

# Deux nouvelles récoltes belges d'*Arcangeliella stephensii*, espèce tubéroïde proche des lactaires

par André FRAITURE<sup>1</sup> et Pascal DERBOVEN<sup>2</sup>

**Résumé :** Deux récoltes belges récentes d'*Arcangeliella stephensii* sont décrites et illustrées. Les différences avec les espèces voisines sont expliquées. Un inventaire des récoltes belges est présenté, ainsi qu'une discussion concernant le phénomène d'évolution des lactaires vers les espèces secotioïdes et « séquestrées ». Il est montré que les spores d'*A. stephensii* ne présentent pas d'apicule mais seulement un fragment de stérigmate.

**Summary :** Two recent Belgian collections of *Arcangeliella stephensii* are described and illustrated. The differences with the close species are explained. A survey of the Belgian collections of the species is presented, as well as a discussion concerning the process of evolution from the *Lactarius* species to the secotioid and sequestrate species. It is shown that the spores of *A. stephensii* do not bear an apicule but only a fragment of the sterigmata.

## Introduction

En septembre 2004, lors d'une prospection mycologique dans le Bois de Niau (zone calcaire, près de Han-sur-Lesse), dans une pente si forte qu'elle l'obligea pratiquement à mettre le nez au sol, l'un de nous (P.D.) fit la découverte d'un champignon hypogé affleurant la surface du sol compact. N'ayant pu le déterminer avec certitude, du fait d'un détail important n'apparaissant pas, il décida de le garder en herbier jusqu'au jour où il pourrait enfin le sortir de l'anonymat. En septembre 2008, il réalisait une autre prospection mycologique, dans le bois d'Angre, à Roisin. Le taillis relativement dense laissait filtrer trop peu de lumière pour permettre le

---

<sup>1</sup> Jardin Botanique National de Belgique [BR], Domaine de Bouchout, B-1860 Meise. E-mail : fraiture@br.fgov.be

<sup>2</sup> Rue du Châtelet, 25 – B-1495 Tilly (Belgique). E-mail : derbovenpascal@hotmail.com

développement de la végétation herbacée et la terre humifère du sous-bois restait apparente, constituant ainsi une situation idéale pour la récolte de certains hypogés en cette saison. Deux espèces furent découvertes, non pas en grattant le sol mais bien en les détectant parce que les carpophores émergeaient de celui-ci. Une de ces espèces était *Melanogaster broomeianus*, l'autre le champignon trouvé en Famenne cinq ans plus tôt. Le caractère qui faisait défaut lors de la précédente récolte (Bois de Niau) n'était toujours pas présent. Finalement, ayant laissé des exemplaires dans le sol, P.D. les retrouva trois semaines plus tard, visiblement plus matures et montrant enfin la caractéristique qui manquait pour confirmer la détermination : le lait exsudé à la coupe du champignon.

### Description des spécimens récoltés

**MACROSCOPIE :** Carpophores 1-2 cm diam., irrégulièrement globuleux, bovistaïdes, munis d'un pseudo-stipe se résumant parfois en un pincement du péridium, de couleur brun-roux fonçant avec l'âge (photos 1 et 2 ; la cavité visible à la base d'un des carpophores a été creusée par *Blaniulus guttulatus*, myriapode dont un exemplaire est visible sur la photo et bien reconnaissable à ses points rouges latéraux). La coupe montre un labyrinthe de lacunes ondulées, tapissées d'un hyménium blanc beige au début et devenant progressivement de la même couleur que la surface extérieure. C'est à ce stade de maturité qu'un lait blanc, immuable et doux, apparaît.

**MICROSCOPIE :** Les spores [30/2/2], observées dans le réactif de Melzer, sont symétriques, largement ellipsoïdes à ellipsoïdes ( $Q = 1,12-1,22-1,37$ ). Elles mesurent  $12,5-14,15-16,0 \times (9,5-10,5-11,70-13,0 \mu\text{m})$ , sans l'ornementation, qui est constituée d'épines de  $1-1,5 (-2) \mu\text{m}$  de haut, non réunies par des connectifs et faiblement amyloïdes. Sous le microscope électronique, ces épines apparaissent comme très étroitement coniques ou parfois cylindriques, droites ou courbées, tronquées ou arrondies au sommet, où elles ont parfois tendance à devenir 2(-4)-fides (fig. 1 A-D). L'apicule est très court et pratiquement invisible mais un fragment de stérigmate de  $2-3 \mu\text{m}$  reste souvent attaché à la spore (fig. 1 D-F). Basides 1 (-2 ?)-sporiques, assez difficiles à observer, en raison de leur forme cystidioïde et par le fait qu'elles semblent se collapser très vite (probablement suite à la minceur de leur paroi et à la rupture du stérigmate à maturité de la spore) (fig. 1B). Pas de columelle observée.

**ÉCOLOGIE :** Spécimens récoltés les 22.IX.2008 et 10.X.2008 (Roisin), sur sol argilo-calcaire, dans un taillis sombre de charmes et non loin d'un grand châtaignier centenaire. Plusieurs carpophores semi-hypogés sur le sommet d'une ornière laissée par un engin mécanique. Une seconde station quelques dizaines de mètres plus loin.

