

**THESE
POUR LE DIPLOME D'ETAT
DE DOCTEUR EN PHARMACIE**

**Soutenue publiquement le vendredi 26 juin 2026
Par Mme CIERNIAK Aurélie**

LES PAXILLES : TAXINOMIE, CHIMIE ET TOXICITE

Membres du jury :

Président : Dr Pierre-Arthur MOREAU, Maître de conférences à l'université de Lille (responsable de thèse)

Assesseur : Dr Stéphane WELTI, Maître de conférences à l'université de Lille, pharmacien

Membre extérieur : Pr. Régis COURTECUISSÉ, pharmacien, président de la Société mycologique du Nord de la France, retraité de l'université de Lille

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 2/101

Université de Lille

Président
Premier Vice-président
Vice-présidente Formation
Vice-président Recherche
Vice-président Ressources Humaine
Directrice Générale des Services

Régis BORDET
Bertrand DÉCAUDIN
Corinne ROBACZEWSKI
Olivier COLOT
Jean-Philippe TRICOIT
Anne-Valérie CHIRIS-FABRE

UFR3S

Doyen
Premier Vice-Doyen, Vice-Doyen RH, SI et Qualité
Vice-Doyenne Recherche
Vice-Doyen Finances et Patrimoine
Vice-Doyen International
Vice-Doyen Coordination pluriprofessionnelle et Formations sanitaires
Vice-Doyenne Formation tout au long de la vie
Vice-Doyen Territoire-Partenariats
Vice-Doyen Santé numérique et Communication
Vice-Doyenne Vie de Campus
Vice-Doyen étudiant

Dominique LACROIX
Hervé HUBERT
Karine FAURE
Emmanuelle LIPKA
Vincent DERAMECOURT
Sébastien D'HARANCY
Caroline LANIER
Thomas MORGENROTH
Vincent SOBANSKI
Anne-Laure BARBOTIN
Victor HELENA

Faculté de Pharmacie

Vice - Doyen
Premier Assesseur et
Assesseur à la Santé et à l'Accompagnement
Assesseur à la Vie de la Faculté et
Assesseur aux Ressources et Personnels
Responsable de l'Administration et du Pilotage
Représentant étudiant
Chargé de mission 1er cycle
Chargée de mission 2eme cycle
Chargé de mission Accompagnement et Formation à la Recherche
Chargé de mission Relations Internationales
Chargée de Mission Qualité
Chargé de mission dossier HCERES

Pascal ODOU

Anne GARAT

Emmanuelle LIPKA
Cyrille PORTA
Honoré GUISE
Philippe GERVOIS
Héloïse HENRY
Nicolas WILLAND
Christophe FURMAN
Marie-Françoise ODOU
Réjane LESTRELIN

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 3/101

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.	STAEELS	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	ALIOUAT	Cécile-Marie	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

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 4/101

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 bio inorganique	85
Mme	DUMONT	Julie	Biologie cellulaire	87
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
M.	MOREAU	Pierre-Arthur	Sciences végétales et fongiques	87
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

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 5/101

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
Mme	GILLIOT	Sixtine	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	80
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
M.	ANTHÉRIEU	Sébastien	Toxicologie et Santé publique	86
M.	BANTUBUNGI-BLUM	Kadiombo	Biologie cellulaire	87

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 6/101

M.	BERTHET	Jérôme	Biophysique - RMN	85
M	BEDART	Corentin	ICPAL	86
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
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

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 7/101

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.	MARTIN MENA	Anthony	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	
M.	MENETREY	Quentin	Bactériologie - Virologie	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

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 8/101

Mme	ROGEL	Anne	Immunologie	
M.	ROSA	Mickaël	Hématologie	87
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.	BAILLY	Christian	ICPAL	86
M.	DAO PHAN	Haï Pascal	Chimie thérapeutique	86
M.	DHANANI	Alban	Droit et Economie pharmaceutique	86

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 9/101

Mâîtres de Conférences Associés

I) Civ.	II) Nom	III) Prénom	IV) Service d'enseignement	V) Section VI) CNU
M	AYED	Elya	Pharmacie officinale	
M.	COUSEIN	Etienne	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	
Mme	CUCCHI	Malgorzata	Biomathématiques	85
Mme	DANICOURT	Frédérique	Pharmacie officinale	
Mme	DUPIRE	Fanny	Pharmacie officinale	
M.	DUFOSSEZ	François	Biomathématiques	85
M.	FRIMAT	Bruno	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	85
Mme	GEILER	Isabelle	Pharmacie officinale	
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
M	POTHIER	Jean-Claude	Pharmacie officinale	
Mme	ROGNON	Carole	Pharmacie officinale	

Assistants Hospitalo-Universitaire (AHU)

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

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 10/101

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	COMPAGNE	Nina	Chimie Organique	
Mme	COULON	Audrey	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique	
M.	DUFOSSEZ	Robin	Chimie physique	
Mme	FERRY	Lise	Biochimie	
M	HASYEOUI	Mohamed	Chimie Organique	
Mme	HENRY	Doriane	Biochimie	
Mme	KOUAGOU	Yolène	Sciences végétales et fongiques	
M	LAURENT	Arthur	Chimie-Physique	
M.	MACKIN MOHAMOUR	Synthia	Biopharmacie, Pharmacie galénique et hospitalière	
Mme	RAAB	Sadia	Physiologie	

Enseignant contractuel

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement
Mme	DELOBEAU	Iris	Pharmacie officinale

Département Pharmacie	Enseignants et Enseignants-chercheurs 2024-2025	Version 2.3 Applicable au 02/12/2024
Document transversal		Page 11/101

M	RIVART	Simon	Pharmacie officinale
Mme	SERGEANT	Sophie	Pharmacie officinale
M.	ZANETTI	Sébastien	Biomathématiques

LRU / MAST

Civ.	Nom	Prénom	Service d'enseignement
Mme	FRAPPE	Jade	Pharmacie officinale
M	LATRON-FREMEAU	Pierre-Manuel	Pharmacie officinale
M.	MASCAUT	Daniel	Pharmacologie, Pharmacocinétique et Pharmacie clinique

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
2.3		15/11/2024	Mise à jour
2.4		18/02/2025	Mise à jour

UFR3S-Pharmacie

L'Université n'entend donner aucune approbation aux opinions émises dans les thèses ; celles-ci sont propres à leurs auteurs.

Remerciements

A Monsieur le Docteur Pierre-Arthur Moreau.

Je tiens à vous remercier d'avoir accepté de diriger cette thèse. Merci d'avoir cru en ce projet et d'avoir accepté de reprendre mon travail laissé en suspens il y a plus de dix ans. Votre présence constante, vos précieux conseils et le partage généreux de vos connaissances m'ont permis d'aboutir à ce travail dont je suis aujourd'hui très fière.

A Monsieur le Docteur Stéphane Welti.

Merci pour votre aide et pour le temps accordé lors de la phase d'expérimentation de cette thèse. Merci d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

A Monsieur le professeur Régis Courtecuisse.

Je vous remercie chaleureusement d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse. Vous avez été l'un des professeurs les plus marquants de mes années à la Faculté de Pharmacie. C'est grâce à vous que j'ai découvert la richesse de la mycologie, et c'est un véritable honneur de pouvoir vous présenter l'aboutissement de ce travail.

A JF.

Merci de m'avoir soutenu dans ce projet un peu fou, une sacrée étape dans une vie.

A Louise et Maxence.

Vous êtes ma plus belle réussite mais aussi mon plus grand moteur. J'espère vous montrer à travers ça que rien n'est impossible dans une vie.

A ma famille, belle-famille, amis.

Merci pour votre soutien, votre gentillesse, votre présence dans les bons comme dans les moins bons moments. J'espère que vous serez fiers de moi.

Table des matières

Introduction	19
I. La toxicité des paxilles	20
A. Historique de l'intoxication	20
B. Le syndrome gastro-intestinal	21
C. L'anémie immunohémolytique ou syndrome paxillien	24
1) Mécanisme de l'immunohémolyse	24
2) Traitement.....	25
3) Origines du syndrome paxillien	26
II. Combien de paxilles et comment les différencier ?	27
A. Morphologie du genre <i>Paxillus</i>	27
B. Classification et phylogénie moléculaire	28
C. Les <i>Paxillaceae</i>	30
1) Définition	30
2) Historique	30
a) Le sous-genre <i>Paxillus</i>	30
b) Le sous-genre <i>Alnopaxillus</i>	32
3) Taxinomie actuelle du genre <i>Paxillus</i>	33
4) Description des espèces européennes de <i>Paxillus</i>	34
a) Sous-genre <i>Paxillus</i>	34
b) Sous-genre <i>Alnopaxillus</i>	47
D. Synthèse	55
E. Clé de détermination des espèces européennes de <i>Paxillus</i>	57
III. Composition chimique des paxilles	58
A. Etat actuel des connaissances sur la composition chimique des paxilles.....	58
1) Involutine.....	58
2) Involutone	59
3) Lectines.....	60
4) Autres composés	60
5) Substances cytotoxiques	60
B. Nouvelles analyses sur les paxilles	61
1) Matériel et méthodes	61
a) Spécimens étudiés (juillet 2013).....	61
b) Préparations des échantillons à partir du matériel sec	62

c) Préparation des échantillons pour HPLC	63
2) Résultats HPLC obtenus	64
a) <i>Paxillus cuprinus</i>	64
b) <i>Paxillus obscurisporus</i>	65
c) <i>Paxillus involutus</i>	68
C. Analyse des résultats	69
1) Hypothèses formulées	69
2) Comparaison des profils HPLC des trois échantillons de <i>P. obscurisporus</i> .	70
3) Comparaison des profils HPLC de <i>P. cuprinus</i> et <i>P. obscurisporus</i>	70
4) Comparaison des profils HPLC de <i>P. involutus</i> et <i>P. cuprinus</i> / <i>P. obscurisporus</i>	71
D. Synthèse	71
Conclusion	73
Bibliographie	74
Annexes	77

Index des tableaux

Tableau 1 : Evolution de la toxicité de Paxillus à travers le temps	23
Tableau 2 : Sous-ordres et familles de Boletales dans la classification actuelle (d'après Binder & Hibbett 2006 et He & al 2024)	29
Tableau 3 : Correspondance groupe/espèce avec les trois études (FRIES, JAROSH & BRESINSKY, HEDH et al.), avec la nomenclature actualisée par JARGEAT et al. (2014)	32
Tableau 4 : Tableau récapitulatif des mesures moyennes d'une spore chez les espèces du sous-genre <i>Paxillus</i>	47
Tableau 5 : Synthèse des mesures moyennes d'une spore chez les espèces du sous-genre <i>Alnopaxillus</i>	54
Tableau 6 : Tableau des mesures des pesées selon les échantillons	62
Tableau 7 : Tableau récapitulatif des volumes initiaux et finaux après ajout d'eau déminéralisée et des volumes d'heptane à utiliser selon les échantillons	63
Tableau 8 : Comparaison des pics d'absorption entre Pobs1, Pobs2 et Pobs3	70
Tableau 9 : Comparaison des pics d'absorption entre Pobs1, Pobs2 et Pobs3. "O" correspond à la présence d'un pic.	72

Index des figures

Figure 1 : Schéma de l'immunohémolyse (schéma reproduit d'après M'FOUNGOULIE & MENEZ, 1996)	25
Figure 2 : hyphes sarcoïdes parallèles, coupe longitudinale de lame de <i>Paxillus olivellus</i> , collection PAM25100103 (photo A. Cierniak). En haut, arête avec basides et cheilocystides.....	27
Figure 3 : Lames anastomosées ressemblant à des pores chez <i>Paxillus ammoniavirescens</i> . Collection PAM24102704. Graissessac-Hérault (34) 27/10/2004 (photo : P-A MOREAU).....	28
Figure 4 : <i>Gyrodon lividus</i> (photo : P-A MOREAU)	30
Figure 5 : <i>Paxillus involutus</i> (photo : PA MOREAU).....	34
Figure 6 : spores de <i>Paxillus involutus</i> (photo : L. Sanchez)	35
Figure 7 : Recueil des mesures de spores chez trois récoltes de <i>Paxillus involutus</i>	35
Figure 8 : Cheilocystides - <i>Paxillus involutus</i> (photo : A. Cierniak)	36
Figure 9 : <i>Paxillus ammoniavirescens</i> - collection PAM11101001 (photo : P-A MOREAU)	37
Figure 10 : réaction verte aux vapeurs d'ammoniaque (photo : M-A. Perez De Gregorio)	38
Figure 11 : spores <i>Paxillus ammoniavirescens</i> (photo : L. Sanchez)	38
Figure 12 : Recueil des mesures de spores sur deux récoltes de <i>Paxillus ammoniavirescens</i>	39
Figure 13 : Pleurocystides sur oupe longitudinale de lame de <i>Paxillus ammoniavirescens</i> (photo : A. Cierniak).....	39
Figure 14 : <i>Paxillus obscurisporus</i> – Lille, faculté de pharmacie – collection PAM 12102401 (photo : P-A MOREAU).....	40
Figure 15 : Spores de <i>Paxillus obscurisporus</i> (photo : L. Sanchez)	41
Figure 16 : Recueil des mesures de spores sur cinq récoltes de <i>Paxillus obscurisporus</i>	41
Figure 17 : cystides (photo : L. Sanchez)	42
Figure 18 : <i>Paxillus cuprinus</i> , collection PAM12102403 (à droite, Lille sous bouleau et thuyas), PAM13092203 (à gauche, forêt de Guines sous noisetier) (photo : P-A MOREAU)	42
Figure 19 : spores de <i>Paxillus cuprinus</i> , collection PAM25100103 (photo : A. Cierniak)	44
Figure 20 : Recueil des mesures de spores sur cinq récoltes de <i>Paxillus cuprinus</i> ..	44
Figure 21 : cheilocystides - <i>Paxillus cuprinus</i> , collection PAM25100103 (photo : A. Cierniak).....	45
Figure 22 : <i>Paxillus vernalis</i> – 26/07/2011 – Fairbanks, Alaska – collection PAM-ALA28-12 (photo : P-A MOREAU).....	45

Figure 23 : Regroupement des mesures de spores des récoltes du sous-genre <i>Paxillus</i>	46
Figure 24 : <i>Paxillus adelphus</i> , collection PAM09111401 – Guernsey (62) sous <i>Alnus cordata</i>	49
Figure 25 : spores de <i>Paxillus adelphus</i> , collection PAM25102401 (photo : A. Cierniak)	50
Figure 26 : Recueil de mesures des spores sur trois récoltes de <i>Paxillus adelphus</i>	50
Figure 27 : Pleurocystide de <i>Paxillus adelphus</i> , collection PAM25102401 (photo : A. Cierniak)	51
Figure 28 - <i>Paxillus olivellus</i> , collection PAM25101003, Forêt de Phalempin (photo A. Cierniak)	51
Figure 29 : spore de <i>Paxillus olivellus</i> , collection PAM25100102 (photo : A. Cierniak)	52
Figure 30 : Recueil de mesures des spores de sept récoltes de <i>Paxillus olivellus</i>	53
Figure 31 : Pleurocystides de <i>Paxillus olivellus</i> , collection PAM25100102 (photo : A. Cierniak)	53
Figure 32 : Regroupement des mesures de spores des récoltes du sous-genre <i>Alnopaxillus</i>	54
Figure 33 : Comparaison des dimensions sporales des <i>Paxillus</i> européens	56
Figure 34 - Structure de l'involutine	58
Figure 35 - Structure de l'involutone	59
Figure 36 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus cuprinus</i> de T0 à T30min	64
Figure 37 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus cuprinus</i> de T3min à T8min	65
Figure 38 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus obscurisporus</i> Pobs1 de T0min à T30min	65
Figure 39 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus obscurisporus</i> Pobs1 de T3min à T8min	66
Figure 40 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus obscurisporus</i> Pobs2 de T0min à T30min	66
Figure 41 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus obscurisporus</i> Pobs2 de T3min à T8min	67
Figure 42 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus obscurisporus</i> Pobs3 de T0min à T30min	67
Figure 43 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus obscurisporus</i> Pobs3 de T3min à T8min	68
Figure 44 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus involutus</i> de T0min à T30min	68
Figure 45 : Spectre d'absorption de <i>Paxillus involutus</i> de T3min à T8min	69
Figure 46 : <i>Tapinella atrotomentosa</i> et <i>Tapinella panuoides</i> (photo : P-A MOREAU)	78

Introduction

Le paxille enroulé, tel qu'il est documenté dans la littérature mycologique courante, est un champignon présent dans de nombreuses régions du monde : on le retrouve dans toute l'Europe, aux Etats-Unis, en Asie... Il a été consommé en grande quantité notamment par les populations d'Europe de l'Est pendant les années d'après-guerre du fait de son abondance et de sa reconnaissance facile. Connue comme étant toxique s'il est consommé cru, il a été longtemps considéré comme comestible bien cuit. Ce n'est qu'à partir des années 1950 qu'il a commencé à être mis en cause dans des cas d'empoisonnement et il faudra attendre les années 1980 pour en apprendre davantage sur le mécanisme de sa toxicité à l'état cuit.

Malgré l'avancée des connaissances mycologiques des dernières décennies, de nombreuses interrogations se posent encore. En effet, aucune substance n'a été mise en cause dans cette toxicité et elle apparaît aléatoire. Une des hypothèses avancées pour expliquer cette toxicité a été l'existence de populations différentes de Paxilles enroulés : une possédant l'antigène responsable du syndrome paxillien et une sans. Les révisions taxonomiques au sein de la famille des *Paxillaceae* fournissent d'autres pistes avec notamment la distinction de plusieurs espèces au sein du genre *Paxillus*, jusqu'alors confondues avec *Paxillus involutus*. Voilà peut-être un début d'explication du caractère apparemment aléatoire des intoxications. Nous avons décidé de nous intéresser à la composition chimique des espèces de *Paxillus* recensées dans le Nord de la France.

Après avoir refait le point sur les connaissances actuelles concernant la composition chimique et la toxicité des *Paxillaceae*, nous reverrons l'historique de cette famille et détaillerons la systématique actuelle. Enfin nous terminerons par la partie expérimentale de cette thèse avec l'analyse HPLC de différents spécimens de *Paxillus*.

I. La toxicité des paxilles

Les espèces de la famille des *Paxillaceae* sont à l'origine de deux types d'intoxications.

Le premier type concerne une intoxication par consommation de paxilles crus conduisant à des syndromes gastro-intestinaux (MICHELOT, 1986)

Le deuxième type d'intoxication est plus sournois et son origine est encore mal connue à l'heure actuelle. Cette intoxication peut apparaître alors que les champignons sont suffisamment cuits et son apparition est aléatoire. Cela conduit à une anémie immunohémolytique (WINKELMAN et al, 1982)

A. Historique de l'intoxication

Longtemps considéré comme comestible, le paxille enroulé a été fortement consommé notamment par les populations d'Europe de l'Est (Allemagne et Pologne) pendant de nombreuses années (COUDERC, 2008). Cette consommation s'est étendue à la France, et particulièrement dans notre région Nord-Pas-de-Calais à la suite des mouvements d'immigrations de familles polonaises au début du XX^e siècle.

C'est à partir des années 1960 que l'on commence à le considérer comme toxique à l'état cru dans les ouvrages mycologiques mais comestible bien cuit une fois qu'on s'assure de rejeter l'eau de cuisson. C'est seulement à partir des années 1980, avec la parution de l'article de WINKELMAN (1986) et l'accumulation de cas recensés d'intoxications (MICHELOT, 1982 ; WINKELMAN et al, 1982), qu'il sera considéré comme toxique, voire potentiellement mortel même à l'état cuit.

Seize cas d'intoxications mortelles ont été recensées en Allemagne rien que pour l'année 1946 et ce champignon se place en troisième position des intoxications graves en Pologne (PIROT, 2010). En 1977, il se place même en première place des champignons toxiques devant l'amanite phalloïde (*Amanita phalloides*) et la gyromitre commune (*Gyromitra esculenta*) (PARSY, 2006)

En 2019, STOVER et al. ont fait un rapport rétrospectif sur le diagnostic du syndrome paxillien à partir de deux cas mortels d'hémolyse consécutifs à la consommation de *Paxillus involutus* :

Cas n°1 : un homme kazakh de 46 ans, sans antécédents médicaux. Il a l'habitude de consommer régulièrement ces champignons depuis 10 ans avec sa femme. Les champignons étaient cuits, marinés dans du vinaigre et conservés au réfrigérateur avant d'être consommés. Environ trois heures après l'ingestion, le patient a ressenti de fortes douleurs lombaires. Il est décédé 4 jours après son hospitalisation : la cause du décès est une septicémie et une défaillance multiviscérale inconnue. Sa femme est restée asymptomatique. Des tests immunohématologiques ont mis en évidence la présence d'un anticorps auto-antierythrocytaire.

Cas n°2 : une femme kazakhe de 32 ans, avec antécédent de dépendance à l'alcool, au tabac et aux drogues et hépatite C. Elle consommait régulièrement diverses espèces de champignons sauvages sans présenter d'intolérance. Ce jour-là, un mélange de *Paxillus involutus*

et d'autres champignons fut cueilli, cuit et frit. Il a été consommé par ses parents et la patiente. Deux heures plus tard, la patiente a ressenti de fortes douleurs abdominales, des nausées, des vomissements et une diarrhée. Elle décède 3 jours après son admission à l'hôpital des suites d'une défaillance multiviscérale, principalement d'une insuffisance hépatique. Ses parents sont restés asymptomatiques.

Dans sa thèse d'exercice, DEWAILLY (1986) avait relevé le caractère comestible ou non du paxille dans une dizaine d'ouvrages mycologiques sur une période allant de 1872 à 1981, dans le but de montrer l'évolution du statut de ce champignon. J'ai repris son tableau en y ajoutant des ouvrages plus récents. (Tableau 1).

B. Le syndrome gastro-intestinal

Ces intoxications font suite à l'ingestion de paxilles crus ou insuffisamment cuits (SAVIUC & FLESCHE, 2003).

A la suite de l'ingestion, on observe un syndrome digestif banal avec douleurs abdominales, diarrhées et vomissements. Ces troubles n'excèdent pas 24h en général.

Le docteur BASTIEN (1985) témoigne dans son livre de sa propre intoxication par des paxilles crus : 9 heures après l'ingestion, il souffrit de malaises avec troubles digestifs, douleurs abdominales, hypersudation et diarrhées.

La toxine à l'origine de cette intoxication n'a pas été mise en évidence. En revanche on peut supposer qu'elle est thermolabile et qu'elle possède un fort pouvoir irritant sur la muqueuse intestinale (M'FOUNGOULIE & MENEZ, 1996)

Le traitement consiste en une simple surveillance à domicile associée à une réhydratation. En revanche si les symptômes persistent au-delà de 48h ou chez les personnes fragiles (les personnes âgées notamment) une hospitalisation est à envisager (FLESCHE & SAVIUC, 2004). Il est utile de préciser d'éviter l'utilisation de médicaments anti-diarrhéiques et antiémétiques, leur utilisation pouvant prolonger l'intoxication en retenant les toxines présentes au niveau de l'intestin (BEDRY & SAVIUC, 2002).

DATE	AUTEUR	TITRE	COMMENTAIRE
1872	QUELET	Les champignons du Jura et des Vosges	comestible
1874	GILLET	Les hyménomycètes	comestible
1888	QUELET	Flore mycologique	comestible
1891	DUFOUR	Atlas des champignons comestibles et vénéneux	comestible
1892	ACLOQUE	Les champignons	Les expériences faites par Poulet sur des animaux ont démontré que ce champignon n'était pas nuisible ; rien cependant n'engage à en faire usage. Weimann le met au nombre des espèces comestibles des Etats-Unis
1895	DUMEE	Petit atlas de poche des champignons	comestible, mériterait d'être plus connu, agréable à manger et n'offre aucun danger
1900	GRELET	Manuel de mycologie amateur	comestible
1903	BERNARDIN	60 champignons	comestible
1910	ROLLAND	Atlas des champignons de France, Suisse et Belgique	comestible
1921	SARTORY & MAIRE	Les champignons vénéneux	non cité
1921	SANCEY	Champignons comestibles	comestible peu estimé ; rejeter ce champignon quand le bord enroulé vieillissant se relève
1942	LUTZ	Traité de cryptogamie	bon comestible
1951	LOISEAU	Chercheurs de champignons	aucun paxille n'est vénéneux
1963	TERRIER	Champignons d'Europe	valeur très douteuse ; consommé cru, il est vénéneux est responsable de plusieurs cas mortels, même cuit il a provoqué des empoisonnements chez des personnes sensibles. Il est conseillé de le blanchir, de jeter l'eau de cuisson et de le cuire toujours assez longtemps.
1964	LANGE	Guide des champignons	comestible mais toxique à l'état cru
1969	MC NABB selon SINGER	The <i>Paxillaceae</i> of New Zealand	considéré comme comestible mais de faible qualité. Il a été rapporté des empoisonnements en Europe et il est actuellement comme nécessaire de le faire bouillir et d'enlever l'eau de cuisson avant de le manger
1971	ROMAGNESI	Petit atlas des champignons	cette espèce est comestible à l'état cuit. Mal cuite ou crue, elle cause de graves intoxications parfois mortelles chez certaines personnes affaiblies

1972	SCHLITTLER	Champignons	non comestible
1973	JACOTTET	Les champignons dans la nature	Le paxille enroulé est un excellent comestible...On ne connaît pas de paxilles vénéneux
1978	LANGE DUPERREX HANSEN	Guide des champignons	comestible mais toxique à l'état cru
1981	RAYNER	Les champignons de nos régions	cette espèce fut considérée comme comestible et bien qu'elle ait été consommée impunément, on rapporte qu'elle a produit des troubles et des symptômes d'empoisonnement
1981	ROMAGNESI	Petit guide des champignons	comestible mais dangereuse à l'état cru ou mal cuite ou cuite dans un récipient fermé. Consommation sans accident par de nombreuses personnes mais doit être bien cuite
1987	LEMAY	Comment reconnaître les champignons ?	toxique cru ou mal cuit. Semble comestible cuit
1988	MOREAU	Guide des champignons comestibles et vénéneux	espèce dangereuse à rejeter. Apparition de troubles digestifs graves si consommé cru. Référence à une anémie hémolytique de mécanisme immunologique avec insuffisance rénale aigue
1993	GARNWEIDNER	Les champignons	toxique voire mortel si consommé cru. Excellent bien cuit mais son ingestion répétée peut provoquer des intoxications très grave voire mortelles
1995	FLÜCK	Quel est donc ce champignon ?	toxique, une consommation répétée pouvant entraîner des intoxications parfois mortelles
2000	COURTECUISSÉ	Photo-guide des champignons d'Europe	Espèce pouvant être mortelle. Evocation du syndrome paxillien
2004	BORGARINO & HURTADO	Le guide des champignons	Mortel, à rejeter
2011	COURTECUISSÉ & DUHEM	Guide des champignons de France et d'Europe	Toxique parfois mortel
2017	EYSSARTIER & ROUX	Le guide des champignons – France et Europe	Pictogramme « mortel »

Tableau 1 : Evolution de la toxicité de Paxillus à travers le temps

C. L'anémie immunohémolytique ou syndrome paxillien

C'est à partir des années 1950 que le paxille enroulé a été mis en cause dans des cas d'empoisonnement mais le premier cas parfaitement documenté est celui du décès du mycologue allemand Schäffer en 1944. Sa femme et lui récoltèrent une grande quantité de paxilles qu'ils préparèrent et mangèrent. Dans les heures suivant ce repas, sa femme le retrouva malade avec comme symptômes : vomissements, troubles intestinaux et fièvre. Finalement il décéda à l'hôpital 17 jours plus tard (BEUXHAT, 1987 ; M'FOUNGOULIE & MENEZ, 1996)

Deux éléments correspondent au syndrome paxillien :

- **la consommation antérieure de paxilles sans avoir ressenti de symptômes**
- **l'apparition des symptômes chez Schäffer alors que sa femme et les autres convives ayant participé au repas ont été asymptomatiques.**

Malgré l'évolution des connaissances, de nombreuses questions restent encore sans réponse. La seule certitude est l'origine immuno-allergique de ce syndrome.

Il s'agit d'un syndrome rare se traduisant dans sa forme grave par une anémie immunohémolytique. Il apparaît lors d'une consommation de paxilles cuits chez des personnes ayant l'habitude d'en consommer tout au long de leur vie sans aucun signe avant-coureur alors que les autres personnes participant au repas sont asymptomatiques.

