



**HAL**  
open science

# Détermination spécifique des armillaires par la méthode des groupes de compatibilité sexuelle. Spécialisation écologique des espèces françaises

J.J. Guillaumin, S. Berthelay

► **To cite this version:**

J.J. Guillaumin, S. Berthelay. Détermination spécifique des armillaires par la méthode des groupes de compatibilité sexuelle. Spécialisation écologique des espèces françaises. *Agronomie*, 1981, 1 (10), pp.897-908. hal-02726577

**HAL Id: hal-02726577**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02726577v1>**

Submitted on 2 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Détermination spécifique des armillaires par la méthode des groupes de compatibilité sexuelle. Spécialisation écologique des espèces françaises

Jean-Jacques GUILLAUMIN & Suzanne BERTHELAY

I.N.R.A., Station de Pathologie végétale, 12, Avenue du Brézet, F 63039 Clermont-Ferrand Cedex

## RÉSUMÉ

Armillaire,  
Hyménomycètes,  
Sexualité,  
Systématique,  
Spéciation,  
Écologie des champignons,

68 isolats d'armillaire (dont 50 diplontes et 18 séries d'haplontes d'origine monobasidiosporée) ont été déterminés par confrontation avec des testeurs haploïdes représentant les 5 espèces d'armillaires actuellement connues en Europe.

Les résultats ont montré que les isolats appartenaient aux espèces D = *Armillariella mellea* s. str. (29 isolats), C = *A. ostoyae* (16) E = *A. bulbosa* (15) et B (5). Il existe une spécialisation entre ces espèces, C étant généralement rencontrée sur résineux où elle peut être saprophyte ou parasite, E étant l'espèce la plus fréquente dans les futaies de chêne où elle se comporte comme un saprophyte pouvant évoluer en parasite de faiblesse, et D étant la seule espèce présente en vergers et en vignoble, où elle manifeste un pouvoir pathogène élevé. Cette spécialisation semble être de nature écologique et non parasitaire.

Les déterminations fondées sur la morphologie des carpophores et sur la compatibilité sexuelle ne sont pas toujours totalement concordantes. Les binômes *A. obscura* Romagn. et *A. polymyces* Singer sont à mettre en synonymie avec *A. ostoyae* = C. L'espèce B, dont c'est la première mention pour la France, présente des carpophores très semblables à ceux de E = *A. bulbosa*.

La validité de la méthode et les critères de la compatibilité sexuelle chez des armillaires font l'objet d'une discussion. Certains caractères morphologiques observés *in vitro* (notamment la forme des rhizomorphes) semblent également avoir une valeur systématique.

## SUMMARY

Honey-fungus,  
Hymenomycetes,  
Sexuality,  
Taxonomy,  
Speciation,  
Fungal ecology.

### *Identification of Armillariella species by mating tests - Ecological specialization of french species*

The researchers of the Finnish Forest Research Institute recently showed that the european strains of the *Armillariella mellea* complex belong to five intersterile groups that can be considered as true linnean species. On the basis of this result, we tried to classify the french *Armillariella* isolates by pairing with haploid testers representing each of the five known european species.

The method proved to be applicable for diploid isolates as well as for haploid ones. The results showed that at least four species exist in France: species « D » = *A. mellea* s. str. (29 recognized isolates), « C » = *A. ostoyae* (16 isolates), « E » = *A. bulbosa* (15 isolates) and « B » (5 isolates).

Some specialization exists among these species: « D » is the only *Armillariella* found in orchards and vineyards, where it is highly pathogenic. « C » is very common in coniferous forests, where it can be either saprophytic (on resistant hosts such as the white Fir) or pathogenic (on susceptible ones such as spruces and pines). « E » is the most common species in oak forests. It is ordinarily saprophytic, but can become parasitic on trees weakened by various agents, as is presently the case in many oak forests in central France. The behaviour of species B is, up to now, little known.

The specialization between species seems to be of an ecological, and not a parasitical, nature, since, in artificial infections, the different species are able to attack some hosts on which they are not commonly met in nature.

The validity of the method and the criteria of sexual compatibility and incompatibility are discussed. In some cases, identifications obtained by this method and by observation of carpophore morphology did not entirely coincide; in particular, *A. obscura* Romagn. and *A. polymyces* Singer did not appear as distinct species, but as simple forms of *A. ostoyae* Romagn. = species C. The method also permitted the classification of isolates the carpophores of which presented atypical or intermediate morphologies.

It also seems possible to use for species identification some morphological characters of the isolates when grown *in vitro*. Especially, the shape of young rhizomorphs allows distinction of a group B-E, having cylindrical rhizomorphs, and a group C-D, showing ribbon-shaped strings.

## I. INTRODUCTION

Jusqu'en 1970, les armillaires pourvues d'un anneau ont été considérées par la plupart des auteurs comme faisant partie d'une espèce unique dénommée *Armillaria mellea* par QUELET, *Clitocybe mellea* par RICKEN, *Armillariella mellea* par KARSTEN puis PATOUILARD.

Toutefois, cette espèce était connue pour manifester une très grande variabilité, se traduisant aussi bien par le polymorphisme de ses carpophores que par la variété de ses comportements biologiques, puisqu'elle peut, selon les cas, se comporter comme un parasite primaire très agressif, un parasite de faiblesse, un saprophyte, voire un symbiote endomycorhizien (KUSANO, 1911). Certains auteurs, tels CHILDS & ZELLER (1929) ou BECKER (1956) avaient d'ailleurs mis en cause l'unicité de l'espèce *mellea*.

Dans deux publications parues en 1970 et 1973, le systématien ROMAGNESI distinguait, sur la seule base de la morphologie des carpophores, 4 espèces d'armillaires pour la France.

En 1973-1974, HINTIKKA & KORHONEN ont montré qu'*A. mellea* (au sens large) est hétérothallique et tétrapolaire et que le diplonte est constitué non pas par des dicaryons (comme c'est le cas chez tous les autres Hyméno-mycètes), mais par des noyaux diploïdes. Ces résultats ont été ensuite confirmés par d'autres équipes (TOMMERUP & BROADBENT, 1975 ; ULLRICH & ANDERSON, 1978). L'hétérothallisme a permis alors à KORHONEN de définir des groupes de compatibilité sexuelle et donc de fonder le démantèlement de l'espèce *mellea* sur des critères biologiques et non plus seulement morphologiques. Cet auteur a été amené à distinguer, pour le continent européen, 5 groupes interstériles, dont 3 coïncident d'ailleurs avec certaines des divisions créées par ROMAGNESI :

- espèce A
  - espèce B
  - espèce C = *A. ostoyae* Romagn.
  - espèce D = *A. mellea* Romagn. s. str.
  - espèce E = *A. bulbosa* (Barla) Romagn.
- (KORHONEN, 1978)

En 1979, ANDERSON & ULLRICH, utilisant les mêmes méthodes que les auteurs finlandais, ont mis en évidence l'existence aux Etats-Unis de 10 groupes de compatibilité sexuelle, certains de ces groupes étant d'ailleurs partiellement compatibles avec les espèces européennes B, C, D et E (ANDERSON *et al.*, 1980). Ces travaux posaient donc le problème d'éventuelles spécialisations (d'ordre phytopathologique et/ou écologique) de ces espèces.

