

LES CYSTIDES DES HYMÉNOMYCÈTES ¹

EVANGELINA PÉREZ SILVA ²

RESUMEN

En los primordios de los diferentes Hymenomyces pudimos observar que el origen de los plegamientos de las láminas se manifiesta en diferentes estadios, aun cuando la diferenciación externa no es aparente (*Coprinus micaceus*).

En otras especies, como *Naematoloma sublateritium*, el origen de los plegamientos de las láminas, igual que la diferenciación de los cistidios, se observa en la parte de los primordios que dará origen al píleo, cuando esta parte ha alcanzado de 1 a 2 mm de diámetro. Por el contrario, en otras especies como *Inocybe hystrix*, el origen de los plegamientos de las láminas y, por consecuencia, la diferenciación de los cistidios, es tardía.

En general, los cistidios marginales y a veces los pelos marginales, son las primeras células que adquieren su diferenciación, pero puede suceder el caso contrario (*Lacrymaria*).

Los cistidios verdaderos o pleurocistidios se caracterizan y difieren de los queilocistidios por su forma, posición, estructura y origen.

Los pleurocistidios tienen su origen en los plegamientos de la capa en empalizada de la cámara anular. Son células binucleadas, de citoplasma homogéneo y de pared variable en espesor, situados en las partes faciales, a veces parte marginal de las láminas y parte superior del estípite; sirven como receptáculos y realizan la excreción de una manera intensa.

Los queilocistidios son la terminación de las hifas de la trama. Según nuestras observaciones, se originan tan pronto como se forman los plegamientos de las láminas, en la gran mayoría de las especies. Estas células tienen siempre pared delgada y transparente, y citoplasma hialino; son también binucleadas y realizan con menor intensidad la excreción.

El espesor de la pared, sobre todo en los pleurocistidios, puede variar según los géneros o según las especies, éstas dentro de un mismo género. A veces es delgada, parecida a la de los queilocistidios, volviéndose bastante gruesa. Con ayuda del microscopio se observa que, en ciertas especies, la pared está protegida por una película externa y una película interna. Las mismas estructuras han sido reveladas por el microscopio electrónico.

¹ Trabajo realizado en el Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Becada la autora, por el Instituto Nacional de la Investigación Científica.

² Instituto de Biología, UNAM.

La presencia de los núcleos es claramente visible antes que la excreción se acentúe, quedando ésta ligada a la maduración de las basidiosporas.

El condrioma es observado en los cystidios jóvenes.

En especies del género *Lactarius*, Hymenomyces desprovistos a veces de cystidios, observamos que los laticíferos se encargan de realizar esta función.

Pensamos, como otros autores, que los cystidios pueden realizar papeles diferentes en los hongos:

- 1) Almacenar grandes cantidades de agua (*Coprinus*).
- 2) Servir como depósitos de glucógeno o de sustancias lipídicas (*Stropharia*, *Lactarius*, *Russula*).
- 3) Realizar la excreción. Como productos finales de la nutrición y, por consiguiente, como sustancias de excreción, muy a menudo aparecen el oxalato de calcio (*Inocybe*), resinas mezcladas con una sustancia más o menos cerosa y, probablemente, otras materias todavía desconocidas (*Gomphidius*).

La excreción de estas sustancias es acompañada, a menudo, de una sustancia mucilagínosa que origina uno o dos glóbulos somitales.

Dichas sustancias son expulsadas a través de la membrana cuando ésta es muy delgada, principalmente en el primer tercio superior del cystidio. Pero, cuando se trata de cystidios de pared muy gruesa, la excreción tiene lugar en la parte apical, que es la más delgada. A veces esta membrana da la impresión de ser arrugada o de presentar un poro somital. Este poro es claramente visible en *Hohenbuehelia* y menos visible en *Copelandia* y *Pluteus* donde la pared es de tal espesor que nos impide distinguirlo francamente.

RÉSUMÉ

Chez les primordia de différents Hyménomycètes, on a pu remarquer que l'origine des plissements des lames se manifeste à différents âges, même lorsque la différenciation externe n'est pas apparente (*Coprinus micaceus*).

Chez d'autres espèces comme *Naematoloma sublateralitium*, l'origine des plissements des lames de même que la différenciation des cystides se montre dans la partie des primordia qui donnera le chapeau, et lorsque cette partie aura atteint 1-2 mm. de diamètre. Par contre, d'autres espèces comme *Inocybe hystrix*, l'origine des plissements des lames — et par conséquent la différenciation des cystides — est assez tardive.

En général, les cystides marginales et parfois les poils marginaux sont les premières cellules qui acquièrent leur différenciation, mais quelquefois, c'est le cas contraire (*Lacrymaria*).

Les cystides vraies propres aux faces de l'hyménium pleurocystides — se caractérisent et diffèrent des cheilocystides par leur forme, leur position, leur structure et leur origine.

Les vrais cystides prennent naissance à partir des plissements de la couche palissadique de la chambre annulaire. Elles sont presque toujours binucléées, à cytoplasme homogène, à paroi variable en épaisseur, placées sur les faces et parfois sur l'arête des lames et le sommet du stipe; elles servent d'abord de réservoirs, puis réalisent leur fonction d'excrétion d'une façon très intense.

Les cheilocystides sont aussi les terminaisons des hyphes de la trame. D'après nos observations, elles prennent naissance aussitôt qu'ont lieu les plissements des lames dans la plus grande partie des espèces. Ces cellules restent toujours à paroi mince et transparente, à cytoplasme hyalin, elles sont binucléées et réalisent avec moins d'intensité l'excrétion.

L'épaisseur de la paroi, surtout chez les vraies cystides, peut varier suivant les genres ou les espèces. Parfois mince, semblable à celle des cheilocystides, elle devient ailleurs, assez épaisse. Le microscope optique nous montre que chez certaines espèces la paroi

est protégée par une pellicule externe et une pellicule interne. Les mêmes structures ont été révélées par le microscope électronique.

La présence des noyaux est bien visible avant que l'excrétion s'accroisse, celle-ci étant liée à la maturation des basidiospores.

Le chondriome est bien net chez les cystides jeunes.

Chez les *Lactaires*, Hyménomycètes quelquefois dépourvus de cystides, on a remarqué que ce sont les laticifères qui se chargent de réaliser cette fonction.

Nous pensons, avec d'autres auteurs, que les cystides peuvent jouer des rôles différents chez les champignons.

1) Emmagasinage de grandes quantités d'eau (*Coprinus*).

2) Servir de réservoirs pour le glycogène, ou pour des substances lipidiques (*Strophariacées*, *Lactario-Russulés*).

3) Réaliser l'excrétion. Comme produits finaux de la nutrition, donc comme substances d'excrétion, très souvent apparaissent l'oxalate de calcium (*Cortinariacées*), des résines mélangées avec une substance plus ou moins cireuse et probablement d'autres éléments qui sont encore inconnus (*Gomphidiées*).

L'excrétion de ces substances est accompagnée souvent de celle d'une autre substance mucilagineuse qui donne un ou deux globules sommitaux.

Toutes ces substances sont expulsées à travers les membranes lorsque celles-ci sont très minces, principalement sur tout le premier tiers du sommet cystidial. Mais lorsqu'il s'agit de cystides à paroi très épaisse, l'excrétion a toujours lieu au sommet devenu alors assez mince. Cette membrane donne quelquefois l'impression d'être chiffonnée ou de présenter un pore sommital. Ce pore est bien visible chez *Hchenbuchelia* et moins net chez *Copelandia* et *Pluteus* où la paroi est tellement épaisse qu'elle nous empêche de le distinguer avec netteté.

INTRODUCCIÓN

La cystide des *Inocybe*, et plus généralement des Hyménomycètes, est une cellule qui, du fait qu'elle se coiffe de furfurations ou parfois de fins ou gros cristaux d'oxalate de calcium, ou d'autres substances comme des mucilages et des résines, a été considérée par différents auteurs, notamment Fayod et Patouillard, comme ayant un rôle excréteur.

Dans notre étude taxinomique des *Inocybe*, une dizaine d'espèces à peu près nous ont montré des cystides nettement pourvues d'un globule sommital, que nous avons toujours interprété comme le résultat

de leur rôle excréteur. Pour connaître, d'après les moyens dont nous disposons, le rôle des cystides chez les *Hyménomycètes*, nous avons dû examiner d'autres Agaricales, où leur présence est certaine et constante. Nous avons ainsi confirmé qu'elles sont pourvues d'un globule sommital chez d'autres Agaricales, et nous pensons que ce globule se forme toujours à partir du contenu de la cystide (substance turgorogène), sortie soit par diffusion à travers la membrane, soit, parfois, par passage à travers un pore, dont l'existence est possible.

SUR L'EXCRETION DES CYSTIDES

Nous avons donc étudié les cystides dans différentes familles d'Agarics où leur forme et leur position sont assez variables.

Ceci nous a conduit à décrire dans une première partie, en détail, les cystides de chaque espèce étudiée. Il s'agit de cellules

vivantes, dont le cytoplasme est remplacé par une substance turgorogène (nom généralement employé), composée de corps colloïdaux ou cristalloïdes, et de produits cireux et résinoïdes.

Dans une deuxième partie, on notera la localisation de ces corps, qui peuvent être, soit accolés à la paroi de la cystide, dont alors ils augmentent l'épaisseur, soit comme on l'observe dans la plupart des genres, expulsés pendant l'excrétion hors de la cystide. On a vu que cette excrétion augmente au fur et à mesure qu'a lieu la formation des basidiospores.

Puis, les faits nous ont amenée à examiner de plus près l'origine des cystides et des poils cystidiformes.

Jusqu'à présent la seule observation que nous avons effectuée au microscope électronique nous a confirmé celles, moins nettes, faites au microscope optique. Ensuite, nous avons résumé nos observations chez les différents Agarics examinées, concernant l'origine des cystides et des poils marginaux, ainsi que les aspects des principales substances excrétées dès les premiers jours du développement.

MATERIAUX ET TECHNIQUES

La plus grande partie de nos matériaux d'étude a été récoltée dans de nombreuses excursions mycologiques avec les membres de la Société Mycologique de France et les Chercheurs du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, dans diverses forêts de la région parisienne: Forêts de Rambouillet, de Coye, d'Ermenonville, bois de Meudon et de Vincennes, parc de Grignon. A ces récoltes fraîches s'ajoutent celles que nous avons apportées du Mexique et celles que M. R. Heim a effectuées dans ce pays pendant les années 1956, 1959, 1961 et qui se trouvent dans l'herbier du Muséum.

La détermination du matériel frais récolté en France a été faite par le Profes-

seur R. Heim, quelquefois par Mme. Le Gal et par nous-même.

En général, nous avons examiné les échantillons frais le jour même de leur récolté, en utilisant les colorations vitales.

Pour l'étude cytologique du matériel, nous avons employé différents fixateurs comme le Regaud, le Helly, le Flemming et le Nawaschine.

Le matériel ainsi fixé a été inclus à la paraffine, puis coupé à 4 μ d'épaisseur. Pour éclaircir la coloration à l'hématoxyline après la fixation au Flemming, nous avons traité nos préparations par une solution d'eau oxygénée.

COLORATIONS EMPLOYEES

Nous avons employé l'hématoxyline-ferrique d'après Heidenhein et la méthode de Feulgen, après fixation au Helly ou au Nawaschine, pour la coloration de la chromatine nucléaire, le PAS, Bauer et une

solution de Bleu de Toluidine à 1% pour les mucilages.

Pour examiner le matériel sec, on le laisse gonfler dans une solution d'eau ammoniacale. Quelques minutes sont suffisantes

pour qu'il se trouve dans un état convenable pour l'observation.

Pour l'examen au microscope électronique, le matériel a été fixé à l'acide osmique tamponné suivant Palade à pH 7,4; après trois lavages successifs au tampon Palade complet à pH 7,4; il a été dés-

hydraté dans la série des alcools éthyliques, puis inclus à l'Epon.

Le matériel inclus, coupé dans un ultramicrotome Porter-Blum et reçu dans une grille de cuivre, a été ensuite examiné au microscope électronique du Muséum d'Histoire Naturelle.

RÉSULTATS

I. BOLETACEES

Nous avons examiné quelques espèces appartenant à plusieurs familles à cystides caractéristiques, ainsi: *Boletus edulis* Fr.; *Paxillus involutus* Fr.; *Gomphidius roseus* Fr. Pour chaque famille la forme des cystides est bien typique.

Boletus edulis Fr. Syst Mycol. I: 392 1821. Les cystides tapissent les tubes hyméniens. Leurs caractères sont les suivants: forme fusoïde-ventrue, à col long, à sommet plus ou moins acuminé et arrondi, à pédicelle nul ou parfois peu développé, à paroi mince sur toute la longueur; contenu très souvent occupé par de grosses vacuoles dans un cytoplasme pariétal. Comme substances d'excrétion, quelques petites granulations assez réfringentes au sommet de la cystide et sur tous les autres éléments de l'hyménium. Les noyaux ne sont plus visibles, parfois nous avons observé les cystides vidées de cytoplasme, mais la membrane reste en différents endroits plus ou moins épaisse.

II. PAXILLACEES

Paxillus. Fl. scan., p. 339, 1835

Parmi les trois espèces françaises que compte cette famille, seul le *Paxillus involutus* Fr., présente de nombreuses cystides marginales et faciales.

La forme des cystides est fusoïde-cylindrique, allongée, à sommet arrondi, avec pédicelle long ou court. Leur paroi est mince sur toute la longueur. La substance turgogène est granuleuse et vacuolaire, jaunâtre à l'état frais. La cystide peut devenir muriquée, mais sans jamais former de gros cristaux. Les cystides prennent naissance à partir des hyphes profondes de la trame.

La formation des basidiospores étant achevée, de même que chez *B. edulis*, on constate que toutes les cellules hyméniales sont baignées par la même substance réfringente qu'on trouve à l'intérieur de la cystide.

III. GOMPHIDIACEES

Gomphidius. Publ. Junta Cienc. Nat.
Barcelona, p. 43, 1933

Gomphidius viscidus Fr. Cette espèce possède des cystides faciales abondantes, cylindroïdes-allongées, à sommet arrondi. Elles sont couvertes d'une excrétion brun jaunâtre, formée de petites plaques, ou bien, lorsque l'excrétion commence au sommet de la cystide, d'une couche qui a même composition que la substance turgogène et qui peu à peu couvre le tiers supérieur de la cystide. Cette substance est plus ou moins visqueuse, et pour cette raison certaines spores se trouvent accolées à la cystide.

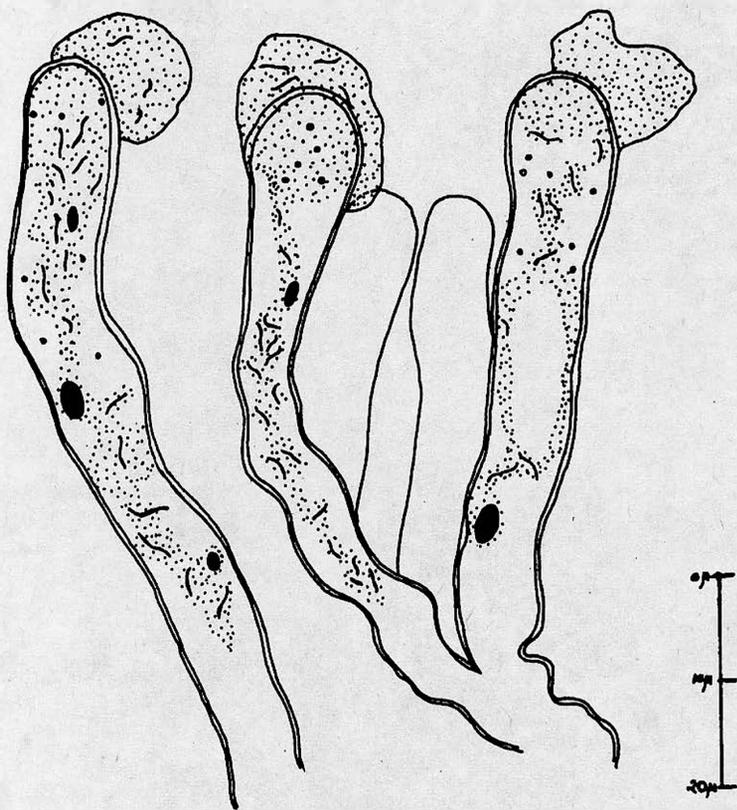


Fig. 1. *Lactarius scrobiculatus* Scop. ex Fr. Laticifères avec globule.