Dans les trois heures suivant le repas déclencheur, des symptômes de type gastro-entérite (douleurs abdominales, nausées, vomissements, diarrhées) apparaissent, évoquant un syndrome gastro-intestinal. Ils sont suivis de signes généraux tels qu'un collapsus cardiovasculaire avec des signes d'anémie hémolytique associée à une atteinte hépatique (ictère) et une atteinte rénale (hémoglobinurie, oligurie puis anurie conduisant à une insuffisance rénale aiguë). Dans les cas les plus graves, une CIVD (coagulation intra vasculaire disséminée) a été constatée. (BEDRY & SAVIUC, 2002 ; SAVIUC et al, 2006).

Depuis les années 1980, on sait que ce syndrome est dû à un mécanisme immuno-allergique de type II grâce à la mise en évidence de la présence d'un anticorps (IgG) anti-extrait paxillien par WINKELMANN et al. (1986). En revanche la toxine et/ou l'antigène sont encore inconnus.

Il est considéré comme appartenant aux syndromes précoces de latence inférieure à 6 heures (SAVIUC & FLESCH, 2003).

1) Mécanisme de l'immunohémolyse

Cette partie est basée sur les travaux de recherche de M'FOUNGOULIE & MENEZ (1996)

Suite à chaque repas à base de paxilles, une fraction de la toxine/antigène est absorbée et entraîne la production d'anticorps IgG. Ces IgG constituent un stock qui

augmente au fur et à mesure des contacts avec la substance antigénique. C'est la phase de sensibilisation.

Après le repas « déclencheur » (qui peut être après plusieurs années de consommation de paxilles sans conséquence) des complexes immuns vont se formés entre les IgG stockés et la substance antigénique. Ils vont alors s'adsorber sur les membranes des érythrocytes ce qui va conduire à l'activation du complément et donc à une hémolyse et à la libération de l'hémoglobine (Figure 1). Ils peuvent parfois activer des facteurs de la coagulation déclenchant une CIVD.

L'hémoglobine libérée est filtrée au niveau des reins d'où l'hémoglobinurie constatée. A terme cela entraîne une altération du rein qui provoque une oligurie puis une anurie. La lyse des globules rouges conduit également à la libération importante de bilirubine : les capacités d'élimination du foie sont saturées ce qui se traduit par un ictère.

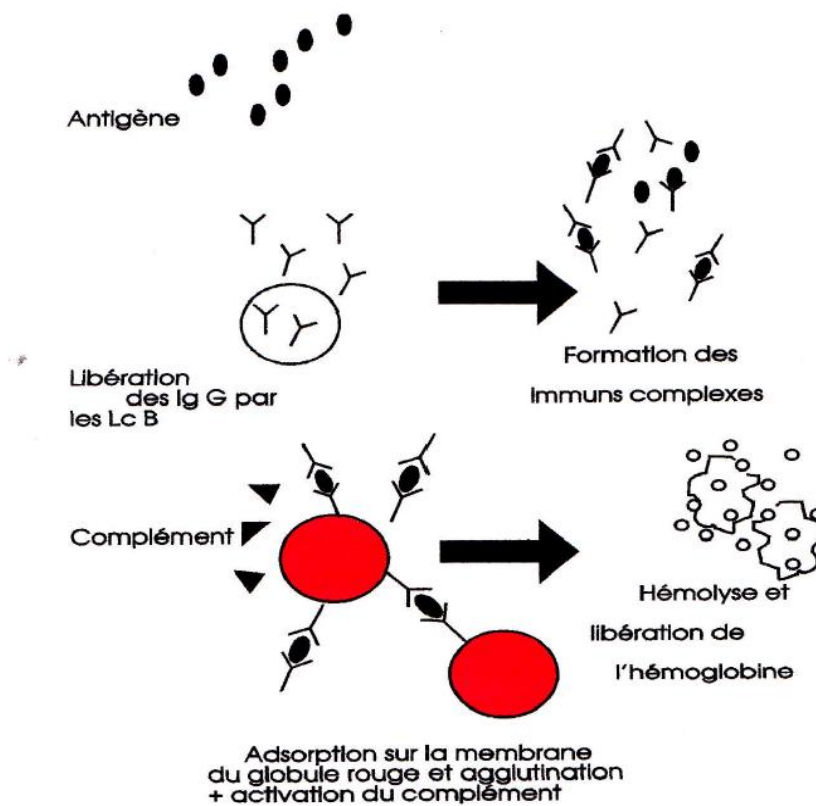


Figure 1 : Schéma de l'immuno-hémolyse (schéma reproduit d'après M'FOUNGOULIE & MENEZ, 1996)

2) Traitement

Une hospitalisation en réanimation est nécessaire : le traitement consiste en une réhydratation et des transfusions si besoin. Si l'insuffisance rénale persiste, des séances d'épuration extrarénale pourront être envisagées. En cas d'hémolyse massive une exsanguino-transfusion sera effectuée (BEDRY & SAVIUC, 2002 ; SAVIUC et al, 2006).

3) Origines du syndrome paxillien

Quelques hypothèses ont été formulées quant à l'origine de cette toxicité notamment par POHLE (1995) :

L'existence de populations différentes de Paxille enroulé : une avec présence de l'antigène et une avec absence ?

Aujourd'hui on peut préciser cette hypothèse car la récente mise en évidence de sous-populations de *Paxillus involutus* peut nous amener à penser que une ou plusieurs de ces espèces possèderaient l'antigène alors que d'autres non, ce qui pourrait expliquer les réactions différentes d'une personne à l'autre en fonction de l'espèce ingérée. A l'heure actuelle, aucune analyse toxicologique n'a été réalisée sur ces espèces voisines et on ne connaît pas leur toxicité (MOREAU & SAVIUC, 2013).

Un facteur toxique de l'environnement ?

Le paxille enroulé, comme de nombreux champignons, est un bioaccumulateur. Il a également tendance à fixer la radioactivité, ce qui pourrait engendrer une activité mutagène au niveau d'une protéine qui deviendrait alors antigénique.

L'absence de reconnaissance du syndrome paxillien ?

Longtemps considéré comme comestible, ce n'est que dans les années 1980 que le syndrome paxillien a été décrit et que le paxille enroulé a progressivement été considéré comme toxique. Ce qui peut expliquer le nombre restreint de témoignage d'intoxication.

L'existence d'une sensibilité individuelle ?

Certaines personnes auraient plus de risque de développer le syndrome paxillien à cause d'un patrimoine génétique particulier avec des gènes plus ou moins exprimés ou à cause d'une maladie sous-jacente. C'est notamment cette hypothèse qui a été retenue dans la plus récente publication traitant du syndrome paxillien (STOVER et al., 2019).

On peut également déduire quelques caractères sur la toxine/antigène : elle doit être thermostable, plutôt de nature polypeptidique car un polypeptide passe plus facilement la barrière intestinale qu'une macromolécule (MICHELOT, 1986). Le fait que la réponse immunitaire entraîne la production d'IgG évoque également le caractère polypeptidique, les IgG reconnaissant majoritairement des composés protéiques.

II. Combien de paxilles et comment les différencier ?

A. Morphologie du genre *Paxillus*

Les paxilles appartiennent au genre *Paxillus* Fr. Sa définition originale a été faite par FRIES (1836) : présence de lames molles, décurrentes et séparables du chapeau. Actuellement, on se base sur la définition de HAHN et AGERER : présence de lames décurrente séparables du chapeau et déliquescentes-brunissant au toucher, une sporée brune, des spores brunes lisses, la présence de cystides hyméniales et un mode de vie ectorrhizien.

Ils constituent un genre de champignons basidiomycètes appartenant à la famille des *Paxillaceae* Lotsy, qui représente l'une des quatre familles typiquement lamellées de l'ordre des Boletales E-J Gilbert, avec les *Hygrophoropsidaceae* (à sporée blanche et lames fourchues), les *Tapinellaceae* (ressemblant aux paxilles mais saprotrophes et dépourvus de cystides) et les *Gomphidiaceae* (à sporée noire). (COURTECUISSÉ & DUHEM, 2011)

Caractéristiques générales des Boletales

Chair fibreuse

Espèces saprophytes ou ectomycorhiziques, rarement parasites

Sporée blanche, brune ou noire

Hyménophore lamellé ou tubulé-poré, décurrent, adné ou ascendant

Voile partiel absent ou présent

Voile général normalement absent

Microscopie : trame sarcodimitique à hyphes longues parallèles (hyphes sarcoïdes, Figure 2)

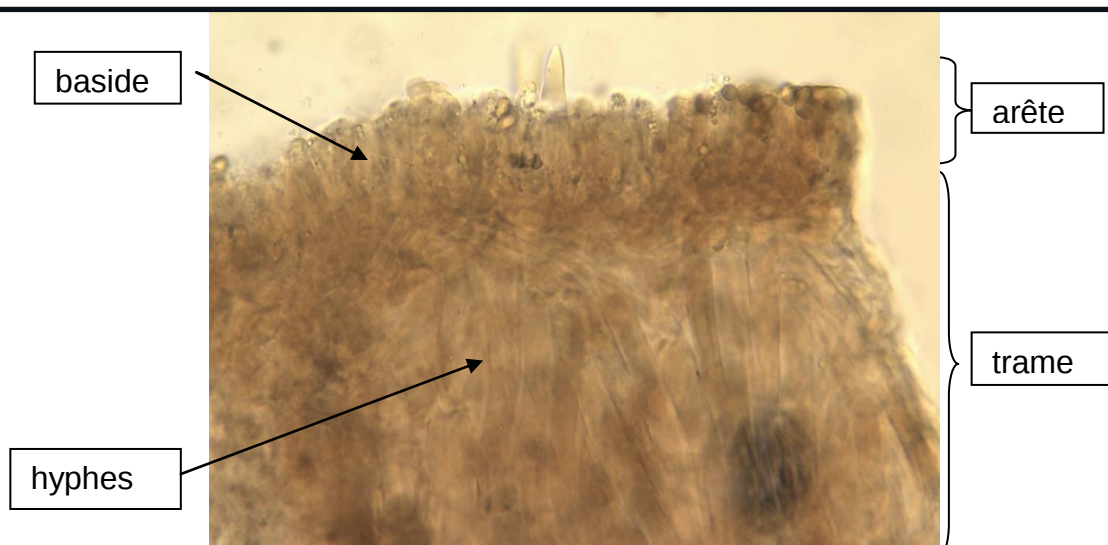


Figure 2 : Coupe longitudinale de lame de *Paxillus olivellus* (PAM25100103), montrant les hyphes bolétoïdes parallèles vers l'arête (en haut). (photo A. Cierniak).

Ils ont été rattachés aux Boletales suite à la découverte d'arguments anatomiques, microscopiques et moléculaires.

C'est au niveau des lames que l'on retrouve les arguments anatomiques de ce rapprochement avec les bolets. En effet, les lames des Paxilles sont de consistance molle, comme chez les pores des Bolets mais le caractère le plus « flagrant » concerne l'hyménophore qui est très séparable : FRIES (1836) définissait son genre *Paxillus* sur ce caractère, qui était retrouvé pour l'hyménophore tubulé des bolets ; ce qui l'amena à penser que les paxilles étaient analogues aux Bolets. De plus on retrouve chez certains paxilles la présence de « tubes » primitifs à la base des lames ce qui tend à montrer la transition entre les deux types d'hyménophore. (**Figure 3**)



Figure 3 : Lames anastomosées ressemblant à des pores chez *Paxillus ammoniavirescens*. Collection PAM24102704. Graissessac-Hérault (34) 27/10/2004 (photo : P-A MOREAU)

B. Classification et phylogénie moléculaire

L'étude phylogénétique fondatrice de la classification actuelle des Boletales est celle de BINDER & HIBBETT (2006). Ils ont étudié les relations phylogénétiques des Boletales sur l'analyse de deux régions de l'ADN génomique : l'ADN ribosomal (SSU, 5.8S, LSU) et le gène codant pour la protéine nuc-lsu et le multigène (nuc-ssu, nuc-lsu, 5.8S, mt-lsu, atp6). Les reconstructions phylogénétiques obtenues ont conduit les auteurs à proposer une classification des Boletales en 6 sous-ordres : Boletineae, Paxillineae, Sclerodermatineae, Suillineae, Tapinellineae, Coniophorineae. Les familles ont été redéfinies et classées au sein de ces sous-ordres dans des publications successives, pour aboutir à la classification actuelle. (COURTECUISSE & DUHEM, 2011 ; **Tableau 2**).

Sous-ordre	Famille	Genres principaux
Boletinae	<i>Boletaceae</i>	<i>Boletus</i> (et nombreux autres)
Paxillineae	<i>Paxillaceae</i>	Voir ci-après
Sclerodermatinae	<i>Sclerodermataceae</i>	<i>Pisolithus</i> <i>Scleroderma</i>
	<i>Calostomataceae</i>	<i>Calostoma</i>
	<i>Boletinellaceae</i> (non européens)	<i>Boletinellus</i> <i>Phlebopus</i>
	<i>Diplocystidaceae</i> (=Astraeaceae)	<i>Astraeus</i> <i>Diplocystis</i>
	<i>Gyroporaceae</i>	<i>Gyroporus</i>
Suillineae	<i>Suillaceae</i>	<i>Suillus</i>
	<i>Rhizopogonaceae</i>	<i>Rhizopogon</i>
	<i>Gomphidiaceae</i>	<i>Chroogomphus</i> <i>Gomphidius</i>
Conophorineae	<i>Coniophoraceae</i>	<i>Coniophora</i> <i>Gyrodontium</i>
Tapinellineae	<i>Tapinellaceae</i>	<i>Tapinella</i> <i>Pseudomerulius</i>
	<i>Serpulaceae</i>	<i>AustroPaxillus</i> <i>GymnoPaxillus</i> <i>Serpula</i>
	<i>Hygrophoropsidaceae</i>	<i>Hygrophoropsis</i>

Tableau 2 : Sous-ordres et familles de Boletales dans la classification actuelle (d'après Binder & Hibbett 2006 et He & al 2024)

C. Les Paxillaceae

1) Définition

Les *Paxillaceae* représentent une famille particulièrement diversifiée, difficile à définir au sein des Boletales. Elle inclut actuellement 2 genres « boletoïdes » (*Gyrodon* et *Phaeo*), 1 genre « agaricoïde » (*Paxillus*) et 4 genres « gasteroïdes » (*Alpova*, *Melanogaster*, *Neoalpova*, *Paralpova*) que nous ne détaillerons pas ici. (COURTECUISSÉ & DUHEM, 2014 ; ALVARADO et al., 2021)

- **Genre *Gyrodon* (boletoïde)**

Une espèce européenne : *Gyrodon lividus* (Bull. : Fr.) Sacc. (bolet livide), à hyménophore tubulé poré à tubes très courts, décurrent. Elle est retrouvée principalement dans les zones marécageuses en relation mycorrhizienne stricte avec les aulnes (*Alnus glutinosa* et *Alnus incana*).



Figure 4 : *Gyrodon lividus* (photo : P-A MOREAU)

- **Genre *Paxillus* (agaricoïde)**

- Sporée brune ; spores lisses non amyloïdes elliptiques ou ovoïdes
- Ectomycorhiziques
- Trame des lames gélifiée
- Lames décurrentes, très séparables de la chair, déliquescentes et brunissantes ou rougissantes au toucher
- Silhouette clitocyboïde
- Marge du chapeau enroulée

2) Historique

a) Le sous-genre *Paxillus*

Alors que la littérature mycologique traditionnelle ne reconnaissait généralement qu'une seule espèce jusqu'à la fin des années 1990, les études récentes (JARGEAT et al., 2014) montrent que le terme *Paxillus involutus* regroupe en fait quatre lignées phylogénétiques distinctes en Europe, aujourd'hui reconnues comme espèces :

- *Paxillus involutus* (Batsch) Fr ;
- *Paxillus ammoniavirescens* Contu & Dessi
- *Paxillus obscurisporus*¹ C. Hahn
- *Paxillus cuprinus* Jargeat, Gryta, J-P Chaumeton & Vizzini

Bien que morphologiquement très proches, ces quatre espèces se différencient notamment par leur répartition géographique, la couleur de la sporée et à la réaction au contact d'une base.

FRIES (1985) est le premier à mettre en évidence par tests d'intercompatibilité l'existence de trois groupes différents au sein de l'appellation *Paxillus involutus*. Les espèces du 1^{er} groupe (F1) étaient trouvées principalement dans des forêts de conifères et d'arbres à feuilles caduques alors que ceux du second et le troisième groupe (F2 et F3) étaient principalement retrouvés dans les parcs et jardins. Cependant il n'a pas trouvé de caractères morphologiques pour les distinguer : ces groupes n'ont donc pas été considérés comme de réelles espèces taxonomiques différentes.

ŠUTARA (1992) décrit ce qu'il pense être une nouvelle espèce : *Paxillus albidulus* Šutara. Elle est considérée aujourd'hui comme une simple forme albinique de *Paxillus involutus*.

DESSÍ & CONTU (1999) décrivent une nouvelle espèce : *Paxillus ammoniavirescens* découverte en Sardaigne, caractérisée par une réaction verte au contact de l'ammoniaque.

La même année, HAHN & AGERER (1999) distinguaient six espèces : *Paxillus involutus* s. str., *Paxillus validus* C. Hahn, *Paxillus obscurisporus* C. Hahn, *Paxillus vernalis* Watling (nord-américain), *Paxillus albidulus*, et *Paxillus rubicundulus* P.D. Orton, en se basant essentiellement sur des caractères mycéliaux.

La division de *Paxillus involutus* en plusieurs espèces a également été mise en évidence par des analyses phylogénétiques de séquences d'ADN. JAROSH & BRESINSKY (1999) ont utilisé deux marqueurs : le gène 28S et la région ITS. C'est la première étude moléculaire sur les *Paxillus*. L'analyse phylogénétique de ces séquences a montré l'existence de trois groupes distincts.

Ces trois groupes se composent ainsi :

- **Groupe 1 : espèces trouvées dans des jardins ou parcs en Europe incluant *Paxillus vernalis* (espèce rencontrée en Amérique du Nord)**
- **Groupe 2 : *Paxillus involutus* trouvés en forêt sous différents hôtes mycorhiziques**
- **Groupe 3 : *Paxillus filamentosus*² sous aulnes**

HEDH & al. (2008) ont également réalisé des analyses moléculaires sur 50 espèces de *Paxillus involutus* collectés sur différents lieux et environnements en Europe et au Canada. Ils ont procédé à l'établissement de deux arbres phylogénétiques : un en utilisant le marqueur ITS (utilisé également lors de l'étude de JAROSH & BRESINSKY, 1999), l'autre combinant 5 marqueurs différents. Les résultats

¹ Le terme *obscurisporus* retrouvé dans de nombreuses publications doit être banni. Il résulte d'une faute d'accord au niveau du latin. Le terme juste est *obscurisporus*.

² Le terme *Paxillus filamentosus* va être abandonné par la suite (JARGEAT et al. 2016) On distinguera alors le sous-genre *Alnopaxillus* regroupant 3 espèces distinctes

de cette étude montrent que l'étude de la région ITS suffit pour différencier les espèces moléculairement. L'utilisation d'autres séquences génétiques n'apporte pas plus d'informations sur la différenciation des espèces de *Paxillus*, ce que confirmeront les études ultérieures (JARGEAT et al., 2014, 2016).

Cette étude confirme l'existence des trois groupes découverts par FRIES puis par JAROSH & BRESINSKY et ils identifient une quatrième lignée européenne jusqu'alors passée inaperçue, baptisée « Groupe IV ». Aucune description n'est fournie sur ce groupe, qui restait alors à décrire et à caractériser morphologiquement.

JARGEAT et al. (2014)	FRIES (1985)	JAROSH & BRESINSKY (1999)	HEDH et al. (2008)
<i>Paxillus involutus</i>	F1	Groupe 2	Groupe II
<i>Paxillus ammoniavirescens</i>	F2 et F3		Groupe III
<i>Paxillus obscurisporus</i>		Groupe 1	Groupe I
<i>Paxillus cuprinus</i>			Groupe IV
Sous-genre <i>Alnopaxillus</i>		Groupe 3	

Tableau 3 : Correspondance groupe/espèce avec les trois études (FRIES, JAROSH & BRESINSKY, HEDH et al.), avec la nomenclature actualisée par JARGEAT et al. (2014)

VELLINGA et al. (2012) ont analysé différents spécimens de *Paxillus ammoniavirescens* et de collections variées de *Paxillus* en utilisant uniquement la région ITS. Ils ont retrouvé le même résultat avec la distinction de quatre espèces différentes. Le séquençage des récoltes-types leur a permis d'établir que *Paxillus ammoniavirescens* et *Paxillus validus* étaient synonymes et correspondaient bien au « groupe III » de HEDH et al. (2008) avec la même identité du marqueur ITS. Pour autant ils ne définissent toujours pas les espèces du groupe IV d'HEDH et al. (regroupées sous le terme « *Paxillus involutus* II »)

Il faudra attendre l'étude de JARGEAT & al (2014), qui, en utilisant trois régions ADN (ITS, tef 1- α et gpd) et des séquences d'ADN concaténées, confirment l'identité des quatre groupes définis dans les études précédentes et fournit pour la première fois une description complète de l' « espèce IV/*Paxillus involutus* II » en la nommant *Paxillus cuprinus* et en y incluant des illustrations.

b) Le sous-genre *Alnopaxillus*

En 2014, GELARDI et al. décrivent une nouvelle espèce asiatique, *Paxillus orientalis* Gelardi, Vizzini, E. Horak & G. Wu et créent un nouveau sous-genre *Alnopaxillus* Vizzini & Gelardi, défini par l'association stricte avec les aulnes. Leur étude révèle que *Paxillus rubicundulus*, décrit par Orton (1969) et reconnu par quelques auteurs comme une espèce distincte de *Paxillus involutus* et spécifiquement associée aux aulnes (sous ce nom, ou sous le nom, plus ancien et plus controversé, de *Paxillus*

filamentosus (Scop.) Fr.) constitue un complexe de plusieurs espèces englobant l'espèce européenne *Paxillus rubicundulus* s. str. et au moins deux clades phylogénétiques non nommés. JARGEAT et al. (2016) confirment que *Paxillus rubicundulus* est un complexe d'au moins trois taxons ectomycorhiziens strictement associés aux aulnes en Europe : la classification a alors été redéfinie avec la description de *Paxillus adelphus* et *Paxillus olivellus* en plus de *Paxillus rubicundulus* s. str. Le nom *Paxillus filamentosus* (Scop.) Fr. est rejeté, les auteurs démontrant que la description associée à ce nom ne peut s'appliquer à aucunes espèces de *Paxillus*.

3) Taxinomie actuelle du genre *Paxillus*

A la suite de ces travaux, le genre *Paxillus* se divise désormais en deux sous-genres, avec 9 espèces reconnues dans le monde (dont 7 en Europe) :

➤ **Sous-genre *Paxillus* (= complexe *Paxillus involutus*)**

Paxillus involutus (Batsch : Fr.) Fr.

Paxillus ammoniavirescens Contu & Dessí

Paxillus obscurisporus C. Hahn

Paxillus cuprinus Jargeat et al.

Paxillus vernalis Watling (espèce strictement américaine)

➤ **Sous-genre *Alnopaxillus***

Paxillus rubicundulus P.D. Orton

Paxillus orientalis Gelardi et al. (espèce seulement connue de Chine)

Paxillus olivellus P.-A. Moreau et al.

Paxillus adelphus Chaumeton et al.

Les descriptions des espèces sont basées sur nos propres observations sur les spécimens récoltés et sur les notes de P-A MOREAU, complétées par les publications de VELLINGA et al. (2012) et de JARGEAT et al. (2014, 2016).

4) Description des espèces européennes de *Paxillus*

a) Sous-genre *Paxillus*

- ***Paxillus involutus*** (Batsch : Fr) Fr., *Epicrasis Systema Mycologicum* : 317 (1838)



Figure 5 : *Paxillus involutus* (photo : PA MOREAU)

Ecologie : Cette espèce est retrouvée sous les feuillus et conifères, surtout les bouleaux, sur sol acide. Elle est commune dans son habitat de la fin du printemps jusqu'en automne.

Macroscopie :

Le chapeau mesure de 4 à 12 cm, fortement mamelonné chez les spécimens jeunes puis déprimé à mi-rayon en s'étalant, à la fin généralement déprimé mais à mamelon arrondi persistant. Il a un aspect visqueux-glutineux quand il est frais, luisant une fois séché. Il est de couleur beige chamois uniforme assez clair, rarement blanchâtre, brunissant tardivement avec l'âge. La marge est lisse ou seulement tuberculeuse, enroulée jusqu'à la fin.

Les lames sont de couleur jaune clair/ocre au début puis brun-ocre terne avec l'âge. Elles sont très décurrentes, rarement fourchues et brunissent rapidement au toucher. Elles sont facilement séparables de la chair du chapeau. On note la présence de nombreuses lamellules inégales et l'absence d'anastomoses. L'arête est lisse, jaune pâle.

Le pied est nu, souvent coudé, égal ou renflé à la base. Taille : 3-10 x 0,8-1,8 cm. De couleur ocre-jaune pâle uniforme au début, il devient rapidement brun-rouge au toucher puis brun sale avec l'âge jusqu'au sommet.

La chair est jaune terne, brun-rougeâtre dans la base du pied. Elle devient brun-rouge terne après quelques minutes à la coupe.

Sa sporée est brun- olivâtre.

La réaction à l'ammoniaque et à la soude (KOH 5%) donne une couleur brun-rouge sombre sur le chapeau, rosâtre sur la chair.

Microscopie :

Les spores sont lisses, ellipsoïdes. Leur taille moyenne est de 5,5 µm x 8,4 µm.

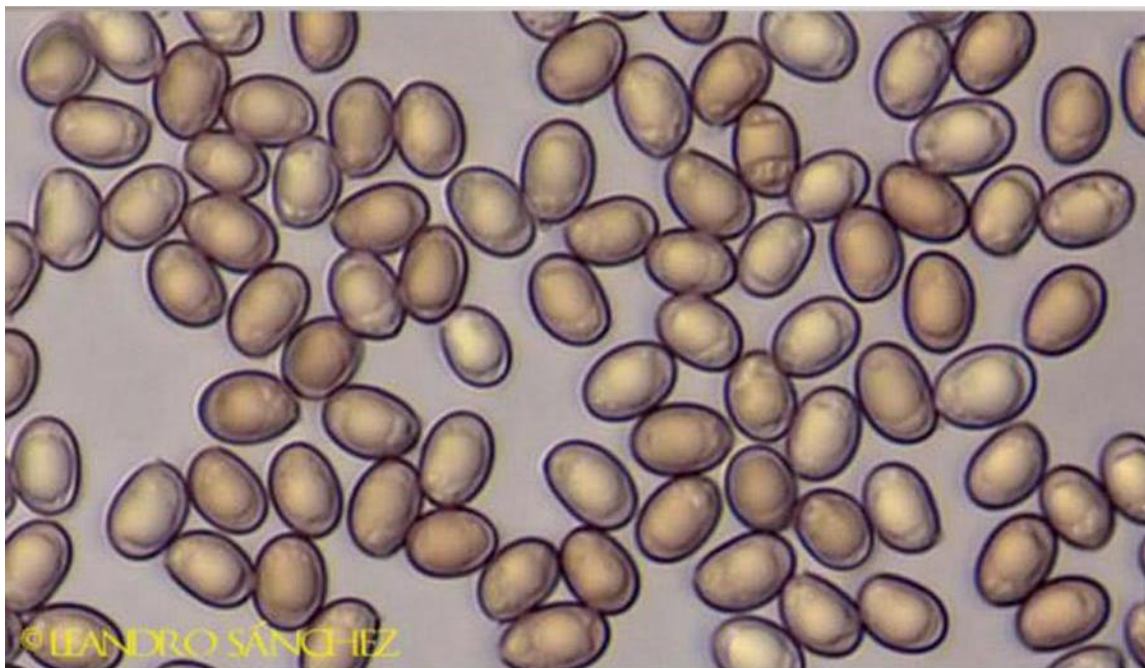


Figure 6 : spores de *Paxillus involutus* (photo reproduite d'après l'Association des Mycologues Francophones de Belgique, L. Sanchez)

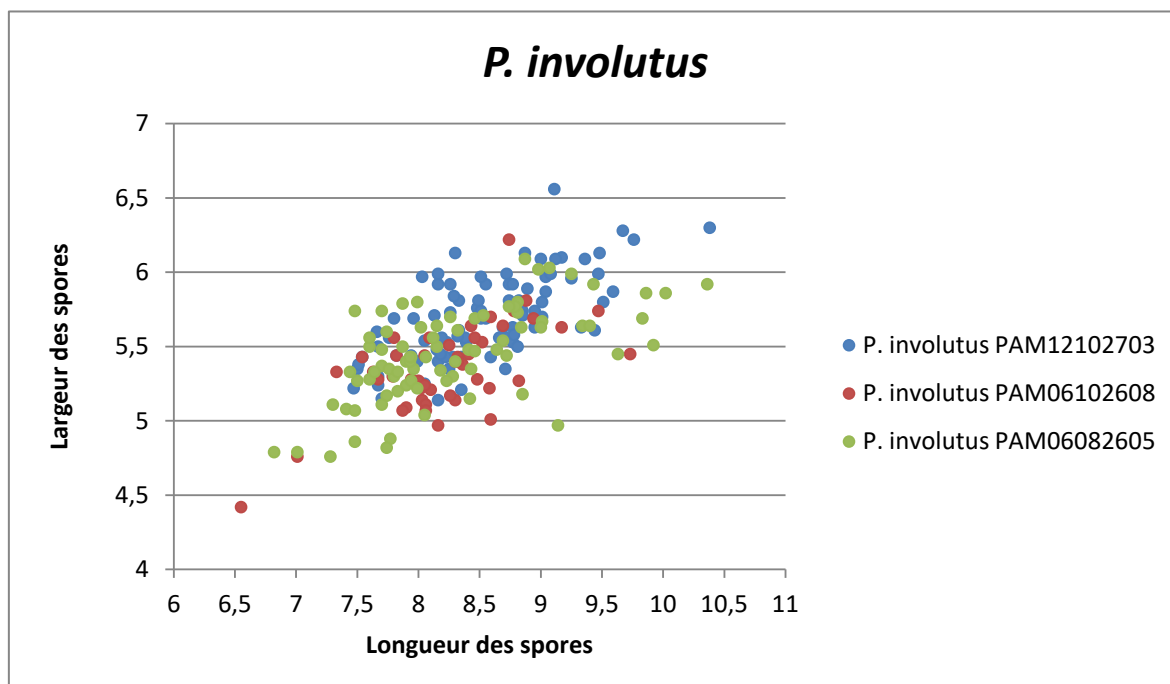


Figure 7 : Recueil des mesures de spores chez trois récoltes de *Paxillus involutus*

On retrouve la présence de cystides (cheilocystides). Les pleurocystides sont absentes ou très rares. Elles sont claviformes à fusiformes. La paroi est mince, lisse. Elles ne sont pas pigmentées.