En 1978, KORHONEN notait que les 3 espèces existant en Finlande (A, B et C) pouvaient toutes trois être isolées de souches mortes de résineux et de feuillus, mais que seule l'espèce C se rencontrait sur de jeunes pins sylvestres vivants. En 1978 également, LUNG montrait que l'espèce *A. ostoyae* (= C *sensu* KORHONEN) est la seule armillaire responsable de la « maladie du rond » du pin maritime dans les Landes françaises. Enfin, plusieurs isolats, dont RYKOWSKI avait démontré le pouvoir pathogène sur pin sylvestre en Pologne, ont été déterminés par HINTIKKA comme appartenant également à *A. ostoyae* (RYKOWSKI, comm. pers.). Il semblait donc exister une liaison entre le pouvoir pathogène de l'armillaire sur les résineux et la présence de l'espèce C = *ostoyae*. *A contrario*, dans tous les cas, assez rares à vrai dire, où nous avons pu observer l'apparition des carpophores sur vigne ou sur rosacées

fruitières, c'est l'espèce *mellea* s. str. (= D KORHONEN) qui était impliquée. (GUILLAUMIN, non publié).

La détermination des espèces du « complexe *mellea* » par la seule observation de la morphologie des carpophores se heurte à de nombreux obstacles (limitation de la fructification dans le temps, absence totale de fructification *in situ* pour de nombreux isolats pathogènes, existence pour chaque espèce d'écotypes divers et même de formes intermédiaires entre les espèces, enfin identité apparente de la morphologie des carpophores des espèces B et E). LUNG *et al.* (1980) ont proposé une méthode de détermination par voie immunologique mais, pour l'instant, cette méthode ne permet que la distinction entre l'espèce D et les 4 autres espèces européennes.

Nous avons, quant à nous, tenté d'utiliser à des fins de détermination la méthode décrite par KORHONEN en 1978 (confrontation des isolats à des testeurs haploïdes appartenant aux 5 espèces européennes). La présente publication a pour objet de décrire les résultats de ces confrontations et d'en tirer certaines conclusions quant à la présence et au comportement des différentes espèces d'armillaires dans notre pays.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### A. Méthode

La méthode utilisée s'inspire du travail de KORHONEN (1978). L'isolat à déterminer et la souche-test sont cultivés en boîtes de Petri de 9 cm de diamètre, sur un milieu contenant 2 p. 100 de malt et solidifié par 1,5 p. 100 de gélose.

Les implants des 2 souches sont constitués par des cubes de milieu gélosé de 2 mm de côté prélevés sur la marge de pré-cultures effectuées également sur malt à 2 p. 100 gélosé à 1,5 p. 100. Ces implants ne contiennent que du mycélium indifférencié, à l'exclusion de tout fragment de structure agrégée. Ils sont placés côte à côte au centre de la boîte.

Des essais préliminaires nous ont montré que la lecture des résultats est rendue plus difficile si les implants sont placés à quelque distance l'un de l'autre ou si les 2 souches ne sont pas ensemencées en même temps. L'emploi d'un milieu moins concentré (0,5 p. 100 ou 1 p. 100 de malt) rend également les observations moins faciles. Enfin, l'interposition d'une feuille de cellophane entre le milieu et les implants (destinée à augmenter le nombre des anastomoses entre les 2 souches) ne semble pas apporter d'amélioration.

### B. Souches étudiées

Nous avons tout d'abord procédé à la détermination de 18 séries de souches haploïdes, chaque série étant représentée par 2 souches. (Nous entendons par « série » l'ensemble des souches d'origine monobasidiosporée — en principe haploïdes — issues d'un carpophore unique ou de plusieurs carpophores appartenant à la même touffe.)

Les souches d'origine monobasidiosporée sont obtenues selon la méthode suivante : une suspension de basidiospores de concentration voisine de 5 spores par mm<sup>3</sup> est réalisée dans de l'eau stérile additionnée d'antibiotiques (pénicilline 100 ppM + streptomycine 100 ppM). A partir de cette suspension, on effectue, à l'aide d'une pipette Pasteur doublement effilée, un semis de microgouttes dans une

boîte de Petri, à la surface d'un milieu gélosé et malté (1 p. 100) de faible épaisseur.

Chaque goutte contient généralement entre 1 et 4 spores. Après une période d'incubation de 5 à 8 j, les germinations sont repérées au fort grossissement de la loupe binoculaire. On repique, à l'aide d'un microscalpel, les germinations qui apparaissent soit uniques dans leur goutte, soit bien séparées les unes des autres quand une même goutte contient plusieurs spores germées.

Une seconde série de confrontations a porté sur une cinquantaine d'isolats que nous considérons comme des diplontes. Ces isolats ont été obtenus par 5 voies différentes :

- 1) par culture polysperme (dépôt sur un milieu de culture d'un grand nombre de basidiospores issues d'un carpophore unique) ;
- 2) par bouturage du chapeau ou du stipe d'un carpophore ;
- 3) à partir de la zone interne vivante (la « medulla ») d'un rhizomorphe de type *subterranea* ;
- 4) à partir de mycélium poussant dans du bois mort ;
- 5) à partir de mycélium et de palmettes récoltés sur un arbre vivant et dépérissant.

Le caractère parasitaire et pathogène de l'isolat était évident dans le cas n° 5. Dans les autres cas, nous avons également considéré l'isolat comme pathogène lorsque le carpophore ou le rhizomorphe à partir duquel l'isolement avait été effectué était issu d'un arbre malade (mais encore vivant).

L'origine et le comportement (parasitaire ou non) des isolats testés figurent sur les tableaux du chapitre « résultats ».

La plupart des souches étudiées proviennent de la mycothèque de la Station de Pathologie de Clermont-Ferrand et ont été récoltées et isolées par l'un ou l'autre des deux auteurs. Font toutefois exception 10 isolats ou séries d'haplontes qui nous ont été aimablement fournis par D. LAMOURE (Lyon) (4), B. LUNG (Bordeaux) (2), GROS-CLAUDE (Bordeaux) (1), ROMAGNESI (Muséum Paris) (1), RYKOWSKI (Institut Forestier Varsovie) (2).

Pour les isolats, haploïdes ou diploïdes, qui sont issus d'un carpophore et dont l'isolement est postérieur à 1973, il avait déjà pu être procédé à une détermination fondée sur la morphologie des carpophores et qui avait donné les résultats suivants :

1) A l'intérieur du « complexe *mellea* » : *A. mellea* s. str. (3 isolats ou séries d'haplontes), *A. ostoyae* Romagn. (5 isolats ou séries), *A. bulbosa* (Barla) Romagn. (2 isolats ou séries), *A. obscura* (Pers. ex Secr.) Romagn. (2 séries), *A. polymyces* Singer (1 série). Enfin, 3 séries correspondaient à des carpophores présentant des morphologies intermédiaires ou atypiques.

2) Hors du « complexe *mellea* » (armillaires sans anneau) : *Armillariella ectypa* (Fr.) Singer (1 isolat) et *A. tabescens* (Scop. ex. Fr.) Singer (1 isolat).

### C. Testeurs

#### 1. Détermination des haplontes

Nous avons utilisé comme testeurs 10 souches isolées, déterminées et aimablement fournies par le Dr KORHONEN.

