

# Remarques sur la Structure de la Paroi Sporique Chez Quelques Amanites

Jacqueline PERREAU

Laboratoire de Cryptogamie, C.N.R.S.

Muséum National d'Histoire Naturelle, 12, rue de Buffon —  
75005 Paris — France

Summary. Spore wall of various *Amanita* spp. examined proved to have a structure analogous to that of basidium. This wall is composed of the following four layers: endosporium, episporium, perisporium and ectosporium. This type of organisation characterized by the non-differentiation of an exosporium, is one of the wall structure models that exist in smooth spores. Based upon these observations, it is possible to define the basidiospore as an highly differentiated apical hyphal cell.

Qu'elles soient subglobuleuses, ellipsoïdes ou cylindracées, les spores des Amanites possèdent une paroi très fine, de 0,1—0,2  $\mu\text{m}$  d'épaisseur en général, non ou à peine pigmentée, assez réfringente, presque toujours lisse; il existe en effet des verrucosités chez *Amanita roanokensis* COKER et *A. princeps* CORNER et BAS (BAS, 1969). En outre, PEGLER et YOUNG ont publié (1971) des images de répliques au carbone d'*A. fulva* (SCHAEFF.) marquées d'un réseau délicat et irrégulier de fibrilles ou, parfois, de bosselures; mais ces dernières nous semblent plutôt dues à des affaissements localisés du cytoplasme que relever d'une ornementation véritable. D'autre part, chez certaines espèces, une caractéristique importante de cette enveloppe si ténue est de présenter un phénomène de métachromasie avec l'iode, car une teinte grise plus ou moins bleutée y apparaît sous l'action d'un réactif iodé. Connaître, malgré sa faible épaisseur, l'organisation d'une telle paroi, voilà l'étude à laquelle, en près d'un demi-siècle, ont été consacrés divers travaux; il nous paraît intéressant d'y adjoindre quelques remarques obtenues en particulier à l'aide de coupes en microscopie électronique à transmission. L'analyse de la structure pariétale, tant au niveau de la spore qu'à celui de la baside, ainsi que l'identification des différentes couches selon la terminologie (endospore, épisore, exospore-périspore, ectospore) que nous appliquons chez les spores lisses ou ornées des Basidiomycètes Chromosporés, nous ont en effet conduite à une interprétation plus précise de l'architecture des spores lisses de Leucosporés. Des conclusions d'ordre général sur les relations tégumentaires entre la baside et l'élément sporal qu'elle émet peuvent d'ailleurs être tirées de ces considérations.

Comme bien d'autres basidiospores, celles des Amanites ont donc, à plusieurs reprises, retenu l'attention des mycologues, notamment en

raison de leur «amyloïdie», habituellement mise en évidence grâce à une solution de chloral iodo-ioduré dite «réactif de Melzer». Etudiant cette réaction chez un grand nombre d'espèces, GILBERT et KÜHNER (1928) notent que la baside, le stérigmate et l'appendice hilaire demeurent incolores, tandis que la paroi est déjà «amyloïde» sur les très jeunes spores. KÜHNER et MAIRE (1934) avancent une hypothèse pour expliquer ce fait: „le chloral du liquide de Melzer contient une certaine quantité d'acide libre qui peut provoquer un début d'hydrolyse» de la paroi; on peut penser toutefois que la structure ou l'état physico-chimique de l'enveloppe sporique se révèle propice à cette destruction; s'il en était autrement, la baside devrait également se colorer. En 1950, LOCQUIN discerne plusieurs couches dans la paroi — qu'il trouve toute entière «amyloïde» — des spores d'*A. vittadini* (MORETTI) VITT. Plus récemment, ANTOINE-BESSON (1972) a examiné plusieurs espèces [*A. citrina* (SCHAEFF.) per ROQUES; *A. muscaria* (L. per FR.) HOOK.; *A. vaginata* (BULL. per FR.) VITT.] en microscopie électronique à transmission. D'après ces résultats, l'organisation sporique des Amanites ne laisserait pas d'être aussi complexe que celle rencontrée chez les éléments pigmentés ou ornés. Bien que nous les interprétions quelque peu différemment, les observations que nous avons effectuées à ce sujet se montrent comparables.