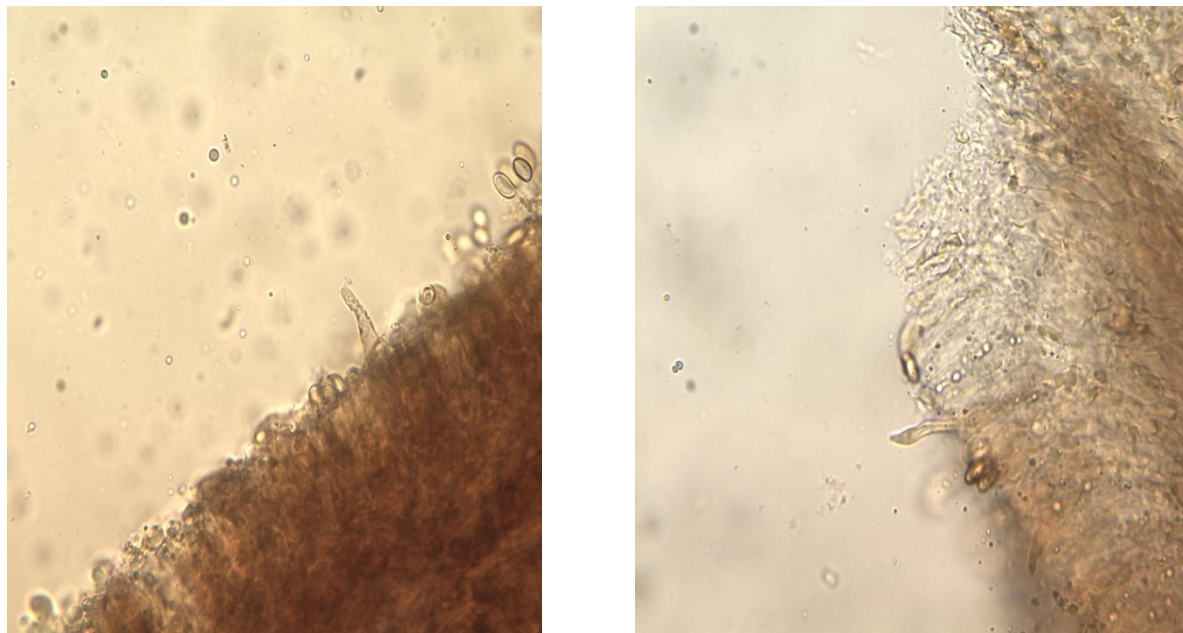


Figure 8 : Cheilocystides de Paxillus involutus (photo : A. Cierniak)

➤ ***Paxillus ammoniavirescens* Contu & Dessí** in Dessí & Contu, *Micol. Veget. Medit.* 13(2) : 123 (1999)

= *Paxillus validus* C. Hahn, in Hahn & Agerer, *Nova Hedwigia* 69(1-2): 261 (1999)

= *Paxillus involutus* f. *subrubicundulus* Bon, in Bon & Van Haluwyn, *Docums Mycol.* 11(no. 44) : 32 (1981)



Figure 9 : *Paxillus ammoniavirescens* - collection PAM11101001 (photo : P-A MOREAU)

Ecologie : Cette espèce est préférentiellement rencontrée sur sols riches en minéraux à proximité de *Salicaceae* (peupliers et saules) dans les régions du Nord et de cèdres, eucalyptus et pins dans les régions méditerranéennes.

Macroscopie :

Le chapeau, d'abord jaune pâle à jaune vif tournant rapidement au rouge brique, peut mesurer de 4 à 11 cm de diamètre. Il est souvent visqueux par temps humide. Il est creusé, enroulé sur les bords et sans squames. Il n'a pas de mamelon. La marge du chapeau est cannelée tuberculeuse, avec la présence d'épines. Elle reste très enroulée jusqu'à maturité.

Les lames sont décurrentes, de couleur jaune devenant brun rouille avec l'âge. Elles ont tendance à brunir au toucher. On peut observer des anastomoses mimant des pores au niveau de l'insertion des lames.

Le pied est plutôt court par rapport au diamètre du chapeau : 3-7 cm x 1-3 cm. Il est de couleur proche du chapeau, plus clair que les lames.

La chair est jaunâtre, brunissant à la coupe.

La sporée est de couleur brun-rouge.

Au contact des vapeurs d'ammoniaque, le chapeau devient vert.



Figure 10 : réaction verte aux vapeurs d'ammoniaque sur un spécimen de *Paxillus ammoniavirescens* (photo : M-A. Perez De Gregorio³)

Microscopie :

Les spores sont ellipsoïdes, lisses. Leur taille moyenne est de 5,4 x 8,1µm.



Figure 11 : spores de *Paxillus ammoniavirescens* (photo : L. Sanchez⁴)

³ <http://www.amfb.eu/Produits/Reactions-chimiques-provoquees/Pages/Paxillus-ammoniavirescens.html>

⁴ <https://www.amfb.eu/Myco/Microscopie/Spores/Pagesbasidios/Paxillus-ammoniovirescens.html>

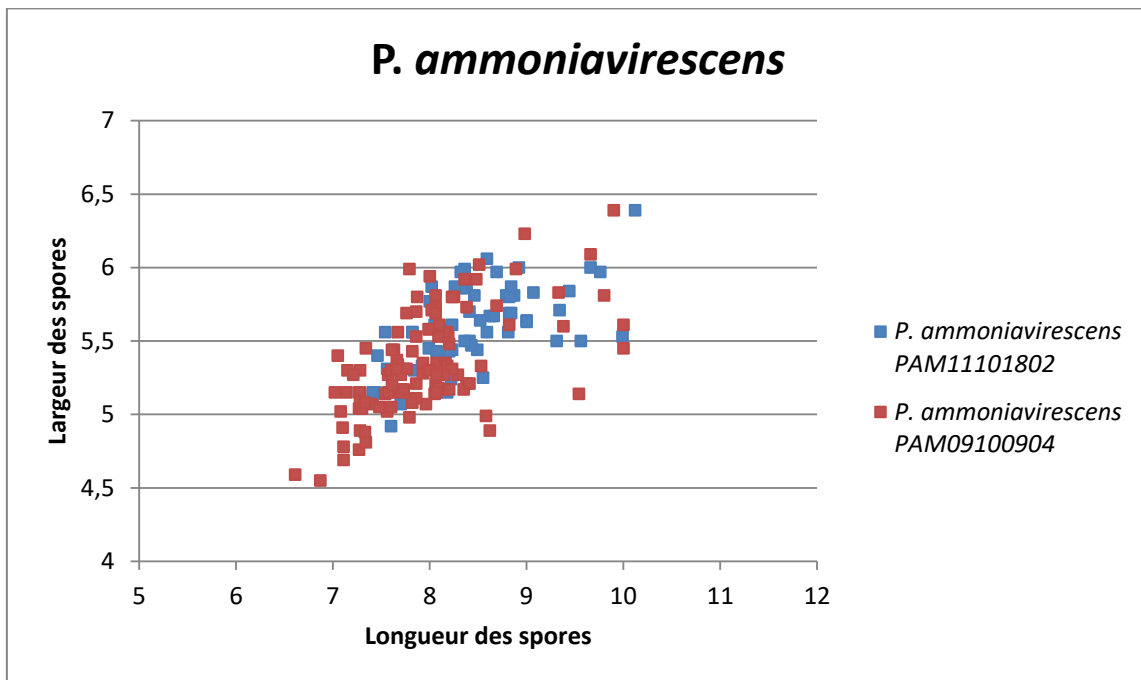


Figure 12 : Recueil des mesures de spores sur deux récoltes de *Paxillus ammoniavirescens*

Les cheilocystides sont présentes mais peu différenciées. Elles sont cylindriques à subclavées. Le contenu est hyalin, parfois légèrement granuleux. Les pleurocystides sont rares, fusiformes.

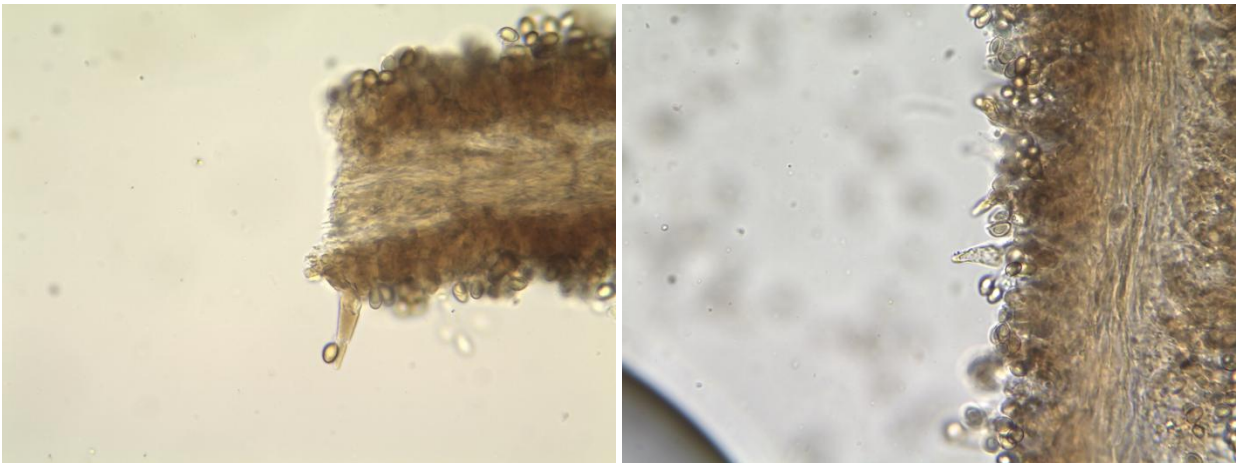


Figure 13 : Pleurocystides sur coupe longitudinale de lame de *Paxillus ammoniavirescens* (photo : A. Cierniak)

➤ ***Paxillus obscurisporus* C. Hahn, in C. Hahn & Agerer, Nova Hedwigia 69 (1-2) : 268 (1999)**



Figure 14 : *Paxillus obscurisporus* – Lille, faculté de pharmacie – collection PAM 12102401 (photo : P-A MOREAU)

Ecologie : Il est retrouvé majoritairement dans les pelouses (jardins et parcs) en groupe. Il se rencontre plutôt en terrain calcaire. Il est en relation avec de nombreux arbres : bouleau, cèdre, peuplier, charme.

Macroscopie :

Le chapeau peut atteindre les 30cm chez les spécimens âgés. La marge du chapeau est enroulée : ce caractère persiste avec l'âge. Il est de couleur brun rouille.

Les lames sont décurrentes, exceptionnellement adnées, de couleur jaune pâle au début, brunissant avec l'âge.

Très solide et de couleur brune, le pied dépasse souvent les 2 cm de diamètre. Une bande jaune citron est observée au niveau de l'insertion des lames.

La chair est jaune pâle, devenant rougeâtre à la coupe.

La sporée est de couleur brun-rouge foncée nuancée de vineux.

En présence de vapeurs d'ammoniaque, le chapeau ne réagit pas ou peu : il peut devenir légèrement teinté mais la coloration est très discrète, souvent brunâtre verdâtre faible.

Microscopie :

Les spores sont largement ellipsoïdes, lisses. Leur taille moyenne est de 5,6 x 7,9 µm.

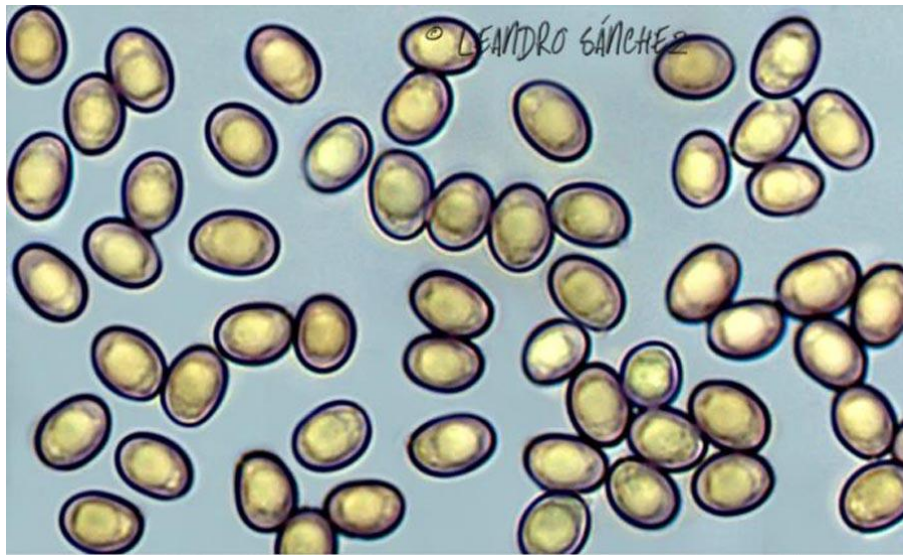


Figure 15 : Spores de *Paxillus obscurisporus* (photo : L. Sanchez ⁵)

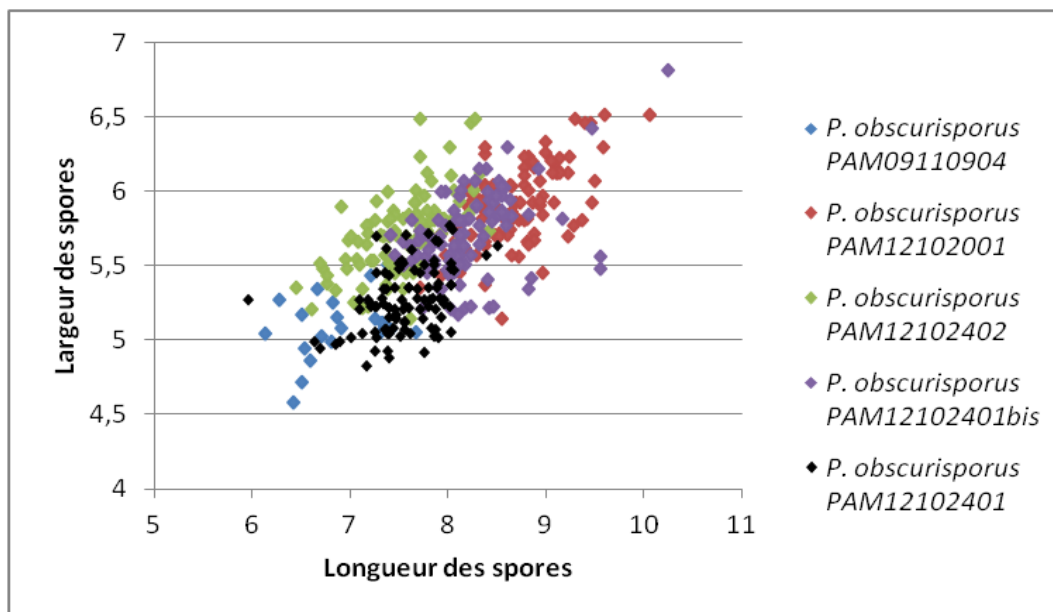


Figure 16 : Recueil des mesures de spores sur cinq récoltes de *Paxillus obscurisporus*

Il y a la présence de cheilocystides, elles sont cylindriques à légèrement clavées ou ventriculeuses. Le contenu est hyalin, parfois légèrement granuleux. Les pleurocystides sont rares.

⁵ <http://www.amfb.eu/Myco/Microscopie/Spores/Pagesbasidios/Paxillus-obscurisporus.html>



Figure 17 : cystides de *Paxillus obscurisporus* (photo : L. Sanchez ⁶)

➤ ***Paxillus cuprinus* P. Jargeat, H. Gryta, J.-P. Chaumeton & Vizzini** in Jargeat et al., *Fungal Biol.* 118(1) : 26 (2014)



Figure 18 : *Paxillus cuprinus*, collection PAM12102403 (à droite, Lille sous bouleau et thuyas), PAM13092203 (à gauche, forêt de Guines sous noisetier) (photo : P-A MOREAU)

Ecologie : Cette espèce est associée aux *Betulaceae*. Elle est commune et abondante dans les forêts du nord de la France, mais elle est aussi présente dans les zones urbaines telles que les parcs et jardins publics, au niveau des berges de rivières, des bords de route ou des pâturages et pelouses boisés.

⁶ <http://www.amfb.eu/Myco/Microscopie/Cystides/Pages/Paxillus-obscurisporus.html>

Macroscopie :

La première récolte identifiée dans les Hauts-de-France a été faite au Jardin botanique de la faculté de pharmacie de Lille en 2014 (Figure 18), enfoui dans la litière de thujas (*Chamaecyparis lawsoniana*) mais à quelques mètres d'un bouleau. L'identité a été confirmée par analyse moléculaire du génome par les équipes du laboratoire de mycologie de Toulouse (P. Jargeat et collaborateurs, auteurs de l'espèce). Elle a été depuis observée en abondance dans toutes les forêts des environs de Lille, où elle était confondue jusque là avec *Paxillus involutus* (beaucoup plus rare dans la région).

Le chapeau mesure de 5 à 12 cm, légèrement déprimé. De couleur gris-brun avec nuances olivacées chez les jeunes spécimens, il a tendance à brunir (brun-ochracé voire cuivré à brun rougeâtre) chez les spécimens plus vieux, d'où l'attribution du nom *cuprinus*. La marge est fortement enroulée au début, caractère qui se perd avec le temps. Elle est souvent fissurée, en particulier dans les sites secs ou exposés. De forme plutôt convexe sur les jeunes spécimens, il se creuse à l'âge adulte. On ne retrouve pas de mamelon. La surface du chapeau est d'abord feutrée et mate, légèrement visqueuse par temps humide puis lisse et brillante en vieillissant.

Les lames sont décurrentes, se détachant facilement du chapeau. On retrouve souvent à la base du stipe des anastomoses. D'abord de couleur jaune très pâle au début, elles s'assombrissent avec l'âge, devenant brun-rougeâtre sur le tard.

Le stipe est relativement court par rapport au diamètre du chapeau, 2,7-5 cm x 0,5-2,5 cm. Il est la plupart du temps central. Il est de couleur blanchâtre avec des marbrures rosées ou rougeâtres, puis plutôt des stries brunes avec l'âge. On retrouve souvent une zone jaune clair distincte au niveau du sommet, sous les lames.

La chair est blanc crème à jaune pâle, elle vire au brun-rouge après la coupe ou la manipulation.

La sporée est brunâtre avec une nuance rougeâtre, en séchant elle tend vers une teinte ocrée-olive.

En présence de vapeur d'ammoniaque, on observe une coloration rouge-brun à violet-brun sur le chapeau.

Microscopie :

Les spores sont lisses, de forme ellipsoïdale à amygdaliforme avec parfois un étranglement apical. Leur taille moyenne est de 6,1 x 9,3 µm.

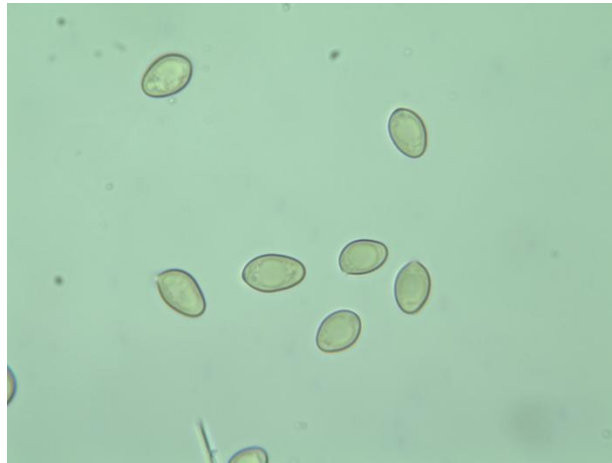


Figure 19 : spores de *Paxillus cuprinus*, collection PAM25100103 (photo : A. Cierniak)

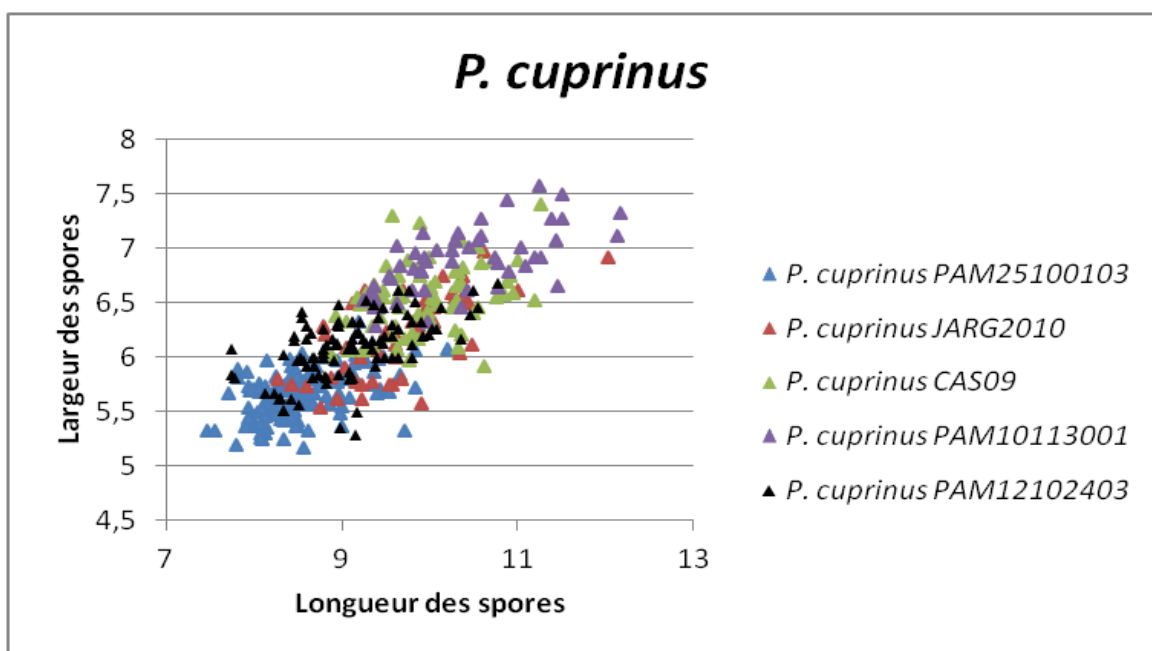


Figure 20 : Recueil des mesures de spores sur cinq récoltes de *Paxillus cuprinus*

Les cheilocystides sont de forme cylindrique à subclavée, parfois légèrement ventrue. Le sommet est parfois arrondi. Le contenu est hyalin, parfois avec des pigments intracellulaires pâles. Les pleurocystides sont rares et difficiles à observer.

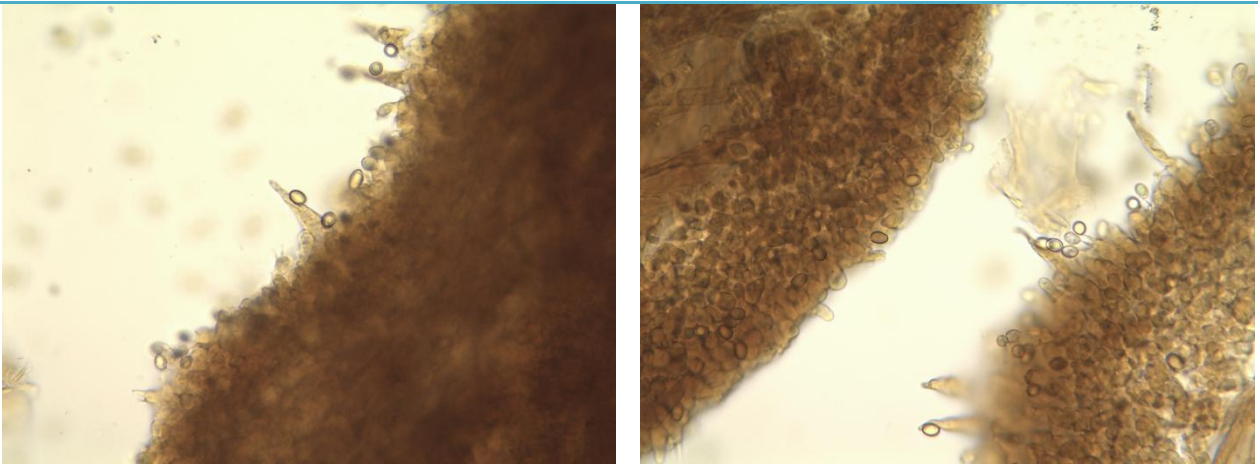


Figure 21 : cheilocystides - *Paxillus cuprinus*, collection PAM25100103 (photo : A. Cierniak)

➤ ***Paxillus vernalis* Watling**, Notes R Bot. Gdn Edinb. 29(1): 60 (1969)



Figure 22 : *Paxillus vernalis* – 26/07/2011 – Fairbanks, Alaska – collection PAM-ALA28-12 (photo : P-A MOREAU)

Décrite pour la première fois par Roy Watling en 1969, cette espèce se retrouve dans les forêts montagnardes et boréales d'Amérique du Nord. La récolte illustrée ici (Figure 22) a été faite sous bouleaux sur le campus universitaire de fairbanks (Alaska) par P.-A. Moreau en 2011.

Morphologiquement très proche de *Paxillus obscurisporus*, il diffère par la présence de tons jaunes sur le chapeau, de couleur plutôt blanche lorsqu'il est jeune, devenant rapidement rose quand il est coupé. (JARGEAT & al, 2014)

KIBBY (2008) pensait avoir trouvé des spécimens européens de *Paxillus vernalis* en se basant sur une couleur de sporée différente de celle de *Paxillus involutus*. Les caractères microscopiques correspondaient à la description de Watling. Il se basait également sur une étude de BRESINSKI (2006) dans laquelle il formule l'hypothèse que *Paxillus vernalis* a pu être introduit en Europe via les pépinières. Il s'avère que les analyses moléculaires ont donné tort à BRESINSKI et par conséquent à KIBBY aussi : les spécimens trouvés étaient en fait des *Paxillus obscurisporus*.

A l'heure actuelle, *Paxillus vernalis* est donc considéré comme une espèce strictement américaine.