Les testeurs des 3 espèces A, B et C, sont d'origine finlandaise. Les testeurs des espèces D et E (qui n'existent pas en Scandinavie) proviennent de récoltes effectuées par ROMAGNESI dans la région parisienne.

Chaque série d'haplontes était, sauf exception, représentée par 2 souches et chaque confrontation par 2 répétitions. De plus, les testeurs (10) et les souches à déterminer (2) faisaient également l'objet de cultures séparées, avec 2 répétitions. A l'intérieur de chaque série, les haplontes ont été choisis en fonction de leur morphologie. En effet, la présence de rhizomorphes et de stromas croûteux d'une part, une croissance trop lente du mycélium indifférencié d'autre part, sont des caractères préjudiciables à la netteté des observations.

Pour 5 séries dont la détermination posait des problèmes particuliers, à cause de la morphologie des carpophores, nous avons utilisé 14 testeurs au lieu de 10 (voir tabl. 2).

#### 2. Détermination des diplontes

Nous avons modifié notre batterie de testeurs en adjoignant aux souches de KORHONEN certains des haplontes déterminés au cours de l'essai précédent et issus de nos propres isollements. Le choix de ces testeurs a été effectué selon les mêmes critères que le choix des souches haploïdes des diverses séries : ont été éliminées autant que possible les souches très rhizomorphogènes ou très crustacées, ou encore à croissance trop lente. 14 testeurs ont été retenus (voir tabl. 3 à 7).

## III. RÉSULTATS

### A. Morphologie des confrontations

#### 1. Confrontations entre haplontes

Nous avons considéré comme incompatibles les confrontations dans lesquelles :

1) on n'observe aucun mélange des 2 thalles, qui continuent à croître côte à côte (l'un des 2 thalles pouvant d'ailleurs dans certains cas, inhiber la croissance de l'autre) ;

2) à la limite des 2 thalles, il apparaît, dans le milieu, une ligne foncée, visible sur la face inférieure de la boîte de Petri (fig. 1). Il s'agit d'un simple dépôt de pigment, qui n'est donc pas exactement assimilable à la structure appelée par certains auteurs blackline ou pseudosclérote (LOPEZ-REAL, 1975), constituée d'articles mycéliens agrégés et rencontrée aussi bien *in vitro* que dans la nature.

Sont considérées comme sexuellement compatibles, c'est-à-dire appartenant à la même espèce, les haplontes dont la confrontation s'accompagne des phénomènes suivants : (fig. 2)

1) mélange des 2 thalles, qui deviennent indiscernables 15 à 20 j après ensemencement ;

2) absence totale de ligne pigmentée ;

3) ralentissement de la croissance des 2 thalles, puis du thalle commun. La périphérie de ce thalle commun à croissance plus lente est constituée de mycélium indifférencié ras poussant de façon irrégulière ;

4) après 10 à 12 j, apparition d'un stroma croûteux sur le thalle commun (dans le cas où aucun des 2 haplontes n'était déjà crustacé) ;

5) dans le même délai, apparition de rhizomorphes (si les 2 haplontes étaient non rhizomorphogènes), ou exacerbation du pouvoir rhizomorphogène (si un haplonte ou les deux étaient déjà initiateurs de rhizomorphes).

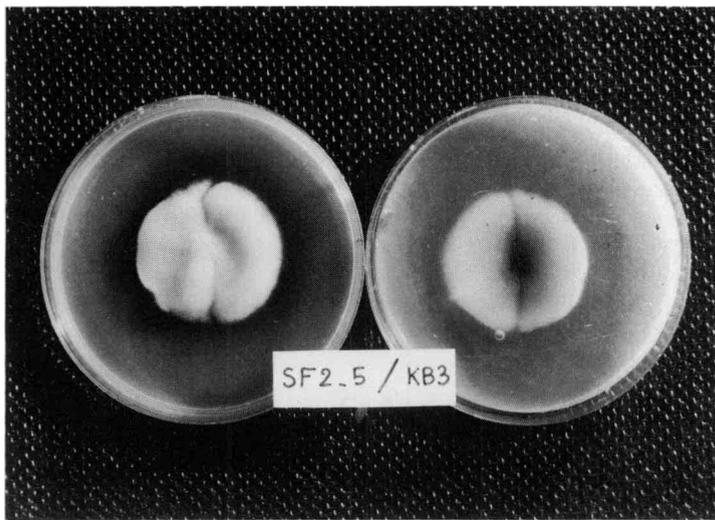


Figure 1  
Confrontation incompatible (recto et verso) (espèce C/espèce B).  
Example of incompatible mating (species C/species B).



Figure 2  
Confrontation compatible avec compatibilité complète (espèce E).  
Compatible mating with complete compatibility (species E).

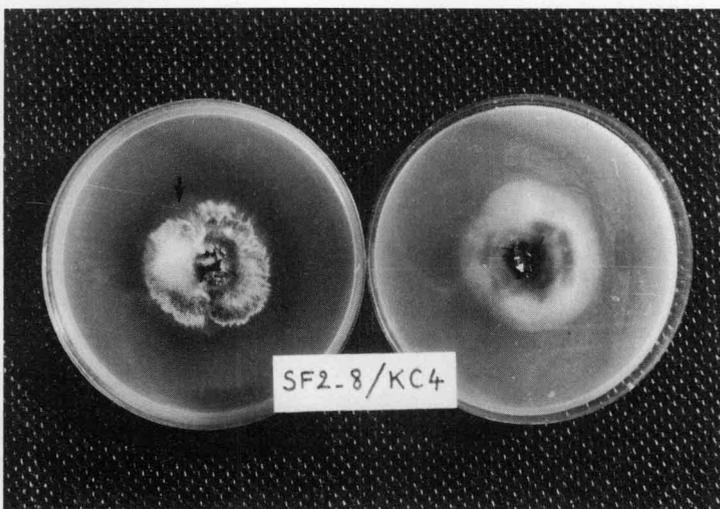


Figure 3  
Confrontation compatible avec réaction incomplète (espèce C).  
Compatible mating with incomplete reaction (species C).

Il est rare que ces 5 critères de la compatibilité sexuelle apparaissent en même temps. Les conditions 1 et 2 (qui sont simplement la manifestation de la communauté spécifique) sont plus fréquemment remplies que les conditions 3, 4 et 5, qui traduisent l'apparition de l'état diploïde, avec ou sans passage, selon les espèces, par un stade dicaryotique fugace. Nous avons noté comme positifs les cas où étaient remplies au moins deux des conditions de la compatibilité (fig. 3).

Ont été notées « douteuses » les confrontations où une seule des 5 conditions était remplie (par exemple, les cas où l'on n'observe pas de ligne pigmentée de démarcation, mais sans qu'il y ait pour autant fusion des thalles).

## 2. Confrontations entre haplontes et diplontes

Les critères de la compatibilité et de l'incompatibilité sexuelles sont les mêmes que dans le cas précédent, les critères 4 et 5 de la compatibilité concernant seulement le testeur haploïde, puisque les diplontes sont, en général, crustacés et rhizomorphogènes. Cette modification d'un haplonte après anastomose avec un diplonte compatible rappelle le « phénomène de Buller » décrit chez les Hyménomycètes à cycle « classique ». Mais les mécanismes de base doivent être différents puisque chez les armillaires, le diplonte est diploïde et non dicaryotique.