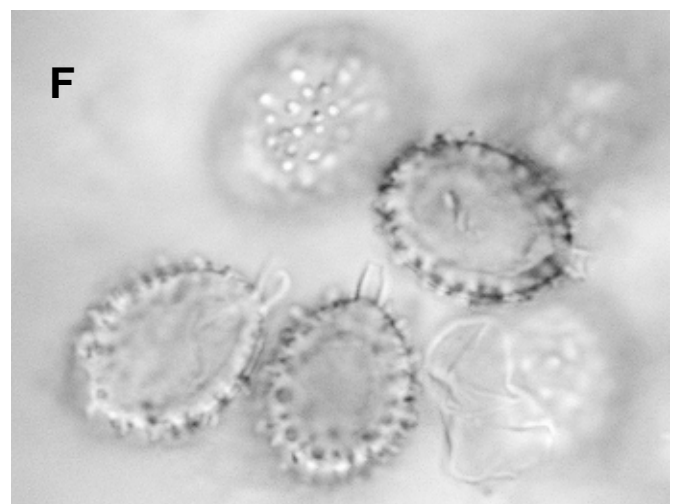
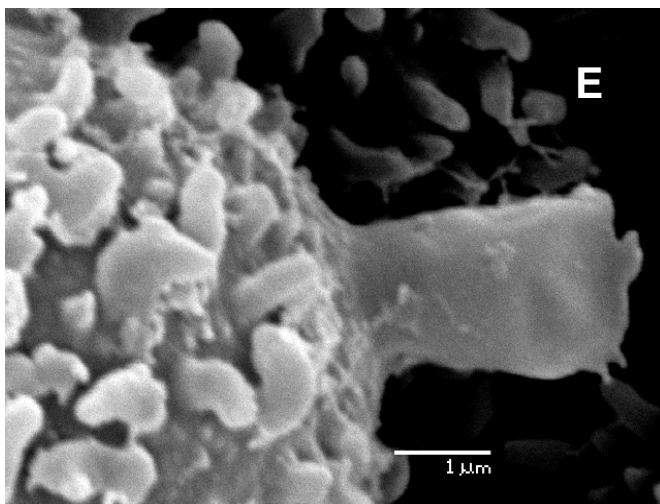
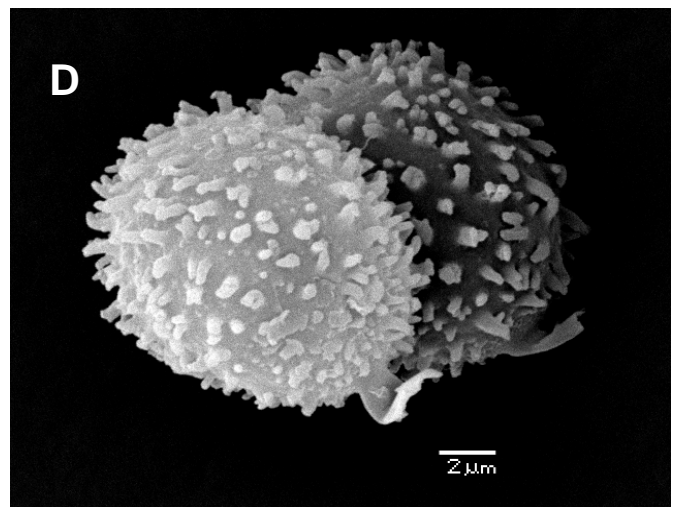
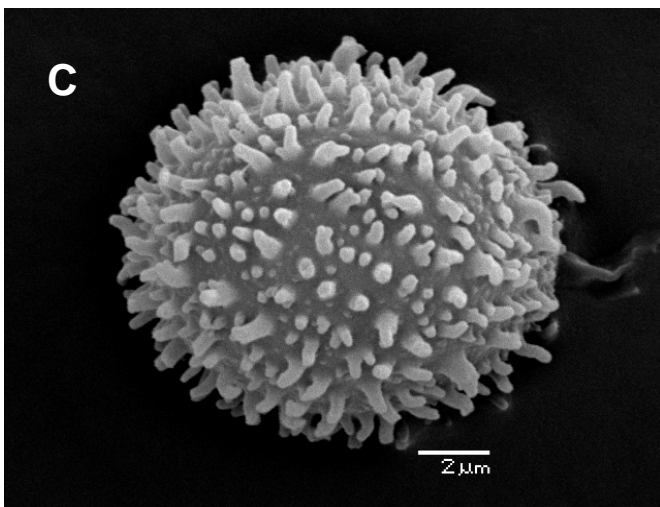
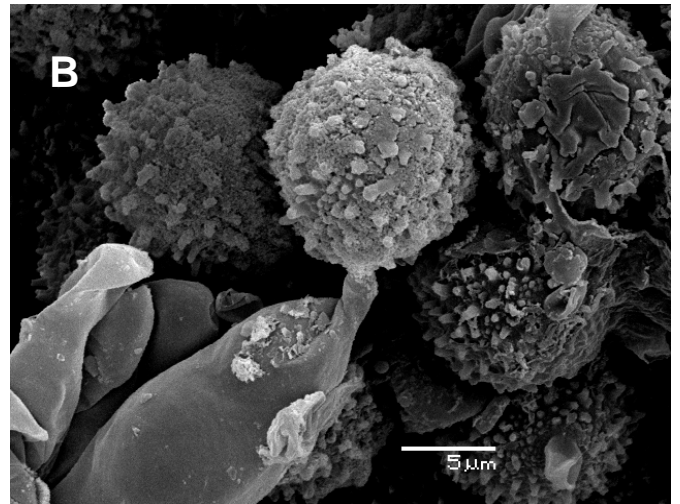
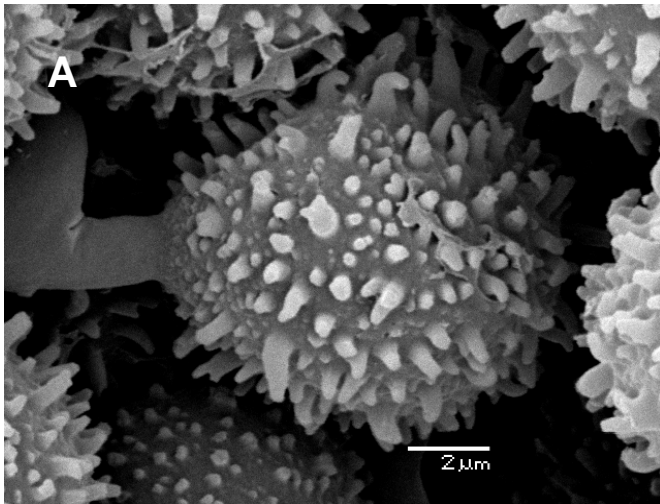


Figure 1. – Spores d'*Arcangeliella stephensii* (spécimen A. Fraiture 3085). A - B : spores encore attachées à la baside. C - F : spores mûres, portant un fragment de stérigmate. (A-E : photos au microscope électronique à balayage, par M. Verhaegen ; F : photo au microscope optique, par A. Fraiture).

