

Contribution à l'étude des discomycètes

Version 2013

René DOUGOUD

Ascomycete.org, 5 (2) : 63-89.
Mars 2013
Mise en ligne le 25/03/2013



Résumé : cette « Contribution à l'étude des discomycètes, version 2013 » a pour but une compréhension plus aisée de la classe des *Pezizomycetes*. Elle traite les caractères nécessaires à la connaissance des genres et des espèces, de leur mode de reproduction à leurs habitats, de leur récolte aux spécificités macroscopiques et microscopiques permettant leur identification, jusqu'à leur mise en herbier. Hormis les caractères macroscopiques, un accent particulier a été mis pour permettre d'atteindre une bonne mise en évidence des éléments de la microscopie, indispensables à une identification précise des espèces. Les commentaires sont illustrés de photographies et de nombreux dessins.

Mots-clés : discomycètes, étude, caractères, morphologie, identification.

Summary: The 2013 version of "Contribution à l'étude des discomycètes" aims at an easier comprehension of the *Pezizomycetes*. The necessary features to the knowledge of genera and species are dealt with, such as reproduction cycle, habitats and collecting devices, along with macroscopic and microscopic specific studies facilitating their identification and the preparation of exsiccata. The study of microscopic features has been emphasized in order to enable a clear description of the necessary features for a precise species identification. A great number of drawings and photographs are given to illustrate the text.

Keywords: discomycetes, study, characters, morphology, identification.

Avant-propos

Une première publication de « Contribution à l'étude des discomycètes » (DOUGOUD, 1994) avait été proposée avec pour ambition de favoriser l'intérêt et de faciliter l'étude de ces champignons, souvent relégués ou ignorés par une majorité de mycologues.

Pour qui veut les découvrir, les discomycètes peuvent présenter quelques difficultés liées à la taille souvent réduite des apothécies et au fait que leurs caractères distinctifs n'apparaissent très souvent qu'au travers de moyens optiques. La mise à jour de cette contribution, plus étoffée et plus richement illustrée, devrait permettre de dépasser ces relatives difficultés. Où trouver ces champignons souvent discrets ? Quelles sont leurs particularités et comment procéder pour les mettre en évidence ? C'est à ces questions générales, ainsi qu'à beaucoup d'autres en particulier, que nous avons souhaité apporter des réponses. La multiplication des publications traitant des discomycètes que nous connaissons depuis un certain nombre d'années, incluant de nombreuses monographies, ajoutées aux facilités d'échanges et d'accès aux ressources qu'offrent l'Internet, devraient également inciter et contribuer à faire découvrir ces champignons. Des champignons qui composent une flore merveilleuse, qui n'a de cesse de surprendre et qui réserve encore de nombreuses découvertes inédites.

Comme dans la précédente version de cette publication, nous nous sommes limités à décrire les éléments de la microscopie, les réactions microchimiques et les colorations, à partir de champignons vivants (BARAL, 1992). Il en est de même s'agissant de la reproduction d'éléments de la microscopie.

Pour se familiariser à l'étude des discomycètes, il est conseillé de travailler d'abord avec des espèces connues, d'une certaine dimension, et pour lesquelles on dispose de bonnes références. On ne choisira que des exemplaires matures, soit lorsqu'ils expulsent leurs ascospores. On peut recommander de les récolter sur un substrat identifié, ce qui facilite souvent leur détermination. Les places à feu sont à ce propos particulièrement indiquées. Elles sont en effet riches en espèces et en genres relativement faciles à déterminer et qui possèdent de nombreux caractères avec lesquels il sera possible de s'habituer. Enfin, une clé d'identification des espèces de ce milieu particulier, intitulée « Clé des discomycètes carbonicoles » a été publiée DOUGOUD (2001). Une mise à jour de cette clé figure en ligne sur le site *Ascomycete.org* (<http://www.ascomycete.org>).



Adresse de l'auteur :

Route de la Gruyère 19
1700 Fribourg
Suisse
rene.dougoud@bluewin.ch

Sommaire

Chapitre	Page	N° figure	Page
Avant-propos	63	1 Cycle de vie des <i>Pezizomycetideae</i>	68
Matériel de cueillette	65	2 Schéma de développement des asques	68
Leur écologie et leur recherche	65	3 Conidiophores et conidiomes	69
Matériel d'étude	66	4 Conidiophores et conidies	69
Réactifs et colorants histologiques	66	5 Sclérote et stroma	70
Les discomycètes dans la classification	67	6 Subiculum	70
• Définition taxinomique de <i>Pezizales</i>	67	7 Apothécies, exemples de formes et de couleurs	71
• Définition taxinomique des <i>Helotiales</i>	67	8 Apothécies schématisées et coupe	71
• Définition taxinomique des <i>Geoglossales</i>	67	9 Mode de croissance	72
• Définition taxinomique des <i>Orbiliales</i>	67	10 Marge et sa région	72
Modes de reproduction	68	11 Hyménium, tableau schématique et synthétique des phases de développement de l'hyménium et d'ascomes	73
Mycélium, sclérote et stroma	69	12 Apothécies dépourvues de pigments caroténoïdes	74
Le subiculum	70	13 Sortes de paraphyses	75
Les apothécies	70	14 Noyaux colorés par le carmin acétique	76
La marge et sa région	72	15 Asques, sommets et bases	77
L'hyménium	73	16 Réaction hémiamyloïde	78
• Caractères macroscopiques	73	17 Ascospores, divers modes d'arrangements dans les asques	79
• Caractères microscopiques	74	18 Ascospores, formes de base	80
Les paraphyses	74	19 Ascospores de discomycètes operculés, exemples de formes, de contenus et d'ornementations	80
Les asques	76	20 Ascospores de discomycètes inoperculés	81
Sporulation et sporée	78	21 Coupes d'excipulum	83
Les ascospores	79	22 Photos de textures	85
Le sous-hyménium	82	23 Furfuration et poils	86
L'excipulum	82	24 Diverses formes de poils	86
• Pratique des coupes	83	25 Diverses formes de poils	87
Clé d'identification des textures	84		
Furfurations et poils	85		
Quelques conseils	87		
• pour la dessiccation des espèces	87		
• pour l'échange des connaissances et l'envoi d'espèces	88		
Remerciements	88		
Références bibliographiques	88		
		N° tableau	Page
		1 Hémiamyloïdie	78

Matériel de cueillette

La cueillette des discomycètes nécessite un matériel un peu plus conséquent que celui utilisé généralement pour d'autres champignons. On se munira bien sûr d'un couteau, mais également d'une petite scie, d'une loupe de poche grossissant 6-10 fois, d'une aiguille fine destinée à contrôler la présence éventuelle de suc dans la chair, d'une brucelles d'assez grande taille, de gants jetables réservés aux prélèvements d'excréments, d'un petit flacon contenant de l'eau destinée à maintenir les espèces récoltées en milieu humide, d'un crayon et d'un carnet pour y noter les indispensables informations liées à chacune des récoltes.

Pour le transport des espèces, l'idéal est de se doter de boîtes en plastique, si possible transparentes, de tailles différentes et munies de leur couvercle. On n'y placera qu'une récolte par boîte, de manière à exclure des confusions d'identification entre les récoltes et d'autre part pour éviter que les différentes espèces ne sporulent les unes sur les autres, ce qui peut gêner considérablement leur détermination. Chaque boîte aura été préalablement numérotée, de manière à permettre l'identification ultérieure des récoltes et leur fond recouvert de papier absorbant que l'on humectera bien, mais pas à l'excès, avant d'y placer la récolte. On veillera toujours, même si la plupart des champignons se cueillent avec une partie de leur support, à créer un milieu ambiant humide, de manière à éviter une dessiccation qui le plus souvent complique ou exclut la détermination. Ainsi rangées, les espèces se conserveront plusieurs jours. Elles pourront, le cas échéant, directement prendre place dans le réfrigérateur pour une étude ultérieure. Le papier peut certes être remplacé par des éléments naturels récoltés sur place, mais ils présentent souvent l'inconvénient de souiller les champignons de particules de terre ou d'autres débris susceptibles de gêner les prélèvements et surtout les montages destinés à la microscopie. Les boîtes destinées à contenir les récoltes peuvent être placées dans un panier, mais on peut recommander l'utilisation d'une cassette en plastique, si possible très résistante, que l'on pourra utiliser en guise de siège. Ce dernier aspect pratique a toute son importance si l'on sait que la recherche de ces champignons nécessite que le récolteur reste souvent de longues minutes penché sur un même lieu.

Leur écologie et leur recherche

À l'image d'autres champignons dits *supérieurs*, les discomycètes sont également adaptés à différents substrats, dont ils tirent les éléments indispensables à leur croissance. On les rencontre durant toute l'année, le printemps et l'automne étant les saisons les plus favorables à leur croissance. Les espèces ont cependant leur propre phénologie, ou période d'apparition, qui est plus ou moins longue dans l'année. La majorité des espèces sont des **saprophytes** qui participent à la dégradation de très nombreux végétaux et d'autres matières organiques en cours de décomposition. Certaines espèces vivent en **parasites**, c'est le cas de celles du genre *Sclerotinia* Fuckel, qui parasitent des centaines de plantes herbacées. Les espèces des genres *Hiemisia* Svrček, *Lamprospora* De Notaris, *Neottiella* (Cooke) Sacc., *Octospora* Hedw., *Octosporella* Döbberlein sont des **bryoparasites** qui s'attaquent aux mousses et autres hépatiques. D'autres espèces de discomycètes sont associées à des plantes et forment des **mycorhizes**. L'association symbiotique la plus connue parmi les discomycètes est celle que forme les espèces du genre *Tuber* P. Micheli ex F.H. Wigg. avec diverses essences d'arbres. Parmi les moins connues, on peut citer les espèces du genre *Geopora* Harkness, à l'exemple de *G. summeriana* (Cooke) M. Torre qui se récolte sous les cèdres, les espèces du genre *Wilcoxina* Yang & Korf, liées aux pins, et surtout l'association symbiotique d'espèces du genre *Morchella* Dill. ex Pers., avec certains arbres ou plantes herbacées. Les *Helotiales*, discomycètes inoperculés, sont rarement terrestres, mais se récoltent sur une multitude de plantes, alors que les *Pezizales*, discomy-

cètes operculés, s'ils se récoltent également sur des plantes, sont plus généralement terrestres, avec une sensibilité à la nature des sols, non seulement acides ou basiques, mais aussi à leur composition, par exemple sableux, limoneux ou argileux.

On peut également relever que des *Helotiales* et même une espèce de *Pezizales* du genre *Morchella* Dill. ex Pers. (BAYNES *et al.*, 2011) sont ou peuvent être endophytes, à savoir qu'ils sont susceptibles d'être présents à l'intérieur des plantes vivantes, sous la forme d'hyphes, dans les feuilles, l'écorce, les tiges ou les racines. Ils sont le plus souvent mutualistes et permettent aux plantes de résister à des maladies, mais ils peuvent aussi, dans certaines circonstances, devenir pathogènes. Des fructifications de ces espèces peuvent se récolter sur la plante, par exemple sur le liège de l'écorce d'arbres vivants ou sur des parties mortes de plantes.

L'éventail des milieux et des substrats susceptibles de convenir aux discomycètes est très large et les espèces leur sont le plus souvent étroitement liées. On trouve ci-dessous quelques habitats sélectifs avec quelques-unes des espèces les plus répandues ou caractéristiques qui leur sont rattachées.

Habitat nival : aux abords de la neige fondante des zones subalpine et alpine croissent plusieurs espèces de *Peziza* strictement nivales, dont *P. nivalis* (Heim & Rémy) M.M. Moser. En plaine comme à la montagne on trouve, très tôt après la fonte de la neige: sous résineux, *Pseudoplectania nigrella* (Pers. : Fr.) Fuckel ; sur cônes d'épicéa, *Rutstroemia bulgarioides* (Rabenh.) Karst.; sur tiges de *Rubus ideaeus*, *Capitotricha rubi* (Bres. & Sacc.) Baral et, sur branches mortes de résineux, des espèces du genre *Lachnellula* P. Karst., etc.

Habitat hydrophile : dans les marais, au bord des ruisseaux et aux endroits où l'humidité est très abondante, croit sur terre, bois et plantes plus ou moins immergés, un très large éventail d'espèces. Citons parmi les sphaignes *Ascocoryne turficola* (Boud.) Korf, des *Geoglossaceae*, comme *Trichoglossum hirsutum* (Pers. : Fr.) Boud. En bordure des mares et ruisseaux, là où l'eau vient de se retirer, croît *Peziza limnaea* Maas Geest. ; sur le bois plus ou moins immergé, *Miladina lecithina* (Cooke) Svrček, des espèces des genres *Pachyella* Boud., *Vibrissia* Fr., *Adelhella babingtonii* Pfister, Matočec & I. Kusan et, à la base des tiges de carex, *Ombrophila longispora* Velen. ainsi que *O. lacustris* Velen., etc. Certaines espèces hydrophiles, dont les dernières citées, peuvent être qualifiées d'aéro-aquatiques.

Habitat arénicole : le milieu sableux est assez pauvre en espèces. On y trouve les *Peziza ammophila* Durrieu & Montagne et *P. pseudoammophila* M. Bon ex Donadini, *Geopora arenicola* (Lév.) Kers, etc.

Habitat carbonicole : sur les endroits brûlés, se succèdent tôt après le refroidissement des cendres et au-delà de l'apparition des mousses, un cortège d'espèces et plusieurs genres, qualifiés de carbonicoles. Il s'agit des premières espèces colonisatrices d'un milieu devenu stérile. On y récoltera *Pyronema omphalodes* (Bull.) Fuckel et *P. domesticum* (Sacc.) Sacc., *Tricharina praecox* (P. Karst.) Dennis, *T. gilva* (Boud.) Eckblad, *Trichophaea hemisphaerioides* (Mouton) Graddon, des espèces du genre *Peziza*, telles *P. echinospora* P. Karst., *P. tenacella* Fr., 5 Aviz.-Hersh. & Nemlich, *P. pertersii* Berk. & Curtis, les espèces des genres *Anthracobia* Boud. et *Plicaria* Fuckel, *Ascobolus carbonarius* P. Karst., *Neottiella hetieri* Boud., *Geopyxis carbonaria* (Alb. & Schwein.: Fr.) Sacc., etc.

Habitat stercoral : les excréments et les sols fumés sont les substrats privilégiés d'un grand nombre d'espèces et même de plusieurs genres qualifiés de **coprophiles**. Les apothécies colonisent essentiellement les excréments des herbivores, lesquels sont plus ou moins sélectifs d'espèces. Les ascospores des espèces coprophiles sont ingérées par l'animal et traversent le tractus intestinal en résistant à l'action des enzymes, pour ensuite germer et former de nouveaux sporophores et terminer le cycle. On pourra trouver: sur bouses et le crottin, des *Ascobolus* Pers., comme *A. furfuraceus*

Pers., *A. immersus* Pers., *A. stictoides* Speg., les espèces du genre *Saccobolus* Boud., comme *S. glaber* (Pers.) Lambotte, *S. depauperatus* (Berk. & Br.) Hansen ou *Thecotheus pelletieri* (Crouan) Boud. ; sur crottins, *Lasiobolus ciliatus* (Schmidt : Fr.) Boud. ; sur bouses, *L. ruber* (Quél.) Sacc. ; sur fumées de chevreuil, *L. macrotrichus* Rea, *Cheilymenia dennisii* J. Moravec. Enfin, pour abrégé cette liste, bien sûr non exhaustive, il faut signaler des espèces des genres *Trichobolus* (Sacc.) Kimbr. & Cain, *Pseudombrophila* Boud., *Cheilymenia* Boud., *Coprotus* Korf & Kimb., *Ascozonus* (Renny) E.C. Hansen, *Iodophanus* Korf, etc. et des espèces du genre *Peziza* Fr. dont *P. merdae* Donadini, sur excréments humains. Pour une approche des coprophiles, nous conseillons la publication de DOVERI (2004). Quant à l'article de VAN VOOREN (2008), il indique pourquoi s'intéresser aux espèces coprophiles.

Remarques : les champignons ne sont pas les hôtes uniques des excréments. Des microorganismes et des parasites, parfois dangereux pour l'homme, en sont les hôtes privilégiés. Il est dès lors conseillé de prendre les précautions et les mesures d'hygiène liées à leur manipulation.

Habitats caulicole et foliicole : une très grande partie des discomycètes inoperculés croissent sur des tiges ou sur des feuilles de plantes le plus souvent mortes, monocotylédones et dicotylédones. Certaines espèces, et c'est assez souvent le cas, ne croissent que sur certaines tiges ou feuilles de plantes spécifiques, voire même seulement à l'extrémité de la tige d'une feuille, comme *Ciboria conformata* (P. Karst.) Svrček et *Rutstroemia sydowiana* (Rehm) W.L. White. De très nombreuses espèces, appartenant à de nombreux genres, se développent sur ce genre de substrat. Nous ne citerons que les genres *Mollisia* (Fr.) P. Karst., *Pyrenopeziza* Fuckel, *Pirottaea* Sacc., *Lachnum* Retz., *Brunnipila* Baral, *Hyaloscypha* Boud., *Trichopeziza* Fuckel, *Lasiobelonium* Ellis & Everh., *Hymenoscyphus* Gray, *Crocicreas* Fr., etc. Les sites montagnards sont plus favorables à leur quête, principalement à cause des conditions climatiques à la fois plus précoces, plus longues et rigoureuses, qui empêchent une décomposition trop rapide des plantes hôtes.

Hormis les habitats qui viennent d'être énoncés, il y a la terre nue, les diverses essences de bois et d'écorces, les aiguilles, des chatons, des fruits et certaines de leurs enveloppes, des mousses, des fougères, des champignons, et même des parois ou des sols crépis, humides, d'habitats.

On ne recherche pas les discomycètes de la même manière et surtout sur le même rythme, que celui adopté pour la quête d'Agaricales. Pour ces motifs, il n'est pas indiqué d'accompagner des mycologues n'ayant pas le même intérêt scientifique. Leur recherche nécessite un déplacement lent, même très lent et requiert concentration, patience et persévérance. Selon les espèces recherchées ou les types de substrats, une recherche quasi systématique est indispensable. Si une valeur de référence était nécessaire, on peut dire que l'herborisation d'une bordure de chemin de 100 m peut prendre 30 à 60 min et qu'une place à feu de 2 m de diamètre peut prendre 15 à 30 minutes. C'est le mode de recherche qui permet de récolter les espèces les plus discrètes, celles qui se fondent dans le milieu, comme les plus petites.

Matériel d'étude

Bien peu d'espèces de discomycètes peuvent être déterminées grâce à leurs seuls caractères macroscopiques et ceux-ci, compte tenu de la taille souvent réduite des apothécies, ne sont réellement distincts qu'au travers d'une bonne loupe, soit à fort grossissement. Ainsi, l'utilisation d'un microscope et d'une loupe de table de bonne qualité, si possible binoculaires, voire trinoculaires, pour une réalisation pratique et confortable de photographies, s'avère obligatoire. L'éclairage, accessoire indispensable à l'utilisation de la loupe, devrait être à fibres optiques ou à LED. Un éclairage classique dégage

de la chaleur qui présente l'inconvénient de dessécher rapidement les petites espèces.

La détermination des espèces est souvent basée sur les différences existant entre les éléments microscopiques. Aussi, pouvoir constituer des documents sous la forme de dessins ou de photographies permet des comparaisons très utiles, voire indispensables. D'autre part, une description ne vaudra jamais un bon dessin ou une bonne photo. À moins d'être très bon dessinateur, des reproductions fidèles ne peuvent se réaliser que grâce à un appareil à dessiner adapté au microscope. Quant à la qualité des photos, elle demeure limitée par le manque de profondeur de champ. Cet inconvénient peut trouver une solution par l'assemblage d'images prises à des niveaux différents. Divers logiciels de traitement d'images, même gratuits, sont disponibles à cet effet. Toutefois, cette pratique peut avoir des limites qualitatives liées à l'instabilité de l'objet à photographier, surtout au plus fort grossissement, à cause du changement de pression exercée par l'huile à immersion sur le couvre objet. Il est donc recommandé de choisir une huile à immersion fluide, de monter l'objet dans peu de milieu et, en fonction de ce qu'il est souhaité photographier, de choisir, si possible, un milieu ayant une certaine « viscosité ». Un autre inconvénient peut survenir lorsqu'il s'agit de photographier le détail d'une ornementation sporale. L'ornementation qui se trouve en dessous transparaît de manière floue et gênante, puisque se mêlant avec celle de la surface.

D'aucuns trouveront que ce chapitre est trop résumé. Le but de ces quelques lignes n'est pas de conseiller le choix de tel ou tel appareil ou accessoire optique, d'ailleurs le plus souvent limités par leur prix, mais d'en souligner l'importance. Quant aux petits accessoires à utiliser pour la réalisation des prélèvements et pour leur montage, ils sont identiques à ceux utilisés pour d'autres champignons.

Réactifs et colorants histologiques

On trouve ci-dessous les principaux réactifs et colorants utilisés pour l'étude histologique des discomycètes et leur actions.

Réactif de Melzer / MLZ = 0,5 g d'iode, 1,5 g d'iodure de potassium, 20 g de chloral hydraté, 20 g d'eau distillée.

Provoque une réaction amyloïde (coloration bleue) : chez les operculés, de l'appareil apical et d'une partie plus ou moins étendue de la paroi des asques ; chez les inoperculés, de l'appareil apical des asques. Colore en bleu la chair de diverses espèces d'operculés et d'inoperculés, rarement des paraphyses et des poils. Colore en brun le contenu de certains poils.

Réactif de Lugol / IKI = 1 g d'iode, 1-3 g d'iodure de potassium, dissous dans 100-300 g d'eau.

Provoque une réaction amyloïde (coloration bleue) ou hémiamyloïde (coloration plus ou moins rouge) de l'anneau apical des asques de certains inoperculés.

Note : le Lugol provoque plus volontiers les réactions susmentionnées que ne le fait le Melzer sur certaines espèces inoperculées. C'est pourquoi son usage est recommandé pour l'étude de ces dernières. Pour plus d'information : <http://www.gbif-mycology.de/HostedSites/Baral/> ou BARAL (1987).

Potasse / KOH = diluée à 2, 5 ou 10 %.

La potasse (KOH) sert de catalyseur à la réaction amyloïde des asques et le cas échéant de la chair. Provoque une réaction colorée de certaines paraphyses, de certains poils ou de la chair. Supprime la réfringence de certains poils, modifie certains pigments et certaines granulations des poils. Éclaircit certains tissus.

Phloxine = 1 g de phloxine, 99 ml d'eau distillée.

Colore les parois cellulaires

Rouge Congo / RC = 1 g de rouge congo en poudre, 99 ml d'eau distillée ou avec quelques ml d'ammoniac pur.

Colore les parois des cellules. Le RC ammoniacal est également un regonflant.

Rouge Congo SDS (= Sodium Dodécyl Sulfate) = rouge congo 1 g, eau bidistillée → 100 ml, 1% de SDS.

Colore les parois cellulaires en offrant une grande clarté.

Carmin acétique = carmin en poudre à saturation, soit 1-2 g pour 100 ml d'acide acétique à 50% (à chaud).

Met en évidence les noyaux cellulaires de certaines espèces.

Bleu coton lactique / BC = 0,05 g de bleu coton, 30 g d'acide lactique.

C'est le colorant idéal pour la mise en évidence des ornementations sporales de la plupart des discomycètes. Colore également les parois cellulaires.

Bleu coton lactophénol / BC = 0,5 g de bleu coton dissous dans 99,5 ml de lactophénol (en proportion égale de phénol, de glycérine, d'acide lactique et d'eau distillée).