## Matériel et techniques

Pour l'examen en microscopie électronique à transmission, des fragments de lamelles ont été prélevés sur des basidiocarpes frais, au stade de sporulation et appartenant à des espèces communes en France: *A. phalloides* (FR.) LINK et *A. rubescens* (PERS. per FR.) S. F. GRAY, à spores «amyloïdes»; *A. muscaria* et *A. vaginata*, à spores non «amyloïdes».

Ce matériel a subi le traitement suivant:

- fixation par une solution à 3% de glutaraldéhyde dans un tampon au cacodylate de sodium 0,1 M, pH 7,2, pendant 3 h. à 20° C;
- postfixation par une solution à 1% de tétroxyde d'osmium dans le même tampon et selon des conditions identiques;
- déshydratation par l'alcool éthylique et l'oxyde de propylène;
- inclusion dans l'Epon;
- contraste des coupes à l'aide de l'acétate d'uranyle et du citrate de plomb.

## Structure de la paroi sporique

Chez les espèces étudiées, la paroi (0,10—0,15  $\mu\text{m}$  en moyenne) s'est révélée lisse et composée de quatre zones. Parmi celles-ci, la plus interne s'étend autour du cytoplasme délimité par une membrane cytoplasmique dont on distingue les deux feuillets osmiophiles enserrant

une assise osmiophobe; cette couche transparente aux électrons, très étroite (0,02  $\mu\text{m}$  environ), dans laquelle s'ouvrent des vésicules cytoplasmiques, peut, par sa position et ses propriétés, être assimilée à l'endospore. Elle est recouverte par une couche d'épaisseur uniforme, formée de fibrilles entrelacées et qui apparaît donc plus dense au rayonnement électronique; sa texture nous permet de la rapporter à l'épispore (0,03—0,04  $\mu\text{m}$  chez les spores mûres). La minceur de cette strate explique d'ailleurs, vraisemblablement, sa faible résistance et, par là-même, la facilité avec laquelle se collapsent les spores d'Amanites.

Souvent, nous avons vu l'épispore auréolée d'une couche transparente sous le faisceau d'électrons et dont la structure est à peine discernable. Cependant, sur de bonnes coupes et plus particulièrement au niveau de la partie proximale de la spore ainsi que vers l'appendice hilaire, ce halo se résout en une zone peu dense, de 0,02—0,03  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, soulignée extérieurement par une assise de 0,01  $\mu\text{m}$  environ, d'aspect fibrillaire et opaque au rayonnement électronique. Nous pensons qu'il s'agit respectivement de la périspore, du fait de sa constitution lâche, et de l'ectosspore. Les deux feuilletts que cette dernière présente fréquemment après fixation osmique, sont ici confondus ou bien ne peuvent être distingués avec les procédés d'examen utilisés. Du reste, lorsque la périspore et l'ectosspore ne se discernent pas nettement l'une de l'autre, il ne faut pas pour autant en déduire leur absence ou leur non-différenciation, mais plutôt incriminer en premier lieu les altérations susceptibles de survenir au cours du traitement du matériel (Pl. I, B, C, E à H).

Aucune différence sensible et surtout constante n'a été décelée dans l'organisation pariétale entre spores «amyloïdes» et non «amyloïdes», sinon que dans les deux cas, l'ectosspore apparaît bien floue. Par conséquent, nous n'avons pas pu mettre en évidence la localisation précise de ce phénomène métachromatique. La microscopie photonique, cependant, permet d'apporter quelque indication à ce propos. Ayant soumis des spores d'*A. phalloïdes* et *A. rubescens* à une solution concentrée d'hydrate de chloral, puis au réactif de Melzer, nous avons alors observé la présence, sur l'épispore réfringente, de larges plaques grisâtres, provenant sans doute de la rupture de l'une, de l'autre ou de l'ensemble des couches qui lui sont extérieures, c'est-à-dire la périspore et l'ectosspore. D'autre part, nous avons vérifié que l'action de la chaleur, des bases fortes, de l'acide chlorhydrique ne modifiait en rien le comportement vis-à-vis de l'iode des spores telles que celles d'*A. muscaria* ou d'*A. vaginata*. Le problème de l'«amyloïdie» méritera donc d'être analysé de nouveau, en l'élargissant à d'autres groupes, puisque le genre *Amanita* n'est pas le seul à offrir deux séries d'espèces qui s'opposent par cette caractéristique.

