base étroite latérale.

Flexueux (adj.) : Ondulé, ondulant, de contour onduleux. Courbé en différents sens, plusieurs fois. Se dit des pieds, des marges piléiques, des hyphes, des poils, etc.

Floconneux (adj.) :
= Floculeux (adj.) : Garni de flocons. Ayant l'aspect d'un flocon cotonneux, touffu comme une balle de coton. Se dit des restes de voile universel, généralement labiles, des pieds ornés de grains mous et tendres.

Flou de bougé (n.) : Terme technique lié à la photographie. Le flou de bougé est le flou produit par le mouvement de l'objectif pendant l'exposition. Il ne doit pas être confondu avec le flou cinétique, lequel est induit par le mouvement du sujet photographié.

Fouré (n) : En écologie, désigne une végétation dominée par des arbustes de taille variable, d'aspect dense et enchevêtré.

Fructicée (n) : Formation végétale constituée par des végétaux ligneux bas (arbustes, arbrisseaux, buissons).

Fuligineux (adj.) : De la couleur de la suie, gris noirâtre à noir brunâtre. D'une teinte sombre, entre gris-brun foncé et noirâtre.

Furqué (adj.) : Fourchu.

Fuscescent (adj.) : Devenant d'un brun obscur, brun grisâtre à noir de fumée.

Fusiforme (adj.) : En forme de fuseau. Se dit des sporophores, des pieds, des spores, des cystides un peu semblables à un fuseau, les deux bouts étant effilés.

Fusoïde (adj.) : *Voir* fusiforme.

Futaie (n.) : Bois ou forêt dont les arbres adultes de grande dimension sont issus de semis ou de plantation destinée dans un but d'exploitation.

Gélifié, gélatinisé (adj.) : Transformé en un corps ayant l'aspect de la gélatine, la gelée, impliquant un changement d'état. Entouré d'une

matrice gélatineuse. Se dit d'un revêtement dont les hyphes sont dispersées dans une substance gélatineuse.

Géophyte (adj) : Une plante géophyte est une plante vivace dont les organes permettant de passer la mauvaise saison sont enfouis dans les sols. Ce type de plante est donc invisible pendant la mauvaise saison : sécheresse ou hiver. La plante est donc invisible pendant quelques mois de son cycle annuel. En saison favorable la plante se développe et produit ses organes aériens.

Géotropisme (n.) : Propriété d'un organisme vivant de pousser verticalement sous l'influence de la gravité terrestre. Propriété de prendre en tout ou en partie une direction donnée par rapport au sol, sous l'action de la pesanteur.

Givré (adj.) : Ayant l'apparence du givre, comme couvert de frimas.

Glabre (adj.) : Dépourvu de poils, aussi courts soient-ils.

Glabrescent (adj.) : Devenant glabre ou presque, subglabre. Presque glabre ou très faiblement duveteux.

Gleba (n.) : Masse charnue contenant les spores, enfermée dans le péridium des champignons gastéroïdes et des *Tuberales*. Couche visqueuse exposée sur le réceptacle des *Phallaceae*.

Globuleux (adj.) : En forme de globe, de globule, presque sphérique, plutôt arrondi.

Glume (n) : Enveloppe de l'épillet des graminées.

Glutineux (adj.) : Couvert de gluten, gluant, très visqueux. Se dit des revêtements recouverts d'une pellicule très visqueuse et molle, parfois assez épaisse, formant même des gouttelettes pendantes à l'humidité.

Gracile (adj.) : Grêle, élancé, fluet, gracieux.

Graminée (n.) Toute plante appartenant à la famille des *Poaceae*, famille de plantes monocotylédones phanérogames, généralement caractérisées par des racines fasciculées, par une tige herbacée, rigide, simple, cylindrique, renflée de nœuds réguliers, creuse ou médulleuse, par de longues feuilles engainantes et lancéolées, par de petites fleurs anémophiles groupées en épillets, par des caryopses à graines

farineuses, et utilisées pour leurs propriétés alimentaires et fourragères.

Graminicole (adj.) : Croissant sur ou parmi les graminées, les herbes.

Granuleux (adj.) : Formé ou couvert de granules. D'aspect, de texture grenue, granulaire, comme couvert de poussière grossière. Dont la surface comporte des granules. Se dit des spores présentant des inclusions plus ou moins granuliformes, du voile de certaines espèces, notamment des cystodermes, de la chair des russulacées ou de la glèbe des sclérodermes.

Grégaire (adj.) Disposé en groupe plus ou moins contigu sur un même support. Se dit des sporophores apparaissent en petits groupes à la colonie entière.

Grêle (adj.) : Étroit et allongé, fin, mince. Se dit des pieds, poils, cystides, appendices, etc.

Grenu (adj.) : Formé de petits grains se cassant sec, comme un bâton de craie. De consistance granuleuse. Se dit surtout de la chair des russulacées.

Guttulé (adj.) : Marqué, ayant une ou plusieurs guttules. Se dit des spores ayant des inclusions en forme de gouttelette réfringente et d'aspect huileux, ressemblant à des noyaux, des revêtements marqués de petites taches arrondies, à contour bien régulier, d'une autre couleur que le fond.

Guttule (n.) : Petite gouttelette, inclusion plus ou moins sphérique lipidique dans le cytoplasme de certaines cellules. Petite tache, zone distincte plus ou moins arrondie d’une autre couleur que le fond.

Gymnospermes (n.) : Plantes à graines (spermaphyte), dont les ovules, puis les graines, sont portés sur des écailles plus ou moins ouvertes et non dans un fruit clos.

Hélicoïdale (adj.) : En forme d’hélice.

Héliophile (adj.) : Aimant la lumière, les stations bien exposées au soleil. Croissant dans les endroits ensoleillés. Se dit des organismes qui se développent dans des biotopes ensoleillés.

Hémicellulose (n.) : L'hémicellulose appartient aux glucides. Elle est constitutive de la paroi cellulaire végétale composant le bois. Elle joue un rôle de pontage de la cellulose.

Hémicryptophyte (n.) : Plante qui, en hiver, ne conserve que la partie de ses organes aériens située au contact direct du sol, de façon que la litière végétale et même la neige la protègent des gelées.

Hémisphérique (adj.) : En forme d'une demi-sphère, d'un hémisphère. Se dit des chapeaux.

Hémi-synthèse (n.) : Procédé mixte d'élaboration associant une fermentation à une synthèse chimique.

Hémoglobinurie (n.) : Présence de sang dans les urines.

Hétérodiamétrique (adj.) : Dont la longueur est supérieure à la largeur. Se dit des spores allongées.

Hétéroïque (adj.) :
Hétéroxène (adj.) : Se dit des champignons des rouilles qui nécessitent deux hôtes pour compléter leur cycle vital.

Hétérotrophe (adj.) : Organisme ne pouvant vivre qu'en utilisant la matière organique carbonée élaborée par d'autres organismes vivants. Nécessité pour un organisme vivant de se nourrir de constituants organiques préexistants.

Hiémal (adj.) : Caractérise quelque chose qui relève de l'hiver ou qui se produit au cours de la période hivernale.

Hile (n.) : Cicatrice plus ou moins distincte laissée à la base d'une spore ou d'une conidie, au point où elle s'est séparée du stérigmate ou de la cellule conidiogène respectivement. Petite zone au niveau de laquelle la basidiospore est en continuité avec la baside.

Hirsute (adj.) : Hérissé de poils longs, fournis, dressés et grossiers. Se dit des revêtements à poils dressés en brosse.

Holotype (n.) : Premier exsiccatum ayant servi à la typification précise d'une espèce, souvent conservé dans un herbier déterminé et reconnu. Espèce-type utilisée pour la description et la détermination d'un taxon en vue de sa publication.

Horizon du sol (n.) : Correspond aux différentes couches du sol que l'on distingue par leurs épaisseurs et leurs compositions.

Horizon humifère (n.) : Couche du sol contenant essentiellement de l'humus.

Houppier (n.) : Partie aérienne de l'arbre surmontant le tronc et composée de l'ensemble de sa ramure.

Humus (n.) : Ensemble de matières organiques se trouvant dans la couche superficielle d'un sol et issu de la décomposition et de la transformation chimique biologique des débris végétaux.

Hyalin (adj.) : Incolore, non pigmenté, diaphane, transparent, clair. Ayant plus ou moins la transparence du verre. Se dit surtout des éléments microscopiques : spores, hyphes, cellules stériles, etc.

Hygrophane (n.) : Organisme qui change de couleurs en fonction du taux d'humidité.

Hygrophile (adj) : Qualifie un taxon ou une communauté exigeant de fortes quantités d'eau tout au long de son existence et se développant en milieu très humide, climatiquement et (ou) édaphiquement.

Hygroscopique (adj.) : Absorbant facilement l'eau, captant l'humidité de l'atmosphère. Capable de changer de forme ou de position en fonction du degré hygrométrique de l'air. Se dit des sporophores qui changent de forme selon le degré d'humidité de l'air, s'ouvrant et dispersant les spores à l'air sec.

Hyménium (n.) : Assise de cellules reproductrices.

Hyménoderme (n.) : Type de *pileipellis* hyméniforme, formé de cellules disposée verticalement les unes à côté des autres, courtes et semblables aux basides de l'hyménium. Ayant une structure d'hyménium, formée d'une palissade de cellules dressées, clavées, piriformes ou arrondies. L'aspect macroscopique correspond à ridé, micacé, parfois crevassé, fissuré.

Hyménophore (n.) : Partie du champignon où se développe la couche sporifère appelée hyménium. Elle correspond à l'ensemble des lames, tubes, aiguillons, plis du champignon que l'hyménium recouvrent.

Hyphe (n.) : Élément filamenteux dont l'agrégation forme le mycélium, partie végétative des champignons formant un réseau.

Hyphe lactifère (n.) : Hyphe septée contenant des noyaux, dont le deutéroplasme est un latex. La distance entre les septa varie énormément. Elle ne diffère de l'hyphe gléoplère que par la quantité de deutéroplasme exsudé lorsqu'elle est brisée.

Hypogé (adj.) : Croissant sous la surface du sol, sous la terre. Produisant des sporophores souterrains.

Imbriqué (adj.) : Chevauchant, se recouvrant ou se superposant partiellement l'un l'autre comme les tuiles d'un toit, comme les bardeaux. Se dit des sporophores, des chapeaux, des écailles.

Imbu (adj.) : Gorgé d'eau par l'humidité, par la pluie. Se dit des sporophores, des chairs.

Immunocompétent (adj.) : Se dit d'un sujet capable d'avoir une capacité immunitaire normale.

Immunodéprimé (adj.) : Se dit d'un sujet incapable d'avoir des réactions du système immunitaire normales.

Imparipennée (adj.) : On dit d'une feuille qu'elle est imparipennée lorsqu'elle comporte un nombre impair de folioles et compte de ce fait une foliole terminale.

Inamyloïde (adj.) : Non amyloïde, ni dextrinoïde dans les réactifs iodés, le Melzer, le Lugol.

Incurvé (adj.) : Courbé vers l'intérieur, en dedans, mais non enroulé ± recourbé vers le substrat. Se dit des marges piléiques nettement arrondies en direction du bas, quand la courbure tend à refermer le bord du chapeau.

Infère (adj.) (en mycologie) : Situé assez bas, inférieur. En mycologie se dit des anneaux situés assez bas sur le pied ou ascendant vers le haut du pied, des hyménophores dirigés vers le bas.

Infléchi (adj.) : Incurvé, courbé vers le bas, plus ou moins incourbé vers la structure dont il est issu. Se dit des marges piléiques.

Inflorescence (n.) : Agencement floral de plus d'une fleur.

Infundibuliforme (adj) : En forme d'entonnoir. Se dit des sporophores, des chapeaux profondément creusés au centre, parfois jusqu'à la base.

Inné (adj.) : Se dit des ornements qui font corps avec le fond, ne s'en détachant aucunement et paraissant en continuité avec lui. Dans le sens usuel, des fibrilles innées sont des fibrilles formées dans le revêtement même et y demeurant entièrement incorporées, sans bout libre, sans redressement terminal. Toutefois, un ornement peut parfaitement être inné et avoir une extrémité libre, on peut fort bien concevoir des écailles redressées et cependant innées, si elles proviennent du fond lui-même, si elles sont venues ensemble avec lui.

Interveiné (adj.) : Ayant des interveinations. Réuni par des veines ou des veinules, par des veines secondaires reliant les principales. Se dit des surfaces ayant un réseau de reliefs simulant de petites veines reliées les unes aux autres, des veines sur les faces des lames ou des tubes s'étendant souvent entre elles ou eux.

Intrant (n) : En agriculture, il désigne les différents produits apportés aux terres et aux cultures. Ce terme comprend les engrais, amendements, produits phytosanitaires, activateurs et retardateurs de croissance etc.

Involuté (adj.) : Enroulé, courbé vers l'intérieur. Roulé en dedans. Se dit des marges piléiques se repliant et s'enroulant vers la face intérieure et vers le pied.

Isidie (n.) (en lichénologie) : Petite excroissance cortiquée, de quelques millimètres, élaborée à partir du thalle. Les isidies sont généralement nombreuses et irrégulièrement réparties à la surface. Elles contiennent les cellules du phytosymbionte et du mycosymbionte entourées d'une couche serrée d'hyphes qui est le prolongement du cortex supérieur. Elles augmentent les échanges gazeux et aqueux par agrandissement de la surface photosynthétisante. Elles permettent la reproduction végétative du thalle. Leurs formes, couleurs, localisation sont des caractères de détermination de l'espèce. La surface qui porte les isidies est nommée isidium. (78, 182, 186). Les extrémités de certaines isidies peuvent donner naissance à des petites soralies, on dit alors que ce sont des isidies soralifères (182).

Isodiamétrique (adj.) : Dont les diamètres sont égaux, à peu près égaux. Dont les côtés, largeur et longueur, sont à peu près égaux. Se dit des

cellules qui ont presque les mêmes dimensions dans toutes les directions.

Ixocutis (n.) : Type de pileipellis ou de stipitipellis en cutis, mais avec hyphes supérieures contenues dans une matrice gélatinisée, gonflant à l'humidité.

Ixotrichoderme (n.) : Revêtement en trichoderme, mais avec des hyphes ascendantes continues dans une matrice gélatineuse.

Lagéniforme (adj.) : Plus ou moins en forme de vase, carafe, bouteille, gourde. Se dit des cystides ayant une partie basale renflée surmontée d'un col plus ou moins effilé, plus ou moins étranglé.

Lame basal (n.) : Ensemble de protéines et glycoprotéines extracellulaires sur lequel reposent les cellules épithéliales et aussi les cellules musculaires. Elle permet l'adhérence de la cellule épithéliale au tissu conjonctif sous-jacent. Elle constitue une interface entre le tissu épithélial et l'intérieur de l'organisme.

Lamprocystide (n.) : Cystide conique, à paroi partiellement à uniformément épaisse, souvent incrustée de matériel cristallin ou amorphe et réfringent, enchâssée ou émergente dans l'hyménium.

Lancéolé (adj.) : En forme de fer de lance (en botanique). Allongé et effilé vers la seule extrémité. Se dit des spores, des cystides (en mycologie).

Larmiforme (adj.) : En forme de larme. Arrondi à une extrémité et plus ou moins en pointe à l'autre (= lacriforme). *Ex. : spores larmiformes*.