Note : Les deux formules de bleu coton semblent indifféremment utilisables pour colorer les ornementations des ascospores et les parois cellulaires. Toutefois, le BC lactophénol donne des résultats aléatoires sur la dilatation des parois d'ascospores du genre *Cheilymenia* Boud. (MORAVEC, *viva voce*). Le BC lactophénol est particulièrement utilisé pour l'étude de la chair. De par la présence de phénol, ce colorant doit être utilisé avec précautions. L'utilisation du BC lactique devrait être préférée, bien que toutefois, dans certains cas, l'usage BC lactophénol donne de meilleurs résultats.

Bleu brillant de crésyl aqueux = 1 g de bleu de crésyl, 1 ml d'in-vadin ou de détergent vaisselle, dans 100 ml d'eau distillées.

Colore de bleu à violet certaines parois cellulaires et y compris d'ascospores. Colore plus ou moins les vacuoles et guttules contenues dans les hyphes, dans les paraphyses et dans les ascospores.

Les discomycètes dans la classification

Les discomycètes peuvent être définis, à part quelques exceptions, par la forme des fructifications qui, souvent, rappelle celle d'un disque, avec ou sans pied, et par le fait que la partie fertile, l'hyménium, se trouve en contact direct avec l'extérieur. La classe des *Discomycetes* n'est plus acceptée dans la classification moderne, cependant le nom « discomycètes », redevable à Fries, conserve sa valeur comme terme familier et par conséquent demeure très usité. Outre le fait qu'il soit utilisé depuis fort longtemps, il présente l'avantage de comprendre à la fois les espèces operculées et inoperculées. Dans la classification phylogénique, les « discomycètes » se situent dans le vaste embranchement (ou division) des *Ascomycota*, dans le sous-embranchement des *Pezizomycotina* (anciennement *Euascomycetes*), dans la classe des *Pezizomycetes* (anciennement *Discomycetes*) qui contient l'ordre des *Pezizales*, caractérisé par des asques le plus souvent operculés, et la classe des *Leotiomycetes*, qui contient notamment l'ordre des *Helotiales*, le plus grand ordre des « discomycètes », caractérisé par des asques inoperculés. On notera que les familles des *Orbiliaceae* et des *Geoglossaceae*, traditionnellement placées dans les *Helotiales*, ont été exclues de cet ordre. Ils font actuellement partie d'ordres nouveaux, celui des *Orbiliiales*, de la classe des *Orbiliomycetes* et respectivement des *Geoglossales*, de la classe des *Geoglossomycetes* (SCHOCH *et al.*, 2009).

DÉFINITION TAXINOMIQUE DES PEZIZALES

Ascoms en **apothécies** ou en *cléistothèces* (c'est-à-dire de forme plus ou moins sphérique et close), généralement grandes, souvent discoïdes, cupulées ou plus ou moins globuleuses, sessiles ou stipitées, de couleurs souvent vives, plus ou moins charnues, rarement sans chair. **Asques operculés**, unituniqués, le plus souvent cylindracés, s'ouvrant généralement par un opercule, plus rarement par simple fissure, parfois non déhiscent lorsque dans les cléistothèces, bleuissant ou non en présence de réactifs iodés. **Ascospores** souvent ellipsoïdales et symétriques, parfois sphériques, non septées, hyalines ou colorées, lisses ou ornementées. **Paraphyses** généralement présentes. **Chair** généralement stratifiée et tendre. **Stroma** rarement présent. **Anamorphes** parfois présents.

Saprophytes, parfois mycorrhiziens.

Plus de 1 680 espèces référencées.

DÉFINITION TAXINOMIQUE DES HELOTIALES

Ascoms en **apothécies**, généralement petites, souvent discoïdes, cupulées ou parfois convexes, sessiles ou stipitées, de couleurs souvent vives, glabres ou poilues. **Asques inoperculés**, unituniqués, cylindracés, unituniqués, soit à paroi simple, à pore ou appareil apical le plus souvent visible, bleuissant ou non en présence de réactifs iodés. **Ascospores** généralement petites, de formes variées, souvent asymétriques, ellipsoïdales, fusiformes, oblongues, cylindracées, etc., parfois sphériques, simples ou septées, souvent hyalines, lisses, rarement ornementées. **Paraphyses** présentes, de formes variées. **Chair** généralement stratifiée et tendre. **Stroma** présent ou absent. **Anamorphes** variés, assez souvent présents.

Saprophytes, parfois parasites.

Plus de 3 880 espèces référencées.

DÉFINITION TAXINOMIQUE DES GEOGLOSSALES

Ascoms dispersés ou grégaires, capités, stipités. **Stipe** cylindracé, noir, lisse à furfuracé. **Partie capitée** fertile, en forme de massue à cylindracée, impossible (ou difficile) à distinguer du stipe. **Hyménium** à surface noire, en continu du stipe au stade précoce du développement. **Asques** inoperculés, unituniqués, généralement octosporés, claviformes, à paroi mince, à pore apical bleuissant en présence de réactifs iodés. **Ascospores** allongées, hyalines à brun foncé, à noirâtres, septées à maturité. **Paraphyses** filiformes, hyalines à noirâtres.

Saprophytes (seulement ?). Terrestre, en général dans les lieux marécageux et recouverts de mousse. Cosmopolites.

Genre type *Geoglossum* Pers. Quelque 45 espèces référencées.

DÉFINITION TAXINOMIQUE DES ORBILIALES

Apothécies dispersées ou grégaires, sessiles, parfois stipitées, superficielles, parfois érompantes, le plus souvent inférieure à 1 mm de diamètre, rarement jusqu'à 2-4-(7) mm, jaunes, jaune orange, ocracées, roses à rougeâtres ou hyalines, rarement foncées, brun pourpre ou noir olivâtre. **Disque** variant de concave à plan, à convexe. **Marge** unie ou plus ou moins crénelée, parfois poilue. **Asques** contenant 8, mais aussi 16, 32, 64 ou 128 ascospores, unituniqués, cylindracés, à sommet tronqué ou arrondi, amincis à la base et sans crochet ou non amincis et avec des crochets, appareil apical absent ou distinct, non bleuissant en présence des réactifs iodés. **Hyménium** recouvert ou non d'un exsudat¹. **Ascospores** de forme très variée, de sphériques à ellipsoïdales, parfois fortement hétéropolaires, fusoides, aciculaires, droites à plus ou moins courbées, arquées, parfois septées à maturité, contenant généralement des corpuscules de forme variée, parfois unipolaires, non persistants après la mort de l'ascospore. **Paraphyses** grêles, non ou souvent renflées au sommet, souvent brusquement renflées capitées, aussi

¹ Est repris ici le terme nouveau, préféré par BARAL (comm. pers.) dans sa future monographie des *Orbiliomycetes*, terme qui remplace, pour cette classe de champignons, ceux d'épithécium et de pseudoépithécium utilisés jusqu'à présent pour désigner la couche cireuse qui recouvre l'hyménium et qui, selon Baral, peut aussi recouvrir la surface de l'excipulum.

mammiformes ou lancéolées, de la même longueur que les asques, septées, simples ou fourchues, assez souvent anastomosées à la base. **Chair** à excipulum ectal pseudoparenchymateux (*textura globulosa*, *t. globulosa-angularis*, *t. angularis*, *t. prismatica*), non ou plus ou moins gélatifiée. **Stroma** absent. **Anamorphes** variés, à conidiogénèse holoblastiques², certains piégeant des nématodes.

Saprophytes. Sur bois, plantes herbacées, feuilles. Cosmopolites. Genre type *Orbilia* Fr. Quelque 450 espèces référencées.

Modes de reproduction (figures 1 et 2)

Il est très fréquent que les Ascomycètes aient recours à **deux modes de reproduction**. L'un sexué ou ascogène (asque), aussi appelé **téléomorphe** (après caryogamie et méiose). L'autre, asexué ou conidial (conidie), également appelé **anamorphe** (fig. 1, 2). Précédemment, ces modes de reproduction étaient désignés « stade parfait » et respectivement « stade imparfait ».

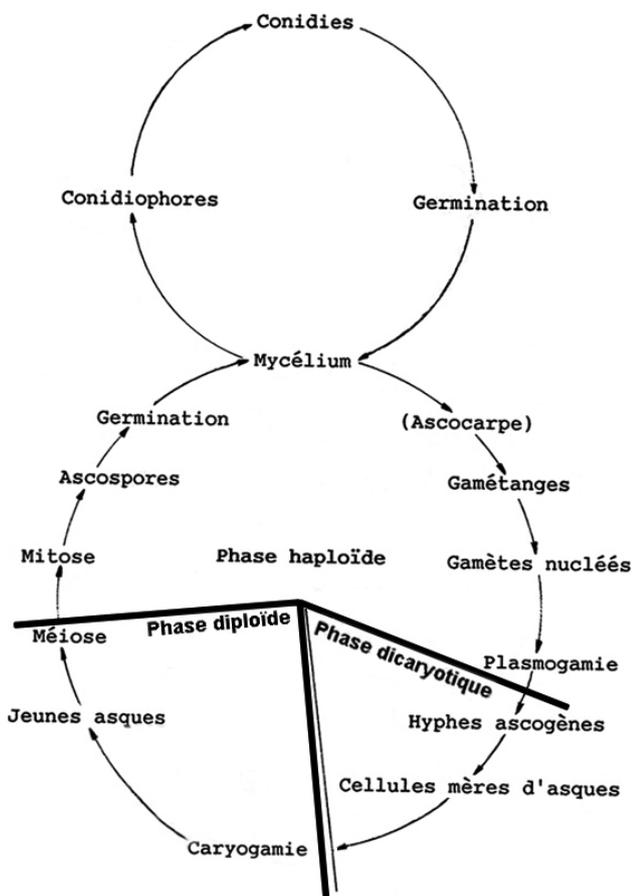


Figure 1 – Cycle de vie des *Pezizomycetidae* (d'après ALEXOPOULOS *et al.*, 1996)

Phase haploïde = durant laquelle les noyaux ne possèdent que la moitié des chromosomes (1n). Gamétanges = structures produisant les gamètes. Gamètes = cellules reproductrices (ascogonium et anthéridium) contenant de cellules haploïdes compatibles. Plasmogamie = (mariage) fusion des protoplasmes, alors formés de noyaux de signes opposés (+/-). Phase dicaryotique = durant laquelle les cellules contiennent deux noyaux de signes opposés. Caryogamie = fusion de deux noyaux (1n) qui débute la phase diploïde. Phase diploïde = durant laquelle les noyaux possèdent le double de chromosomes (2n) que les gamètes. Méiose = (réduction) division des cellules (2n) en cellules filles contenant la moitié des chromosomes de la cellule mère (1n). Mitose = division de cellules avec maintien du même nombre de chromosomes.

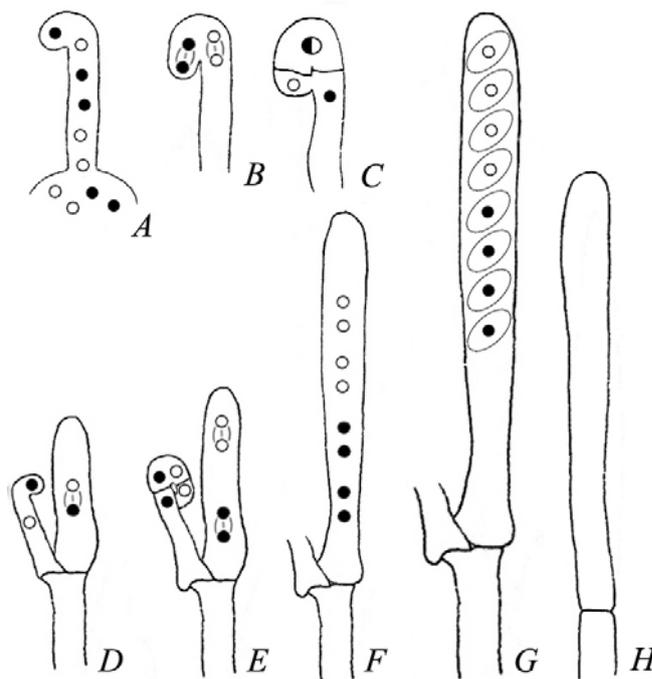


Figure 2 – Schéma de développement des asques

A-G, avec crochet, H, sans crochet: A) hyphes ascogènes issues de l'ascogonium ; B) fusion de deux noyaux dans le crochet ; C) présence des septa, créant un embryon d'asque et laissant les autres noyaux à l'arrière, et fusion des noyaux (= caryogamie) et début de la phase diploïde ; D) jeune asque dans lequel le noyau fusionné commence à se diviser (= méiose), formation d'un nouveau crochet avec le même processus que le premier asque ; E) deuxième division de noyau (méiose) ; F) division des quatre noyaux haploïdes (= mitose) ; G) Ascospores formées ; H) hyphes ascogènes (peut être uni ou binucléée) avec un unique septum, surmonté de l'asque. Dessins : R. Dougoud.

Le mode asexué est le plus favorable à la propagation et à la dissémination de nombreuses espèces. Cette forme de reproduction peut en effet se répéter en cours de saisons et produire ainsi une multitude de **conidies** (fig. 3, 4). Ce moyen de reproduction présente l'avantage, après germination des conidies, de pouvoir former directement des mycéliums susceptibles de produire des téléomorphes, alors que la formation des téléomorphes, avec production d'ascospores, n'a généralement lieu qu'une fois par an, et que le mycélium susceptible de produire d'autres téléomorphes se forme, hormis chez quelques espèces autofertiles, qu'après l'union d'hyphes issues d'ascospores germées et compatibles.

Parmi les discomycètes, il semble que les formes conidiennes soient plus fréquentes — ou connues — chez les *Helotiales* que chez les *Pezizales*. Il est toutefois assez rare de les trouver dans la nature, c'est pourquoi elles sont étudiées en laboratoire, à partir de cultures. Les conidies sont généralement produites sur ou à l'intérieur de structures spécialisées, à hyphes multiples, que sont les **conidiomes**, ou sur des hyphes simples ou ramifiées, les **conidiophores**. Certaines conidies sont formées au sommet, d'une colonne formée d'hyphes parallèles ou intriquées, à sommet plus ou moins globuleux, ou simplement sur son pourtour. Ce type de conidiomes, les **synnemata** (sing. synnema), aussi nommées corémies, sont parfois visibles à l'œil nu (fig. 3). Dans certains cas, les conidies se forment par segmentations d'hyphes et prennent alors le nom d'**arthrospores**. Dans d'autres cas, elles naissent aux extrémités de phialides, sortes de bouteilles microscopiques. Le développement d'autres types d'anamorphes est concentré en structures fructifères, les **spo-**

² Blastique, qualifie une des deux sortes de conidiogénèses. Holoblastique : *holo*, tout entier + *blastique* = dont la paroi intérieure et extérieure de la cloison de l'hyphes conidiogène contribuent à la formation de la conidie. Entéroblastique : *entéro*, qui est dedans + *blastique* = dont les conidies sont issues de la paroi interne de la cloison de l'hyphes conidiogène.



Figure 3 – Conidiophores et conidiomes

De gauche à droite : conidiophores de type *Botrytis*, croissant associés aux espèces du genre *Botryotinia* ; conidiomes de *Dendrostilbella prasinula* avec son téléomorphe, *Claussenomyces prasinulus* ; *conidiome de *Symphyosira* (à droite) avec son téléomorphe, *Symphyosirinia chaerophylli*, sur graines de *Chaerophyllum*. Photos : R. Dougoud et *M. Hairaud.

rodochies, alors que d'autres types sont confinés à l'intérieur de corps sphériques recouverts d'une membrane, les **pycnides**, ou encore à l'intérieur de **locules**, qui sont de petites logettes à parois internes stromatisées. Parmi les formes de reproduction asexuées, il faut aussi citer les **chlamydospores** qui naissent autour d'une paroi épaisse, à l'intérieur de sections d'hyphes mycéliennes ou elles peuvent former de courtes chaînes. Si des téléomorphes peuvent produire des anamorphes aboutissant à la formation de mycéliums, certains téléomorphes engendrent également d'autres formes asexuées, les microconidies, qui ne germent pas, mais qu'on suppose jouer le rôle de spermaties, c'est-à-dire d'organes mâles fécondateurs. Ces conidies se rencontrent notamment dans la famille des *Sclerotiniaceae* où elles se produisent, en culture, sur le mycélium, sur les sclérotes et les stromas, par l'intermédiaire des ascospores encore dans les asques ou retombées et souvent germées sur la surface de l'hyménium (fig. 4). *Botrytis*, *Symphyosira* et *Dendrostilbella prasinula* sont des anamorphes que l'on peut assez facilement rencontrer dans la nature. La première forme de minuscules buissons blanchâtres, le plus souvent à proximité des apothécies, par exemple de *Botryotinia* Whetzel, la deuxième dresse de courtes tiges pâles, à têtes arrondies, très proche du téléomorphe, *Claussenomyces prasinulus* (P. Karst.) Korf & Abawi, la troisième ressemble à un rivet à tête hémisphérique, de couleur rose, que l'on peut trouver à côté des espèces du genre *Symphyosirinia* E.A. Ellis (fig. 3). On trouve assez souvent sur l'hyménium très mature de *Sarcoscypha austriaca* (Beck ex Sacc.) Boud., les conidies du type *Molliardiomyces*, issues des ascospores germées. DOUGOUD & MORAVEC (1995), ont observé sur l'hyménium de trois récoltes de *Peziza acroornata*, l'anamorphe de type *Oedocephalum*, formé sur des ascospores germées (fig. 4). Typique de nombreuses espèces de *Peziza*, cette forme conidienne ne semble, jusqu'à cette date, jamais avoir été observée in

situ, mais uniquement à partir de culture. Les formes conidiennes ont une valeur taxinomique assez relative, tout au plus, d'après BERTHET (1964b), permettent-elles de confirmer l'homogénéité — déjà attestée par d'autres caractères — de certains groupes...

Mycélium, sclérote et stroma (figure 5)

Le **mycélium** est constitué de filaments microscopiques, cylindriques, ramifiés et divisés par des cloisons transversales, les **septa** (sing. septum) pourvus d'un pore centrale par lequel se font les échanges intercellulaires. Chaque segment contenant un à plusieurs noyaux. Étudié en laboratoire, le mycélium apporte des informations importantes: couleur, forme des hyphes, épaisseur des parois et des cloisons, modes et rapidité de croissance, formation de bulbilles ou de microsclérotés, entre autres. Le mycologue amateur est le plus souvent privé de moyens de mise en culture et de ce fait ne peut tirer profit de ces caractères. Tout au plus, le mycélium permet-il de deviner, dans de rares cas, par la coloration du substrat qu'il teinte, la présence du thalle de quelques espèces du genre *Chlorociboria* Seaver ex Ramamurthi, Korf & Batra et de *Aeruginoscyphus sericeus* (Alb. & Schwein.) Dougoud, notamment. Si, dans la très grande majorité des genres, le mycélium se propage de manière invisible sur ou dans le substrat, il arrive qu'à un stade de son développement, il s'organise en tissu fongique compact, véritable **plectenchyme**, formant des **stromas**, qui sont de réelles réserves de survie sur lesquelles croissent, isolées ou par plusieurs exemplaires, les apothécies. Les stromas sont constitués d'une médulla d'hyphes hyalines, entourées de cellules mélanisées formant une mince en-

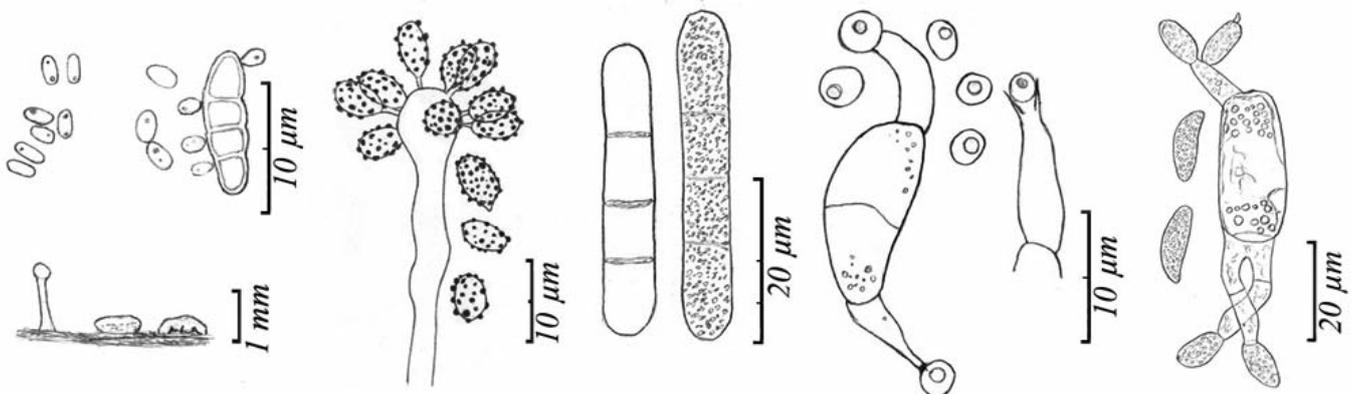


Figure 4 – Conidiophores et conidies

De gauche à droite : *Dendrostilbella prasinula* avec, ses conidies en dessus et une ascospore entourée des conidies en formation et libres. Conidiophore issu d'une ascospore germée et conidies verruqueuses du type *Oedocephalum*. Conidies du type *Symphyosira*. Conidies ou microconidies du type *Sclerotium*, issues d'une ascospore germée. Conidie du type *Molliardiomyces* issues des germes d'une ascospore. Dessins : R. Dougoud.

veloppe. Le mycologue WHETZEL (1945) reconnaît deux types de stromas :

1) Le **stroma substratique**, formé d'un stroma indéfini, constitué d'une médulla de tissu de l'hôte pénétré par les hyphes, et d'une pellicule noire recouvrant une plus petite portion de la surface stromatisée. En outre, à l'intérieur de certains stromas, sous la pellicule mélanisée, peuvent se former de petits sclérotés, nommés sclérotules.

2) Le **stroma sclérotique**, à stroma défini, de forme tuberculoïde à cylindracée, est constitué d'une médulla blanche ou parfois rose,

genres relativement communs. Bien que généralement présent, il peut arriver que le subiculum soit peu abondant, qu'il ait déjà disparu ou fasse défaut. La présence d'un subiculum doit être vérifiée à la loupe. Il peut en effet passer facilement inaperçu, surtout lorsque sa couleur se confond avec celle du substrat. Afin de se familiariser avec ce caractère, on peut conseiller de rechercher *Mollisia retincola* (Rabenh.) P. Karst. et *M. hydrophila* (P. Karst.) Sacc., espèces communes qui croissent sur tiges de roseaux (*Phragmites australis*) et dont le subiculum foncé contraste avec la couleur de la tige (fig. 6).