L'espèce avait également été récoltée le 5.IX.2004 (Ave-et-Auffe), au sommet d'une pente calcaire, sur sol tassé et dégagé (il s'agit probablement d'un sentier étroit créé par le passage répété du gibier), sous *Quercus* et *Carpinus*, près de *Tilia* et de *Fagus*.

SPÉCIMENS ÉTUDIÉS : Belgique, Roisin, Bois d'Angre, IFBL H3.12, 22.IX.2008 ; récolte et détermination : P. Derboven, herbiers A. *Fraiture 3085* (BR) et P. *Derboven s.n.* – Belgique, Ave-et-Auffe, Bois de Niau, IFBL J6.34, 05.IX.2004 ; récolte et détermination : P. Derboven, herbiers A. *Fraiture 3144* (BR) et P. *Derboven s.n.*

## Identification des récoltes

Une certaine confusion règne dans la systématique et la nomenclature des Basidiomycètes hypogés apparentés aux Russulales. Il semble toutefois que, depuis une dizaine d'années, les choses soient en train de s'éclaircir.

Vidal (2004) donne une liste des espèces gastéroïdes reliées au genre *Lactarius*. Il les classe dans deux genres : *Gastrolactarius* et *Arcangeliella*. Le genre *Gastrolactarius* R. Heim ex J.M. Vidal contient les espèces secotioïdes (voir la discussion ci-dessous). Pour le genre *Arcangeliella*, Vidal revient à la conception de Cavara (1900) et n'y range que les espèces gastéroïdes (tubéroïdes) reliées au genre *Lactarius*, incluant donc toutes les espèces lactescentes classées par divers auteurs dans le genre *Zelleromyces*.

Si nous éliminons, dans le genre *Arcangeliella* ainsi conçu, les espèces à spores plus ou moins réticulées et ne gardons que les espèces qui, comme notre récolte, ont des spores ornées de verrues ou d'épines isolées, il ne reste que 9 espèces. Parmi celles-ci, nous pouvons encore éliminer facilement les espèces à spores globuleuses à subglobuleuses (*A. lactifera*, *A. papyracea*, *A. scissilis* et *A. ramispina*, cette dernière remarquable en outre par ses longues épines ramifiées). On peut également écarter *A. sculptispora*, dont les épines peuvent atteindre une longueur de 4 µm et se soudent partiellement pour donner à la spore mûre une apparence ailée (Miller & Lebel 1999). Il reste donc les quatre espèces suivantes.

*Arcangeliella oregonensis* a été décrit des USA, sous *Libocedrus decurrens* (« incense cedar »), et reste assez mal connu. D'après la description originale, cette espèce semble fort proche de *A. borziana*. Elle possède une columelle dendroïde, des basides 4-sporiques et des spores subglobuleuses à largement ellipsoïdes, de 10-13 x 8-11 µm (sans l'ornementation ?), à épines de 1-1,25 µm isolées mais se touchant presque et parfois disposées en croissants ou en chaînes. Chose curieuse, les auteurs ajoutent que cette ornementation serait rapidement caduque (« the rods rather readily deciduous »). L'espèce ne correspond pas à notre récolte.

*Arcangeliella nanjingensis* est une espèce mystérieuse, décrite de Chine et qui semble être inconnue de tous, même des auteurs chinois récents (Teng 1996, Mao 2000). Elle ressemble à *A. stephensii*, notamment par le fait qu'elle ne possède pas de columelle, que ses basides sont bisporiques et qu'elle est associée à des arbres feuillus. On peut toutefois la séparer de cette espèce par ses spores, qui sont nettement plus petites (8-11,5 x 7,5-10 µm).

Il ne reste donc que deux espèces possibles pour notre récolte : *A. borziana* et *A. stephensii*. Ces deux espèces ont été fréquemment confondues par les auteurs. Par exemple, la description de *Zelleromyces stephensii* donnée par Miller & Miller (1986) correspond à *A. borziana* mais l'écologie et la distribution géographique des spécimens étudiés laissent penser qu'il y a peut-être un mélange avec *A. stephensii*. Montecchi & Lazzari (1993) considèrent qu'il ne s'agit que d'une seule espèce. Gross (1990) est du même avis et ajoute même *Hydnangium monosporum* pour former une espèce qui serait divisée en trois races, à spores de taille très différente : race monosporique (*H. monosporum*), race bisporique (*Z. stephensii*) et race tétrasporique (*A. borziana*). On trouvera dans Krieglsteiner (1991) et Lebel & Trappe (2000) d'autres discussions sur les rapports entre *A. stephensii* et *A. borziana*.

Les études récentes ont cependant établi qu'*A. borziana* et *A. stephensii* constituent deux espèces bien différentes. Les commentaires ci-dessous sont basés sur Lebel & Trappe (2000), Vidal (2004) et Nuytinck et al. (2004). Les différences les plus fiables et les plus facilement observables entre les deux espèces sont les suivantes.