➤ Comparaison des spores du sous genre *Paxillus*

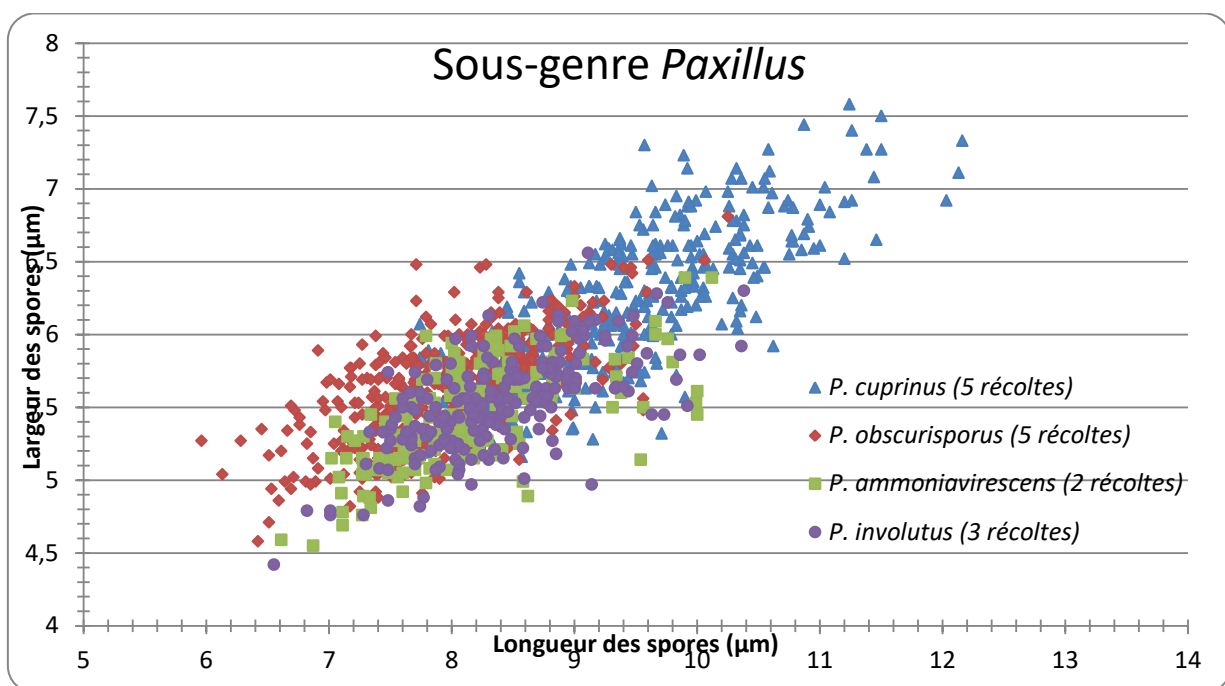


Figure 23 : Regroupement des mesures de spores des récoltes du sous-genre *Paxillus*

	Longueur moyenne (μm)	Largeur moyenne (μm)	Rapport L / l
<i>P. involutus</i>	8,4	5,5	1, 53
<i>P. ammoniavirescens</i>	8,1	5,4	1, 50
<i>P. obscurisporus</i>	7,9	5,6	1,41
<i>P. cuprinus</i>	9,3	6,1	1,52

Tableau 4 : Tableau récapitulatif des mesures moyennes d'une spore chez les espèces du sous-genre *Paxillus*

La différenciation des quatre espèces du sous-genre *Paxillus* d'après leurs spores n'est pas aisée. En revanche, on peut noter que *Paxillus cuprinus* a des spores plus grandes par rapport aux trois autres espèces. *Paxillus obscurisporus* a des spores plus larges (rapport L/l plus petit par rapport aux autres espèces).

La couleur de la sporée est un critère utile pour distinguer les espèces (ton vinacé foncé pour *Paxillus obscurisporus*, nuance verdâtre chez *Paxillus ammoniavirescens*). La microscopie des spores aide à séparer *Paxillus cuprinus* (présence d'une constriction apicale et taille supérieure par rapport aux autres espèces).

b) Sous-genre *Alnopaxillus*

Ce sous-genre regroupe les espèces poussant sous les aulnes. Ce sont Gelardi et al. (2013) qui l'ont défini à partir d'une espèce asiatique *Paxillus orientalis*.

Il regroupe trois espèces européennes distinctes (JARGEAT et al, 2016)

➤ *Paxillus orientalis* Gelardi, Vizzini, E. Horak, & G. Wu in Gelardi et al., *Mycol. Prog.* 13(2) : 336 (2014)

Cette espèce a été découverte en Chine, à proximité d'aulnes. Des spécimens ont également été décrits en Inde. (DAS et al., 2017)

Le chapeau est caractérisé par la présence de squames en forme d'anneaux bien distincts qui deviennent plus denses au centre, de couleur brun foncé sur fond jaunâtre clair à rosé quand le champignon est jeune. A la manipulation il devient brun-rouille. Le bord est enroulé.

Les lames sont décurrentes, anastomosées vers le pied. A la manipulation, elles virent au brun-rouille.

Le pied est lisse, concolore au chapeau.

La sporée est de couleur brun-rouille.

Les spores sont ellipsoïdes, lisses.

➤ ***Paxillus rubicundulus* P.D. Orton, Notes R. Bot. Gdn
Edinb. 29(1): 110 (1969)**

Paxillus rubicundulus a été décrit par ORTON (1969) d'après des collections écossaises poussant sous des aulnes à côté du Loch Rannoch. Ce nom a été largement appliqué aux paxilles associés aux aulnes, jusqu'à ce que JARGEAT et al. (2016) révèlent que la récolte holotype, séquencée par eux, ne correspond pas à l'immense majorité des récoltes européennes identifiées ainsi. Une seule donnée française a été confirmée comme *Paxillus rubicundulus* par ADN : il s'agit d'un prélèvement de mycorhize réalisé sous *Alnus glutinosa* en Savoie, en région montagnarde.

Aujourd'hui, il n'existe pas de récolte fraîche connue de France permettant une description des caractères macroscopiques. La description suivante a été adaptée de la publication de ORTON (1969) ; les caractères microscopiques de l'holotype ont été décrits avec précision par JARGEAT et al. (2016).

Il est retrouvé le long des berges à proximité d'aulnes en zones humides.

Le chapeau est plus petit que celui de *Paxillus involutus*, jusqu'à 10 cm. Il est en forme d'entonnoir, de couleur brun-crème et souvent d'aspect écailleux. La marge est enroulée uniquement chez les spécimens jeunes.

Les lames sont de couleur jaune ayant tendance à présenter des anastomoses ainsi que des fourches dichotomiques.

Le pied est nu, de couleur crème-jaune. La chair fibreuse est jaune vif.

La sporée est brun olivâtre.

Les spores sont plus ou moins cylindriques, de taille moyenne 7,1 x 4,7 µm

➤ ***Paxillus adelphus* J.-P. Chaumeton, Gryta, Jargeat & P.-A. Moreau** in Jargeat et al., *Fungal Biol.* 120(5): 718 (2016)



Figure 24 : *Paxillus adelphus*, collection PAM09111401 – Guemps (62) sous *Alnus cordata*

Ecologie : Cette espèce est retrouvée en groupes, sous aulnes. Elle est relativement fréquente dans la moitié sud de la France, surtout sur les berges de rivières et les forêts riveraines ; les seules observations confirmées dans les Hauts-de-France sont sur des sites artificiels plantés : Guemps (62), sous *Alnus cordata* (14/11/2009) sur un talus de route, et à Loos (59), sous *Alnus glutinosa* dans une allée urbaine (24/10/2015).

Macroscopie :

Le chapeau mesure entre 3 et 8 cm. il est déprimé dès le début, rarement légèrement bombé au centre, non cannelé au bord, à peine visqueux. Il est très tôt dissocié en squames apprimés à partir de la moitié du rayon et jusqu'au centre chez les adultes. Il est de couleur ocre-jaune légèrement grisé au centre, très vite taché de rouge purpurin, il devient entièrement brun purpurin à la fin. La marge est très courtement enroulée chez les jeunes spécimens, elle devient droite et obtuse chez les adultes. Elle est lisse, de couleur ocre-jaune.

Les lames sont décurrentes, très serrées, fourchues ça et là. Les lamellules sont assez rares, crispées-anastomosées à l'insertion. Elles sont de couleur jaune citrin à ocre-jaune soutenu dès le début, elles deviennent immédiatement brun purpurin au froissement. L'arête est lisse à légèrement denticulée, de couleur jaune pâle.

Le pied est plutôt court (1,5-4 cm x 0,8-1,5 cm), égal ou un peu atténué à la base, central, excentré ou presque latéral. Il est jaune citrin au début, il devient purpurin noirâtre avec l'âge à partir de la base.

La chair est jaune assez vif, vite marbrée de rouge, brun violacé en bas du stipe.

La sporée est de couleur brun-rouge sans nuance ochracée ou verdâtre, couleur persistante avec le temps

Au contact de KOH 5%, une couleur pourpre noirâtre apparaît sur le chapeau. La chair se teinte de rose purpurin.

Microscopie :

Les spores sont petites (moyenne : $4,4 \times 6,9 \mu\text{m}$) courtement cylindriques à légèrement allantoïdes, lisses.

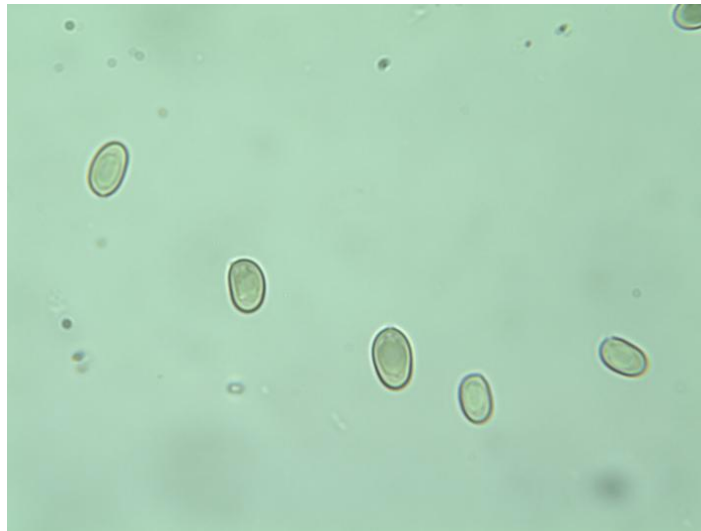


Figure 25 : spores de *Paxillus adelphus*, collection PAM25102401 (photo : A. Cierniak)

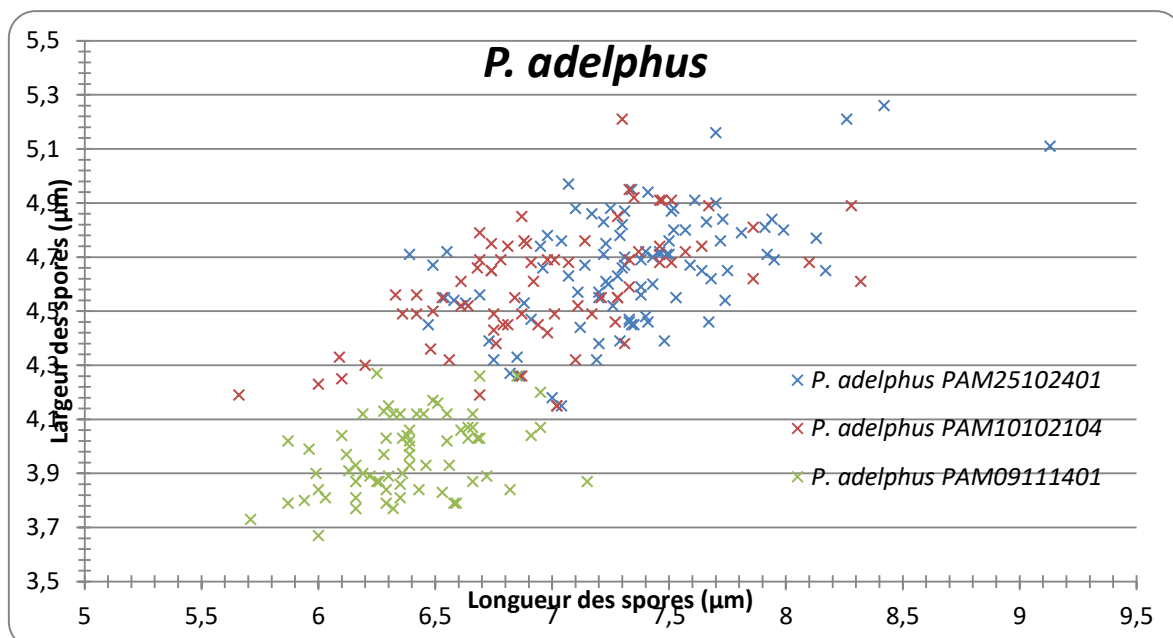


Figure 26 : Recueil de mesures des spores sur trois récoltes de *Paxillus adelphus*

Les pleurocystides sont abondantes, de forme cylindrique à fusiforme ou lageniforme-fusiforme avec souvent l'apex effilé. Le contenu est hyalin, parfois légèrement granuleux, mais souvent rempli de contenu jaune vif dans la partie supérieure (Figure 27). Les cheilocystides sont dispersées, de forme cylindrique à fusiforme, elles sont parfois ramifiées vers l'apex, le contenu est hyalin, sauf l'apex souvent jaune.

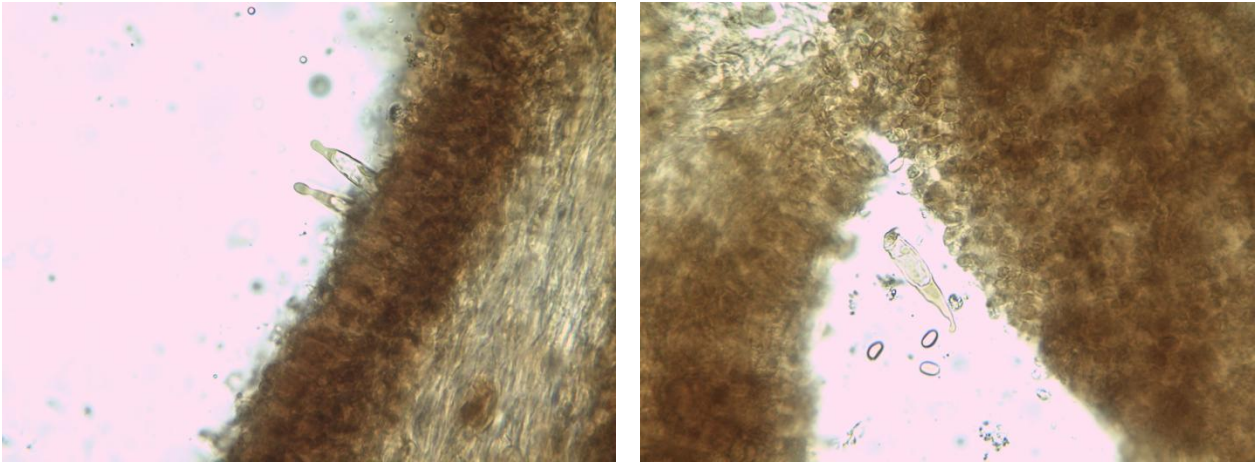


Figure 27 : Pleurocystide de *Paxillus adelphus*, collection PAM25102401 (photo : A. Cierniak)

➤ ***Paxillus olivellus* P.-A. Moreau, J.-P. Chaumeton, Gryta & Jargeat**, in Jargeat et al., *Fungal Biol.* 120(5) : 722 (2016)



Figure 28 - *Paxillus olivellus*, collection PAM25101003, Forêt de Phalempin (photo A. Cierniak)

Ecologie : C'est une espèce strictement associée aux aulnes, sur terrains plutôt humides. Elle est commune et parfois très abondante dans le Nord, au bord des étangs ou des chemins humides.

Macroscopie :

Le chapeau mesure entre 2 et 12 cm de diamètre. Chez les spécimens jeunes, il est convexe, enroulé sur les bords avec la présence d'un mamelon. Chez les spécimens plus âgés, il se creuse, le mamelon est plus ou moins ressenti. On retrouve une marge striée chez certains ainsi que la présence de squames. Il est de couleur brun clair olive, brun jaunâtre à olivacé sombre. La teinte verdâtre ou olivâtre est nette ce qui en fait un caractère important de distinction.

Les lames sont décurrentes, de couleur crème à jaune pâle. Elles brunissent au toucher.

Le pied est renflé (taille : 2,5-5 cm x 0,6-1,5 cm), de couleur similaire ou plus clair que le chapeau, parfois plus sombre à la base. Il est central ou légèrement excentré.

La chair est fibreuse, de couleur jaune pâle à jaune-ochracé et brunissant au toucher sans rouge vif marqué.

La sporée est de couleur brun-ochracé à brun-rouille tirant vers une teinte verdâtre. Elle devient plus terne et plus ochracée avec le temps.

La réaction au KOH 5% donne une couleur brun-rouge sur la cuticule du chapeau. Celle à la solution d'ammoniaque à 10% donne une couleur gris plomb, gris noirâtre ou gris brunâtre sur la surface du chapeau. Les vapeurs d'ammoniaque donnent immédiatement une couleur brun rose qui persiste.

Microscopie :

Les spores sont ovoïdes à ellipsoïdes, lisses, généralement unigutulés. La taille moyenne est de 4,8 x 7,2 µm.

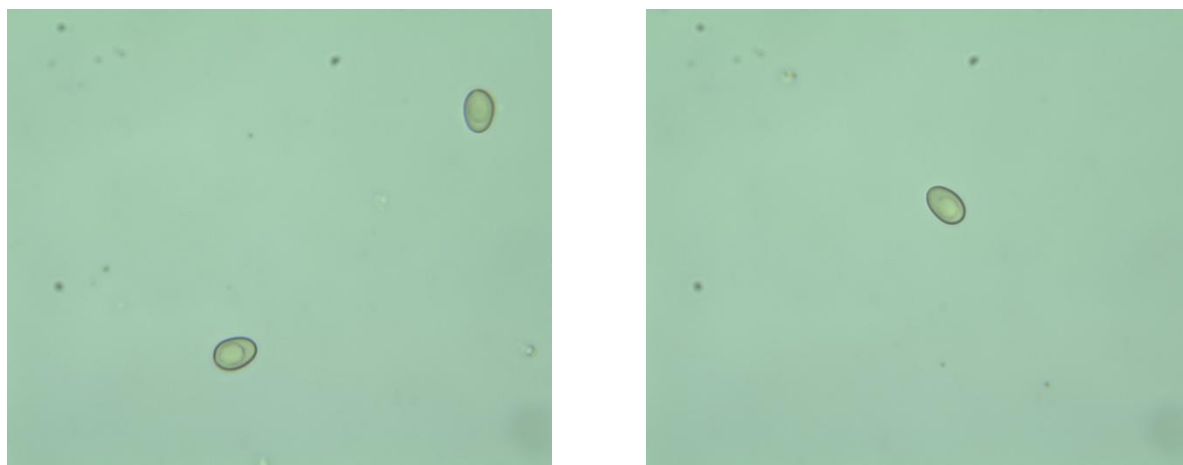


Figure 29 : spore de *Paxillus olivellus*, collection PAM25100102 (photo : A. Cierniak)

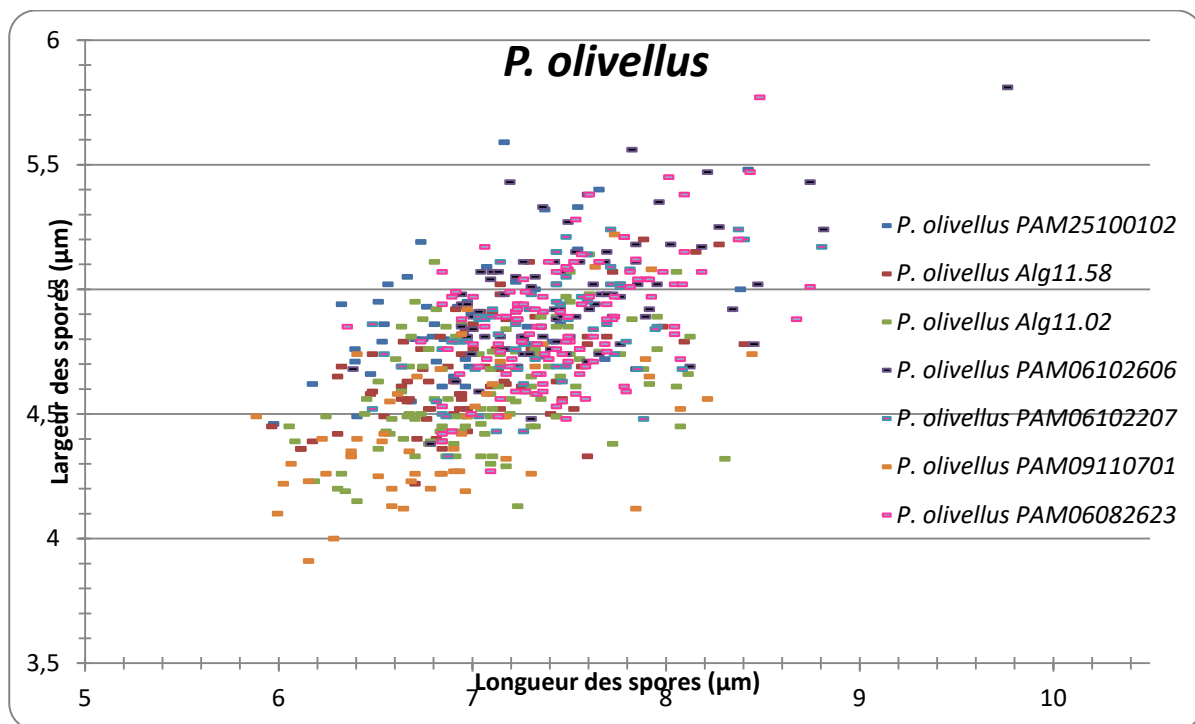


Figure 30 : Recueil de mesures des spores de sept récoltes de *Paxillus olivellus*

Les pleurocystides sont abondantes chez les spécimens matures, de forme lageniforme à fusiforme. Leur contenu est hyalin. Les cheilocystides sont étroitement ellipsoïdales à légèrement fusiformes. Leur contenu est hyalin, parfois granuleux.

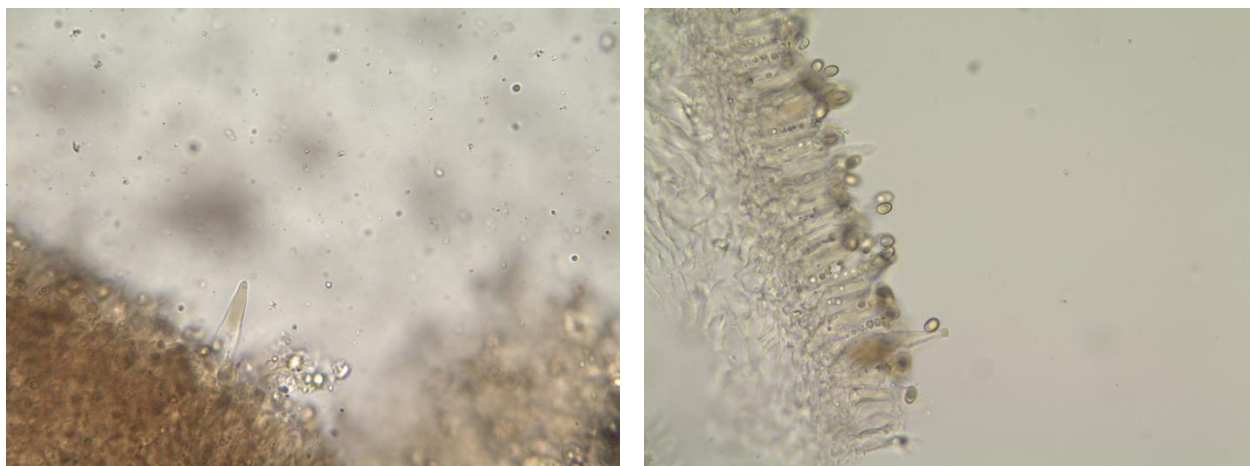


Figure 31 : Pleurocystides de *Paxillus olivellus*, collection PAM25100102 (photo : A. Cierniak)

- **Comparaison des spores du sous-genre *Alnopaxillus***

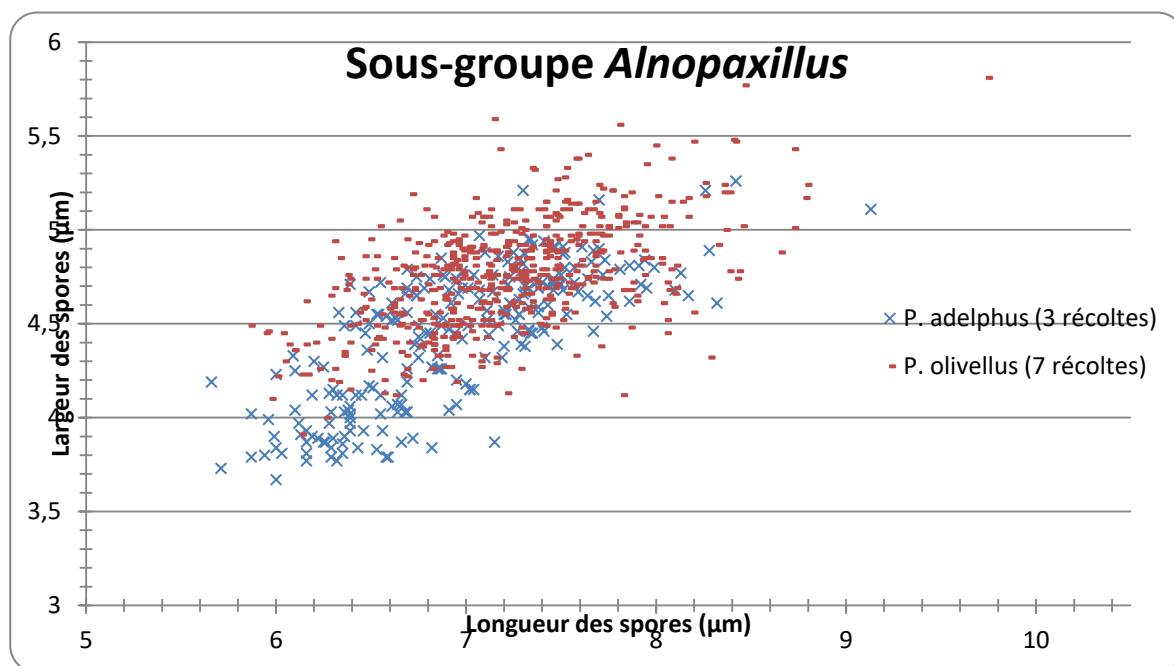


Figure 32 : Regroupement des mesures de spores des récoltes du sous-genre *Alnopaxillus*

	<i>Paxillus adelphus</i>	<i>Paxillus olivellus</i>
Longueur moyenne (µm)	6,9	7,2
Largeur moyenne (µm)	4,4	4,8
Rapport L/l	1,57	1,50

Tableau 5 : Synthèse des mesures moyennes d'une spore chez les espèces du sous-genre *Alnopaxillus*

Les spores de *Paxillus adelphus* et *Paxillus olivellus* se ressemblent beaucoup. On note une tendance pour *Paxillus adelphus* à avoir des spores légèrement plus étroites.

La différenciation de ces deux espèces se fera donc essentiellement par les caractères macroscopiques, notamment la teinte olivâtre au niveau du chapeau chez *Paxillus olivellus* ainsi que, au niveau microscopique, par la forme des spores plutôt que par leurs dimensions.

D. Synthèse

A l'heure actuelle, on retrouve en Europe six espèces de *Paxillus*, divisés en deux sous-genres : *Paxillus* et *Alnopaxillus*, qui se distinguent notamment par leur écologie. On peut distinguer également les deux sous-genres en fonction de la taille des spores. Le sous-genre *Alnopaxillus* a des spores plus petites par rapport au sous-genre *Paxillus* (Figure 33). Il apparaît difficile de baser une identification d'espèce uniquement sur l'étude de la sporée. En effet, malgré la mise en évidence de taille de spores différentes selon les espèces, rien n'est assez déterminant pour caractériser formellement chaque espèce. En revanche, l'analyse des caractères macroscopiques permet de différencier facilement les espèces du sous-genre *Paxillus*. Les espèces du sous-genre *Alnopaxillus* sont plus difficiles à reconnaître, on pourra se baser sur la publication de JARGEAT et al. (2016) qui donne quelques éléments de distinction (écologie, aspect du chapeau, taille des spores).