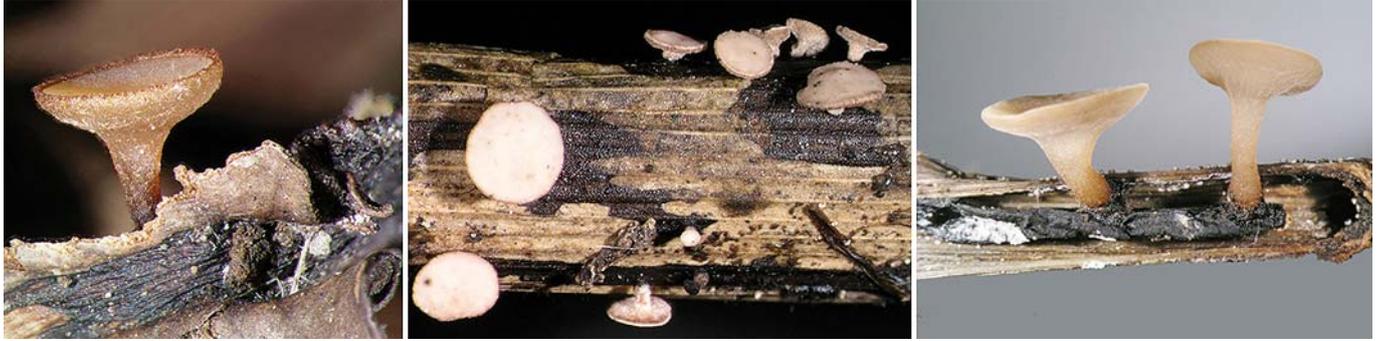


Figure 5 – Sclérote et stroma

De gauche à droite : stroma substratique de *Rutstroemia sydowiana* (Rehm) W.L. White et de « *Rutstroemia* » *lindaviana* (Kirschst.) Dennis ; stroma sclérotique de *Botryotinia ranunculi* Hennebert & J.W. Groves, à l'intérieur de la tige de *Ranunculus aconitifolius*, montrant, également à gauche et en blanc, la médulla. Photos : R. Dougoud.

enveloppée d'une pellicule noire. Les stromas se forment soit à l'extérieur de la plante parasitée, comme c'est le cas des genres *Sclerotinia* Fuckel et *Dumontinia* Kohn ou à l'intérieur de la plante hôte, comme par exemple dans les genres *Myriosclerotinia* Buchwald et *Botriotinia* Whetzel (fig. 5). La forme et la taille des sclérotés, de même que la couleur de la médulla sont des caractères à ne pas négliger. Il en est de même de leurs caractères microscopiques.

Le subiculum (figures 6)

Le **subiculum** est constitué d'hyphes plus ou moins denses et abondantes, situées à la surface du substrat. C'est sur ou parmi ces hyphes que croissent les apothécies (fig. 6). La couleur des hyphes peut être différente, généralement brun noir ou blanche, et leurs parois plus ou moins épaisses selon les genres. La présence d'un subiculum se rencontre chez plusieurs genres de discomycètes inoperculés et operculés, comme chez *Eriopezia* (Sacc.) Rehm, *Arachnopezia* Fuckel et *Pyronema* Carus, pour ne citer que des

Les apothécies (figures 7, 8 et 9)

Chez les discomycètes, les sporophores portent le nom d'**apothécies**. Ce nom définit les fructifications dont la partie fertile est rapidement ouverte à l'extérieur. **Ascome** et **ascocarpe** sont des termes généraux qui permettent de désigner les diverses formes de fructifications d'ascomyètes. Les apothécies ont le plus souvent la forme d'un disque ou d'un coussin, ou encore celle d'une coupe au bord plus ou moins relevé et régulier, portée ou non par un stipe ou pied. Mais on trouve aussi des fructifications clavées et certaines autres, toutes stipitées, en forme de selle, de dé à coudre, d'éponge, de spatule, de mitre, etc. Les couleurs qu'elles arborent sont le plus souvent vives, parfois même éclatantes, plus rarement ternes ou noires (fig. 7).

Les apothécies forment souvent des structures minces, composées de trois couches distinctes que sont 1) l'**hyménium**, partie fertile composée d'asques et de paraphyses, 2) l'**hypothécium** ou **sous-hyménium**, à l'intérieur duquel naissent les éléments qui forment l'hyménium, et 3) l'**excipulum**, médullaire et ectal, qui com-

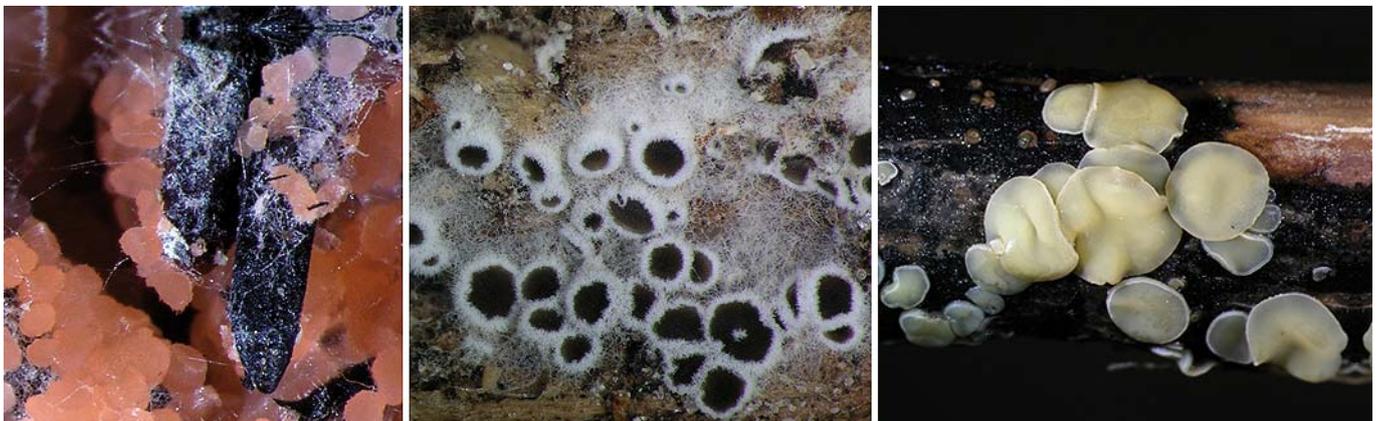


Figure 6 – Subiculum

De gauche à droite : *Pyronema omphalodes* (Bull.) Fuckel ; *Eriopezia caesia* (Pers.) Rehm ; *Mollisia retincola* (Rabenh.) P. Karst. Photos : R. Dougoud.



Figure 7 – Apothécies, exemples de formes et de couleurs

Du haut et de droite à gauche : *Gyromitra infula* (Schaeff.) Quél. ; *Bryoglossum gracile* (P. Karst.) Redhead ; *Hymenoscyphus ombrophilaformis* Svrček ; *Hymenoscyphus pseudoalbidus* Queloz, Grünig, Berndt, T. Kowalski, T.N. Sieber & Holden. ; *Helvella lacunosa* Afzel. ; *Ciboria batschiana* (Zopf) N.F. Buchw. ; *Peziza megalochondra* (Le Gal) Donadini ; **Terfezia boudieri* Chatin ; *Plectania nigrella* (Pers.) Fuckel ; *Albotricha albotestacea* (Desm.) Raitv. ; *Spathularia flavida* Pers. ; *Trichoglossum hirsutum* (Pers.) Boud. ; *Dasyscyphella crystallina* (Fuckel) Raitv. ; *Scutellinia minor* (Velen.) Svrček ; *Morchella deliciosa* Fr.
Photos : R. Dougoud et *V. Ruiz-Badanelli.

pose la chair et forme le réceptacle (fig. 8). Selon les espèces, le stipe est plus ou moins différencié de la partie fertile. De forme générale cylindrique, il s'évase plus ou moins sous le réceptacle. Les stipes peuvent être réguliers et lisses à plus ou moins comprimés ou sillonnés, plus ou moins furfuracés ou recouverts de poils de longueur variable, généralement hyalins et non raides. La longueur des pieds peut varier en fonction du lieu de croissance et des espèces considérées. On citera par exemple les espèces du genre *Ciboria* Fuckel et *Sclerotinia* Fuckel, qui allongent considérablement leur stipe lorsqu'elles recherchent de la lumière, il s'agit de phototropisme. On remarquera aussi, chez *Rutstroemia bulgarioides* (Rabenh.) P. Karst., espèce à croissance grégaire, sur les cônes d'épicéa, que les stipes des exemplaires qui se trouvent sur la partie supérieure des cônes sont courts, alors que les stipes sont d'autant plus longs que les ascomes ont poussé plus bas, sur les côtés. Si le plus souvent les stipes se forment à la surface du substrat, il arrive, comme dans le genre *Sowerbyella* Nannf. et chez certains inoperculés, qu'ils y soient partiellement enfoncés.

Les apothécies des discomycètes operculés sont le plus souvent épigées, mais toutes ne se développent pas à la surface du substrat, ceci à l'exemple du genre *Tuber* dont les ascomes sont hypogés et donc entièrement souterrains. D'autres disciales, comme *Sarcos-*

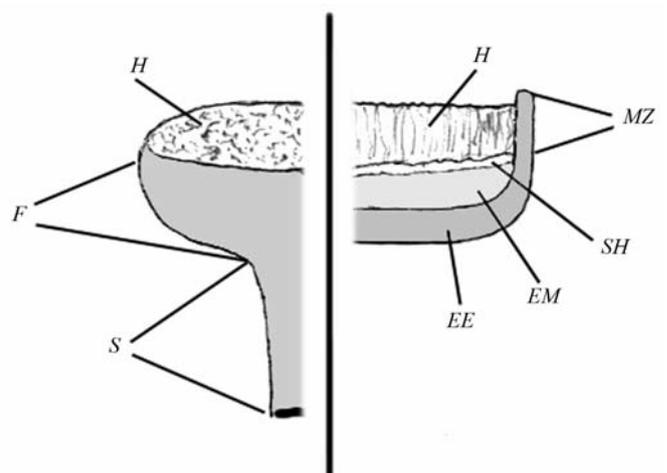


Figure 8 – Apothécies schématisées et coupe

À gauche, stipitée : H) hyménium ; F) flanc du réceptacle ; S) stipe.
À droite, sessile et en coupe : H) hyménium ; MZ) marge et zone de la marge ; SH) sous-hyménium ; EM) excipulum médullaire ; EE) excipulum ectal.
Dessins : R. Dougoud.



Figure 9 – Mode de croissance

De gauche à droite : semi-épigée de *Geopora cooperi* Harkn. ; érompant de « *Rustroemia* » *lindaviana* (Kirschst.) Dennis et de *Pyrenopeziza petiolaris* Masee. Photos : R. Dougoud.

phaera coronaria (Jacq.) J. Schröt. et les espèces du genre *Geopora* Harkness (fig. 9) se développent partiellement sous la surface du sol. *Peziza ammophila* Durrieu & Montagne et *P. pseudoammophila* M. Bon ex Donadini, sont aussi considérées comme des espèces semi-épigées ou semi-hypogées. Chez les discomycètes inoperculés, le terme érompant qualifie les apothécies dont le développement initial se fait à l'intérieur du substrat, mais qui finissent par déchirer ou le faire éclater, afin de poursuivre leur développement en surface. Définir qu'une espèce est érompante n'est pas toujours aisé. Pour y parvenir, on observe sous la loupe si nécessaire et si possible à différents stades de croissance, les abords immédiats et la base des ascomes, où généralement et selon le type de fibres dont est composé l'épiderme de la plante hôte, se trouvent des esquilles ou de simples déchirures aux bords plus ou moins redressés ou repoussés (fig. 9). Heureusement ces espèces sont le plus souvent grégaires, ce qui permet généralement de trouver ce que l'on recherche.

L'apothécie est susceptible de modifier sa morphologie, son aspect général, en cours de croissance. Cette évolution morphologique fait généralement l'objet d'une description. On trouvera, par exemple : « Apothécie hémisphérique à l'état jeune, puis cupuliforme à étalée ... ». En effet et hormis sa dimension, la forme de l'apothécie varie généralement au cours de la croissance. Cette évolution progressive de forme est surtout remarquable sur des espèces cupulées ou plus ou moins planes, portées ou non par un pied. Mais elle concerne aussi, et pour les mêmes motifs, avec cependant des conséquences un peu distinctes, mais faciles à extrapoler, d'autres formes d'ascomes, à l'image de celle selliforme du genre *Helvella* L. En se développant, l'apothécie a une tendance à s'ouvrir, à évoluer de la forme concave à étalée, à convexe, ou de la forme plane vers celle convexe, avec parfois même des déformations de l'apothécie, qui devient ondulée à lobée. Mais pourquoi cette évolution ? Elle est surtout liée aux importantes différences de structures cellulaires et de modes de croissances existant entre la chair d'une part et l'hyménium d'autre part. Si la chair qui supporte l'hyménium peut continuer de croître, elle devient à un certain moment moins rapide que celle de l'hyménium, des asques en particulier. Ceux-ci d'abord absents, deviennent de plus en plus nombreux et à la fois de plus en plus longs et volumineux à mesure de leur maturité. Ils exercent alors une force centrifuge sur le réceptacle qui, de ce fait, aboutit à une évolution plus ou moins marquée de la forme de l'apothécie.

La marge et sa région (figure 10)

On qualifie de marge, la partie plus ou moins élevée et différenciée qui borde l'hyménium des espèces généralement cupulées ou discoïdes. Elle est le plus souvent uniquement formée de cellules composant l'excipulum ectal, qui rejoignent ou dépassent la hauteur de l'hyménium. Chez certaines espèces, le dépassement peut

résulter de la stratégie de développement de l'hyménium, qui s'est développé plus longtemps en espace clos (fig. 11). Elle est dite excédante lorsqu'elle dépasse l'hyménium. Elle peut être unie, érodée ou plus ou moins profondément crénelée, mince ou épaisse, concolore à l'hyménium ou distinctement colorée. La marge et sa région peuvent porter des furfurations constituées de cellules plus ou moins distinctes de celles qu'elles recouvrent ou être ornées de poils qui, souvent, ne se révèlent que sous la loupe ou sous l'objectif du microscope. Les cellules qui composent la marge peuvent, et c'est assez souvent le cas, être différentes de celles qui sont en dessous. Cette différenciation peut, le cas échéant, déjà se remarquer sur les cellules qui composent la zone périhyméniale (fig. 10). Elles peuvent être plus allongées, plus renflées, plus petites, plus colorées, etc. Un caractère particulier et rare, est la présence de cellules piliformes sur la face interne de la marge, par ailleurs élevée, des espèces du genre *Solenopezia* Sacc. Des cellules assez similaires ont été mises en évidence DOUGOUD *et al.* (2012) chez *Pirottaea trichostoma* (Kisch.) E. Müll. & Arx (pour l'observation des éléments composant la marge, voir dans le chapitre consacré à l'excipulum, sous « Pratique des coupes », p. 83).

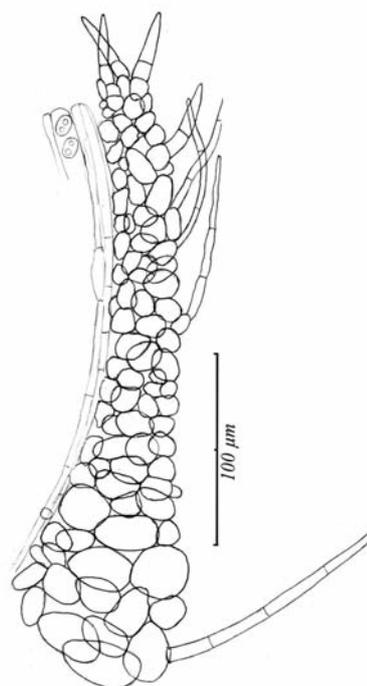


Figure 10 – Marge et sa région

Vue en coupe de *Trichophaea contradicata* (Seaver) H. J. Larsen. Dessin : R. Dougoud.

L'hyménium (figures 11 et 12)

L'hyménium est la couche dans laquelle se trouvent les organes producteurs de spores. Chez les discomycètes, il se compose d'asques, anciennement nommés thèques, organes fertiles contenant les ascospores, et d'organes stériles, les paraphyses, ainsi que parfois de poils, particulièrement dans le genre *Trichoglossum* Boud. Hormis chez des espèces souterraines, à cléistothèces, comme les genres *Tuber* P. Micheli ex F.H. Wigg. et *Terfezia* (Tul. & C. Tul.) Tul. & C. Tul., dont l'hyménium est contenu dans des logettes incluses dans la chair, l'hyménium des discomycètes est externe, soit directement en contact avec l'extérieur, au moins dès le début de la maturité (fig. 11). Il tapisse l'intérieur des apothécies des espèces cupulées; il recouvre la partie supérieure des espèces disciformes, comme également les parties fructifères plus ou moins bien différenciées macroscopiquement de certaines espèces stipitées, non cupulées. Son développement varie et évolue selon les genres et les espèces. BRUMMELEN (1967) dans sa monographie des genres *Ascobolus* et *Saccobolus* détaille différentes phases intermédiaires de développement de l'hyménium et d'ascomes. Dans le tableau (fig. 11) ci-après, sont reproduites les phases de développement et les types d'ascomes de base. Invitation est faite à l'intéressé qui souhaite en savoir plus, d'aller consulter la publication référencée.

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Bien que généralement lisse, la surface de l'hyménium peut être granuleuse ou feutrée par la saillie des asques ou des paraphyses, ou encore par celles des poils, si l'hyménium en est pourvu. La surface peut aussi être veinée ou plissée, voire franchement interrompue par des côtes stériles, formant alors un ensemble de cupules juxtaposées, typique du genre *Morchella* Dill. ex Pers.

La couleur de l'hyménium est en règle générale la même que celle qui compose l'ensemble du réceptacle, mais elle y est souvent plus vive ou plus foncée. Ceci est le plus souvent dû aux pigments concentrés à l'intérieur des paraphyses. Sa couleur est également

influencée par d'autres éléments, tel que du gélin ou autres matières situés entre les asques et les paraphyses (c'est le cas chez de nombreux *Ascoboleae* et chez quelques *Peziza* (fig. 13 C), par les parois des asques et des paraphyses, par la couleur des ascospores, ou encore par des fragments de tissu ou de gélin épithécial, c'est-à-dire de particules fongiques plus ou moins colorées et nécrosées qui chaquent le plus souvent les paraphyses (fig. 13 L), mais qui peuvent également se trouver au sommet des asques.

L'hyménium est le plus souvent monochrome et conserve sa couleur d'origine jusqu'à la fin. Toutefois, notamment dans le genre *Peziza* Fr., certaines espèces présentent des teintes panachées qui peuvent s'estomper et finir par disparaître avec l'âge. C'est par exemple le cas de *Peziza michelii* (Boud.) Dennis, qui possède une couleur bleu violet bien remarquable dans son jeune âge, mais qui finit par disparaître totalement. Chez d'autres *Peziza*, ce sont des tons olivâtres qui peuvent apparaître ou disparaître. Dans de tels cas, l'opportunité de pouvoir observer des apothécies d'âges différents est utile, voire indispensable. Le degré d'hygrophanéité de la chair peut également influencer la couleur de l'hyménium de certaines espèces. Dans les genres *Ascobolus* Pers. et *Saccobolus* Boud., la couleur initiale de l'hyménium devient progressivement violette à noire sous l'influence des ascospores qui, d'abord hyalines, se colorent de violet, puis de brunâtre à pleine maturité. Un certain nombre d'espèces contiennent divers pigments caroténoïdes en suffisance, qui leur confère des couleurs qui vont du jaune orange pâle jusqu'à rouge écarlate. Mais il arrive occasionnellement que ces pigments fassent défaut. Il s'ensuit que les apothécies sont alors blanches ou quelquefois jaunes au lieu d'être rouge écarlate, comme assez souvent constaté chez les *Sarcoscypha* (Fr.) Boud. On peut qualifier ce phénomène de pseudoalbinisme. Il est certainement dû à une ou à des raisons endogènes qui gênent la synthèse des caroténoïdes ou seulement certains d'entre eux, comme chez les *Sarcoscypha* jaunes, ou, s'agissant d'espèces demeurées blanches, d'une inhibition totale ou quasi-totale de la synthèse. Cette hypothèse semble être confirmée, au moins en partie, par ARPIN (1969). En effet, chez des espèces normalement colorées de *S. coccinea*, cinq types de ca-

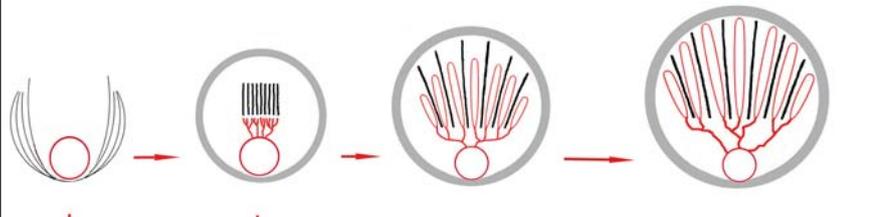
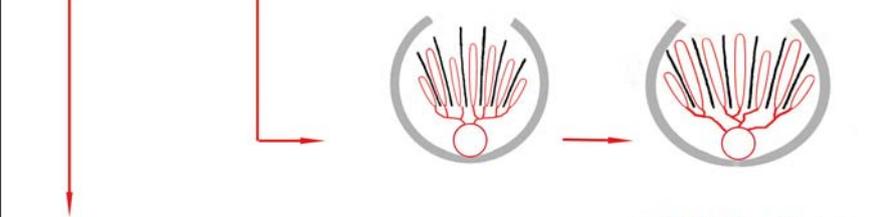
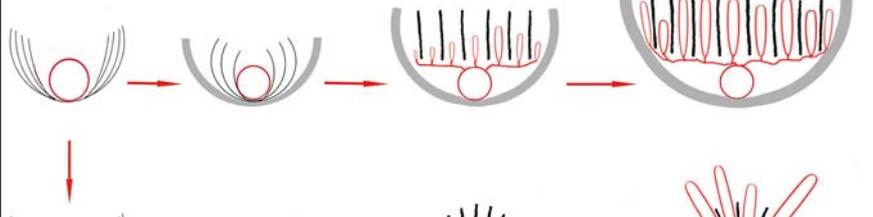
Modes de développement de l'hyménium	Types d'ascome
	<p>Ascome dont l'hyménium se développe entièrement en espace clos (= cléistohyménium), et forme une cléistosthèce.</p>
	<p>Ascome dont l'hyménium se développe d'abord en espace clos, puis s'ouvre en cours de maturité (= cléistohyménium partiel) et forme une apothécie.</p>
	<p>Ascome dont l'hyménium se développe entièrement ouvert (= gymnohyménium) et forme une apothécie.</p>
	<p>Ascome dont l'hyménium se développe entièrement ouvert (= gymnohyménium), mais ne forme pas d'apothécie</p>

Figure 11 – Hyménium

Tableau schématique et synthétique des phases de développement de l'hyménium et d'ascomes. Dessins : R. Dougoud.

roténoïdes ont été identifiés, dont une proportion de 25 % de β -carotène, alors que sur plusieurs *S. coccinea*, que l'auteur désigne « mutants » orange, la proportion de β -carotène augmente jusqu'à 76 % à 90 %, au dépend des autres, mais avec la présence de l'ordre quelques 10 % de torulène, non relevée sur les espèces normalement colorées. Chez *S. coccinea* « mutant » crème, l'auteur indique une présence très faible de β -carotène. Le terme de pseudo-(faux)-albinisme se justifie puisque seuls les pigments caroténoïdes sont concernés. On peut en effet constater, chez *Caloscypha fulgens* (Pers.) Boud., que le réceptacle conserve une couleur bleue — en lieu et place de la couleur verte, lorsque les pigments jaunes sont présents et s'entremêlent —, et que les poils, si les apothécies en sont pourvues, conservent leur pigmentation (fig. 12). Nous avons constaté (DOUGOUD, 1996) chez *Pithya cupressina* (Batch) Fuckel, puis par la suite chez d'autres discomycètes, que la quantité de caroténoïdes varie en fonction de l'exposition à la lumière. C'est ainsi que les apothécies d'une même espèce exposées en pleine lumière sont normalement à vivement colorées, alors que celles moins ou non exposées à la lumière, sont plus pâles, jusqu'à blanchâtres.