*Arcangeliella borziana* Cavara possède une columelle, mais celle-ci n'est bien visible que sur les exemplaires jeunes. La base des carpophores montre un petit reste de pied, duquel le péridium est un peu écarté et laisse voir quelques plis de la gléba, en forme de lamelles avortées (voir la belle photo de Montecchi & Lazzari 1993: 334). Les basides sont (2-) 4-sporiques et les spores sont clairement asymétriques (l'apicule n'est pas situé dans l'axe de la spore) et sont donc très probablement des ballistospores (éjectées avec force de la baside). Il s'agit d'une espèce mycorrhizique des conifères (*Abies alba* et *Picea abies*), croissant dans les forêts subalpines (altitude 1000-1800 m), sur sols siliceux. Elle est rare et localisée ; elle a été observée dans les Alpes et les Apennins (France, Italie, Autriche, Suisse, Allemagne). Des illustrations peuvent être consultées dans Ayer (1998), Cetto 6: 2536, Montecchi & Lazzari (1988, 1993: 334), Montecchi & Sarasini (2000: 613, 614) et Vidal (2004: 82, en haut). Nos récoltes ne correspondent pas à cette espèce.

*Arcangeliella stephensii* (Berk.) Zeller & C.W. Dodge ne possède pas de columelle. Il n'y a pas de vestige de pied et les carpophores sont entièrement enveloppés par le péridium. Les basides sont 1 (-2)-sporiques. Les spores sont

symétriques (apicule situé dans l'axe de la spore) et constituent des statismospores (elles ne sont pas éjectées activement). L'espèce est associée à des arbres feuillus (principalement *Corylus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Populus*, *Quercus* et *Tilia*) dans des forêts montagnardes (altitude 500-1000 m), sur sols calcaires. Elle est assez fréquente dans les régions tempérées du centre et du sud de l'Europe (Grande-Bretagne, Belgique, Luxembourg, Allemagne, République tchèque, Hongrie, Roumanie, France, Suisse, Italie, Espagne). On trouvera des illustrations dans Pegler et al. (1993 : pl. 12D) et Vidal (2004 : 82, en bas). Il est clair que nos récoltes correspondent bien à cette espèce.

*Arcangeliella stephensii* (Berk.) Zeller & C.W. Dodge, in Dodge, Ann. Missouri Bot. Gard. **18**: 463 (1931).

≡ *Hydnangium stephensii* Berk., Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 1 **13**: 352 (1844) (basionyme).

≡ *Zelleromyces stephensii* (Berk.) A.H. Smith [as "stephansii"], Mycologia **54** (6): 635 ("1962", publ. 1963).

≡ *Lactarius stephensii* (Berk.) Verbeken & Walley, in Nuytinck et al., Belg. J. Bot. **136** (2): 151 ("2003", publ. 2004).

= *Hydnangium monosporum* Boud. & Pat., J. Bot. (Morot) **2**: 445 (1888).

= ? *Hydnangium soehneri* Zeller & C.W. Dodge, Ann. Missouri bot. Gard. **22**: 372 (1935) [fide Vidal (2004), *H. soehneri* ne serait qu'une forme macrospore (15-18,5 x 13-15 µm) de *A. stephensii*]

De nombreux autres synonymes sont cités par Vidal (2004: 64).

## Distribution en Belgique et au grand-duché de Luxembourg

*Arcangeliella stephensii* fut découvert en Belgique par les mycologues hollandais, à Ave-et-Auffe, bois du Roptai, IFBL J6.33, le 12.IX.1975 (Frencken 1977 et De Vries 1977). Il fut ensuite retrouvé par eux à ce même endroit en X.1977, ainsi qu'à Han-sur-Lesse, Grande-Tinaimont, IFBL J6.24 ou 25, en X.1977 (Frencken 1979). Ce matériel se trouve dans l'herbier De Vries. Thoen (1988) ne signale que ces trois mêmes récoltes pour la Belgique.

Une de nos récoltes (Ave-et-Auffe, Bois de Niau, IFBL J6.34, 05.IX.2004) provient de cette même région, l'autre du Bois d'Angre à Roisin (IFBL H3.12, 22.IX.2008).

Nuytinck et al. (2003) ont également étudié une récolte faite à Montquintin, IFBL M7.41.22, sous *Populus ×canadensis*, le 08.IX.1992. Spécimen *D. Thoen 8241* (herb. D. Thoen, double à GENT).

Outre les stations wallonnes signalées ci-dessus, *A. stephensii* a été trouvé en Flandre à deux reprises. La première récolte a été faite à Berg (Kampenhout), dans la réserve naturelle du Torfbroek, IFBL D5.51.31, le 2.XII.2002, dans la litière de feuilles sous *Populus cf. alba* et *Crataegus*, au bord d'un marais alcalin. Spécimen *R. Walley* 2930 (GENT) (Walley 2002, Nuytinck et al. 2003).

La seconde récolte flamande a été réalisée à Brugge, « parking begraafplaats, Blauwe toren », IFBL C2.11.23, le 22.VII.2007. Les carpophores étaient à demi enterrés, dans le gazon court, sous *Populus canescens*, sur sol argileux. Spécimen *O. Van de Kerckhove* 4600 (BR), aquarelle VdKO 987. Le récolteur mentionne le fait que le lait était jaunissant et que le spécimen dégageait une odeur de feuilles froissées de géranium.

Signalons également une récolte au grand-duché de Luxembourg, à Pétange, Leier, en 2001, sous *Quercus* (Thoen & Schultheis 2003).