Les réactions de compatibilité sont, en règle générale, moins nettes que quand il s'agit de confrontations entre haplontes, le critère n° 2 (absence de ligne pigmentée) est assez souvent le seul que l'observateur puisse prendre en compte dans ce cas.

De plus, les phénomènes d'antagonisme prennent plus d'importance dans le cas des confrontations entre haplontes et diplontes, la croissance du diplonte étant assez fréquemment inhibée par la présence de l'haplonte d'une autre espèce. Dans certains cas, il peut même y avoir disparition précoce du diplonte, en particulier quand les diplontes des espèces B et E sont confrontés à des haplontes particulièrement compétitifs de l'espèce C (notamment la souche SF2-9).

Les cas de disparition précoce du diplonte signalés dans nos tableaux de résultats par le symbole O correspondent donc en fait à l'incompatibilité.

## B. Détermination des isolats

Les résultats des confrontations figurent dans les tableaux 1 à 7.

Les tableaux 1a, 1b et 2 concernent les haplontes. Dans les tableaux 1a et 1b sont regroupées les 13 séries déterminées à l'aide de 10 testeurs, dans le tableau 2 les 5 séries où 14 testeurs ont été utilisés.

Pour les diplontes, les résultats sont regroupés selon les hôtes d'où sont issus les isolats (tabl. 3 : vigne ; 4 : arbres fruitiers ; 5 : résineux ; 6 : chêne ; 7 : divers).

## C. Morphologie des diplontes sur malt à 2 p. 100 gélosé

Connaissant désormais la position taxonomique des isolats, nous avons cherché à différencier les espèces d'après la morphologie des thalles cultivés *in vitro*, dans des conditions standardisées (milieu au malt à 2 p. 100, gélosé à 1,5 p. 100, obscurité, température de 22 °C). Cette étude a été effectuée seulement pour les diplontes ; pour les haplontes, la très grande variabilité de la morphologie des souches à l'intérieur d'une même série rendait l'étude quasi impossible, sinon avec l'aide de méthodes d'analyses multivariées impliquant un traitement informatique des données.

TABLEAU 1a

Détermination des séries d'haplontes (avec 10 testeurs)  
 Identification of haploid strains (with 10 test strains)

Désignation de la série (mycothèque Clermont-Fd)	Origine géographique	Hôte	Pouvoir pathogène sur l'hôte	Date isolements	Nom des souches	Réactions vis-à-vis des testeurs										Conclusion = Détermination de la série				
						espèce A	espèce B	espèce C	espèce D	espèce E	KA1	KA2	KB2	KB3	KC3		KC4	KD1	KD4	KE1
T	St-Victor Montvianneix (Puy-de-Dôme)	Tilleul <i>Tilia platyphyllos</i>	oui	10/67	T2-1 T1-12	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B
A	Ennezat (Puy-de-Dôme)	Saule <i>Salix sp.</i>	non	10/67	A 1 A 2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	D
X	Volvic (Puy-de-Dôme)	inconnu	—	10/67	X 2 X 8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	E
S	Aix-la-Fayette (Puy-de-Dôme)	Sapin <i>Abies pectinata</i>	non	10/67	S5-4 S3-23	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	C
N	Ceyssat (Puy-de-Dôme)	sur le sol au voisinage de <i>Calluna, Corylus Crataegus</i>	oui au moins sur <i>Corylus</i>	10/67	N 3 N 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	E
R	Les Ancizes (Puy-de-Dôme)	Ronce <i>Rubus fruticosus</i>	non prouvé	10/70	R 1 R 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	E
LT	Le Touquet (Pas-de-Calais)	sur le sol au voisinage de <i>Pinus maritima</i>	non prouvé	11/71	LT 1 LT 2 LT26 LT43	d	—	d	d	d	d	d	+	+	d	d	—	—	—	D

+ : compatibilité, — : incompatibilité, d : douteux.

TABLEAU 1b

Détermination des séries d'haplontes (avec 10 testeurs)  
 Identification of haploid strains (with 10 test strains)

Désignation de la série (mycothèque Clermont-Fd)	Origine géographique	Hôte	Pouvoir pathogène sur l'hôte	Date isolements	Nom des souches	Réactions vis-à-vis des testeurs										Conclusion = Détermination de la série				
						espèce A	espèce B	espèce C	espèce D	espèce E	KA1	KA2	KB2	KB3	KC3		KC4	KD1	KD4	KE1
SF	Fournols (Puy-de-Dôme)	Sapin <i>Abies pectinata</i>	non	9/74	SF2-5 SF2-8	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	C
CCP	Caumont (Vaucluse)	Canne de Provence	non prouvé	11/78	CCP1 CCP2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	D
MB	St-Genès-Champanelle (Puy-de-Dôme)	inconnu (sur le sol)	—	10/79	MB 3 MB 4	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B
MO	Nébouzat (Puy-de-Dôme)	Epicéa <i>Picea abies</i>	non prouvé	10/79	MO 1 MO 2	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	C
H	St-Victor Montvianneix (Puy-de-Dôme)	Hêtre <i>Fagus silvatica</i>	non prouvé	10/79	H 2 H 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	E
PM	Montesquieu (Pyrénées Orient.)	Pêcher <i>Prunus persica</i>	oui	11/79	PM 1 PM 2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	D

+ : compatibilité, — : incompatibilité, d : douteux

TABLEAU 2 Détermination des séries d'haplonties (avec 14 testeurs)  
Identification of haploid strains (with 14 test strains)

Série	Origine géographique	Hôte	Pouvoir pathogène sur l'hôte	Détermination des carpophores	Date d'isolements	Nom des souches	Réactions vis-à-vis des testeurs														Conclusion : détermination								
							espèce A	espèce B	espèce C	espèce D	espèce E	KA1	KA2	T2-1	MB21	KB3	KC2	KC4	SF2-9 ou SF2-5	KD1		KD4	PM8	KE1	KE3	R2			
75 448	Autriche (Carinthie)	Epicéa	?	<i>A. obscura</i>	10/75	75.448.14 75.448.15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
Pol	Pologne	sur le sol (Hêtre)	—	<i>A. polymyces</i>	9/75	Pol 2 Pol 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
Rg	Isère	Epicéa	?	<i>A. obscura</i>	10/80	Rg 2-2 Rg 3-3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
SG	Puy-de-Dôme	Noisetier	non	<i>Interm. ostoyae</i> <i>/bulbosa</i>	10/80	SG 2 SG 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E
LV	Puy-de-Dôme	sur le sol	—	<i>Interm. ostoyae</i> <i>/bulbosa</i>	10/80	LV 7 LV 25	—	—	—	—	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E

+ : compatibilité, — : incompatibilité, d : douteux.