Ainsi, avec la succession: endospore, épispore, périspore, ectospore qui existe dans la paroi sporique chez les Amanites étudiées, nous nous trouvons devant une architecture marquée par l'absence d'exospore, contrairement à l'interprétation avancée par Locquin. Il se peut que l'exospore et les débris périsporiques granuleux ou semi-membraneux observés par cet auteur chez *A. vittadinii* équivalent à la périspore et à l'ectospore dans l'acception que nous leur donnons; toutefois, ces examens se placent à la limite de la visibilité et nous doutons fort que des assises aussi ténues aient pu être distinguées au microscope photonique. Aucune zone ne semble non plus correspondre à une mésospore granuleuse, située entre l'endospore et l'épispore; par contre l'endospore existe constamment, alors que Antoine-Besson n'en signale la présence que chez *A. vaginata*. Par ailleurs, notre compréhension de la structure sporique des Amanites rejoint, dans ses traits principaux, celle présentée par cet auteur dans sa thèse (1972). ANTOINE-BESSON reconnaît, en effet, un sclérosporium [ou coriotunica ss. CLEMENÇON (1970)] entourant, dans certains cas, un endosporium et parfois cerné extérieurement d'une tunica, puis une couche peu dense rappelant le tectum ss. CLÉMENÇON, enfin une pellicule opaque, l'ectosporium auquel serait réduit le myxosporium. Cependant, nous n'avons pas vu de couche assimilable à une tunica ou à une leptotunica ss. CAPELLANO et KÜHNER (1975), car les zonations remarquées dans l'épispore se situent aussi bien à la base qu'à la partie supérieure de cette enveloppe et témoignent peut-être du renforcement de celle-ci.

Après avoir, chez les Amanites, nommé tectum et ectosporium les couches recouvrant l'épispore (le sclérosporium ss. BESSON), ANTOINE-BESSON écrit dans ses conclusions: «chez les spores lisses, le myxosporium serait réduit au médiostatrum et à l'ectospore». Nous pensons qu'une telle affirmation demande à être nuancée. En suivant l'élaboration des ornements chez les spores de *Ramaria* (Clavariaceae) et à l'aide des indications réunies, chez de nombreux Basidiomycètes Chromosporés, à propos des nappes fovéolaires et des réseaux, nous avons pu constater que l'exospore pigmentée se substituait plus ou moins complètement à la périspore. Au stade limite de total remplacement, les éléments sporaux apparaissent lisses, avec, au dessus de l'épispore, un plateau d'épaisseur uniforme, directement cerné par l'ectospore. Pour les spores étudiées ici, nous estimons qu'il s'agit d'un autre type d'organisation tégumentaire lisse, chez lequel la zone, claire sous le faisceau d'électrons et la plus extérieure, se rapporte à la périspore. Cette interprétation, reposant sur l'analyse de la composition pariétale au cours de la sporogenèse, exige évidemment une connaissance précise de la constitution de la paroi au niveau de la baside et du stérigmate.

## Structure de la paroi basidiale

En 1967, nous décrivions la paroi basidiale comme étant seulement composée d'une couche interne, destinée à former la périspore et d'une pellicule externe, correspondant à l'ectospore. Or les observations plus détaillées que nous avons effectuées chez les Amanites, montrent que la structure y est en réalité moins simple: une assise interne, presque transparente vis-à-vis du rayonnement électronique, recouvre la membrane cytoplasmique; elle est doublée par une assise moyenne fibrilleuse, plus dense, elle-même entourée d'une assise externe claire, soulignée d'une liseré opaque. A fort grossissement, cette pellicule limitante externe qui mesure environ  $0,01 \mu\text{m}$  au plus d'épaisseur dans un ensemble tégumentaire atteignant  $0,1-0,2 \mu\text{m}$ , apparaît constituée de deux feuilletts osmiophiles délimitant une étroite zone, claire en raison de sa faible densité (Pl. I, A et D). Cette organisation se rencontre chez les basides d'autres espèces, par exemple dans les genres *Coprinus* et *Boletus* (McLAUGHLIN, 1973) et même chez les hyphes banales, ainsi qu'en témoignent les excellents documents publiés par LITTLEFIELD et BRACKER à propos du *Melampsora lini* (1971); elle semblerait donc fondamentale, mais subirait des différenciations dans certains cas, celui des basides enkystées notamment.

Si nous avons bien reconnu dans la paroi basidiale la présence d'une pellicule limitante, nous confondions par contre trois assises en une seule couche interne que nous assimilions à la périspore. Nous nous trouvons maintenant devant une constitution tégumentaire qui est exactement semblable à celle des spores d'Amanites considérées, par l'alternance, l'épaisseur relative et les caractéristiques des couches, chacune d'entre elles se révélant ainsi respectivement homologue de l'épispore, de la périspore et de l'ectospore.