Laxiflore (adj.) : Se dit d'une inflorescence dont les fleurs sont assez espacées.

Lectines (n.) : Sont des protéines qui se lient spécifiquement et de façon réversible à certains glucides.

Lécythiforme (adj.) : En forme de lécythe, de quille ou de bouchon de carafe. Se dit des cystides trapues, très brusquement contractées en une tige grêle, supportant une petite sphère très bien définie (= lécithiforme).

Lentiforme (adj.) : En forme de lentille, doublement convexe. En forme de graine de *Lens culinaris*. Se dit des coupes transversales convexes sur ses deux faces, des spores vaguement

circulaires vues de face et ayant les deux diamètres transverses franchement inégaux.

Leptocystide (n.) : Cystide à paroi mince, de forme très variable, hyaline, sans incrustation ni contenu réfringent, typiquement émergente. Se dit souvent lorsque d'autres types de cystides plus différenciées surviennent simultanément.

Lignine (n.) : Constituant fondamental du bois, qui compose les membranes cellulosiques des cellules des cellules lignifiées.

Lignivore (adj.) : Qui se nourrit de bois.

Litière (n.) : Résidus végétaux, feuilles et brindilles, encore inaltérés ou peu altérés qui couvrent le sol. Ce qui est étendu sur le sol forestier. Parterre ou tapis forestier.

Lytique (adj.) : Qui provoque une lyse, c'est-à-dire une destruction d'éléments organiques par des agents physiques, chimiques ou biologiques.

Mamelonné (adj.) : Pourvu d'un mamelon. Se dit du chapeau présentant une saillie centrale obtuse, plus ou moins vivement définie.

Marbré (adj.) : Ayant des marbrures. Maturation irrégulière des lames, des pigments, ayant un aspect évoquant un nuage. Se dit des lames, des revêtements, des spores.

Marbrure (n.) : Tache irrégulière comme le marbre, partiellement contiguë et sans relief, plus ou moins reliée par des veines et tranchant par leur teinte sur celle du fond. Chinure ondulée sur un fond de couleur différente.

Méchule (n.) : Petite mèche résultant de l'agglomération d'hyphes plus ou moins relevées et libres vers leurs extrémités.

Méchuleux (adj.) : Couvert de méchules. Se dit des revêtements présentant de petits bouquets de fibrilles agglomérées. En faisceau.

Médiopellis (n.) : Couche du revêtement du chapeau située entre le *suprapellis* et le *subpellis*.

Médiostrate (n.) : Partie centrale de la trame des lames et du complexe pariétal des tubes des bolets et des polypores. Couche de tissu contenant le plan médian de symétrie de la lame chez les champignons lamellés.

Métuloïde (adj.) : Cystide modifiée à paroi plus ou moins épaissie ou réfringente, avec une fonction excrétrice, souvent ornée de cristaux à l'apex.

Micacé (adj.) : Couvert de très petits grains scintillants comme ceux de mica. Se dit des revêtements semblant poudrés ou sablés de particules brillantes.

Miellat (n.) : Substance visqueuse, collante, odorante sécrété par la plante ou des insectes.

Mixotrophe (adj.) : La mixotrophie est le mode trophique d'organismes vivants capables de se nourrir par autotrophie (via la photosynthèse) aussi bien que par hétérotrophie (aux dépens de constituants organiques préexistants).

Moniliforme (adj.) : En forme de Monilia - ayant une succession de renflements séparés par des étranglements plus ou moins réguliers. Pluriétranglée et ressemblant à des grains de chapelet. Se dit des hyphes septées de près, présentant une succession de brusques renflements et de brusques étranglements.

Moribond (adj.) : Qui est près de mourir.

Mucroné (adj.) : Terminé par un mucron c'est-à-dire en une petite pointe dure, raide et brusque à l'apex d'un élément. Prolongement, appendice court plus ou moins pointu. Se dit de tout prolongement bien individualisé terminé en une courte pointe. Petite pointe dure et raide à l'extrémité d'un organe végétal.

Mycélium (n.) : Partie végétative du champignon présente dans le sol ou le substrat dans lequel il se développe, formée de filaments ramifié nommés hyphes.

Mycobionte (n.) : Partenaire fongique dans une relation symbiotique, mycorhize ou lichen.

Mycocoenose (n.) :
[= Mycocénose (n.)] Correspond en écologie à l'ensemble des champignons coexistant dans un espace écologique donné, plus leurs organisations et interactions.

Mycohétérotrophe (adj.) : Relation symbiotique qui s'établit entre certains types de plantes, des champignons et des arbres voisins, dans laquelle la plante obtient tout ou partie de ses nutriments en

établissant un réseau mycorhizien avec le champignon plutôt que par la photosynthèse.

Mycorhize (n.) : Liaison souterraine entre le mycélium d'un champignon et les radicelles d'un arbre hôte avec lequel il vit en symbiose.

Mycose (n.) : Infection provoquée par un champignon microscopique.

Mycotrophe (adj). : Se dit des plantes qui portent des mycorhizes sur leurs racines. Presque toutes les plantes vasculaires terrestres sont mycotrophes.

Mydriase(n.) : Dilatation de la pupille.

Myosis (n.) : Contraction de la pupille.

Nodule (n.) : [1.] Saillie du thalle, contenant des hyphes médullaires, en cônes tronqués, plus larges que hauts, visibles à l'oeil nu, capables de donner parfois naissance à des soralies. [2.] Petit nœud, noyau, petit bouton ou corps arrondi. Renflement en forme de petit nœud, de petite bosse.

Noduleux (adj.) : Ayant des nodules. Sous la forme de nœuds ou de nodules. Se dit des spores pourvues de renflements individualisés, assez volumineux, des hyphes présentant, de-ci, de-là, de brusques dilatations bien définies et généralement disposées sans régularité, des tissus comportant des inclusions arrondies plus ou moins dures.

Oblongue (adj.) : Plus long que large et arrondi aux deux bouts. (En vue de profil) de forme ovale, ovoïde ou ellipsoïde.

Obovoïde (adj.) : Ovoïde avec le bout le plus large opposé au point d'attache.

Obpiriforme (adj.) : En forme de poire inversée (= obpyriforme).

Oligotrophe (adj.) : [1.] Se dit des végétaux capables de subsister dans un milieu très pauvre. [2.] Se dit d'un milieu pauvre en substances nutritives.

Oligurie (n.) : Diminution ou insuffisance de la quantité d'urine émise.

Ombilic (n.) : Petite dépression nette, bien définie, étroite et brusque au centre d'une stricte terre.

Ombiliqué (adj.) : Muni d'un ombilic, d'une dépression nettement délimitée et assez petite. Se dit du centre des chapeaux ayant une petite dépression comme un nombril.

Ombon (n.) : Mamelon souvent pointu, saillant. Se dit de la protubérance conique élevée au centre du chapeau.

Ondulé (adj.) : Onduleux, ondoyant, flexueux, sinueux. Alternativement soulevé et déprimé comme les vagues. Se dit de la marge des chapeaux, des pieds, des poils présentant des ondulations, des sinuosités.

Opisthoconte (n.) : Groupe d'eucaryote unicontes. Dans la classification phylogénique, cet ensemble regroupe les champignons (eumycètes et microsporidies) et les choano-organismes (choanoflagellés et métazoaires = animaux).

Organites (n.) : Sont des compartiments différenciés en structures spécialisées contenues dans le cytoplasme des cellules. Ils sont délimités du reste de la cellule par une membrane lipidique dans laquelle sont enchâssées des protéines. Chaque organite possède une fonction bien précise et travaille en coopération. Voici quelques exemples d'organites : noyau, mitochondrie, vacuole, réticulum endoplasmique etc.

Organoleptique (adj.) : Liés aux perceptions sensorielles (goût, odorat, touché…).

Orogenèse hercynienne (n.) : Est un ensemble des processus géodynamiques par lesquels se constituent les chaines de montagne se déroulant du silurien à la fin du carbonifère pour donner la chaîne Varisque.

Orthophosphate (n.) : Un orthophosphate est une forme ionique d'un composé du phosphore sous la formule PO_4^{3-}. C'est un minéral naturel de phosphate qui se présente sous la forme d'un tétraèdre pour lequel les sommets sont formés par quatre atomes d'oxygène autour d'un atome de phosphore. Les orthophosphates sont solubles dans l'eau.

Osmose (n.) : Phénomène de diffusion dans lequel une membrane entre deux liquides ou solutions laisse passer le solvant mais non la substance dissoute.

Ostiole (n.) : Petite ouverture, orifice en forme de pore. Pore souvent apical des périthèces, des pycnides ou des sacs sporifères,

servant à l'évacuation des spores ou des conidies, souvent prolongé d'un bec.

Ourlet (n) : En écologie, désigne une végétation dense, à forte biomasse, haute et homogène, en nappe ou en lisière forestière. Communauté dominée par de grandes Poacées vivaces, comme *Brachypodium pinnatum*, majoritairement composée d'hémicryptophytes, riche en espèces d'ourlets calcicoles telles que *Viola hirta*, *Agrimonia eupatoria*, *Origanum vulgare*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Geranium sanguineum*, *Rubia peregrina*.

Ovoïde (adj.) : En forme d'œuf, plus largement arrondi à un bout qu'à l'autre.

Oxalifère (adj.) : Portant de l'oxalate de calcium, sous forme de cristaux. Se dit des cystides, des hyphes.

Papillé (adj.) : Ayant une ou des papilles.

Papille (n.) (en lichénologie) : Concerne de petites saillies situées sur le thalle entre les fibrilles, uniquement visibles à la loupe, plus ou moins coniques, leur hauteur est plus grande que le diamètre de la base. Elles sont constituées d'hyphes corticales. À ne pas confondre avec les nodules constitués d'hyphes médullaires et souvent génératrices de soralies (78, 182, 186).

Papille (n.) (en mycologie) : Petite saillie conique, extension ou étirement brusque et souvent aigu, assez bien défini, obtus ou non, situé au centre ou à l'extrémité d'une structure. Se dit des chapeaux ayant une pointe plus longue et plus fine au centre omboné, ou de très petites saillies granuliformes, semées en grand nombre, des spores présentant un étirement rétréci à l'apex.

Paraboloïde (adj.) : En forme de parabole. Se dit des chapeaux en forme de cloche dont la courbure est entièrement convexe. À appliquer au chapeau pour remplacer l'un des deux sens de campanulé, terme ambigu, diversement interprété et, pour ces raisons, devant être rejeté.

Paraphyse (n.) : Filament stérile que l'on retrouve dans la structure fertile du champignon.

Parenchyme (n.) : Ensemble des cellules constituant le tissu fonctionnel d'un organe. Somme des tissus constituant les parties fonctionnelles. Se dit d'un thalle dont les cellules sont à paroi

mince, apparemment disposées au hasard, très compactes et souvent ainsi polygonales.

Pâturage extensif (n.) : L'élevage extensif, ou pâturage extensif, est une méthode d'élevage caractérisée par une faible densité d'animaux à l'hectare. Cette méthode permet l'entretien et la restauration de milieux naturels.

Pédicellé (adj.) : Relatif à pédicelle.

Pédicelle (n.) : Petit pied, petit pédoncule. Partie basale et atténuée d'un élément microscopique.

Pédoncule (n.) : Partie de la tige supportant une inflorescence.

Pelucheux (adj.) : Ayant l'aspect de peluche. Garni de peluches qui sont des poils longs, souples ou un peu raides, assez parallèles et plus ou moins obliques, plus longs que les poils donnant un aspect de velours.

Pennatiséqué (adj.) : Qualifie une feuille pennée dont le sinus atteint pratiquement le rachis (l'axe principal) de la feuille composée ou de la fronde d'une fougère.

Pennée (adj.) : Qualifie une feuille ou une fronde dont les folioles ou pennes sont disposées de part et d'autre de l'axe principal de la feuille (ou rachis).

Perfoliée (adj.) : Se dit d'une feuille embrassante dont le limbe semble traversé par la tige.

Périclinale (adj.) : Qui est couché, penché en direction parallèle à la surface.

Péridiole (n.) : Sorte de petit œuf ou de petite lentille renfermant des spores. Structure en forme d'œuf, située au fond du basidiome en forme de coupe chez les champignons nids d'oiseaux (*Nidulariaceae*) et renfermant les spores.

Péridium (n.) : Membrane close interne ou externe des sporanges, des sporocystes, des champignons angiocarpes, souvent composée de plusieurs couches, enfermant la masse sporale. Enveloppe générale au sein de laquelle se développent les organes reproducteurs.

Périspore (n.) : Correspond à l'eusporium qui est l'ensemble des couches constituant la paroi sporale interne. Comprend l'endosporium et l'épisporium.

Permo-carbonifère (n.) : Terme groupant les systèmes du permien et du carbonifère, lorsqu'ils ont des faciès semblables difficiles à subdiviser.

Peroxysome (n.) : Est un organite cellulaire qui n'appartiennent pas au système endomembranaire. Il est délimité par une membrane à bicouche lipidique et ne contient ni matériel génétique, ni ribosomes. Il catalyse, grâce à ses enzymes, la réaction d'oxydation produisant du péroxyde d'hydrogène.

Pétiole (n.) : Mot provenant du latin *petiolus* qui signifie « petit pied », il désigne la partie étroite au début de la feuille qui unit le limbe à la tige.

Pétiolée (adj.) : Se dit d'une feuille qui dispose d'un pétiole nettement apparent.

Phallotoxine (n.) : Correspond à une toxine contenue dans l'amanite phalloïde participant au syndrome phalloïdien.

Phanère (n.) : Formation épidermique protectrice souvent composée de kératine comme les plumes, poils, ongles.

Phaséoliforme (adj.) : En forme de haricot, de fève. Se dit des spores un peu courbes, plus longues que réniformes et plus courtes qu'allantoïdes.

Phloème (n.) : Tissu conducteur de la sève élaborée, composé de tubes criblés, de cellules compagnes, de fibres et de parenchyme longitudinal. Suivant l'origine de sa formation, on parle de phloème primaire, issu du procambium, et de phloème secondaire, produit par le cambium et présent uniquement chez les dicotylédones.

Photosynthèse (n.) : Chez certains végétaux et bactéries, en présence de lumière, réaction biochimique qui à partir de molécules minérales simples, produit des molécules organiques glucidiques de relativement faible masse molaire. Le phénomène est caractérisé par une absorption de dioxyde de carbone CO_2 et par un dégagement d'oxygène O_2.

Phototrophe (adj.) : Qualifie un organisme qui met à profit l'énergie lumineuse pour réaliser la synthèse de ses aliments.

Phototropisme (n.) :
[Photrotropique (adj.)]
[1.] Propriété de certains êtres, certaines structures ou parties de croître dans une direction donnée par rapport à une source lumineuse. [2.] Réaction d'orientation d'un végétal ou d'un animal s'effectuant soit dans la direction d'un rayonnement lumineux, soit dans la direction opposée.

Phylogénétique (adj.) : Qui renvoie à la phylogenèse (la filiation des espèces vivantes au cours de l'évolution).

Pigment pariétal (n.) : Situé au niveau de la membrane, réparti dans et/ou sur la paroi cellulaire pouvant être lisse ou plus ou moins incrustant.

***Pileicutis* (n.) :**
***Pileipellis* (n.) :**
Revêtement externe du chapeau.

Pileocystidioïde (adj.): En forme de piléocystide.