Pour un mycologue amateur, il est ardu de faire la distinction entre les différentes espèces de *Paxillus*. En effet, seule l'observation minutieuse des caractères macroscopiques couplée à l'analyse de l'environnement de la récolte permet d'affiner la détermination. Concernant les caractères microscopiques, l'analyse des dimensions des spores est utile pour la détermination des espèces de *Paxillus* sous-genre *Paxillus* ce qui est moins probant pour les *Paxillus* sous-genre *Alnopaxillus*. En revanche, les cystides et les autres caractères microscopiques sont plus difficiles à observer et à interpréter.

En m'aidant du travail taxonomique effectué, je propose de réaliser une clé de détermination pour les espèces européennes de *Paxillus*.

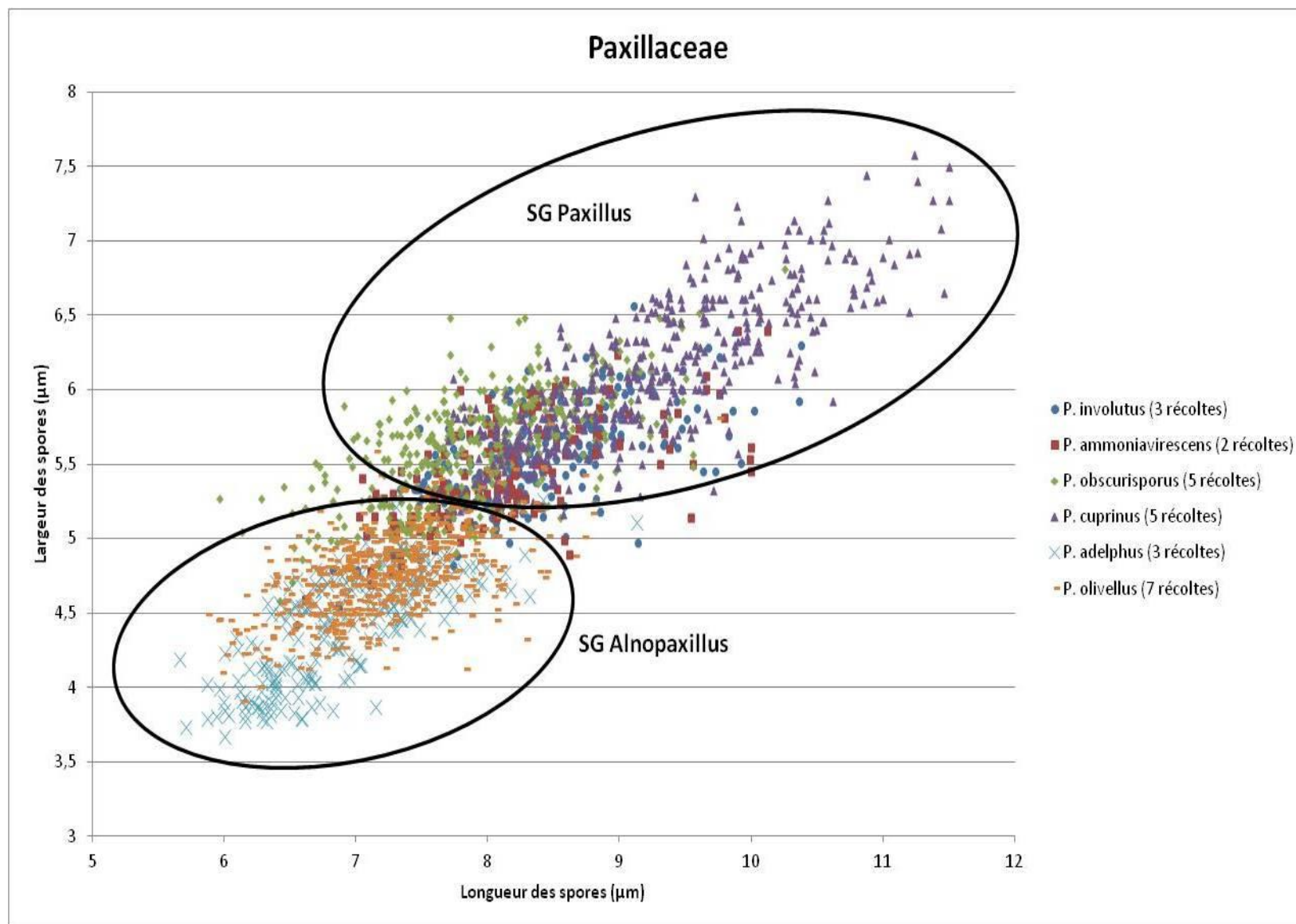


Figure 33 : Comparaison des dimensions sporales des *Paxillus* européens

E. Clé de détermination des espèces européennes de *Paxillus*

1. Espèces strictement associées aux aulnes, spores petites (taille moyenne : $4,6 \times 7 \mu\text{m}$) = **sous-genre *Alnopaxillus***
1. Espèces associées à d'autres arbres, spores plus grandes (taille moyenne : $5,7 \times 8,4 \mu\text{m}$) = **sous-genre *Paxillus***

Sous-genre *Alnopaxillus*

1. Chapeau brun sombre tirant vers le brun rouge sombre rapidement avec l'âge. Spores cylindriques, légèrement allantoïdes, taille moyenne : $4,4 \times 6,9 \mu\text{m}$. Sporée brune, sans nuance ochracée ou verdâtre = ***Paxillus adelphus***
 1. Chapeau en général plus terne, brun olivâtre. Spores ovoïdes à ellipsoïdes, légèrement plus grandes (taille moyenne : $4,8 \times 7,2 \mu\text{m}$). Sporée avec nuance olivâtre = ***Paxillus olivellus***
- NB : à spores plus allongées et cylindriques, *Paxillus rubicundulus* est à rechercher en France

Sous-genre *Paxillus*

1. Présence d'un mamelon persistant chez les spécimens âgés = ***Paxillus involutus***
1. Mamelon absent, parfois présent chez les très jeunes spécimens mais non persistant chez l'adulte = **2**
2. Lames de couleur pâle, blanchâtre au début et restant jaune-ocre pâle chez les spécimens âgés. Zone rose clair sur le pied, sous les lames chez les jeunes spécimens. Spores de taille supérieure aux autres espèces (taille moyenne : $6,1 \times 9,3 \mu\text{m}$) avec constriction apicale fréquente = ***Paxillus cuprinus***
2. Lames colorées dès l'origine, vite brun-ocre à brun-rouge avec l'âge. Pas de zone rosée au sommet du pied. Spores plus petites = **3**
3. Bord du chapeau cannelé tuberculeux avec présence d'épines. Lames anastomosées à l'insertion. Sporée à nuance verdâtre. Réaction verte sur le chapeau à l'ammoniac = ***Paxillus ammoniavirescens***
3. Bord du chapeau lisse. Spécimens souvent de taille importante (chapeau pouvant atteindre les 30 cm de diamètre) et souvent en groupes. Sporée brun-rouge foncée nuancée de vineux. Réaction brun-rouge à l'ammoniac = ***Paxillus obscurisporus***

III. Composition chimique des paxilles

L'étude de la composition chimique des *Paxillaceae* prend son essor à partir des années 1960 grâce à l'apparition de nouvelles techniques d'investigation. Elle nous est utile à deux niveaux :

- Au niveau taxinomique : elle peut permettre de mettre en lien les différent(e)s familles/genres /espèces (ici, avec l'exemple de l'atromentine, caractéristique du genre *Tapinella*, et de l'involutine dans les *Paxillus* vrais) ;
- Au niveau toxicologique : elle peut permettre la mise en évidence d'un ou de plusieurs composés responsables de la toxicité du champignon. A l'heure actuelle, le composé responsable du syndrome paxillien n'est toujours pas connu.

A. Etat actuel des connaissances sur la composition chimique des paxilles

1) Involutine

Avant d'introduire l'involutine, il faut parler de l'atromentine : découverte par THORNER en 1878 chez *P. atrotomentosus* (aujourd'hui *Tapinella atrotomentosus*), elle caractérise la famille des *Tapinellaceae*.

En 1967, EDWARDS, s'intéressant au brunissement observé après froissement de *Paxillus involutus*, décide de rechercher des molécules apparentées à l'atromentine qui pourraient expliquer ce changement de couleur. A défaut d'en trouver, il découvre une molécule nouvelle qui cristallise dans l'eau sous forme d'aiguilles jaunes : c'est une diphénylcyclopenténone qu'il appela involutine et qui serait très certainement un pigment.

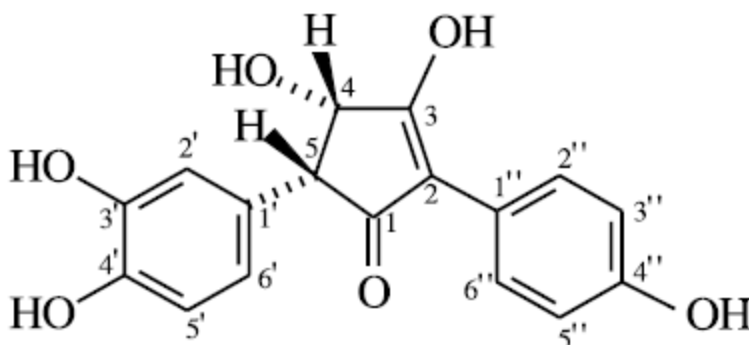


Figure 34 - Structure de l'involutine

La coloration brune apparaissant sur les paxilles serait due à l'oxydation enzymatique de cette substance.

Propriétés physico-chimiques (ARPIN & KUHNER, 1977)

Spectre UV : λ_{max} , eau : 258 et 270 nm

Réactions colorées : en solution alcoolique, donne une intense coloration bleu-vert avec le chlorure ferrique. En présence de soude 2N, prend une coloration jaune tournant rapidement au rouge pourpre à l'air. Se détecte en chromatographie sur papier par la coloration rouge-pourpre obtenue après pulvérisation avec la para-nitroaniline diazotée.

Dans l'eau, l'involutine cristallise sous forme d'aiguilles jaunes

2) Involutone

ANTKOWIAK et al (2003) ont mis en évidence un nouveau métabolite optiquement actif : l'involutone ($\text{C}_{17}\text{H}_{12}\text{O}_6$) sur des extraits méthanoliques, éthanoliques ou butanoliques de *Paxillus involutus*.

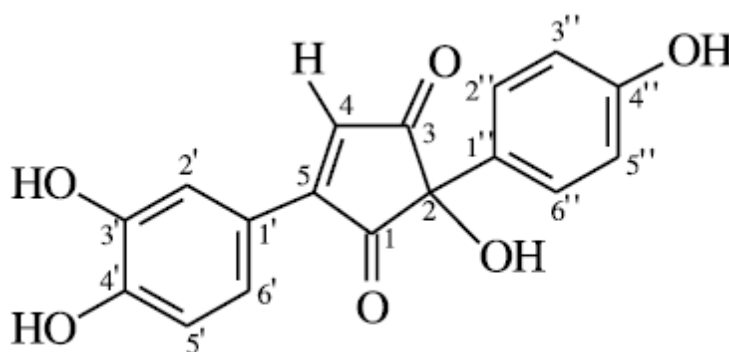


Figure 35 - Structure de l'involutone

Propriétés :

T° fusion : 181-182°C

Couleur : jaune, orange en présence d'eau

De structure très proche de l'involutine, ANTKOWIAK et al se sont demandé si l'involutone n'était finalement pas le produit de l'oxydation de l'alcool secondaire de l'involutine en la cétone correspondante. L'analyse structurale a permis d'infirmer cette hypothèse.

3) Lectines

Les lectines isolées chez *Paxillus «involutus»*⁷ constituent un groupe de glycoprotéines bioactives qui pourraient être impliquées dans la toxicité de ce champignon. Plusieurs études ont mis en évidence la présence de lectines hémagglutinantes thermostables capables de se lier spécifiquement aux résidus glucidiques des membranes cellulaires, en particulier ceux des érythrocytes (ANTONYUK et al., 2014 ; WANG et al., 2013). Ces lectines présentent une affinité marquée pour des glycanes contenant du galactose et du N-acétyl-galactosamine, ce qui explique leur capacité à induire une agglutination des globules rouges in vitro. Sur le plan physiopathologique, ces protéines pourraient agir comme des antigènes déclencheurs d'une réponse immunitaire secondaire conduisant chez certains individus préalablement sensibilisés à une anémie hémolytique aiguë (syndrome paxillien).

4) Autres composés

Dans leur thèse d'exercice, M'FOUNGOULIE & MENEZ ont relaté les résultats des études polonaises pour connaître la composition chimique du paxille enroulé.

Il a été mis en évidence la présence de choline et d'acétylcholine, également de muscarine.

EUGSTER (1969) a confirmé la présence de muscarine, en précisant toutefois que l'activité muscarinique peut être considérée comme négligeable chez le paxille puisque l'isomère prépondérant est l'épi-muscarine, beaucoup moins active que la muscarine.

Il a également été démontré que le paxille synthétisait trois cytokines : riboside-6-purine, riboside zéatine et zéatine.

D'autres composés de structure connue ont été mis en évidence par ANTKOWIAK et al. (2003) lors d'extractions sur ce champignon : acides linoléiques et crotoniques, mannitol, ergostérol ainsi que des bêta-D-glucopyranosides de méthyle d'éthyle ou de butyle et des linoléates de méthyle, éthyle ou butyle suivant la nature de l'alcool utilisé pour l'extraction.

5) Substances cytotoxiques

Habtemariam (1996) a étudié la cytotoxicité de différents extraits de *Paxillus «involutus»* fraîchement cueillis sur des lignées cellulaires humaines et murines. Il a pour cela réalisé trois extraits (ethyl acétate, butanol et eau distillée) à différentes concentrations qu'il a testé sur les lignées cellulaires. Il a ensuite mesuré le degré de cytotoxicité de chaque extrait en déterminant les CI50 (concentration pour laquelle on observe une diminution de 50% du nombre de cellules viables).

Il en a résulté que :

- **Les extraits aqueux n'ont eu aucune incidence sur la viabilité des cellules.**

⁷ L'identification des espèces analysées n'a pas été confirmée par ADN. Il peut donc s'agir d'une des neuf espèces de *Paxillus* connues actuellement

- Les extraits au butanol ont réduit la viabilité des cellules de 30-45% à la plus haute concentration testée
- Les extraits à l'éthyl acétate sont cytotoxiques avec une CI50 comprise entre 125 µg/l et 250 µg/l

HABTEMARIAM en a conclu que *Paxillus* « *involutus* » contient un principe cytotoxique apolaire, thermostable et stable en milieu acide qui pourrait contribuer aux manifestations observées lors du syndrome paxillien.

Toutefois, on peut émettre une réserve quant à cette étude. En effet on ne parle que de *Paxillus involutus*, mais les données récentes ont montré qu'il existait en fait plusieurs sous-espèces de Paxilles. Il est donc possible que cette étude a été menée sur plusieurs espèces de Paxilles sans le savoir. Il serait intéressant de refaire une étude similaire en différenciant chaque espèce.

M'FOUNGOULIE & MENEZ (1996) ont relaté également la découverte de substances mutagènes par MOUTSCHEN (1991) : des extraits aqueux de *Paxillus* « *involutus* » ont été capable d'induire des lésions chromosomiques chez une renonculacée (*Nigella damascena*). Il est indiqué que ce pouvoir mutagène a été retrouvé chez des paxilles récoltés sous des bouleaux, des chênes et en pelouse : on peut en déduire grâce aux connaissances actuelles que les spécimens étudiés étaient sans doute des *Paxillus obscurisporus*, au moins en partie.

B. Nouvelles analyses sur les paxilles

On a vu précédemment que l'une des hypothèses sur l'origine du syndrome paxillien était la présence d'un antigène. C'est en se basant sur cette hypothèse que nous avons décidé de nous intéresser à la composition chimique des différentes espèces de *Paxillus*. Toutefois, dans cette première approche limitée par le temps et les méthodes d'analyses disponibles nous n'avons pas cherché à identifier des polypeptides (les composés les plus probables d'après MICHELOT, 1986) et nous nous sommes limités aux composés polaires détectables par HPLC sur extraits méthanoliques, grâce à l'encadrement et l'accompagnement du Dr Stéphane Welti.

Le but de ces expériences est donc de mettre en évidence ou non une composition chimique différente entre les différentes espèces.

1) Matériel et méthodes

a) Spécimens étudiés (juillet 2013)

➤ *Paxillus cuprinus* (Pcup)

Lille (59) – jardins de la faculté de pharmacie – 24/10/2012

➤ *Paxillus obscurisporus* (vieux) (Pobs1)

Lille (59) – jardins de la faculté de pharmacie – 24/10/2012

➤ *Paxillus obscurisporus* (Pobs2)

Fenain (59) – jardin sous bouleau – 20/10/2012

➤ **Paxillus ammoniavirescens (Pamm)**

Graissessac (34) – sous *Cedrus atlantica* – 29/10/2004

➤ **Paxillus obscurisporus (adulte) (Pobs3)**

Lille (59) – jardins de la faculté de pharmacie – 24/10/2012

➤ **Paxillus involutus (Pinv)**

Roost-Warendin (59) – terril de l'Escarpelle, sous bouleau sur schistes – 27/10/2012

b) Préparations des échantillons à partir du matériel sec

On cherche à isoler les composés polaires contenus dans les paxilles. On a choisi d'étudier les composés polaires suite aux différents témoignages de l'usage des paxilles dans l'alimentation. En effet on a retrouvé dans plusieurs publications le fait que le paxille enroulé était consommable bien cuit et surtout qu'il fallait rejeter l'eau de cuisson. On a donc supposé qu'il était possible qu'une partie de la ou les substances toxiques soit retrouvé dans cette eau. Ce protocole opératoire a été conçu par Stéphane WELTI.

Sur le matériel sec, on prélève +/- 10g (selon les spécimens à notre disposition) que l'on passe au broyeur. Le broyat obtenu est mis en solution avec +/- 200ml méthanol et mis sous agitation à température ambiante et à l'abri de la lumière pendant 24h.

Echantillon	Pesée matériel sec (g)	Pesée après broyage (g)
Pcup	10,41	9,55
Pobs1	11,70	11,60
Pobs2	10,64	10,53
Pamm	2,93	2,36
Pobs3	11,64	11,57
Pinv	6,86	6,63

Tableau 6 : Tableau des mesures des pesées selon les échantillons

Puis la solution méthanolique est filtrée deux fois : une première filtration sous vide puis une seconde avec un filtre par action mécanique. Le broyat est éliminé, le filtrat conservé : on obtient une solution méthanolique.

On ajoute à la solution méthanolique 1/10^{ème} d'eau déminéralisée puis on procède à une extraction par l'heptane grâce à une ampoule à décanter. Le but de l'opération est d'éliminer les composés apolaires (qui se retrouveront dans l'heptane). On conserve la phase aqueuse. On renouvelle l'opération trois fois.

Echantillon	Volume solution méthanolique après filtration (ml)	Volume d'eau déminéralisée ajoutée (1/10 ^{ème}) (ml)	Volume total (ml)	Volume d'heptane à utiliser pour chaque extraction (1/3 du volume total) (ml)
Pcup	170	17	187	62
Pobs1	172	17	189	63
Pobs2	174	17	191	64
Pamm	176	18	194	64
Pobs3	206	20	226	75
Pinv	200	20	220	75

Tableau 7 : Tableau récapitulatif des volumes initiaux et finaux après ajout d'eau déminéralisée et des volumes d'heptane à utiliser selon les échantillons

Pour chaque échantillon, on passe la phase aqueuse au Rotavapor pour éliminer la fraction méthanolique et celle d'heptane résiduel.

On ajoute 150ml d'eau puis on procède à une seconde extraction par décantation en utilisant le chloroforme, toujours dans le but d'éliminer les composés apolaires. On répète l'opération trois fois. On récupère la phase aqueuse que l'on passe au Rotavapor pour éliminer la phase chloroformée résiduelle.

La solution récupérée est à nouveau passée au Rotavapor pour éliminer quasi complètement la phase aqueuse : on récupère une solution concentrée contenant les composés polaires. Chaque solution est congelée à -20° puis est passée dans un lyophilisateur pour obtenir un lyophilisat.

c) Préparation des échantillons pour HPLC

On prélève 4 mg du lyophilisat obtenu précédemment que l'on remet en solution avec 2 ml d'eau purifiée. On obtient une solution à 2mg/ml. C'est cette solution titrée à 2mg/ml qui va être injecté dans la colonne d'HPLC.

HPLC = chromatographie en phase liquide à haute performance

C'est une technique de séparation analytique en fonction de l'hydrophobicité des composés.

L'échantillon à analyser est poussé par un liquide (= phase mobile) dans une colonne remplie d'une phase stationnaire de fine granulométrie. Le débit d'écoulement de la phase mobile est élevé ce qui entraîne une augmentation de la pression dans le système.

Mode gradient : la composition de la phase mobile est modifiée au cours de l'analyse.

Le gradient utilisé se décompose ainsi :

- **0 – 10 minutes : acétonitrile 2%**
- **10 – 11 minutes : on passe de l'acétonitrile 2% à de l'acétonitrile 10%**
- **11 – 21 minutes : acétonitrile 10%**
- **21 – 22 minutes : passage d'acétonitrile 10% à de l'acétonitrile 100%**
- **22 minutes jusqu'à la fin : acétonitrile 100%**

Longueur d'onde utilisée : 243 nm

On va obtenir des pics d'absorption en fonction des composés contenus dans l'échantillon. Ces pics ont uniquement une valeur qualitative. La hauteur des pics ne donne aucune indication sur la quantité.

Malheureusement nous n'avons pu analyser que cinq échantillons sur les six préparés car le détecteur à HPLC est tombé en panne lors du passage du 6^e échantillon

2) Résultats HPLC obtenus

On a pris comme parti de ne s'intéresser qu'à une période allant de T3min à T8min, là où il nous semblait avoir le plus de réponses.

a) *Paxillus cuprinus*

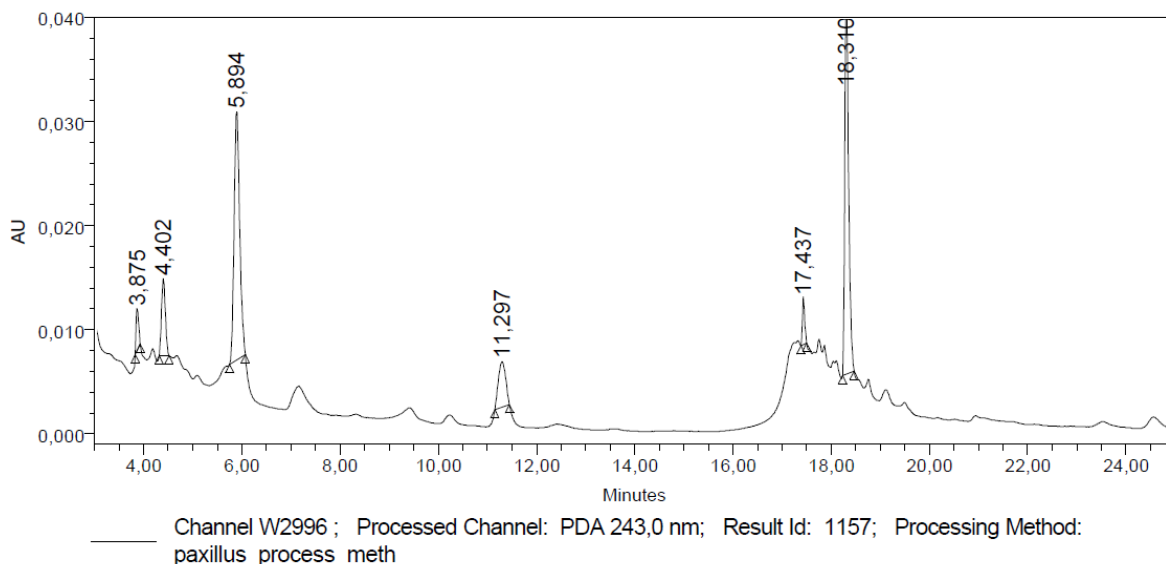


Figure 36 : Spectre d'absorption de *Paxillus cuprinus* de T0 à T30min

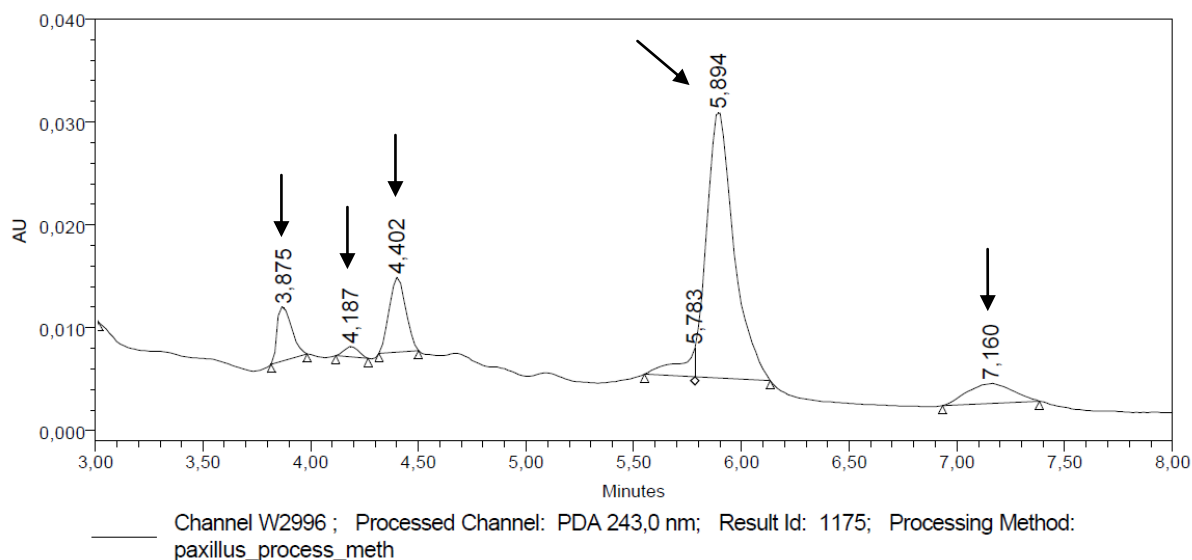


Figure 37 : Spectre d'absorption de *Paxillus cuprinus* de T3min à T8min

On dégage 5 pics d'absorption sur la période de temps entre 3 et 8 minutes :

- T3,875min
- T4,187min
- T4,402min
- T5,894min
- T7,160min

b) *Paxillus obscurisporus*

• *Paxillus obscurisporus* Pobs1

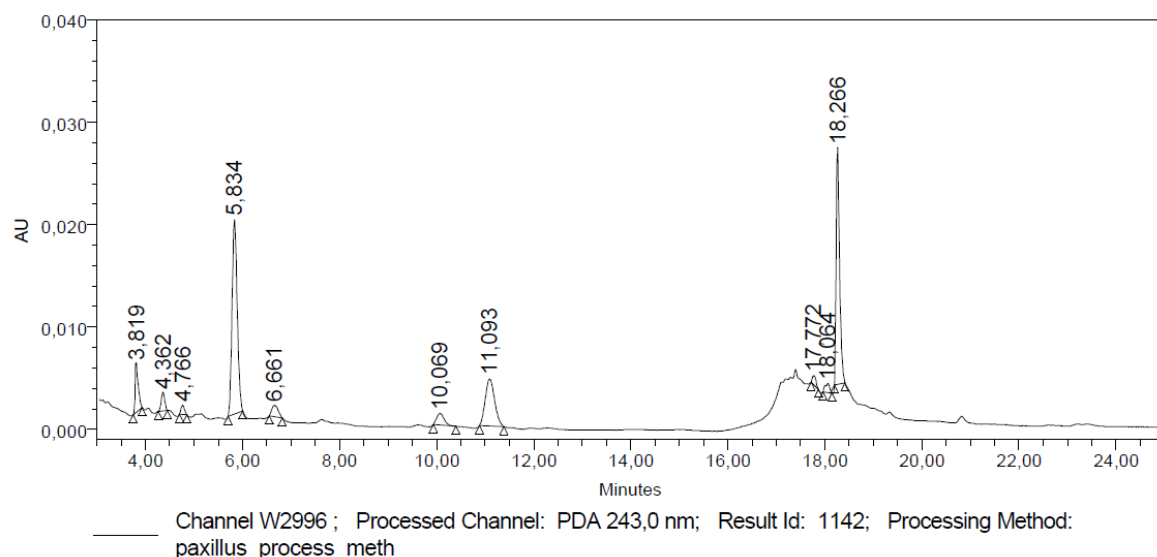


Figure 38 : Spectre d'absorption de *Paxillus obscurisporus* Pobs1 de T0min à T30min