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Jusqu'ici nous avons traité l'aspect macroscopique de l'hyménium, soit son ensemble observé de dessus. Son étude plus détaillée se réalise à l'aide du microscope, à partir de coupes minces exécutées perpendiculairement à sa surface. Les coupes seront d'abord placées dans de l'eau distillée et, si cela est nécessaire, montées à froid dans des colorants histologiques. Les coupes permettront, si elles sont pratiquées à maturité, de mesurer la hauteur de l'hyménium, de comparer les longueurs des éléments : les asques dépassent-ils le sommet des paraphyses, ce qui est le cas des *Ascosporaceae* ou bien, comme dans certains genres de la famille des *Hyaloscyphaceae*, les paraphyses sont-elles plus longues que les asques (fig. 13 P) ? La longueur entre le sommet des asques et celui des paraphyses est parfois utilisée comme critère de détermination. La surface de l'hyménium des *Hyalorbilia* Baral & G. Marson et *Orbilina* Fr., est recouverte d'un **exsudat**, formée d'une couche cireuse recouvrant le sommet des asques et des paraphyses, mais pouvant aussi recouvrir l'excipulum. Cette couche, aussi appelée épithécium ou pseudo-épithécium est particulièrement mise en évidence en pratiquant des coupes, comme indiqué précédemment.

L'hyménium est donc un ensemble d'éléments à examiner en tant que tel. Pour étudier en détail les asques et les paraphyses, les coupes ne sont alors pas nécessaires. De simples prélèvements de fragments d'hyménium faits à l'aide d'une aiguille suffisent. On évitera toutefois, à moins que cela ne soit nécessaire, de prélever trop près de la marge. Il n'est en effet pas rare d'y trouver des paraphyses présentant des anomalies de formation et des dimensions d'asques différentes. Il faut en outre savoir que la formation des asques débute au centre de l'hyménium et qu'elle se poursuit en mouvement centrifuge. Les prélèvements, ou l'ensemble des apothécies pour les espèces de très petites tailles, sont placés dans le liquide d'observation et dissociés par de légères percussions sur le couvre-objet.

Les paraphyses (figures 13 et 14)

Les paraphyses sont des organes stériles faisant rarement défaut, comme dans les genres *Trichobolus* (Sacc.) Kimbr. & Cain et *Aparaphysaria* Spegazzini, mais elles peuvent être plus ou moins nombreuses. Elles se singularisent déjà au sein de l'hyménium par leur présence bien antérieure à celles des asques. Bien que leur forme, leur contenu et leur couleur puissent évoluer en cours de maturité,



Figure 12 – Apothécies dépourvues de pigments caroténoïdes

À gauche, *Anthracobia tristis* (E. Bommer, M. Rousseau & Sacc.) Boud., avec les poils bruns visibles sur les flancs (la couleur verte est due à la présence d'algues) ; à droite, **Caloscypha fulgens* (Pers.) Boud., avec le réceptacle bleu. Photos : R. Dougoud et * F. Consolini.

les paraphyses offrent suffisamment de caractéristiques fiables et de constance pour être non seulement utilisées à des fins de détermination d'espèces, mais aussi à caractériser des genres, tels les *Lachnum* Retzius, les *Psilachnum* Höhn., les *Orbilina* Fr., etc. et même des tribus.

Elles peuvent être linéaires, moniliformes, fusiformes, simples ou ramifiées, continues ou plus ou moins septées et parfois anastomosées. L'anastomose relie deux paraphyses (fig. 13, N), très généralement dans la moitié infère de leur longueur. Cette particularité s'observe assez fréquemment chez les *Sarcoscyphaceae*, les *Sarcosomataceae* et chez les *Orbiliales*, mais très occasionnellement ailleurs. Les **septa** (sing. septum) sont des cloisons transversales (fig. 13). Ils sont plus ou moins nombreux selon les espèces, voire les genres, et sont très généralement présents à plusieurs niveaux. Mais il paraît intéressant de signaler leur présence uniquement à la base, chez les espèces du genre *Aleurina* Masee. Lorsqu'elles sont présentes, les ramifications ou furcations se situent soit à différents niveaux soit seulement dans la région basale ou sommitale. C'est surtout à leur partie supérieure que se trouvent les particularités de formes et de couleurs. Leur contenu influence pour beaucoup la couleur de l'hyménium.

Leurs sommets peuvent être pointus ou arrondis, droits ou inclinés, courbés en crosse ou encore spiralés. Souvent le ou les derniers articles sont plus ou moins brusquement renflés ou parfois diverticulés. Certaines espèces possèdent des paraphyses reliées entre elles par des matières épithéciales souvent colorées ou ont leur sommet typiquement encapuchonné de fragments d'une matière colorée, probablement arrachée et emportée avec elles lors de leur croissance (fig. 13 L). On peut aussi relever, chez des *Orbiliales* la présence d'une fine pellicule cireuse qui recouvre non seulement le sommet des paraphyses, mais également le celui des asques et parfois l'excipulum.

DONADINI (1980) décrit, pour le genre *Peziza* Fr., l'aptitude des cellules de la chair et des paraphyses à évoluer de la forme cylindrique à celle moniliforme à piriforme globuleuse, et il nomme **fortoulisme** cette évolution. Il en distingue deux types :

a) Le fortoulisme **génotypique**, caractérisé par *P. varia* Hedw. : Fr., et dans une moindre mesure par *P. vesiculosa* Bull., aux paraphyses peu moniliformes dans la jeunesse, mais le devenant toutes vers la maturité, en particulier à la base.

b) Le fortoulisme **phénotypique** de *P. nivalis* (R. Heim & L. Rémy) M.M. Moser et de sa variété *fortoulia* (Donadini & Neville) Donadini qui résulte pour l'essentiel de conditions écologiques particulières (humidité très élevée du substrat et variation de la température) (fig. 13 J).

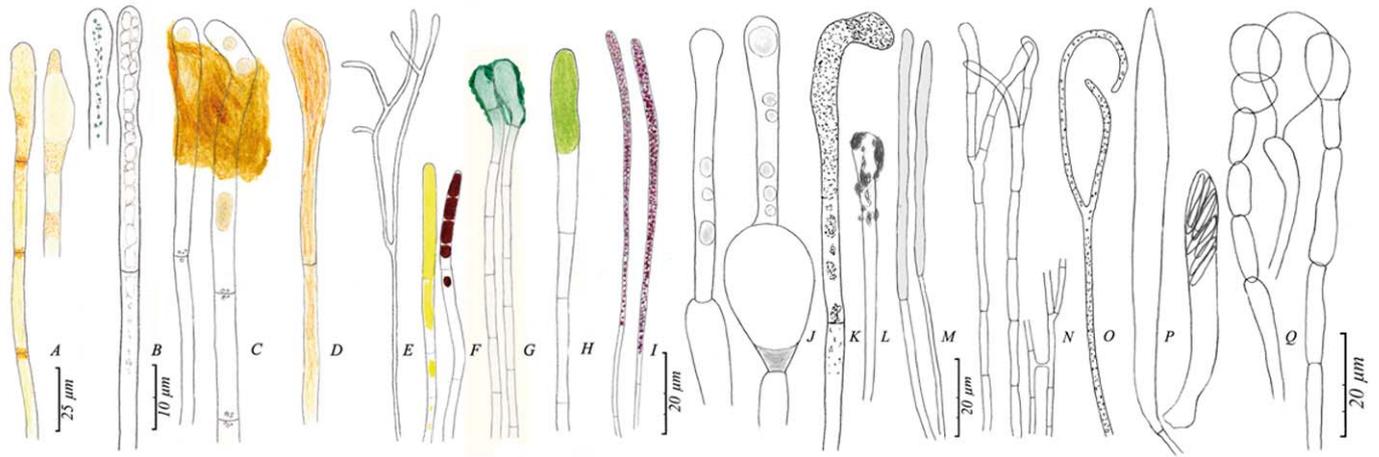


Figure 13 – Types de paraphyses

Parties supérieures ou *entières, de J à Q, dessinées en noir et blanc : A) *Cheilymenia raripila* (W. Phillips) Dennis ; B) *Aeruginoscyphus sericeus* (Alb. & Schwein.) Dougloud, celle de gauche, avec le protoplasme résorbé ; C) *Peziza depressa* Pers., reliées par une matière épithéliale ; D) *Scutellinia hyperborea* T. Schumach. ; E) *Claussenomyces prasinulus* (P. Karst.) Korf & Abawi ; F) *Calycellinaalniella* (Nyl.) Baral, celle de droite, dans le Melzer ; G) *Ploettnera exigua* (Niessl) Höhn. ; H) *Velutaria rufo-olivacea* (Alb. & Schwein.) Korf ; I) *Hymenoscyphus ombrophilaeformis* Svrček ; J) *Peziza nivalis* (R. Heim & L. Rémy) M.M. Moser ; K) *Peziza tenacella* W. Phillips ; L) *Trichophaea abundans* (P. Karst.) Boud. à sommet encapuchonné ; M) *Mollisia ventosa* P. Karst., avec le protoplasme résorbé dans la partie inférieure ; N) *Lasiobolus macrotrichus* Rea, avec une anastomose ; O) *Pulvinula convexella* (P. Karst.) Pfister ; P) *Lachnum nudipes* (Fueckel) Nannf., avec pour comparaison de longueur, un asque mature ; Q) *Geoglossum glabrum* Pers. Dessins : R. Dougloud.

La définition du fortoulisme génotypique doit cependant être reconsidérée, suite aux résultats de l'étude phylogénétique publiée par HANSEN *et al.* (2002) qui a conduit à synonymiser *Peziza cerea* Sowerby et *P. micropus* Pers., à *P. varia* (Hedw.) Fr., espèce surtout reconnue par le renflement des cellules de ses paraphyses. S'agissant du fortoulisme phénotypique, nous avons remarqué que certains *Peziza* étudiés sitôt après la récolte présentaient des paraphyses linéaires, mais que celles-ci devenaient quelque peu moniliformes après avoir séjourné plusieurs jours dans le réfrigérateur. Bien que conservant la majorité des discomycètes dans le réfrigérateur pour études ultérieures, ce phénomène n'a été constaté de façon certaine que chez certains *Peziza*. Cependant, nous avons pu observer, dès la récolte, ce genre de phénomène sur quelques rares espèces appartenant à d'autres genres.

Le protoplasme contenu dans les paraphyses est incolore ou variablement coloré. Il peut être vacuolaire et parfois d'aspect spumeux, ou lipidique et alors réfringent, emplissant totalement la paraphyse ou fragmenté en gouttelettes de tailles variées ou en granulations. Certaines paraphyses sont totalement remplies de protoplasme pigmenté, alors que chez d'autres, les pigments sont surtout situés vers le haut (fig. 13). On rencontre chez certaines espèces appartenant à plusieurs genres, mais notamment dans le genre *Hymenoscyphus* Gray, des paraphyses dont le protoplasme, lorsque libéré, s'oxyde. Cette oxydation se remarque par un changement de couleur, généralement rougeâtre et assez rapide, des endroits blessés. On constate presque toujours à un certain moment, qui correspond à la maturité de l'espèce ou en début de la post-maturité, que leur contenu a tendance à se fragmenter en amas ou à se concentrer en gouttelettes (fig. 13 B). Le protoplasme est alors en cours de résorption. Il peut avoir déjà disparu à la base, ce qui se traduit généralement par une diminution plus ou moins marquée ou brusque du diamètre de la paraphyse (fig. 13 M).

Leur observation se fait d'abord en milieu aqueux, avant d'utiliser les colorants et les réactifs microchimiques. Il peut arriver, malgré ce milieu jugé neutre, que surviennent des modifications plus ou moins rapides de l'aspect et de la couleur du protoplasme. Il est donc recommandé d'observer la préparation sitôt montée, de manière à pouvoir observer et relever ces éventuelles modifications. Le recours à la coloration est utilisé pour faciliter le repérage des paraphyses lorsqu'elles sont peu nombreuses ou peu visibles, pour mettre en évidence leurs cloisons, ou encore pour mieux affirmer leurs contours, pour en reproduire les dessins ou pour les photographier. Le pari et le protoplasme se colorent le plus souvent facilement et

plus ou moins intensément avec le rouge Congo SDS, la phloxine, le bleu coton ou encore le bleu brillant de crésyl. Certaines paraphyses laissent facilement apercevoir les corps de Woronin que sont ces corpuscules plus ou moins sphériques et réfringents, associés aux cloisons et à leur pore (fig. 13 C). Ces éléments ne sont toutefois pas exclusifs à ces cellules. Dans la famille des *Pyronemataceae*, plusieurs genres, dont les espèces sont colorées de jaune orange à rouge, *Scutellinia* (Cooke) Lambotte, *Coprobria* Boud., *Aleuria* Fuckel, etc., possèdent des paraphyses contenant des pigments orange, des **caroténoïdes**, qui virent au vert sous l'action des réactifs iodés ou en violet dans l'acide sulfurique. Les paraphyses des *Sarcoscypha* (Fr.) Boud. verdissent également en présence de ces réactifs. Chez les discomycètes inoperculés, RAITVIIR & GALÁN (1992) décrivent une espèce, *Lachnum cyanoparaphysatum* qui, comme son nom l'indique, possède des paraphyses dont les parois se colorent en bleu en présence de Melzer. HUHTINEN (1989) décrit, pour le genre *Phialina* Höhn., un pigment jaune devenant typiquement jaune d'or sous l'action de ce même réactif, alors que le pigment jaune de *Calycellinaalniella* (Nyl.) Baral et de *Phialina lutea* (Raschle) Raitv., se colore de brun plus ou moins foncé en présence des réactifs iodés. Enfin, pour en terminer avec les réactions chimiques, signalons encore celle du protoplasme des paraphyses de certaines espèces de *Mollisia* (Fr.) P. Karst. qui, de hyalin, vire au jaune plus ou moins vif en présence de KOH à 3 ou 5 %.

Il y a encore une particularité que les paraphyses, surtout, permettent de mettre en évidence. Il s'agit de la **carminophilie** ou coloration des noyaux cellulaires, en présence de carmin acétique. Cette coloration concerne les espèces d'un nombre restreint de genres de *Pezizales*, parmi lesquelles *Tarzetta* (Cke) Lambotte, *Hypotarzetta* Donadini, *Geopora* Harken. et *Leucoscypha* Boud., ce qui en augmente l'intérêt (fig. 14). Ce caractère ne semble pas avoir été régulièrement testé, ceci à l'image d'espèces des genres *Geopora* Harkn., *Leucoscypha* Boud. et *Wilcoxina* Yang & Korf (DOUGOUD, 2000 et 2002).

Les mensurations des paraphyses sont des paramètres utiles à la détermination. Bien que la longueur soit une donnée peu utilisable, elle a néanmoins permis à RAITVIIR (1970) notamment, et pour certains genres de *Hyaloscyphaceae*, de les utiliser à l'intérieur de clés de détermination comme critères pratiques de séparation de groupes d'espèces. HUHTINEN (1989) dans sa monographie des *Hyaloscypha* et genres alliés, est probablement le seul mycologue à avoir établi des données statistiques de la cellule terminale des paraphyses. Généralement, seul leur diamètre est utilisé. Certains au-

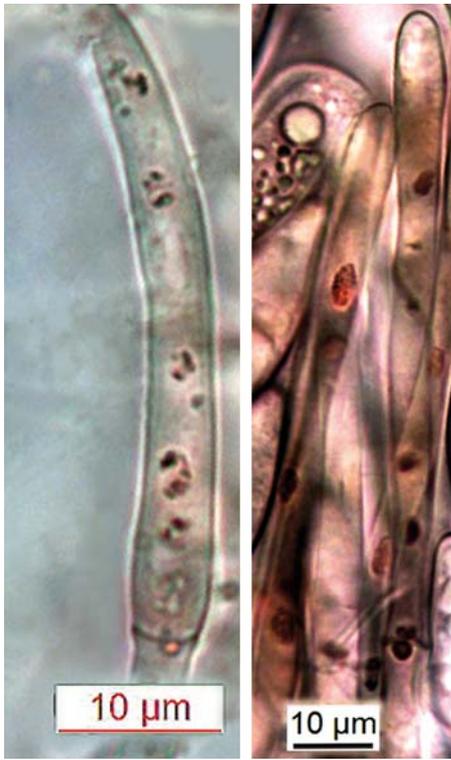


Figure 14 — Noyaux contenus dans des cellules de paraphyses, colorés par le carmin acétique,

De gauche à droite : *Geopora arenicola* (Lév.) Kers et *Rhodoscypha ovilla* (Peck) Dissing & Sivertsen. Photos V. Ruiz-Badanelli.

teurs donnent, avec raison, à la fois les diamètres des parties supérieures et inférieures, soit les dimensions minimales et maximales mesurées à la partie sommitale la plus large et respectivement la partie inférieure, plus étroite, qui présente une certaine linéarité. Lorsque les paraphyses sont moniliformes, ce sont les articles les plus renflés qui sont pris en considération (articles mesurant jusqu'à ...µm, ou de ...µm jusqu'à ...µm). Pour les paraphyses fusiformes, c'est l'endroit le plus large qui est pris en considération.

Les asques (figure 15 et 16)

Les **asques**, anciennement nommés thèques, caractérisent le vaste embranchement (ou division) des Ascomycètes. Ce nom a été proposé en 1817, par l'allemand NEES. Il désigne des sortes de sacs contenant généralement un nombre défini d'ascospores, le plus souvent 8, plus rarement 2-4-6-16-32, mais aussi jusqu'à 1000 et plus.

Chez les discomycètes, les asques sont **unituniqués**, c'est-à-dire composés d'une simple tunique ou paroi, qui est le terme usité. Celle-ci est généralement mince et hyaline, mais peut être parfois fuligineuse ou teintée de brun. Des asques à parois épaisses, jusqu'à 1,5–2 µm, se rencontrent parmi les *Sarcoscyphaceae* et *Sarcosomataceae*. La forme des asques varie de cylindracée à claviforme, voire à utriforme chez certains *Ascobolaceae*. Leur sommet peut être arrondi ou plus ou moins conique et parfois tronqué (fig. 15). Chez les operculés, ils tendent à former un S étiré, surtout visible sur les asques cylindracés. Cette particularité est peut-être due au crochet dangeardien dont ils sont issus, ainsi qu'au phototropisme auxquels ils répondent. La partie inférieure, parfois nommée pied, peut être courte et plus ou moins brusquement rétrécie ou franchement al-

longée et plus ou moins tortueuse, comme on peut souvent les observer dans les deux familles précitées.

Les asques sont issus d'hyphe ascogènes situées dans le sous-hyménium (fig. 8 et fig. 21). Leur ontogenèse revêt une importance systématique actuellement reconnue. Aussi, le type de formation de l'asque, respectivement la forme de sa base, figure dans chaque bonne et récente description d'espèce. C'est en 1943, que suite à ses observations, CHADEFAUD a proposé trois types d'éléments dangeardiens :

1) Le type **pleurorhynque**, le plus communément rencontré, caractérisé par la flexion à 180° de l'article subterminal de l'hyphe ascogène. C'est le crochet dangeardien, du nom de son découvreur, Dangeard³. Dans ce cas l'asque est délimité à sa base par deux septa, l'un issu de la cellule mère, l'autre à son bec ou à son anse latérale (fig. 2 C à G et fig. 15, 2, 3). Il arrive assez fréquemment que plusieurs crochets dangeardiens se superposent ou que des asques naissent de la base d'autres asques (fig. 2 et fig. 15, 3). On notera que les adjectifs originaux, que sont pleurorhynque et crochet dangeardien, permettant de désigner ce type de base d'asque, ont été supplantés au détriment de celui de « crochet » ;

2) Le type **aporhynque**, à article terminal binucléé ;

3) Le type **acrorhynque**, à article terminal uninucléé. Tous deux ne comportent ni bec ni anse, l'asque étant directement issu de la cellule proascale. Il n'y a alors qu'un seul septum à la base de l'asque, on parle d'asques sans crochet (fig. 2 H et fig. 15, 1).

On aura relevé que pour faire référence à l'un ou à l'autre de ces deux derniers types, il est indispensable de connaître la nature mono ou binucléée de l'hyphe ascogène. Ils sont très généralement désignés comme « sans crochet ». L'extrême base des asques détachés demeure généralement imprimée de la forme du type d'hyphe dont ils sont issus (fig. 14, 2 et 4, fig. 17, B et E), mais il arrive que des asques issus de crochets ne permettent pas cette observation. En conséquence et compte tenu de l'importance que revêt la présence ou l'absence de crochet pour la détermination, il est nécessaire de rechercher son éventuelle présence. On pratique soit à partir de coupes parallèles aux asques, soit par prélèvements profonds dans l'hyménium, à l'aide d'une aiguille. Les préparations sont ensuite montées dans un colorant, comme le rouge congo SDS ou celui qui convient le mieux, et dissociées par percussion. Il est important que les éléments de la préparation soient bien dissociés. La présence ou l'absence de crochet se recherche sur de jeunes asques, ceux dont le développement est proche de ce que montre la fig. 2 D, E et H. Le nombre d'asques à observer devra être suffisamment nombreux pour exclure que le crochet ne puisse être masqué par la position de l'asque ou qu'il puisse être confondu avec un autre élément. Les hyphes ascogènes, comme d'ailleurs les très jeunes asques, absorbent facilement les colorants ce qui facilite leur repérage, cependant le protoplasme contenu dans les cellules ascogènes disparaît assez rapidement.

Le sommet des asques dispose de mécanismes permettant leur déhiscence. Ce sont les appareils apicaux. Ceux-ci ont notamment été étudiés par CHADEFAUD (depuis 1942) à qui sont empruntées certaines indications. BOUDIER, de 1885 à 1907, a été le premier mycologue à utiliser le mode de déhiscence en systématique, séparant les discomycètes en deux groupes distincts, les operculés et les inoperculés, formant respectivement l'ordre des *Pezizales* et celui des *Helotiales*, qui incluait ceux, beaucoup plus récents, des *Orbiliales* et *Geoglossales*.

Les asques des operculés sont caractérisés par la présence d'un petit clapet sommital, l'opercule, facilement visible après déhiscence. Avant la déhiscence l'opercule est essentiellement constitué par la calotte apicale (fig. 15, 1 et 2b). Sous celle-ci se trouve la chambre sous-apicale, presque toujours prolongée par une sorte d'en-

³ C'est, en 1894, qu'il découvrit, chez *Peziza vesiculosa* Bull., à la fois que l'hyphe ascogène se recourbait en crochet et qu'il y avait fusion des noyaux. HARPER, en 1900, confirme cette formation d'asque et décrit la mitose. La méiose quant à elle, a été découverte, en entier, en 1765 déjà, par Horace-Bénédict de Saussure, à partir d'animalcules.