L'identité de structure pariétale entre deux éléments n'implique pas nécessairement la continuité tégumentaire. Or, non pas chez les Amanites, mais chez une espèce du genre *Pleurotus* à paroi sporique également très fine et de même organisation, nous avons pu voir la paroi de la baside et du stérigmate se poursuivre inchangée autour de l'appendice hilaire et du corps sporal amorçant son développement. En revenant donc sur notre précédente opinion (PERREAU, 1967), nous pouvons dire que, non seulement l'ectospore ou la périspore, mais aussi l'épispore possède bien exactement son équivalent dans la paroi basidiale; cette dernière couche n'est donc pas strictement sporique comme nous le croyions auparavant. De telles observations revêtent naturellement une importance extrême au point de vue architectural et pour la conception même de la basidiospore en tant qu'organisme sporal.

Par comparaison avec le type structural comportant une exospore, reconnu parmi les Chromosporés à spores lisses ou ornées, l'organisation

tégumentaire observée chez les Amanites se révèle simple et sans doute fondamentale, en raison de sa similitude avec celle de la baside. Elle semble d'ailleurs de large répartition systématique puisque CLEMENÇON (1970) la décrit, selon sa terminologie personnelle, chez *Mycena radicata* (PECK) SACC., tandis que KELLER (1974) — adoptant avec quelques modifications cette même terminologie — en souligne la fréquence parmi les Aphyllophorales examinées par lui: *Merulius tremellosus* SCHRAD. ex FR., *Trametes unicolor* (BULL. ex FR.) Cooke, *Tyromyces*

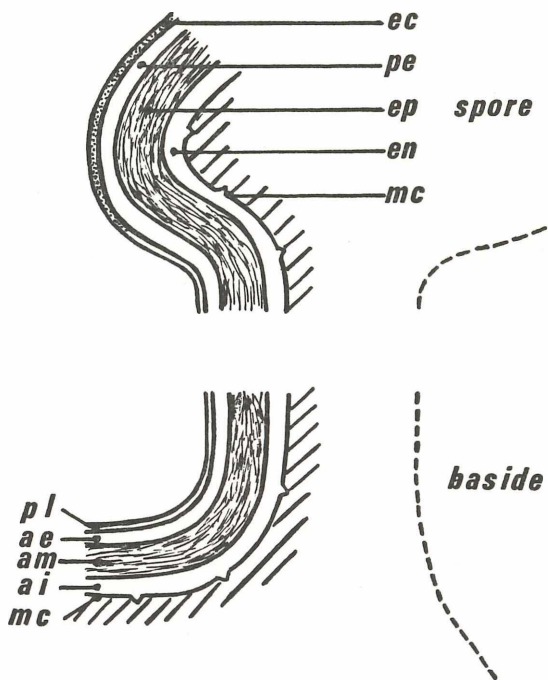


Fig. 1. Structure schématisée comparée de la paroi basidiale et de la paroi basidiosporique lisse et sans exospore. (ec: ectospore; pe: périspore; ep: épispore; en: endospore; mc: membrane cytoplasmique; pl: pellicule limitante externe; ae: assise externe; am: assise moyenne; ai: assise interne)

*lacteus* (FR.) Murrill, *Laetiporus sulphureus* (BULL. ex FR.) BOND. et SING., *Grifola umbellata* (PERS. ex FR.) PILAT, etc ... pour ne citer que quelques espèces. L'étude d'autres éléments sporaux permettra certainement d'augmenter encore le nombre des exemples.

Si nous qualifions de «simple» cette constitution, il n'en reste pas moins vrai que, chez certaines spores, elle doit se simplifier secondairement par disparition des couches externes; dès 1967, nous insistions d'ailleurs sur la fragilité et la tendance à la caducité de la périspore et de l'ectospore. Quant au phénomène d'«amyloïdie», il pourrait être considéré comme le signe d'un début d'altération de ces couches.