Piriforme (adj.) : En forme de poire. À peu près ovoïde, mais étiré-rétréci à un bout. Se dit des sporophores notamment de vesse-de-loup, des cellules, des cystides, des spores, etc.

Plasmalemme (n.) : Correspond à la membrane plasmique des cellules végétales.

Plectenchyme (n.) : Pseudo-tissu constitué de chaînes d'articles dont l'accolement ou l'intrication donnent le sporophore.

Pléomorphe (adj.) : Qui possède la propriété de changer de forme sous certaines influences.

Pleurocystide (n.) : Type de cystide située sur la face des lames ou des tubes. Cystide faciale.

Pleurocystidioïde (adj.) : Qui a la forme des pleurocystides.

Pliciforme (adj) : En forme de pli. Se dit des lames tellement atrophiées, rudimentaires, réduites à des saillies irrégulières en forme de veines sous le chapeau des champignons cantharelloïdes.

Poil (n.) (en lichénologie) : Correspond au prolongement libre d'une hyphe du cortex. Ils sont fins, à peine visibles à l'œil nu et peuvent être épars ou très denses, en duvet appelé tomentum.

Poil (n.) : Filament plus ou moins long et grêle, diversifié, couvrant les revêtements. Cellule stérile, souvent longue et étroite, peu

différenciée, située sur les revêtements ou dans l'hyménium. Se dit des cellules marginales stériles ventrues à la base et atténuées en un long col.

Polarisome (n.) : Complexe qui assure la nucléation des microfilaments d'actine et peut lier les composants de polarité et les voies de signalisation au cours de la croissance polarisée.

Polyol (n.) : Un polyol ou polyalcool, ou « glycol », est un composé organique caractérisé par un certain nombre de groupes hydroxyle (-OH).

Ponctué (adj.) : Marqué de points, de taches, d'écailles, de glandules ou de trous minuscules. Sablé, finement moucheté ou grêlé. Se dit des chapeaux semés d'accidents de petites dimensions, quels qu'ils soient, de spores marquées de points très fins mais individualisés, d'une brièveté extrême, pouvant être même inclus dans la paroi sporale et ainsi ne faire aucunement saillie, leur coloration plus foncée les rendant visibles.

Pore germinatif (n.) : Portion circulaire apicale ou subapicale de la paroi sporale, mince et différenciée, par où s'effectue la germination.

Potet (n.) : Trou de forme carrée creusé dans la terre pour y planter un végétal.

Praticole (adj.) : Qui vit dans les prés.

Primordium (n.) : Ébauche d'organe d'une plante ou d'un champignon. Son développement aboutit à la formation de l'organe.

Projet MK ultra (n.) : Nom de code d'un projet de la CIA visant à développer des techniques de contrôle et de programmation de l'esprit notamment via l'utilisation de psychotropes comme le LSD.

Propagule (n.) : Élément résultant de la reproduction du champignon sexuée ou asexuée et qui assure la multiplication.

Protocorme (n.) : Premier stade de développement des orchidées, issu de la germination d'une graine sans réserve.

Pruine (n.) : Pellicule ou poussière qui donne l'impression de poudroiement comme sur un grain de raisin non manipulé, que l'on peut ôter avec le doigt.

Pruineux (adj.) : Couvert d'une pruine. Finement poudreux.

Pseudocyphelle (n.) : Est une petite ouverture observée au niveau du cortex supérieur ou inférieur au fond de laquelle affleure la médulle. Cette ouverture joue un rôle important dans les échanges gazeux avec l'atmosphère (78, 186).

Pseudoparaphyse (n.) : Élément hyménial stérile situé entre les basides semblant servir à les espacer, tel que chez les coprinoïdes.

Pseudorhize (n.) : Fausse racine, désignant le prolongement des pieds radicants, en forme d'une racine pivotante, donc unique.

Psychotrope (adj et n.) : Se dit d'une substance chimique qui agit sur le système nerveux et le psychisme. Modifiant ainsi la perception, les sensations, l'humeur et la conscience.

Pubescent (adj.) : [1.] Couvert d'une pubescence (pilosité de poils fins et courts, légers et soyeux) ou couvert d'un duvet. [2.] Devenant poilu.

Radical (adj.) : [1.] Faisant allusion à la racine. [2.] Lorsque cet adjectif qualifie une feuille, il désigne une feuille poussant de la base de la tige ou d'un rhizome. Ce terme est synonyme de : « basal ».

Radicante (adj.) : Se dit d'une tige courbée vers le sol.

Radicelle (n.) : Ramification ultime des racines.

Radicule (n.) : Première racine d'un végétal, élaborée par l'embryon au début de la germination.

Recéper (verb.) : Action qui consiste à tailler la partie supérieure d'un arbre pour ne conserver que les branches les plus importantes.

Réfringent (adj.) : Déviant, réfractant légèrement la lumière.

Rémanents (n.) : Ce sont les restes de branches mal conformés abandonnés au sol en forêt ou pâturage, après une coupe pour favoriser la fertilité.

Rendzine (n.) : Sol peu lessivé, fréquent sur les pentes calcaires. Certaines rendzines contiennent de l'humus et sont fertiles.

Réticulé (adj.) : [1.] Relatif au réticule. [2.] Formant un réseau ou un système de lignes ou de crêtes, un ensemble de mailles plus ou moins saillantes, complètes ou incomplètes.

Réticule (n.) : Réseau de lignes fines ou de fibres dans un oculaire microscopique utilisé pour le repérage et la mesure optique.

Réticulum (n.) : Réticule, réseau.

Revêtement (n.) : Couche externe du chapeau et du pied, pellicule plus ou moins détachable, ayant une grande signification cytologique. Voir *pileipellis* et *stipitipellis*.

Révoluté (adj.) : Tourné vers le haut et enroulé en dessous ou vers l'extérieur. Se dit des marges piléiques roulées à l'envers, en dehors.

Rhabdomyolyse (n.) : Dégradation des tissus musculaires.

Rhéxolytique (adj.) : Mode de libération des conidies où des cellules intermédiaires sont détruites. Mode de sécession des conidies entraînant la rupture circumscissile ou le bris de la paroi longitudinale de la cellule en dessous de la conidie.

Rhinorrhée (n.) : Écoulement de liquide provenant des fosses nasales ou des sinus.

Rhizines (n.) (en lichénologie) : Organes de fixation simples ou ramifiés, groupés ou dispersés, situés sur la face inférieure de nombreux lichens foliacés. Les rhizines sont formées de faisceaux d'hyphes plus ou moins soudées par leurs membranes, produisant à leurs extrémités une gaines mucilagineuse facilitant l'adhésion au substrat (78, 186). Certaines rhizines périphériques ne jouent aucun rôle dans la fixation des thalles, on les appelle alors rhizopmorphes (186).

Rhizogénèse (n.) : Processus conduisant à la production et au développement des racines chez les végétaux.

Rhizoïde (n.) : Très petit filament mycélien ramifié, souvent énuclé, situé à la base de certains sporophores, sporangiophores ou conidiophores, en forme de racine, à rôle fixateur et absorbant.

Rhizomorphe (n.) : Est un agrégat d'hyphes parallèlement orientées plus ou moins ramifiées et organisées en canaux.

Rhizophyte (n.) : Les Rhizophytes sont l'ensemble des plantes vasculaires pourvues de racines.

Rimeux (adj.) : Crevassé, fendillé, fissuré radialement. Se dit des marques de fibrilles radiales, serrées vers le centre, écartées vers la marge du chapeau, et longitudinales sur le pied.

Rivuleux (adj.) : Marqué de lignes ou craquelures irrégulières. Ayant de fins sillons (ou ridules) ondulés. Se dit des revêtements garnis de fines rayures ou craquelures irrégulières, plus ou moins concentriques et souvent marginales.

Rosette (n.) : Groupe de feuilles disposées au ras du sol autour de la tige.

Rugueux (adj.) : Raboteux, salébreux, scabreux, couvert de rugosités, d'irrégularités, de reliefs en surface. Se dit des revêtements, des rugosités des pieds dans le genre *Leccinum* et des spores dont la surface est dotée d'ornements individualisés.

Ruguleux (adj.) : Légèrement rugueux. Couvert de petites rugosités. Se dit des spores finement rugueuses où l'on ne distingue pas d'ornements individualisés.

Saprophyte (adj.) : Qui se nourrit de matières organiques en décomposition.

Saproxylique (adj.) : Qualifie une espèce dont le cycle biologique intervient dans le processus de décomposition du bois mort ou des arbres vivants comportant une partie nécrosée.

Satiné (adj.) : Brillant-soyeux comme le satin. Se dit des chapeaux ayant des reflets d'une certaine profondeur.

Schizolytique (adj.) : Mode de libération des spores par fission du thalle au niveau du septum intercalaire.

Sclérote (n.) : Peloton mycélien formé par certains champignons pour résister à des conditions défavorables.

Scrobiculé (adj.) : Muni de scrobicules. Se dit surtout des revêtements de certains lactaires.

Scrobicule (n.) : Petite fossette, petit creux en surface, plus ou moins arrondi et à contour net.

Segmentiforme (adj.) : En forme de segment.

Senescence (n.) Vieillissement naturel des tissus et de l'organisme.

Sépale (n.) : Le sépale est l'un des organes floraux (généralement mais pas toujours vert), dont la réunion forme le calice qui supporte la corolle de la fleur.

Sépia (n.) : De la couleur du sépia, brun foncé teinté de rougeâtre, brun violacé obtenu par l'utilisation de l'encre de seiche.

Serrulé (adj.) : Finement denté, denticulé. Bordé de dents fines comme celles d'une scie. Se dit des lames pourvues, à l'arête, de petites dents.

Sessile (adj.) : Se dit d'un organe dépourvu de pédoncule, de pédicelle ou de pétiole et qui est alors directement fixé sur l'axe. *Ex. : Une feuille dite sessile est une feuille directement fixée sur la tige.*

Sidérophile (adj.) : Se dit des cellules ou des basides à granules tendant à s'associer au fer et noircissant lorsqu'elles sont chauffées dans le carmin acétique.

Sidérophore (n.) : Chélateur chimique ou élément du cytoplasme, en forme de granule, qui fixe le fer.

Sillonné (adj.) : Pourvu ou parcouru de sillons, de rainures. Se dit surtout des marges piléiques ou des pieds profondément striés.

Sinueux (adj.) : Onduleux, ondulé, flexueux, sinué, serpentin. Présentant des échancrures arrondies et peu profondes, des replis ou souvent de simples ondulations. Se dit des lames échancrées avant d'atteindre le pied, des marges piléiques, des pieds, des hyphes, poils, etc.

Soie (n.) : Élément stérile en forme de cystide ou de poil allongé et raide, souvent dressé, à paroi épaissie et non parallèle, souvent de couleur jaune ou brune, noircissant au KOH, de forme et de taille variables, souvent pointu ou lancéolé, parfois étoilé, situé dans l'hyménium, la trame, les revêtements ou le mycélium, pouvant avoir une fonction de protection, utile dans la détermination. (Terme ayant déjà eu plus d'un sens, à ne pas confondre avec les poils).

Soralie (n.) et Sorédie (n.) (en lichénologie) : Engendrés au niveau d'ouvertures du cortex de la face supérieure du thalle. Représente un groupement de sorédies qui sont des granulations non cortiquées formées d'un enchevêtrement d'hyphes du champignons et d'algues qui seront transportées par la pluie, le vent, et les animaux.

La couleur, la localisation et leurs formes sont des critères également importants dans la détermination d'espèces. Ce système permet la dispersion simultanée des deux partenaires symbiotiques (78, 182, 186). Les soralies peuvent donner naissance à des isidies, on les appelle alors soralies isidifères (182).

Sous-étages (n.) : Végétation qui se développe sous la végétation principale (d'une forêt), et qui forme un milieu de vie déterminé.

Sous-hyménium(n.) : Tissu différencié immédiatement au-dessous de l'hyménium, donnant naissance à ce dernier. Tissu génératif sous-tendant l'hyménium.

Soyeux (adj.) : Ayant l'aspect de la soie, du satin. Se dit des revêtements couverts de fibrilles brillantes et finement rayées.

Spatulé (adj.) : En forme de spatule, de cuillère, de raquette. Élargi vers le sommet et atténué vers la base. Se dit des sporophores, des chapeaux à sommet élargi, très arrondi et rétrécissant progressivement en une base étroite.

Spermatie (n.) : Est une minuscule spore incolore à un seul noyau, de certains champignons basidiomycètes.

Sphérocyste (n.) Cellule globuleuse, turgide, à paroi mince, parfois groupée en îlots (= sphérocyte).

Sphéropédonculé (adj.) : De forme presque sphérique et muni d'un pédoncule. Se dit des basides ou des cystides dont le sommet est presque sphérique et dont la base est étirée et brusquement contractée en une sorte de tige, de pédoncule.

Spinule (n.) (en lichénologie) : Désigne un prolongement épais et rigide, plus ou moins en forme d'épine, formé de plusieurs hyphes agglomérées.

Spore (n.) : Cellule issue de la reproduction sexuée chez les champignons et servant à la dissémination de l'espèce.

Sporée (n.) : Dépôt de spores en tas, ce qui permet d'en apprécier leur couleur.

Sporophore (n.) : Nom scientifique ayant supplanté celui de carpophore et qui désigne toutes les formes de fructification d'un champignon dont c'est l'organe sexué, producteur de spores.

Spumeux (adj.) : Ayant l'apparence de l'écume, écumeux, mousseux.

Squamule (n.) : Petite squame, petite écaille.

Squamuleux (adj.) : Couvert de squamules, de petites écailles.

Stérigmate (n.) : Courte excroissance creuse se développant à l'apex des basides et supportant les spores.

Stigmate (n.) : Le stigmate correspond à l'extrémité du pistil responsable de la fixation du pollen. Les stigmates sont en principe en nombre égal à celui des carpelles.

Stipe (n.) : Correspond à la partie soutenant verticalement l'hyménophore à l'instar d'un pied.

***Stipititrama* (n.) :** Trame du stipe, du pied.

Stipulé (adj.) : Muni de stipules.

Stipule (n.) : Une stipule est un appendice foliacé situé à la base des pétioles des feuilles, en forme de languette, d'écaille ou parfois d'épine.

Stolon (n.) (en mycoplogie) : Hyphe aérienne horizontale rampante à partir de laquelle se forment les rhizoïdes et les sporangiophores chez les Zygomycètes.

Stomate (n.) : Petit orifice dans l'épiderme des organes aériens des végétaux, souvent sur la face inférieure des feuilles, permettant les échanges gazeux entre la plante et l'air ambiant, ainsi que la régulation de la pression osmotique. C'est par cet orifice que certains champignons produisent leur infection.

Strigueux (adj.) : Hérissé de poils courts, grossiers et raides. Se dit surtout de la base des pieds hérissée d'hyphes ou de cordons d'hyphes grossiers.

Striolé (adj.) : Légèrement strié.

Stroma (n.) : Tissu fongique plus ou moins pulviné, englobant partiellement le substrat et sur ou dans lequel, se développent les fructifications.

Sub- (préfixe) : Placé devant un mot pour signifier « presque ».

Subcuticulaire (adj.) : Sous la cuticule, sous le revêtement.