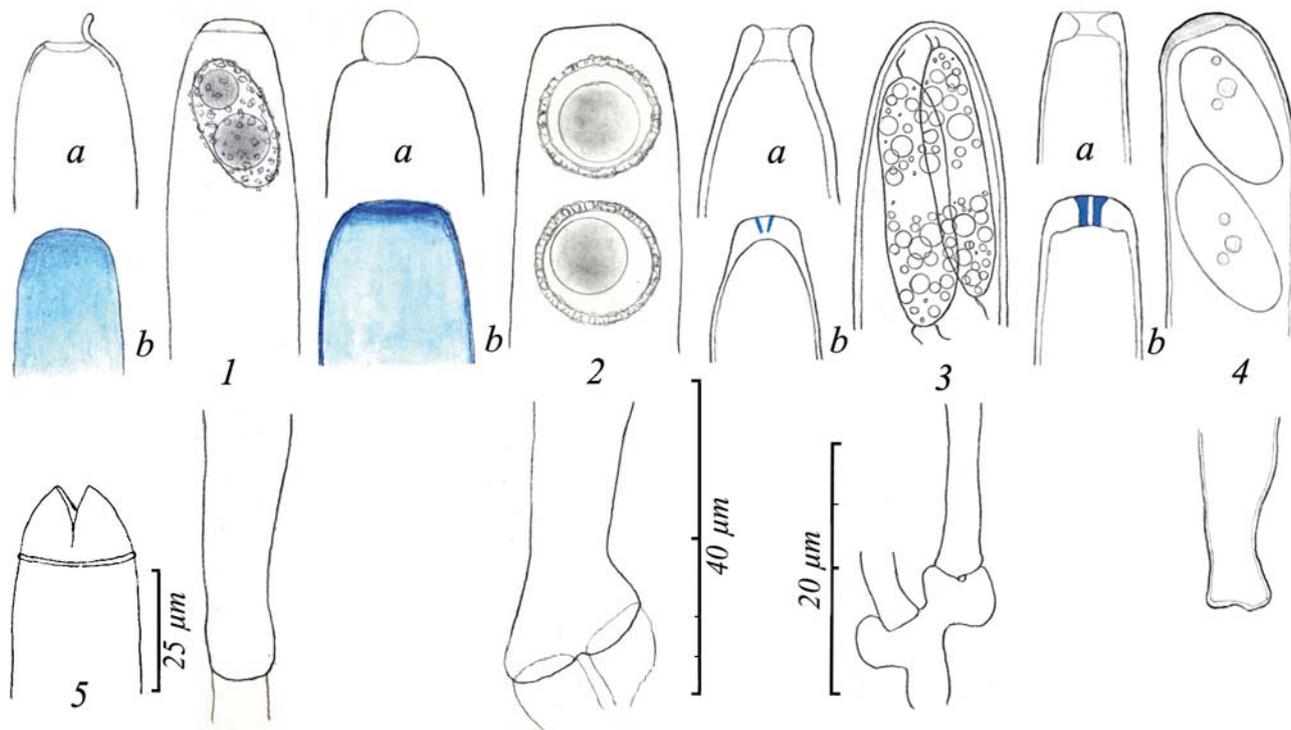


Figure – 15 Asques, sommets et bases

1) *Peziza succosella* (Le Gal & Romagn.) M.M. Moser ex Aviz.-Hersh. & Nemlich, a après déhiscence, b dans le MLZ, base sans crochet ; 2) *Plicariella scabrosa* (Cooke) Spooner, a-b idem à 1, base avec crochet ; 3) *Hymenoscyphus trichosporus* Dougoud, a après déhiscence, à foramen marginé, b, dans le MLZ, base avec crochets ; 4) *Dumontinia tuberosa* (Bull.) L.M. Kohn, a après déhiscence, à foramen imarginé, base avec l'empreinte du crochet ; 5) Sommet d'un asque de *Ascozonus* sp., après déhiscence, montrant la déchirure bilabiale et l'anneau sous apical. Dessins : R. Dougoud.

tonnoir membraneux et étiré en tractus plus ou moins long. Les espèces contenues dans la famille des *Sarcoscyphaceae* et des *Sarcosomataceae* possèdent des asques dont l'appareil apical est mixte. CHADEFAUD (1973) les dit paraoperculés et LE GAL (1946) suboperculés; ces asques possèdent un opercule, mais également des caractères propres aux inoperculés, comme l'anneau apical. Certains genres coprophiles de la famille des *Thelebolaceae*, que les études phylogénétiques ont permis de séparer de l'ordre des *Pezizales* et de placer dans le celui *Thelebolales*, ne possèdent pas d'opercule, la déhiscence apicale s'opérant par une fente bilabiale ou par déchirure irrégulière. Certains de ces asques sont pourvus d'un renflement annulaire typique situé juste en dessous de l'apex (fig. 15, 5).

Les asques des *Helotiales* disposent d'une chambre apicale plus distincte que celle des *Pezizales*. Ils possèdent un ou deux anneaux apicaux plus ou moins allongés en pendentifs, qui se perforent au centre. L'épaisseur des anneaux et la longueur des pendentifs, lorsque ces derniers sont présents, varient selon les genres et les espèces, ainsi que selon le degré de maturité. Ils se réduisent à maturité. La déhiscence s'opère par simple dilatation, formant alors un orifice, le **foramen**, par lequel les ascospores sont expulsées. Après la déhiscence, l'orifice subsiste. Selon le type d'appareil apical, la marge demeure convexe ou forme une collerette plus ou moins élevée, correspondant respectivement à un foramen **marginé** et à un foramen **imarginé** (fig. 15, 3a et 4a). Cette différenciation n'est toutefois guère décrite. Il arrive parfois, que l'appareil apical de certains inoperculés ne soit pas visible, comme chez *Encoeliopsis rhododendri* (Ces. ex De Not.) Nannf.

Certains asques, typiques de genres et d'espèces, subissent au sommet des réactions colorées, le plus souvent bleues, en présence de solutions iodées. Il s'agit là d'une caractéristique qui compte parmi les piliers fondamentaux de la taxinomie. Cette coloration concerne l'anneau apical chez les *Helotiales* et respectivement la calotte et une partie plus ou moins étendue de la paroi de l'asque chez les *Pezizales*. La réaction colorée est due à la présence d'amidon,

sous la forme d'hélices d'amylose. Elle peut être d'un bleu plus ou moins foncé, en raison de la concentration en amidon ou, chez certains inoperculés, mais cette fois selon la composition de l'amidon, être brun rouge ou rouge. Le KOH à 3-5 % (10 %), utilisé préalablement à l'utilisation des réactifs iodés, sert de catalyseur à la réaction et renforce souvent la coloration bleue, en même temps qu'il éclaircit la préparation et la rend plus « lisible ». Le prétraitement consiste à déposer le prélèvement dans une goutte de KOH préalablement placée sur une lame porte objet, puis, après avoir laissé agir quelques instants et avoir retiré entièrement le catalyseur, par simple capillarité, on le remplace par une goutte du réactif iodé souhaité ou par celui qui convient le mieux. Le prélèvement sera alors recouvert et dissocié par percussions sur le couvre objet avant observation.

Les colorations sont obtenues par l'action du réactif de Melzer (MLZ) ou par celle de la solution de Lugol (IKI). La solution antiseptique standardisée (iodée), vendue en pharmacie sous le nom de « bétadine », donne également des résultats acceptables à très bons, s'agissant de l'amyloïdie. La réaction bleue, la plus courante, est nommée **amyloïdie** ou aussi **euamyloïdie**, mais elles sont qualifiées d'amyloïdie ou d'euamyloïdie. Elle se produit sous l'action d'un réactif iodé, avec ou sans prétraitement au KOH. Cette réaction est généralement traduite par les abréviations MLZ + ou par les lettres I + (pour iode) et J + (pour *jodo caerulescentes*). S'il y a réaction en présence de Lugol, l'abréviation sera IKI +, suivi des lettres b ou bb, pour bleu ; rb, si la coloration est d'un rouge sale et bleue après prétraitement ; rr, si la coloration est franchement rouge. Ces indications complémentaires peuvent cependant varier selon les auteurs. L'indication de réaction des asques accompagnant toutes descriptions, la réaction négative ou **inamyloïdie**, ainsi que le réactif utilisé, sont indiqués accompagnés du signe noté « - ».

La réaction dite **hémiamyloïdie** (BARAL, 1987)⁴, se traduit par une coloration brun rouge ou rouge. Il y a hémiamyloïdie aux conditions : 1) que la coloration se produise **en présence de Lugol** et sans

⁴ Voir aussi <http://www.gbif-mycology.de/HostedSites/Baral/index.html>

prétraitement dans le KOH ; 2) que l'application directe du réactif de Melzer n'ait provoqué aucune réaction (inhibition due à l'hydrate de chloral contenu dans ce réactif) ; 3) que la réaction bleue soit obtenue par le Lugol ou le Melzer, après prétraitement au KOH. La réaction dite **dextrinoïde** provoquée par le Melzer, affiche une couleur quasi identique à la réaction hémiamyloïde, mais elle est convertible après utilisation du KOH, le chloral hydrate ne pouvant l'empêcher, mais au contraire, souvent la renforcer.

	inamyloïdie		hémiamyloïdie		euamyloïdie	
	IKI	MLZ	IKI	MLZ	IKI	MLZ
Avant KOH	-	-	rouge	-	bleu	bleu
Après KOH	-	-	bleu	bleu	bleu	bleu

Tableau 1 — Hémiamyloïdie

Le Lugol (IKI) permet une séparation très nette entre inamyloïde, hémiamyloïde et euamyloïde, lorsqu'il est appliqué à une préparation non prétraitée. Au contraire, le Melzer (MLZ) nécessite un prétraitement avec le KOH, dans le cas de l'hémiamyloïdie : ce réactif donne une réaction négative lorsqu'il est appliqué à une préparation non prétraitée. Selon BARAL (*op. cit.*)



Figure 16 — Réaction hémiamyloïde

Réaction hémiamyloïde de l'anneau apical de l'asque, chez *Elliottinia kernerii* (Wettst.) L.M. Kohn, en présence de Lugol, sans prétraitement. Photo : N. Van Vooren.

Chez les *Pezizales*, c'est essentiellement la calotte apicale qui se colore en bleu en présence des réactifs iodés. Toutefois, cette coloration s'étend généralement à l'ensemble de l'apex et plus rarement à l'asque entier. À l'intérieur de certains genres, les asques ne réagissent pas de manière franche. C'est ainsi que dans le genre *Pachyella* Boud. la réaction est diffuse, alors que chez les *Ascoboleae*, les asques de la majorité des espèces ne manifestent une amyloïdie que lorsqu'ils sont jeunes. VAN VOOREN (*comm. pers.*) a constaté que la réaction des asques de certaines récoltes de *Pachyella* est susceptible d'être plus franche en présence de Lugol, au lieu de Melzer, et indique une amyloïdie variable selon les espèces de *Pachyphloeus* Tul. & C. Tul. Il paraît encore important de signaler les rares cas où nous avons relevés une réaction négative, alors que les asques sont sensés réagir positivement. Il s'agit de « *Peziza* » *pseudanthracina* Donadini, *P. subisabellina* P. Blank, Häffner & Hohmeyer et *P. vesiculosa* Bull. Si chez cette dernière espèce le phénomène est rare, il est plus fréquent chez les deux premières.

La mensuration des asques, longueur et largeur, offre des informations importantes pour la détermination. Ils seront mesurés à maturité complète, avant la déhiscence et montés dans l'eau, seulement et si nécessaire, dans le Melzer, le bleu coton ou un autre co-

lorant, ceci en fonction de la méthode de travail choisie par les auteurs. De par la perte de la pression interne, les asques vides se contractent plus ou moins et par conséquent diminuent de longueur (par ex., - 20 % chez *Ciboria coryli* (Schellenb.) Buchwald, mais jusqu'à 25 % chez d'autres espèces) et de largeur, mais conservent le plus souvent leur forme générale. Dans ce cas leur longueur pourrait être utile à la détermination, mais elle n'est presque jamais indiquée. D'autres asques, assez typiques de certaines espèces, se collapent. Mesurer des asques matures n'est pas sans difficulté, surtout lorsqu'ils sont très grands, la déhiscence pouvant intervenir à chaque instant. Le Melzer et le bleu coton agissent généralement comme inhibiteur de la déhiscence, mais sont susceptibles, surtout le Melzer, d'agir sur leur taille. Le réactif ainsi que le colorant offrent cependant l'avantage de teinter, en plus des parois, le résidu de protoplasme demeuré à la base des asques non encore totalement matures, ce qui permet plus facilement de les exclure. Si nécessaire, on peut avoir recours au froid pour inhiber la déhiscence et faciliter les mesures d'asques en milieu aqueux, milieu à privilégier. Les champignons et l'eau sont placés au réfrigérateur et retirés juste avant de procéder aux prélèvements.

Sporulation et sporée

La **sporulation** est la conséquence de la déhiscence, le plus souvent simultanée, d'un nombre plus ou moins élevé d'asques. Cette simultanéité des décharges est parfois visible par un « nuage » d'ascospores s'élevant au-dessus de l'hyménium. Elle peut être également audible sur des espèces de grande taille. À maturité, les asques ont atteint leur taille maximale. Les pressions latérales qu'elles exercent mutuellement, conjuguées à celle qui règne à l'intérieur des asques sont alors maximales et la déhiscence peut survenir. La lumière, la chaleur, un courant d'air, sont les principaux facteurs naturels susceptibles de la provoquer. Une contraction de l'asque juste après l'ouverture sommitale se conjugue à la pression interne et aux pressions latérales pour projeter avec violence les ascospores au loin. La déhiscence peut aussi être successive. C'est notamment le cas pour la majorité des discales suboperculées, compris dans les *Sarcoscyphaceae* et des *Sarcosomataceae*, respectivement des genres *Sarcoscypha* (Fr.) Boud., *Pseudoplectania* Fuckel et *Urnula* Fr., pour ne nommer que les plus connus. La mise en évidence de la déhiscence successive chez les inoperculés est sans aucun doute plus difficile à mettre en évidence. Elle a été constatée DOUGOUD (2008) chez une espèce reviviscente, *Encoeliopsis rhododendri* (Ces. & De Not.) Nannf. Il est vraisemblable que d'autres inoperculés, par exemple dans le genre *Orbilia* Fr., aient ce genre de déhiscence.

On retiendra que les dimensions et, à quelques exceptions près — formation des guttules et nombre de noyaux —, que tous les caractères sporiques utiles à la détermination ne se manifestent totalement qu'à complète maturité. Il est donc nécessaire d'obtenir une sporée, ou pour le moins, lorsque cela n'est pas possible en raison de la petitesse des ascomes, d'avoir la certitude que les ascospores utilisées soient mûres. Il arrive toutefois fréquemment de récolter des champignons encore immatures ou qui ne sont qu'imparfaitement mûrs. Dans ce cas, il suffit de les conserver dans leur boîte jusqu'à maturité, en ayant soin de les maintenir dans un milieu suffisamment humide. Le temps nécessaire aux espèces pour atteindre leur maturité varie, selon le degré de maturité à la récolte et selon les espèces, de quelques jours à plusieurs semaines, le record appartenant aux espèces du genre *Discina* (Fr.) Fr. qui dépassent allègrement le mois.

Il est aisé d'obtenir une sporée à partir d'espèces de taille moyenne et grande, il suffit de placer un porte-objet au-dessus de l'hyménium et de souffler brièvement sur ce dernier. Si le champignon est mûr, les ascospores projetées s'y colleront en nombre et seront ainsi prêtes au montage. Pour des espèces de petite taille, heureusement souvent grégaires, ce qui augmente la probabilité

d'obtenir une sporée suffisante, il est préférable de placer un ou plusieurs couvre-objets côte à côte. Ici, l'utilisation de couvre-objets est préférable à celle de lames porte-objets pour des raisons pratiques de positionnement, d'encombrement et de poids. Pour des fructifications ayant séjourné au réfrigérateur, il est nécessaire d'attendre qu'elles se réchauffent, le froid jouant un rôle d'inhibiteur de la déhiscence. S'agissant de petites espèces, il est utile de lutter contre la dessiccation en les maintenant dans leur boîte; le simple effet d'en retirer le couvercle pouvant suffire à provoquer la sporulation, il est donc recommandé de recouvrir le ou les hyméniums de couvre-objets sitôt la boîte retirée du réfrigérateur. Ainsi récoltées, les ascospores sont prêtes pour l'observation ou la conservation en herbier. Chez les espèces dont la déhiscence des asques est successive, les ascospores se récoltent de la même manière, mais avec plus de patience. Le cas échéant, il conviendra de placer un ou plusieurs couvre-objets sur l'hyménium, tout en laissant l'espèce dans sa boîte et toujours dans une ambiance humide.

L'étude des ascospores à partir de sporées obtenues comme énoncé plus haut n'est guère possible, voire impossible, lorsque les ascomes sont épars ou très petits. Dans ces conditions, l'observation des ascospores n'est réalisable qu'à partir de prélèvements d'hyménium ou de l'apothécie entière. Cette pratique présente des inconvénients majeurs, celui de provoquer la décharge prématurée d'asques matures causée par les manipulations en cours de prélèvements et, dans la préparation, celui d'avoir des ascospores immatures issues d'asques brisés, coupés ou écrasés. Il y a toutefois une possibilité, bien que faillible, d'obtenir un nombre satisfaisant d'ascospores matures tout en atténuant les défauts relevés. Pour cela, il est indispensable que les champignons soient froids, à une température de 2-5°C, de manière à inhiber la déhiscence. Si la grandeur de l'ascome le permet encore, on pratique une coupe transverse correspondant au plus grand diamètre du champignon ou, si cela n'est plus possible, on le coupe en deux, en veillant toutefois à ce que l'épaisseur ne soit pas trop importante, les très petits ascomes étant, eux, prélevés entiers. On place le ou les prélèvements dans une grosse goutte d'eau froide préalablement déposée sur le porte-objet et on recouvre sans écraser. Puis on élimine l'excédent d'eau par capillarité, de manière à provoquer un courant destiné à emporter la majorité des ascospores issues d'asques rompus, et on observe. L'observation devrait montrer des asques encore pleins et peu d'ascospores libres. Après quelques instants, si le champignon est mature, dès lors que la température s'élève et sous l'effet de la lumière du microscope, les asques se déchargeront progressivement et les ascospores s'accumuleront au-dessus d'eux.

Cette manière d'obtenir des ascospores matures est simple et généralement efficace. La difficulté réside surtout dans le choix d'apothécies jugées matures et peut-être, dans un premier temps, le fait de travailler sur de petits et même de très petits champignons. Il est bien sûr recommandé, sinon nécessaire, de travailler sous une loupe munie d'un éclairage froid, les prélèvements étant bien évidemment faits à partir d'exemplaires encore fixés à leur substrat.

Les ascospores (figures 17, 18, 19 et 20)

Les **ascospores** ou **spores** sont les cellules propagatrices, le terme ascospores devient de plus en plus usité par les auteurs modernes. Il indique de façon explicite les organes à l'intérieur desquelles elles se sont formées et d'où elles sont issues, les asques.

Avant de passer en revue chacun des caractères sporiques, il est nécessaire de traiter du mode de positionnement qu'elles adoptent à l'intérieur des asques. Ce caractère n'est pas à négliger, car assez typique et constant chez certains genres. Il l'est toutefois beaucoup plus au sein des espèces. La position des ascospores à l'intérieur des asques est fonction de la place qu'elles ont à leur disposition, soit de la largeur des asques.

Les ascospores sont dites **unisériées** ou **monostiques** lorsque, à l'intérieur de l'asque, leur alignement est simple. C'est par exemple

le cas des espèces du genre *Peziza* Fr. Elles sont dites **bisériées** ou encore **distiques**, lorsqu'elles forment deux rangs. C'est le cas de la majorité des espèces du genre *Lachnum* Retz. (syn. *Dasyscyphus sensu lato*), pour illustrer ce propos par un genre dont nombre d'espèces sont communes. On trouve très fréquemment, dans le genre *Ascobolus* Pers. et chez d'autres *Ascobolaceae*, des ascospores irrégulièrement bisériées, voire multisériées (fig. 17). Chez les espèces du genre *Saccobolus* Boud., les ascospores offrent la particularité d'être réunies en grappes, dont les schémas d'arrangement des ascospores varient selon les espèces ou les groupes d'espèces. Les ascospores étant retenues ensemble à la fois par le pigment pariétal et par une enveloppe gélatineuse entourant la grappe (fig. 17 E).

Le positionnement des ascospores à l'intérieur de l'asque peut changer en cours de croissance, mais ce sont surtout les ascospores qui évoluent et subissent des modifications pouvant être très importantes. Elles concernent non seulement leur dimension, mais également leur aspect. Il est donc impératif, pour éviter de s'exposer à des erreurs de détermination ou d'aboutir à des impasses, d'apprécier l'ensemble de leurs caractères à maturité complète, soit à partir de sporées, les montages se faisant d'abord en milieu aqueux, avant de passer aux colorants histologiques. Les ascospores présentent de multiples caractères distinctifs, fiables et particulièrement importants pour la détermination. L'appréciation de leur forme, de leur dimension, de leur couleur, de leurs ornements, la présence ou l'absence de guttule(s), la formation de bulles de gaz, l'épaisseur de la paroi (épaisse sur les ascospores immatures des *Ascobolaceae*, puis s'amincissant), la présence ou l'absence de cloison(s) sont autant de caractéristiques susceptibles de définir une espèce, un genre ou une famille.

Chez les *Pezizales*, la forme des ascospores varie de sphérique à subsphérique, d'ovoïde à ellipsoïdale et de fusôïde à naviculaire. On retrouve également ces formes chez les *Helotiales*, mais elles peuvent aussi être allantoïdes, aciculaires, bacillaires ou bacilliformes, filiformes, etc. (fig. 18). On remarquera que contrairement aux operculés, le contour optique des ascospores d'inoperculés est le plus souvent irrégulier et asymétrique. Les extrémités ou pôles peuvent être plus ou moins arrondis ou aigus, parfois tronqués, apiculés et parfois ciliés (fig. 19, E, F, G et 20 H) La majorité des discomycètes possèdent, observés sous le microscope, des ascospores à paroi et à protoplasme hyalin. Des couleurs jaunâtres, verdâtres, brunâtres

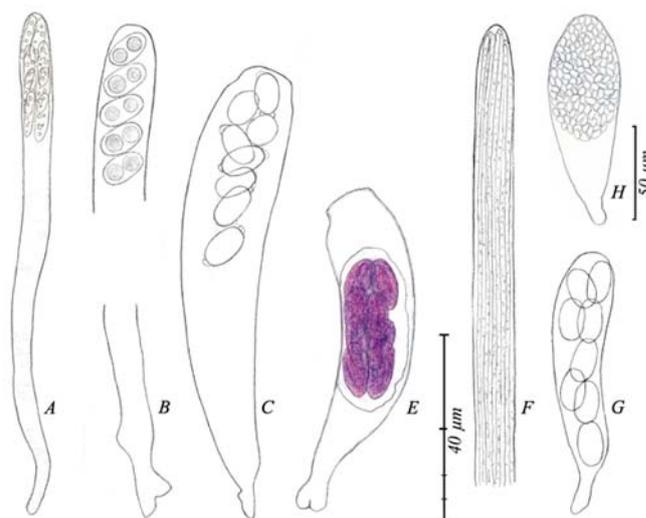


Figure 17 – Ascospores, divers modes d'arrangements dans les asques

A) bisériées, de *Bryoglossum gracile* (P. Karst.) Redhead ; B) unisériées (partie), de *Otidea tuomikoskii* Harmaja ; C) irrégulièrement bisériées, de *Lasiobolus diversisporus* (Fuckel) Sacc. ; E) reliées en grappe, de *Saccobolus minimus* Velen. ; F) filiformes (parties) de, *Vibrisea filispora* f. *boudieri* A. Sánchez & Korf; G) remplissant l'asque, de *Coprotus luteus* Kimbr., Luck-Allen & Cain H) multisériées (128) de *Thelebolus dubius* var. *lagopi* (Rea) Doveri. Dessins : R. Dougoud.