La base de données FUNBEL (de la KVMV) ne contient pas d'autres données que celles citées ci-dessus. Il n'y a aucune donnée concernant les *Arcangeliella* dans la base de données MYCOBEL. Il n'y a pas de matériel de Belgique ni du grand-duché de Luxembourg dans l'herbier de Liège (LG). Les deux seuls spécimens belges d'*Arcangeliella* préservés dans l'herbier du Jardin Botanique National de Belgique (BR) sont cités ci-dessus. Daniel Thoen n'a pas connaissance d'autres récoltes de ce genre en Belgique et au grand-duché de Luxembourg.

### **Apicule ou fragment de stérigmate ?**

Les auteurs parlent souvent d'apicule ou d'appendice hilaire en décrivant les spores d'*A. stephensii*. Or un examen attentif, tant en microscopie optique qu'en microscopie électronique, nous a persuadés que l'apicule était pratiquement absent chez *A. stephensii*. Tout au plus peut-on parfois observer une très basse élévation conique de la surface de la spore. La surface de raccord avec le stérigmate est très large (environ 1 µm diam.) et il ne semble pas y avoir de zone d'abscission bien marquée. C'est sans doute la raison pour laquelle le stérigmate, dont la paroi est fort mince, se brise très fréquemment à maturité, abandonnant un fragment long de 2 à 3 µm, qui reste attaché à la spore. Ce fragment n'est pas conique, comme le serait un apicule, mais de forme cylindrique et irrégulièrement tronqué à l'extrémité (fig. 1 D-F). En microscopie optique, il apparaît hyalin et quasi transparent (fig. 1F).

### **Les *Arcangeliella* : un bel exemple de l'évolution chez les champignons**

Depuis longtemps les mycologues ont remarqué la proximité qui existe entre certains basidiomycètes hypogés, d'une part, et les lactaires et les russules de l'autre.

Certains caractères présentés par ces champignons tubéroïdes correspondent en effet très bien avec les Russulaceae, notamment le type de spores et leur ornementation amyloïde, la présence de dermatocystides dans le péridium, ainsi que la présence dans la chair de sphérocytes et (pour les espèces reliées aux lactaires) de laticifères. Cavara (1900), par exemple, lors de la description du genre *Arcangeliella* et de *A. borziana*, parle de formes d'adaptation à la vie hypogée et d'évolution régressive ayant mené des *Lactarius* vers *Arcangeliella* et des *Russula* vers les *Elasmomyces*. Cette idée est reprise et développée par Bucholtz (1902).

Malençon (1931), poursuivant dans cette ligne, présente le concept de la « série des Astérosporés ». Plusieurs autres auteurs ont ensuite contribué à développer cette vision phylogénétique de la classification des Russulales. Il faut citer, parmi d'autres, Heim (voir notamment ses publications de 1938 et 1948) et Singer & Smith (1960). Il est à noter que ces derniers auteurs, après beaucoup d'hésitations, concluent que les lactaires et les russules dérivent des espèces secotioïdes, alors que c'est l'hypothèse inverse qui est généralement retenue par les auteurs. Kreisel (1969) décrit l'ordre des Russulales et y inclut les genres *Elasmomyces*, *Macowanites*, *Martiella*, *Arcangeliella* et *Zelleromyces*. Les publications se sont succédé depuis lors, modifiant et précisant progressivement la délimitation des Russulales et la répartition des espèces dans les différents genres d'hypogés. Ces études mettaient l'accent sur différents caractères : l'étude détaillée des spores, l'anatomie de la trame hyménophorale, le développement de la columelle et l'anatomie du peridiopellis (Oberwinckler 1977, Pegler & Young 1979, Beaton et al. 1984, Miller 1988, Zhang & Yu 1990, Calonge & Martín 2000, Lebel & Trappe 2000, Trappe et al. 2002).

Depuis peu, les analyses moléculaires ont largement confirmé l'hypothèse de la proximité des lactaires et des *Arcangeliella* et donné des résultats plus précis (Miller et al. 2001). Peter et al. (2001), Nuytinck et al. (2003) et Calonge & Martín (2003) ont montré que *A. stephensii* était relié au sous-genre *Pipetites* du genre *Lactarius* et que *A. borziana* se classait, de même que *Zelleromyces hispanicus*, dans le sous-genre *Russularia* du genre *Lactarius*, à proximité de *L. fulvissimus* et de *L. subsericatus* ou de *L. aurantiacus*.

Les analyses moléculaires confirment donc que les (relativement proches) ancêtres de ces *Arcangeliella* étaient des Russulaceae. Ces ancêtres avaient plus que probablement l'allure des lactaires actuels, avec un chapeau, des lamelles et un pied bien formés. Au cours de l'évolution, ces espèces se sont modifiées pour arriver à leur aspect actuel. Certaines d'entre elles, que l'on qualifie de « secotioïdes », ont aujourd'hui le chapeau qui reste fermé autour du pied et les lamelles fortement déformées et anastomosées ; le pied s'est souvent réduit mais reste toujours bien



apparent sur une coupe longitudinale. Vidal (2004) a rassemblé dans le genre *Gastrolactarius* toutes les espèces secotioïdes reliées au genre *Lactarius*.

D'autres espèces ont vu leur morphologie se modifier davantage encore. Les lamelles se sont transformées en une gleba creusée de logettes fertiles. Le pied a disparu, quoiqu'une langue de tissu stérile (la columelle), partant de la base du carpophore et remontant dans la gleba, reste parfois présente. Le carpophore tout entier est enveloppé dans le périidium, qui est l'homologue du pileipellis des Russulaceae. On qualifie ces espèces de « séquestrées ». Vidal (2004) range dans le genre *Arcangeliella* toutes les espèces séquestrées reliées au genre *Lactarius*.