***Subcutis* (n.) :** Couche située sous le revêtement, entre celui-ci et la chair.

Subcylindrique (adj.) : Presque cylindrique (= subcylindracé).

Subdécurrent (adj.) : Légèrement décurrent. Se dit des lames descendant légèrement sur le pied.

Subéreux (adj.) : Qui à la consistance du liège.

Subglobuleux (adj.) : Légèrement globuleux, presque globuleux. Pas tout à fait rond ni sphérique.

Sub-laxiflore (adj.) : Presque laxiflore.

***Subpellis* (n.) :** Terme correct de la couche profonde du revêtement au lieu de subcutis, hypoderme.

Sulfurin (adj.) : Qui a rapport au soufre, qui rappelle le soufre.

***Suprapellis* (n.) :** Couche superficielle du revêtement du chapeau.

Symbionte (n.) : Organisme s'inscrivant dans une relation de symbiose.

Symbiose (n.) : Association étroite de deux ou plusieurs organismes différents, mutuellement bénéfique voire indispensable à la survie.

Taillis (n.) : Bois composé d'arbres de petit diamètre que l'on coupe périodiquement et qui se régénère naturellement à partir des anciennes souches ou par des rejets.

Taxonomie (n.) : Est une science naturelle qui a pour but d'étudier la diversité du monde vivant. Elle consiste à décrire et délimiter en termes d'espèces, les organismes vivants et les organiser en catégories hiérarchisées (taxon).

Taxonomique (adj.) : Relatifs à la taxinomie, science de la classification des êtres vivants.

Téliospore (n.) : (= probaside) Spore sexuée de latence apparaissant à l'automne, à paroi épaissie, de couleur foncée, dont la caryoganie prend place à l'intérieur, germant pour produire une baside, constituant essentiellement les téléomorphes des *Pucciniales* (*Uredinales*) et *Ustilaginales*. Se dit de telles spores capables de résister aux rigueurs de l'hiver.

Ternée (adj.) : Se dit d'une feuille composée de trois parties plus ou moins égales et qui peuvent être elles-mêmes subdivisées.

Thalamus (n.) : Réceptacle floral saillant souvent bombé des fleurs archaïques sur lequel les pièces florales s'insèrent souvent en spirale.

Thalle (n.) : [1.] Appareil végétatif ne possédant ni feuilles, ni tiges, ni racines, produit par certains organismes non mobiles : végétaux, champignons, lichens, algues. [2.] Ensemble de l'appareil végétatif d'un champignon, dépourvu de tout organe fonctionnel différencié. Masse végétative, souvent mal définie, constituée par l'enchevêtrement de nombreux filaments dont l'ensemble forme le mycélium. [3.] Colonie d'une culture d'un champignon.

Thermophile (adj.) : Qualifie un organisme pour qui la chaleur est nécessaire à son bon développement.

Thérophyte (n. adj.) : Végétal subsistant à l'état de graine durant la saison défavorable. La vie des thérophytes est brève, quelques semaines à quelques mois s'écoulant entre le moment où germe la graine et celui où la plante meurt, après avoir dispersé ses semences.

Tibiiforme (adj.) : En forme de tibia. Se dit des cystides.

Tomenteux (adj.) (en mycologie) : Couvert d'un tomentum. Se dit d'un pellis dans lequel toutes les hyphes sont disposées irrégulièrement. Pilosité formée de poils courts, épais, fins, souples, entremêlés et plus ou moins feutrés des revêtements. Sorte de velours très court ou de fin duvet.

Tomentum (n.) (en lichénologie) : Est une formation constituée de nombreux poils serrés l'un aux autres.

Torsadé (adj.) : En forme de torsade. Enroulé en spirale. Se dit des sporophores dont la croissance est spiralée.

Tortueux (adj.) : Tordu, courbé ou enroulé dans différentes directions.

Trame (n.) : Tissu basal stérile de la chair ou du contexte et des lames d'un champignon qui lorsqu'observé au microscope montre l'arrangement des hyphes ou plusieurs traits cytologiques importants. Chair ou contexte : tissu d'hyphes du chapeau et du pied. Lame : tissu d'hyphes entre les sous-hyméniums ou

hyméniums des faces des lames, parois des tubes et des aiguillons.

Trame hyménophorale (n.) : Ensemble des cellules formant la chair de l'hyménophore.

Transporteurs membranaires (n.) : Ce sont des complexes protéiques qui permettent le déplacement de molécules par changement de conformation après la fixation de celle-ci. Ce transporteur peut être passif, il ne nécessite donc pas d'énergie et le déplacement se fait dans le sens du gradient de concentration. Le transporteur peut être actifs, il nécessite donc l'apport d'énergie pour le changement de conformation, soit par le déplacement d'un ion dans le cadre des cotransporteurs ou soit par l'hydrolyse de l'ATP dans le cadre des pompes. Le passage peut se faire contre le gradient de concentration.

Trichoderme (n.) : Se dit d'un pellis dont les hyphes sont redressées, irrégulières ou sous-régulières et modérément gonflées ou non.

Tronqué (adj.) : Ayant une extrémité apicale ou basale comme abruptement coupée. Terminé abruptement comme si l'apex avait été coupé par une ligne ou un plan transversal. Se dit des chapeaux, des bulbes, des lamelles, lamellules, spores, cellules dont la base ou l'apex se terminent abruptement, comme s'ils avaient été coupés.

Trophisme (n.) : Relatif à la nutrition d'un tissu vivant ou d'un organe.

Trouées (n.) : Est une technique sylvicole qui consiste à la création d'une zone sans arbres au sein du bois permettant d'exposer directement le sol au soleil, caché auparavant par la présence d'une canopée.

Tuberculé (adj.) : Ayant des tubercules, des renflements. Formé de tubercules, de renflements. Se dit des spores à la fois noduleuses et gibbeuses.

Umbo (n.) : Ombon.

Umboné (adj.) : Orné d'un umbo (mamelon saillant) (= Omboné).

Unciné (adj.) : En forme de crochet, terminé par un crochet. Muni d'un onglet ou d'une dent au point d'insertion. Se dit des lames

se prolongeant sur le pied par une dent de décurrence. *Voir* décurrent en dent, décurrent en filet.

Utriforme (adj.) : En forme d'outre (bouteille en cuir) un peu étranglée, large et présentant une striction plus ou moins prononcée qui délimite plus ou moins nettement un sommet, lui-même très largement arrondi-obtus.

Vasoconstrictrice (adj.) : Qui diminue le calibre des vaisseaux en provoquant la contraction de leurs fibres musculaires.

Veine (n.) (en lichénologie) : Réseau plus ou moins saillant, situé sur la face inferieure du thalle. Leur répartition, forme, couleur, leurs rhizines et leur tomentum qu'elles portent parfois, participe à la différenciation des espèces (182, 186).

Vélaire (adj.) : Pourvu d'un voile. En rapport au voile.

Velouté (adj.) : Ayant l'aspect du velours, couvert de velours. Doux au toucher, au goût. Se dit des revêtements formés de poils plutôt courts, très serrés, bien parallèles, plus ou moins dressés et d'aspect mat et doux.

Ventru (adj.) : Renflé, dilaté, élargi au milieu. Se dit de l'arête bombée des lames, des pieds distinctement élargis vers le milieu et rétrécis aux extrémités.

Vergeté (adj.) : Orné de vergetures. *Voir* vergeture.

Vergeture (n.) : Sorte de strie, de ligne fine ou de fibrille innée ou à relief très faible, plus ou moins anastomosée, très serrée et radiale, souvent plus foncée que le fond.

Vermiforme (adj.) : Ayant l'aspect ou la forme d'un vers.

Verruculeux (adj.) : Finement verruqueux. Se dit des spores ornées de verrucules qui sont de petites verrues.

Verrue (n.) : Toute petite excroissance circonscrite. Petite bosse, saillie obtuse de surface.

Verruqueux (adj.) : Orné de verrues, de protubérances verruqueuses. Se dit des restes définis sur la surface du chapeau de certaines amanites après désintégration du voile universel, des spores ornées de protubérances obtuses, d'épaississements pleins ou creux, situés dans la paroi.

Versiforme (adj.) : À formes variables. Qui change de forme avec l'âge.

Verticillé (adj.) : Se dit d'un ensemble d'organes disposés à un même niveau et en cercle sur la tige (c'est-à-dire disposés en verticille). *Ex. : Feuilles verticillées*.

Verticille (n.) : Ensemble d'éléments partant tous d'un même niveau de l'axe qui les porte.

Vésiculeux (adj.) : Formé de vésicules. En forme de vésicule. Se dit de l'extrémité gonflée des conidiophores ou des sporangiophores, comme chez *Aspergillus*, *Syncephalastrum*.

Viscidule (adj.) : Légèrement visqueux, lubrifié. Se dit des revêtements paraissant un peu gras sans être nettement visqueux ni gluants.

Volve (n.) : Reste en forme de sac du voile général ou du péridium plus ou moins membraneux entourant la base du pied, ample ou engainant.

Xylane (n.) : Principal élément entrant dans la composition des hémicelluloses, composantes du bois, le xylane est un polymère de xylose.

Xylème (n.) : Le xylème permet la circulation de la sève brute constituée d'eau et de sels minéraux puisés dans le sol par les racines. Il se compose des vaisseaux constitués de files de cellules mortes entourées de lignine, de fibres ligneuses, constituées de cellules mortes et de parenchymes ligneux formés de cellules vivantes qui regroupent le parenchyme vertical et horizontal.

Xylophage (adj.) : Qui mange du bois.

Zygomorphe (adj.) : Se dit d'une fleur ou d'un organe à symétrie bilatérale (symétrie par rapport à un plan). Chez certaines espèces, les fleurs actinomorphes sont parfois décrites comme papilionacées, car leur forme évoque celle d'un papillon. *Ex. : Fleurs de pois.*

Bibliographie :

1. Berger-Sabbatel L, Briand M. Les pelouses sèches calcicoles [Internet]. Conservatoire régional d'espaces naturels d'aquitaine; 2003. 31 p. Disponible sur: http://www.cren-aquitaine.fr/apprendre/fichesps_adultes.pdf

2. Béguin L, Le Mell B, Girard L, Da Silva L, Ferrer ML. Connaissance et préservation des pelouses sèches. Association nature vivante; 2013 2014. 137 p.

3. Cordier J, Pujol D, Beslin O, Bressaud H, Monticolo J. Typologie des végétations de dalles et de pelouses calcaires sèches en région Centre. Conservatoire botanique national du Bassin parisien;

4. Maubert P, Dutoit T. Connaître et gérer les pelouses calcicoles. Comité départemental de protection de la nature et de l'environnement; 1995 p. 65.

5. Sugny D. Etudes des champignons de la Réserve Naturelles du sabot de Frotey-lès-Vesoul (Haute-Saône). Réserve naturelle de Sabot de Frotey: Société Mycologique du Pays de Montbéliard; 2010. 102 p.

6. Guyetant G, Rey G, Chastel L. Plan de gestion de la Réserve Naturelle Régionale de la Forteresse de Mimoyecques et coteau de Landrethun-le-Nord. CEN Nord-Pas-de-Calais; 2016. 174 p.

7. Conservatoire d'espaces naturels de Bourgogne. Préserver la biodiversité sur les pelouses calcaires de la côte mâconnaise. CENB; 2015. 12 p.

8. Conservatoire botanique national de Brest. Glossaire [Internet]. 2017 [cité 29 janv 2023]. Disponible sur: https://www.cbnbrest.fr/observatoire-milieux/boite-a-outils/determination-milieux/guide-zh-pdl/glossaire-guide-zh-pdl

9. Lepeltier Serge. Habitats agropastoraux. Paris: la Documentation française; 2005. 487 p. (Cahiers d'habitats Natura 2000; vol. 2).

10. Binet M., Chastel L., Guyetant G., Janczak A. Plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa - Site des coteaux d'Elnes, période 2019 – 2025. CEN Nord-Pas-de-Calais; 2019. 213 p.

11. Duhamel F, Farvacques C, Blondel C, Delplanque S, Catteau E, Gelez W, et al. Guide des végétations littorales du nord de la France. Centre régional de phytosociologie agréé conservatoire botanique national de Bailleul; 2017. 703 p.

12. SmageAa. Le territoire physique de l'Aa [Internet]. 2017 [cité 20 oct 2021]. Disponible sur: https://www.smageaa.fr/le-smageaa/le-territoire/le-territoire-physique/

13. Réserves Naturelles de France. Les réserves naturelles nationales [Internet]. Date inconnue [cité 15 nov 2021]. Disponible sur: https://www.reserves-naturelles.org/fonctionnement/reserves-naturelles-nationales

14. Réserves Naturelles de France. Les réserves naturelles [Internet]. Date inconnue [cité 15 nov 2021]. Disponible sur: https://www.reserves-naturelles.org/reserves-naturelles

15. Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN). Réserve Naturelle RNN de la Grotte et des Pelouses d'Acquin-Westbecourt et de Wavrans-Sur-L'Aa, Coteaux d'Elnes, Terrain acquis (ou assimilé) par un Conservatoire d'espaces naturels [Internet]. [cité 22 juin 2021]. Disponible sur: https://inpn.mnhn.fr/espace/protege/FR1504184

16. INPN -Inventaire National du Patrimoine Naturel. L'inventaire ZNIEFF [Internet]. Date inconnue [cité 22 juin 2021]. Disponible sur: https://inpn.mnhn.fr/programme/inventaire-znieff/presentation

17. Vincent Santune, Cédric Vanappelghem, Benoît Gallet, Mathilde Reve, Baptiste Hubert. Plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa - Site des coteaux d'Elnes, période 2012 – 2016. CEN Nord-Pas-de-Calais; 2012. 188 p.

18. Collet A. Biographie chronologique des barons et seigneurs d'Elnes depuis le XVe siècle [Internet]. 1917 [cité 21 févr 2022]. Disponible sur: https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k131288k

19. La réserve naturelle de la commune de Wavrans-sur-l'Aa [Internet]. Commune de Wavrans-sur-l'Aa. 2017 [cité 21 févr 2022]. Disponible sur: https://www.wavranssurlaa.com/

20. Décret n° 2008-219 du 5 mars 2008 portant création de la réserve naturelle nationale de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt et des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa (Pas-de-Calais). 2008-219.

21. Barbier L, Boullet V, Desreumaux H. Bilan des 10 ans de gestion pastorale de la réserve naturelle volontaire de Wavrans-sur-l'Aa. 1998. 38 p.

22. Antoine P. Les lœss en France et dans le Nord-Ouest européen. Rev Fr Geotech. 2002;(99):3-21.

23. Cohen, K.M., Harper, D.A.T., Gibbard, P.L. ICS International Chronostratigraphic Chart 2021/10 [Internet]. International Commission on Stratigraphy, IUGS.; [cité 28 nov 2021]. Disponible sur: www.stratigraphy.org

24. Société géologique du Nord (Lille). Annales de la Société géologique du Nord. 2ème série. Tome 13. Lilliad - Université de Lille - Sciences et technologies [Internet]. 2006 [cité 29 déc 2021]; Disponible sur: https://iris.univ-lille.fr/handle/1908/2912

25. Le Maner Y. Mimoyecques - Site du « canon de Londres » (1943-1945). Wizernes: La Coupole édition; 2011. 32 p.

26. France 3. Histoires 14-18 : la grosse Bertha. France 3 Hauts-de-France [Internet]. 2018 [cité 8 mars 2022]; Disponible sur: https://france3-regions.francetvinfo.fr/hauts-de-france/aisne/histoires-14-18-grosse-bertha-1442995.html

27. Pomerol Charles. Marnes [Internet]. Encyclopædia Universalis. Date inconnue [cité 22 nov 2022]. Disponible sur: https://www.universalis.fr/encyclopedie/marnes/

28. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique. Notice méthodologique - Méthode d'inventaire floristique [Internet]. 2012 [cité 15 nov 2021]. Disponible sur: https://obv-na.fr/ofsa/ressources/1_outils_terrain/OFSA-MIG-201203.pdf

29. Dupont F, Guignard JL. Botanique : Les familles de plantes. 15e éd. Issy-les-Moulineaux: Elsevier Masson; 2011. 408 p.