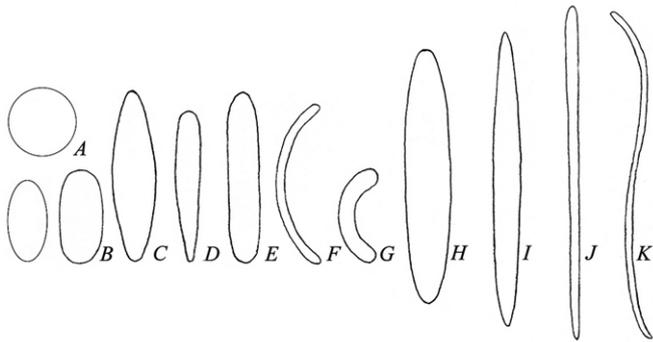


Figure 18 – Ascospores, formes de base

A) Sphérique ; B) Ellipsoïdale ; C) Fusiforme ; D) Clavée ; E) Cylindrique ; F-G) Allantoïde ou botuliforme ; H) Cylindracée-fusifforme ; I) Aciculaire ; J) Cylindrique-filiforme X) Filiforme. Dessins : R. Dougoud.

ou bleues sont plus rares. Les teintes roses à violettes, sont caractéristiques des genres *Ascobolus* Pers. et *Saccobolus* Boud.

L'ornementation sporale est constituée d'éléments en relief, de formes et de grandeurs variées, parfois colorés, que l'on observe à la surface de l'ascospore (fig. 19, D à L). Elles sont souvent présentes chez les operculés, alors qu'elles sont très rares chez les inoperculés. Les ornements sporales des discomycètes operculés ont été fort bien décrites par LE GAL (1947), qui en définit trois types :

1) Les ornements d'**origine sporale**, à savoir celles issues de l'ascospore, mais qui peuvent également emprunter certains éléments au cytoplasme.

2) Les ornements d'**origine vacuolaire**, qui empruntent au cytoplasme les éléments nécessaires à leur formation. Ce sont les ornements colorés des ascospores des genres *Ascobolus* Pers. et *Saccobolus* Boud.

3) Les ornements **accidentelles**, que l'on voit parfois sur certaines ascospores de quelques espèces du genre *Helvella* L.

L'observation de l'ornementation sporale doit impérativement se faire sur des ascospores matures et au plus fort grossissement. Les

ornementations des types 1 et 3 sont essentiellement **callosiques**, elles se colorent facilement en présence du bleu coton, elles sont **cyanophiles**. Celles du type 2, colorées de nature, possèdent des pigments qui se dissolvent totalement en présence de solution de potasse (KOH) ou d'ammoniaque (NH₃) et redeviennent totalement lisses et hyalines, comme lorsqu'elles sont immatures.

Hormis chez les *Ascoboleae*, ainsi que chez quelques autres espèces dont le colorant peut avoir une influence délétère, il y a lieu de distinguer, dans le bleu coton et au plus fort grossissement, si les ascospores sont lisses ou ornementées. On peut en effet facilement prendre, vues dans l'eau, des ascospores finement aspérulées pour lisses. D'autre part, les détails qui composent l'ornementation ne sont réellement visibles que colorés et fortement grossis. Selon les espèces, l'ornementation, ainsi que la paroi sporale, sont très cyanophiles, ce qui a pour effet d'obscurcir la surface sporale jusqu'à gêner l'observation, voire occulter des détails. Pour supprimer cet inconvénient il suffit d'employer du bleu coton dilué extemporanément avec de l'eau distillée. Chez quelques *Scutellinia* (Cooke) Lambotte et dans le genre *Cheilymenia* Boud., la membrane sporique servant d'assise à l'ornementation, membrane nommée par LE GAL (1947) **coque interpérissporique**, se détache et se distend plus ou moins en présence du bleu coton lactique porté à ébullition, et flotte autour de l'ascospore (fig. 19 D).

Les ascospores d'un certain nombre de *Pezizales*, surtout parmi les coprophiles, sont typiquement enveloppées d'une substance mucilagineuse hyaline ou présentent une vésicule latérale. On retrouvera facilement ce caractère dans les genres *Lasiobolus* Sacc., *Ascobolus* Pers., *Saccobolus* Boud. et *Thecotheus* Boud. (fig. 17 E, 19 F). Il est toutefois plus rare chez les *Helotiales* où il caractérise par exemple, les ascospores de *Crocicreas culmicola* (Desm.) S.E. Carpenter (fig. 20 F).

Un grand nombre de discomycètes possèdent des ascospores contenant des corps bien distincts, globuleux, appelés **guttules** ou **gouttelettes** ou encore **granulations** lorsqu'ils sont petits et nombreux (fig. 19 B, C et 20, sauf A, F, G). Celles-ci sont assez souvent de nature lipidique et généralement réfringentes, ou aqueuses. Leur présence, leur nombre, leur taille et leur position au sein de l'ascos-

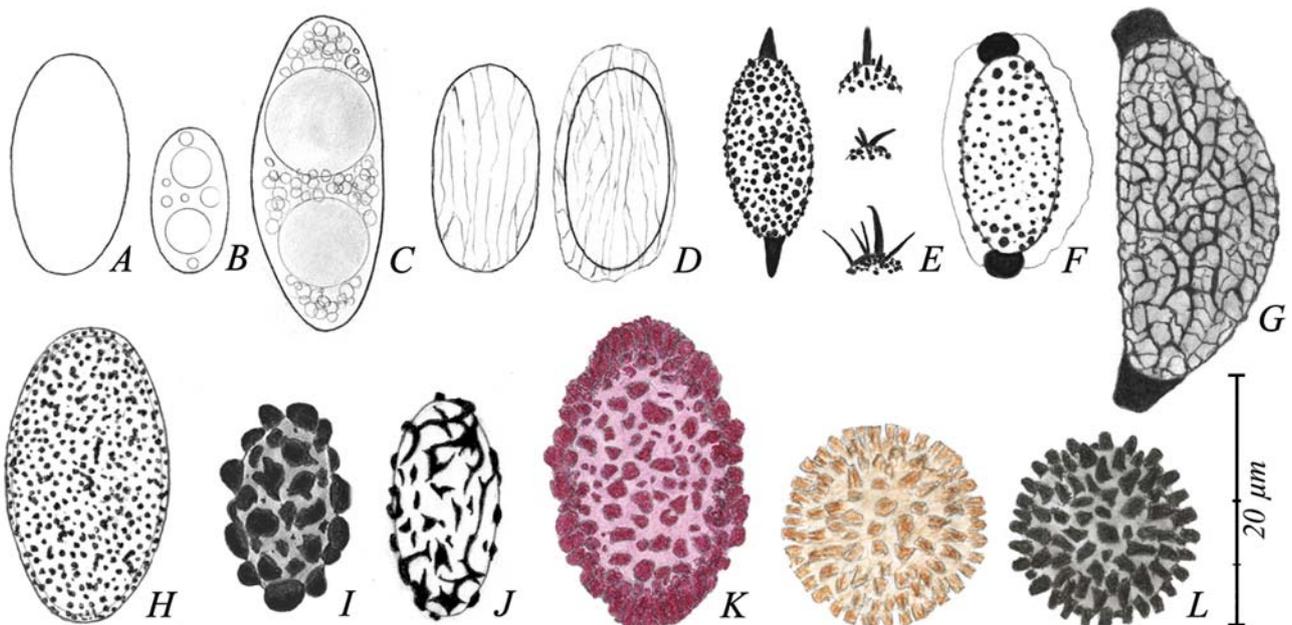


Figure 19 – Ascospores de discomycètes operculés

Exemples de formes, de contenus et d'ornementations (ces dernières dans le bleu coton lactique, mais représentées ici en noir et blanc) : A) *Peziza simplex* Dougoud & Moyne ; B) *Leucoscypha patavina* (Cooke & Sacc.) Svrček ; C) *Trichophaea contradicta* (Seaver) H.J. Larsen, avec une bulle de De Bary ; D) *Cheilymenia theleboloïdes* (Alb. & Schwein.) Boud. (celle de droite, après chauffage) ; E) *Peziza apiculata* Cooke (avec diverses formes d'apicules) ; F) *Thecotheus rivicola* (Vaček) Kimbr. & Pfister (enveloppée d'un gélif) ; G) *Gyromitra gigas* (Krombh.) Quél. ; H) *Miladina lecithina* (Cooke) Svrček ; I) *Trichophaea livida* (Schumach.) Boud. ; J) *Peziza badiofusoides* Donadini ; K) *Ascobolus carbonarius* P. Karst. (coloration naturelle) ; L) *Plicaria carbonaria* Fuckel (celle de gauche, de coloration naturelle). Dessins : R. Dougoud.

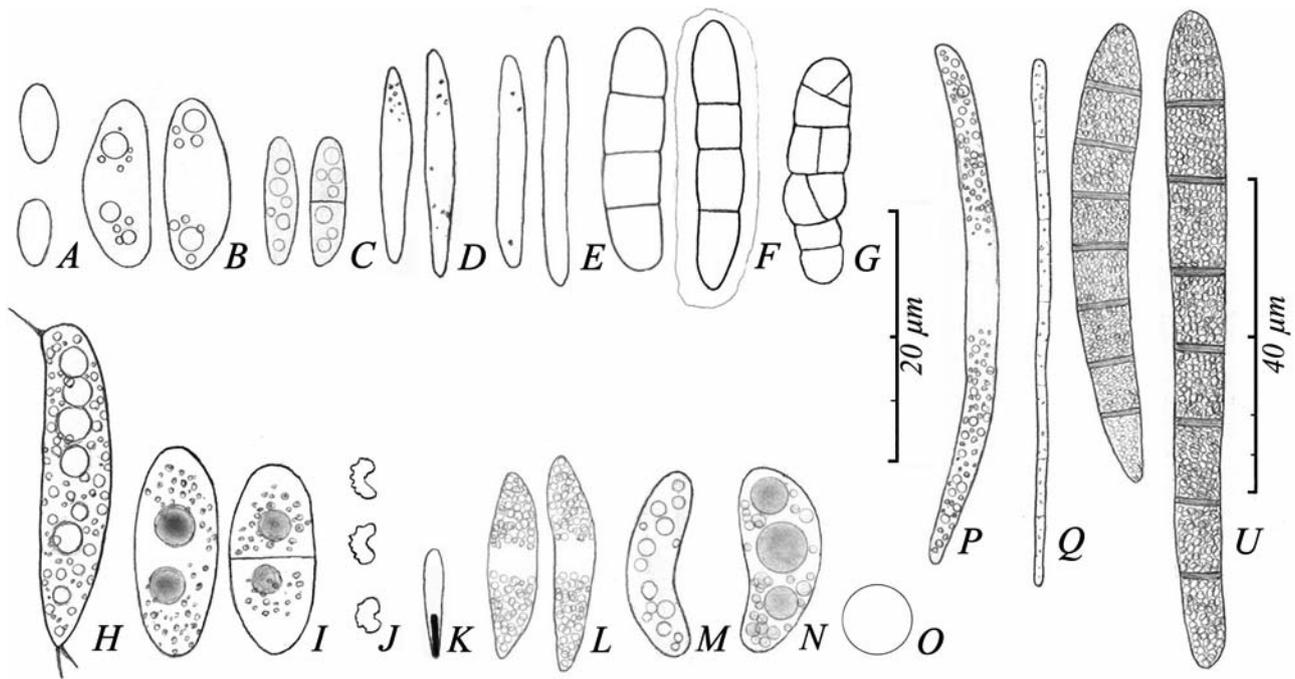


Figure 20 – Ascospores de discomycètes inoperculés

Exemples de formes et de contenus : A) *Neodasyscypha cerina* (Pers.) Spooner ; B) *Stromatinia rapulum* (Bull.) Boud. ; C) *Bisporella sulfurina* (Quél.) S.E. Carp. ; D) *Albotricha acutipila* (P. Karst.) Raitv. ; E) *Trichopeziza leucophaea* (Pers.) Rehm ; F) *Crocicreas culmicola* (Desm.) S.E. Carp. ; G) *Claussenomyces atrovirens* (Pers.) Korf & Abawi (ce type, dit muriqué est rare chez les inoperculés) ; H) *Hymenoscyphus scutula* (Pers.) W. Phillips var. *scutula* ; I) *Lanzia luteovirescens* (Roberge ex Desm.) Dumont & Korf ; J) *Orbilina delicatula* (P. Karst.) P. Karst. ; K) *Orbilina sarraziniana* Boud. ; L) *Phialina lutea* (Raschle) Raitv. ; M) *Rutstroemia petiolorum* (Roberge ex Desm.) W.L. White ; N) *Rutstroemia sydowiana* (Rehm) W.L. White ; O) *Lachellula suecica* (De Bary ex Fückel) Nannf. ; P) *Pirottaea trichostoma* (Kischt.) E. Müll. & Arx ; Q) *Arachnopeziza aurata* Fückel ; U) *Geoglossum cookeanum* Nannf. Dessins : R. Dougoud.

pore sont autant de caractères distinctifs de familles, de genres et d'espèces. Dans la famille des *Morchellaceae*, les ascospores sont dépourvues de guttules et granulations internes, mais les genres qui la composent se distinguent par la présence de granulations externes, dites **granulations épiplasmiques**, qui environnent les pôles des ascospores, au moins chez certaines d'entre elles et selon leur degré de maturité. On peut également voir apparaître à l'intérieur de certaines ascospores de *Pezizales*, la formation d'une bulle d'air. Ces bulles, nommées du nom de son découvreur, « bulles de De Bary » sont typiques de certaines espèces, notamment coprophiles (fig. 19 C). Elles sont susceptibles de se former spontanément en milieu aqueux, mais bien plus facilement dans d'autres milieux, comme le bleu coton lactique, le Melzer ou en milieux glycélinés. Elles peuvent se former très rapidement ou seulement après un certain temps d'immersion dans ces milieux. On peut relever, au moins chez certaines espèces, que les bulles d'air apparaissent plus facilement après dessiccation.

Les **septa** (sing. septum) ou **cloisons** ne se rencontrent que chez les inoperculés. Il s'agit de parois transversales qui segmentent l'ascospore (fig. 20, C, F, G, I, U). Leur observation se fait en montage aqueux ou en présence de colorants histologiques usuels, jamais en présence des réactifs iodés, susceptibles de simuler artificiellement des parois. Selon les espèces, les ascospores peuvent compter de un à plusieurs septa, leur nombre pouvant être fixe ou variable, ce sont toutefois parmi les ascospores allongées que les septa sont les plus nombreux. Les ascospores dites muriformes, munies à la fois de cloisons disposées en travers et en long, voire en oblique, sont exceptionnelles (fig. 20 G). La présence de cloisons est tantôt précoce, dans ce cas les septa se forment à l'intérieur des asques où ils sont par conséquent déjà visibles, ou tantôt leur présence est plus tardive, soit à totale maturité, juste avant ou en cours de germination, elles se rencontrent alors surtout sur l'hyménium, où les ascospores sont retombées. Il est nécessaire de compléter ce propos en précisant que lorsque les cloisons sont déjà visibles à l'intérieur des asques, les ascospores sont, à part de rares exceptions, toutes

septées, mais lorsque l'apparition des cloisons est plus tardive, elles ne peuvent être que partiellement, voire qu'occasionnellement septées. Le cloisonnement occasionnel est assez fréquent, par exemple dans le genre *Hymenoscyphus* Gray. Ce caractère n'est certainement pas à négliger, mais il doit être considéré avec prudence. Il est en effet possible de reconnaître une espèce dont les ascospores sont dites occasionnellement septées, par exemple *Hymenoscyphus fructigenus* (Bull.) Gray et ne pas observer d'ascospores septées, ou à l'inverse, de rencontrer des septa à l'intérieur d'ascospores d'une espèce pour laquelle les auteurs ne font aucune mention de cloison ou décrivent même les ascospores comme non septées. C'est en outre le cas de *Pezoloma ciliifera* (P. Karst.) Korf, espèce rare, ce qui vraisemblablement explique ce fait. On augmentera les chances de repérer des ascospores occasionnellement septées en prélevant des fragments d'hyménium au stade posthyménial, soit à partir d'apothécies très âgées et matures sur lesquelles sont retombées de nombreuses ascospores.

Les **dimensions sporiques** ne sont pas définies par une seule méthode, mais celles-ci sont multiples et plus ou moins personnelles et empiriques, de sorte qu'il règne une certaine anarchie susceptible d'ajouter, parallèlement aux écarts naturels, des écarts de mesures dus à ces différentes méthodes. Les auteurs récents pratiquent des méthodes statistiques, faciles à réaliser sur un ordinateur, le calcul se faisant à partir d'un nombre d'ascospores assez important, qui permettent de fournir des données plus précises et fiables. Généralement 20 à 50 ascospores sont mesurées, le nombre le plus élevé d'ascospores mesurées étant réservé aux ascospores de dimensions les plus hétérogènes. HUHTINEN (1989) a utilisé une population d'ascospores bien plus importante, souvent plusieurs centaines, dépassant parfois même le millier, ce qui paraît toutefois fortement exagéré.

Les ascospores se mesurent généralement dans l'eau ou, s'il y a présence d'ornementations cyanophiles, dans le bleu coton. Les ornementations sporales ne sont le plus souvent pas comprises, ou leurs dimensions parfois données à part. Le bleu coton offre à la fois

l'avantage de définir plus nettement le contour des ascospores et celui de les maintenir plus stables à l'intérieur de la préparation. Toutefois les mensurations sont souvent un peu inférieures à celles obtenues en milieu aqueux et ce colorant provoque parfois une dépression longitudinale (collapsus) qui déforme certaines grandes ascospores. On se référera, bien sûr et pour autant qu'elle ait été décrite, à la méthode de travail utilisée par les auteurs. Il est sans doute raisonnable de penser, lorsque la méthode de travail n'est pas précisée, que les dimensions des ascospores ornementées, fournies par les auteurs modernes, aient été mesurées dans le bleu coton.

À propos de dimensions sporales et de méthode de travail, il paraît utile de mentionner quelques passages d'un article de LE GAL (1937), d'abord pour rappeler l'importante information contenue dans cet article, mais également pour préciser l'importance de se référer et se fier à la méthode de travail des auteurs. Le Gal fait part de vingt *Pezizales* qu'elle a récoltées; elle compare les dimensions sporales à celles publiées par Boudier, ceci suite à un article de MAIRE (1926), qui considère les dimensions sporales données par Boudier comme erronées et généralement supérieures d'un dixième à la réalité, à cause d'une erreur de réglage micrométrique. Le Gal a comparé les mesures sporales de ses propres récoltes, à la fois à celles qu'elle-même a mesurées sur les exsiccata de l'herbier Boudier et à celles mentionnées par ce dernier dans ses *Icones Mycologicae* (BOUDIER, 1905-1910). La conclusion de Le Gal est la suivante: « [...] Les mensurations de Boudier sont justes dans la majorité des cas, et lorsqu'il arrive que les mensurations ne sont pas exactes, celles-ci sont le plus souvent inférieures à la réalité ». Elle ajoute: « Nous ne savons pas, d'une façon certaine, si Boudier comprenait ou ne comprenait pas l'ornementation sporale dans ses mensurations. M. l'Abbé Grelet que nous avons interrogé à ce sujet nous a répondu: "Bien que je ne lui aie point demandé de me préciser la manière dont il mesurait les spores lorsqu'elles présentaient quelques ornements, je crois cependant pouvoir vous dire que, dans les dimensions données par lui, les ornements sont ordinairement comprises — lorsqu'il s'agit surtout de réseau et de verrues — à moins qu'il n'indique le contraire, comme il le fait, par exemple, pour *Lamprospora crec'hqueraultii*: ... 20 à 25 µm avec les épines, 15 à 20 µm sans elles." »

Le sous-hyménium (figures 8 et 21)

Les termes **sous-hyménium** et **hypothécium** (plur. hypothecia ; *hypo* = au-dessous + *thec* = boîte, dépôt, soit au-dessous des asques et ascospores), définissent la couche généralement dense, parfois colorée et à texture souvent difficile à définir, qui se trouve juste en dessous de l'hyménium (fig. 8 SH, 21 SH et b). C'est de cette couche que naissent les paraphyses et se forment les hyphes ascogènes sur lesquelles s'élèvent les asques. Le type de cellules et l'épaisseur du sous-hyménium, compris entre la base des asques et la chair, sont susceptibles de fournir des caractères supplémentaires permettant de définir une espèce. Citons encore la présence de cristaux et la réaction souvent amyloïde du sous-hyménium des espèces du genre *Sclerotinia* Fuckel (KOHN, 1979).

L'excipulum (figure 21)

On nomme **excipulum** la partie de la chair des discomycètes qui se trouve en dessous des asques, mais non compris l'hypothécium. L'excipulum est constitué de la chair qui forme le réceptacle de l'apothécie. Ignorée par les anciens auteurs, la chair est devenue un des piliers fondamentaux de la systématique des discomycètes. ECKBLAD (1968) a fort bien mis en évidence l'importance de sa composition, en décrivant et en illustrant les textures de nombreux genres et espèces. C'est, entre autres caractères, sur celui de la chair, que DISSING (1966) a rassemblé dans le genre *Helvella* L., des espèces morpho-

logiquement si différentes que précédemment elles étaient divisées en presque autant de genres que ces champignons ont de formes. Chez les *Helotiales*, la famille des *Dermateaceae* se caractérise par un excipulum ectal principalement composé de cellules sphériques à subsphériques, alors que celui des *Hyaloscyphaceae* et des *Lachnaceae* est formé de cellules prismatiques. Il s'agit là de quelques exemples pour illustrer ce propos.

La chair des discomycètes est généralement mince, le plus souvent molle, tendre, parfois fragile, cassante. Elle peut aussi être franchement épaisse chez quelques espèces à chair gélatineuse, comme *Bulgaria inquinans* (Pers.) Fr. ou *Neobulgaria pura* (Pers.) Petrak, ou résistante comme dans la plupart des *Sarcoscyphaceae*. Sa consistance varie en fonction de sa composition générale, de la nature des cellules qui la compose. Ainsi une chair composée de grandes cellules rondes offre très peu de cohésion, comparée à une chair présentant des hyphes allongées, denses et emmêlées.

L'excipulum peut n'être composé que d'un seul type de cellules, il est **unistratifé**. Cependant, le plus souvent, la chair est **pluristratifée**. L'excipulum est alors constitué de deux à quatre couches plus ou moins franchement différenciées par le type de cellules qui les composent, par leur densité, plus rarement par leur couleur. Chacune de ces strates est spécialement désignée selon la position qu'elle occupe au sein de la chair. On désigne par **excipulum ectal** la couche la plus externe, laquelle comprend les éventuelles cellules émergentes ou les furfurations (cf. chapitre Furfurations et poils, p. 85). Entre l'hypothécium et l'excipulum ectal se trouve l'**excipulum médullaire**, aussi appelé **médulla**. Lorsque la médulla elle-même est divisée en deux ou en trois, il en résulte un excipulum médullaire supérieur et un excipulum médullaire inférieur, celui du milieu étant l'excipulum médullaire moyen (fig. 21 c à g).

Souvent, la position des cellules d'une strate indique une orientation générale. Ainsi chez de nombreux *Hymenoscyphus* l'orientation des cellules de la couche externe forme un angle plus ou moins aigu avec la surface. Chez d'autres discomycètes, l'orientation peut être parallèle ou perpendiculaire à l'hyménium, plus précisément par rapport à la position des éléments composant ce dernier. L'orientation générale des cellules est un caractère important qui se vérifie à faible grossissement.

La forme des cellules, leur taille et l'épaisseur des strates se modifient généralement à l'approche de la marge ou du centre de l'apothécie. Il est établi que, pour certaines espèces, les conditions écologiques ou le substrat influencent plus ou moins fortement les dimensions des cellules, voire jusqu'à la formation des couches. Enfin des modifications importantes peuvent survenir avec l'âge. Il conviendra de tenir compte de ces aspects, notamment en excluant les exemplaires trop imbus ou secs, ou trop âgés, bien que l'observation générale des strates et de la nature des cellules qui les composent, puissent conserver une importance taxinomique.