Un autre caractère qui a souvent évolué chez les espèces hypogées est le mode d'émission des spores (Pegler & Young 1979). Chez les Agaricales et Russulales « normales », les spores mûres sont éjectées avec force de la baside (ballistosporie), ce qui leur permet d'être dispersées par les courants d'air (et permet également d'obtenir une sporée). Chez beaucoup de basidiomycètes hypogés, au contraire, cette faculté a été perdue (statismosporie). La raison en est sans doute qu'ici les spores sont émises en milieu clos, et ne peuvent jamais être dispersées par le vent.

Il est possible que, pour compenser cette perte de faculté de dispersion, les espèces hypogées soient devenues plus attractives pour les animaux. Il existe en effet de nombreuses études qui montrent que les champignons hypogés sont consommés par les mammifères (écureuils et petits rongeurs, cervidés, sangliers, ...) (Verbeken 2002, Trappe & Claridge 2005). Cette consommation favorise beaucoup la dispersion des spores, que celles-ci soient ingérées ou transportées sur la surface de l'animal. Ces phénomènes ont surtout été étudiés en Amérique du Nord et en Australie, où les hypogés sont abondants (Amaranthus et al. 1994, Johnson 1994, Waters et al. 2000), mais des travaux ont également été réalisés en Europe (Genard et al. 1986). Ajoutons que les champignons hypogés sont aussi consommés par des insectes, des myriapodes (photo 2) et des vers de terre. En ingérant ces invertébrés, certains oiseaux contribuent donc eux aussi à la dispersion du champignon. Il en va de même des insectes coprophiles qui s'attaquent aux excréments des mammifères mycophages...

A la lumière de ce qui vient d'être dit, on peut conclure qu'*A. borzii* est moins avancé qu'*A. stephensii* sur la voie de la « séquestration ». En effet, chez le premier, on observe encore la présence d'un pied vestigial et d'une columelle, le périidium ne couvre pas l'extrême base du carpophore, où des lames vestigiales sont encore visibles. De plus, les basides sont tétrasporiques et les spores sont asymétriques, avec un apicule latéral, ce qui laisse penser que ce sont encore des ballistospores. Bien que les ballistospores soient rares chez les espèces hypogées de Russulales, le cas de *A. borzii* n'est cependant pas unique. On peut citer l'exemple de *Lactarius rubriviridis*, récemment décrit de Californie (Desjardin 2003).



Photo 1. – *Arcangeliella stephensii* : récolte de Roisin. Carpophores encore jeunes, avec gleba jaunâtre. Spécimen *P. Derboven s.n.* (photo P. Derboven).



Photo 2. – *Arcangeliella stephensii* : récolte de Roisin, remarquer le lait blanc qui s'écoule, la couleur foncée de la gleba mûre et la cavité creusée par les myriapodes. Spécimen *P. Derboven s.n.* (photo P. Derboven).

A l'inverse, *A. stephensii* est arrivé pratiquement au bout de l'évolution vers l'état « séquestré » : on n'y observe plus de pied vestigial ni de columelle (sauf éventuellement une faible trace dans la jeunesse), le péridium couvre la totalité du carpophore et ne laisse apparaître aucun vestige de lamelle, les basides sont 1 (-2)-sporiques et les spores sont symétriques, ce qui montre qu'il s'agit de statismospores.

Ces considérations nous font émettre l'hypothèse que, à l'autre bout de la chaîne évolutive, *Lactarius acerrimus* montre probablement des signes d'un début d'évolution vers l'état « secotioïde » : les lames sont souvent mal formées et fortement anastomosées par endroits et les basides sont bisporiques, fait unique dans le genre *Lactarius*.

Pour terminer, mentionnons l'hypothèse émise par Albee-Scott (2007), selon laquelle les formes secotioïdes se sont peut-être développées sous la pression de facteurs du milieu qui étaient favorables au mode de vie hypogé et provoquaient également la disparition des formes épigées normales.

### **Conséquences nomenclaturales des études moléculaires : jusqu'où peut-on aller ?**

Depuis plus d'une décennie, les résultats des analyses moléculaires ont modifié assez fortement la systématique de tous les êtres vivants. Les champignons n'ont pas été épargnés par cette révolution. Ce sont surtout les familles et les ordres qui ont été perturbés. Le cas des Russulales est particulièrement illustratif à cet égard. Il y a encore une quinzaine d'années, l'ordre ne comportait guère que les genres *Lactarius* et *Russula*, ainsi que les genres hypogés qui leur sont proches (Hawksworth et al. 1995). Aujourd'hui, on y trouve un florilège d'espèces d'une ahurissante diversité morphologique : des Aphyllophorales à lamelles (*Lentinellus*), des polypores (*Heterobasidion*, *Bondarzewia*), des hydnoïdes (*Auriscalpium*, *Gloiodon*, *Creolophus*, *Hericium*, *Mucronella*, ...), des clavarioïdes (*Artomyces*, *Clavicornia*), des corticiés (*Asterostroma*, *Laxitextum*, *Peniophora*, *Stereum*, ...) et des tubéroïdes (*Arcangeliella*, *Gastrolactarius*, *Gymnomyces*, *Macowanites*, ...) (Hibbett & Donoghue 1995, Hibbett & Binder 2002, Larsson & Larsson 2003, Miller et al. 2006).

La question se pose toutefois de savoir jusqu'où on peut aller dans les modifications de la systématique. Peut-on arriver à des groupes qui n'ont plus aucune homogénéité morphologique et qui ne peuvent plus être définis qu'en fonction de critères moléculaires ? Nous ne nous lancerons pas dans cet épineux débat mais le genre *Arcangeliella*, qui nous occupe ici, est un exemple intéressant de cette question. Il était rangé naguère parmi les gastéromycètes, il est placé

aujourd'hui parmi les Russulales. Jusque là, cela ne constitue pas un problème mais faut-il aller jusqu'à inclure ses espèces dans le genre *Lactarius*, comme certains scientifiques le font aujourd'hui (*Lactarius stephensii* et *L. borzianus*) ? Cela nous paraît moins évident. Le moléculaire montre que les *Arcangeliella* descendent directement des *Lactarius*. Un simple coup d'œil suffit à constater qu'ils ne sont plus des *Lactarius* aujourd'hui...