Fig. 2. Micrographie électronique X 25000. *Lactarius scrobiculatus* Scop. ex Fr.
Coupe tangentielle des laticifères montrant leur contenu osmiophile.

se montre finement granuleuse, colorée en gris.

Lactarius torminosus (Schaeff. ex Fr.) Gray. On observe chez cette espèce des cystides faciales, très rarement marginales, émergentes, fusoides-allongées, à terminaisons parfois bourgeonnantes, pourvues de deux noyaux, au milieu d'un cytoplasme granuleux et en même temps assez vacuolisé. La cystide, peu muriquée de fins cristaux, a une paroi souvent épaisse vers le sommet.

Russula. The Agaricales in Modern Taxonomy. R. Singer p. 756, 1962

Russula sardonica Fr. Cette Russule possède de très grandes cystides faciales assez abondantes, émergentes, fusoides-ventrues, à terminaison sommitale bourgeonnante, à membrane mince et réfringente. Le matériel fixé au Flemming et coloré à l'hématoxyline ferrique y révèle deux noyaux à localisation distale, et les restes de la substance turgorogène granuleuse.

Russula ochroleuca Pers. ex Fr. Ces cystides sont faciales, nombreuses, peu émergentes, fusoides-allongées, à terminaison bourgeonnante, pourvues de deux noyaux à nucléole central. La substance turgorogène est très riche en corpuscules sidérophiles. La membrane est mince et réfringente.

Russula cyanoxantha (Schaeff. ex Schw., Pers.) Fr. Cette espèce possède des cystides marginales et faciales peu émergentes, plutôt cylindriques et à terminaisons toujours bourgeonnantes. La substance turgorogène, très riche en corpuscules sidérophiles arrondis, masque presque toujours les noyaux. Ces corpuscules sont entourés de quelques petites granulations réfringentes. La membrane est callos-peptique. Les cystides de *Lactario-Russulés*, excrètent de l'oxalate de calcium, qui cristallise une fois que la substance turgorogène a été excrétée. Et quant à la structure "en paillettes" qu'a

très souvent le contenu des cystides de ces champignons, nous pensons qu'elle peut résulter d'une agglomération de la substance turgorogène très riche en graisses, car une fois que le matériel est fixé elle n'existe plus.

Les cystides de *Lactario-Russulés* sont considérées par H. Romagnesi (1944) comme d'un type particulier, a constitution chimique différente de celle des cystides des autres champignons, et très souvent si longues qu'il les a nommées "macrocytides"; mais nous croyons que, par leur position et leur origine, elles correspondent aux pleurocytides.

Dans le cours de nos observations sur du matériel frais, la réaction de la sulfobenzaldéhyde est positive par les *Lactario-Russulés* de même que pour *Copelandia cyanescens*. La seule espèce qui nous a montré des raphides d'oxalate de calcium est *L. torminosus*. Comme substance de réserve on trouve quelques granules de glycogène diffus dans le cytoplasme des cystides et des laticifères.

Dans nos observations on a trouvé des cystides à terminaisons bourgeonnantes sans avoir constaté l'existence du noyau à cet endroit, nous croyons que ce caractère est dû plutôt et directement à leur morphologie.

V. TRICHOLOMACEES

Hohenbuehelia. Schulzer ex Schulzer, Kanitz & Knapp

Acanthocystis. The Agaricales in Modern Taxonomy. R. Singer, p. 279, 1962

Hohenbuehelia geogenius (D. C. ex Fr.) Sing. (*Acanthocystis geogenius* Fr.) Chez cette espèce, les cystides prennent naissance à partir des hyphes internes de la trame. A mesure qu'elles se diffèrent leurs sommets se rapprochent de la partie faciale des lames, mais, avant de sortir, ils se modifient et, d'abord arrondis, ils deviennent aigus.

A la fin du développement la plupart des cystides ont une forme fusoiïde-ventrue, à long pédicelle. Leur sommet est très souvent muriqué de petites gouttelettes assez réfringentes (Fig. 3a). Sur le matériel frais, la paroi semble être lamellée. Sur les coupes en série, elle se montre assez épaisse sur toute la longueur et protégée par une pellicule mince, métachromatique, colorable au bleu de toluidine. La cavité cystidiale est protégée par une pellicule mince qui présente les mêmes caractères que ceux de la pellicule externe de la paroi. (Fig. 3b). Le col de la cystide, long et étroit, s'ouvre au sommet. La substance turgorogène est creusée de vacuoles; dans le cytoplasme pariétal se montrent les deux noyaux (Fig. 3d). Les cystides sont le siège d'une grosse activité, qui se traduit par leur contenu vacuolaire et la formation de nombreuses gouttelettes assez réfringentes. Ces dernières sont les premières substances excrétées; elles restent ensuite fortement accolées au sommet. Par la suite, la substance turgorogène est expulsée et forme une sorte de capuchon couvrant une grande partie du sommet. (Fig. 3 a, c).

Cette espèce nous montre d'une façon bien nette que c'est par le sommet de la cystide que se fait l'excrétion de son contenu. Celui-ci se compose d'une petite quantité d'oxalate de calcium et d'une substance de nature cireuse. Comme matériel de réserve, nous avons trouvé quelques granules de glycogène diffus dans le cytoplasme.

Collybia Kummer et Oudemansiella Spg.
The Agaricales in Modern Taxonomy.
R. Singer, 311, 338, 1962

Parmi les Collybiées, nous avons choisi les genres qui possèdent les cystides les plus typiquement démonstratives à l'état frais: *Collybia butyracea* (Bull. ex Fr.) Qué! *O. mucida* (Schrader ex Fr.) Höhnel. *O. radicata* (Reh) Fr.

Chez les *O. mucida* (Schrader ex Fr.) Höhnel et *O. radicata* (Reh.) Fr., les cystides se montrent tout à fait semblables par leur forme, leur contenu, leur position, avec de longs pédicelles et un corps ventru dans sa partie supérieure. La seule différence entre ces deux espèces concerne le sommet de la cystide, qui chez *O. radicata*, se montre plutôt arrondi, tandis que chez *O. mucida* il y a toujours un petit mucron sommital.

Collybia butyracea (Bull. ex Fr.) Qué!. Ses cystides, marginales et faciales sont fusoiïdes-cylindracées et légèrement ventruées en bas; leur pédicelle est long et reste toujours inclus dans la trame; leur paroi est mince et la substance turgorogène renferme de nombreux globules de glycogène; ces derniers masquent les noyaux réagissant positivement au lugol.

VI. CORTINARIACEES

Inocybe Fr. Syst. Mycol. I: 254, 1821.
Dans ce genre les cystides sont très variées par leur forme et leur position sur les lames. Elles peuvent se présenter en position faciale ou marginale, ou l'une et l'autre à la fois, et sont très souvent accompagnées de poils cystidiformes. De forme très variable, leur profil est généralement fusoiïde-ventru, plus rarement seulement fusoiïde ou seulement ventru. Leur sommet est tantôt aigu, tantôt arrondi, à col long et étroit ou court et assez large.

Leur paroi est d'une épaisseur variable; lorsqu'elle est assez épaisse, elle donne l'impression d'être lamellée, ce caractère n'est plus visible dans le matériel inclus à la paraffine; donc nous croyons pouvoir dire que l'aspect lamellé est dû plutôt à la réfringence que donne l'accumulation de la substance cristalloïde sur la paroi, fait déjà suspecté par Topin (1901) et Ulrich (1943).

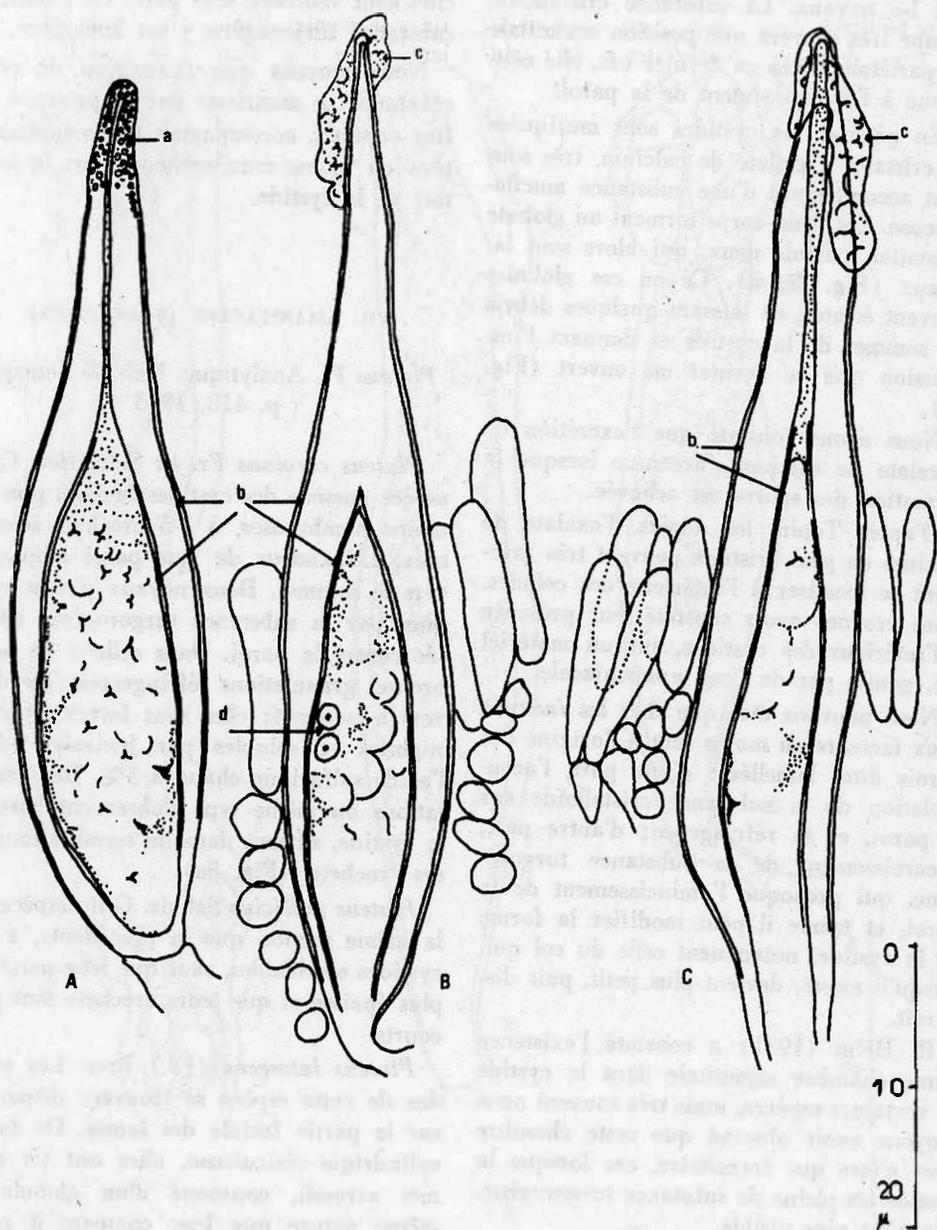


Fig. 3. Différents stades de l'excretion chez *H. geogenius* (D. C. ex Fr.) Singer Fr. a. goutte lettres refringentes. b. pellicules externe et interne. c. capuchon. d. noyaux.

La substance turgorogène homogène masque les noyaux. La substance cristalloïde occupe très souvent une position sommitale ou pariétale; dans ce dernier cas, elle contribue à l'épaississement de la paroi.

En général, les cystides sont muriquées de cristaux d'oxalate de calcium, très souvent accompagnés d'une substance mucilagineuse. Ces deux corps forment un globule sommital, parfois deux, qui alors sont latéraux (Fig. 4c, d). Ce ou ces globules peuvent éclater, en laissant quelques débris au sommet de la cystide et donnant l'impression que ce dernier est ouvert (Fig. 4a).

Nous avons constaté que l'excrétion de l'oxalate de calcium s'accroît lorsque la formation des spores est achevée.

D'après Topin, les dépôts d'oxalate de calcium en gros cristaux peuvent très rarement se localiser à l'intérieur des cellules. Nous croyons avoir constaté leur présence à l'intérieur des cystides, sur un matériel sec, gonflé par de l'eau ammoniacale.

Nous pouvons dire que chez les *Inocybe* deux facteurs au moins sont à l'origine des parois dites lamellées: d'une part, l'accumulation de la substance cristalloïde sur la paroi, et sa réfringence; d'autre part, l'accroissement de la substance turgorogène, qui provoque l'amincissement de la paroi, et même il peut modifier la forme de la cystide, notamment celle du col qui, lorsqu'il existe, devient plus petit, puis disparaît.

R. Heim (1931) a constaté l'existence d'une chambre sommitale dans la cystide de certaines espèces, mais très souvent nous croyons avoir observé que cette chambre peut n'être que transitoire, car lorsque la cystide est pleine de substance turgorogène, elle n'est plus visible.

Agrocybe. Fayod. *Prodome*. *Ann. Sc. Nat.*
VII. 9: 358, 1889

Agrocybe praecox Fr. ex Pers. Ses cystides sont faciales et marginales; celles de

la partie faciale sont espacées. En général, elles sont ventrues, leur paroi est mince, la substance turgorogène y est homogène.

Nous croyons que l'excrétion de cette substance se manifeste par la présence de fins cristaux, accompagnés d'une substance plus ou moins mucilagineuse, sur le sommet de la cystide.

VII. AMANITACEES (VOLVARIÉES)

Pluteus Fl. Analytique. Küh. & Romagn.
p. 418, 1953

Pluteus cervinus Fr. ex Schaeffer. Cette espèce possède des cystides faciales plus ou moins nombreuses, à 3-5 crochets sommitaux. L'épaisseur de leur paroi augmente vers le sommet. Deux noyaux y sont masqués par la substance turgorogène, amassés contre la paroi. Dans celle-ci de nombreuses granulations réfringentes s'étendent vers le sommet; elles sont fortement sidérophiles et solubles par hydrolyse dans l'acide sulfurique chaud à 3%. Des granulations du même type s'observent hors de la cystide, surtout dans les terminaisons de ses crochets. (Fig. 5a).

Pluteus patricius Schulz. Cette espèce, de la même section que la précédente, a des cystides semblables, sauf que leur paroi est plus épaisse et que leurs crochets sont plus courts.

Pluteus lutescens (Fr.) Bres. Les cystides de cette espèce se trouvent dispersées sur la partie faciale des lames. De forme cylindrique-vésiculeuse, elles ont un sommet arrondi, couronné d'un globule de même nature que leur contenu, à paroi mince. La substance turgorogène y est granuleuse; elle contient des éléments lipidiques ainsi qu'une substance réfringente, plus abondante vers le sommet de la cystide (Fig. 5b).