30. Schatz B, Hossaert-McKey M, Kjellberg F. Histoire évolutive et diversité des interactions insectes pollinisateurs-plantes. In: Interactions insectes-plantes. Marseille Versailles: IRD éditions Éditions Quae; 2013. p. 565-76.

31. Ramírez SR, Gravendeel B, Singer RB, Marshall CR, Pierce NE. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. Nature. 2007;448(7157):1042-5.

32. Delforge P. Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 3e éd. mise à jour et augmentée. Paris: Delachaux et Niestlé; 2021. 352 p.

33. Dusak F, Lebas P, Pernot P. Guide des orchidées de France. Paris: Belin; 2009. 224 p. (L'indispensable guide des... Fous de nature !).

34. Rasmussen HN, Rasmussen FN. Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style. Oikos. 2009;118(3):334-45.

35. Roy Mélanie, Watthana Santi, Stier Anna, Richard Franck, Vessabutr Suyanee, Selosse Marc-André. Two mycoheterotrophic orchids from Thailand tropicaldipterocarpacean forests associate with a broad diversity ofectomycorrhizal fungi. BMC Biology. 2009;7:51-67.

36. Jürgens A, Dötterl S. Chemical Composition of Anther Volatiles in Ranunculaceae: Genera-Specific Profiles in Anemone, Aquilegia, Caltha, Pulsatilla, Ranunculus, and Trollius Species. American Journal of Botany. 2004;91(12):1969-80.

37. Orak M, Üstündağ M, Güloğlu C, Taş M, Baylan B. A Skin Burn Associated with Ranunculus Arvensis (wedding Bloom). Indian Journal of Dermatology. 2009;54(S1):S19-20.

38. Müller MB, Bertrams J, Stintzing FC. Stability of protoanemonin in plant extracts from Helleborus niger L. and Pulsatilla vulgaris Mill. Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis. 2020;188:113370.

39. Pharmacopée Française. Liste B des plantes médicinales utilisées traditionellement en l'état ou sous forme de préparation dont les effets indésirables potentiels sont supérieurs au bénéfice thérapeutique attendu. In: 11e édition. 2021 [cité 4 avr 2022]. Disponible sur: https://ansm.sante.fr/pharmacopee/liste-des-plantes-medicinales-utilisees-traditionnellement#L

40. Pharmacopée Française. Clematis vitalba pour préparations homéopathiques. In: 11e édition. 2019 [cité 4 avr 2022]. Disponible sur: https://ansm.sante.fr/pharmacopee/preparations-homeopathiques-francais

41. Prokop P, Fedor P. Why do flowers close at night? Experiments with the Lesser celandine Ficaria verna Huds (Ranunculaceae). Biological Journal of the Linnean Society. 2016;118(3):698-702.

42. Jouy A, De Foucault B. Dictionnaire illustré de botanique. Mèze: Biotope éditions; 2016. 471 p.

43. Van Doorn WG, Kamdee C. Flower opening and closure : an update. Journal of Experimental Botany. 2014;65(20):5749-57.

44. Streeter D. Guide Delachaux des fleurs de France et d'Europe. 2e éd. revue et augmentée. Paris: Delachaux et Niestlé; 2017. 704 p.

45. Nicollet B. À la découverte des fleurs des Alpes: 350 espèces dans leur milieu. 2e éd. [mise à jour]. Grenoble: Glénat; 2017. (Les guides de terrain des parcs nationaux de France). 432 p.

46. Spellenberg R, Earle CJ, Nelson G. Trees of Western North America [Internet]. Princeton University Press; 2014 [cité 16 mai 2022]. 560 p. Disponible sur: http://univ.scholarvox.com/book/88833485

47. Bajon R. Parnassia palustris L., 1753 [Internet]. Muséum national d'Histoire naturelle; 2000. Disponible sur: https://cbnbp.mnhn.fr/cbnbp/especeAction.do?action=fiche&cdNom=112426

48. Tison JM, Foucault B de, Guiol F. Flora Gallica: flore de France. Mèze: Biotope; 2014. 1196 p.

49. *Carlina vulagris* - Description selon Coste [Internet]. Tela Botanica. 2011 [cité 23 juin 2022]. Disponible sur: https://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-14613-description

50. Coste H, Flahault C. Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Paris: P. Klincksieck; 1900.

51. Le Tacon F, Maurice JP. L'odyssée des champignons. Versailles: Éditions Quae; 2019. 144 p.

52. Blieck A. PALÉOZOÏQUE ou ÈRE PRIMAIRE [Internet]. Encyclopædia Universalis. Date inconnue [cité 8 août 2022]. Disponible sur: https://www.universalis.fr/encyclopedie/paleozoique-ere-primaire/

53. Pôle d'interprétation de la Préhistoire. Comment Cro-Magnon allumait-il le feu ? - Pôle d'interprétation de la Préhistoire [Internet]. 2014 [cité 9 oct 2022]. Disponible sur: https://www.pole-prehistoire.com/fr/decouvrir/les-ressources-en-ligne/expositions-virtuelles/73-hommes-et-cultures/152-comment-cro-magnon-allumait-il-le-feu

54. Courtecuisse R, Duhem B. Champignons de France et d'Europe. Paris: Delachaux et Niestlé; 2016. 544 p.

55. Histoire pour tous de france et du monde. Les Aryens : une histoire européenne et indienne [Internet]. 2022 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: https://www.histoire-pour-tous.fr/dossiers/5491-les-aryens-une-histoire-europeenne-et-indienne.html

56. Guéguen JC, Garon D. Biodiversité et évolution du Monde Fongique. [Internet]. 1er édition. Les Ulis: EDP Sciences; 2015 [cité 8 août 2022]. 233 p. (Les cahiers de la biodiversité series). Disponible sur: https://public.ebookcentral.proquest.com/choice/publicfullrecord.aspx?p=5057988

57. Bournérias M, Bock C. Le génie des végétaux : des conquérants fragiles. Paris: Belin : Pour la Science; 2006. 287 p. (Bibliothèque scientifique).

58. Læssøe T, Petersen JH, Eyssartier G. Les champignons d'Europe tempérée. Vol. 1. Mèze: Biotope éditions; 2020. 815 p.

59. Cuny JP. L'Aventure des plantes : 51 histoires vraies et extraordinaires. Paris: J'ai lu; 2001. 320 p.

60. Vaughan G. La famine en Irlande. L'Histoire [Internet]. 2016 [cité 9 août 2022];(Mensuel 419). Disponible sur: https://www.lhistoire.fr/la-famine-en-irlande

61. Guide Irlande.com. La Grande Famine irlandaise (1845-1848) [Internet]. 2007 [cité 10 août 2022]. Disponible sur: https://www.guide-irlande.com/culture/grande-famine/

62. Faculté des lettres et sciences humaines, Université de Sherbrooke. Dévoilement public du projet Mk-Ultra de la CIA | Événements | Perspective Monde [Internet]. Québec, Canada. Date inconnue [cité 9 oct 2022]. Disponible sur: https://perspective.usherbrooke.ca/bilan/servlet/BMEve/1911

63. Pichard G. Le champignon, allié de l'arbre et de la forêt. Paris: CNPF (Centre national de la propriété forestière); 2016. 46 p.

64. Vergidis P. Revue générale des infections mycosiques [Internet]. Édition professionnelle du Manuel MSD. 2022 [cité 25 sept 2022]. Disponible sur: https://www.msdmanuals.com/fr/professional/maladies-infectieuses/mycoses/revue-g%C3%A9n%C3%A9rale-des-infections-mycosiques

65. Borel JF. Ciclosporine ou cyclosporine [Internet]. Encyclopædia Universalis. Date inconnue [cité 9 août 2022]. Disponible sur: https://www.universalis.fr/encyclopedie/ciclosporine-cyclosporine/

66. Boitard C, Bach J. La ciclosporine, une révolution en thérapeutique immunosuppressive. Med Sci (Paris). 1992;8(4):324.

67. Després J, éditeur. L'univers des champignons. Montréal: Presses de l'Université de Montréal; 2012. 373 p.

68. Wang J, Wang HX, Ng TB. A peptide with HIV-1 reverse transcriptase inhibitory activity from the medicinal mushroom Russula paludosa. Peptides. 2007;28(3):560-5.

69. Eyssartier G. Les 50 règles d'or du cueilleur de champignons. Paris: Larousse; 2018. 96 p. (Les mini Larousse).

70. Ducatillon JY, Henne B, Huart D, Lecuru C, Lefèvre JL, Trawinky F. Bulletin semestriel de la Société Mycologique du Nord de la France. Bulletin semestriel de la société mycologique du nord de la France. 2022;(111):115.

71. Code forestier (nouveau) - Article L163-11. Infractions commises en forêt d'autrui [Internet]. Code forestier (nouveau). Sect. 4 juill, 2012. Disponible sur: https://www.legifrance.gouv.fr/codes/article_lc/LEGIARTI000025246332

72. Code forestier (nouveau) - Article R163-5. Infractions commises en forêt d'autrui [Internet]. Code forestier (nouveau). Sect. 3 juill, 2012. Disponible sur: https://www.legifrance.gouv.fr/codes/article_lc/LEGIARTI000026127993/

73. Code civil- Articles 547 à 550. Chapitre Ier : Du droit d'accession sur ce qui est produit par la chose [Internet]. Code civil févr 6, 1804. Disponible sur: https://www.legifrance.gouv.fr/codes/id/LEGISCTA000006136244/

74. Eyssartier G. Champignons: tout ce qu'il faut savoir en mycologie. Paris: Belin; 2018. 304 p.

75. Isarno T. Réaction macrochimique chez les champignons [Internet]. Societe mycologique du Haut-Rhin; 2003. Disponible sur: http://societe-mycologique-du-haut-rhin.org/fichiers/Reactions_macrochimiques.pdf

76. Lecomte M. TL4 (réactif du Docteur HENRY) [Internet]. Champignon-passion.be. Date inconnue. Disponible sur: http://www.champignons-passion.be/main.htm

77. Baar D, Lecomte M. Quelques réactifs en mycologie. Partie 1 : introduction et généralités. Bulletin de l'Association des Mycologues Francophones de Belgique. 2011;4:46-7.

78. Francini L, Durand M. À la découverte des champignons : une introduction à la mycologie. Sevrier (Savoie): Fédération Mycologique Dauphiné-Savoie; 2012. 71 p.

79. Chaumeton H. Les champignons de France. 6e éd. Paris: Solar; 2010. 509 p. (Guide vert).

80. Lecomte M, Baar D. Réactifs de melzer [Internet]. Association des Mycologues Francophones de Belgique asbl. Date inconnue. Disponible sur: http://www.amfb.eu/Produits/Produits-utlises/Pages/Melzer.html

81. Lecomte M. Séminaire de microscopie 2012. Association des mycologues francophones de Belgique; 2012. 195 p.

82. Lowenfels J, Girard-Lagorce S. Fertiles champignons: le guide de la culture organique avec les mycorhizes. Arles: Rouergue; 2018. 175 p.

83. Garbaye J. La symbiose mycorhizienne : une association entre les plantes et les champignons. Versailles: Éd. Quae; 2013. 252 p. (Collection Synthèses).

84. Courtecuisse R. Clé de détermination macroscopique des champignons supérieurs des régions du Nord de la France. lille: Société mycologique du Nord de la France; 1986. 473 p.

85. Tanguy J. Les mycètes dans les écosystèmes [Internet]. Lycée Valentine Labbé; 2019. Disponible sur: https://www.svt-tanguy-jean.com/uploads/1/2/0/4/120408978/tb-tp-4-2-mycetes.pdf

86. Gantet P, Verger A. Évolution et caractéristiques [Internet]. Unisciel les sciences, l'essentiel. 2022 [cité 25 janv 2023]. Disponible sur: https://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch01/co/apprendre_ch1_20.html

87. Fortin JA, Plenchette C, Piché Y. Les mycorhizes: l'essor de la nouvelle révolution verte. Édition revue et augmentée. Versailles: Éditions Quae; 2016. 163 p.

88. Gantet P, Tandart V, Verger A. Les mycophytes - Morphologie des champignons actuels [Internet]. Evolution et caractéristiques-les mycophytes-cycle trigénétique d'un ascomycète. 1999 [cité 26 janv 2023]. Disponible sur: https://fsm.rnu.tn/useruploads/cours/ulpcsm/biologie/module1/apprendre/chapitre1/myco/myco2det.htm

89. Ruiz M. Facilitated diffusion involves the use of a protein to facilitate the movement of molecules across the membrane. In some cases, molecules pass through channels within the protein,In other cases, the protein changes shape, allowing molecules to pass through. [Internet]. 2007 [cité 26 mars 2023]. Disponible sur: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scheme_facilitated_diffusion_in_cell_membrane-en.svg

90. Webster J, Weber R. Introduction to fungi. 3rd ed. Cambridge, UK ; New York: Cambridge University Press; 2007. 841 p.

91. Desbrières J. Chitine et chitosanes. L'actualité chimique. La Société Française de Chimie. 2002;36-44.

92. Gow NAR, Latge JP, Munro CA. The Fungal Cell Wall: Structure, Biosynthesis, and Function. Microbiology Spectrum. 2017;5(3): Funk 35-2016

93. Garcia-Rubio R, De Oliveira HC, Rivera J, Trevijano-Contador N. The Fungal Cell Wall: Candida, Cryptococcus, and Aspergillus Species. Frontiers in Microbiology [Internet]. 2020 [cité 25 mai 2023];10. Disponible sur: https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2019.02993

94. Desoubeaux G, Chandenier J. Current antifungal treatments of Aspergillus diseases. Feuillets de Biologie. 2010;51(295):55-63.

95. Geoghegan I, Steinberg G, Gurr S. The Role of the Fungal Cell Wall in the Infection of Plants. Trends in Microbiology. 2017;25(12):957-67.

96. Lenardon MD, Sood P, Dorfmueller HC, Brown AJP, Gow NAR. Scalar nanostructure of the Candida albicans cell wall; a molecular, cellular and ultrastructural analysis and interpretation. The Cell Surface. 2020;6:100047.

97. Jadhav H, Shaikh S, Sayyed R. Role of Hydrolytic Enzymes of Rhizoflora in Biocontrol of Fungal Phytopathogens: An Overview. In: Rhizotrophs : Plant Growth Promotion to Bioremediation. Springer; 2017. p. 183-203. (Microorganisms for Sustainability; vol. 2).

98. Fesel P, Zuccaro A. β-glucan: Crucial component of the fungal cell wall and elusive MAMP in plants. Fungal Genetics and Biology. 2015;90.