TABLEAU 3 Détermination des isolats diploïdes (isolats provenant de vigne)  
Identification of diploid strains (isolated from grape)

Désignation de l'isolat (mycothèque Clermont-Ferrand)	Origine géographique	Pouvoir pathogène sur l'hôte	Type d'isolement	Date d'isolement	Réactions vis-à-vis des testeurs														Conclusion = Détermination de l'isolat														
					espèce A	espèce B	espèce C	espèce D	espèce E	KA1	KA2	KB3	T2-1	MB21	KC2	KC4	SF2-9	KD1		KD4	PM8	KE1	KE3	R2									
VB	Beautiran (Gironde)	oui	V	1/72	—	d	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	d	impossible			
SL1	St-Laurent (Gard)	oui	V	3/73	—	—	d	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	d	D		
VP	Passa (Pyr. Orientales)	oui	V	6/77	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	d	D	
VLR	La Rivière de Fronsac (Gironde)	oui	V	6/79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	d	D?	
VM	Castelnau de Médoc (Gironde)	oui	V	6/79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	d	D
VSAE	Ste-Anne d'Evenos (Var)	oui	V	10/79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	impossible
VV	Voiron (Isère)	oui	V	1/80	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	d	D	
SGA	Saint-Gilles (Gard)	oui	V	6/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	d	D

Types d'isolements : V : à partir de mycélium provenant de plante vivante

M : à partir de mycélium provenant de bois mort

C : à partir de la partie stérile d'un carpophore

R : à partir d'un rhizomorphe souterrain

P : à partir de culture polysperme.

Réactions vis-à-vis des testeurs : + : compatible ; — : incompatible ; 0 : élimination précoce du diplonte ; d : douteux.

TABLEAU 4 Détermination des isolats diploïdes (isolats provenant d'arbres fruitiers)  
Identification of diploid strains (isolated from orchard trees)

Désignation de l'isolat (mycothèque Clermont-Ferrand)	Origine géographique	Hôte	Type d'isolement	Pouvoir pathogène sur l'hôte	Date d'isolement	Réactions vis-à-vis des testeurs										Conclusion = Détermination de l'isolat		
						espèce A KA1 KA2 KB3	espèce B T2-1 MB21	espèce C KC2 KC4 SF2-9	espèce D KD1 KD4	espèce E KE1 KE3	PM8	R2						
N	Salignac (Dordogne)	Noyer	V	oui	1959	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	impossible (*)
PP	Vénéjan (Gard)	Pêcher	V	oui	10/69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D ?
LA2	Lambesc B.-du-Rh)	Abricotier	V	oui	3/73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D
M	?	Pommier	?	?	?	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	E
SP	Solliès-Pont (Var)	Cerisier	V	oui	3/73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D
AR	Rivesaltes (Pyr. Orient.)	Abricotier	V	oui	4/74	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	D
PI	Ille sur Têt (Pyr.-Orient.)	Pêcher	V	oui	4/74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D ?
PCA	La Chapelle d'Angillon (Cher)	Pommier	V	oui	10/74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D
CMC	Malemort du Comtat (Vaucluse)	Cerisier	V	oui	10/77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D
CG	Goult (Vaucluse)	Cerisier	V	oui	10/77	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	D
PPO2	Montesquieu (Pyr.-Orient.)	Pêcher	P	oui	11/79	d	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D
AA	Algalliers (Gard)	Amandier	V	oui	6/80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D

(\*) : déterminé comme appartenant à D au moyen d'autres testeurs.  
Types d'isolements : V : à partir de mycélium provenant de plante vivante  
M : à partir de mycélium provenant de bois mort  
C : à partir de la partie stérile d'un carpophore  
R : à partir d'un rhizomorphe souterrain  
P : à partir de culture polysperme.  
Réactions vis-à-vis des testeurs : + : compatible ; - : incompatible ; 0 : élimination précoce du diplonte ; d : douteux.

TABLEAU 5 Détermination des isolats diploïdes (isolats provenant de résineux)  
Identification of diploid strains (isolated from coniferous trees)

Désignation de l'isolat (mycothèque Clermont-Ferrand)	Origine géographique	Hôte	Type d'isolement	Pouvoir pathogène sur l'hôte	Date d'isolement	Réactions vis-à-vis des testeurs										Conclusion = Détermination de l'isolat		
						espèce A KA1 KA2 KB3	espèce B T2-1 MB21	espèce C KC2 KC4 SF2-9	espèce D KD1 KD4	espèce E KE1 KE3	PM8	R2						
NPU	Champenois (Meurthe-et-M.)	Pin à crochets	C	oui	11/73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C
NAG1	Champenois (Meurthe-et-M.)	Abies grandis	C	non prouvé	11/73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	E
PO2	Pologne	Pin silvestre	V	oui	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C
S	Pologne	Pin silvestre	V	oui	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C
PMJ	St-Julien en Born (Landes)	Pin maritime	V	oui	6/79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C
OPC	Cestas (Gironde)	Pin maritime	V	oui	10/79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C
OPM	Mézos (Landes)	Pin maritime	C	oui	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C
YM	Nébouzat (Puy-de-Dôme)	Epicea commun	C	non	10/79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C
CJT	Antibes (Alpes-Maritimes)	Cupressus	V	oui	10/79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D
CDP	Chambon s/Dolore (Puy-de-Dôme)	Epicea de Sitka	V	oui	6/80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C

Types d'isolements : V : à partir de mycélium provenant de plante vivante  
M : à partir de mycélium provenant de bois mort  
C : à partir de la partie stérile d'un carpophore  
R : à partir d'un rhizomorphe souterrain  
P : à partir de culture polysperme.  
Réactions vis-à-vis des testeurs : + : compatible ; - : incompatible ; 0 : élimination précoce du diplonte ; d : douteux.

TABLEAU 6 Détermination des isolats diploïdes (isolats provenant de chêne) (*Quercus* sp.)  
Identification of diploid strains (isolated from oaks)

Désignation de l'isolat (mycothèque Clermont-Ferrand)	Origine géographique	Type d'isolement	Pouvoir pathogène sur l'hôte	Date d'isolement	Réactions vis-à-vis des testeurs										Conclusion = Détermination de l'isolat					
					espèce A KA1 KA2 KB3	espèce B T2-1 MB21	espèce C KC2 KC4 SF2-9	espèce D KDI KD4 PM8	espèce E KE1 KE3 R2											
CN	Forêt de St-Amand (Nord)	C	non	11/71	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E
CV	Forêt de Vincence (Nièvre)	V	oui	2/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E
CA	Forêt d'Orient (Aube)	V	oui	2/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E
TC	Forêt de Tronçais (Allier)	V	oui	6/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E
DC	Forêt de Desnes (Jura)	V	oui	6/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	D
LMC	Forêt du Mouthier (Saône-et-Loire)	V	oui	6/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
Maz C	Mazerolles (Pyr.-Atlant.)	V	oui	6/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E
Os C	Ostabat (Pyr.-Atlantiques)	V	oui	6/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E

Types d'isolements : V : à partir de mycélium provenant de plante vivante

M : à partir de mycélium provenant de bois mort

C : à partir de la partie stérile d'un carpophore

R : à partir d'un rhizomorphe souterrain

P : à partir de culture polysperme.

Réactions vis-à-vis des testeurs : + : compatible ; — : incompatible ; 0 : élimination précoce du diplonte ; d : douteux.