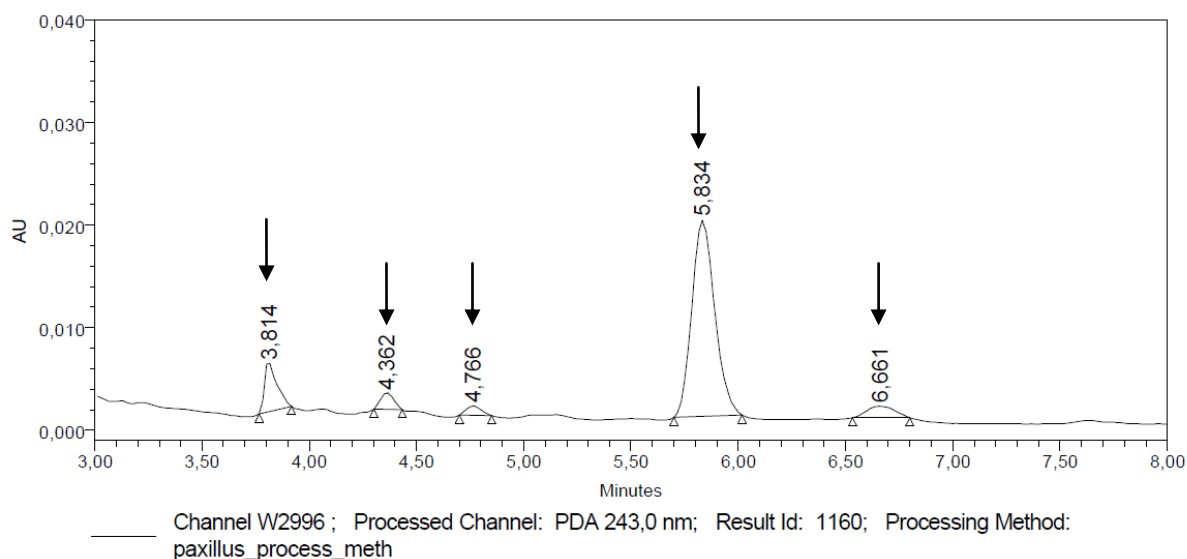


Figure 39 : Spectre d'absorption de *Paxillus obscurisporus* Pobs1 de T3min à T8min

On dégage 5 pics d'absorption :

- T3,814min
- T4,362min
- T4,766min
- T5,834min
- T6,661min

• ***Paxillus obscurisporus* Pobs2**

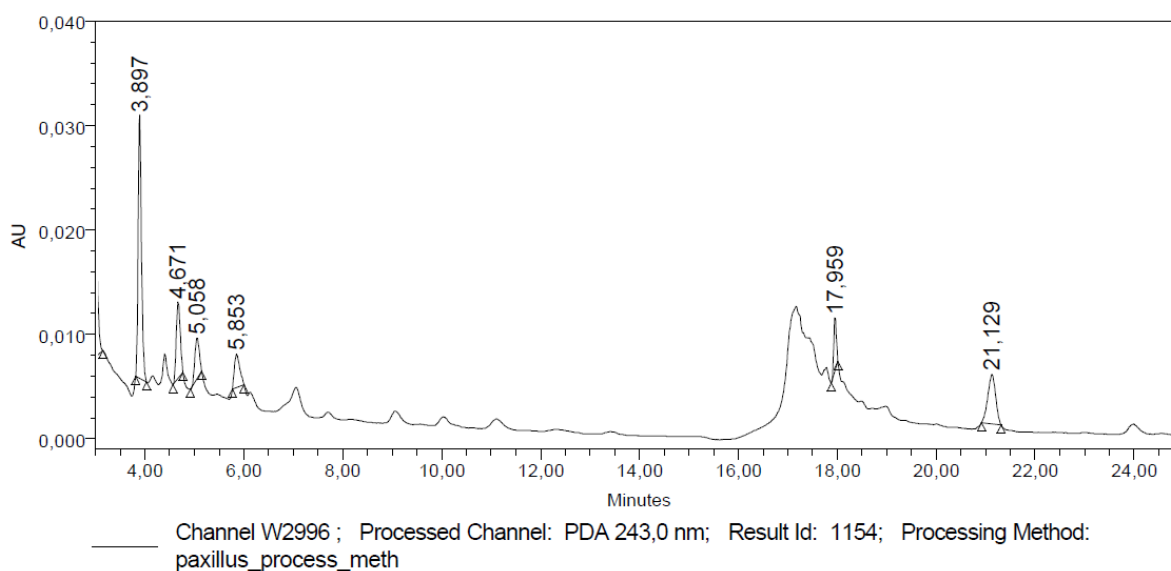


Figure 40 : Spectre d'absorption de *Paxillus obscurisporus* Pobs2 de T0min à T30min

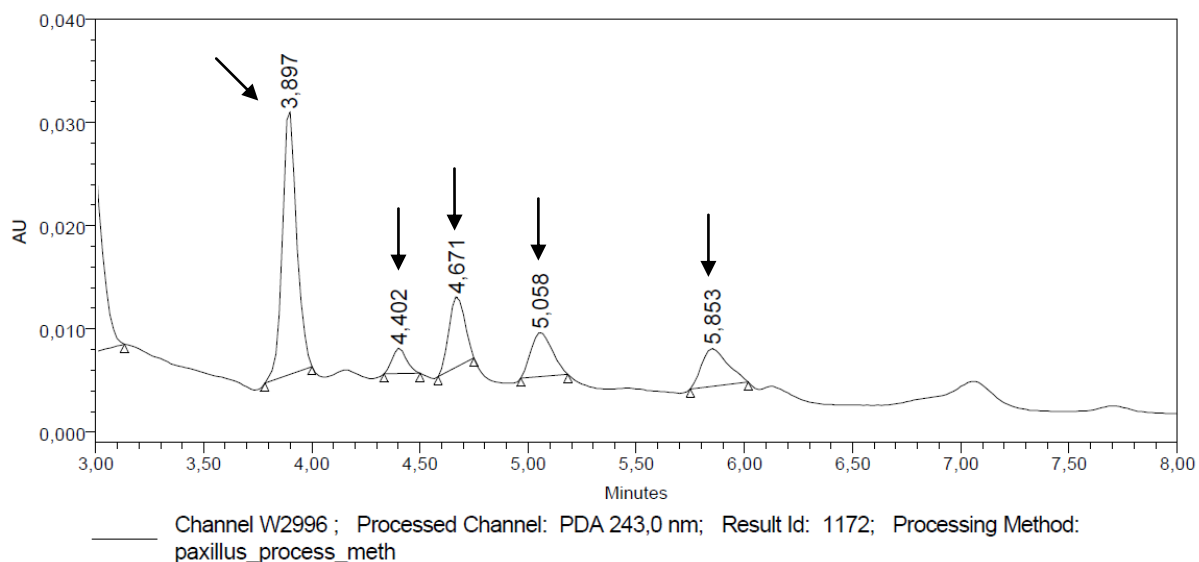


Figure 41 : Spectre d'absorption de *Paxillus obscurisporus* Pobs2 de T3min à T8min

On observe 5 pics d'absorption à :

- T3,897min
- T4,402min
- T4,671min
- T5,058min
- T5,853min

• *Paxillus obscurisporus* Pobs3

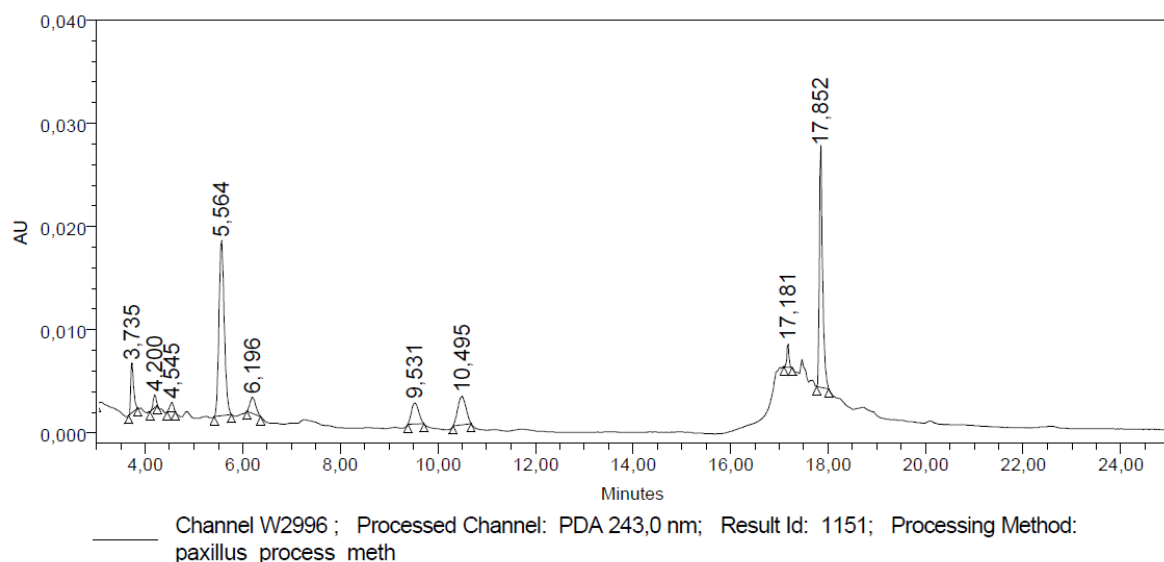


Figure 42 : Spectre d'absorption de *Paxillus obscurisporus* Pobs3 de T0min à T30min

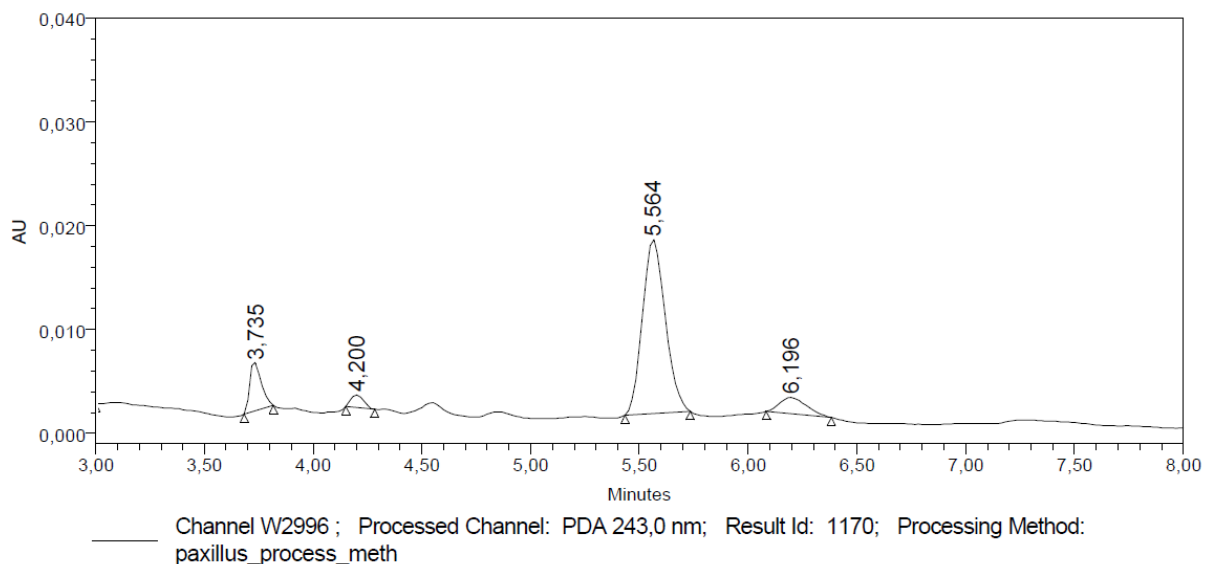


Figure 43 : Spectre d'absorption de *Paxillus obscurisporus* Pobs3 de T3min à T8min

On observe 5 pics d'absorption :

- T3,735min
- T4,200min
- T4,550min
- T5,564min
- T6,196min

c) *Paxillus involutus* Pinv

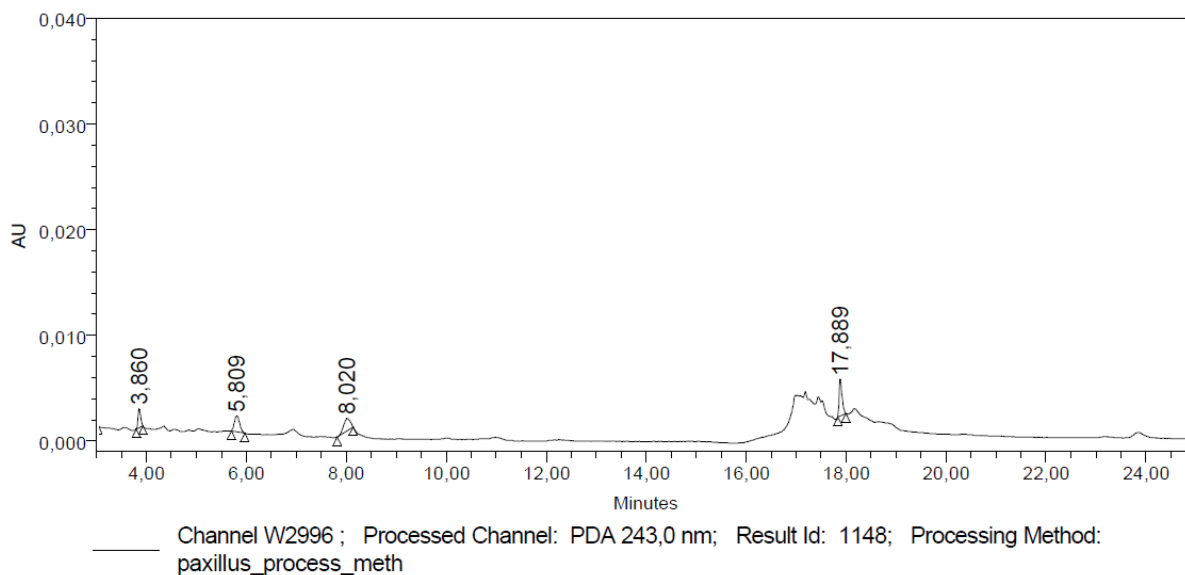


Figure 44 : Spectre d'absorption de *Paxillus involutus* de T0min à T30min

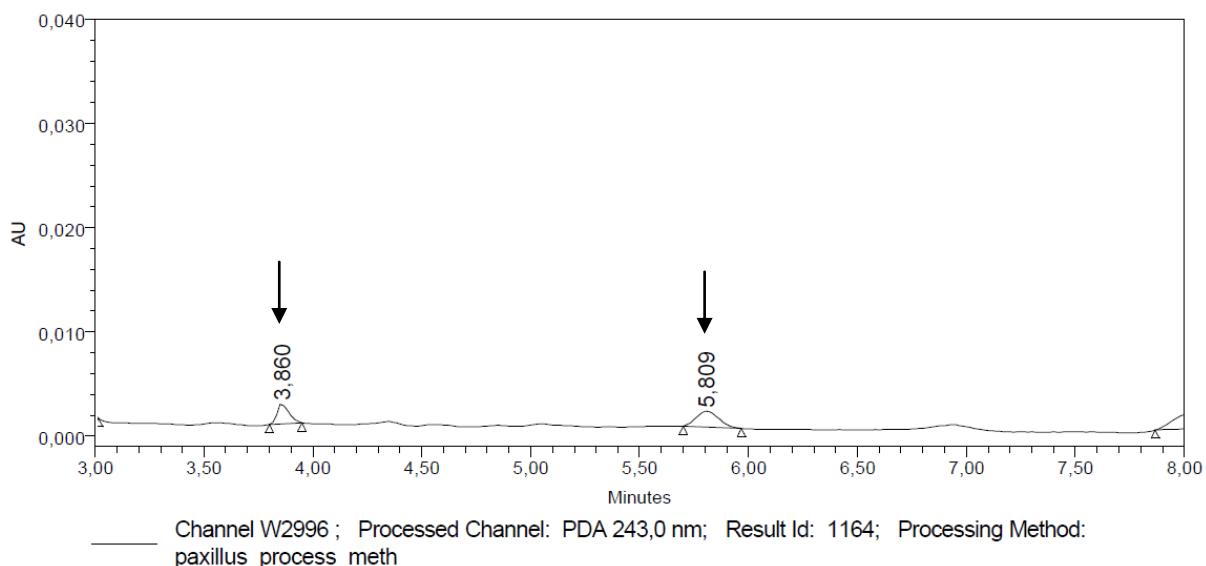


Figure 45 : Spectre d'absorption de *Paxillus involutus* de T3min à T8min

Le profil chromatographique est moins riche que les précédents. Seuls deux pics d'absorption sont identifiés :

- T3,860min
- T5,809min

C. Analyse des résultats

Avant toute chose il est nécessaire de préciser plusieurs points.

A part pour *Paxillus obscurisporus* où nous avons pu analyser trois échantillons différents, nous n'avons qu'un seul échantillon pour *Paxillus involutus* et *Paxillus cuprinus*. On ne peut donc pas se fier entièrement aux profils chromatographiques obtenus puisque nous ne pouvons pas les confronter avec d'autres échantillons d'une même espèce pour vérifier leur représentativité.

La méthode d'extraction des composés étant subjective, on a ciblé un certain type de composés : ceux étant polaires. De plus, on n'a ciblé qu'une certaine longueur d'onde pour l'analyse HPLC (243 nm)

Nous ne connaissons pas la reproductibilité de la méthode utilisée : nous allons commenter des résultats obtenus à un temps T mais peut-être que la même méthode appliquée à d'autres échantillons aujourd'hui nous donnerait des résultats différents.

1) Hypothèses formulées

Il existe un profil chromatographique semblable au sein d'une même espèce.

Il existe un profil chromatographique différent entre les espèces de *Paxillus* ce qui suggère deux pistes de recherche : en chimiotaxinomie pour définir pour chaque espèce par un profil propre qui pourrait servir pour son identification et, avec de nouvelles analyses qui permettraient d'identifier et de caractériser les molécules détectées, tenter d'expliquer éventuellement leur implication dans l'origine du syndrome

paxillien et peut-être le caractère « aléatoire » de ce syndrome, s'il se révélait en réalité associé à des composés spécifiques de certaines espèces

2) Comparaison des profils HPLC des trois échantillons de *P. obscurisporus*

Pour les trois échantillons on retrouve un profil commun. Seul Pobs2 se détache des deux autres avec un pic à T5,058 qu'on ne retrouve pas chez Pobs1 et Pobs3.

	Pobs1	Pobs2	Pobs3
T (min)	3,814	3,897	3,735
	4,362	4,402	4,200
	4,766	4,671	4,550
		5,058	
	5,834	5,893	5,564
	6,661	7,000	6,196

Tableau 8 : Comparaison des pics d'absorption entre Pobs1, Pobs2 et Pobs3

On peut formuler une hypothèse quant à cette différence observée. En effet Pobs2 n'a pas été récolté au même endroit que Pobs1 et Pobs3 (Fenain vs jardins de la faculté de pharmacie à Lille). Sachant que les paxilles se comportent comme des bioaccumulateurs, la pollution de l'air, du sol et la composition du substrat peuvent influencer sur le métabolisme du champignon ce qui peut donc induire la formation de métabolites plus ou moins différents.

On remarque également que pour les deux échantillons provenant de Lille les pics d'absorption sortent en décalé (avec un décalage de quasi 30 secondes pour le dernier pic). On peut supposer que ce décalage est dû à l'âge des échantillons puisque Pobs1 a été récolté à un stade avancé de maturation contrairement à Pobs3 qui est un échantillon plus jeune. Ses composés chimiques ont donc pu subir une dégradation plus importante. Ces composés dégradés ne sortiront donc pas au même temps que lorsqu'ils sont « entiers ».

3) Comparaison des profils HPLC de *P. cuprinus* et *P. obscurisporus*

Les profils de ces deux espèces sont comparables en terme quantitatif mais en y regardant de plus près on peut noter pour *Paxillus cuprinus* :

- la présence d'un pic à T4, 187min qu'on ne retrouve pas pour *P. obscurisporus*

- l'absence du pic au alentour de T4,600 min, présent chez *P. obscurisporus*

Globalement on ne peut pas distinguer de différences majeures entre ces deux espèces. Elles ont un profil chromatographique plus ou moins semblable et seule une analyse à plus grande échelle avec de nombreux échantillons différents pourraient peut-être mettre en évidence une différence plus nette (comme celle observée avec l'analyse de la taille des spores).

4) Comparaison des profils HPLC de *P. involutus* et *P. cuprinus*/*P. obscurisporus*

Le profil chromatographique de *Paxillus involutus* est radicalement différent des deux autres : seuls deux pics sont visibles qu'on peut relier à ceux de *Paxillus cuprinus* et *Paxillus obscurisporus*. Est-ce que cela est dû à une mauvaise manipulation au cours de l'extraction des composés ? Seule l'analyse d'autres échantillons pourrait répondre à cette question. En revanche si cette nouvelle analyse donne un résultat similaire, ça serait très intéressant. En effet cela prouverait à affirmer qu'il existe une composition chimique différente entre *Paxillus involutus* et *Paxillus obscurisporus* / *Paxillus cuprinus*.

Les deux pics observés pour *Paxillus involutus* peuvent être mis en adéquation avec ceux retrouvés chez *Paxillus cuprinus* et *Paxillus obscurisporus* : étant génétiquement proches, il semble logique de retrouver des composés communs sur le profil d'absorption, mais il faudrait pouvoir comparer ces résultats avec l'analyse d'espèces plus éloignées, comme celles du sous-genre *Alnopaxillus* ou *Gyrodon lividus*.

D. Synthèse

En résumé voici un tableau récapitulatif de ces résultats HPLC (Tableau 9).

	Pobs1	Pobs2	Pobs3	Pcup	Pinv
Composé 1 (T3,800min)	O	O	O	O	O
Composé 2 (T4,187min)				O	
Composé 3 (T4,300min)	O	O	O	O	
Composé 4 (T4,600min)	O	O	O		
Composé 5 (T5,058min)		O			
Composé 6 (T5,800min)	O	O	O	O	O
Composé 7 (T>6min)	O	O	O	O	

Tableau 9 : Comparaison des pics d'absorption entre Pobs1, Pobs2 et Pobs3. "O" correspond à la présence d'un pic.

Ce qu'on peut en retenir :

- Le protocole opératoire utilisé semble être probant puisqu'on retrouve un profil commun pour les trois *Paxillus obscurisporus* étudiés.
- On ne peut pas établir de différences notables entre *Paxillus obscurisporus* et *Paxillus cuprinus*. Leur profil chromatographique reste semblable.
- Le profil chromatographique de *Paxillus involutus* semble quant à lui différent.

Evidemment ces travaux ne sont qu'une goutte d'eau dans l'océan. Il faudrait pouvoir répliquer cette méthode à toutes les autres espèces (*Paxillus ammoniavirescens* et les *Alnopaxillus*) et pouvoir également avoir plusieurs spécimens de chaque espèce pour pouvoir obtenir un profil chromatographique global pour chacune d'elle.

Conclusion

La taxinomie actuelle divise le genre *Paxillus* en deux sous-genres : *Paxillus* et *Alnopaxillus*. Le sous-genre *Paxillus* regroupe quatre espèces européennes : *Paxillus involutus*, *Paxillus obscurisporus*, *Paxillus ammoniavirescens* et *Paxillus cuprinus*. Le sous-genre *Alnopaxillus* regroupe trois espèces européennes : *Paxillus rubicundulus*, *Paxillus adelphus* et *Paxillus olivellus*.

Ces espèces ne sont pas évidentes à déterminer pour le mycologue amateur, l'aspect global étant similaire (aspect d'entonnoir avec marge plus ou moins enroulée). De nombreux caractères sont à prendre en compte (taille des espèces, lieu de récolte, réaction chimique en contact avec une base...). La mesure de la taille des spores ne suffit pas toujours à les différencier mais peut être un bon indicateur si elle est mise en relation avec les autres caractères observés.

Si la toxicité du paxille enroulé à l'état cru a toujours été reconnue, sa toxicité à l'état cuit ne fait plus de doute non plus aujourd'hui. Mais malgré l'évolution des connaissances mycologiques et des moyens scientifiques on ne connaît toujours pas ce qui est à l'origine du syndrome paxillien ni ce qui peut expliquer son caractère aléatoire. La découverte de ce syndrome remonte aux années 1980, or c'est seulement depuis les années 2000 que la reconnaissance d'espèces distinctes de paxilles est établie. Il est probable que les cas d'intoxication au « paxille enroulé » n'étaient pas uniquement dus à *Paxillus involutus*. En partant de là il nous a semblé intéressant de comparer les différents *Paxillus* au niveau de leur composition chimique pour mettre en évidence ou non des différences. A notre petite échelle, il semble que *Paxillus involutus* ait une composition qui diffère par rapport aux deux autres espèces testées (*Paxillus obscurisporus* et *Paxillus cuprinus*). Evidemment tout cela est à utiliser avec beaucoup de précaution et nécessiterait des analyses plus nombreuses et complètes.

Pour la pratique officinale, il faudra rappeler aux mycophages que toute espèce appartenant à la famille des *Paxillaceae* est à rejeter systématiquement du fait d'un risque de développement du syndrome paxillien. A l'heure actuelle, il faut considérer *Paxillus involutus* et les autres comme étant toxiques et même avec un risque significatif de décès.

On peut espérer d'ailleurs en apprendre encore plus sur cette famille dans les prochaines années. En effet, les *Paxillaceae* ont été sélectionnés dans le cadre du projet européen FunDive (voir <https://fun-dive.eu/en/home-2/> et <https://fun-dive.eu/en/get-involved/current-projects/Paxillus/> consultées le 26/02/2026) qui vise à améliorer la connaissance, la cartographie et la conservation des champignons à l'échelle du continent. Il repose sur la collecte d'échantillons provenant de toute l'Europe en combinant observations de terrain, envois de spécimens et analyses morphologiques et génétiques. Affaire à suivre...