99. Free SJ. Fungal Cell Wall Organization and Biosynthesis. In: Advances in Genetics [Internet]. Elsevier science; 2013 [cité 6 juill 2023]. p. 33-82. Disponible sur: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780124076778000026

100. Bayry J, Aimanianda V, Guijarro JI, Sunde M, Latgé JP. Hydrophobins—Unique Fungal Proteins. Heitman J, éditeur. PLoS Pathog. 2012;8(5):e1002700.

101. Linder MB, Szilvay GR, Nakari-Setälä T, Penttilä ME. Hydrophobins: the protein-amphiphiles of filamentous fungi. FEMS Microbiol Rev. 2005;29(5):877-96.

102. Löpez-Franco R, Bracker CE. Diversity and dynamics of the Spitzenkörper in growing hyphal tips of higher fungi. Protoplasma. 1996;195(1):90-111.

103. Riquelme M, Sánchez-León E. The Spitzenkörper: a choreographer of fungal growth and morphogenesis. Current Opinion in Microbiology. 2014;20:27-33.

104. Grove SN, Bracker CE. Protoplasmic Organization of Hyphal Tips Among Fungi: Vesicles and Spitzenkörper. J Bacteriol. 1970;104(2):989-1009.

105. Fortin G. Bouclées, pas bouclées ? [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2015 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: https://blog.mycoquebec.org/blog/bouclees-pas-bouclees/

106. McClure WK, Park D, Robinson PM. Apical Organization in the Somatic Hyphae of Fungi. Microbiology. 1968;50(2):p 177-182.

107. Fortin G. La paroi des spores [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2013 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/la-paroi-des-spores/

108. Clowez P, Moreau PA. Morilles de France et d'Europe. Noyon: Cap régions éditions; 2020. 372 p.

109. Fortin G. À la recherche du dolipore [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2014 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/la-recherche-du-dolipore/

110. Money NP. Chapter 1 - Fungal Diversity. In: Watkinson SC, Boddy L, Money NP, éditeurs. The Fungi [Internet]. Third Edition. Boston: Academic Press; 2016 [cité 15 juin 2023]. p. 1-36. Disponible sur: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123820341000013

111. Mazer E, Péan H, Péan R, Frund C, Terrein JC. MycoDB : Glossaire mycologique [Internet]. MycoDB. Date inconnue [cité 24 oct 2023]. Disponible sur: https://www.mycodb.fr/glossaire.php

112. Guy F, Landry J. Des papillons dans la tête... des Panaeolus [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2015 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/des-papillons-dans-la-tete-des-panaeolus/

113. Courtecuisse R, Lecuru C, Moreau PA, Clowez P, Huart D, Lefebvre B, et al. Inventaire mycologique des hauts-de-France. 2018e-2019e éd. Vol. 1-Basidiomycota. Lille: Société mycologique du Nord de la France; 2018. 524 pp, 30 pl.

114. Bernoux JY. Spore, couleur de la sporulation,la sporée. [Internet]. ChampYves le site aux mille champignons. 2002 [cité 2 oct 2022]. Disponible sur: https://champyves.pagesperso-orange.fr/champignons/determination/spore.html

115. Poumarat S. Clé des Gastromycetes épigés d'Europe. 2ème éd., rev.augm. Nice: Fédération des Associations Mycologiques Méditerranéennes; 2003. 100 p. (Monographie mycologiques de la F.A.M.M).

116. Fortin G, Paquin J. Histoire d'hyphes (I)* [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2015 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/histoire-dhyphes-i/

117. Fortin G, Paquin J. Histoire d'hyphes II* [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2015 [cité 30 janv 2023]. Disponible sur: https://blog.mycoquebec.org/blog/hyphes-secretrices/

118. Maffert J. Les éléments microscopiques mycologiques [Internet]. Association des Naturalistes des Yvelines. date inconnue [cité 12 janv 2023]. Disponible sur: https://www.siteany78.org/spip.php?article463

119. Fortin G. Petit champignon de toutes les couleurs [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2014 [cité 28 févr 2023]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/petit-champignon-de-toutes-les-couleurs/

120. Noordeloos ME, Vellinga EC, Kuyper THW, Bas C. Flora Agaricina Neerlandica, critical monographs on families of agaricus and boleti occuring in the netherlands. Vol. 1. Rotterdam: A. A. Balkema publishers; 1988. 182 p.

121. Clémençon H. Cytology and plectology of the Hymenomycetes. 2nd revised ed. Stuttgart: J. Cramer; 2012. 520 p.

122. Fortin G. Les couches corticales des hyménomycètes [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2018 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/les-couches-corticales-des-hymenomycetes/

123. Fortin G. Gluant, glutineux, collant, etc. [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2022 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/gluant-glutineux-collant-etc/

124. Fortin G. La trame lamellaire [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2016 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/la-trame-lamellaire/

125. Fortin G, Labbé R. Étude microscopique de Boletus chippewaensis, le porcini québécois [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2021 [cité 7 janv 2024]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/boletus-chippewaensis/

126. Fortin G. Les cystides des hyménomycètes [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2018 [cité 2 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/les-cystides-des-hymenomycetes/

127. Melzer A. Key to Psathyrella [Internet]. 2012. Disponible sur: https://web.micolosa.net/wp-content/uploads/claves-psathyrellas.pdf

128. Lecomte M. Addenda 2019 du livre Microscopie & champignons [Internet]. Association des mycologues francophones de Belgique; 2019. Disponible sur: http://www.amfb.eu/DocumenstTelechargeables/PDF/2019-Addendum01.pdf

129. Dougoud R. Contribution à l'étude des discomycètes. Revues Ascomycete.org. 2013;5(2):63-89.

130. Halbwachs H. Gone with the wind – a review on basidiospores of lamellate agarics. Mycosphere. 2015;6(1):78-112.

131. Fortin G. Les spores des hyménomycètes [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2019 [cité 2 oct 2022]. Disponible sur: https://blog.mycoquebec.org/blog/les-spores-des-hymenomycetes/

132. Bellemère A, Janex-Favre MC, Farguey-Leduc A. Marius Chadefaud et les asques: données inédites, études ultrastructurales complémentaires. Bulletin de la Société Botanique de France Lettres Botaniques. 1987;134(3):217-46.

133. Cemamycologie. Ascomycota [Internet]. Cercle d'études mycologiques en aquitaine. 2018 [cité 1 mars 2023]. Disponible sur: https://cemamycologiefr.wordpress.com/2018/02/17/ascomycota/

134. Trail F. Fungal cannons: explosive spore discharge in the *Ascomycota*. FEMS Microbiology Letters. 2007;276(1):12-8.

135. Fortin G. B.A.BA des basides [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2016 [cité 10 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/baside-101/

136. Enseignemnt de Biologie des Organisme. 1er année de Licence STS-BGS. Les champignons Thallophytes, Mycophytes [Internet]. Date inconnue. Disponible sur: https://docplayer.fr/7346583-Enseignement-de-biologie-des-organismes-1-ere-annee-de-licence-sts-bgs-ii-les-champignons-thallophytes-mycophytes.html

137. Cemamycologie. Gymnosporangium [Internet]. Cercle d'études mycologiques en aquitaine. 2018 [cité 5 mars 2023]. Disponible sur: https://cemamycologiefr.wordpress.com/2018/02/18/gymnosporangium/

138. Vanderweyen PA. Quelques notions sur les rouilles (II). Bulletin de l'Association des Mycologues Francophones de Belgique. 2013;6:25-8.

139. Kiffer E, Morelet M. Les Deutéromycètes: classification et clés d'identification générique. Paris: INRA (Institut National de la Recherche Agronomique); 1997. 306 p.

140. Gould AB. Fungi: Plant Pathogenic. In: Schaechter M, éditeur. Encyclopedia of Microbiology [Internet]. Third Edition. Amsterdam: Elsevier/Academic Press; 2009 [cité 13 juin 2023]. p. 457-77. Disponible sur: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123739445003473

141. Callac P, Gaubert JL, Imbernon M, Ginberteau J, Desmerger C, Olivier JM. Ressources génétiques chez les agarics : résultats récents et premiers essais expérimentaux d'interfécondation libre chez le champignon de Paris. In: Le patrimoine génétique : la diversité et la ressource [Internet]. Paris: Bureau des ressources génétiques; 2003. p. 331-46. (Les Actes du Bureau des ressources génétiques N°4). Disponible sur: https://www.researchgate.net/publication/341820134_Ressources_genetiques_chez_les_agarics_resultats_recents_et_premiers_essais_experimentaux_d%27interfecondation_libre_chez_le_champignon_de_Paris

142. Aubert G. Mycologie générale [Internet]. association PharmaMarseille; date inconnue. Disponible sur: https://pdfslide.fr/documents/questions-de-cours-mycologie-gene-questions-de-cours-mycologie-generale.html?page=1

143. Aime MC, McTaggart AR, Mondo SJ, Duplessis S. Chapter Seven - Phylogenetics and Phylogenomics of Rust Fungi. In: Fungal Phylogenetics and Phylogenomics [Internet]. 1st edition. Academic Press; 2017 [cité 11 juin 2023]. p. 267-307. (Advances in Genetics; vol. 100). Disponible sur: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065266017300391

144. Lecomte M. Les rouilles. Bulletin de l'Association des Mycologues Francophones de Belgique. 2009;2:43-52.

145. Shattock RC. Rust. In: Roberts AV, éditeur. Encyclopedia of Rose Science [Internet]. Oxford: Elsevier; 2003 [cité 13 juin 2023]. p. 165-9. Disponible sur: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B0122276205000884

146. Saville B, Donaldson M, Doyle C. Investigating Host Induced Meiosis in a Fungal Plant Pathogen. In: Swan A, éditeur. Meiosis - Molecular Mechanisms and Cytogenetic Diversity [Internet]. Rijeka: IntechOpen; 2012. p. 411-60. Disponible sur: https://www.researchgate.net/publication/221926459_Investigating_Host_Induced_Meiosis_in_a_Fungal_Plant_Pathogen

147. Béguinot J. Les étonnantes inventions des champignons, pour des « lancements » de spores toujours plus performants. Revue scientifique Bourgogne nature. 2011;13:65-74.

148. Andersen GL, Frisch A, Kellogg CA, Levetin E, Lighthart B, Paterno D. Aeromicrobiology/Air Quality. In: Encyclopedia of microbiology. Third Edition. Amsterdam: Elsevier/Academic Press; 2009. p. 11-26.

149. Money NP. Chapter 3 - Spore production, discharge, and dispersal. In: Watkinson SC, Boddy L, Money NP, éditeurs. The Fungi [Internet]. Third Edition. Boston: Academic Press; 2016 [cité 15 juin 2023]. p. 67-97. Disponible sur: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123820341000037

150. Fortin G. Le mécanisme d'éjection des spores des hyménomycètes [Internet]. Le blogue Mycoquébec. 2018 [cité 2 oct 2022]. Disponible sur: http://blog.mycoquebec.org/blog/le-mecanisme-dejection-des-spores-des-hymenomycetes/

151. Trail F, Gaffoor I, Vogel S. Ejection mechanics and trajectory of the ascospores of Gibberella zeae (anamorph Fuarium graminearum). Fungal Genetics and Biology. 2005;42(6):528-33.

152. Boumaaza B. Maladies parasitaires des végétaux [Internet]. Université 8 mai 1945 Guelma-Faculté des sciences de la nature et de la vie et sciences de la terre et de l'univers; 2016 [cité 15 juin 2023]. Disponible sur: https://dspace.univ-guelma.dz/jspui/bitstream/123456789/623/1/Polycopié finale.pdf

153. Chabasse D, Bouchera J phillippe, De Gentille L, Brun S, Cimon B, Pascale P. Les moisissures d'intérêt médical. Cahier de formation biologie médicale bioforma. 2022;(25):9-154.

154. Wyatt TT, Wösten HAB, Dijksterhuis J. Chapter Two - Fungal spores for dispersion in space and time. In: Sariaslani S, Gadd GM, éditeurs. Advances in Applied Microbiology [Internet]. First edition. Amsterdam: Elsevier/Academic Press; 2013 [cité 13 juin 2023]. p. 43-91. Disponible sur: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780124076723000022

155. Visagie C, Houbraken J, Frisvad J, Hong SB, Klaassen C, Perrone G, et al. Identification and nomenclature of the genus Penicillium. Studies in Mycology. 2014;78:343-71.

156. Blancard D. Ephytia INRAE [Internet]. Ephytia. 2015 [cité 8 juin 2023]. Disponible sur: http://ephytia.inra.fr/fr/C/21330/Di-gno-Leg-Sclerotes

157. Chabasse D, Bouchera J phillippe, De Gentille L, Brun S, Cimon B, Penn P. Les dermatophytes. Cahier de formation biologie médicale bioforma. 2004;(31):12-122.

158. Kendrick B. Analysis of morphogenesis in hyphomycetes: new characters derived from considering some conidiophores and conidia as condensed hyphal systems. Can J Bot. 2003;81(2):75-100.

159. Anger A. Biologie de Sclerotinia sclerotiorum [Internet]. Agro-Transfert ressources et territoires. Disponible sur: http://www.agro-transfert-rt.org/wp-content/uploads/2020/05/Fiche-Biologie-Sclerotinia-sclerotiorum.pdf

160. Ruel D, Gélinas B, Magnan-Baril P. Le seigle d'automne : essaie de la fertilisation en bore sur l'apparition de l'ergot et le rendemant [Internet]. Agriculture, Pêcheries et alimentation Québec; 2019. Disponible sur: https://www.agrireseau.net/grandescultures/documents/100557/essai-de-fertilisation-en-bore-sur-l_apparition-de-l_ergot-et-le-rendement-dans-le-seigle-d_automne?sort=5

161. Wegulo SN, Carlson MP. Ergot of Small Grain Cereals and Grasses and its Health Effects on Humans and Livestock [Internet]. Institute of Agriculture and Natural Resources Nebraska Extension Publications; 2011. Disponible sur: https://extensionpubs.unl.edu/publication/9000016368209/ergot-of-small-grain-cereals-and-grasses-and-its-health-effects-on-humans-and-livestock

162. Pageau D, Lajeunesse J. Évaluation de la résistance à l'ergot (Claviceps purpurea) chez l'orge et le blé. phyto. 2006;87(2):63-8.

163. Menzies JG, Turkington TK. An overview of the ergot (*Claviceps purpurea*) issue in western Canada: challenges and solutions. Canadian Journal of Plant Pathology. 2015;37(1):40-51.

164. Gange AC, Gange EG, Sparks TH, Boddy L. Rapid and Recent Changes in Fungal Fruiting Patterns. Science. 2007;316(5821):71-71.

165. Kauserud H, Stige L, Vik JO, Halvorsen R, Høiland K, Stenseth NC. Mushroom Fruiting and Climate Change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2008;105(10):3811-4.

166. Pawlowski jan, Montoya-Burges J, Chraïti S, Perron K, Brochier C, Gouy M. Arbre du vivant - BiOutils [Internet]. Bioutils - portail pedagogique de l'université de Genève. 2015 [cité 30 mars 2023]. Disponible sur: https://www.bioutils.ch/materiel-pedagogique/arbre-du-vivant

167. Bachy C. Phylogénie, diversité et dynamique temporelle chez les ciliés tintinnidés marins [Thèse] [Internet]. Université Paris Sud- Paris XI; 2012. 265 p. Disponible sur: https://www.researchgate.net/publication/278641559_Phylogeny_diversity_and_temporal_dynamics_of_marine_tintinnid_ciliates

168. Grigoriev I, Cullen D, Goodwin S, Hibbett D, Jeffries T, Kubicek C, et al. Fueling the future with fungal genomics. Mycology. 2011;2(3):192-209.