## Remerciements

Marcel Vehaegen (BR) a pris pour nous les photos des spores au microscope électronique. Emile Vandeven et Daniel Ghyselincx ont consulté pour nous, respectivement, les bases de données FUNBEL et MYCOBEL concernant la présence des *Arcangeliella* en Belgique et au grand-duché de Luxembourg. Daniel Thoen a fait de même dans ses notes concernant les champignons hypogés. Via le Forum Mycologia Europaea, Guy Garcia et Chantal Hugouvieux nous ont, respectivement, envoyé la description originale de *Martellia nanjingensis* et signalé que cette description se trouvait sur le site *Russulales-News*. Nous remercions vivement chacun de ces collègues pour leur amabilité et leur aide efficace.

## Bibliographie

- ALBEE-SCOTT S.R. (2007) – Does secotioid inertia drive the evolution of false-truffles ? *Mycol. Res.* **111** (9): 1030-1039.
- AMARANTHUS M., TRAPPE J.M., BEDNAR L. & ARTHUR D. (1994) – Hypogeous fungal production in mature Douglas-fir forest fragments and surrounding plantations and its relation to coarse woody debris and animal mycophagy. *Can. J. For. Res.* **24**: 2157-2165.
- AYER F. (1998) – *Arcangeliella borziana* Cavara 1900. *Schw. Z. Pilzk.* **76** (5): 240-245.
- BEATON G., PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K. (1984) – Gastroid basidiomycota of Victoria State, Australia, 2 – Russulales. *Kew Bull.* **39**: 669-698.
- BUCHOLTZ F. (1902) – Zur Morphologie und Systematik der Fungi hypogaei. *Ann. mycol.* **1** (2): 152-174 + pl. IV-V.
- CALONGE F.D. & MARTÍN M.P. (2000) – Morphological and molecular data on the taxonomy of *Gymnomyces*, *Martellia* and *Zelleromyces* (Russulales). *Mycotaxon* **76**: 9-15.

- CALONGE F.D. & MARTÍN M.P. (2003) – *Zelleromyces hispanicus*, the gasteroid phase of *Lactarius aurantiacus*. *Bol. Soc. micol. Madrid* **27**: 231-236.
- CAVARA F. (1900) – *Arcangeliella borziana* nov. gen. nov. sp. - Nuova Imenogasteria delle abetine di Vallombrosa. *Nuovo Giorn. bot. Ital.* NS **7** (2): 117-128 + pl. VII.
- DESJARDIN D.E. (2003) – A unique ballistosporic hypogeous sequestrate *Lactarius* from California. *Mycologia* **95** (1): 148–155.
- DE VRIES G.A. (1977) – Contribution à la connaissance des champignons hypogés de la Belgique. *Lejeunia* NS **86**: 16 p.
- FRENCKEN J.B.M. (1977) – Contribution à la connaissance de la flore mycologique de la région d’Ave-et-Auffe, deuxième inventaire. *Natura Mosana* **30**: 88-98.
- FRENCKEN J.B.M. (1979) – Contribution à la connaissance de la flore mycologique de la Haute Belgique, troisième inventaire. *Natura Mosana* **32** (1): 1-10.
- GENARD M., LESCOURRET F. & DURRIEU G. (1986) – Mycophagie chez le sanglier et dissémination des spores de champignons hypogés. *Gaussenia* **2**: 17-23.
- GROSS G. (1990) – L’ipogeo lattifluo di Vallombrosa : Was ist *Arcangeliella borziana* Cavara ? *Riv. Micol.* **33** (3): 240-244.
- HAWKER L.E. (1954) – British hypogeous fungi. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B* **237**: 429-546.
- HAWKSWORTH D.L., KIRK P.M., SUTTON B.C. & PEGLER D.N. (1995) – Ainsworth & Bisby’s Dictionary of the Fungi (8<sup>th</sup> ed.). Wallingford, CAB International, x, 616 p.
- HEIM R. (« 1937 », publ.1938) – Les Lactario-Russulés du domaine oriental de Madagascar. Essai sur la classification et la phylogénie des Astérosporales. Prodrôme à une flore mycologique de Madagascar et Dépendances, I: 196 p. + 8 pl. Paris, Muséum national d’histoire naturelle.
- HEIM R. (1948) – Phylogeny and natural classification of macro-fungi. *Trans. Br. mycol. Soc.* **30**: 161-178.
- HIBBETT D.S. & DONOGHUE M.J. (1995) – Progress toward a phylogenetic classification of the Polyporaceae through parsimony analysis of mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Can. J. Bot.* **73** (Suppl. 1): S853-S861.
- HIBBETT D.S. & BINDER M. (2002) – Evolution of complex fruiting-body morphologies in homobasidiomycetes. *Proc. roy. Soc. London Ser. B* **269**: 1963-1969.