TABLEAU 7 Détermination des isolats diploïdes (isolats provenant d'hôtes divers ou non déterminés)  
Identification of diploid strains (isolated from miscellaneous or unknown hosts)

Désignation de l'isolat (mycothèque Clermont-Ferrand)	Origine géographique	Hôte	Type d'isolement	Pouvoir pathogène sur l'hôte	Date d'isolement	Réactions vis-à-vis des testeurs										Conclusion = Détermination de l'isolat				
						espèce A KA1 KA2 KB3	espèce B T2-1 MB21	espèce C KC2 KC4 SF2-9	espèce D KDI KD4 PM8	espèce E KE1 KE3 R2										
TP	St-Victor-Montvianneix (Puy-de-Dôme)	Tilleul	V	oui	11/71	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B
MR	Montfavet (Vaucluse)	Rosier	V	oui	3/73	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	D
XM1	Nébouzat (Puy-de-Dôme)	inconnu (racine morte)	M	—	10/79	d	—	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B ?
XM2	St-Genès-Champagnelle (Puy-de-Dôme)	? (sur le sol)	C	—	10/79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B
RA	Antibes (Alpes-Maritimes)	Rosier	V	oui	10/79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	D
MJT	Antibes (Alpes-Maritimes)	Mimosa	V	oui	10/79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	D ?
MCM	Cagnes (Alpes-Maritimes)	Mimosa	V	oui	10/79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	D
BG	Biscarosse (Landes)	Genêt à balais	V	oui	6/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
HGC	St-Victor-Montvianneix (Puy-de-Dôme)	Hêtre	C	non	10/80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	E
Ly 61	Tourbière du Luitel (Isère)	Sphaignes	C	—	10/61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	n'appartient pas au complexe « mellea »
AT	( <sup>1</sup> )	( <sup>1</sup> )	P	—	( <sup>1</sup> )	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	n'appartient pas au complexe « mellea »

(<sup>1</sup>) AT provient d'un carpophore obtenu *in vitro* à partir d'un isolat 67-130 isolé de bouleau (environs de Lyon, 9/67, origine polysperme).

Types d'isolements : V : à partir de mycélium provenant de plante vivante

M : à partir de mycélium provenant de bois mort

C : à partir de la partie stérile d'un carpophore

R : à partir d'un rhizomorphe souterrain

P : à partir de culture polysperme.

Réactions vis-à-vis des testeurs : + : compatible ; — : incompatible ; 0 : élimination précoce du diplonte ; d : douteux.

TABLEAU 8

*Morphologie végétative des diplontes sur milieu malt 2 p. 100 gélosé*  
*Morphology of the diploid strains on a malt agar medium*

Espèces	Groupes de morphologie	Ni croûte ni rhizomorphes	Des rhizomorphes, pas de croûte	Une croûte, de rhizomorphes ou seulement des ébauches	Présence de croûte et de rhizomorphes développés		TOTAL
					Rhizomorphes jeunes rubanés (1)	Rhizomorphes jeunes cylindriques (2)	
B		1				3	4
C		1		6	3		10
D		2	1		20		23
E		2				7	9

(1) Morphologie proche de type « *subcorticalis* » rencontré dans la nature.

(2) Morphologie proche du type « *subterranea* » rencontré dans la nature.

En ce qui concerne les 46 diplontes ayant fait l'objet d'une détermination, les critères qui nous sont apparus les plus significatifs ont été : la présence ou l'absence d'une croûte, la présence ou l'absence de rhizomorphes et la forme, cylindrique ou rubanée, des rhizomorphes jeunes. Le tableau 8 montre comment se répartissent, en fonction de leur espèce et de leur morphologie, les 46 isolats diploïdes que nous avons déterminés (Cette étude doit être considérée comme préliminaire.)

auraient pu être binucléées et porter 2 noyaux de pôles complémentaires. Toutefois, nous estimons que ces « bavures » ne peuvent pas porter sur plus de quelques p. 100 des souches.

De plus, même lorsque les 2 haplontes confrontés sont cotonneux, il y a des cas où il n'apparaît pas de croûte bien que la compatibilité soit évidente. En fait, les phénomènes traduisant simplement une absence d'antagonisme résultant de la communauté spécifique sont plus utilisables que ceux qui sont liés à l'apparition d'un mycélium diploïde.

#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

##### A. Discussion sur la méthode

###### 1. Détermination des haplontes

La méthode utilisée a donné, dans tous les cas, des résultats clairs : chacune des 18 séries d'haplontes déterminées s'est avérée compatible avec une et une seule des 5 espèces d'armillaires auxquelles elle a été confrontée.

Toutefois, les critères que nous avons été amenés à prendre en considération ne sont pas exactement ceux qui sont décrits dans les publications d'HINTIKKA (1973) et de KORHONEN (1978). Ces auteurs affirment que les haplontes présentent toujours une morphologie cotonneuse et les diplontes toujours une morphologie crustacée. Ils considèrent donc l'apparition d'une croûte sur une confrontation entre 2 haplontes (ou bien l'extension de cette croûte du diplonte à l'haplonte dans le cas d'une confrontation haplonte-diplonte) comme le principal critère de la compatibilité sexuelle. Or un assez grand nombre des haplontes sur lesquels a porté notre étude étaient crustacés. (La proportion de souches crustacées variant considérablement entre les séries, de 0 p. 100 (ex. : séries PM, Rm, 75 448) à presque 100 p. 100 (ex. série CCP).) Il est certes possible que tous nos isollements monobasidiosporés n'aient pas donné des haplontes, soit à la suite d'erreurs de manipulation de notre part, soit parce que certaines basidiospores

###### 2. Détermination des diplontes

Les confrontations entre diplontes et haplontes donnent généralement des résultats moins clairs que les confrontations entre haplontes. La netteté des observations dépend des espèces : les espèces C et E donnent généralement lieu à des déterminations faciles. Par contre, l'espèce D donne parfois des résultats ambigus, dus surtout à des réactions douteuses avec les testeurs de l'espèce E (à noter qu'en revanche, les diplontes de E montrent généralement de claires réactions d'incompatibilité avec les haplontes de D).

Sur 50 isolats diploïdes soumis à détermination, nous avons enregistré 2 échecs : il s'agissait de 2 isolats issus de vigne qui apparaissaient compatibles aussi bien avec D qu'avec E (mais clairement incompatibles avec A, B et C). La morphologie de ces isolats *in vitro* (rhizomorphes rubanés) et l'hôte dont ils sont issus nous incitent à penser qu'ils appartiennent à l'espèce D.

Le Dr KORHONEN a accepté de vérifier certaines de nos déterminations, par la même méthode, mais avec des testeurs en partie différents. Ces vérifications ont porté sur 3 séries d'haplontes (T, LT et SF) et sur 9 diplontes (VB, VP, PP, N, PCA, LA1, CN, NAG1 et TP). Les résultats obtenus par le Dr KORHONEN ont été les mêmes que les nôtres. Toutefois, il est parvenu à déterminer l'isolat VB comme faisant partie de l'espèce D = *mellea s. str.* alors que nous avons échoué dans la détermination de cet isolat ; en revanche, il considère comme douteuses ses déterminations de CN et NAG1 (espèce E), alors que dans nos propres confrontations, ces isolats ont été déterminés sans ambiguïté.