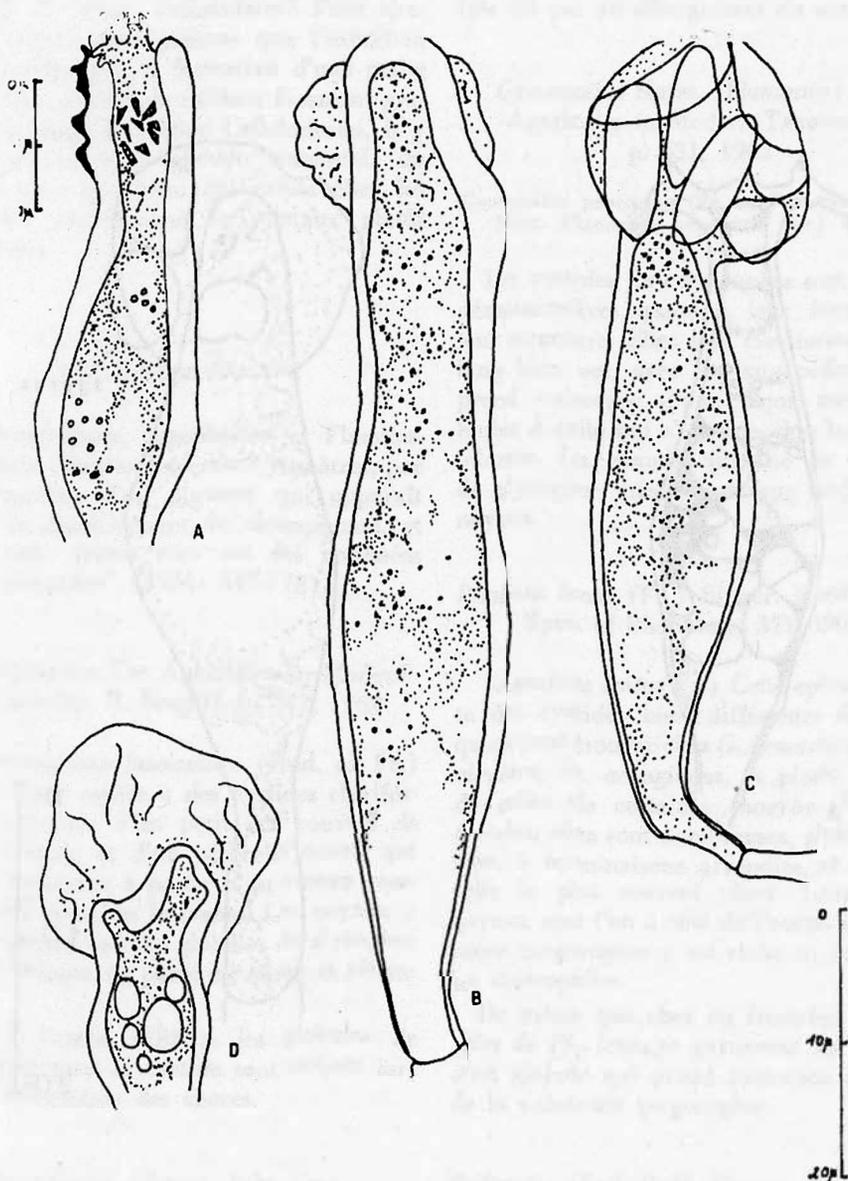


Fig. 4. A. *Inocybe scabella*, débris d'un globule. B, D. *I. hystrix* cystides à sommet uni et bifurque. C. *I. lacera* à globule mucilagineux.

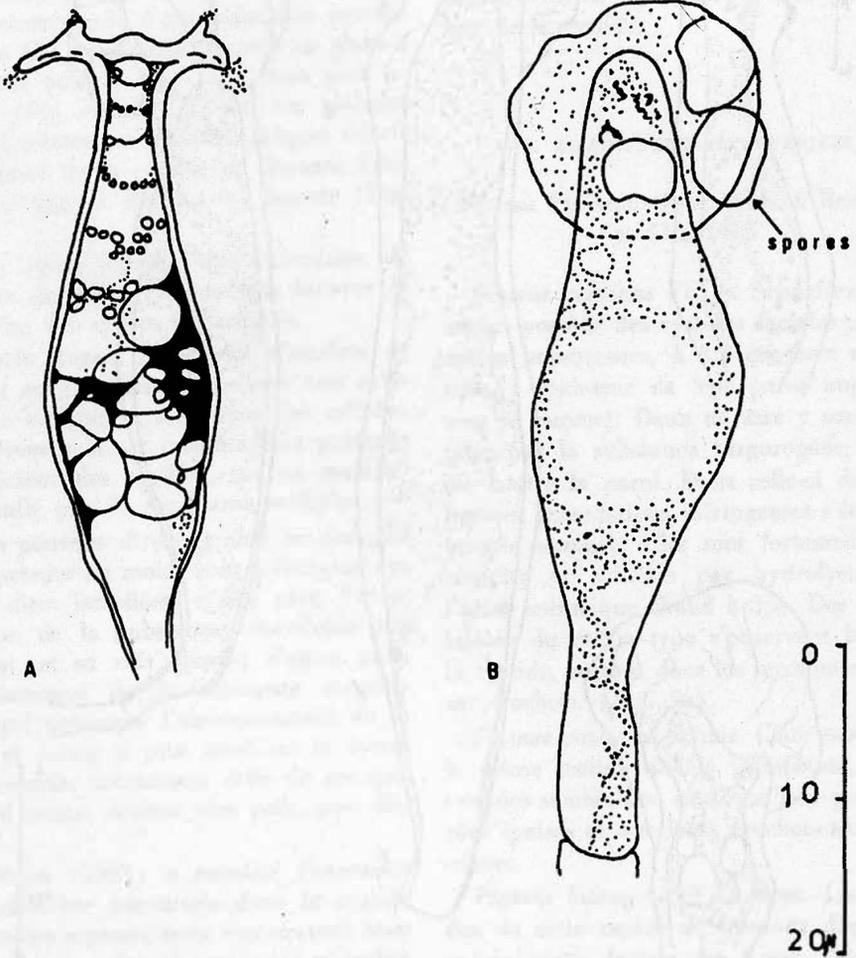


Fig. 5. A. *Pluteus cervinus* Fr. ex Schaeff. B. *Pluteus lutescens* (Fr.) Bres. à globule mucilagineux.

On a examiné trois espèces du genre *Pluteus*, deux de la Section *Tricodermi* et une de la Section *Cellulodermi*. Pour chaque Section nous pensons que l'excrétion se manifeste par la formation d'une petite quantité d'oxalate de calcium finement granuleux. Dans la Section *Cellulodermi*, il y a formation d'un globule sommital, du même type que celui qui existe chez les *Inocybe*, accompagné de cristaux plutôt granuleux.

VIII. STROPHARIACEES

Naematolomes, *Strophaires* et *Flammules*. Leurs cystides deviennent jaunâtres, par la formation d'un pigment qui apparaît après le dessèchement du champignon, et pour cette raison elles ont été nommées "chrysocystides" (1934: 347-378).

Naematoloma The Agaricales in Modern Taxonomy. R. Singer., p. 537, 1962

Naematoloma fasciculare (Hud. ex Fr.) Karst. Cette espèce a des cystides claviformes, pourvues d'un petit col couvert de fins cristaux, et d'un pédicelle court, qui prend naissance à partir d'un réseau complexe d'hyphes de la trame. Les noyaux y sont masqués par des globules de glycogène très abondants. La paroi est mince et réfringente.

Selon Errera (1886), les globules de glycogène dans la cystide sont utilisés lors de la maturation des spores.

Stropharia. Champ. Jura Vosg.
p. 171, 1882

Stropharia aeruginosa (Curtis ex Fr.) Quélet. Ses cystides sont assez semblables à celles de l'espèce précédente. Quant aux poils marginaux, deux ou trois parfois con-

tribuent à la formation d'un globule. Nous pensons que la différenciation du col a lieu très tôt par un allongement du sommet.

Gymnopilus Karst. (*Flammula*). The Agaricales in Modern Taxonomy., p. 631, 1962

Gymnopilus penetrans (Fr. ex Fr. sensu Lange.) Murr. *Flammula penetrans* (Fr.) Quélet

Les cystides de cette espèce sont les plus démonstratives quant à leur forme et à leur structure. Elles sont claviformes, à col long bien net, avec un long pédicelle qui prend naissance d'une façon assez semblable à celle qui s'observe chez les *Nematolomes*. La grande quantité de globules de glycogène masque presque toujours les noyaux.

Pholiota lenta (Fr.) Singer. North Amer. Spec. of *Pholiota* p. 371, 1968

(*Agaricus lentus* Fr.) Cette espèce présente des cystides bien différentes de celles qu'on peut trouver chez *G. penetrans*, *N. fasciculare*, *St. aeruginosa*, et plutôt proches de celles de certaines *Inocybe*. Toujours faciales, elles sont nombreuses, plutôt allongées, à terminaisons arrondies, et à pédicelle le plus souvent court. Leurs deux noyaux sont l'un à côté de l'autre. La substance turgogène y est riche en corpuscules sidérophiles.

De même que chez les *Inocybe*, les cystides de *Ph. lenta* se garnissent au sommet d'un globule qui prend naissance à partir de la substance turgogène.

Psilocybe (Fr.) Quélet. Champ. Jura Vosg.
p. 147, 1872-1873

Les nombreux échantillons de ce genre qui existent dans l'Herbier National du Muséum possèdent des cystides subcylindriques, rappelant des poils plutôt que des

cystides typiques. Le *Psilocybe physaloides* (Bull. ex Fr.) Bres. Montre la formation, sur ces cystides subcylindriques, d'un globe sommital, parfois un peu muriqué. On peut donc penser que les poils marginaux transformés en cystides subcylindriques peuvent participer à la fonction excrétrice (Fig. 6a). Il en est de même chez *Psilocybe jagicola* Heim et Cailleux (1959: 437-441).

D'autres *Psilocybe*, comme *Psilocybe semi-lanceata* Fr., *Psilocybe agrariella* Fr. et *Psilocybe sarcocephala* (Fr.) Gillet, ont au contraire des cystides marginales et faciales plus ou moins nombreuses, rappelant celles des *Inocybe*. Il s'agit de cystides oxalifères, toujours muriquées de fins cristaux de calcium, à paroi toujours assez épaisse vers le sommet, s'amincissant vers la base (*Ps. sarcocephala*, *Ps. semilanceata*) (Fig. 6b), ou bien épaisse seulement vers le sommet (*Ps. agrariella*) (Fig. 6c).

On a constaté chez les *Psilocybe* deux mécanismes d'excrétion de l'oxalate. Le plus fréquent est du même type que chez les *Inocybe*, avec excrétion d'une substance mucilagineuse qui reste attachée au sommet cystidial jusqu'à la formation de cristaux (Fig. 6b). La cystide de forme fusôïde-ventrue, à paroi épaisse, devient globuleuse et sa paroi s'amincit. On ignore la raison pour laquelle le globe sommital ne se forme pas sur certaines des cystides qu'on peut supposer pourtant en activité.

Dans le deuxième type, les cystides présentent un épaississement de la paroi seulement dans le tiers supérieur de leur corps. Au moment de l'excrétion la partie tout à fait sommitale de cette paroi s'amincit; lorsqu'elle est devenue suffisamment mince, se produit la sortie de la substance cristalloïde; parfois aussi la substance turgorogène traverse la paroi sans arriver à former un globe. Les cristaux qu'on y trouve sont assez fins. La paroi de la cystide reste toujours assez épaisse sauf à l'endroit où a lieu l'excrétion (Fig. 6c).

IX. COPRINACEES

Coprinus. The Agaricales in Modern Taxonomy R. Singer, p. 493, 1962

Coprinus micaceus (Bull. ex. Fr.) Fr. Un examen du matériel frais montre chez cette espèce des cystides assez rares, cylindriques-allongées, à paroi mince, plus ou moins rugueuse, et à contenu hyalin et vacuolaire. Après fixation, inclusion et coloration, il subsiste seulement une membrane assez mince. Nous supposons donc que les cystides servent à emmagasiner de grandes quantités d'eau.

Nous avons observé la même structure chez le *C. atramentarius* (Bull. ex Fr.) Fr.

Psathyra. The Agaricales in Modern Taxonomy R. Singer., p. 510, 1962

Psathyra pennata (Fr.) Konrad et Maubl. (sensu Ricken). Ce champignon possède des cystides marginales nombreuses, ventrues, atténuées vers le col, à pédicelle court, à paroi assez épaisse vers le sommet. Leur contenu montre une grosse vacuole délimitée par la substance turgorogène pariétale, riche en corpuscules réfringents.

Psathyrella. Champ. Jura Vosg., p. 178, 1872-1873

Psathyrella subatrata (Fr.). Cette espèce a des cystides marginales assez nombreuses, allongées-cylindriques, à paroi mince et réfringente. La substance turgorogène y est granuleuse, riche en mitochondries, et contenant de nombreuses vacuoles.

Ces cystides ne semblent pas présenter de substances d'excrétion.

Lacrymaria. Tab. Anal. Fung. 1886

Lacrymaria velutina (Fr. ex Pers.) Pat. Le petit genre *Lacrymaria* a été séparé des

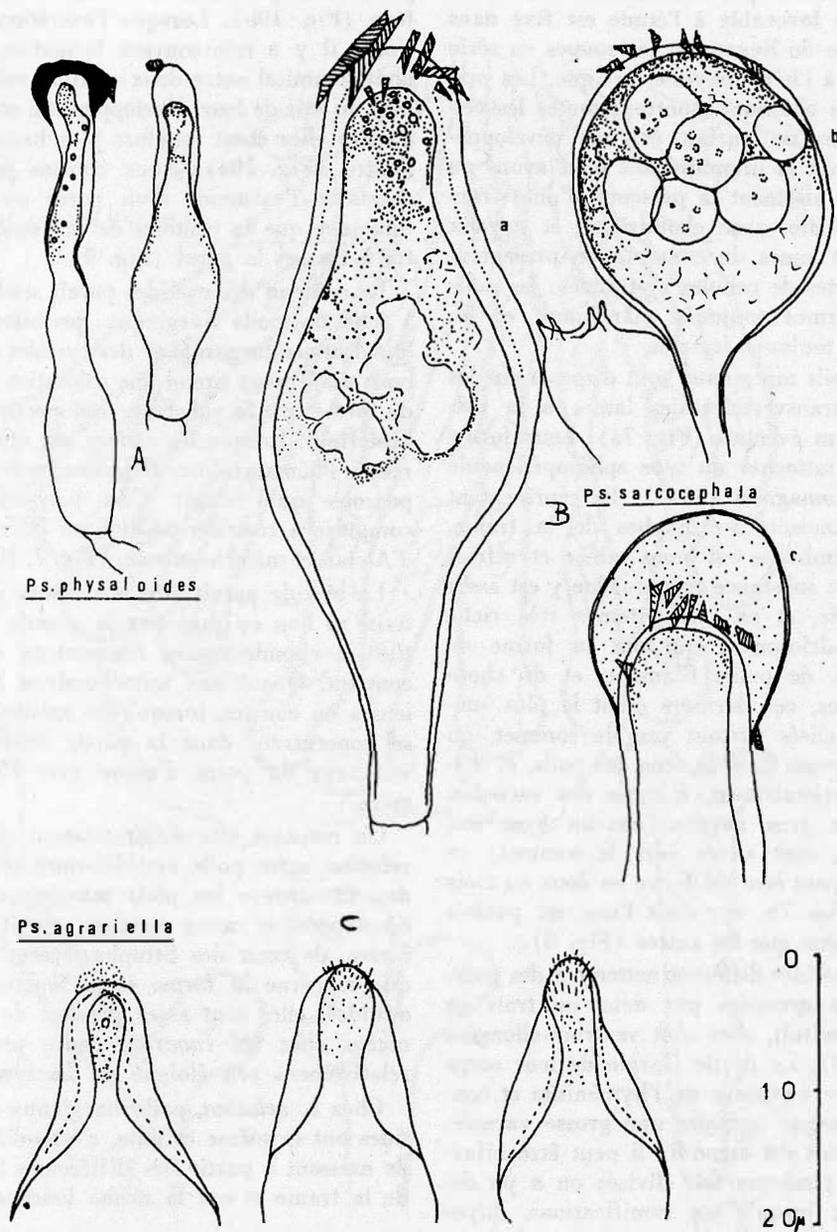


Fig. 6. A. *Psilocybe physaloides*, poils marginaux. B. *Ps. sarcocephala*. C. *Ps. agrariella*: cystides faciales.

Naematolomes par Patouillard. Le matériel, très favorable à l'étude est fixé dans le liquide de Regaud et les coupes en série colorées à l'hématoxyline ferrique. Les préparations obtenues montrent toutes les cellules dans un parfait état de développement. Pour la première fois nous avons pu observer aisément la présence d'une structure délicate, avec chondriome et noyaux nets. Les lames du champignon présentent deux sortes de cellules cystidiales: les poils cystidiformes toujours marginaux et les cystides toujours faciales.

Les poils marginaux sont disposés sur les coupes transversales des lames à la manière d'un éventail (Fig. 7a). Leur forme peut se rattacher au type sphéropédonculé de H. Romagnesi (1944). Ils représentent la terminaison des hyphes de la trame. Leur membrane est assez mince et réfringente. La substance turgorogène y est assez vacuolisée, et en même temps très riche en chondriosomes, qui ont la forme de granules, de petits filaments et de chondriocentes, ces derniers étant le plus souvent localisés surtout vers le sommet, ou bien allongés dans le sens des poils, et disposés pariétalement, à cause des vacuoles. Le deux gros noyaux, chacun avec son nucléole, sont situés vers le sommet; ce dernier peut être subdivisé en deux ou trois têtes (Fig. 7b, c), dont l'une est parfois plus longue que les autres (Fig. 8).