- JOHNSON C.N. (1994) – Nutritional ecology of a mycophagous marsupial in relation to production of hypogeous fungi. *Ecology* **75**: 2015-2021.
- KREISEL H. (1969) – Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. J. Cramer, Lehre, 245 p. + 8 pl.
- KREISEL H. (2001) – Checklist of the gasteral and secotioid Basidiomycetes of Europe, Africa, and the Middle East. *Österr. Z. Pilzk.* **10**: 213-313.
- KRIEGLSTEINER G.J. (1991) – Über neue, seltene, kritische Makromyzeten in Westdeutschland (ehemalige BR Deutschland, Mitteleuropa), XIII – Porlinge, Korallen-, Rinden- und Gallertpilze. *Z. Mykol.* **57** (1): 17-54 + 1 pl.
- LARSSON E. & LARSSON K.-H. (2003) – Phylogenetic relationships of russuloid basidiomycetes with emphasis on aphylophoralean taxa. *Mycologia* **95**: 1037–1065.
- LEBEL T. & TRAPPE J.M. (2000) – Type studies of sequestrate Russulales, 1 – Generic type species. *Mycologia* **92** (6): 1188-1205.
- MALENÇON G. (1931) – La série des Asterosporés. In : Travaux cryptogamiques dédiés à Louis Mangin, pp. 377-396. Paris. [non consulté]
- MAO X.L. (2000) – The macrofungi in China. Zhengzhou, Henan Science & Technology Publishing House, [xiv], 719 p.
- MILLER S.L. & LEBEL T. (1999) – Hypogeous fungi from the southeastern United States, II – The genus *Zelleromyces*. *Mycotaxon* **72**: 15-25.
- MILLER S.L. & MILLER O.K. (1986) – *Zelleromyces stephensii*, an interesting member of the gasteroid Russulales from Europe. *Mycol. Helv.* **2**: 59-66.
- MILLER S.L. (1988) – A systematic evaluation of basidiospore symmetry and tegumentation in hypogeous and gasteroid Russulales. *Can. J. Bot.* **66** (12): 2561-2573.
- MILLER S.L., MCCLEAN T.M., WALKER J.F. & BUYCK B. (2001) – A molecular phylogeny of the *Russulales* including agaricoid, gasteroid and pleurotoid taxa. *Mycologia* **93**(2): 344-354.
- MILLER S.L., LARSSON E., LARSSON K.-H., VERBEKEN A. & NUYTINCK J. (2006) – Perspectives in the new Russulales. *Mycologia* **98** (6): 960-970.
- MONTECCHI A. & LAZZARI G. (1988) – Invito allo studio dei funghi ipogei, IV – I Gasteromiceti (II parte). *Riv. Micol.* **31** (1/2): 77-92.
- MONTECCHI A. & LAZZARI G. (1993) – Atlante photographico di funghi ipogei. Trento, AMB & Vicenza, Centro Studi Micologici, 490 p.

- MONTECCHI A. & SARASINI M. (2000) – Funghi ipogei d'Europa. Trento, AMB & Vicenza, Centro Studi Micologici, vi, 714 p.
- NUYTINCK J., VERBEKEN A., DELARUE S. & WALLEYN R. (“2003”, publ. 2004) – Systematics of European sequestrate lactarioid Russulaceae with spiny spore ornamentation. *Belg. J. Bot.* **136** (2): 145-153.
- OBERWINCKLER F. (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. In : Frey W., Hurka H. & Oberwinckler F., Beiträge zur Biologie des niederen Pflanzen, Stuttgart, G. Fischer, pp. 59-105.
- PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K. (1979) – The gasteroid Russulales. *Trans. Brit. mycol. Soc.* **72** (3): 353-388.
- PEGLER D.N., SPOONER B.M. & YOUNG T.W.K. (1993) – British truffles, a revision of British hypogeous Fungi. Kew, Royal Botanic Gardens, 216 + 26 pl.
- PETER M., BÜCHLER U., AYER F. & EGLI S. (2001) – Ectomycorrhizas and molecular phylogeny of the hypogeous russuloid fungus *Arcangeliella borziana*. *Mycol. Res.* **105** (10): 1231-1238.
- SINGER R. & SMITH A.H. (1960) – Studies on secotiaceous fungi, IX – The Astrogastraceous Series. *Mem. Torrey bot. Club* **21** (3): 1-112.
- TENG S.C. (1996) – Fungi of China. Ithaca, Mycotaxon, xiv, 586 p.
- THOEN D. (1988) – Catalogue des champignons hypogés de Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg. *Dumortiera* **41**: 4-18.
- THOEN D. & SCHULTHEIS B. (2003) – Checklist provisoire des champignons hypogés du Luxembourg. *Bull. Soc. Nat. luxemb.* **103**: 31-44.
- TRAPPE J.M., LEBEL T. & CASTELLANO M.A. (2002) – Nomenclatural revisions in the sequestrate russuloid genera. *Mycotaxon* **81**: 195-214.
- TRAPPE J.M. & CLARIDGE A.W. (2005) – Hypogeous fungi: evolution of reproductive and dispersal strategies through interactions with animals and mycorrhizal plants. In : Dighton J., White J.F. & Oudemans P. (eds), The fungal Community, its organization and role in the ecosystem (3e éd.). *Mycology Series* **23**: 613-623. CRC Press, Boca Raton.
- VERBEKEN A. (2002) – Mycofage vertebraten. *Jaarboek VMV* **7**: 23-31.
- VIDAL J.M. (2004) – *Arcangeliella borziana* and *A. stephensii*, two gasteroid fungi often mistaken. A taxonomic revision of *Lactarius*-related sequestrate fungi. *Rev. Catal. Micol.* **26**: 59-82.
- WALLEYN R. (2002, publ. 2003) – Truffelsnuffels in Vlaanderen. *AMK Meded.* **2003** (2): 39-44.

WATERS J.R., MCKELVEY K.S., ZABEL C.J. & LUOMA D. (2000) – Northern Flying Squirrel Mycophagy and Truffle Production in Fir Forests in Northeastern California. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-178*: 73-93.

ZHANG B.-C. & YU Y.-N. (1990) – Two new species of gastroid Russulales from China, with notes on taxonomy of *Gymnomyces*, *Martellia* and *Zelleromyces*. *Mycol. Res.* **94** (X): 457-462.

Le site *Russulales-News* est accessible à l'adresse <http://www.mtsn.tn.it/russulales-news/>