Bibliographie

- AKULOV O. Yu & PRYDIUK M.P. 2007. The preliminary checklist of boletoid fungi of Ukraine. *Pagine di Micologia*, 27 : 117-144
- ALVARADO P., CABERO J., MORENO-MATEOS D., VIZZONI A., ALONSO J., LEBEUF R., SIQUIER J.-L. & VIDAL J.-M. 2021. Phylogenetic relationships among false truffle genera of *Paxillaceae* – *Alpova*, *Melanogaster*, *Neoalpova*, and *Paralpova*, gen. nov. *Mycologia*, 113(4), 828-841.
<https://doi.org/10.1080/00275514.1911552>
- ANTKOWIAK R. et al. 2003. A new phenolic metabolite, involutone, isolated from the mushroom *Paxillus involutus*. *Can. J. Chem.*, vol. 81, n°1, p. 118-124
- ANTONYUK R., LUTSYK A. & ANTONYUK V. 2014. Lectin purification from fruiting bodies of brown roll-rim fungus, *Paxillus involutus*. *Romanian Journal of Morphology and Embryology*, 55(3), 787-796
- ARPIN N, KUHNER R., Les grandes lignes de la classification des Bolétales I.- Les grandes lignes de la classification proposée. II.- Délimitation et classification des boletales à l'aide de caractères morphologiques, structuraux et ontogénétiques. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 1977, 46 (4) : 83-108
- BASTIEN P. 1985. J'ai dû manger des amanites mortelles. Edition Flammarion, 263 pages
- BEDRY R., SAVIUC P. 2002. Intoxications graves par les champignons à l'exception du syndrome phalloïdien. *Réanimation*, n°11, p. 524-532
- BEUCHAT L.-R. 1987. Food and Beverage Mycology. Edition Springer Science and Business Media, 661p.
- BINDER M., HIBBETT D.-S.. 2006. Molecular systematic and biological diversification of Boletales. *Mycologia*, vol. 6, n°98, p. 971-981
- BRESINSKY A. 2006. Observations on mycobiota in Estonia. *Folia Cryptogamica Estonica*, vol. 42, P. 1-9
- COUDERC J.-M. 2008. Données nouvelles sur les champignons supérieurs toxiques. *Mémoires de l'Académie de Touraine*, Tome XXI, p. 155-181
- COURTECUISSE R., DUHEM B. & VINCENOT Ph. 2024. - Champignons d'Europe - Identifier 3500 espèces. Delachaux & Nestlé, 607 p.
- DAS K., GHOSH A., SANTHOSH S. & VIZZINI A. 2017. Morphology and molecular phylogeny uncover the first collection of *Paxillus orientalis* (*Paxillaceae*) from India. *Kavaka*, 49, 6-9
- DESSI P., CONTU M. 1999. *Paxillus ammoniavirescens* spec. nov con note sul genere *Paxillus* in Sardegna. *Micologia e Vegetazione Mediterranea*, vol. 13, n°2, p. 121-130
- EDWARDS RL., ELSWORTHY GC & KALE N. 1967. Constituents of the higher Fungi. Part IV. Involutin a diphenylcyclopenteneone from *Paxillus involutus* (Oeder ex Fries). *J. Chem. Society*, p. 405-409

- EUGSTER C.H. 1969. Stereoisomere der Muscarin kommen in der Natur. *Helv. Chim. Acta.*, vol. 2, n°3, p. 708-715
- FLESCH F., SAVIUC P. 2004. Intoxications par les champignons : principaux syndromes et traitement. *EMC-Médecine*, vol. 1, n°1, p. 70-73
- FRIES E-M. 1821. *Systema mycologicum* Vol 1. Greifswald.
- FRIES N. 1985. Intersterility groups in *Paxillus involutus*. *Mycotaxon*, vol. 24, p. 403-410
- FunDive (voir <https://fun-dive.eu/en/home-2/> et <https://fun-dive.eu/en/get-involved/current-projects/Paxillus/> consultées le 26/02/2026
- GELARDI M., SEGENRI G., ERCOLE E. & VIZZINI A. 2011. *Paxillus involutus* f. *eburneus* f. nov., a molecularly confirmed infraspecific taxon in the *Paxillus involutus* complex from Italy. *Mycosphere*, 2(5), 547-554
- GELARDI M. et al. 2013. *Paxillus orientalis* sp. nov. (*Paxillaceae*, Boletales) from south-western China based on morphological and molecular data and proposal of the new subgenus *Alnopaxillus*. *Mycological Progress*, vol. 13, n°2, p. 333-342
- HABTEMARIAM S. 1996. Cytotoxicity of extracts from the mushroom *Paxillus involutus*. *Toxicon*, vol. 34, p.711-713
- HAHN C, AGERER R. 1999. Studium zum *Paxillus involutus* Formenkreis. *Nova Hedwigia*, vol. 69, p. 241-310
- HE M-Q, CAO B, LIU F, et al. 2024. Phylogenomics, divergence times and notes of orders in Basidiomycota. *Fungal Diversity*, 126(1), 1-125.
<https://doi.org/10.1007/s13225-024-00535-w>
- HEDH J., SAMSON P., ERLAND S., TUNLID A. 2008. Multiple gene genealogies and species recognition in the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Mycological Research*, vol. 112, p. 965-975
- HENRICI A, KIBBY G. 2014. *Paxillus* – an end to confusion ? *Field Mycology*, vol. 15, n°4, p. 121-127
- JARGEAT P., CHAUMETON J.-P., NAVAUD O., VIZZINI A., GRYTA H. 2013. The *Paxillus involutus* (Boletales, *Paxillaceae*) complex in Europe : genetic diversity and morphological description of the new species *Paxillus cuprinus*, typification of *Paxillus involutus* s.s and synthesis of species boundaries. *Fungal Biology*, vol. 118, p. 12-31
- JAROSH M, BRESINSKY A. 1999. Speciation and phylogenetic distances within *Paxillus* s. str. (Basidiomycetes, Boletales). *Plant biology*, vol. 1, p. 701-706
- KIBBY G. 2008. Fungal Portraits n°33 : *Paxillus vernalis* – first British record. *Field Mycol.*, vol. 9, n°1, p. 3-4
- KNUDSEN H, TAYLOR A. 2008. *Paxillus*. In *Funga Nordica*. P. 160-161. Nordsvamp. Copenhagen
- M'FOUNGOULIE M, MENEZ E. 1996. Le paxille enroulé (*Paxillus involutus*) : une espèce mortelle !. Thèse pour l'obtention du diplôme d'état de Docteur en Pharmacie, Université Lille II
- MICHELOT D. 1986. L'intoxication par le paxille enroulé : un syndrome d'anémie immunohémolytique. *Actualités pharmaceutiques*, n°234, p. 80-82

- MOREAU P-A, SAVIUC P. 2013. Atlas des champignons toxiques. EMC - Pathologies professionnelles et de l'environnement, 16-075-A-10, 14p.
- ORTON PD. 1969. Notes of British agarics III. Notes from the Royal Botanical Garden Edinburgh, vol. 29, p. 75-127
- PARSY S. 2006. Evolution en mycologie au cours des siècles. Thèse pour l'obtention du diplôme d'état de Docteur en Pharmacie, Université Lille 2
- PIROT P. 2010. Les champignons comestibles le sont-ils encore ?. Conférence, disponible sur : http://www.champis.net/wiki/index.php/Les_champignons_dits_comestibles_le_sont-ils_encore_%3F (consulté le 22/01/2015)
- POHLE W. 1995. *Paxillus involutus* – a dangerous mushroom ?. Czech Mycol., n°48, p. 31-38
- SAVIUC P, FLESCHE F. 2003. Intoxications aiguës par les champignons supérieurs et leur traitement. Presse Med, vol. 32, n°30, p. 1427-1435
- SAVIUC P., FLESCHE F. & DANIEL V. 2006. Intoxications par les champignons : syndromes mineurs. EMC-Pathologies professionnelles et de l'environnement, 16-077-B-10, 12p.
- STÖVER A., HABERL B., HELMREICH C., MÜLLER W., MUSSHOFF F., FELS H., GRAW M., GROTH O. 2019. Fatal immunohaemolysis after the consumption of the poison pax mushroom : a focus on the diagnosis of *Paxillus* syndrome with the aid of two case reports. Diagnostics, vol. 9, n°4, p.130
- ŠUTARA J. 1992. The genera *Paxillus* and *Tapinella* in Central Europe. Česká Mykologie, vol. 46, n° 1-2, p. 50-56
- VELLINGA E., BLANCHARD EP., KELLY M., CONTU M. 2012. *Paxillus albidulus*, *Paxillus ammoniavirescens*, and *Paxillus validus* revisited. Mycotaxon, vol. 119, p. 351-359
- WANG S. X., ZHANG G. Q., ZHAO S. et al. 2013. Purification and characterization of a novel lectin from *Paxillus involutus*. Protein & Peptide Letters, 20(7), 767-774
- WATLING R. 1969. New fungi from Michigan. Notes from the Royal Botanical Garden Edinburgh, vol. 29, n°1, p. 59-66.
- WINKELMAN M., BORCHARD F., STANGEL W., GRABENSEE B. 1982. Tödlich verlaufene immunhämolytische Anämie nach Genuss des Kahlen Kremplings (*Paxillus involutus*) Dtsch Med Wochenschr, n°107, p. 1190-1194
- WINKELMAN M., STANGEL W., SCHEDEL I., GRABENSEE B. 1986. Severe hemolysis caused by antibodies against the mushroom *Paxillus involutus* and its therapy by plasma exchange. Klin Wschr, vol. 64, n°19, p. 935-938

Annexes

Liste des annexes :

Annexe 1 : Historique de quelques noms de *Paxillus*

Annexe 2 : Tableaux de recueils des mesures des spores sur différents spécimens de *Paxillus*

Annexe 1 : Historique de quelques noms de *Paxillus*

- *Paxillus atrotomentosus* et *Paxillus panuoides*

Ces deux espèces ont été initialement décrites au XIX^{ème} siècle dans le genre *Paxillus*. *Paxillus atrotomentosa* a été décrit pour la première fois par BATSCH en 1783 sous le nom *Agaricus atrotomentosus*, puis transférée dans le genre *Paxillus* par FRIES en 1838. De même, *Paxillus panuoides* a été initialement nommé *Agaricus panuoides* par FRIES et intégrée dans le genre *Paxillus* la même année. Ces classifications reflétaient les connaissances morphologiques et écologiques, basées principalement sur la forme des sporophores et des spores.

Ces espèces ont été déclassées de la famille des *Paxillaceae* et appartiennent désormais à la famille des *Tapinellaceae* suite à des analyses morphologiques et écologiques plus fines (HAHN & AGERER, 1999).

Tapinella atrotomentosa = Paxille à pied noir

Tapinella panuoides = Paxille faux panus

Elles poussent essentiellement sous des conifères, sur ou à proximité de souches pourrissantes, ce qui leur confèrent le caractère de décomposeur de matière végétale. Elles ne possèdent pas de stipe et au niveau chimique, elles sont caractérisées par la présence d'atromentine (qui n'est pas retrouvée chez les *Paxillaceae*). De plus, il existe des différences au niveau de la structure des rhizomorphes et de l'anatomie des trames entre *Paxillus* et *Tapinella*. Ce sont ces caractères qui ont conduit à séparer ces espèces des *Paxillaceae*.

Par ailleurs, les études phylogénétiques sur les Bolétales de BINDER & HIBBETT (2006) montrent bien que *Tapinella atrotomentosa* et *Tapinella panuoides* n'ont pas de relations moléculaires proches par rapport au genre *Paxillus* ce qui confirme leur déclassement de ce genre.



Figure 46 : *Tapinella atrotomentosa* et *Tapinella panuoides* (photo : P-A MOREAU)

- ***Paxillus filamentosus***

Cette espèce a été initialement décrite en 1772 par SCOPOLI sous le nom *Agaricus filamentosus*. Par la suite, FRIES transféra l'espèce dans le genre *Paxillus* en 1838 renommant le taxon *Paxillus filamentosus* (Scop.) Fr. Au XIXème et début du XXème siècle, plusieurs synonymes et variantes morphologiques ont été proposés tels que *Paxillus leptopus* Fries ou *Paxillus involutus* var. *leptopus* Quél., reflétant les tentatives de subdiviser les formes sur la base de caractères macroscopiques. Des analyses phylogénétiques modernes ont révélées que certaines lignées historiquement confondues avec *Paxillus filamentosus* correspondent à des entités génétiques distinctes (JARGEAT et al. 2016).

Aujourd'hui, le nom *Paxillus filamentosus* ne devrait plus être utilisé car il regroupe en fait au moins deux espèces distinctes (JARGEAT et al. 2016).

- ***Paxillus validus***

Cette espèce a été décrite par Hahn & Agerer en août 2019. La même année, Contu & Dessì décrivent une espèce qu'ils nomment *Paxillus ammoniavirescens* (mars 1999).

Ce sont les recherches de VELLINGA et al. (2012) qui ont permis d'en conclure que ces deux espèces n'en formaient en fait qu'une seule : les séquences génomiques étudiées des collections de *Paxillus ammoniavirescens* et de *Paxillus validus* sont identiques. Les différences de coloration du chapeau suite à l'utilisation de NH3 signalées par les auteurs peuvent être expliquées par des concentrations en réactifs utilisés par chaque équipe différentes, par l'utilisation de vapeur d'ammoniaque ou de solution pure d'ammoniac et par l'âge des spécimens étudiés.

La description de *Paxillus ammoniavirescens* ayant été publiée avant celle de *Paxillus validus*, *Paxillus ammoniavirescens* a la priorité et devient le nom correct pour cette espèce.

- ***Paxillus albidulus***

Cette espèce a été décrite pour la première fois par Sutara (1992). Très similaire aux autres espèces du complexe *Paxillus involutus*, elle se distingue par une couleur blanchâtre de l'hyménophore, du stipe, de la chair et des lamelles.

Elle est considérée comme étant une espèce albinos de *Paxillus involutus* (VELLINGA et al. 2012)

- ***Paxillus zerovae***

Cette espèce a été décrite pour la première fois par WASSER en 1973 à partir de spécimens recueillis en Ukraine. Elle n'a pas été récoltée depuis sa découverte.

Selon sa description traduite de l'ukrainien (AKULOV & PRYDIUK, 2007), le chapeau est petit (environ 1,5-2,5 cm de diamètre), de couleur rouge-brun, légèrement écailleux au centre et lisse vers la marge. Les lames sont de couleur olive brun-jaunâtre à olive brun. Les spores sont fusiformes, ruguleuses à verruqueuses (vu uniquement au microscope électronique). Il a été trouvé sous *Pinus*, sur sol sablonneux.

- ***Paxillus involutus f. eburneus***

Elle a été proposée comme forme nouvelle sur la base de collections provenant d'une zone de forêt de bouleaux et de chênes près de Rome, en Italie. Elle a été confirmée par analyse moléculaire (séquence ITS) comme une entité infraspécifique dans le complexe *Paxillus involutus*. Ce n'est donc pas une espèce indépendante (GELARDI et al., 2011).

Elle est caractérisée par sa couleur blanche ou très pâle du chapeau. Elle est donc considérée comme une espèce albinos de *Paxillus involutus*.

Annexe 2 : Tableaux de recueils des mesures des spores sur différents spécimens de *Paxillus*

- *Paxillus involutus* (3 récoltes)

<i>Paxillus involutus</i> PAM12102703		<i>Paxillus involutus</i> PAM06102608		<i>Paxillus involutus</i> PAM06082605	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
8,85	5,74	9,47	5,74	7,74	5,17
8,89	5,89	6,55	4,42	7,01	4,79
8,85	5,71	8,88	5,81	7,28	4,76
10,38	6,3	7,01	4,76	6,82	4,79
8,25	5,35	8,74	6,22	7,41	5,08
8,3	6,13	9,73	5,45	7,77	4,88
7,76	5,56	7,82	5,44	8,81	5,8
8,05	5,25	8,52	5,53	7,8	5,3
8,35	5,43	7,9	5,09	8,26	5,7
8,28	5,43	8,3	5,14	8,28	5,3
9	6,09	8,78	5,74	7,48	5,07
8,72	5,56	8,03	5,14	8,87	6,09
7,5	5,35	8,06	5,11	9,34	5,64
7,7	5,15	8,82	5,27	8,15	5,64
8,77	5,53	7,67	5,28	7,9	5,24
8,26	5,92	8,48	5,28	8,42	5,15
8,16	5,92	8,46	5,56	8,81	5,73
7,67	5,24	8,59	5,7	9,43	5,92
9,44	5,61	8,69	5,64	8,46	5,69
7,99	5,4	7,33	5,33	8,53	5,71
9,48	6,13	7,99	5,24	7,74	4,82
9,11	6,56	7,54	5,43	8,79	5,77
9,04	5,97	8,36	5,38	10,02	5,86
9,36	6,09	8,32	5,43	7,7	5,11
8,55	5,92	8,02	5,22	8,69	5,54
8,66	5,56	8,09	5,56	7,44	5,33
8,05	5,54	7,8	5,56	8,64	5,48
7,96	5,69	8,43	5,64	7,9	5,4
8,87	6,13	8,94	5,69	8,41	5,48
8,23	5,53	8,32	5,4	8,46	5,47
9,08	5,99	8,1	5,21	9,01	5,67
8,15	5,48	8,58	5,22	7,6	5,5
8,74	5,92	8,05	5,44	7,96	5,35
8,72	5,99	8,06	5,07	9,92	5,51
8,39	5,53	8	5,27	8,23	5,27
8,51	5,69	8,05	5,24	8,15	5,5
9,17	6,1	8,26	5,17	8,12	5,56
8,95	5,63	7,63	5,33	7,7	5,48
8,38	5,56	8,3	5,4	7,83	5,2
9,51	5,8	7,79	5,3	7,87	5,79
8,33	5,61	7,87	5,07	9,07	6,03

8,77	5,63	9,17	5,63	9,63	5,45
9,04	5,87	7,94	5,28	8,98	6,02
9,47	5,99	8,25	5,51	8,74	5,77
8,74	5,81	8,41	5,45	7,94	5,27
8,16	5,99	8,16	4,97	8,02	5,63
7,66	5,6	8,59	5,01	7,7	5,37
9,12	6,09			8,84	5,63
7,67	5,3			7,74	5,6
8,32	5,57			10,36	5,92
8,48	5,76			7,93	5,4
9,76	6,22			9,4	5,64
8,26	5,73			7,94	5,43
8,33	5,81			7,76	5,35
9,59	5,87			7,6	5,28
8,59	5,43			7,5	5,27
9,25	5,96			9	5,63
7,54	5,43			8,06	5,43
8,51	5,74			7,64	5,33
7,47	5,22			7,7	5,74
7,94	5,44			7,48	5,74
8,51	5,97			7,6	5,56
8,69	5,63			8,18	5,34
9,67	6,28			8,32	5,61
8,13	5,71			8,3	5,4
8,77	5,92			7,3	5,11
9,01	5,8			8,85	5,18
8,82	5,81			9,83	5,69
8,16	5,14			8,72	5,44
8,71	5,35			8,43	5,35
7,8	5,69			9,14	4,97
8,81	5,5			7,99	5,22
9,01	5,7			9,86	5,86
8,29	5,84			8,05	5,04
8,16	5,4			7,99	5,8
8,35	5,21			7,93	5,43
9,33	5,63			7,83	5,33
7,51	5,38			9,25	5,99
8,78	5,58			7,48	4,86
8,03	5,97			7,87	5,5
8,95	5,74				
8,22	5,43				
8,49	5,81				
8,55	5,69				
8,82	5,8				
8,18	5,45				
7,82	5,44				
7,67	5,5				
8,19	5,56				

• *Paxillus ammoniavirescens* (2 récoltes)

<i>Paxillus ammoniavirescens</i> PAM11101802		<i>Paxillus ammoniavirescens</i> PAM09100904	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
10,12	6,39	8,2	5,17
9,76	5,97	8,38	5,21
8,41	5,5	7,96	5,07
9,34	5,71	7,93	5,35
8,06	5,15	7,27	4,76
8,92	6	8,2	5,48
8,49	5,44	7,4	5,07
8,09	5,17	8,07	5,35
8,07	5,28	7,27	5,04
8,2	5,3	8,48	5,92
7,27	5,15	8,05	5,14
7,41	5,09	7,66	5,37
7,6	4,92	6,61	4,59
9,07	5,83	6,87	4,55
8,16	5,38	8,58	4,99
8,23	5,44	7,64	5,15
7,56	5,31	9,9	6,39
8,82	5,69	8,38	5,73
8,16	5,58	8,16	5,35
9,99	5,53	8,29	5,27
8,16	5,3	8,82	5,61
8,62	5,67	10	5,61
8,05	5,61	8,18	5,33
8,59	6,06	7,15	5,3
8	5,77	8,23	5,31
8,38	5,89	7,93	5,28
8,33	5,86	8,18	5,56
7,7	5,07	8,36	5,92
9	5,64	7,34	5,45
9,31	5,5	8,53	5,33
8,84	5,69	8,19	5,53
9	5,63	7,28	5,3
8,12	5,33	7,28	4,89
9,56	5,5	8,25	5,8
8,33	5,86	7,99	5,58
7,46	5,4	8,89	5,99
8,36	5,99	8,98	6,23
7,44	5,15	7,67	5,56
7,41	5,15	8,06	5,21
8,2	5,43	8	5,94
9,44	5,84	7,67	5,34
8,02	5,87	7,11	4,78
8,87	5,81	10	5,45
8,52	5,64	8,06	5,81
8,32	5,97	7,73	5,15
8,43	5,47	8,23	5,8
8,18	5,15	7,63	5,44
8,55	5,25	8,06	5,73
8,07	5,31	7,54	5,14

8,22	5,24	7,82	5,43
8,36	5,5	9,54	5,14
8,66	5,67	8,51	6,02
8,69	5,97	8,15	5,56
8,46	5,81	7,86	5,53
7,99	5,45	7,56	5,02
9,66	6	7,99	5,3
8,79	5,81	7,57	5,27
8,59	5,56	7,14	5,15
8,81	5,56	8,02	5,71
8,82	5,8	7,87	5,8
8,26	5,87	7,86	5,7
8,41	5,7	7,21	5,27
7,92	5,33	7,79	5,99
8,84	5,87	7,73	5,31
7,82	5,56	7,28	5,15
7,54	5,56	7,99	5,58
7,82	5,56	7,57	5,15
8,07	5,43	8,09	5,18
7,84	5,3	8,07	5,15
8,23	5,61	7,86	5,11
		7,28	5,09
		7,3	5,04
		8,15	5,27
		7,61	5,44
		8,06	5,69
		7,1	4,91
		7,05	5,4
		8,62	4,89
		9,38	5,6
		8,35	5,17
		7,6	5,05
		7,7	5,17
		8,69	5,74
		7,48	5,05
		8,09	5,53
		7,76	5,31
		7,61	5,2
		7,73	5,17
		9,66	6,09
		7,33	5,08
		7,34	4,81
		7,82	5,08
		8,07	5,27
		7,11	4,69
		7,7	5,27
		9,8	5,81
		7,02	5,15
		7,79	4,98
		7,86	5,21
		7,76	5,69
		8,1	5,61
		7,6	5,3
		9,33	5,83

		7,33	4,88
		7,66	5,31
		8,41	5,21
		7,08	5,02

• ***Paxillus obscurisporus* (5 récoltes)**

<i>Paxillus obscurisporus</i> PAM09110904		<i>Paxillus obscurisporus</i> PAM12102001		<i>Paxillus obscurisporus</i> PAM12102402	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
7,33	5,11	8,22	5,99	8,26	6
6,13	5,04	8,12	5,45	6,91	5,89
6,51	5,17	8,79	6,04	7,71	6,48
6,71	5,02	8,88	5,71	7,17	5,64
6,91	5,08	7,94	5,71	6,72	5,48
6,82	5,25	8,35	5,81	7,18	5,22
6,81	4,99	8,38	6,25	7,58	5,45
7,21	5,43	8,2	5,89	7,54	5,34
6,87	5,15	8,1	5,57	7,25	5,8
6,53	4,94	8,81	5,66	7,21	5,53
6,59	4,86	8,65	5,86	6,98	5,67
6,51	4,71	8,66	5,86	7,46	5,73
7,67	5,05	9,46	6,46	7,37	5,37
7,31	5,05	9,12	6,15	8,06	6
7,41	5,07	8,64	5,74	8,07	5,83
6,66	5,34	9,23	6,12	7,67	5,92
6,42	4,58	9,15	6,22	8,23	6,46
7,25	5,14	8,66	6,03	8,28	5,89
6,28	5,27	8,89	5,67	7,64	5,45
7,38	5,5	8,55	5,14	7,31	5,7
		8,94	6,07	7,61	5,5
		8,87	5,92	7,01	5,69
		8,23	5,7	7,04	5,25
		9,05	6,2	6,95	5,54
		8,51	5,69	7,4	5,69
		8,69	5,92	7,38	5,79
		9,48	5,92	7,35	5,57
		8,72	5,56	8,03	6,1
		8,09	5,77	7,12	5,21
		8,28	5,97	7,57	5,5
		8,33	5,89	8,2	5,84
		9,59	6,29	7,69	5,79
		9,08	5,92	7,56	5,66
		8,82	6,23	7,38	5,99
		8,38	5,37	7,44	5,87
		8,48	5,7	7,08	5,66
		8,12	5,57	7,58	5,66
		8,65	5,81	8,28	6,48
		8,72	5,8	7,6	5,63
		8,79	5,8	7,58	5,66
		9,12	6,12	7,82	5,79
		9,12	6,12	8,12	5,93

		8,61	5,7	7,46	5,84
		9,24	6,23	7,12	5,34
		8,65	5,81	7,4	5,51
		9,28	5,77	7,18	5,77
		8,97	5,97	7,71	5,77
		10,06	6,51	7,93	5,81
		9,4	6,46	7,71	5,73
		8,07	5,67	7,71	5,74
		8,38	6,29	6,97	5,48
		8,79	6,23	7,38	5,34
		8,52	5,71	7,27	5,93
		8,94	5,9	7,41	5,81
		8,82	6	7,57	5,69
		8,38	5,63	7,46	5,45
		8,36	5,94	7,69	5,67
		8,43	5,92	7,07	5,54
		8,38	6,04	7,79	5,73
		8,79	6,16	7,17	5,77
		8,23	6,02	7,86	5,87
		9	6,26	7,54	5,81
		8,89	6,16	6,45	5,35
		8,46	6,04	7,69	5,84
		8,64	6,04	7,96	5,81
		8,66	5,57	7,66	5,61
		9,23	5,69	7,67	5,84
		8,97	5,45	7,1	5,5
		9,15	6,12	8,33	6,12
		8,38	5,66	7,24	5,53
		8,55	6	7,18	5,71
		8,52	5,69	7,61	5,14
		8,38	6,02	7,86	5,8
		9,5	6,07	8,02	6,29
		9,6	6,51	7,7	5,51
		8,2	5,81	7,66	5,92
		9,38	5,8	6,76	5,38
		8,33	5,9	7,74	5,67
		8,97	5,84	7,83	6,07
		8,3	5,57	6,61	5,2
		7,71	5,35	6,69	5,51
		8,18	5,61	7,79	6,12
		8,33	5,9	7,4	5,56
		8,81	5,81	6,76	5,43
		8,52	5,87	8,12	5,67
		8,82	5,64	7,47	5,7
		8,94	5,93	8,43	5,73
		7,94	5,43	7,79	5,87
		8,74	5,92	7,73	5,79
		9,3	6,48	7,73	5,66
		7,97	5,57	7,67	6
		8,58	5,81	7,34	5,69
		8,79	6,1	7,6	5,84
		9,07	6,12	7,7	5,66
		8,23	5,7	7,46	5,45
		8,23	5,92	6,85	5,33

		8,38	5,7	7,76	5,97
		8,87	6,19	7,7	5,69
		8,33	5,93	7,71	6,23
		9	6,33	7,94	5,71

<i>Paxillus obscurisporus</i> PAM12102401bis		<i>Paxillus obscurisporus</i> PAM12102401	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
9,17	5,81	7,27	5,22
7,63	5,53	7,27	5,69
8,16	5,63	7,86	5,45
8,1	5,17	7,53	5,27
7,86	5,66	6,64	4,99
8,09	5,63	7,01	5,01
8,3	5,89	7,25	4,92
8,16	5,71	8,03	5,51
7,54	5,5	8,05	5,74
7,97	5,99	7,69	5,28
8,58	6,02	8,39	5,57
8,09	5,8	7,71	5,2
7,79	5,45	7,84	5,28
8,45	5,79	7,54	5,51
8,43	5,21	7,76	4,91
7,86	5,53	7,96	5,24
7,9	5,8	7,27	5,45
8,82	5,34	7,87	5,07
8,92	6,15	7,9	5,66
7,74	5,21	7,46	5,35
8,39	6,15	7,37	5,61
7,61	5,63	8,06	5,47
8,09	5,5	7,17	4,82
8,06	5,63	7,35	5,07
8,55	5,87	7,61	5,04
8,03	5,2	8,02	5,77
9,47	6,42	7,47	5,17
8,42	5,94	8,51	5,63
8,85	5,41	7,37	5,34
7,92	5,69	7,8	5,22
7,7	5,67	7,74	5,14
7,97	5,77	7,82	5,27
8,28	6,07	8,02	5,22
8,61	6,29	7,4	5,43
8,16	5,79	8,03	5,48
8,2	5,81	7,4	5,15
8,52	6,07	7,44	5,08
8,12	5,97	7,4	5,21
8,43	5,86	7,57	5,7
8,59	5,77	7,87	5,67
8,18	5,5	7,5	5,51
8,46	5,92	7,9	5,38
7,69	5,57	7,8	5,35
8,32	5,77	7,46	5,15
8,1	5,53	7,6	5,35
8,65	5,83	7,56	5,07

8,12	5,57	6,89	4,99
8,22	5,81	7,35	5,45
8,06	5,45	6,69	4,94
8,09	5,56	7,54	5,2
7,73	5,7	7,63	5,6
8,55	5,97	7,56	5,11
8,49	5,97	7,86	5,53
7,54	5,5	7,83	5,08
8,16	6,07	7,38	5,04
8,41	5,99	7,25	5,05
8,06	5,87	7,96	5,27
7,89	5,66	7,89	5,35
8,02	5,57	7,5	5,48
8,32	6,15	7,57	5,22
8,02	5,53	7,53	5,53
8,23	5,57	7,25	5,22
10,25	6,81	8,03	5,05
8,46	5,22	7,6	5,35
8,16	5,63	7,76	5,27
8,41	5,4	7,46	5,2
8,12	5,37	7,71	5,45
8,56	5,84	7,37	5,07
8,3	5,9	7,92	5,28
8,36	5,69	7,21	5,22
7,94	5,99	7,51	5,02
7,54	5,66	7,69	5,34
7,63	5,8	7,1	5,2
8,32	5,64	7,38	4,92
8,13	6	7,86	5,5
7,99	5,47	7,76	5,5
8,18	5,21	8,03	5,37
7,41	5,7	7,4	5,04
8,23	5,22	7,87	5,2
7,9	5,35	8,03	5,37
8,64	5,94	7,56	5,12
7,79	5,7	7,33	5,28
8,12	5,8	5,96	5,27
7,93	5,64	7,9	5,01
8,12	5,5	7,8	5,71
9,56	5,48	7,4	4,88
9,56	5,56	6,85	4,97
7,93	5,34	7,1	5,27
8,12	5,7	7,6	5,21
7,77	5,56	7,66	5,47
8,02	5,43	7,47	5,14
8,52	5,84	7,27	5,01
7,8	5,6	7,18	5,27
7,86	5,5	7,34	5,34
8,55	6,03	7,94	5,15
7,46	5,57	7,4	5,21
7,71	5,73	7,34	5,24
8,82	5,84	7,12	5,04
7,86	5,5	7,2	5,25
8,55	5,86	7,86	5,02