Les cystides diffèrent nettement des poils. Toujours groupées par deux ou trois au même endroit, elles sont ventruées-allongées (Fig. 10). La partie élargie de leur corps est située au-dessus de l'hyménium et contient presque toujours une grosse vacuole. Le sommet est arrondi; il peut être bifurqué ou plusieurs fois divisé: on a pu dénombrer jusqu'à six ramifications, disposées à la façon d'une couronne sur le sommet de la cystide (Fig. 10c).

Cette espèce permet de suivre d'une façon très claire le mécanisme de l'excrétion. D'abord on constate un gonflement du sommet de la cystide, qui correspond à la

perte d'une partie de la substance turgorogène (Fig. 10b). Lorsque l'excrétion continue, il y a très souvent formation d'un pont sommital entre deux cystides voisines, cela du fait de leur développement, et l'une d'entre elles étant toujours plus haute que l'autre (Fig. 10a). Nous n'avons pas pu constater l'existence d'un pore; on peut imaginer que le contenu de la cystide filtre à travers la paroi (Fig. 9).

Le contenu des cystides paraît semblable à celui des poils marginaux: premièrement la substance turgorogène des cystides et des poils marginaux prend une coloration grise, de même que la substance qui provient de l'intérieur, lorsque les coupes ont été colorées à l'hématoxyline. Deuxièmement, nous pensons qu'il s'agit d'un polysaccharide complexe à réaction positive au PAS, Bleu d'Alcian et métachromasie. (Fig. 7, 10 Ex).

La cystide paraît être une cellule en activité si l'on en juge par la grande quantité de chondriosomes filamenteux qu'elle contient. Quant aux mitochondries granuleuses ou courtes, lorsqu'elles existent elles se concentrent dans la partie basale, au voisinage du point d'union avec l'hyphemère.

On constate une différenciation chez *L. velutina* entre poils cystidiformes et cystides. On trouve les poils marginaux bien développés et assez voisins, quant à la forme, de ceux des Strophariacées; en ce qui concerne la forme et la fonction des cystides, elles sont assez proches de celles notées chez les *Inocybe*, genre peut-être relativement peu éloigné de *Lacrymaria*.

Chez *L. velutina*, poils marginaux et cystides ont la même origine, c'est-à-dire qu'ils naissent à partir des différentes hyphes de la trame et ont la même fonction.

Paraeolus. Champ. Jura Vosg.,
p. 151, 1872-1873

Paraeolus campanulatus (Fr. ex L.)
Quéf. Cette espèce a des cystides faciales

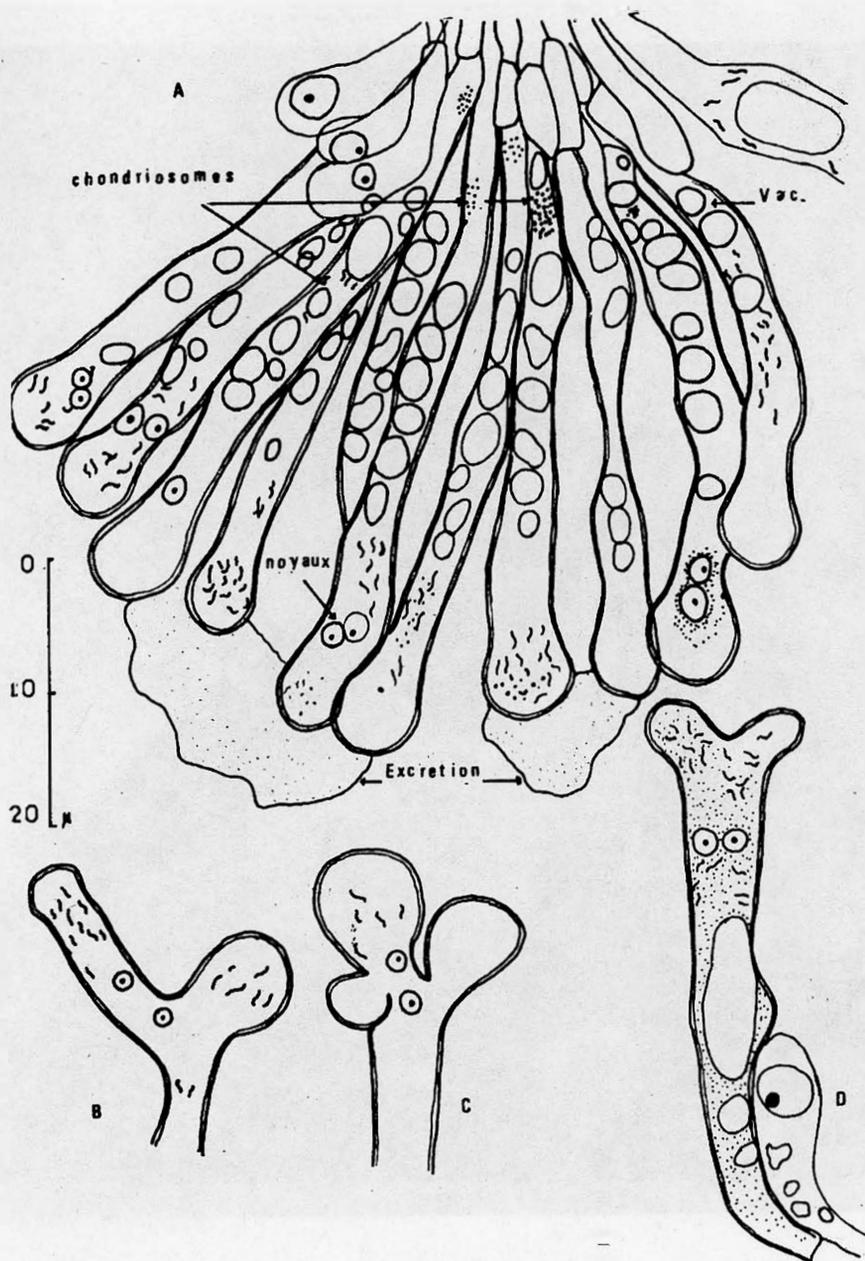


Fig. 7. *Lacrymaria velutina* (Fr. ex Pers.) Pat. A. poils marginaux. B. C. D. cystides.



Fig. 8. *Lacrymaria velutina* (Fr. ex Pers.) Pat. poils marginaux à sommet bifurqué.



Fig. 9. *Lacrymaria velutina* (Fr. ex Pers.) Pat. Cystides faciales avec globule.

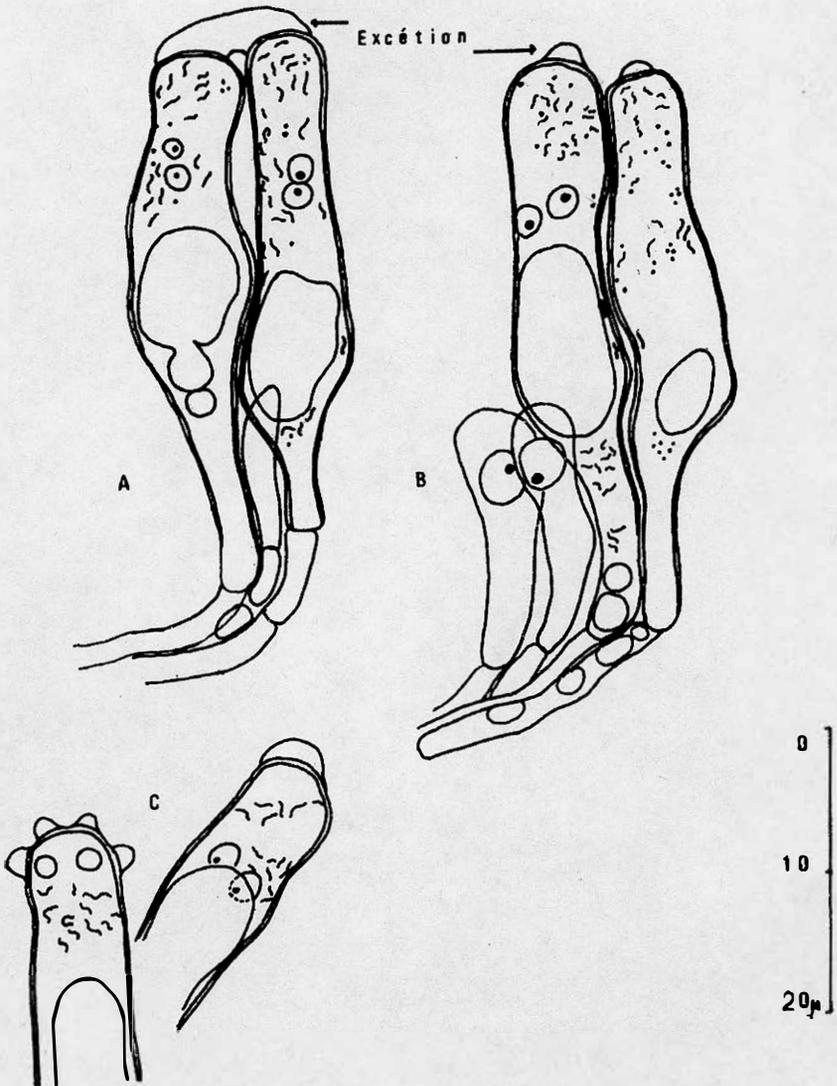


Fig. 10. *Lacrymaria velutina* (Fr. ex Pers.) Pat. Cystides faciales.

allongées, à tête arrondie, utriformes, plus ou moins espacées et des poils cystidiformes allongés. Ces deux sortes de cellules prennent naissance à partir des hyphes de la trame.

La paroi de la cystide est mince et réfringente, muriquée de gros cristaux rhomboïdes d'oxalate de calcium. La substance turgorogène pariétale et sommitale est creusée de grosses vacuoles; on voit très nettement le passage d'une partie de la substance turgorogène à travers la paroi. On peut déceler parfois quelques globules de glycogène.

Copelandia. The Agaricales in Modern Taxonomy R. Singer p. 515: 1962

Copelandia cyanescens (Berk. et Br.) Singer.

L'examen de ce genre nous a été possible grâce à deux récoltes: l'une provenant de Menton (France); d'où, par ensemencement des spores, ont été obtenus de nouveaux carpophores, au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, à Paris. Dans les deux récoltes, les cystides présentent les mêmes caractères; il y a aussi des poils marginaux excréteurs, et on observe des spores anormales, pourvues d'un double pore germinatif, comme l'avait déjà signalé R. Heim (Arch. Mus., 1966), sur d'autres espèces de *Psilocybes*.

Les cystides sont généralement fusoides-ventruées avec un long pédicelle qui prend naissance dans la trame. Elles sont muriquées de cristaux rhomboïdes qui, sur les poils marginaux, sont finement granuleux et se réunissent au sommet. Leur col est long et étroit; sa longueur et sa largeur peuvent varier selon que la cavité cystidiale est ou non remplie de la substance turgorogène. Le col lui-même se trouve très souvent occupé par cette substance, qui sort par son sommet. Lorsque l'excrétion commence, elle forme un capuchon qui couvre parfois une partie du sommet

de la cystide. La fonction excrétrice est bien développée, tant dans les poils marginaux que dans les cystides, et ces deux sortes d'organes excréteurs donnent la même réaction avec le réactif benzoaldéhydique.

La paroi cystidiale est en général assez épaisse, mais elle devient très mince lorsque la cystide est complètement turgescence. Des organes excréteurs du même type ont été trouvés chez *Hohenbuehelia geogenius*.

Chez toutes les Coprinacées que nous avons examinées, nous avons observé que les cystides ont sensiblement une fonction semblable.

Nous avons constaté en effet une ressemblance en ce qui concerne la substance turgorogène des poils marginaux de *Psathyrella subatrata* et celle des cystides de *Lacrymaria velutina*, très riche en chondriosomes, et donc d'une nature cytologique qu'aucune autre des espèces étudiées ne nous avait montrée. Chez *Psathyra pennata* les cystides sont assez semblables à celles du *Copelandia* sauf toutefois en ce qui concerne leur paroi, moins épaisse sur les flancs; l'excrétion de petits cristaux a lieu sur tout leur sommet, de la même façon que chez les *Paraeolus*. Quant aux Coprins, la plupart des auteurs (Buller, 1910; Chow, 1934) sont d'accord au sujet de la fonction de leurs cystides: elles servent à écarter les lamelles hyméniales, ce qui facilite la chute des spores, mais nous croyons qu'en outre ce sont des réservoirs d'eau.

Sur l'origine des lames, lamellules et des cystides

Ayant ainsi étudié chez divers Hyménomycètes la structure et la fonction des cystides, nous devons insister sur deux de leurs particularités: d'abord leur origine et celle des poils marginaux; d'autre part,

le dimorphisme que présentent ces derniers.

Ces questions ont inquiété de nombreux mycologues. Ainsi M. Jossierand (1936) a écrit une hypothèse sur le mode de formation des poils marginaux; R. Kühner (1928, 1949) a étudié de plus près les *Conocybes* (*C. disseminatus*, et d'autres espèces); Atkinson (1916), puis Chow (1934) ont essayé d'expliquer le développement des lames hyméniales en même temps que celui de la plupart des structures des Agarics; plus récemment Reijnders (1963) a étudié et analysé le développement de nombreux Agarics, et réuni une abondante bibliographie dispersée sur ce sujet. Mais dans tous ces travaux, on constate que la fonction des cystides et des poils marginaux n'a pas été clairement élucidée. On y trouve aussi que les cystides faciales sont bien formées lorsque les poils marginaux ou cystides marginales n'existent pas, ce qui prête à discussion.

Chez la plupart des espèces que nous avons étudiées, les cystides se forment toujours aux dépens de la partie terminale d'une hyphe de la trame, fait d'ailleurs connu. Elles peuvent se développer très tôt, dès le début du développement du champignon. En ce qui concerne les poils marginaux, sur les carpophores adultes, nous avons toujours vu qu'ils proviennent également de la partie terminale des hyphes de la trame. Chez *Gomphidius viscidus*, *O. mucida*, *Stropharia aeruginosa* et *Lacrymaria velutina*, nous avons remarqué très souvent deux particularités. D'une part, les poils marginaux portent un glohule d'aspect mucilagineux qui prend naissance sur la partie terminale de deux ou trois poils convergeant au même endroit (Fig. 11, A). D'autre part, le voile, qui se confond sur le bord du chapeau avec la cortine et le revêtement du stipe, est en continuité avec la chair piléique, et c'est précisément à cet endroit que l'arête des lames ou lamelles se trouve en contact avec cette chair (Fig. 12).

Ces faits semblent en accord avec les résultats des études de Kühner (1928, 1949) sur les *Conocybes* et Coprins, travaux où l'on trouve d'excellentes photographies comme, par exemple, celles des planches V, VI, et VII, qui peuvent confirmer l'hypothèse de Jossierand. L'auteur mentionne clairement que l'arête de la trame se trouve en contact intime avec le plectenchyme du stipe, mais il ne dit pas si les cystides existent.

Nous pouvons penser que sur les lamelles, la zone de transition (fait que nous n'avons pas observé encore mais qui a été exposé par Jossierand) où existent à la fois des poils marginaux et des cystides, est due à ce que les hyphes de la trame ont une disposition déterminée, ce qui est plus probable.

Nous pensons que si les poils marginaux (cheilocystides) peuvent avoir des formes variées, cela est dû à une différenciation secondaire, au cours de leur développement; cette différenciation leur apporte de nombreuses formes, qui peuvent varier, pensons-nous, selon l'âge du champignon.

Les faits que nous avons constatés sont fortement liés, d'après Reijnders (1963), aux processus concernant l'angiocarpie. Jusqu'ici, nous n'avons obtenu des résultats qu'avec des échantillons adultes récoltés dans la nature.

Les résultats fragmentaires que nous allons exposer sont basés sur l'observation de primordiums des espèces suivantes: *Coprinus micaceus* Fr. ex Bull., *Naematoloma sublateritium* Fr. ex Schaef., *Lactarius fuliginosus* var. *speciosus* Fr. *Russula emetica*, *O. mucida* (Schrader ex Fr.) Höhnelt. *Inocybe eutheles* var. *Queleti* (R. Maire et Konrad) Heim, *Inocybe lucijuga* Fr., *Inocybe hystrix* Fr., et *Lacrymaria* sp.