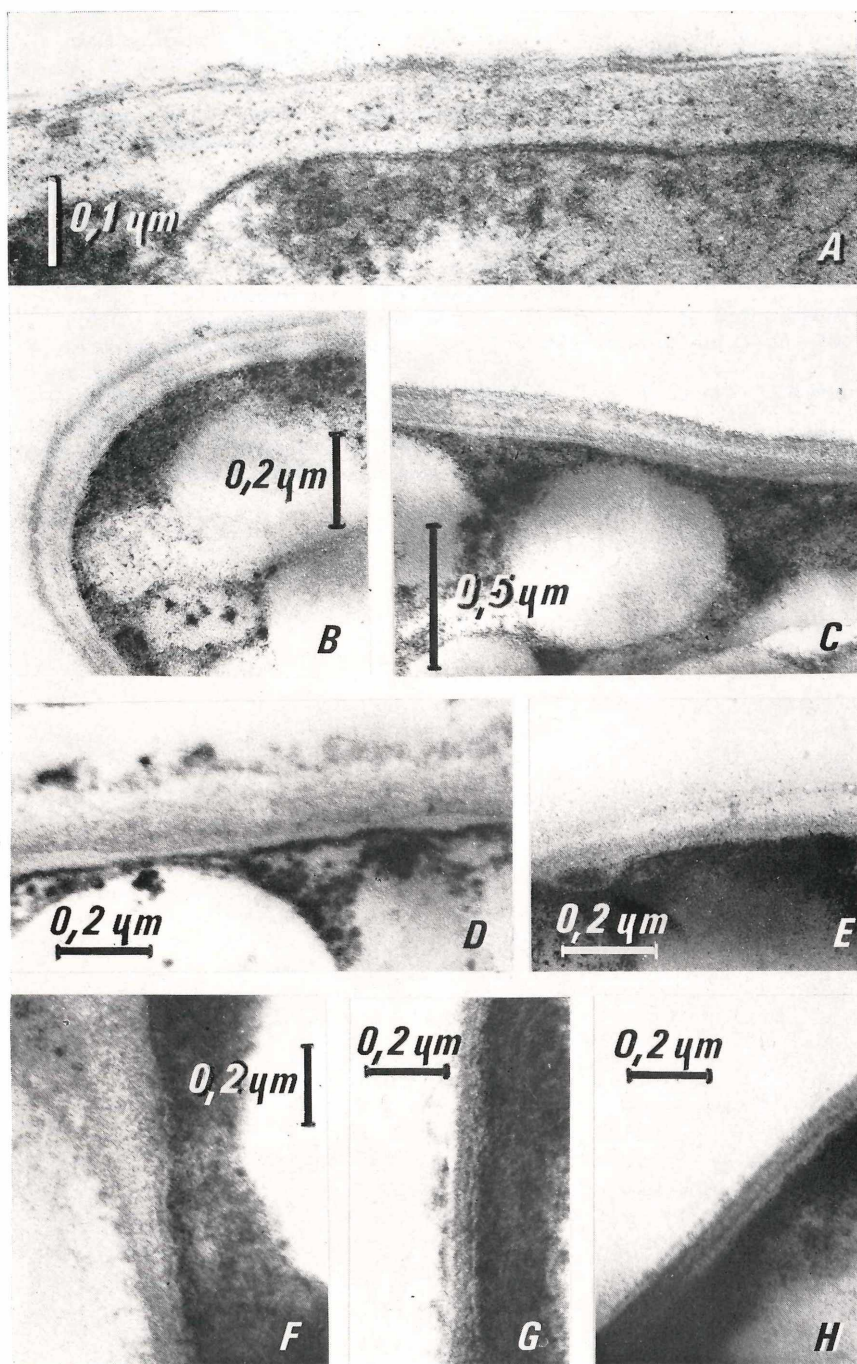
D'autre part, il est plausible de penser que, chez les Amanites dont les spores présentent un épaississement de la paroi ou une légère pigmentation tégumentaire, il y a différenciation d'une exospore. Dans une telle éventualité, il serait souhaitable de suivre le devenir de la péri-spore, de voir si l'exospore demeure d'épaisseur uniforme ou non; l'organisation pariétale ne différerait guère alors de celle trouvée parmi les Basidiomycètes Chromosporés.

Dans l'évolution de la basidiospore vers la maturité, sa paroi subit diverses modifications, soit qu'elle s'épaississe, soit qu'une exospore s'y développe, soit qu'une partie en disparaisse; cependant, au cours des premières étapes de la sporogénèse, elle présente une constitution semblable à celle de la baside ou de certaines hyphes non spécialement différenciées. L'étude de l'enveloppe sporique, chez quatre espèces du genre *Amanita*, nous en a donné la preuve. Il semble donc que l'acrospore émise par la baside ne soit pas plus un élément interne qu'externe (CLÉMENÇON, 1970; KÜHNER, 1973; HUGUENEY, 1975), mais correspond en fait à un article apical d'hyphe, très différencié, extrêmement varié dans ses détails morphologiques, alors qu'il possède une relative unité d'architecture.