Parmi les particularités microscopiques que peut encore comporter la chair, notons la présence de cristaux noyés dans les tissus de quelques espèces des genres *Crocicreas* Fr. et *Ombrophila* Fr. notamment. Dans ce dernier genre ils sont parfois très abondants et relativement gros.

Chez quelques espèces de *Peziza*, la chair exsude un **suc**, nommé improprement « lait » ou « latex ». Ce caractère se vérifie à la récolte déjà, en égratignant légèrement la chair ou en la piquant à l'aide d'une fine pointe, même à travers l'hyménium et à divers endroits si nécessaire. On verra alors se former en surface une goutte colorée ou non, plus ou moins opaque, blanche ou opalescente, pouvant prendre par oxydation, en moins d'une minute et selon les espèces, une couleur jaune, verdâtre ou bleue. On se souviendra que cette caractéristique n'est souvent visible que sur des exemplaires jeunes et parfaitement hydratés. C'est pour éviter toute dessiccation pouvant occulter ce caractère qu'il est recommandé de le vérifier lors de la récolte. La surface de l'excipulum de certaines espèces, notamment du genre *Hymenoscyphus* Gray, prend avec l'âge, mais est bien plus remarquable sur le frais après qu'elle ait été égratignée ou après une simple manipulation de l'apothécie, une teinte souvent

rougeâtre. Celle-ci est la conséquence de l'oxydation du contenu cellulaire des cellules ayant été froissées et rompues.

PRATIQUE DES COUPES

L'observation des textures composant l'excipulum se pratique à partir de coupes faites perpendiculairement à la surface de l'hyménium. La chair étant généralement tendre, les coupes ne devront pas être trop minces, au risque de supprimer la cohésion des cellules, ni bien sûr trop épaisses. Elles devront être assez nombreuses et si possible effectuées sur plusieurs exemplaires, de manière à s'assurer de la composition effective des strates et des cellules qui les composent.

est préalablement mouillée et qu'on lui imprime un léger mouvement avant ou arrière, mais non en mouvement de scie, susceptible de modifier l'ordre des cellules. Les coupes seront placées directement dans le liquide d'observation préalablement déposé sur le porte-objet. On évitera bien sûr de les écraser afin que les éléments conservent leur place.

Si la composition de la chair est importante en systématique, elle permet également de préciser les caractéristiques d'espèces, comme par exemple dans le genre *Hymenoscyphus* Gray, dont la chair varie grandement selon les espèces. L'observation à faible grossissement, $\times 100$, $\times 250$, $\times 400$, permettra d'identifier les couches et leurs épaisseurs respectives. Des grossissements plus im-

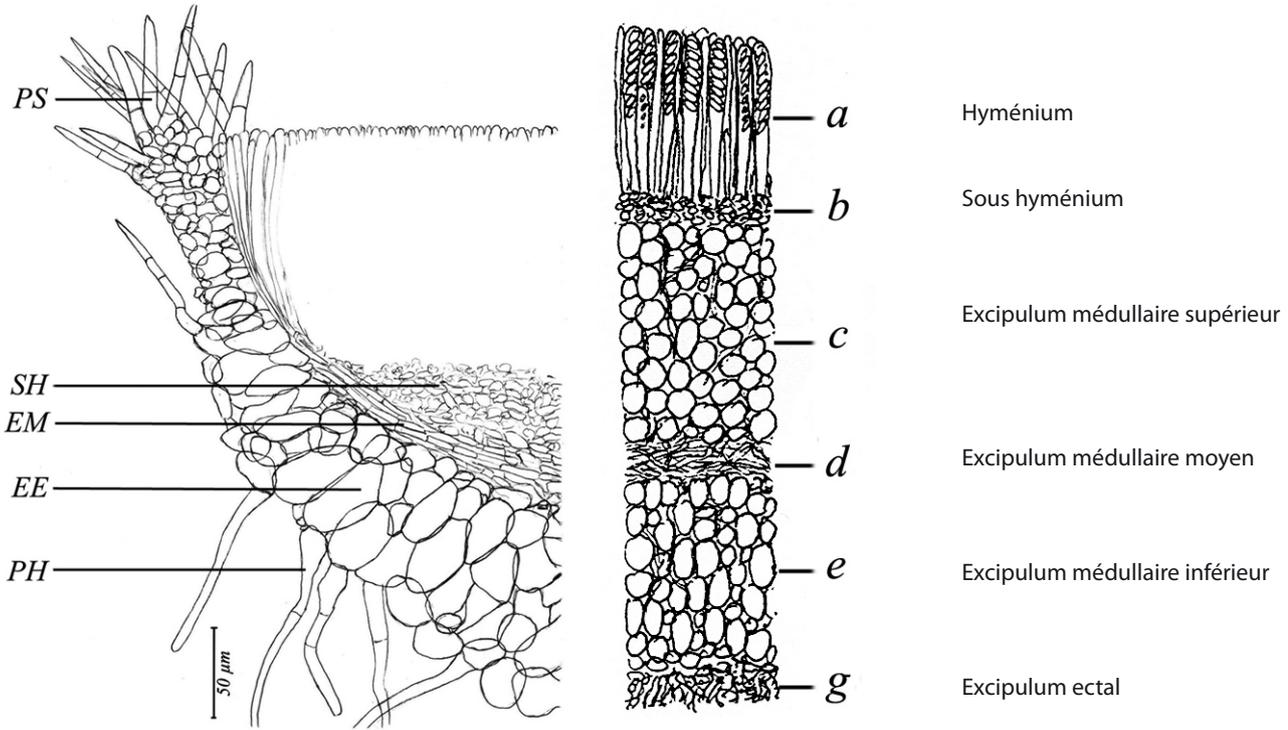


Figure 21 - Coupes d'excipulum

À gauche, coupe transverse de *Trichophaea abundans* (P. Karst.) Boud. avec en SH) le sous hyménium ; EM) l'excipulum médullaire ; EE) l'excipulum ectal ; PS) les poils sétiformes de la marge et de la zone périlhyméniale ; PH) poils hyphoïdes du réceptacle. À droite, coupe schématique transverse d'une apothécie de *Peziza* sp. montrant, de a-g) la composition de la chair ; en a) l'hyménium ; en b), le sous-hyménium. Dessins : R. Dougoud.

En règle générale, les coupes exécutées à main levée sont de qualité suffisante. On peut recommander de les pratiquer sous une loupe. Notez que cela devient indispensable lorsque les exemplaires sont de petite dimension. Pour de très petites espèces, certains auteurs décrivent l'excipulum ectal observé par transparence, depuis l'extérieur. Dans ce cas on prélève le réceptacle entier ou, dans la mesure où cela est possible, on détache une partie de l'excipulum à l'aide d'une aiguille. Le prélèvement est ensuite déposé dans le liquide d'observation, la partie externe vers le haut.

Lorsque sa dimension le permet, on prendra l'apothécie entre le pouce et l'index ou, sur de grandes espèces, on prélèvera à 1 cm de la marge ou selon les indications de l'auteur, une bande de 2-3 mm de largeur, mais coupée de manière à obtenir, ce qui est important, des coupes radiales. Si cela n'est pas possible en raison du faible diamètre des apothécies, les coupes transverses seront effectuées sur des apothécies entières et encore fixées au substrat. On pratiquera de manière à obtenir des coupes issues du centre de l'apothécie, de manière à pouvoir observer toutes les strates, y compris leur épaisseur, qui rayonnent depuis le stipe ou depuis le point d'attache de l'apothécie vers la marge. Cette pratique est très importante, faute de quoi il y a un grand risque de ne pas voir la composition réelle et entière des strates, parfois étroites, qui composent l'excipulum. La pénétration de la lame de rasoir dans la chair sera facilitée si la lame

portants renseigneront plus précisément sur la nature de leur composition. Une observation en milieu neutre (eau distillée) est préférable avant de passer aux colorants histologiques. Les montages se font à froid, un chauffage pouvant être préjudiciable à la conservation des formes et des dimensions des cellules. L'épaisseur des strates donne une indication assez relative. En effet, les apothécies ne sont pas toutes identiques et l'épaisseur des strates, et parfois aussi des cellules, varie selon les endroits mesurés (fig. 21). Les variations se situent surtout dans la médulla. En principe, c'est la plus grande épaisseur qui est rapportée. L'épaisseur de l'excipulum ectal varie également, l'idéal serait d'avoir des mesures issues de la zone périlhyméniale, qui est plus étroite, mesurée à la mi-hauteur des asques et celle la plus large de la cupule. Les mesures des cellules également importantes, mais peuvent aussi varier en fonction des endroits où elles sont mesurées, selon l'âge ou parfois selon les conditions de croissance. Les dimensions reportées sont comprises dans une fourchette variant des plus petites au plus grandes.

Les réactions macrochimiques de la chair des discomycètes offrent un intérêt pratique négligeable et les réactions microchimiques sont assez rares. On relève l'amyloïdie des cellules de la base du réceptacle de *Strossmayeria basitricha* (Sacc.) Dennis, du sous-hyménium de certains *Sclerotinia* Fuckel et de parties de la chair d'espèces du genre *Vibrissa* Fr. Il est intéressant d'indiquer ce ca-

ractère particulier, non signalé jusqu'ici, qu'est la réaction amyloïde, mais seulement après prétraitement⁵ au KOH, de la partie supérieure interne de la marge de *Pyrenopeziza rubi* (Fr.) Rehm. Enfin, il faut également relever la réaction brun-pourpre, dite ionomido-tique, de la chair d'espèces des genres *Claussenomyces* Kirschst et *Ionomidotis* E.J. Durand, en présence du KOH.

La clé des textures proposée ci-dessous, laquelle a été complétée par la *textura gelatinosa*, donne une image des types de textures

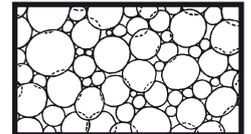
susceptibles de composer les strates de la chair. Dans la pratique on trouvera des structures intermédiaires ou non aussi typique (fig. 22). L'exemple le plus commun est celui de *textura globulosa* qui peut avoir les cellules plus ou moins comprimées par pression mutuelle et dans ce cas former une *textura globulosa-angularis*. Il n'est pas rare non plus de rencontrer des hyphes allongées, dans une *textura globulosa*, ou des hyphes renflées dans la *textura intricata* lesquelles sont normalement signalées.

Clé d'identification des textures composant l'excipulum des discomycètes, selon STARBÄCK (1895), *emend.* Korf, reprise par BRUMMELEN (1967).

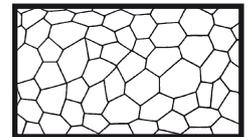
I. Texture constituée de cellules courtes : séparations des hyphes difficilement distinctes (texture pseudo-parenchymateuse) :

A. Cellules rondes à polyédriques, presque isodiamétriques :

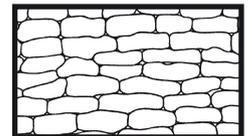
1. Cellules arrondies ; avec des espaces intercellulaires ***textura globulosa***



2. Cellules polyédriques par pression mutuelle ; sans espaces intercellulaires ***textura angularis***



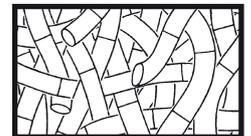
B. Cellules plus ou moins rectangulaires, non isodiamétriques..... ***textura prismatica***



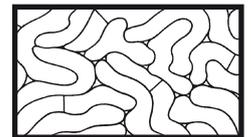
II. Texture composée de longues cellules : séparations des hyphes facilement distinctes (texture plectenchymateuse ou t. prosenchymateuse, sauf pour *textura gelatinosa*) :

C. Hyphes disposées dans toutes les directions ; non parallèles :

3. Hyphes aux parois non réunies ; généralement munies d'espaces distincts entre elles ***textura intricata***

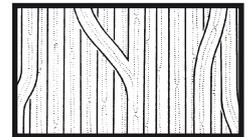


4. Hyphes aux parois plus ou moins réunies ; sans espaces entre elles ; formant généralement un tissu membraneux ***textura epidermoidea***

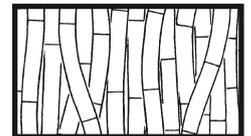


D. Hyphes disposées dans une direction ; plus ou moins parallèles :

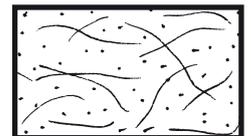
5. Hyphes à lumière étroite et à parois fortement épaissies ; réunies..... ***textura oblita***



6. Hyphes à lumière large et à parois non épaissies ; non réunies ***textura porrecta***



E. Hyphes séparées par une substance translucide pouvant se regonfler..... ***textura gelatinosa***



⁵ Placer la coupe dans la potasse (KOH), puis procéder comme décrit dans le chapitre « Asques », page 76.

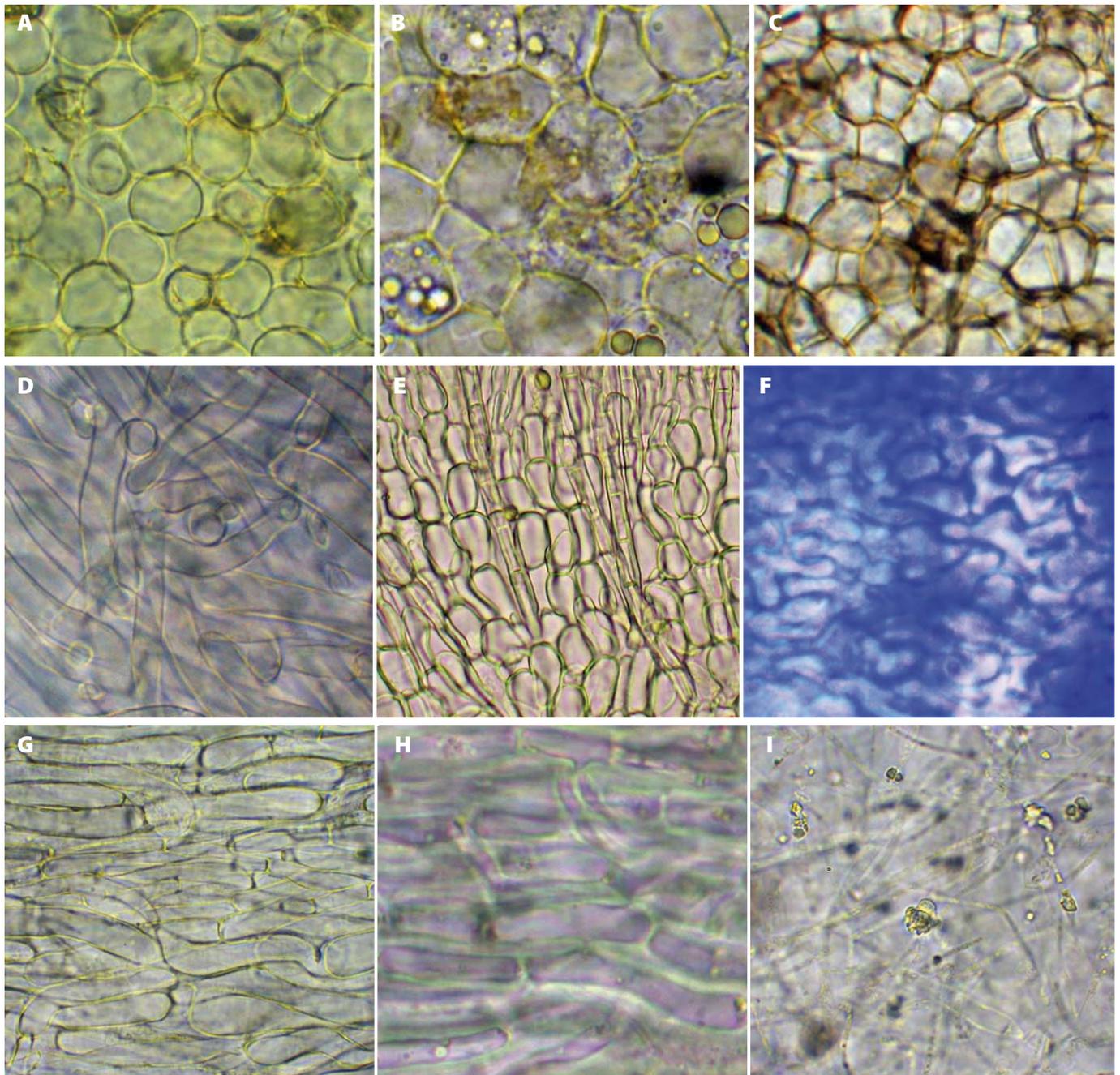


Figure 22 – Textures d'excipulum

A. *Textura globulosa* ; B. *T. globulosa-angularis* ; C. *T. angularis* ; D. *T. intricata* ; E. *T. prismatica* ; F. **T. epidermoidea* (dans bleu coton) ; G. *Textura porrecta* ; H. *T. porrecta*, mais avec des parois épaissies, gélifiées et réfringentes ; I. *T. gelatinosa*. Photos : M. Hairaud et *V. Ruiz-Badanelli.

Furfurations et poils (figures 23, 24 et 25)

La surface des réceptacles peut être lisse ou recouverte d'une **furfuration** ou de **poils**. Ces éléments de surface que l'on peut assimiler à une **ornementation**, sont plus ou moins abondants et morphologiquement variés (fig. 23). Ils sont parfois à peine distincts macroscopiquement.

Les **furfurations** sont le résultat d'une prolifération très localisée de groupes de cellules, du même type ou généralement peu différenciées de celles de l'excipulum ectal qu'elles recouvrent. Elles forment une sorte de granulation, qui varie de très fine à grossière, de concolore à la surface de fond à plus ou moins foncée, qui est susceptible de revêtir l'ensemble du réceptacle, comme dans le genre *Tarzetta* (Cooke) Lambotte (fig. 23) ou plus généralement, seulement une région périphérique plus ou moins étendue de la marge. L'absence ou la présence de furfurations est un caractère à ne pas

négliger, tout en prenant en compte que leur densité est variable au sein même des espèces et qu'elles ont tendance à disparaître avec l'âge ou à cause de facteurs externes, comme la pluie. Par extension, mais en sortant quelque peu du sens précis, sont parfois qualifiées de furfurations, les cellules qui composent l'excipulum ectal et qui en émergent par groupes, comme dans le genre *Helvella* L. Toutefois certaines espèces présentent un excipulum franchement poilu, vilieux, qui s'écarte clairement de ce qu'est la furfuration.

La présence ou l'absence de **poils** sur les réceptacles et, le cas échéant, leur particularité revêtent une très grande importance dans la systématique des discomycètes. Les familles des *Hyaloscyphaceae* et des *Lachnaceae* (RAITVIER, 2004) chez les inoperculés et diverses tribus de la famille des *Pyronemataceae* chez les operculés, sont composées de genres dont les espèces portent des poils qui recouvrent la marge, une région de celle-ci ou l'ensemble de la surface du réceptacle (fig. 23). On n'oubliera pas que dans certains



Figure 23 – Furfuration et poils

De gauche à droite : furfuration recouvrant l'apothécie de *Tarzetta cupularis* var. *velata* (Quél.) Häffner ; poils foncés et espacés de *Scutellinia crinita* (Bull.) Lambotte ; poils denses, de deux couleurs, de *Trichopeziza leucophaea* (Pers.) Rehm ; poils très courts de *Gemmina gemmarum* (Boud.) Raitv. Photos : R. Dougoud.

genres, surtout parmi les *Hyaloscyphaceae*, les poils n'apparaissent vraiment ou seulement sous l'objectif du microscope. Leurs différentes morphologies sont des indices fiables de détermination qu'il est très important d'observer avec attention. Voici, avant de les traiter plus en détail, l'énoncé des particularités pouvant permettre l'identification de familles de genres ou d'espèces : origine, densité et répartition, forme, homogénéité ou hétérogénéité de formes, longueur, largeur, épaisseur et couleur des parois, présence ou absence de septa, nombre ou fréquence des septa, couleur du protoplasme, présence ou absence de verrues ou de granules sur les parois, type de granules, densité et emplacement, présence ou absence de cristaux à l'apex, réactions microchimiques.

Le plus souvent, les poils ont leur **origine** à partir des cellules les plus externes de l'excipulum ectal, mais chez certains operculés, comme dans les genres *Scutellinia* (Cooke) Lambotte, *Parascutellinia* Svřček et certains *Cheilymenia* Boud., ils naissent plus ou moins profondément à l'intérieur de l'excipulum ectal, jusqu'à la limite de l'excipulum médullaire. Leur origine ne se détermine précisément qu'à partir de coupes transverses exécutées perpendiculairement à la surface de l'hyménium. De telles coupes permettent également l'observation des éventuelles différences entre les poils situés à la marge et dans sa région, d'avec les poils latéraux (fig. 21).

La **densité** et la **répartition** du revêtement pileux varient selon les genres et leur remplacement. Dans une très grande majorité des espèces, les poils sont plus nombreux et plus longs à l'approche et à la marge (fig. 21 et 23). On pourra aussi remarquer, chez certaines espèces et sur de jeunes ascomes, que les poils y sont souvent réu-

nis en touffes régulièrement réparties, à l'exemple d'espèces du genre *Anthracobia* Boud. (fig. 12) ou et de *Pirottaea* Sacc.

La **forme** des poils doit être appréciée de l'extrême base jusqu'au sommet, incluant parfois, lorsqu'elles sont particulières, une ou plusieurs cellules basales et, si présentes, les « racines » (fig. 24 A, B et D, E). Par ailleurs, les poils de la région marginale peuvent être différents des latéraux. Outre leur forme générale, leurs particularités se situent surtout vers la base, par les formes de certaines cellules, et au sommet, par les formes terminales (fig. 24 et 25). De par leur morphologie, les poils peuvent se classer en deux types : **hyphoïdes** et **sétiformes**. Les poils hyphoïdes sont plus ou moins flexueux, cylindracés, parfois effilés, le plus souvent étroits et septés, à parois généralement minces, parfois très courts, avec l'extrémité obtuse, mais parfois aiguës, à parois hyaline ou colorée, à protoplasme hyalin ou coloré. Les poils de type sétiforme sont raides, souvent acuminés, de longueur variable, à sommet aigu ou obtus, à paroi généralement épaisse, le plus souvent septés, à parois hyaline ou colorée. Les poils **cruciformes**, que l'on peut rencontrer chez certaines espèces de *Cheilymenia* Boud., ne sont que des poils sétiformes bifurqués dès la base (fig. 24 F). Le plus souvent, les espèces portent des poils d'un même type, mais on peut rencontrer chez certains operculés, par exemple chez des *Leucoscypha* Boud. ou à l'image de *Trichophaea abundans* (P. Karst.) Boud., à la fois des poils sétiformes et des poils hyphoïdes (fig. 21). Enfin on observe à la base des réceptacles de certaines espèces, des poils hyphoïdes considérés comme hyphes d'ancrage.