Le désir d'approfondir le mode d'excrétion des cystides dès le moment de leur différenciation nous a conduite à travailler avec le matériel le plus jeune possible; nous avons employé comme fixateur le

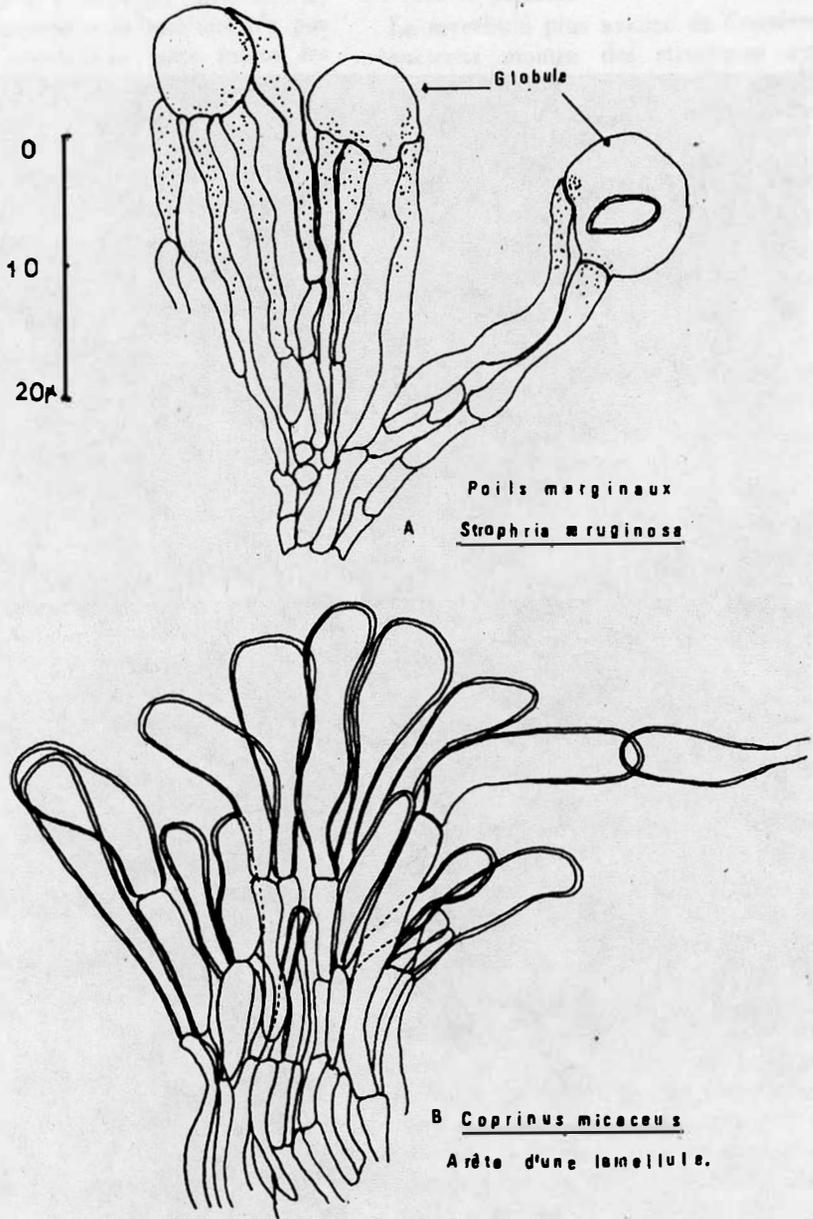


Fig. 11. *Stropharia aeruginosa* (Curtis ex Fr.) Quel Poile marginaux. B. *Coprinus micaceus* ardre d'une lamellule.

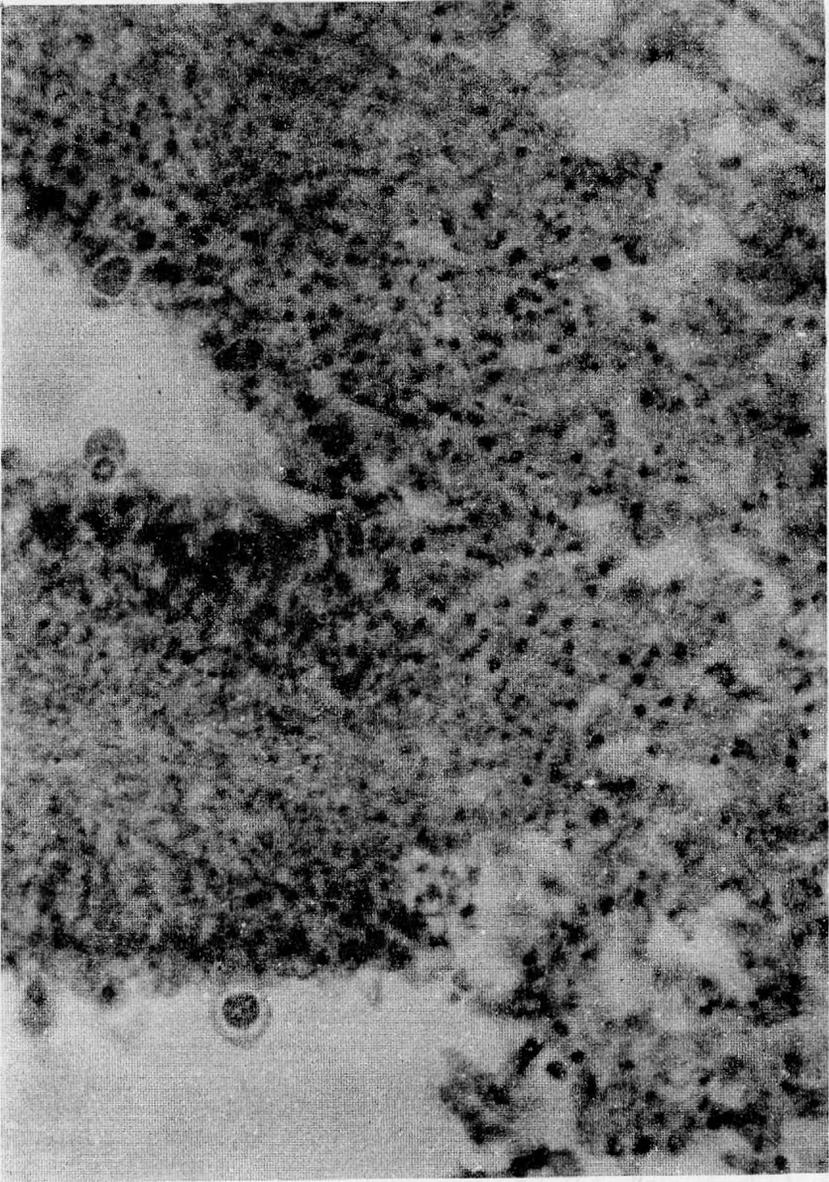


Fig. 12. *Stropharia aeruginosa* (Curtis ex Fr.) Quéf. Coupe tangentielle de l'arête marginale d'une lame près de la chambre annulaire. Les cystides montrent un globule de glycogène.

liquide de Regaud, car c'est le contenu cytoplasmique de la cystide qui nous intéressait; malheureusement le matériel n'a pas donné égale satisfaction pour toutes les espèces; seules, des observations sur d'autres récoltes des mêmes espèces, mais avec d'autres fixateurs, pourront élucider avec plus ou moins de netteté le rôle que jouent les cystides dès les premiers jours.

Nombreux ont été les travaux qui ont eu pour but d'expliquer la germination des spores, D. Lamoure (1958 :192), ou bien le développement du carpophore: R. Heim et R. Cailleux (1958: 205) chez les *Psilocybe*; G. E. Douglas (1920; 70 :211-220) chez les *Inocybe*; Kühner et Chow chez les *Coprinus*, A. F. M. Reindjers (1963), etc. pour ne citer que les plus remarquables. Des auteurs ont orienté leurs recherches exclusivement sur les structures les plus visibles et ne donnent que des renseignements très vagues sur celles qui semblent en jeu dans les phénomènes d'excrétion. C'est ainsi qu'on a pu réunir quelques notes fragmentaires sur le mycélium en voie de développement, puis sur certains spécimens très jeunes et même à différents stades du développement. Ces observations ont été réalisées soit sur du matériel obtenu en culture par divers auteurs, soit sur des spécimens récoltés dans la nature par nous-même.

R. Heim et R. Cailleux ont obtenu en cultures artificielles le mycélium et la fructification de *Psilocybe mexicana*, où ils ont constaté la formation de globules tout au moins semblables à ceux de nos cystides (1958 :205, Fig. 48,B). Ils ont interprété ces globules, comme un des produits d'excrétion; ce même caractère se retrouve chez la cystide de *Psilocybe jagicola*, où ils ont indiqué pour les globules un diamètre de 12 μ . A notre avis cette dimension peut varier chez les Agaricales.

Chez *Clitocybe senilis*, le mycélium secondaire produit des éléments semblables à des cystides capitées, pareilles à celles

de *Psilocybes*, mais plus petites, d'après les dessins publiés.

Le mycélium plus avancé de *Copelandia cyanescens* montre des structures ayant presque la même forme que les cystides, et prenant une coloration accentuée vers leur sommet.

On verra séparément le cas de chaque espèce.

Coprinus micaceus (Bull. ex Fr.) Fr.
Syst. Mycol. I; 308, 1821

Au cours de l'étude approfondie qu'il a fait de plusieurs espèces de *Coprinus*, Chow (1934) a constaté dans les coupes longitudinales des primordiums de *C. micaceus*, que, dès les premiers stades du développement, les cystides faciales, dont la fonction est de séparer les lames, se différencient les premières, et que cela tient qu'à ces stades l'arête des lames est encore unie au stipe, donc incapable de produire des cystides marginales.

Pour notre part, nous avons réalisé des coupes de primordiums encore globuleux dans lesquels la différenciation du chapeau et du stipe, n'était pas encore visible extérieurement. Les coupes longitudinales, vues au microscope, y révèlent pourtant l'existence du stipe, du chapeau et des lames (Fig. 13), mais ces structures sont protégées par le voile-blématogène (cf. Atkinson, 1916). Sur les coupes tangentielles, en ce qui concerne le chapeau, on constate que les lames sont bien développées, et en continuité avec une structure qui a été identifiée par Chow comme propre au stipe, ce que nous pensons aussi. Au fur et à mesure qu'on avance vers la partie centrale, la longueur des lames —celles qui sont de côté— est plus grande, tandis que les lames centrales semblent être en contact par l'arête avec le stipe.

Pour avoir une idée plus précise et savoir si effectivement existe une telle union

à un certain moment du développement, nous avons examiné une série de coupes transversales d'un autre primordium, allant du sommet du chapeau vers le stipe (Fig. 14).

Les premières coupes nous ont révélé un plectenchyme qui correspond à la chair du chapeau, complètement entouré par au moins trois couches de cellules arrondies, à membrane épaisse et brunâtre. Là où apparaît la première chambre interlamellaire on peut identifier deux lames, qui se dirigent du centre du chapeau vers le bord de celui-ci, et dont on ne peut identifier les arêtes, vu leur position dans les coupes, et l'arête d'une lamellule, sans contact avec le sommet (centre) du chapeau. La cavité interlamellaire est tapissée d'une couche palissadique où il n'a pas encore de différenciation. Au fur et à mesure qu'on descend, les coupes des lames et lamellules sont bien nettes. Les lamellules, à notre avis, ont pris naissance par un plissement plutôt du bord du chapeau —partie inférieure de la cavité annulaire— que de la partie supérieure. En examinant notre préparation de plus près, il y a formation de cystides sur l'arête des lamellules, ces cystides atteignent un développement si rapide que très tôt elles arrivent à dépasser l'espace interlamellaire s'enfonçant dans l'hyménium des lames adjacentes (Fig. 11,B).

Nos observations sur le rôle que jouent les cystides chez les Coprins sont différentes de celles données par d'autres auteurs; nous pensons que les cystides ne servent pas à séparer les lames, car là où les lames et les lamellules sont complètement séparées il n'en existe pas. Le premier indice d'une chambre interlamellaire ne nous a pas révélé l'existence de cystides.

La différenciation des cystides faciales semble être plus tardive, étant donnée sa rareté.

Nous avons toujours pensé que les cystides et poils marginaux du *Coprinus mi-*

caceus servent plutôt comme réservoirs de quantités d'eau relativement grandes et parfois de certains produits d'excrétion comme des mucilages, puisque très souvent, sur les carpophores adultes, on a constaté l'union intime des lames et des lamellules, union qui pendant leur développement n'existe pas.

D'après Buller (1910), la cystide des Coprins passe par un processus d'autodigestion lié à la formation des basidiospores. Très souvent, dans nos observations, nous avons constaté qu'après la fixation et la coloration le contenu de la cystide n'est plus visible, raison pour laquelle nous avons pensé qu'elles servent de réservoirs d'eau.

Nous croyons que l'arête des lames n'arrive jamais en contact intime avec le pic (stipe). Si parfois on croit constater ce fait dans les coupes, nous pensons qu'il s'agit d'une superposition plutôt que d'une union intime.

L'origine des lames et des lamellules a lieu en même temps par plissements de la couche palissadique de la chambre annulaire, mais en des positions différentes.

Neamatoloma sublateralitium. (Schaeff.) Fr.

The Agaricales in Modern Taxonomy

R. Singer p. 537: 1962

Sur les primordiums les plus jeunes, les coupes longitudinales nous ont révélé une chambre annulaire tapissée d'une assise palissadique dans laquelle il n'y a pas encore différenciation des structures de l'hyménium. Sur les coupes transversales, de même que chez les Coprins, les premières sections révèlent un plectenchyme à hyphes excrétrices fortement sidérophiles. Au stade où on découvre le premier espace interlamellaire, on peut constater qu'il est protégé par l'assise palissadique, où sont bien différenciées des cystides faciales, présentant toujours un gros noyau avec son nu-

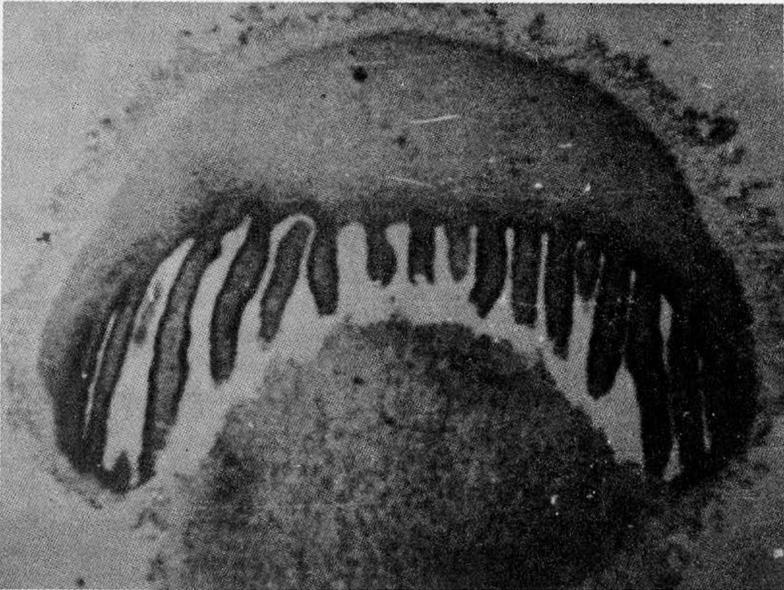


Fig. 13. *Coprinus micaceus* (Bull. ex Fr.) Fr. Coupe longitudinale d'un primordium.
L'arête des lames n'est pas unie au stipe.