## B. Présence et rôle des différentes espèces d'armillaires en France

### 1. Les espèces présentes en France

Nos déterminations ont permis de mettre en évidence la présence en France de 4 espèces : D = *A. mellea* s. str., C = *ostoyae*, E = *bulbosa* et enfin l'espèce B *sensu* KORHONEN (pour laquelle ROMAGNESI propose la dénomination *A. pseudobulbosa*, comm. pers.). Les 3 premières espèces semblent assez répandues dans notre pays, quant à l'espèce B, donc c'est la première mention pour la France, sa présence n'a été jusqu'ici détectée que dans le département du Puy-de-Dôme (en 2 localités distantes d'environ 50 km).

L'espèce A de KORHONEN n'était pas représentée dans les isolats que nous avons déterminés. Toutefois, la présence de cette espèce a été signalée par ROMAGNESI dans la région de Valenciennes (comm. pers.); les 5 espèces d'armillaires du complexe *mellea* définies par KORHONEN pour l'Europe existeraient donc en France.

### 2. Relation entre groupes d'incompatibilité sexuelle et morphologie des carpophores

Les souches qui avaient été déterminées comme appartenant à *mellea* s. str. d'après la morphologie de leurs carpophores faisaient effectivement partie du groupe D. De même, les souches dont les carpophores présentaient la morphologie « *ostoyae* » ont bien été classées dans l'espèce C.

La situation était plus complexe pour les carpophores présentant la morphologie « *bulbosa* » à laquelle peuvent correspondre deux espèces différentes : B et E. Les 2 isolats correspondant à des carpophores de cette morphologie que nous avons eu à déterminer appartenaient à l'espèce B.

Les 2 isolats d'*A. obscura* (Pers. ex Secretan) Romagn. que nous avons testés (et qui avaient été déterminés, d'après la morphologie des carpophores, l'un par ROMAGNESI, l'autre par MOSER & LAMOURE) ont montré très clairement leur appartenance à l'espèce C. Si l'on pense que l'espèce est d'abord une communauté de reproduction, le critère de compatibilité sexuelle doit primer sur les critères morphologiques, il faut donc considérer qu'*obscura* n'est pas une espèce distincte, mais un simple écotype montagnard d'*ostoyae*.

De même, les souches déterminées comme appartenant à *A. polymyces* (Pers.) Singer font, d'après nos essais, également partie d'*A. ostoyae*. Le statut d'*A. polymyces* est d'ailleurs peu clair : selon certains auteurs (ROMAGNESI, comm. pers.), c'était pour PERSON un nom collectif ayant la même extension que *mellea* pour FRIES. Selon d'autres (WATLING 1979), *polymyces* serait à mettre sur le même plan que les espèces *mellea* s. str., *ostoyae*, etc. En tout état de cause, la suppression de ce binôme ne pourrait, à notre avis, que clarifier la taxonomie des armillaires.

Quant aux 2 isolats qui avaient été déterminés comme appartenant à des espèces d'armillaires ne faisant pas partie du « complexe *mellea* » (*A. ectypa* et *A. tabescens*) ils ont, comme il était prévisible, donné lieu à des réactions négatives avec les testeurs des 5 espèces.

Enfin, dans 3 cas, la morphologie des carpophores n'avait pas permis une détermination précise : dans deux de ces cas, la morphologie était intermédiaire entre *ostoyae* et *bulbosa*, le 3<sup>e</sup> correspondait à un *ostoyae* assez atypique ; dans chacun de ces 3 cas, notre méthode nous a permis de conclure à l'espèce E = *bulbosa*. Il semble donc que les

carpophores de cette espèce puissent revêtir, outre la morphologie « classique » décrite par ROMAGNESI en 1973, d'autres morphologies (dont certaines assez proches d'*ostoyae*), correspondant peut-être à des écotypes, de même que les morphologies « *obscura* » et « *polymyces* » correspondent peut-être à des écotypes d'*ostoyae*.

Il n'y a donc pas de relation stricte entre la morphologie *bulbosa* et l'appartenance à l'espèce E puisque, d'une part, des carpophores « *bulbosa* » peuvent également appartenir à l'espèce B et que, d'autre part, l'espèce E peut être représentée par des carpophores présentant une morphologie différente. Cette remarque illustre les limites de l'utilisation des critères morphologiques dans la systématique des champignons supérieurs.

### 3. Rôle pathogène des trois principales espèces

Les 3 espèces d'armillaire les plus fréquentes en France manifestent une certaine spécialisation écologique.

— *A. mellea* s. str. est la seule espèce que nous ayons rencontrée sur vigne et sur arbres fruitiers, hôtes vis-à-vis desquels elle se comporte comme un parasite primaire très agressif.

La réciproque de cette règle n'est pas vérifiée : *mellea* s. str. peut être rencontrée ailleurs qu'en vergers et vignobles ; ses carpophores sont, certaines années, récoltés en abondance dans les forêts naturelles feuillues, notamment dans la région parisienne. Son comportement en tant que parasite sur les essences forestières feuillues reste à étudier.

— *A. ostoyae* apparaît liée aux résineux. Cette liaison n'est pas stricte ; les mycologues de terrain peuvent citer des cas où l'on rencontre soit *ostoyae* sur des feuillus, soit d'autres armillaires qu'*ostoyae* sur résineux. Ces cas nous apparaissent relativement rares. Nos déterminations confirment qu'*A. ostoyae* est bien l'espèce qui est responsable des dégâts subis par le pin sylvestre en Pologne et le pin maritime dans les Landes de Gascogne. Dans le Massif Central, cette espèce est extrêmement répandue dans la sapinière climacique. Vis-à-vis du sapin pectiné, *A. ostoyae* se comporte généralement comme un organisme saprophyte et épiphyte. Mais elle est capable de manifester un pouvoir pathogène plus élevé vis-à-vis d'espèces plus sensibles telles que le sapin de Vancouver, l'épicéa de Sitka, ou même l'épicéa commun et le douglas.

— *A. bulbosa* semble être l'espèce prédominante dans les chênaies. Les rhizomorphes « *subterranea* » d'armillaire sont généralement présents en grande abondance dans la litière des futaies de chênes, ainsi qu'au voisinage des racines. D'après nos déterminations encore peu nombreuses et ponctuelles, il s'agirait la plupart du temps d'*A. bulbosa*. Cette espèce jouerait vis-à-vis du chêne un peu le même rôle qu'*A. ostoyae* vis-à-vis du sapin pectiné : dans les conditions normales, elle se comporte comme une espèce saprophyte et épiphyte. Mais elle peut évoluer vers le parasitisme sur des arbres affaiblis par diverses causes (sécheresse, insectes défoliateurs) : cette évolution, qui avait été décrite par DAY dans les années 1926-29, se reproduit actuellement dans plusieurs chênaies du Centre et du Sud-Ouest de la France, la sécheresse de 1976 ayant sans doute été dans de nombreux cas la cause première de l'affaiblissement des arbres.

*A. bulbosa* n'existe pas que dans les chênaies ; en Auvergne, il semble que ce soit l'espèce la plus répandue dans les formations ligneuses « ouvertes », par exemple les landes à noisetier, et également dans les taillis de feuillus d'espèces diverses.

— Nous ne savons actuellement presque rien sur l'écologie de l'espèce B. Il est toutefois acquis que cette espèce peut être pathogène au moins vis-à-vis du tilleul, *Tilia platyphyllos*.