Leur **dimension**, longueur et largeur, donne des informations importantes. On prendra garde, en mesurant leur longueur, à ne pas

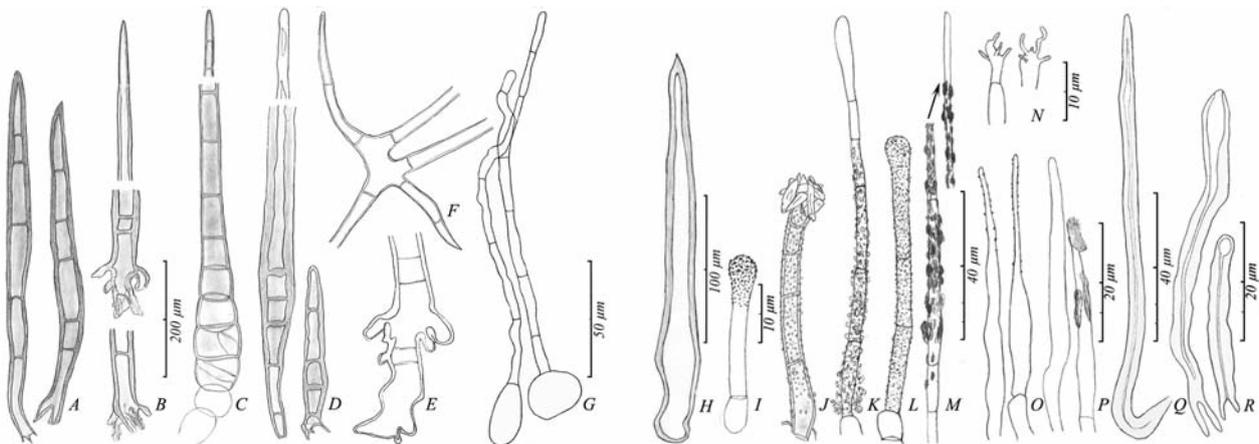


Figure 24 – Diverses formes de poils

Observés dans l'eau et reproduits en noir et blanc : A) *Scutellinia torrentis* (Rehm) T. Schumach. ; B) *Scutellinia scutellata* (L.: Fr.) Lambotte, 2 bases et 1 sommet ; C) *Spooneromyces laeticolor* (P. Karst.) T. Schumach. & J. Moravec, partie inférieure et supérieure ; D) *Trichophaea livida* (Schumach.) Boud., base et sommet et 1 court ; E) *Cheilymenia stercorea* (Pers.) Boud., base ; F) *C. stercorea* (Pers.) Boud., poil cruciforme ; G) *Tricharina ascophanoïdes* (Boud.) Chin S. Yang & Korf ; H) *Lasiobolus ciliatus* (J.C. Schmidt : Fr.) Boud. ; I) *Cistella acuum* (Fr.) Raitv. ; J) *Brunnipila fagicola* (W. Phillips) Baral, portant des cristaux au sommet ; K) *Dasyscyphella crystallina* (Fuckel) Raitv. ; L) *Lachnum nudipes* (Fuckel) Nannf. ; M) *Albotricha acutipila* (P. Karst.) Raitv. ; N) *Mollisia rubi* Höhn. ; O) *Hyaloscypha albohyalina* (P. Karst.) Boud. var. *albohyalina* ; P) *Hyaloscypha aureliella* (Nyl.) Huhtinen ; Q) *Urceolella crispula* (P. Karst.) Boud. ; R) *Urceolella carestiana* (Rabenh.) Dennis. Dessins : R. Dougoud.

prendre en compte, par exemple chez certaines espèces de *Hyaloscyphaceae*, la ou les cellules se trouvant à leur base. S'agissant du diamètre, c'est le plus grand qui est mesuré. Les mesures devront être suffisamment nombreuses et si possible provenir de plusieurs spécimens, de manière à avoir des résultats représentatifs. En cas de différences notables, les poils de la marge et de sa région devront être mesurés séparément de ceux du réceptacle.

L'épaisseur de la paroi est également importante, elle est souvent rapportée s'agissant des operculés, mais chez les *Hyaloscyphaceae* et *Lachnaceae*, elle est seulement estimée et qualifiée de mince ou d'épaisse, ce qui occasionne parfois des difficultés d'interprétation. On peut toutefois dire, hormis pour les poils fortement réfringents, comme par exemple ceux du genre *Urceolella* Boud. (fig. 24 Q et R), que les poils à paroi épaisse ou présentant une certaine épaisseur, laissent voir de manière plus évidente la partie interne et externe de la paroi (fig. 24 J et fig. 25 X et Z).

La couleur est un caractère fiable, rarement sujet à variations. Au sein de l'espèce, les poils sont le plus souvent unicolores, mais l'on rencontre parfois, comme chez *Trichopeziza leucophaea* (Pers.) Rehm., deux couleurs de poils (fig. 23). Les poils, observés au microscope, peuvent être uniformément colorés ou décolorés dans leur partie sommitale. Cette particularité se rencontre chez toutes les espèces du genre *Lasiobolium* Ellis & Everh., mais elle caractérise également diverses espèces au sein d'autres genres de discomycètes operculés et inoperculés. Parmi les multiples genres de la famille des *Hyaloscyphaceae*, neuf possèdent des poils à paroi totalement ou en partie épaisse, ou sont pleins, d'aspect vitreux et fortement réfringent. Si la réfraction de la lumière est particulièrement remarquable sur certains poils, à l'exemple des genres *Hyalopeziza* Fuckel, *Olla* Velen., *Urceolella* Boud. (fig. 24 Q et R et fig. 25 S), elle est plus discrète sur d'autres, comme dans les genres *Hyalacrotis* (Korf & L.M. Kohn) Raitv. et *Mollisia* Höhn. où les extrémités seulement, voire qu'une partie d'entre elles, présentent cette réfringence (fig. 24 N). Chez certaines espèces, toujours parmi les *Hyaloscyphaceae*, les poils contiennent un protoplasme qui peut être jaune, comme c'est souvent le cas chez les espèces du genre *Phialina* Höhn (fig. 25 U, V).

Le plus souvent les poils sont septés. Le nombre de cloisons, leur répartition ou leur possible absence, apportent des informations pouvant être importantes, non seulement pour la détermination des espèces, mais également de genres. Pour exemples, les poils des espèces de *Scutellinia* (Cooke) Lambotte et *Cheilymenia* Boud., peuvent avoir un nombre distinct de septa, alors que les poils des *Lasiobolus* Sacc. n'en comportent pas, ce qui est très rare et même exceptionnel chez les *Pezizales*, compte tenu de la longueur de ces poils. Parmi les *Helotiales*, les *Hyaloscyphaceae* Nannf., emend. Raitv. (RAITVIER, 2004), se distinguent, entre autres caractères, des *Lachnaceae* (Nannf.) Raitv. par leurs poils souvent non septés, alors qu'ils sont généralement multiseptés chez les *Lachnaceae*. On trouvera, chez quelques *Pyronemataceae*, mais surtout parmi les *Hyaloscyphaceae* et *Lachnaceae*, des poils entièrement ou seulement partiellement revêtus de verrues, de matières amorphes ou de granules plus ou moins denses, avec parfois des amas de cristaux à leur sommet (fig. 24, de I à M et P et fig. 25 W à Z). Une observation attentive du revêtement de la paroi, sur toute leur longueur, jusqu'au plus fort grossissement et si nécessaire en présence d'un colorant pour en observer les plus fins, peut s'avérer indispensable à la détermination. Le type de revêtement de la paroi, parfois seulement situé sur

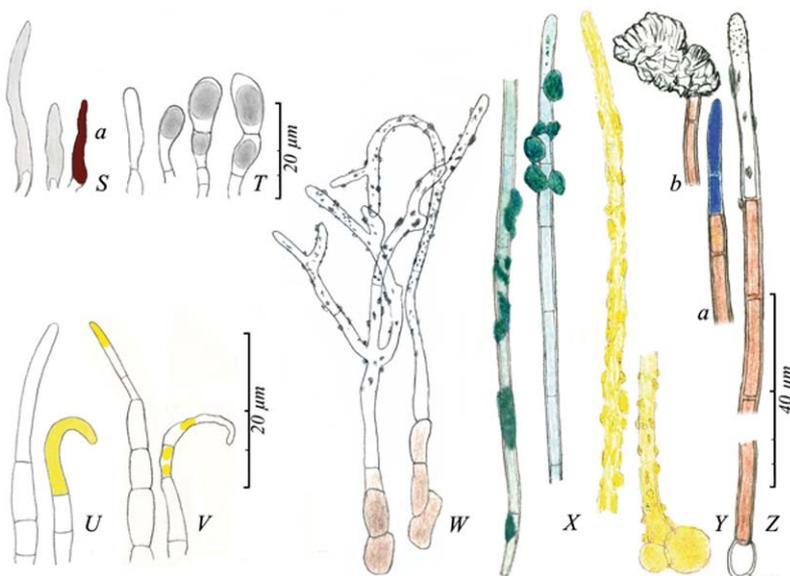


Figure 25 – Diverses formes de poils

Observés dans l'eau, sauf indications contraires : S) *Olla millepunctata* (Lib.) Svrček, a) dans le MLZ ; T) *Calycina herbarum* (Pers.) Gray ; U) *Hamatocanthoscypha uncipila* (Le Gal) Huhtinen ; V) *Phialina flaveola* (Cooke) Raitv., avec cellules de l'exc. ; W) *Eriopeziza caesia* (Pers.) Rehm, avec cellules brunes de l'excipulum. ; X) *Aeruginoscyphus sericeus* (Alb. & Schwein.) Dougoud, partie inférieure et supérieure ; Y) *Trichopeziza subsulphurea* (Svrček) Baral, partie inférieure avec cellules de l'exc et partie supérieure. ; Z) *Lasiobolium horridulum* var. *capitatum* Dougoud, partie inférieure avec une cellule de l'excipulum ectal et partie supérieure, a) sommet dans le bleu coton lactique, b) sommet capitité. Dessins : R. Dougoud.

une partie de la longueur du poil, s'avère être un caractère très fiable qui permet, nous le redisons, de définir des familles, des genres et des espèces.

Les réactions microchimiques des poils sont assez rares. Sont connues : l'inhibition de la réfringence des poils de certaines espèces de *Hyaloscyphaceae* dans le KOH à 2 % ; la dilution, dans le KOH 3-5 %, des granules recouvrant la paroi des poils des espèces de *Trichopeziza* Fuckel. Il y a aussi quelques réactions métachromatiques en présence de KOH 3-5 % : la coloration en violet du contenu des poils de certaines espèces de *Trichopeziza* Fuckel et des espèces de *Solenopeziza* Sacc. ; la dissolution en un liquide rouge, des granules recouvrant les poils de *Perrotia flamma* (Alb. & Schwein.) Boud. ; la coloration en vert de la paroi de certaines espèces de *Lachnaceae* ; la métachromasie du protoplasme des poils, de jaune en brun, d'espèces de *Hyaloscyphaceae* dans les réactifs iodés, MLZ ou IKI.

On ne prendra pas pour des poils, les projections d'aspect pili-forme, formées d'hyphes agrégées, portées par la marge de *Croci-cras coronatum* (Bull. ex Mérat) S.E. Carp. et par celle des espèces du genre *Pezoloma* Clem.

Quelques conseils ...

... POUR LA DESSICCATION DES ESPÈCES POUR LA CONSTITUTION D'UN HERBIER

Il est recommandé de ne sécher que des espèces matures. Les petites espèces sont séchées avec une partie du substrat. L'obtention d'exsiccata de bonne qualité s'obtient à relativement basse température, vers 40 °C maximum, et les espèces doivent être séchées séparément, de manière qu'elles ne sporulent pas les unes sur les autres. Si l'on n'a pas été en mesure d'obtenir une sporée suffisante à la fois pour la détermination et pour accompagner les exsiccata, il sera possible de récupérer des ascospores, mais alors plus ou moins matures, au début du séchage, grâce à l'élévation de la température utile à la dessiccation (sporulation provoquée). Il suffit de placer des couvre-objets sur l'hyménium des espèces. On peut accélérer la sporulation en soufflant sur la surface des espèces. On peut également

obtenir des exsiccata d'espèces et de leur substrat, en les plaçant avec un dessiccatif à l'intérieur d'une mini enceinte de séchage. Cette façon de faire est idéale pour les petites et très petites espèces. Il évite la sporulation provoquée par l'élévation de la température et de ce fait les ascospores demeurent à l'intérieur des asques. L'utilisation du silicagel comme dessiccatif est recommandé, puisque réutilisable après passage au four pour en retirer l'humidité.

... POUR L'ÉCHANGE DES CONNAISSANCES ET L'ENVOI D'ESPÈCES

On ne peut guère pratiquer la mycologie en solitaire. Les échanges entre mycologues sont souvent nécessaires, voire indispensables et cela à quelque niveau de connaissances que l'on soit. Ainsi donc, lorsque l'on s'achoppe à des difficultés pratiques ou de détermination, mais après avoir tenté par tous les moyens à disposition de les surmonter, peut-on faire recours à un mycologue spécialiste ou jugé plus compétent.

S'agissant de questions pratiques, elles seront formulées dans un libellé concis, mais précis et si nécessaire accompagnées de dessins ou de photos de qualité suffisante. S'agissant d'un problème de détermination, qu'il soit formulé par courrier électronique ou par courrier postal, il est nécessaire de l'accompagner d'une description macroscopique et microscopique complète et précise, faite à partir d'exemplaires matures et frais. Elle sera si possible accompagnée de dessins ou de photos de qualité et d'un grossissement permettant une bonne appréciation des éléments. Les ascospores seront présentées matures, leurs éventuelles ornements colorées dans le bleu coton. La description sera complétée par les indications relatives à l'habitat et au substrat, ainsi que par la date de récolte. Plus les indications seront nombreuses, précises et de qualité, plus il y a de chances d'obtenir une réponse fiable.

Si un envoi d'exemplaires est convenu, les champignons frais seront adressés par courrier rapide, non sans avoir préalablement évalué la durée que prendra l'envoi jusqu'à sa réception. Le cas échéant, les champignons seront contenus dans une boîte résistante, en prenant soin de les caler à l'aide de papier absorbant légèrement humidifié. S'il y a doute sur la qualité de l'envoi à la réception, on se contentera d'adresser les champignons matures, préalablement séchés, en ayant soin de joindre une sporée (cf. chapitre « Sporulation et sporée », à la page 78). Le tout sera placé dans un contenant résistant à l'écrasement. L'envoi sera bien sûr accompagné d'une description complète et des indications relatives à la récolte.

Remerciements

Ma reconnaissance amicale va à Hans-Otto Baral (D), pour ses informations relatives aux *Orbiliiales* et pour m'avoir autorisé à reproduire le tableau des réactions Lugol/Melzer. Elle s'adresse également aux amis mycologues : Dr François Consolini (CH), Michel Hairaud (F), Francis Meigniez (CH), Dr Vincent Ruiz-Badanelli (CH) et Nicolas Van Vooren (F), soit pour la mise à disposition de photographies, soit également pour la relecture du texte.

Références bibliographiques citées ou utiles

- ALEXOPOULOS C.J., MIMS C.W. & BLACKWELL M. 1996. — *Introductory mycology*. 4^e éd. Wiley and Sons, New York, 868 p.
- ARPIN N. 1969. — Les caroténoïdes des Discomycètes : essai chimio-taxinomique. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, suppl.*, 38 : 1-169.
- BARAL H.O. 1987. — Lugol's solution / IKI versus Melzer's reagent: hemiamyloidity, a universal feature of the ascus wall. *Mycotaxon*, 29 : 399-450.
- BARAL H.O. 1992. — Vital versus herbarium taxonomy: morphological differences between living and dead cells of ascomycetes, and their taxonomic implications. *Mycotaxon*, 44 (2) : 333-390.
- BARAL H.O. & KRIEGLSTEINER G.J. 1985. — Inoperculate Discomyzeten, mit taxonomischen, ökologischen und chorologischen Hinweisen. *Beihefte zur Zeitschrift für Mykologie*, 6 : 1-160.
- BAYNES M., NEWCOMBE G., DIXON L., CASTELBURY L. & O'DONNELL K. 2011. — A novel plantefungal mutualism associated with fire. *Fungal Biology*, 116 : 133-144.
- BELL A. 1983. — *Dung fungi, an illustrated guide to coprophilous fungi in New Zealand*. Victoria University Press, Wellington, 88 p.
- BERTHET P. 1964a. — *Essai biotaxinomique sur les Discomycètes*. Thèse, Université de Lyon, 68 p.
- BERTHET P. 1964b. — Formes conidiennes de divers Discomycètes. *Bulletin de la Société mycologique de France*, 80 : 125-149.
- BOUDIER E. 1905-1910. — *Icones Mycologicae* ou Iconographie des champignons de France. Paris, P. Klincksieck, 4 vol.
- BOUDIER E. 1907. — *Histoire et classification des Discomycètes d'Europe*. Paris, P. Klincksieck, 221 p.
- BREITENBACH J. & KRÄNZLIN F. 1981. — *Champignons de Suisse*. Tome 1, Les Ascomycètes. Lucerne, Mykologia, 310 p.
- BRUMMELEN J. (van) 1967. — A world monograph of the genera *Ascobolus* and *Saccobolus* (Ascomycetes, Pezizales). *Persoonia, suppl.*, 1 : 1-260.
- CARPENTER S.E. 1981. — Monograph of *Crocicreas* (Leotiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 33 : 1-290.
- CHADEFAUD M. 1942. — Études d'asques II. Structure et anatomie comparée de l'appareil apical des asques chez divers discomycètes et Pyrénomycètes. *Revue de mycologie*, 7 : 57-88.
- CHADEFAUD M. 1973. — Les asques et la systématique des Ascomycètes (1). *Bulletin de la Société mycologique de France*, 89 : 127-170.
- DENNIS R.W.G. 1949. — A Revision of the British *Hyaloscyphaceae* with notes on related European species. *Mycological Papers*, 32 : 1-97.
- DENNIS R.W.G. 1956. — A Revision of the British *Helotiaceae* in the Royal Botanic Gardens, Kew, with notes on related European species. *Mycological Papers*, 62 : 1-216.
- DENNIS R.W.G. 1981. — *British Ascomycetes*. Vaduz, J. Cramer, 585 p. + addenda and corrigenda
- DISSING H. 1966. — The genus *Helvella* in Europe, with special emphasis on the species found in Norden. *Dansk Botanisk Arkiv*, 25 : 1-172.
- DONADINI J.-C. 1977. — Le genre *Peziza* Lin. per St Amans (II). Les Pézizes de Haute-Provence et du Dauphiné-Savoie. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 31 : 9-35.
- DONADINI J.-C. 1980. — Fortoulisme. Critères taxinomiques chez les Discomycètes operculés. *Documents mycologiques*, 11 (41) : 27-30.
- DONADINI J.-C. 1981. — *Le genre Peziza dans le sud-est de la France, avec clef du genre pour la France*. Thèse, Université de Provence, Marseille, 199 p. + planches.
- DOUGOUD R. 1994. — Contribution à l'étude des Discomycètes. *Documents mycologiques*, 24 (93) : 1-39.
- DOUGOUD R. 1996. — Le champignon du mois. *Pithya cupressina* (Pers. : Fr.) Fuckel. *Bulletin suisse de Mycologie*, 74 (3) : 49-55.
- DOUGOUD R. & MORAVEC J. 1995. — *Peziza acroornata* sp. nov. *Mycologia Helvetica*, 7 (2) : 63-70.
- DOUGOUD R. 2000. — Une espèce type particulière et rare en Europe, *Geopora cooperi* f. *cooperi*. *Mycologia Bavarica*, 4 : 48-54
- DOUGOUD R. 2001. — Clé des discomycètes carbonicoles. *Documents mycologiques*, 30 (120) : 15-29.
- DOUGOUD R. 2002. — Contribution à la connaissance de quelques Discomycètes operculés rares ou méconnus. *Fungi non delineati*, 18 : 1-69.
- DOUGOUD R., HAIRAUD M. & VAN VOOREN N. 2012. — *Pirottaea trichostoma*, une espèce remarquable et rarement découverte. *Ascomycete.org*, 4 (5) : 119-123.
- DOVERI F. 2004. — *Fungi fimicoli Italici*. Trento, A.M.B., Fondazione Centro Studi Micologici, 1104 p.
- ECKBLAD F.-E. 1968. — The genera of the operculate Discomycetes. A Re-evaluation of their taxonomy, phylogeny and nomenclature. *Nytt Magasin for Botanikk*, 15 (1-2) : 1-191.

- ELLIS M.B. & ELLIS J.P. 1985. — *Microfungi on land plants*. London, Croom Helm, 818 p.
- ELLIS M.B. & ELLIS J.P. 1988. — *Microfungi on miscellaneous substrates*. London, Croom Helm, 244 p.
- GRELET J.L. 1979. — Les Discomycètes de France. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, numéro spécial, 3 : 1-709.
- HÄFFNER J. 1987. — Die Gattung *Helvella*, Morphologie und Taxonomie. *Beihefte zur Zeitschrift für Mykologie*, 7 : 1-165.
- HANSEN K., LÆSSØE T. & PFISTER D.H. 2002. — Phylogenetic diversity in the core group of *Peziza* inferred from ITS sequences and morphology. *Mycological Research*, 108 (8) : 879-902.
- HUHTINEN S. 1989. — A monograph of *Hyaloscypha* and allied genera. *Karstenia*, 29 (2) : 45-252.
- KOHN L.M. 1979. — A monographic revision of the genus *Sclerotinia*. *Mycotaxon*, 9 (2) : 365-444.
- KORF R.P. 1972. — Synoptic key to the genera of the *Pezizales*. *Mycologia*, 64 (5) : 937-994.
- LE GAL M. 1937. — Florule mycologique des Bois de la Grange et de l'Étoile. Discomycètes. *Revue de mycologie*, 2 (3-4) : 150-162.
- LE GAL M. 1946. — Les Discomycètes suboperculés. *Bulletin de la Société Mycologique de France*, 62 : 218-240.
- LE GAL M. 1947. — Recherches sur les ornementsations sporales des Discomycètes operculés. Thèse. Reprint 1970. *Bibliotheca Mycologica*, 28 : 73-297.
- MAIRE R. 1926. — Remarques sur les causes des divergences entre les auteurs au sujet des dimensions des spores. *Bulletin de la Société mycologique de France*, 42 : 43-50.
- RAITVIIR A. 1970. — Synopsis of the *Hyaloscyphaceae*. *Scripta Mycologica*, 1 : 1-115.
- RAITVIIR A. 2004. — Revised synopsis of the *Hyaloscyphaceae*. *Scripta Mycologica*, 20 : 1-133.
- RAITVIIR A. & GALÁN R. 1992. — *Lachnum cyanoparaphysatum* sp. nov. a Mediterranean foliicolous species of the *Hyaloscyphaceae*. *Rivista di Micologia*, 35 (2) : 159-164.
- RIFAI M.A. 1968. — The Australasian *Pezizales* in the Herbarium of the Royal Botanic Gardens Kew. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, afd. natuurkunde, Sect. 2*, 57 (3) : 1-295.
- SEEVER F.J. 1928. — *North American Cup-fungi (Operculates)*. Réédition 1942. New York, 377 p.
- SEEVER F.J. 1951. — *North American Cup-fungi (Inoperculates)*. New York, 428 p.
- SCHOCH C.L., WANG Z., TOWNSEND J.P. & SPATAFORA J.W. 2009. — *Geoglossomyces* cl. nov., *Geoglossales* ord. nov. and taxa above class rank in the Ascomycota Tree of Life. *Persoonia*, 22 : 129-138.
- SCHUMACHER T. & KOHN L.M. 1985. — A monographic revision of the genus *Myriosclerotinia*. *Canadian Journal of Botany*, 63 : 1610-1640.
- SCHUMACHER T. 1990. — The genus *Scutellinia* (*Pyronemataceae*). *Opera Botanica*, 101 : 1-107.
- STARBÄCK K. 1895. — Discomyceten-Studien. *Bihang til Kongliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar*, 21 (5) : 1-42.
- VAN VOOREN N. 2008. — Pourquoi étudier les champignons coprophiles ? *Bulletin mycologique et botanique Dauphiné-Savoie*, 191 : 5-10.
- VELENOVSKÝ J. 1934. — *Monographia Discomycetum Bohemiae*. Vol. 1 et 2. Prague, 436 p. + 31 planches.
- WHETZEL H.H. 1945. — A synopsis of the genera and species of the *Sclerotiniaceae*, a family of stromatic inoperculate discomycetes. *Mycologia*, 37 (6) : 648-714.