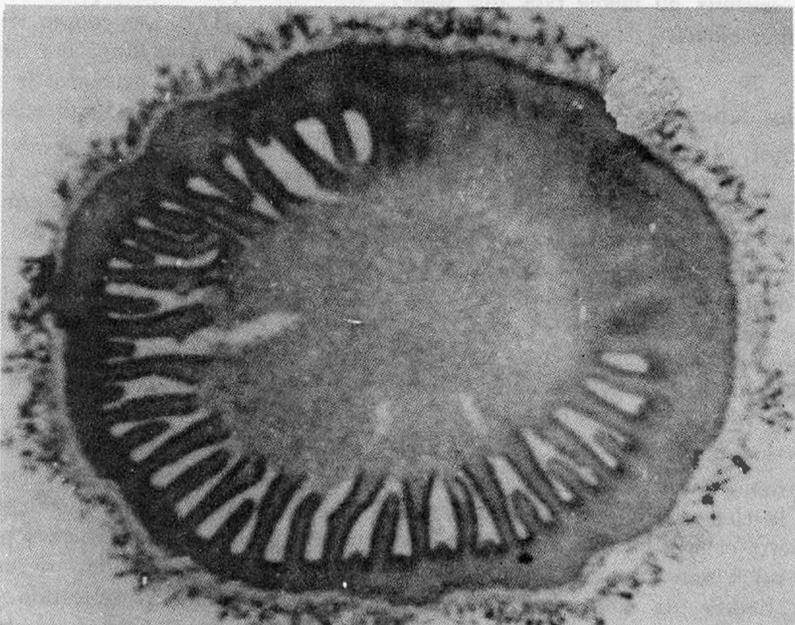


Fig. 14. *Coprinus micaceus* (Bull. ex Fr.) Fr. Coupe transversale du chapeau. On distingue les lames qui vont du centre du chapeau vers le bord. Les lamellules suivent le sens inverse.

cléole, des basides allongées, ayant un ou deux noyaux et parfois leurs stérigmates bien développés, certaines cystides coupées dans le sens transversal. En examinant notre préparation de plus près, on arrive à identifier la position rayonnante des lames et des lamellules, certaines lames indubitablement (il s'agit de lamellules) n'arrivent pas bien à établir un contact intime avec le centre du chapeau. On suppose qu'ici l'origine des lamellules est la même que chez les Coprins.

Lorsqu'on arrive à identifier la plupart des lames et des lamellules, on peut observer la partie faciale et marginale des lamellules où existent les cystides qui, quelle que soit leur position, sont toujours assez nombreuses; ce sont les premières cellules de l'hyménium se différenciant très tôt. On y distingue les deux noyaux qui parfois sont masqués par la présence de globules de glycogène. Comme substances d'excrétion on voit vers le sommet cystidial de très fins cristaux du même type que dans l'échantillon adulte.

Lactarius fuliginosus var. *speciosus* Fr.

Syst. Mycol. I. p. 73: 1821

Cette espèce nous montre à l'état adulte des lames avec l'arête couverte de poils marginaux cylindroïdes —cystides cylindriques d'après Konrad et Maublanc— qui dépassent la longueur des basides, à paroi très mince, presque hyaline, très rarement marquées de petites granulations réfringentes; le réseau d'hyphes excrétrices est bien développé (Fig. 15,A).

Les primordia présentaient, bien différenciés, le chapeau, à peu près de 2 mm de diamètre et le stipe d'environ 5 mm de hauteur sur 1 mm d'épaisseur. Le matériel fixé au liquide de Regaud et coloré à l'hématoxyline nous révèle un plectenchyme très riche en hyphes excrétrices, le bord du chapeau protégé par de nombreuses hyphes filiformes grêles, à nombreuses

vacuoles. Lorsqu'on arrive à identifier les lames, dans celles-ci (Fig. 15-B, 16), on peut distinguer nettement: les basides plus ou moins claviformes, à deux noyaux toujours très près l'un de l'autre; certaines hyphes excrétrices qui retiennent l'hématoxyline; d'autres cellules plus ou moins piriformes, toujours à gros noyaux et nucléole. Dans leur cytoplasme assez vacuolaire, parfois pariétal, on peut noter d'autres structures en granules ou de petits filaments. Etant données leur position et la présence fréquente d'une excrétion vers leur sommet, nous avons considéré ces dernières cellules comme des poils marginaux.

Russula emetica. Schaef. ex Fr. The
Agaricales in Modern. Taxonomy.
R. Singer p. 757: 1962

Le primordium, assez avancé, de 5 mm à peine de diamètre présentait à l'état frais un aspect feutré plus ou moins humide. (Fig. 17). Les coupes en série, colorées à l'hématoxyline, ont mis en évidence les poils qui protègent le chapeau et le stipe. D'après leur localisation, on peut distinguer les dermatocystides, les caulocystides et les pleurocystides. En général, les caulocystides et les dermatocystides prennent naissance à partir des hyphes assez profondes du pseudoparenchyme. On peut dire qu'elles semblent avoir plutôt la fonction de protéger le primordium si l'on peut s'exprimer selon un langage aussi finaliste. Celles du chapeau disparaissent les premières.

Au cours de la fixation et de l'inclusion à la paraffine, nous avons constaté qu'une couche plus ou moins mucilagineuse disparaît pendant la manipulation. On peut donc supposer que les dermatocystides jouent un rôle de protection plutôt lors du développement hypogé du champignon; ensuite, seules les plus jeunes subsistent et il en reste quelques débris lorsque le champignon arrive à l'état adulte.

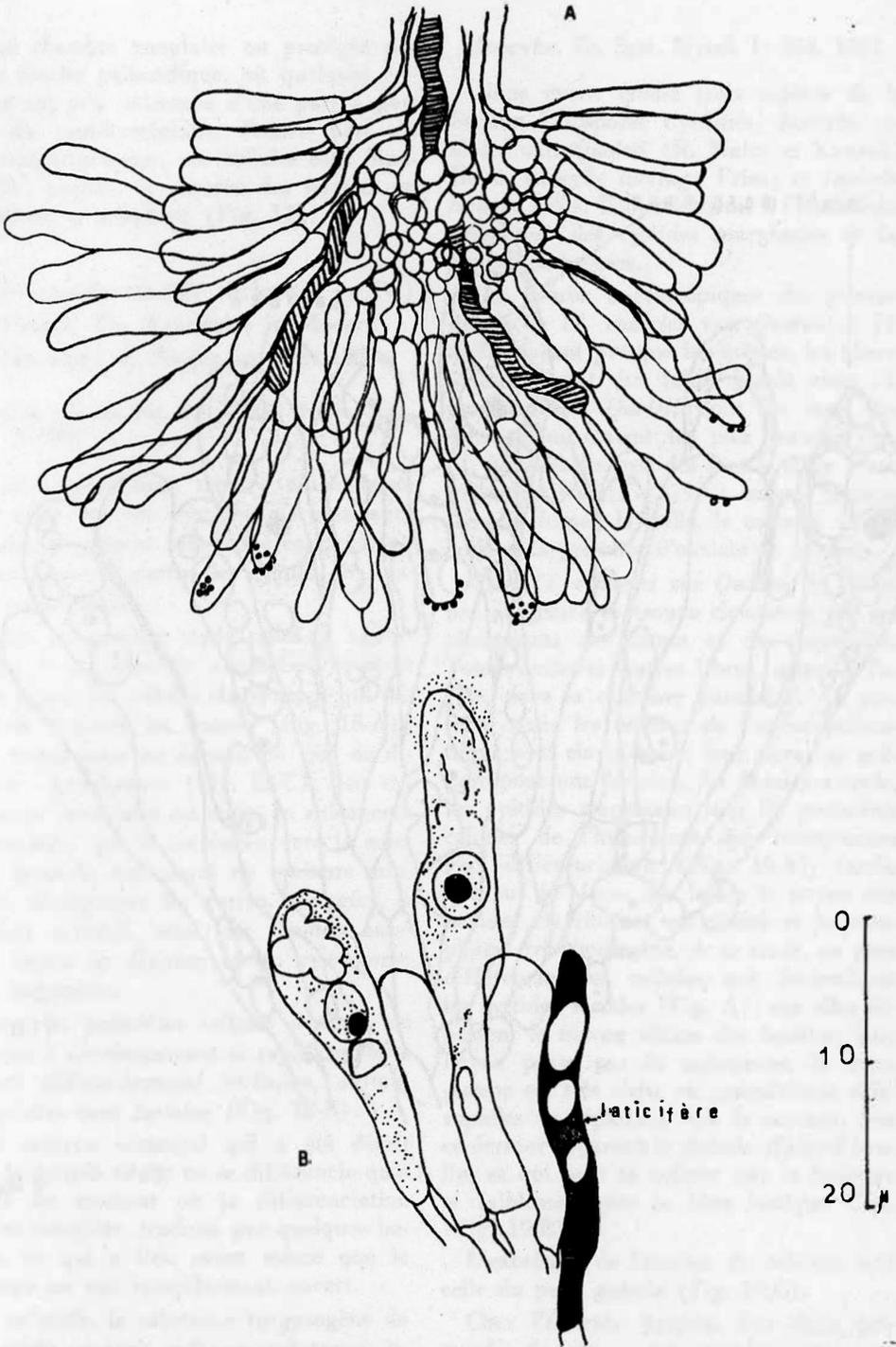


Fig. 15. *Lactarius feluginosus* var. *speciosus*. A. poils marginaux adultes. B. Poils marginaux jeunes.

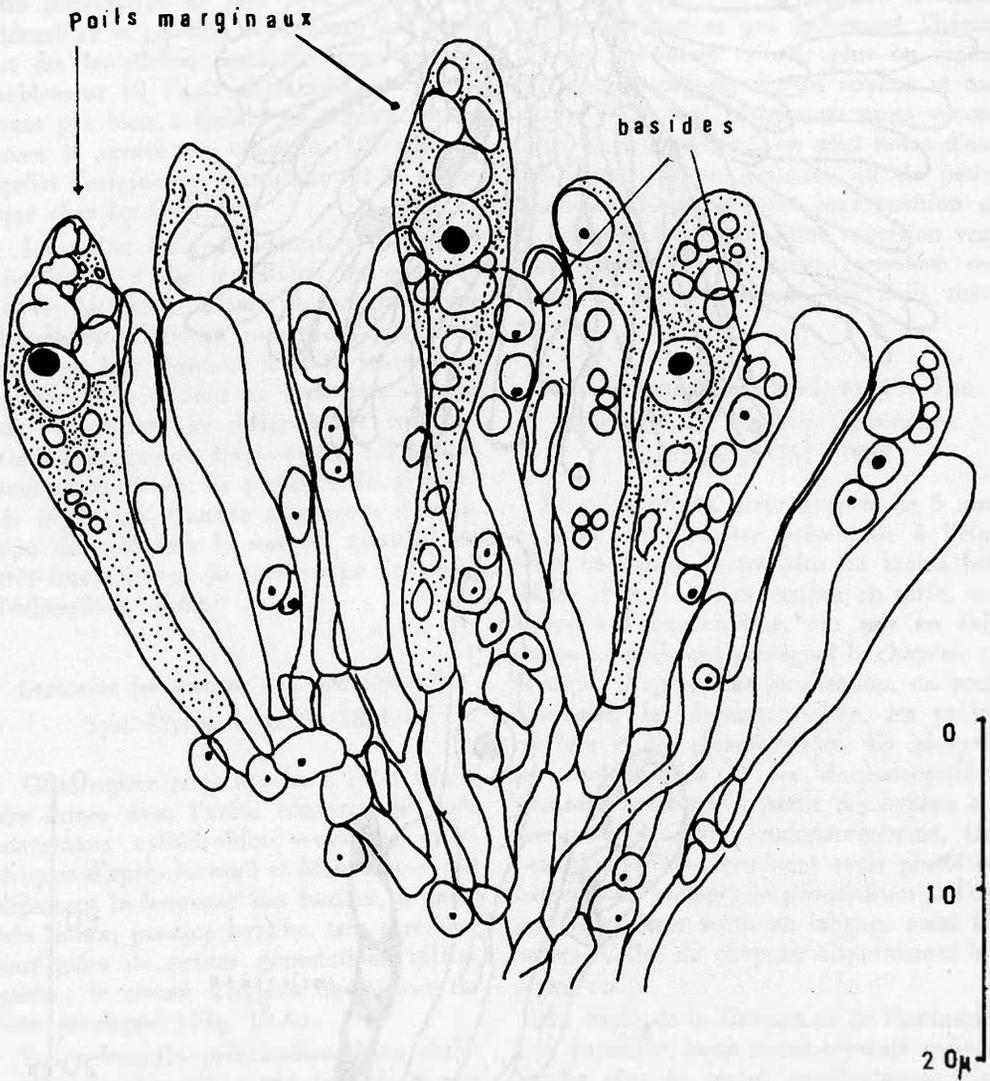


Fig. 16. *Lactarius feluginosus* var. *speciosus*. Poils marginaux.

La chambre annulaire est protégée par une couche palissadique, où quelques cellules ont pris naissance d'une part à partir du sous-hyménium, d'autre part du pseudoparenchyme; ces cellules sont binucléées; parfois on observe des noyaux en prophase et anaphase (Fig. 17).

Oudemarsiella mucida (Schrader ex Fr.)

Höhnel. The Agaricales in Modern Taxonomy. R. Singer., p. 338: 1962

Mucidula mucida Pat. (Fig. 18). Hymén. Eur., p. 95. 1887

Cette espèce nous montre d'une façon très nette que ses cystides marginales et faciales acquièrent leur différenciation en même temps, à partir des cellules de l'assise palissadique.

Dans un premier stade celles-ci, appartenant à la chambre annulaire, révèlent deux types: les cellules claviformes qui dépassent toujours les autres (Fig. 18-A); leur noyau nous est apparu en voie de division —prophase— (Fig. 18-C), leur cytoplasme vacuolaire est riche en substances sidérophiles qui se localisent vers le sommet, arrondi; leur paroi est toujours mince et réfringente; les autres, allongées, à sommet arrondi, nous ont montré aussi leur noyau en division et un cytoplasme plus homogène.

Pour les premières cellules il s'agit de cystides à développement si rapide qu'elles restent obligatoirement inclinées, surtout lorsqu'elles sont faciales (Fig. 18-B).

Le mucron sommital qui a été décrit chez la cystide adulte ne se différencie qu'à partir du moment où la différenciation s'avère complète, traduite par quelques basides, ce qui a lieu avant même que le chapeau ne soit complètement ouvert.

A ce stade, la substance turgorogène de la cystide apparaît riche en substances lipidiques qui retiennent le Soufjan III.

Inocybe. Fr. Syst. Mycol. I: 254, 1821

Nous avons étudié trois espèces de la Section Léiosporés Cystidiés: *Inocybe eutheles* var. *Queleti* (R. Maire et Konrad) Heim, *Inocybe lucifuga* Fries; et *Inocybe hystrix* Fries. Toutes les trois à l'état adulte présentent des cystides marginales et faciales nombreuses.

Les détails microscopiques des primordiums de *I. eutheles* var. *Queleti* et *I. lucifuga* sont presque les mêmes, les observations ayant été faites plutôt chez *I. eutheles* var. *Queleti* dont les états des échantillons étaient les plus jeunes; chez *I. lucifuga* les cystides sont le siège d'une grosse activité (Fig. 19,C) comme le montrent la forme, la taille, le contenu vacuolaire et la présence d'oxalate de calcium.

Chez *I. eutheles* var. *Queleti*, la chambre annulaire se trouve cloisonnée par les plissements des lames et des lamelles. Toutes celles-ci restent libres, quant à l'arrête, dans la chambre annulaire. Au premier stade les cellules de l'assise palissadique sont claviformes; leur noyau se prépare pour une division. Au deuxième stade, les cystides marginales sont les premières cellules de l'hyménium qui commencent leur différenciation (Fig. 19,A), tandis que sur les faces des lames le noyau des basides claviformes est divisé et le cytoplasme très homogène. A ce stade, on peut différencier les cellules qui deviendront les cystides faciales (Fig. A), car elles dépassent le niveau ultime des basides; leur noyau passe par la métaphase, le cytoplasme est très riche en granulations sidérophiles se déplaçant vers le sommet. Sur ce dernier apparaît le globule, d'abord hyalin, et qui peut se colorer par la fuchsine et faiblement par le bleu lactique C4B. (Fig. 19,B).

L'excrétion de l'oxalate de calcium suit celle du petit globule (Fig. 19,C).