169. Durand R. Champignons des arbres et du bois: les principaux pathogènes-guide de diagnostic et traitements. Châtillon-Coligny: les Édditions de l'Écluse; 2008. 181 p.

170. WSL. Les pourritures du bois: la pourriture brune, la pourriture blanche et la pourriture molle [Internet]. Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL. date inconnue [cité 25 mai 2023]. Disponible sur: https://totholz.wsl.ch/fr/bois-mort/decomposition-du-bois/les-pourritures-du-bois.html

171. Selosse MAndré. La symbiose: structures et fonctions, rôle écologique et évolutif. 2e tirage rev. et corr. Paris: Vuibert; 2001. 154 p.

172. Roignant J. Biologie de développement du bois en réponse à des sollicitations mécaniques environnementales [thèse] [Internet]. Clermont-Ferrand : Université Clermont Auvergne; 2018 [cité 11 nov 2022]. 167 p. Disponible sur: https://theses.hal.science/tel-02004248/document

173. Sache I. Le parasitisme chez les champignons [Internet]. Association des naturalistes des Yvelines; 2018 [cité 14 nov 2022]. Disponible sur: https://www.siteany78.org/IMG/pdf/any_parasitisme_champignons_2018_r.pdf

174. Falter C, Reumann S. The essential role of fungal peroxisomes in plant infection. Molecular Plant Pathology. 2022;23(6):781-94.

175. Meng S, Torto-Alalibo T, Chibucos MC, Tyler BM, Dean RA. Common processes in pathogenesis by fungal and oomycete plant pathogens, described with Gene Ontology terms. BMC Microbiology. 2009;9(1-7):1-11.

176. Wang F, Feng G. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Interactions in the Rhizosphere. In: Rhizosphere Biology: Interactions Between Microbes and Plants [Internet]. Berlin: Springer; 2021. p. 217-35. Disponible sur: https://www.researchgate.net/publication/343813759_Arbuscular_Mycorrhizal_Fungi_Interactions_in_the_Rhizosphere

177. Bâ A, Duponnois R, Diabaté M, Dreyfus B. Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest: méthodes d'étude, diversité, écologie, utilisation en foresterie et comestibilité. first edition. Marseille: IRD Orstom; 2011. 252 p. (Didactiques).

178. Selosse MA, Roy M. Les plantes qui mangent les champignons. Les végétaux insolites : l'inventivité sans limite des plantes-Dossier pour la science. 2022;(77):102-7.

179. Dodelin B, Selosse MA. Orchidées et champignons : une porte vers les réseaux mycorhiziens. Bulletin mycologique et botanique Dauphiné-Savoie. 2011;(202):75-83.

180. Lallemand F. Evolution des interactions mycorhiziennes et de la mycohétérotrophie chez les orchidées [thèse] [Internet]. Museum national d'histoire. Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme; 2018 [cité 17 mai 2023]. 270 p. Disponible sur: https://www.semanticscholar.org/paper/Evolution-des-interactions-mycorhiziennes-et-de-la-Lallemand/fae21f4f95812c9adf56f30ed8a2e6f4bfb8783b#related-papers

181. Massé F. Les mousses, les lichens et les fougères: ces méconnus essentiels à la forêt. Paris: CNPF (Centre national de la propriété forestière); 2019. 90 p.

182. Tiévant P. Guide des lichens : 350 espèces de lichens d'Europe. Lausanne Paris: Delachaux et Niestlé; 2001. 304 p. (Les guides du naturaliste).

183. Chermat S. Lichens et myrcorhizes [Internet]. Université Ferhat Abbas Sétif 1. Faculté de Médecine Département de Pharmacie; 2019 [cité 22 déc 2022]. Disponible sur:

https://univ.ency-education.com/uploads/1/3/1/0/13102001/pharm2an19_botanique-lichens_mycorhizes.pdf

184. Andraud-Dieu A. Recherche de molécules antimicrobiennes d'origine lichénique: étude phytochimique de trois lichens & approche synthétique de deux composés actifs [thèse]. Université de Limoges; 2015. 341 p.

185. Asta J. Les lichens : des organismes hybrides [Internet]. Encyclopédie de l'environnement par l'université Grenoble Alpes. 2019 [cité 3 janv 2023]. Disponible sur: https://www.encyclopedie-environnement.org/zoom/lichens-organismes-hybrides/

186. Gavériaux JP. Principaux critères actuels pour l'identification des lichens. Document lichénologique de l'association Française de Lichénologie. 2009;1-17.

187. Counoy H. Bioindication de la qualité de l'air par les lichens à Louvain-la-Neuve. État des lieux de la biodiversité et approche par les sciences participatives [thèse] [Internet]. Université Catholique de Louvain; 2022. 73 p. Disponible sur: https://www.researchgate.net/publication/365703805_Bioindication_de_la_qualite_de_l%27air_par_les_lichens_a_Louvain-la-Neuve

188. Boulanger M, Malle N, Plattner G, Turcati L, Turpin S, Van Haluwyn C. Livret du participant Lichens Go [Internet]. Vigie-nature ecole; 2023. Disponible sur: https://depot.vigienature-ecole.fr/ressources/livrets_profs/lichens_go.pdf

189. Bellenfant S, Vallade J, Beguinot J, Sirugue D, Lemmel C. Les lichens, une symbiose exemplaire. Revue scientifique Bourgogne nature. 2010;(12):30-45.

190. Sugny D, Sellier Y. Bulletin spécial champignon des pelouses : Etude de la fonge de 20 pelouses comtoises en lien avec celle des groupements vegetaux. Bulletin de la Fédération mycologique de l'Est. 2019;(18):16-71.

191. Moreau PA. L'écologie des champignons. Cours DU mycologie présenté à; 2019; Faculté de Pharmacie de Lille.

192. MycoFrance. Champignons des pelouses et prairies maigres CHEGD [Internet]. Société Mycologique de France. Date inconnue [cité 29 nov 2018]. Disponible sur: http://www.mycofrance.fr/projets/champignons-pelouses-prairies-maigres-chegd/

193. Marion LN. Pelouses calcicoles, document informatif [Internet]. Plaine de Versailles; 2021. Disponible sur: https://www.plainedeversailles.fr/wp-content/uploads/2022/05/Pelouses-calcaires-de-la-Plaine-VF.pdf

194. Dutoit T. Chapitre premier. Les pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe (Brometalia erecti Br. Bl., 1936) : In: Dynamique et gestion des pelouses calcaires de Haute-Normandie [Internet]. Mont-Saint-Aignan: Presses universitaires de Rouen et du Havre; 1996 [cité 1 nov 2022]. p. 19-50. (Hors collection). Disponible sur: https://books.openedition.org/purh/8090

195. Trueb L, Carron PN, Saviuc P. Intoxication par les champignons. Revue Medicale Suisse [Internet]. 2013 [cité 23 oct 2022];(394). Disponible sur: https://www.revmed.ch/revue-medicale-suisse/2013/revue-medicale-suisse-394/intoxication-par-les-champignons

196. Centre Antipoison de Lille. Champignons et principaux syndromes toxiques - Centre Antipoison [Internet]. [cité 13 oct 2022]. Disponible sur: https://www.cap.chu-lille.fr/champignons-syndromes/

197. Dr Rioult JP, Dr Garon D, Pr Roupie E, Bouglé C. Prise en charge des intoxications par les champignons en Normandie [Internet]. ARS de Normandie, Omedit Basse-Normandie; 2016 [cité 14 oct 2022]. Disponible sur: https://www.normandie.ars.sante.fr/system/files/2018-10/ARS-champignons-A4-Final-Internet%202017.pdf

198. Cueillette des champignons : attention aux intoxications ! [Internet]. Anses - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail. 2020 [cité 14 oct 2022]. Disponible sur: https://www.anses.fr/fr/content/cueillette-des-champignons-attention-aux-intoxications

199. Lopez C. Les champignons responsables d'un syndrome gastro-intestinal [thèse] [Internet]. Université Grenoble Alpes, UFR Pharmacie; 1998 [cité 22 oct 2022]. 205 p. Disponible sur: https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01294728

200. Société mycologique de France. Les syndromes des champignons toxiques [Internet]. MycoFrance. Date inconnue [cité 18 oct 2022]. Disponible sur: http://www.mycofrance.fr/publications/les-champignons-toxiques-et-leur-syndromes/

201. Saviuc P. Intoxications par les champignons : quels dangers ? [Internet]. Centre de toxicologie CHU grenoble; 2011 [cité 17 oct 2022]. Disponible sur: https://www.srlf.org/wp-content/uploads/2015/11/2011209-P_Saviuc-IntoxicationChampignons.pdf

202. Hirsch M. Appui scientifique et technique sur les risques liés à la présence d'amanite panthère dans un lot de champignons secs [Internet]. Agence française de sécurité sanitaire des aliments; 2002. Disponible sur: https://www.anses.fr/fr/system/files/MIC2002sa0215.pdf

203. Garcia J, Costa VM, Carvalho A, Baptista P, de Pinho PG, de Lourdes Bastos M, et al. Amanita phalloides poisoning: Mechanisms of toxicity and treatment. Food and Chemical Toxicology. 2015;86:41-55.

204. Bever CS, Swanson KD, Hamelin EI, Filigenzi M, Poppenga RH, Kaae J, et al. Rapid, Sensitive, and Accurate Point-of-Care Detection of Lethal Amatoxins in Urine. Toxins. 2020;12(2):123.

205. Walton J. Chemistry of the Amanita Peptide Toxins. In: Walton J, éditeur. The Cyclic Peptide Toxins of Amanita and Other Poisonous Mushrooms. Cham: Springer International Publishing; 2018. p. 19-57.

206. Sgambelluri R, Epis S, Sassera D, Luo H, Angelos E, Walton J. Profiling of Amatoxins and Phallotoxins in the Genus Lepiota by Liquid Chromatography Combined with UV Absorbance and Mass Spectrometry. Toxins. 2014;6:2336-47.

207. Vincent S. Intoxication grave par les champignons [Internet]. 2006 [cité 19 oct 2022]. Disponible sur: https://ageps.aphp.fr/wp-content/blogs.dir/44/files/2017/09/INTOX-CHAMPIGNONS6h.pdf

208. Böckler F, Dill B, Eisenbrand G, Faupel F, Fugmann B, Gamse T, et al., éditeurs. Virotoxine [Internet]. Thieme Gruppe; 2002 [cité 23 oct 2022]. Disponible sur: https://roempp.thieme.de/lexicon/RD-22-00890

209. Giphar Comité éditorial. Syndrome acromélalgique [Internet]. Pharmacien Giphar. [cité 24 oct 2022]. Disponible sur: https://www.pharmaciengiphar.com/nutrition/champignons/intoxications/syndrome-acromelalgique

210. Lodge DJ, Padamsee M, Matheny PB, Aime MC, Cantrell SA, Boertmann D, et al. Molecular phylogeny, morphology, pigment chemistry and ecology in Hygrophoraceae (Agaricales). Fungal Diversity. 2014;64(1):1-99.

211. Roux P. Mille et un champignons. Sainte-Sigolène: Édition Roux; 2006. 1224 p.

212. Noordeloos ME, Kuyper THW, Bas C, Vellinga EC. Flora Agaricina Neerlandica, critical monographs on families of agarics and boleti occurring in the Netherlands. Vol. 2. Rotterdam: A. A. Balkema publishers; 1990. 137 p.

213. Bon M. Flore mycologique d'Europe - Les Hygrophores. Documents mycologiques mémoire hors série de la Société Mycologique du Nord de la France. 1990;1:1-99.

214. Courtecuisse R. Liste rouge des champignons menacés de la région Nord-Pas-de-Calais (France). Département de botanique, Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques; 1997.

215. Breitenbach J, Kränzlin F. Champignon de Suisse : contribution à la conniassance de la flore fongique de Suisse. Vol. 1-Les Ascomycètes. Lucerne: Mykologia; 1981. 310 p.

216. Huart D, Putot O, Vilarelle M, Geib JP, Mulet F, Gavériaux JP, et al. Guide de détermination des champignons dans le parc naturel régional des caps et marais d'Opale : 180 espèces patrimoniales classées par milieu. 2015. 207 p.

217. Museum national d'Histoire naturelle. Cuphophyllus colemannianus (A.Bloxam) Bon, 1985 [Internet]. Inventaire National du Patrimoine Naturel. [cité 2 oct 2023]. Disponible sur: https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/29998

218. Montegut J. L'Encyclopédie analytique des champignons. Vol. 1. Verneuil-sur-Seine, France: Association Champignons et nature; 496 p.

219. Moreau PA, Courtecuisse R, Bellanger JM. Les noms qui changent (2) Agaricales, Botelales et Tricholomatales. Documents Mycologiques de la Société Mycologique du Nord de la France. 2015;36:85-101.

220. Bon M. Flore mycologique d'Europe : les clitocybe, omphales et ressemblants. Documents mycologiques mémoire hors série de la Société Mycologique du Nord de la France. 1997;4:181.

221. Gerber JC, Schwab N. Champignons: guide de terrain. 2e édition revue et augmentée. Bussigny: Vapko, Rossolis; 2023. 336 p.

222. Breitenbach J, Kränzlin F. Champignons de Suisse: contribution à la connaissance de la flore fongique de Suisse. Seconde édition. Vol. 3-Bolets et champignons à lames, Strobilomycetaceae et Boletaceae, Paxillaceae, Gomphidiaceae, Hygrophoraceae, Tricholomataceae, Tricholomataceae, Polyporaceae 450 espèces particulièrement de la Suisse centrale, photographiées en couleurs, dessinées et décrites. Lucerne: Mykologia; 1991. 364 p.

223. Noordeloos ME, Kuyper TW, Vellinga EC. Flora Agaricina Neerlandica, critical monographs on families of agarics and boleti occurring in the Netherlands. Vol. 3. Rotterdam: A. A. Balkema publishers; 1988. 183 p.

224. Fiche technique – Atlas mycologique des Hauts-de-France [Internet]. [cité 3 nov 2023]. Disponible sur: https://hdf.fongifrance.fr/fiches-techniques/

225. Morgado L, Noordeloos M, Lamoureux Y, Geml J. Multi-gene phylogenetic analyses reveal species limits, phylogeographic patterns, and evolutionary histories of key morphological traits in Entoloma (Agaricales, Basidiomycota). Persoonia. 2013;31:159-78.

226. Ainsworth AM, Douglas B, Suz LM. Big Blue Pinkgills formerly known as Entoloma bloxamii in Britain: E. bloxamii s. str., E. madidum, E. ochreoprunuloides forma hyacinthinum and E. tromadidum sp. nov. Field Mycology. 2018;19(1):5-14.

227. Schwarz C. Entoloma medianox, a new name for a common species on the Pacific coast of North America. Index Fungorum. 2015;220. 10 p.