• ***Paxillus cuprinus* (5 récoltes)**

<i>Paxillus cuprinus</i> PAM25100103		<i>Paxillus cuprinus</i> JARG2010		<i>Paxillus cuprinus</i> CAS09	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
9,18	6,33	9,79	6,32	9,47	6,55
7,94	5,73	8,95	5,61	10,06	6,69
8,31	5,73	9,25	6,62	10,26	6,46
8,3	5,43	10,29	6,55	9,7	6,56
8,95	5,81	9,6	6	10,49	6,4
8,95	5,97	11	6,61	9,63	6,07
8,6	5,65	9,23	5,74	9,24	6,06
8,13	5,59	10,15	6,74	10,06	6,53
9,14	5,94	9,53	6,23	10,62	5,92
8,36	5,74	8,79	6,29	8,88	6,02
8,99	5,36	9,9	5,57	10,58	6,87
8,43	5,81	9,7	6,61	9,07	6,06
8,67	5,88	8,88	5,81	9,87	6,17
8,43	5,52	9,95	6,53	9,66	6,55
7,82	5,81	12,03	6,92	10,87	6,69
9,09	5,63	9,12	6,49	10,35	6,68
8,34	5,52	9,25	6,09	11,26	7,4
8,85	5,57	9,59	6,23	9,21	6,48
8,1	5,5	9,87	6,26	10	6,64
7,97	5,36	8,75	5,54	9,28	6,59
8,34	5,24	9,05	6,09	9,95	6,61
8,46	5,75	10,35	6,69	9,79	6,22
8,15	5,57	10,38	6,75	9,34	6,49
8,73	5,75	9,57	5,74	10,05	6,29
8,5	5,62	10,05	6,32	9,89	7,23
8,67	5,93	9,6	6,12	8,92	6,38
8,62	5,56	10,33	6,04	9,66	6,46
9,83	5,72	10,61	6,97	11	6,89
8,39	5,54	8,59	5,73	9,34	6,29
7,79	5,19	9,67	5,8	10,91	6,74
8,06	5,76	10,48	6,12	10,36	6,2
8,26	5,63	9,23	5,61	10,05	6,55
9,87	6,3	9,5	6,23	9,76	5,97
9,36	5,86	9,15	5,77	9,87	6,39
8,95	5,77	9,96	6,46	10,38	6,82
8,09	5,25	9,53	5,74	9,57	6,19
8,24	5,83	8,26	5,8	10,31	6,52
9,01	5,86	9,21	6	9,38	6,62
8,22	5,64	10,26	6,59	10,29	6,25
8,37	5,75	8,43	5,74	9,46	6,61
8,62	5,84	10,05	6,46	10,07	6,48
9,83	6,06	9,04	5,9	10,71	6,88
8,13	5,3	9,36	6,09	9,61	6,28
9,16	6,02	9,3	6,06	10,54	7,01
8,23	5,57	10,45	6,49	9,72	6,17
7,47	5,33	9,34	5,77	9,66	6,62
7,95	5,69	9,93	6,33	9,5	6,84

8,58	5,6	9,4	6,06	9,63	6,55
8,46	5,51	10,38	6,56	9,11	6,09
8,06	5,68	8,81	6,2	9,43	6,36
7,99	5,41			9,17	6,55
8,06	5,73			9,37	6,66
7,93	5,54			9,92	6,88
7,98	5,7			11,2	6,52
8,61	5,33			10,75	6,55
8,44	5,69			10,31	6,65
10,35	6,51			9,97	6,36
8,46	5,58			10,77	6,64
9,71	5,32			10,95	6,59
7,7	5,66			10,85	6,58
8,59	5,63			10,32	6,78
8,13	5,73			10,78	6,87
9,28	5,96			9,87	6,39
8,04	5,5			9,86	6,82
8,86	6,01			9,89	6,75
9,04	5,8			9,05	6,32
10,2	6,07			10,02	6,55
8,14	5,97			10,36	7,07
8,41	5,81			9,97	6,42
8,15	5,52			9,34	6,1
8,42	5,92			10,32	6,09
8,96	5,67			10,54	6,46
9,39	6,54			9,99	6,92
8,5	5,38			9,64	6,75
9,42	5,98			9,74	6,89
8,49	5,41			10,29	6,78
8,15	5,35			9,57	7,3
8,28	5,76				
9,46	6,01				
8,55	6,03				
7,97	5,38				
9,44	5,7				
8,52	5,75				
8,07	5,3				
7,94	5,41				
8,37	5,56				
8,3	5,53				
8,32	5,69				
8,62	5,58				
9,54	5,68				
8,24	5,47				
8,73	5,73				
9,23	6,03				
7,55	5,32				
8,15	5,61				
8,12	5,45				
9,02	5,83				
8,2	5,6				
8,48	5,59				
8,57	5,77				
9,4	5,67				

8,53	5,61				
8,33	5,42				
7,9	5,37				
9	5,55				
8,35	5,44				
8,24	5,69				
8,7	5,92				
8,17	5,62				
7,93	5,44				
8,48	5,88				
8,82	5,64				
8,57	5,16				
8,07	5,39				
8,46	5,71				
9,32	5,74				
8,52	5,63				
8,4	5,98				
9,24	5,97				
9,66	5,84				
8,42	5,45				
8,05	5,7				
8,15	5,58				
8,22	5,66				
8,68	5,66				
7,81	5,89				
8,48	5,36				
8,07	5,26				
9,14	5,83				
8,61	5,59				
8,66	5,58				
8,5	5,82				
8,35	5,53				
8,77	6				
8,09	5,54				
8,98	5,48				
8,68	5,8				
7,91	5,87				

<i>Paxillus cuprinus</i> PAM10113001		<i>Paxillus cuprinus</i> PAM12102403	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
11,44	7,08	9,79	6,33
11,2	6,91	8,23	5,67
10,9	6,79	9,2	6,32
9,37	6,45	9,64	6,61
9,8	6,61	9,38	5,92
10,59	7,12	8,81	5,83
9,38	6,28	8,33	6,02
10,28	7,07	9,99	6,2
10,45	7,01	8,66	5,99
9,56	6,72	7,74	5,84
12,13	7,11	8,92	6,12
9,63	6,49	10,49	6,61
11,5	7,27	9,11	6,12

9,95	6,88	8,98	5,35
10,78	6,87	10,46	6,39
9,97	6,33	9,11	5,8
9,41	6,46	8,74	5,84
10,87	7,44	9,92	6,19
9,9	6,78	8,59	6,16
9,93	6,91	9,07	6,07
10,55	7,07	7,77	5,81
11,04	7,01	8,69	5,92
9,82	6,81	9,18	6,23
9,24	6,52	8,89	6,17
9,63	7,02	9,15	6,22
9,66	6,84	9,46	6,45
9,92	7,14	7,74	6,07
12,16	7,33	9,48	6,19
10,74	6,92	9,64	5,99
10,25	6,98	8,79	6,07
11,24	7,58	9,43	6,15
9,31	6,58	9,4	6
9,83	6,95	8,59	5,92
10,78	6,64	8,97	6,29
11,38	7,27	9,12	6,33
9,53	6,75	9,76	6,61
11,08	6,84	8,69	6
11,26	6,92	8,97	6,48
11,46	6,65	9,12	6,33
11,5	7,5	8,79	6
9,37	6,65	9,84	6,51
10,43	6,61	9,9	6,32
10,26	6,88	9,79	6,12
10,58	7,27	9,57	6,19
9,36	6,56	10,55	6,46
10,07	6,98	9,34	6,15
9,93	6,61	9,24	6,16
10,35	6,45	8,52	5,99
10,32	7,14	9,79	6
9,9	6,78	8,55	6,36
		9,57	6
		9,48	6
		9,14	6,07
		9,12	6,16
		8,82	5,81
		9,12	5,81
		8,28	5,61
		8,43	5,61
		8,55	6,42
		8,33	5,51
		8,51	5,56
		9,74	6,39
		8,65	6,22
		8,68	5,92
		9,28	6,13
		8,56	5,97
		9,41	6,36

		9,34	6,07
		8,66	5,81
		9,08	5,8
		8,59	6,29
		8,45	6,19
		9,08	5,86
		8,3	5,63
		9,47	6,13
		9,15	5,28
		8,12	5,67
		10,77	6,68
		9,27	6,52
		9,57	6,3
		8,49	5,97
		9,17	5,5
		8,94	6,13
		10,35	6,16
		8,82	6,12
		8,46	6,15
		8,97	5,84
		9,63	6,45
		8,79	6,03
		8,33	5,51
		9,36	6,48
		8,91	5,97
		8,97	6,33
		10,07	6,26
		9,64	6,26
		8,94	6,3
		10,03	6,26
		10,13	6,45
		8,82	5,76
		8,79	6,26

• ***Paxillus adelphus* (3 récoltes)**

<i>Paxillus adelphus</i> PAM25102401		<i>Paxillus adelphus</i> PAM10102104		<i>Paxillus adelphus</i> PAM09111401	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
6,58	4,54	7,47	4,91	6,49	4,17
7,25	4,88	7,28	4,55	6,64	4,03
7,67	4,46	7,33	4,95	6,22	3,89
7,35	4,45	6,89	4,75	6,45	4,12
7,29	4,39	6,74	4,65	6,26	3,87
7,07	4,63	7,3	5,21	6,16	3,77
7,52	4,88	6,68	4,66	6,95	4,07
7	4,18	7,01	4,49	6,28	4,13
6,73	4,39	6,75	4,49	6,3	3,89
8,42	5,26	6,91	4,68	5,87	3,79
7,81	4,79	7,02	4,15	6,1	4,04
7,2	4,38	6,48	4,36	6,19	4,12
7,07	4,97	6,87	4,49	6,32	4,12

6,82	4,27	6,09	4,33	6,66	4,12
9,13	5,11	7,01	4,69	6,59	3,79
7,7	4,9	7,35	4,92	6,36	4,03
7,3	4,66	8,28	4,89	6,69	4,03
7,49	4,71	6,81	4,74	6,91	4,04
6,39	4,71	7,14	4,76	6,64	4,07
7,23	4,61	6,2	4,3	6,46	3,93
7,59	4,67	6,33	4,56	6,66	3,87
7,23	4,75	6,81	4,45	6,35	3,81
6,98	4,78	6,76	4,38	5,87	4,02
7,24	4,6	6,42	4,56	6,56	3,93
6,49	4,67	6,78	4,69	6,16	3,87
7,1	4,88	6,98	4,42	6,16	3,93
7,2	4,55	6	4,23	6,66	4,07
6,95	4,74	6,69	4,19	6,69	4,26
6,47	4,45	6,74	4,65	6,32	3,77
7,53	4,55	6,79	4,45	5,71	3,73
6,55	4,72	7,28	4,55	6,95	4,2
7,4	4,72	7,02	4,15	6,39	4,06
7,04	4,76	7,86	4,81	6	3,67
7,41	4,46	6,36	4,49	5,94	3,8
6,75	4,32	6,69	4,69	6,85	4,26
7,14	4,67	6,61	4,52	6,03	3,81
6,69	4,56	8,1	4,68	6,53	3,83
7,52	4,8	7,07	4,68	6,36	3,9
6,86	4,26	6,98	4,69	6,28	3,97
7,31	4,7	7,33	4,69	6,25	4,27
7,61	4,91	7,67	4,89	6,58	3,79
7,91	4,81	6,84	4,55	6,35	4,12
7,31	4,87	7,51	4,68	6,29	3,79
7,19	4,32	6,74	4,75	5,99	3,9
7,46	4,71	7,57	4,72	6,61	4,06
7,2	4,57	6,87	4,26	6,39	3,97
7,29	4,78	6,87	4,85	6,19	3,9
7,92	4,71	6,61	4,61	6,25	3,87
7,5	4,71	6,94	4,45	5,96	3,99
7,17	4,86	7,64	4,74	6,43	3,84
7,38	4,59	7,37	4,72	6,38	4,04
7,28	4,63	7,1	4,32	6,42	4,12
6,88	4,53	7,28	4,85	6	3,84
7,22	4,83	6,88	4,76	6,39	4
6,54	4,55	7,51	4,91	6,55	4,12
7,3	4,82	7,27	4,46	6,39	3,93
7,7	5,16	6,1	4,25	6,3	4,15
7,33	4,47	7,21	4,55	6,39	4,02
8,26	5,21	5,66	4,19	6,13	3,91
7,43	4,6	7,46	4,74	6,51	4,16
6,63	4,53	7,33	4,59	6,72	3,89
7,38	4,56	6,64	4,52	6,16	3,81
7,57	4,8	8,32	4,61	7,15	3,87
7,04	4,15	6,75	4,43	6,82	3,84
8,13	4,77	6,53	4,55	6,55	4,02
7,26	4,52	6,92	4,61	6,29	4,03
7,34	4,95	7,17	4,49	6,29	3,84

7,74	4,54	7,46	4,91	6,35	3,86
7,11	4,57	6,56	4,32	6,12	3,97
7,72	4,76	6,42	4,49	6,68	4,03
7,22	4,71	6,49	4,5		
7,64	4,65	7,31	4,38		
7,94	4,84	7,46	4,68		
8,17	4,65	7,11	4,52		
6,91	4,47	7,86	4,62		
7,73	4,84	6,69	4,79		
7,51	4,87				
6,85	4,33				
6,96	4,66				
7,31	4,67				
7,43	4,7				
7,99	4,8				
7,12	4,44				
7,66	4,83				
7,75	4,65				
7,33	4,46				
7,4	4,48				
7,38	4,69				
7,34	4,45				
7,48	4,39				
7,46	4,72				
7,5	4,76				
7,41	4,94				
7,95	4,69				
7,68	4,62				

• ***Paxillus olivellus* (7 récoltes)**

<i>Paxillus olivellus</i> PAM25100102		<i>Paxillus olivellus</i> Alg11.58		<i>Paxillus olivellus</i> Alg11.02		<i>Paxillus olivellus</i> PAM06102606	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
7,66	4,72	8,25	5,18	7,86	4,68	7,7	4,89
6,66	4,55	7,04	4,69	6,58	4,72	6,92	4,98
7,34	4,91	6,89	4,92	7,17	4,56	7,46	4,74
8,4	5,48	6,61	4,69	7,02	4,52	7,38	4,76
7,32	4,73	7,15	4,62	6,91	4,81	7,57	5,38
6,94	4,61	6,76	4,52	7,37	4,69	7,24	4,74
6,52	4,86	6,79	4,4	7,58	5,14	7,43	5,07
6,64	5,05	7,96	4,85	7,3	4,74	7,07	5,04
6,94	4,72	7,7	5,07	7,41	4,85	7,66	5,11
7,05	5,09	6,69	4,4	7,07	4,68	7,87	4,89
6,88	4,65	7,41	4,63	7,2	4,55	7,34	5,33
6,83	4,8	6,09	4,36	7,74	4,74	7,82	5,18
6,38	4,49	6,65	4,56	6,72	4,88	7,7	4,98
6,96	4,69	7,24	4,81	7,07	4,3	7,47	5,27
7,52	5,16	6,52	4,49	7,01	4,74	6,98	4,89
7,43	4,86	6,61	4,56	7,43	4,65	7,63	4,74
6,74	4,93	6,81	4,81	7,07	4,68	7,14	4,76

6,93	4,82	6,68	4,22	7,11	4,61	9,74	5,81
6,15	4,62	6,28	4,65	6,82	4,39	8,45	5,02
8,36	5	6,92	4,74	6,89	4,81	7,51	4,89
6,49	4,95	7,08	4,91	6,56	4,48	8,32	4,92
7,14	5,59	7,5	4,52	7,17	4,5	8,25	5,25
6,99	4,9	6,64	4,63	6,61	4,85	7,6	5,02
7,26	4,85	7,02	4,91	6,82	4,45	6,98	4,84
7,63	5,4	7,44	4,56	6,65	4,5	7,08	5,07
6,77	4,81	7,07	4,61	6,92	4,49	8,16	5,17
7,2	5,03	6,28	4,42	6,85	4,56	7,58	4,92
6,37	4,76	7,57	4,81	8,03	4,61	7,67	5,15
6,45	4,66	6,46	4,59	6,49	4,36	7,89	4,92
6,91	4,79	6,64	4,55	6,49	4,63	7,41	4,79
5,95	4,46	6,88	4,5	6,68	4,48	7,21	4,69
6,79	4,71	6,98	4,76	8,28	4,32	8,43	4,78
6,95	4,95	6,91	4,58	7,33	4,85	7,24	5,11
6,71	5,19	7,15	4,88	6,61	4,59	8,1	4,69
6,68	4,8	6,71	4,76	6,81	4,43	7,28	4,48
6,72	4,8	7,76	5,21	6,28	4,2	7,64	4,98
7,39	4,79	6,61	4,61	7,53	4,72	7,33	4,85
6,78	4,86	6,88	4,63	7,04	4,42	7,93	5,02
7,52	5,33	7,54	4,69	6,95	4,49	7,41	5,02
6,82	4,61	6,95	4,52	8,03	5,07	8	5,18
6,9	4,93	7,14	4,63	7,28	4,65	7,82	4,68
6,54	5,02	6,46	4,74	8,09	4,66	7,27	4,74
7,35	5,32	7,57	4,78	6,88	4,38	7,57	4,71
6,51	4,79	7,23	4,61	7,48	4,74	7,74	5,02
6,37	4,71	5,94	4,45	7,15	4,76	7,41	4,88
6,97	4,9	7,11	4,68	6,92	4,43	8,72	5,43
6,3	4,94	7,1	4,76	7,58	4,98	7,83	5,02
7,3	5	6,75	4,63	6,88	4,49	6,76	4,38
		6,85	4,69	6,42	4,5	7,33	4,85
		7,57	4,33	7,7	4,38	7,28	5,01
		7,67	4,81	6,72	4,69	7,74	4,97
		7,12	4,52	6,89	4,33	6,92	4,85
		6,94	4,84	6,76	4,38	7,34	4,81
		6,92	4,56	6,75	4,38	7,44	4,89
		6,98	4,86	7,2	4,68	8,79	5,24
		7,3	4,89	7,15	4,84	7,3	5,05
		7,12	5,02	6,32	4,19	7,23	4,81
		6,09	4,36	6,06	4,39	7,43	4,92
		7,24	4,79	6,62	4,4	7,61	4,94
		6,45	4,58	7,21	4,13	7,17	5,43
		7,41	4,49	7,08	4,33	7,14	4,76
		6,91	4,52	6,92	4,86	7,48	4,81
		8,38	4,78	7,51	4,61	7,82	5,11
		7,28	4,76	7,3	4,58	7,11	5,07
		7,86	5,2	6,94	4,45	6,89	4,63
		7,7	4,89	7,07	4,58	7,4	4,92
		6,82	4,39	7,46	4,97	7,04	4,81
		6,82	4,36	7,08	4,75	7,51	5,15
		7,38	4,5	6,76	4,39	7,53	5,11
		7,53	4,76	7,33	4,89	7,12	4,81
		6,62	4,79	6,43	4,56	7,28	4,78

		6,72	4,68	6,38	4,15	7,67	4,98
		6,92	4,58	8,05	4,45	7,2	4,69
		7,12	4,98	6,55	4,42	7,14	4,98
		6,75	4,52	6,53	4,43	7,15	4,89
		6,3	4,69	6,79	4,92	7,4	5,11
		6,74	4,48	6,75	4,76	7,01	4,89
		7,27	5,11	7,07	4,49	6,95	4,81
		6,95	4,43	7,08	5,07	7,8	5,56
		8,07	4,79	6,68	4,33	7,01	4,59
		8,13	5,15	7,08	4,52	8,19	5,47
		7,21	4,88	7,63	4,75	7,94	5,35
		6,15	4,39	6,65	4,69	6,92	4,94
		7,14	4,49	7,15	4,76	7,41	5,15
		6,92	4,86	7,12	4,74	6,36	4,68
		6,87	4,43	6,71	4,5	7,2	5,05
				7,3	4,76	7,01	4,91
				7,41	4,49	7,74	4,78
				6,78	4,56	7,2	4,91
				6,64	4,49	7,24	4,81
				6,82	4,68	7,02	5,07
				6,03	4,45	7,25	4,59
				7,48	5,07	6,95	4,94
				7,8	4,88	6,97	4,74
				6,3	4,26		
				7,28	4,61		
				7,44	4,55		
				6,66	4,81		
				7,28	4,45		
				7,89	4,62		
				7,15	4,29		
				7,93	4,89		
				7,02	4,46		
				7,2	4,75		
				7,41	4,89		
				7,47	4,85		
				6,68	4,95		
				7,33	4,56		
				6,84	4,85		
				6,78	5,11		
				7,28	4,74		
				8,1	4,81		
				7,02	4,33		
				6,16	4,23		
				7,3	4,45		
				7,48	4,95		
				7,93	4,76		
				6,22	4,49		
				6,75	4,76		
				6,84	4,33		

<i>Paxillus olivellus</i> PAM06102207		<i>Paxillus olivellus</i> PAM09110701		<i>Paxillus olivellus</i> PAM06082623	
Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)	Longueur (µm)	Largeur (µm)
6,61	4,69	8,05	4,52	7,34	4,62
6,82	4,76	6,92	4,42	7,24	5,04
7,24	4,78	5,97	4,1	7,41	4,53
7,21	4,68	7,28	4,26	7,71	4,89
7,41	4,69	6,35	4,33	8,72	5,01
7,41	5,15	7,08	4,62	7,44	4,74
6,89	4,79	6,82	4,26	7,04	5,17
7,46	5,21	6,26	4	8,46	5,77
8,78	5,17	6,38	4,4	7,12	4,89
6,95	4,79	7,37	4,72	7,58	4,97
8,38	5,2	6,81	4,26	7,01	4,69
7,46	5,05	6,94	4,19	8,07	5,38
7,2	4,86	7,05	4,58	7,67	4,75
7,12	5,11	6	4,22	7,53	4,76
7,54	4,97	8,42	4,74	7,71	4,97
7,43	4,94	6,62	4,12	7,23	4,79
7,57	4,95	6,59	4,58	7,15	4,66
6,52	4,74	6,56	4,13	7,25	4,59
7,24	4,62	6,22	4,26	6,82	5,07
7,01	4,88	6,68	4,26	7,82	5,12
8,06	4,68	6,35	4,33	7,47	4,71
7,01	4,89	7,3	4,69	8,02	4,82
7,04	4,88	7,71	5,22	7,12	4,56
6,99	4,68	6,99	4,53	7,2	4,59
7,2	4,76	6,51	4,39	7,76	5,21
7,86	4,48	7,61	5,09	7,67	4,94
6,46	4,52	6,95	4,49	6,89	4,99
6,79	4,55	6,76	4,2	7,76	4,61
7,24	4,43	7,9	5,08	8,35	5,2
7,11	4,82	6,92	4,82	7,56	4,56
7,28	4,98	6,91	4,27	7,47	4,89
7,6	4,84	6,81	4,68	7,47	5,08
7,69	5,09	6,13	4,23	7,58	5,38
7,12	4,69	8,19	4,56	7,31	4,85
6,85	4,33	6,66	4,23	7,6	4,81
7,47	4,88	6,2	4,4	7,7	4,88
7,69	5,02	6,65	4,35	7,25	4,99
7,41	4,95	6,56	4,2	8,02	4,85
7,1	4,43	6,88	4,27	7,27	4,82
7,3	4,78	6,88	4,36	7,18	4,72
7,93	4,85	6,49	4,25	7,35	4,74
7,07	4,89	6,55	4,55	8,41	5,47
7,74	5,02	6,04	4,3	7,44	4,55
8,35	5,24	7,89	4,65	7,37	4,72
6,87	4,79	7,15	4,49	7,31	4,58
7,83	4,68	6,13	3,91	7,6	4,71
7,92	4,84	7,82	4,12	7,63	5,11
7,08	4,92	7,87	4,72	7,79	5,07
7,57	5,14	6,35	4,35	7,34	4,97

7,01	4,49	7,15	4,32	7,05	4,72
7,69	5,24	6,38	4,74	8,02	5,02
7,46	4,69	6,69	4,65	8,05	4,72
7,3	4,72	7,12	4,71	7,11	4,49
7,71	4,74	7,34	4,78	7,99	5,45
7,44	4,63	6,52	4,42	7,48	4,79
6,82	4,5	5,86	4,49	7,17	4,99
7,74	5,01	6,95	4,92	8,06	5,02
7,41	5,02			6,91	4,66
7,79	5,08			7,33	4,66
7,77	4,79			6,98	4,78
7,67	4,86			6,71	4,79
6,46	4,86			6,82	4,94
6,84	4,49			7,66	4,78
7,27	4,92			7,37	5,11
				7,54	4,94
				7,87	5,04
				6,82	4,39
				7,15	4,89
				7,31	4,66
				7,53	4,66
				7,07	4,27
				7,34	4,59
				6,97	4,5
				7,2	4,91
				7,56	4,69
				7,54	5,14
				7,34	4,91
				7,31	4,78
				7,89	5,04
				7,3	4,92
				6,33	4,85
				7,21	4,92
				7,9	4,97
				7,51	5,28
				7,5	5,11
				7,21	4,94
				7,83	5,04
				7,21	4,88
				7,51	4,58
				7,77	4,59
				7,46	4,79
				7,46	4,48
				7,17	4,69
				7,41	4,76
				8,65	4,88
				7,33	4,85
				6,82	4,42
				6,87	4,43
				7,04	4,85
				7,67	4,88
				6,87	4,97
				8,16	5,07
				6,98	4,97

				7,41	5,07
				7,96	5,07
				7,79	5,01
				7,46	5,09
				6,92	4,88
				6,82	4,53
				7,43	4,91
				7,21	4,94
				7,24	4,94
				7,11	4,78
				6,85	4,76
				7,47	4,81
				8,07	5,15
				7,12	4,75

Université de Lille

UFR3S-Pharmacie

DIPLOME D'ETAT DE DOCTEUR EN PHARMACIE

Année Universitaire 2025/2026

Nom : CIERNIAK

Prénom : Aurélie

Titre de la thèse : LES PAXILLES : TAXINOMIE, CHIMIE ET TOXICITE

Mots-clés : Champignons, Basidiomycota, Boletales, *Paxillaceae*, *Paxillus*, syndrome paxillien, chimiotaxinomie, HPLC

Résumé

Le « paxille enroulé » (Boletales, *Paxillaceae*) est à l'origine du « syndrome paxillien », associé à une toxicité d'apparition aléatoire pouvant être mortelle et dont l'étiologie est encore mal connue. La littérature mondiale documente peu ces cas d'intoxications et les analyses chimiques publiées n'identifient pas de toxine expliquant ces intoxications.

Mais *Paxillus involutus* n'est pas la seule espèce de *Paxillus* ! La taxinomie actuelle des *Paxillaceae* distingue deux sous-genres : *Paxillus* et *Alnopaxillus*, regroupant respectivement 5 espèces (dont 4 européennes) et 4 espèces (dont 3 européennes). Longtemps confondues, ces espèces se distinguent par des caractères morphologiques et des profils génétiques bien définis. Il est probable que les cas d'intoxications au « paxille enroulé » ne soient pas dus uniquement à *Paxillus involutus*.

Nous présentons ici l'état des lieux des connaissances toxicologiques, chimiques, et taxinomiques sur les paxilles, complété par nos propres analyses morphologiques, microscopiques et chimiques réalisées sur trois espèces (*P. involutus*, *P. obscurisporus* et *P. cuprinus*). Les profils chimiques obtenus par HPLC montrent des différences qui semblent caractéristiques de chacune de ces espèces, et incitent à approfondir ces différences chimiques et à les associer aux propriétés toxiques de ces espèces.

Membres du jury :

Président : Dr Pierre-Arthur MOREAU, Maître de conférences à l'université de Lille (responsable de thèse)

Assesseur : Dr Stéphane WELTI, Maître de conférences à l'université de Lille, pharmacien

Membre extérieur : Pr. Régis COURTECUISSÉ, pharmacien, président de la Société mycologique du Nord de la France, retraité de l'université de Lille