Chez *I. Inocybe hystrix*. Sur deux primordia de cette espèce examinés par nous, l'un d'entre eux mesurait à peine quelques

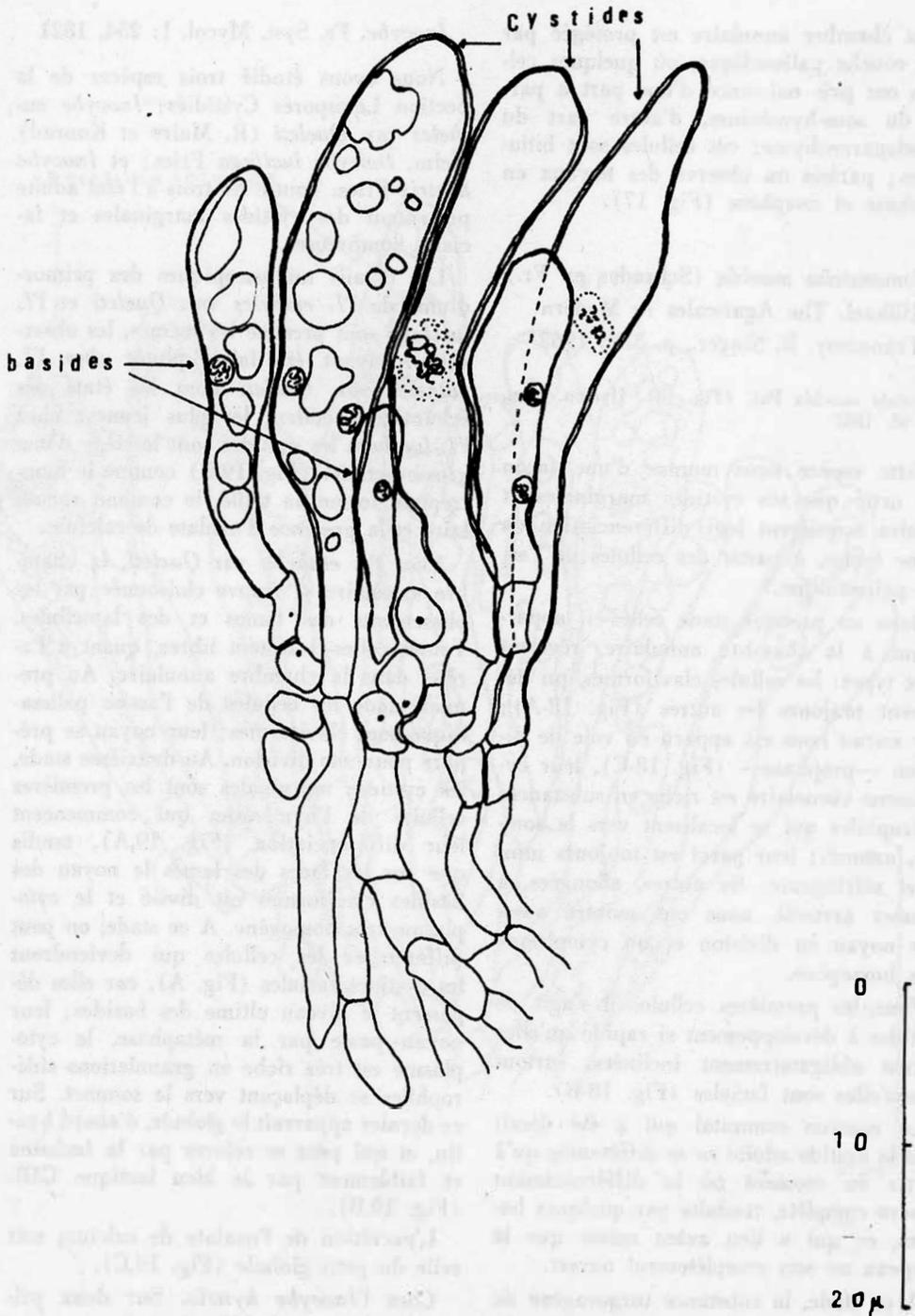


Fig. 17. *Russula emetica* Schaeef. ex Fr.

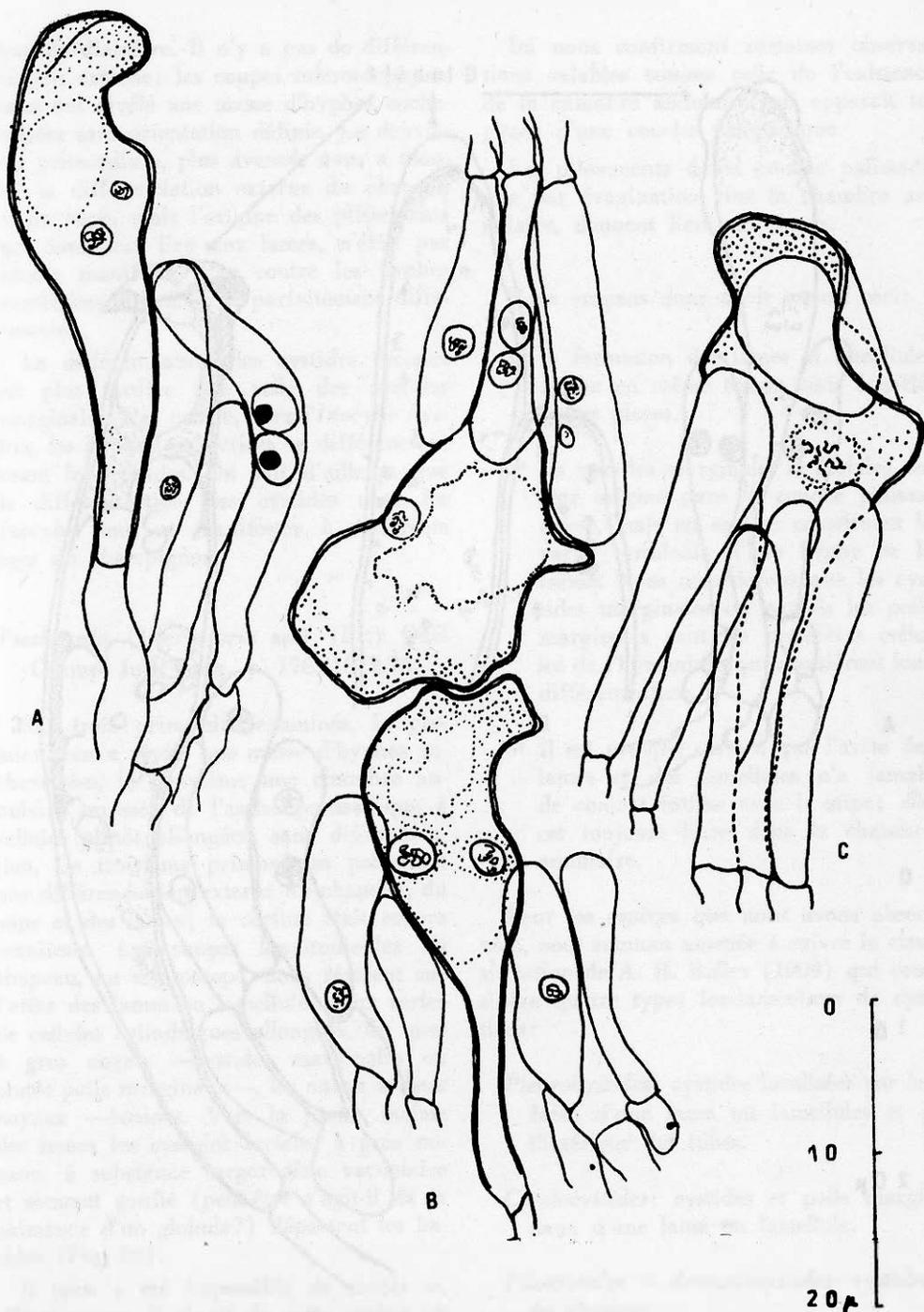


Fig. 18. *Oudemansiella mucida* A, C, cystides marginales, B, cystides faciales.

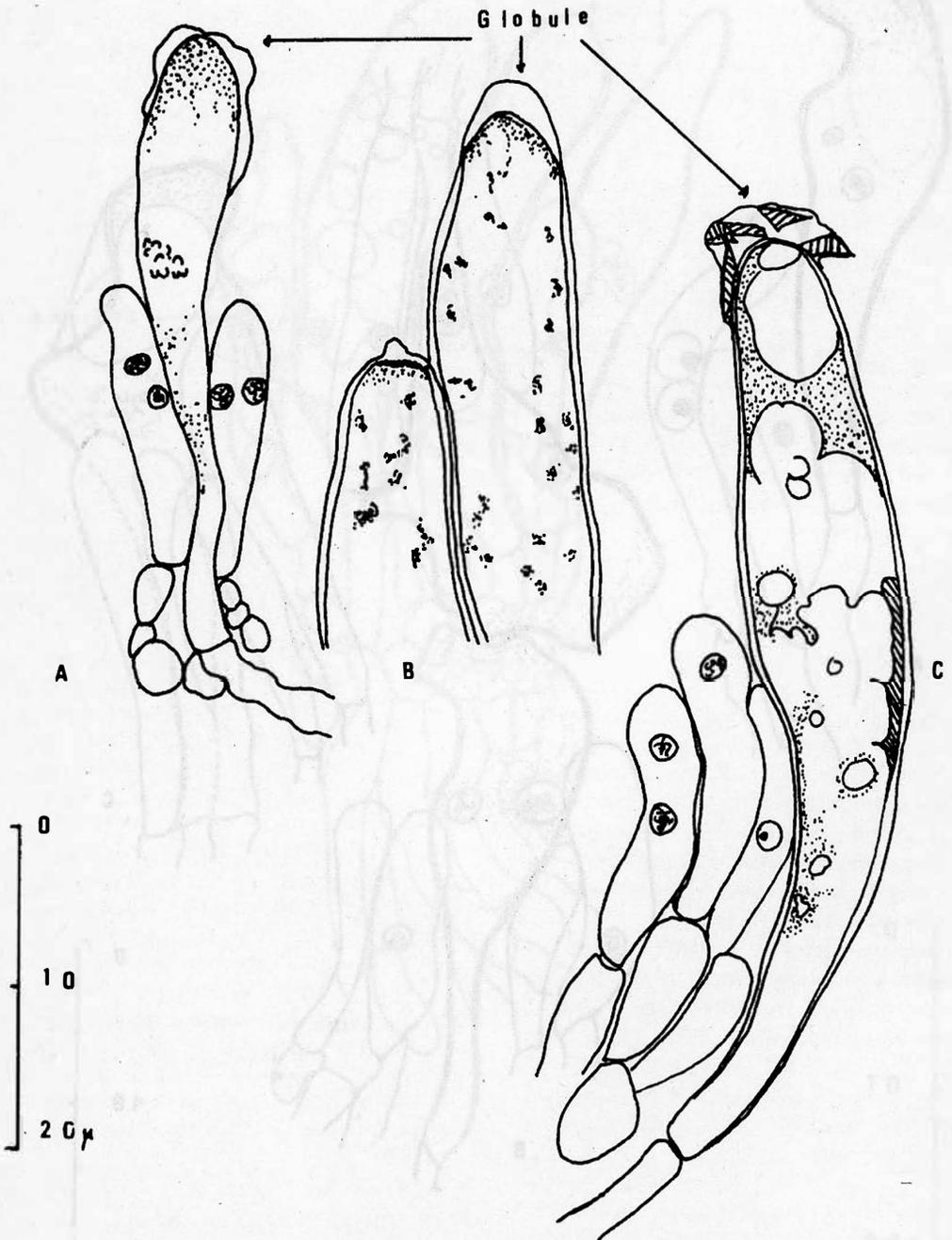


Fig. 19. Cystides marginales: A, B. *Inocybe eustheles* var. *Queleti* C: *I. lucifuga*.

mm de diamètre. Il n'y a pas de différenciation externe; les coupes microscopiques nous ont révélé une masse d'hyphes enchevêtrées sans orientation définie. Le deuxième primordium, plus avancé, nous a montré la différenciation externe du chapeau et du stipe, mais l'origine des plissements qui donneront lieu aux lames, n'était pas encore manifeste. Par contre les hyphes excrétrices étaient déjà parfaitement différenciées.

La différenciation des cystides faciales est plus tardive que celle des cystides marginales. Par contre, chez *Inocybe hystrix*, les hyphes excrétrices se différencient avant les cystides. On sait d'ailleurs que la différenciation des cystides chez les *Inocybe* peut se manifester à différents âges du champignon.

Psathyrella (Lacrymaria sp.) (Fr.) Qué!
Champ. Jura Vosg., p. 178. 1872-73

Sur trois primordia examinés, le premier nous a révélé une masse d'hyphes enchevêtrées, le deuxième une chambre annulaire tapissée de l'assise palissadique à cellules plutôt allongées, sans différenciation. Le troisième primordium présentait une différenciation externe du chapeau, du stipe et des lames; la cortine était encore manifeste. Les coupes longitudinales du chapeau, au microscope, nous révèlent sur l'arête des lames ou lamellules deux sortes de cellules cylindriques allongées, les unes à gros noyau —cystides marginales ou plutôt poils marginaux—, les autres à deux noyaux —basides. Vers la partie faciale des lames les cystides faciales à gros noyaux, à substance turgorogène vacuolaire et sommet gonflé (peut-être s'agit-il de la naissance d'un globe?) dépassent les basides (Fig. 20).

Il nous a été impossible de savoir si, effectivement, il s'agit de cette espèce ou d'une autre, car nous n'avons trouvé que des primordia.

Ici nous confirmons certaines observations valables comme celle de l'existence de la chambre annulaire qui apparaît tapissée d'une couche palissadique.

Les plissements de la couche palissadique par évagination vers la chambre annulaire, donnent lieu aux lames.

Nous croyons donc avoir trouvé ceci:

1° la formation des lames et lamellules a lieu en même temps mais à différentes places.

2° les cystides marginales et faciales ont leur origine dans la couche palissadique, mais en somme constituent la partie terminale d'une hyphe de la trame. Nous considérons que les cystides marginales ou parfois les poils marginaux sont les premières cellules de l'hyménium qui acquièrent leur différenciation.

3° Il est presque certain que l'arête des lames et des lamellules n'a jamais de contact intime avec le stipe; elle est toujours libre dans la chambre annulaire.

Pour les espèces que nous avons observées, nous sommes amenée à suivre la classification de A. H. Buller (1909) qui considère quatre types fondamentaux de cystides:

Pleurocystides: cystides localisées sur les faces d'une lame ou lamellules et à l'intérieur des tubes.

Cheilocystides: cystides et poils marginaux d'une lame ou lamellule.

Pilocystides = dermatocystides: cystides du chapeau.

Caulocystides: cystides du stipe.

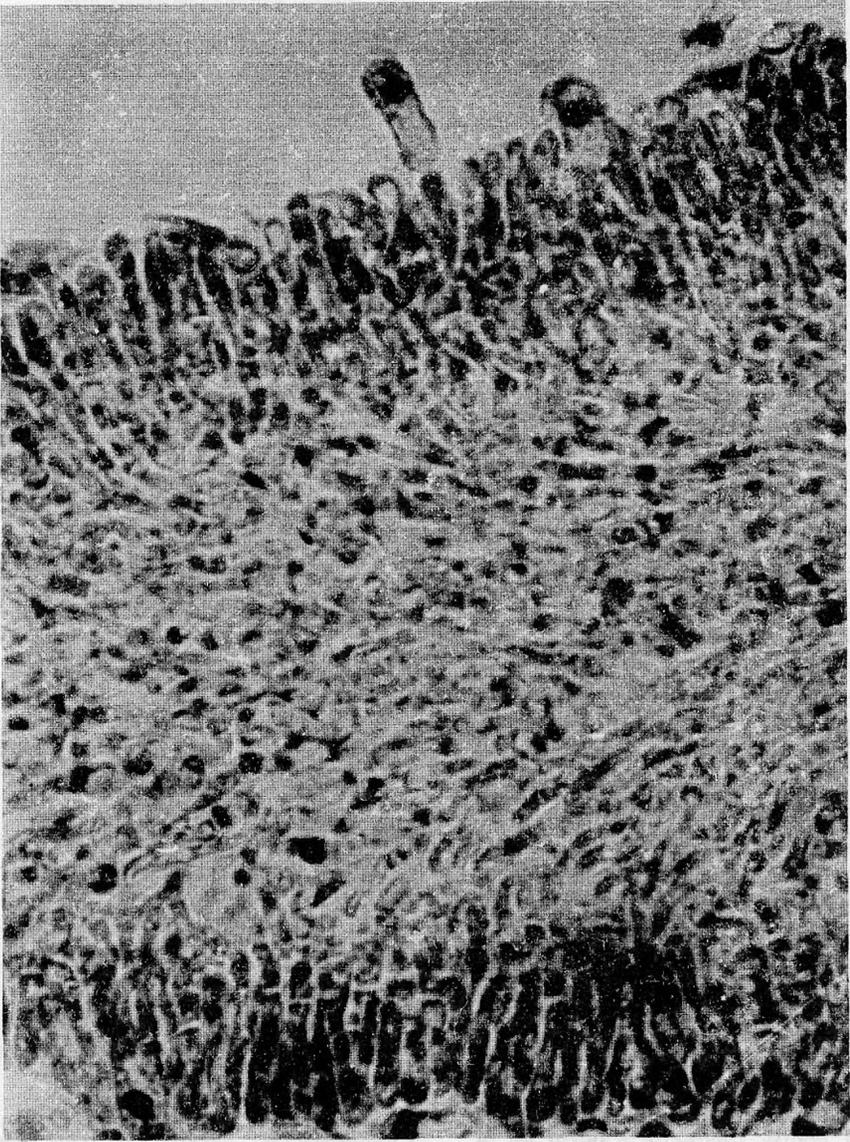


Fig. 20. (*Psathyrella*). Cystide faciale, naissance du globule sommital.