228. Breitenbach J, Kränzlin F. Champignons de Suisse: contribution à la connaissance de la flore fongique de Suisse. Seconde édition. Vol. 4-Champignons à lames 2ème partie : Entolomataceae, Pluteaceae, Amanitaceae, Agaricaceae, Coprinaceae, Bolbitiaceae, Strophariaceae, 465 espèces particulièrement de la Suisse centrale, photographiées en couleurs, dessinées et décrites. Luzern: Mykologia; 1995. 371 p.

229. Noordeloos M, Jansen G, Jordal J, Morozova O, Weholt Ø, Brandrud T, et al. Molecular and morphological diversity in the Rhombisporum clade of the genus Entoloma with a note on E. cocles. Mycological Progress. 2022;21(5):1-48.

230. Kühner R. Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales Tricholomatales (suite). Publications de la Société Linnéenne de Lyon. 1979;48(5):273-304.

231. Bon M. Flore mycologique d'Europe : les collybio-marasmoïdes et ressemblants. Documents mycologiques mémoire hors série de la Société Mycologique du Nord de la France. 1999; 1-171.

232. Museum national d'Histoire naturelle. Pseudoclitocybe obbata (Fr.) Singer, 1962 [Internet]. Inventaire National du Patrimoine Naturel. [cité 2 déc 2023]. Disponible sur: https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/32873

233. Aronsen A, Læssøe T. The genus Mycena s.l. København: Danish Mycological Society; 2016. 373 p. (Fungi of northern Europe).

234. Robich G. A revised key to the species of Mycena section Fragilipedes of the Northern Hemisphere Northern Hemisphere. Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 2006;19(1):1-43.

235. Aronsen Arne. Mycena parca Aronsen [Internet]. The Mycenas of Northern Europe. 2023 [cité 29 janv 2024]. Disponible sur: https://mycena.no/parca.htm

236. Emmett EE. British Mycena species. Mycologist. 1993;7(1):4-11.

237. Moreau PA, Courtecuisse R. Une réévaluation de *Mycena radicifera* J. Favre. Czech Mycol. 2003;54(3-4):161-75.

238. Malysheva EF, Morozova OV. Notes on *Hemimycena* from European Russia. Czech Mycol. 2009;61(1):27-71.

239. Antonín V, Ševčíková H, Para R, Ďuriška O, Kudláček T, Tomšovský M. Melanoleuca galbuserae, M. fontenlae and M. acystidiata—Three New Species in Subgenus Urticocystis (Pluteaceae, Basidiomycota) with Comments on M. castaneofusca and Related Species. Journal of Fungi. 2021;7(3):1-191.

240. Kasuya T, Maruyama T, Hosaka K. Two species of *Melanoleuca, M. alboflavida* and *M. griseobrunnea* new to Japan [Internet]. The Mycological Society of Japan; 2022 [cité 3 nov 2023]. Disponible sur: https://doi.org/10.18962/jjom.jjom.R3-9

241. Bon M. Flore mycologique d'Europe : les tricholomes et ressemblants. Documents mycologiques mémoire hors série de la Société Mycologique du Nord de la France. 1991;(2):1-163.

242. Bas C, Kuyper THW, Noordeloos ME, Vellinga EC. Flora Agaricina Neerlandica, critical monographs on families of agarics and boleti occurring in the Netherlands. Vol. 4. Rotterdam: A. A. Balkema publishers; 1999. 191 p.

243. Antonín V, Ďuriška O, Jančovičová S, Para R, Kudláček T, Tomšovský M. Multilocus phylogeny and taxonomy of European Melanoleuca subgenus Melanoleuca. Mycologia. 2022;114(1):114-43.

244. Citérin M, Eyssartier G. Clé analytique du genre Pluteus. Documents Mycologiques de la Société Mycologique du Nord de la France. 1998;28(111):47-67.

245. Kränzlin F. Champignons de Suisse: contribution à la connaissance de la flore fongique de Suisse. Seconde édition. Vol. 6-Russulaceae, lactaires, russules 218 descriptions d'espèces accompagnées de photographies en couleurs et de dessins des caractères microscopiques. Luzern: Mykologia; 2005. 319 p.

246. Montegut J. L'encyclopédie analytique des champignons. Vol. 2. Verneuil-sur-Seine, France: Association Champignons et nature; 1992. 1109 p.

247. Museum national d'Histoire naturelle. Pluteus murinus Bres., 1905 [Internet]. Inventaire National du Patrimoine Naturel. [cité 10 nov 2023]. Disponible sur: https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/38832

248. Kits van Waveren E. The Dutch, French and British species of Psathyrella. Leiden: Rijksherbarium; 1985. 300 p.

249. Noordeloos ME, Kuyper THW, Vellinga EC. Flora Agaricina Neerlandica, critical monographs on families of agaricus and boleti occuring in the netherlands. Vol. 6. Rotterdam: A. A. Balkema publishers; 2005. 236 p.

250. Uljé CB, Bas C. Studies in Coprinus I : Subsections Auricomi and Glabri of Coprinus section Pseudocoprinus. Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 1988;13(4):433-48.

251. Ronikier A. Rare and interesting species of Psathyrella found in the Tatra National Park. Acta Mycologica. 2007;42(1):85-92.

252. Mycobank [Internet]. MycoBank. Date inconnue [cité 11 janv 2024]. Disponible sur: https://www.mycobank.org/Simple%20names%20search

253. Arnolds E. Rare and interesting species of Psathyrella. Fungi non delineati raro vel haud perspecte et explorate descripti aut definite pecti de Edizioni Candusso. 2003;Pars XXVI:66-8.

254. Melzer A. Psathyrella magnispora in Deutschland. Boletus. 2011;33(1):3-6.

255. Heykoop M, Moreno G. Studies in the genus Psathyrella in Spain. IV. Psathyrella submicrospora sp. nov. and P. microsporoides nom. nov. Mycotaxon. 2002;83:425-33.

256. Deschuytenner D. Psathyrella magnispora (Heykoop & G Moreno) [Internet]. Association des Mycologues Francophones de Belgique. 2019 [cité 17 déc 2023]. Disponible sur: http://www.amfb.eu/Myco/Psathyrelles/Pages/Psathyrella-magnispora.html

257. Bon M, Roux P. Clé analytique de la famille Strophariaceae Singer & A. H. Smith. Documents Mycologiques de la Société Mycologique du Nord de la France. 2003;33(129):3-54.

258. Bon M, Courtecuisse R. Clé de détermination du genre Panaeolus (Fr.) Quelet. Documents Mycologiques de la Société Mycologique du Nord de la France. 2003;32(127-128):75-94.

259. Bon M. Clé monographique des espèces galéro-naucorioïdes. Documents Mycologiques de la Société Mycologique du Nord de la France. 1992;21(84):1-89.

260. Hausknecht A. A monograph of the genera Conocybe Fayod, Pholiotina Fayod in Europe. Edizioni Candusso; 2009. 960 p. (Fungi Europaei).

261. Bas C. Notes on Agaricales—II. Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 1960;1(3):303-14.

262. Breitenbach J, Kränzlin F. Champignons de Suisse: contribution à la connaissance de la flore fongique de Suisse. Seconde édition. Vol. 5-Champignons à lames 3ème partie, Cortinariaceae, 435 espèces décrites, particulièrement de la Suisse centrale, avec planches micrographiques et photographiques polychromes. Lucerne: Mykologia; 2000. 340 p.

263. Pegler DN, Young TWK. Basidiospore Form in the British Species of Galerina and Kuehneromyces. Kew Bulletin. 1972;27(3):483.

264. Gulden G, Vesterholt J. The genera Galerìna and Phaeogalera (Basidiomycetes, Agaricales) on the Faroe Islands. Nordic Journal of Botany. 2008;19:685-706.

265. Gulden G, Hallgrimsson H. The genera Galerina Earle and Phaeogalera Kiihner (Basidiomycetes, Agaricales) in Iceland. Acta Botanica Islandica. 2000;13:3-54.

266. Horak E. Galerina (Agaricales) in neotropical south america. Type studies, additional matérial, comments, key. Boletin de la Sociedad Argentina de Botanica. 1992;28(1-4):233-346.

267. Bon M. Flore mycologique d'Europe : les lépiotes. Documents mycologiques mémoire hors série de la Société Mycologique du Nord de la France. 1993;(3):1-153.

268. Noordeloos ME, Kuyper TW, Vellinga EC. Flora Agaricina Neerlandica, critical monographs on families of agarics and boleti occurring in the Netherlands. Vol. 5. Rotterdam: A. A. Balkema publishers; 1988. 169 p.

269. Walter J, Gams H. Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag; 1984. (kleine Kryptogamenflora; vol. band IIb/1). 626 p.

270. Breitenbach J, Kränzlin F. Champignons de Suisse: contribution à la connaissance de la flore fongique de Suisse. Seconde édition. Vol. 2-Hétérobasidiomycètes, Aphyllophorales, Gastéromycètes 528 espèces, particulièrement de la Suisse centrale, photographiées en couleurs, dessinées et décrites. Lucerne: Mykologia; 1986. 412 p.

271. Petersen RH. Notes on Clavarioid fungi—IX. Addendum to Clavulinopsis in North America. Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 1971;6(2):219-29.

272. Kautmanová I, Adamcík S, Lizon P, Jancovicová S. Revision of taxonomic concept and systematic position of some Clavariaceae species. Mycologia. 2012;104(2):521-39.

273. Patrice Tanchaud. Gymnosporangium clavariiforme [Internet]. Champignons de Charente-Maritime, Charente et Deux-Sèvres. 2023 [cité 25 déc 2023]. Disponible sur: https://www.mycocharentes.fr/index.php?page=Alpha

274. Courtecuisse R, Lecuru C, Polesel G, Moreau PA. Inventaire mycologique des Hauts-de-France. 2018e-2019e éd. Vol. 2-Ascomycota (non lichénisé). Lille: Société mycologique du Nord de la France; 2019. 654 p.

275. Læssøe T, Petersen JH, Eyssartier G. Les champignons d'Europe tempérée. Vol. 2. Mèze: Biotope éditions; 2020. 900 p.

276. Hustad V, Miller A, Dentinger B, Cannon P. Generic circumscriptions in Geoglossomycetes. Persoonia. 2013;31:101-11.

277. Nannfeldt JA. The Geoglossaceae of Sweden (with Regard also to the Surrounding Countries). 1942. 67 p. (Arkiv För·Botanik; vol. 4).

278. Hustad V, Kučera V, Rybarikova N, Lizoň P, Gaisler J, Baroni T, et al. Geoglossum simile of North America and Europe: distribution of a widespread earth tongue species and designation of an epitype. Mycological Progress. 2014;13.

279. Kuo M. Geoglossum simile [Internet]. 2022 [cité 20 nov 2023]. Disponible sur: https://www.mushroomexpert.com/geoglossum_simile.html

280. Montegut J. L'encyclopédie analytique des champignons. Vol. 3. Verneuil-sur-Seine, France: Association champignons et nature; 1997. 536 p.

281. Bon M. Clé monographique du genre Lactarius (Pers.ex Fr) S.F.Gray. Société mycologique du Nord de la France; 1980. 85 p. (Document mycologique; vol. 10).

282. Corner EJH. A monograph of Clavaria and allied genera. Dehra Dun, India: Bishen Singh Mahendra Pal Singh; 2005. 740 p. (Annals of Botany Memoirs; vol. 1).

283. Furtado ANM, Daniëls PP, Neves MA. New species and new records of Clavariaceae (Agaricales) from Brazil. Phytotaxa. 2016;253(1):1-26.

284. Courtecuisse R. Interesting rare or new macrofungi III, some species of Mycena, Hemimycena and Mycenella (basidiomycètes, tricholomataceae) rare in North of france. 1985;6(12):108-23.

285. Komorowska H. The genus Mycenella (Agaricales, Ttricholomataceae) in Poland. 2005;50:83-92.

286. Museum national d'Histoire naturelle. Decticus verrucivorus (Linnaeus, 1758) - Dectique verrucivore, Sauterelle à sabre, Sauterelle rondue, Dectique commun, Dectique [Internet]. Inventaire National du Patrimoine Naturel. [cité 21 févr 2022]. Disponible sur: https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/65687

287. Carter DJ, Hargreaves B. Chenilles d'Europe. Paris: Delachaux et Niestlé; 2020. 311 p.

288. Gerstmeier R. Guide Vigot des papillons communs d'Europe. Paris: Vigot; 2001. 224 p.

289. Museum national d'Histoire naturelle. Pararge aegeria (Linnaeus, 1758) - Tircis (Le), Argus des Bois (L'), Égérie (L'). [Internet]. Inventaire National du Patrimoine Naturel. [cité 28 mars 2022]. Disponible sur: https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/53595

290. Albouy V. Papillons d'Europe. Paris: Artémis éd; 2009. 80 p.(Poche nature).

291. Moreau PA. Rapport 2016-2017 : Inventaire mycologique de la Réserve naturelle de la Grotte et des Pelouses d'Acquin-Westbécourt et des Coteaux de Wavrans-sur-l'Aa. Société mycologique du Nord de la France; 2017. 27 p.

Université de Lille
FACULTE DE PHARMACIE DE LILLE
DIPLOME D'ETAT DE DOCTEUR EN PHARMACIE
Année Universitaire 2023/2024

Nom : VERDIN
Prénom : Nicolas

Titre de la thèse :

CONTRIBUTION À L'INVENTAIRE BOTANIQUE ET MYCOLOGIQUE DES RÉSERVES NATURELLES DE LA GROTTE ET DES PELOUSES D'ACQUIN-WESTBECOURT, DES COTEAUX DE WAVRANS-SUR-L'AA ET DE LA FORTERESSE DE MIMOYECQUES
Partie 1 : inventaire floristique

Mots-clés : Description floristique, Description mycologique, Calcicole, Hauts-de-France, Pas-de-Calais.

Résumé :

Certaines espèces de fleurs et fongiques ne se rencontrent pas n'importe où dans la biosphère. Des facteurs écologiques et anthropiques peuvent interagir sur la présence ou non d'une espèce dans un milieu. Ainsi, nous savons aujourd'hui que des propriétés liées au sol constituent un facteur écologique abiotique. Le Nord-Pas-de-Calais est connu pour ses terrains crayeux et calcaires notamment aux abords de la côte d'Opale et ses alentours. Ce calcaire, soluble dans le sol, influence la répartition des végétaux et de la fonge. Certaines espèces le fuient, elles sont calcifuges, tandis que d'autres dites calcicoles apprécient ces conditions. Les Réserves Naturelles de la grotte et des pelouses d'Acquin-Westbécourt, des coteaux de Wavrans-sur-l'Aa et de la forteresse de Mimoyecques regroupent des ensembles calcicoles remarquables qui abritent des espèces floristiques et mycologique rares ou menacées dans notre région. L'objectif de cette thèse est d'inventorier, à l'aide d'une méthode de recensement sur transects aléatoires, les espèces de ces sites sur une durée comprise entre deux ans à trois ans.

Cette thèse présente également des descriptions macroscopiques de la flore et à la fois des descriptions macroscopiques et microscopiques des espèces fongiques des deux sites.

Membres du jury :

Président : Pierre-Arthur MOREAU, Maître de conférences des Universités

Assesseur : Madame Eiya AYED, Docteur en Pharmacie

Membres extérieurs : Monsieur Régis COURTECUISSE, Professeur des Universités (retraité) ; **Monsieur Jean-Baptiste COKELAER**, Docteur en Pharmacie