Nous remercions bien vivement Madame M. DUMONT et Mademoiselle E. BURY du Laboratoire de Cryptogamie pour leur précieux concours, respectivement en photographie et en microscopie électronique à transmission, dans la réalisation de ce travail qui a été partiellement effectué grâce à l'appui financier de l'E. P. H. E.

### Notes bibliographiques

- ANTOINE-BESSON, M. (1972). Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Hyménomycètes. — Thèse, Université de Lyon, 46 pp., 20 pl.
- BAS, C. (1969). Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella*. — *Persoonia* 5: 265—579, 382 fig.
- CAPELLANO, A. & KÜHNER, R. (1975). Architecture de la paroi sporique des Volvariaceés (Basidiomycètes—Agaricales) en microscopie photonique et électronique. — *Bull. Soc. Linn. Lyon* 44: 4—21, 7 pl.
- CLÉMENÇON, H. (1970). Bau der Wände der Basidiosporen und ein Vorschlag zur Benennung ihrer Schichten. — *Zeitschr. f. Pilzk.* 36: 113—133, 23 fig.
- GILBERT, E. & KÜHNER, R. (1928). Recherches sur les spores des Amanites. — *Bull. Soc. Myc. Fr.* 44: 149—154.
- HUGUENEY, R. (1975). Morphologie, ultrastructure et développement de l'apicule des spores de quelques Coprinacées: étude particulière du *punctum laeymans*. — *Bull. Soc. Linn. Lyon* 44: 249—256, 1 fig., 3 pl.
- KELLER, J. (1974). Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Aphylophorales. — Thèse, Université de Neuchâtel, 62 pp., 25 pl.
- KÜHNER, R. (1973). Architecture de la paroi sporique des Hyménomycètes et de ses différenciations. — *Persoonia* 7: 217—248, 4 pl.
- & MAIRE, R. (1934). Etude de la réaction de la membrane sporique à l'iode dans les divers genres d'Agarics leucosporés. — *Bull. Soc. Myc. Fr.* 50: 9—24.



Structure tégumentaire vue en microscopie électronique à transmission chez :  
 A — une baside d'*Amanita phalloides*; B et C — une spore d'*A. rubescens* (B: au niveau de l'appendice hilare; C: paroi d'une spore mûre); D — une baside d'*A. muscaria*; E — une spore d'*A. vaginata*; F, G et H — une spore d'*A. muscaria* (F: au niveau de l'appendice hilare; G et H: paroi de spores mûres)





- LITTLEFIELD, L. J. & BRACKER, C. E. (1971). Ultrastructure of septa in *Melampsora lini*. — Trans. Br. mycol. Soc. 56: 181—188, 18 fig.
- LOCQUIN, M. (1950). *Aspidella vittadini* (Moretti) Gilbert et la structure de ses spores. — Bull. Soc. Linn. Lyon 19: 171—173.
- MACLAUGHLIN, D. J. (1973). Ultrastructure of sterigma growth and basidiospore formation in *Coprinus* and *Boletus*. — Can. J. Bot. 51: 145—150, 13 fig.
- PEGLER, D. N. & YOUNG, T. W. K. (1971). Basidiospore morphology in the Agaricales. — Bh. Nov. Hedw. 35: 1—210, 32 fig., 53 pl.
- PERREAU, J. (1967). Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les Homobasidiomycètes à spores ornées. — Annls. Sc. Nat., Bot., 12<sup>ème</sup> série, 8: 639—746, 36 fig., 2 tabl., 15 pl.
- (1976). Développement, morphologie et structure de la basidiospore (chez les Homobasidiomycètes). — L'Information Scientifique 31: 55—75, 2 fig., 7 pl.
- (1976). Constitution de la paroi sporique dans le genre *Ramaria* (Clavariaceae) (en préparation).
- WELLS, K. (1965). Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of *Schizophyllum commune*. — Mycologia 57: 236—261, 25 fig.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia Beihefte](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Perreau Jacqueline

Artikel/Article: [Remarques sur la Structure de la Paroi Sporique Chez Quelques Amanites 304-311](#)