Quant aux pleurocystides et cheilocystides, elles ont été le sujet de travaux de différents auteurs comme Kühner, Singer, Josserand, Reijnders, etc. qui ont été conduits à une série de classifications et, en même temps, ont donné des noms trop nombreux peut-être et qui compliquent parfois l'étude de ces cystides.

Nous avons constaté une fois de plus, car ceci a été prouvé par les premiers mycologues, que les cystides sont les premières cellules qui se différencient à partir de l'assise palissadique de la chambre annulaire, et, très rarement — nous ne l'avons pas constaté — pourraient être les terminaisons des hyphes laticifères ou excrétrices.

Parfois, après la différenciation, la paroi de la cystide devient assez épaisse chez certaines espèces, ou bien elle peut rester très mince. Nous avons constaté à ce sujet, qu'une accumulation pariétale de la substance turgorogène peut occasionner un épaissement de la paroi, de même que chez *Peniopora livida* (Welden, 1936). En réalité, il s'agit d'une paroi qui n'est pas franchement épaisse; tel est le cas des *Inocybe* et *Pluteus*. Nous croyons avoir constaté les mêmes caractères au microscope électronique chez *H. eutheles* et le *Paxillus involutus*. Dans le cas contraire, on observe des parois assez épaisses même après la solubilisation de la substance turgorogène pariétale, c'est le cas de *Hohenbuehelia geogenius* (Fig. 21).

Dans cette espèce nous croyons identifier au microscope électronique, d'une façon très nette, les pellicules externe et interne de la cystide; il s'agit de membranes épaisses qui protègent la paroi propre, donc médiane, de la cystide, paroi qui est elle-même assez épaisse.

Le tégument plus simple se présente toujours très mince, on peut le trouver dans la plus grande partie des cystides et poils marginaux qu'on vient de décrire.

Singer (1962) a établi une classifica-

tion pour les cystides métuloïdes basée sur l'épaisseur de la paroi des cystides. Mais, à notre avis, parmi le matériel observé, la seule espèce qui mérite le nom de métuloïde est *H. geogenius*, étant donné que dans la plus grande partie des cystides l'épaisseur de la paroi n'est pas définitive.

Quant à leur contenu ou cytoplasme, il est reconnu par tous les auteurs comme la substance turgorogène, dans laquelle Fayod (1889, p. 257) a identifié deux substances principales, l'une colloïdale et l'autre "huileuse cristalloïde", celle-ci étant responsable en partie de l'épaississement des parois.

Nous pensons que cette substance colloïdale dont a parlé Fayod représente du cytoplasme dans lequel nous avons identifié le plus souvent un ou deux noyaux, le chondriome, le vacuome, ainsi que des réserves comme le glycogène et des graisses.

D'après De Seynes (1887), pendant leur développement, les cystides passent par les phases suivantes:

Première phase: le cytoplasme se montre liquide et homogène. Nous ajouterons que c'est la phase la plus favorable pour reconnaître les noyaux.

Deuxième phase: le cytoplasme se charge de gouttelettes huileuses.

Troisième phase: ces gouttelettes se divisent et s'émulsionnent.

Quatrième phase: on voit apparaître les vacuoles, et le protoplasme finit par se réduire à une couche appliquée contre la paroi.

La première phase est facile à identifier dès les premiers jours du développement. La deuxième et la troisième phase peuvent se confondre. La quatrième phase, très nette, apparaît de bonne heure même avant que le champignon ait atteint l'état adulte.

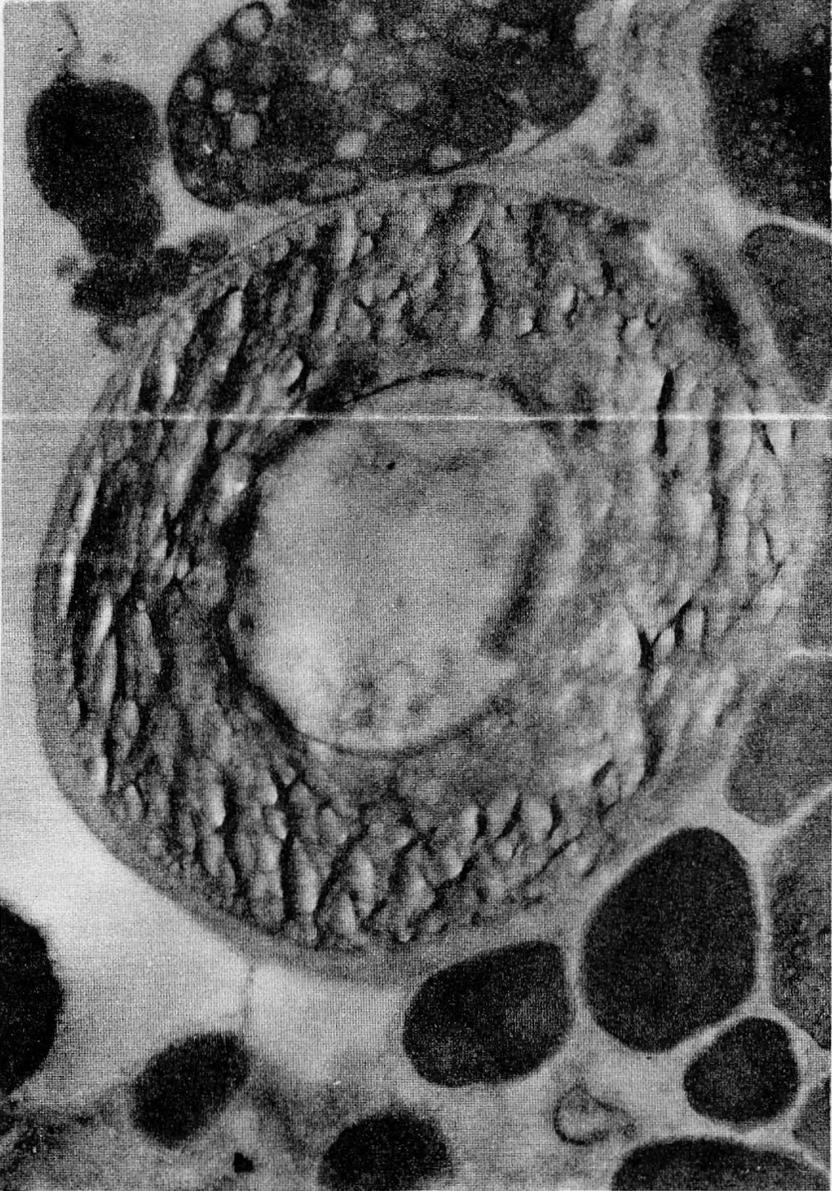


Fig. 21. Photomicrographie électronique X 25000. *Hohenbuehelia geogenius* Fr. Coupe transverse d'une cystide montrant leurs pellicules externe et interne ainsi que la paroi.

CONCLUSIONS

Dans le présent travail, où nous n'avons étudié que les cystides des lames et lamelles, nous arrivons aux conclusions suivantes:

1. Tout d'abord les cystides ne peuvent servir automatiquement pour reconnaître ni un genre, ni une espèce, étant donnée leur taille microscopique, ou leur rareté. C'est seulement lorsqu'elles sont très abondantes qu'on les voit facilement: au sommet du stipe, sur la partie faciale et la partie marginale des lames (*Inocybe*, *Coprinus*).

2. Lorsque la cystide acquiert une position et une forme constantes elle peut contribuer, avec d'autres caractères, à définir une famille (ex. Boletaceae).

3. On doit attribuer aux caractères des cystides une valeur taxinomique secondaire. Parfois leur abondance peut constituer un caractère important, c'est alors qu'on doit apporter beaucoup d'attention pour ne pas confondre les espèces voisines, telles que, par exemple, parmi les espèces goniosporées-cystidiées d'*Inocybes*, *Inocybe praetervisa* et *Inocybe grammata*, qui ont des cystides presque semblables: parmi d'autres caractères importants, on doit remarquer que chez *I. grammata* les cystides sont presque contiguës, tandis que chez *I. praetervisa* elles sont plus espacées. Le même cas existe chez certaines espèces leiosporées cystidiées, comme *I. pusio* et *I. geophylla*.

4. La présence d'un globule sommital n'est pas caractéristique des *Inocybe*. Ce globule peut en effet se retrouver nettement chez les *Pluteus*, *Pholiota* et *Psilocybe*. Très souvent il protège les cristaux sommitaux. Il prend naissance au moment de l'excrétion.

5. Chez certaines espèces notamment *Hohenbuehelia geogenius* on peut affirmer l'existence d'un pore sommital. Par contre, chez *Copelandia* et *Pluteus*, ce pore est beaucoup moins net.

6. Dans la cystide du *Lacrymaria velutina*, l'observation du noyau et du chochtriome a été possible sur un spécimen jeune.

7. L'épaisseur de la paroi de la cystide peut varier chez une même espèce (*Inocybe*, et d'autres Agaricales).

8. Poils marginaux et cystides prennent tous naissance à partir des hyphes internes de la trame.

9. Chez *Inocybe hystrix* et *Inocybe carpta*, espèces leiosporées acystidiées de la Section *Dulcamarae*, sur les primordia jeunes donc très tôt, au moment où apparaît la chambre annulaire tapissée de l'assise palissadique, se manifeste la différenciation complète des hyphes excrétrices.

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord le Gouvernement Français, l'Instituto Nacional de la Investigación Científica du Mexique qui ont bien voulu m'accorder des bourses pour mon séjour en France.

Nous assurons de notre profonde gratitude Mme. Heim dont les conseils ont été très précieux pour mes recherches cytologiques. A Mme. S. Jovet-Ast, Sous Directeur du Laboratoire au Muséum National d'Histoire Naturelle qui m'a aidée à faire la mise au point de mon travail.

LITERATURA

- ATKINSON, G. F. 1916. Origin and development of lamellae in *Coprinus*. *Bot. Gaz.*, 62: 89-130.
- BEAUVERIE, J. 1914. Sur le chondriome des Basidiomycètes. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 158 (1): 798-800.
- BONNER, J. T., KANE, K. K. and LEVEY, R. H. 1956. Studies on the mechanics of growth in the common mushroom *Agaricus campestris*. *Mycologia*, 48: 13-19.
- BONNER, J. T., HOFFMAN, ALLAN, A. and col. 1957. The distribution of polysaccharides and basophilic substances during the development of the mushroom *Coprinus*. *Biol. Bull.*, 112 (1): 1-6.
- BOSE, S. R. 1958. The presence of encrusted cystidia in the hymenium of *Polyporus zonatis*. *Mycologia*, 30: 683-684.
- BULLER, A. H. 1910. The function and fate of the cystidia of *Coprinus atramentarius*, together with some general remarks on *Coprinus* fruit bodies. *Ann. Bot.* 24 (46): 613-619, pl. 50, 51.
- CASLEY-SMITH, J. R. 1961. Some observations on the fixation and staining of lipids. *Jl. R. microsc. Soc.*, 85: 235-238.
- CHOW, CH, HWANG. 1934. Contribution à l'étude du développement des Coprins. *Botaniste*, 26: 90-209, pl. 9-20.
- DEMELIUS, P. 1913. Beitrag zur Kenntnis der Cystidien, Verh. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien. 63: 316-333.
- DOUGLAS, G. E. 1920. Early development of *Inocybe*. *Bot. Gaz.* 70: 211-220.
- ERRERA, L. 1886. Sur le glycogène chez les Basidiomycètes. *Mém. Acad. r. Belgique*, 37: 1-50.
- GUILLIERMOND, A. 1911. Sur les mitochondries des cellules végétales. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris* 156 (2): 199-202.
- GUILLIERMOND, A. 1913. Nouvelles observations sur le chondriome des champignons. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris*. 156 (1): 1781-1784.
- . 1913. Sur la participation du chondriome des champignons dans l'élaboration de corpuscules métachromatiques. *Anat. cher Anz.* 44 (15-16): 342-347.
- JOSSERAND, M. 1936. Sur le dimorfisme des cheilocystides. *Bull. Soc. Mycol. France.* 52: 104-110.
- KARNOUSKY, M. J. 1961. Simple method for staining with lead at high pH in electron microscopy. *J. biophys. biochem. Cyt.* II: 729-731.
- KNOLL, F. 1912. Untersuchung über den Bau und die Funktion der Cystidien und verwandter Organane. *Jber. wiss. Biol.*, 50: 453-501.
- KÜHNER, R. 1925. Sur la nature des cystides chez les Basidiomycètes. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris* 180 (1): 454-457.
- . 1928. Le développement et la position taxinomique de *Ag. disseminatus* (Pers.). *Botaniste.* 20: 147-156, pl. I-II.
- . 1934. Observations sur la localisation cytologique des substances colorées chez les Agarics et les Bolets. *Botaniste*, 26: 347-378.
- . 1949. *Conocybe* (Galera) *pubescens* (Guillet) et le développement de son carpophore. *Botaniste.* 34: 275-281 pl. III-VII.
- LAMOURE, D. 1958. Etude cytologique des germinations. *Bull. Soc. Mycol. France.* 74: 192.
- LANGERON, M. 1949. Précis de microscopie. Technique, Experimentation, Diagnostic. 140 pages. 7eme. Ed. Masson et Cie.
- LISSON, L. 1960. Histochimie et Citochimie animales. Principes et méthodes. Vol. I-II 3eme. Ed. Gauthier-Villars.
- LUF, J. M. 1961. Improvements in Epoxy resin embedding methods. *J. biophys. biochem. Cytol.*, 9: 409-414.
- MARTENS, P. 1932. L'origin du crochet et de l'arse d'anastomose chez les champignons supérieurs. *Bull. Soc. Mycol. France.* 48: 259-279.
- METROD, G. 1949. La coloration des cystides par le bleu de crésyl. *Revue Mycol.*, 14: 121.
- PATOUILLARD, N. 1883. Quelques observations sur l'hyménium des Basidiomycètes. *Revue Mycol.* 5: 167.
- REIJNDERS, A. F. M. 1963. Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. 412 pages, 55 pl. Vitegeverij Dr. Junk-Den Haag.
- ROMAGNESI, H. 1944. La cystide chez les Agaricacées. *Revue Mycol. Supp.* 10: 1-21.
- SAUCER, M. 1932. Etude sur la valeur taxonomique de deux caractères microscopiques fondamentaux des Hyménomycètes: trame et cystides. *Bull. Soc. Mycol. France.* 48: 233-237.

- SEYNES, M. J. 1867. La signification morphologique des cystides. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 64 (1): 715-716.
- SMITH, W. 1881. Cystidis in the mushroom trihu. *Grevillea*, 10: 78-304.
- TOPIN, J. 1901. Notes sur les cristaux et concrétions des Hyménomycètes et sur le rôle physiologique des cystides. 98 pages, Thèse Pharmacie. Paris.
- WALKER, L. B. 1919. Development of *pluteus admirabilis* and *Tubaria furfuracea*. *Bot. Gaz.*, 67: 1-21.
- WELDEN, R. M. 1936. A comparative stude of basidia and cystidia in *Peniopora livida*. *Amer. Jour. Bot.*, 23: 539-545.
- WETTSEIN, R. 1887. Zur morphologie und biologie der cystidien. *Sitzungsberd. Kais. A kad. d. Wissensch. Wien, Math. Naturw. Kl.* 45 (1): 10-21.
- ZENTENO, Z., MARTHA y HERRERA, S. T. 1958. Hongos alucinantes de México: Datos bibliograficos. Obtencion de carposoros de *Psilocybe cubensis* (Earle) Singer. *Ann. Inst. Biol.*, 29 (1-2): 49-72.