4. Hypothèses visant à expliquer la spécialisation des espèces d'armillaires

Une première hypothèse ferait intervenir une spécialisation parasitaire des espèces : les résineux seraient sensibles à *ostoyae*, mais résistants à *mellea s. str.* et *bulbosa*, la vigne et les rosacées fruitières sensibles seulement à *mellea s. str.*, etc. Dans l'état actuel des connaissances, nous pensons que cette hypothèse ne peut pas être retenue, notre opinion s'appuyant sur les faits suivants :

— Des feuillus poussant dans un écosystème constitué essentiellement de résineux, donc où sévit *A. ostoyae* peuvent très bien être attaqués par cette espèce : l'isolat BG (*A. ostoyae*) a été isolé de *Sarothamnus scoparius* dépérissants qui poussaient au milieu de pins maritimes également attaqués par l'armillaire.

— A l'inverse, l'isolat CJT (*A. mellea s. str.*) a été isolé dans le Jardin Thuret d'Antibes, à partir d'un *Cupressus* poussant au milieu de feuillus dépérissants.

Dans un travail récent (GUILLAUMIN & PIERSON, 1978), nous avons relaté l'inoculation de 4 espèces ligneuses (2 arbres fruitiers, 1 *Quercus* et le sapin pectiné) avec 4 isolats d'armillaire dont nous savons aujourd'hui qu'ils appartenaient pour 2 d'entre eux à *mellea s. str.*, à *bulbosa* pour le 3<sup>e</sup> et probablement à *ostoyae* pour le 4<sup>e</sup>. Le résultat de ces inoculations avait été une situation de type « horizontal » au sens de VAN DER PLANK, les 2 isolats appartenant à *mellea s. str.* s'étant avérés nettement plus agressifs que les 2 autres quel que soit l'hôte inoculé.

La spécialisation des espèces pourrait donc être en grande partie de nature écologique et non pas parasitaire. Par exemple, *A. bulbosa* serait non pas inféodée aux chênes, mais liée à l'écosystème « chênaie ».

Dans cette hypothèse, un rôle important pourrait être attribué aux rhizomorphes « *subterranea* » ; des résultats récents tendent en effet à montrer que les rhizomorphes des différentes espèces d'armillaire manifestent des exigences assez différentes pour leur initiation et leur croissance : en particulier, les rhizomorphes d'*A. bulbosa* sont capables de croître très activement à l'air libre (en l'absence de sol) pourvu qu'ils soient maintenus dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau (GUILLAUMIN & TSOUYOU-GAVOUKA, résultats non publiés). Placés dans les mêmes conditions, les rhizomorphes d'*ostoyae* et de *mellea s. str.* manifestent une croissance limitée ou nulle, selon les isolats : il est possible que la litière de la chênaie permette la croissance des rhizomorphes de *bulbosa*, mais pas celle d'autres espèces, pourtant intrinsèquement plus agressives que *bulbosa*, y compris vis-à-vis des *Quercus*.

C. Morphologie des espèces A, B, C, D, en culture pure

JACQUES-FELIX (1977) a déjà signalé l'existence de certaines différences morphologiques entre les rhizomorphes d'*A. bulbosa* d'une part, ceux du groupe *mellea s. str./ostoyae* d'autre part. Cet auteur utilisait comme milieu de culture une demi-orange surmontant une colonne d'eau. Nous avons, quant à nous, comparé la morphologie des isolats diploïdes sur malt 2 p. 100 gélosé (fig. 4). La forme des rhizomorphes nous a également semblé être le critère le plus discriminant : le tableau 8 montre que, de ce point de

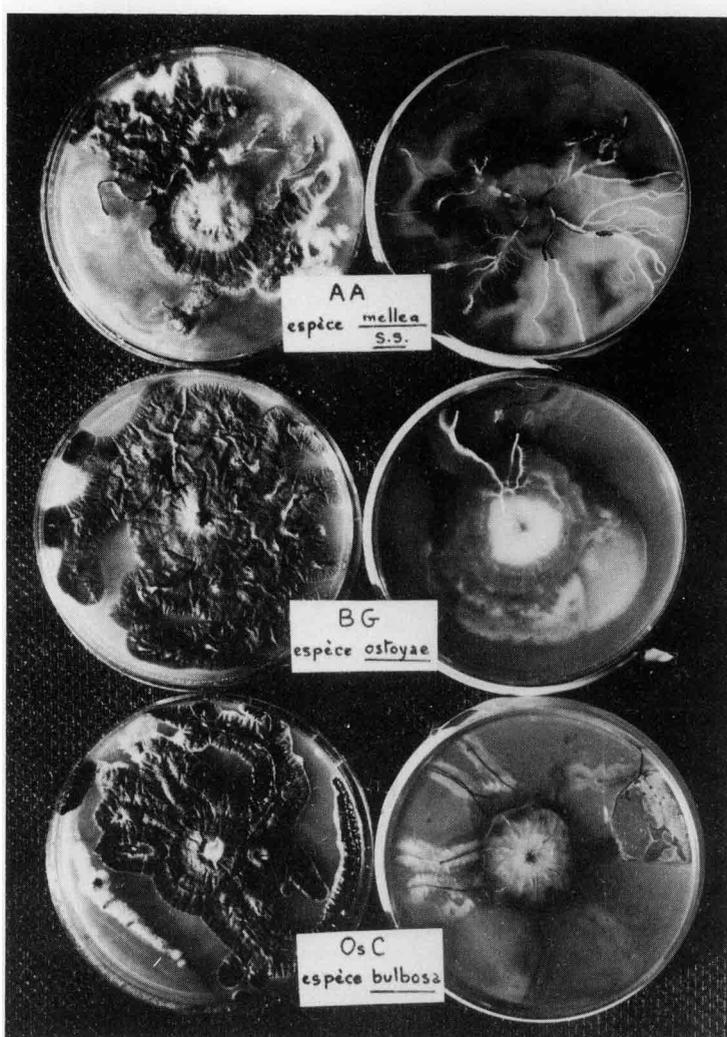


Figure 4  
Morphologie des 3 principales espèces d'Armillaire in vitro sur malt 2 p. 100.  
Morphology of the 3 main species on a malt agar medium in Petri dishes.

vue, les 4 espèces étudiées se séparent clairement en 2 groupes : les espèces B et E ont des rhizomorphes jeunes cylindriques, les espèces C et D des rhizomorphes rubanés, proches du type « *subcorticalis* » rencontré dans la nature.

La distinction entre C et D d'une part, B et E d'autre part, est plus difficile. Les rhizomorphes de D sont généralement nombreux, contournés, très ramifiés, leur croissance est rapide. L'espèce C a des rhizomorphes plus rares (de nombreux isolats n'initiant même que des ébauches), moins ramifiés, à croissance plus lente.

Les rhizomorphes cylindriques de l'espèce E sont linéaires et très peu ramifiés, tandis que ceux des rares isolats de B en notre possession sont ramifiés et contournés. Il n'est pas encore possible d'affirmer que cette différence présente un caractère général.

Sur d'autres milieux de culture, la morphologie peut être très différente. En règle générale, les rhizomorphes ont tendance à être plus différenciés, c'est-à-dire plus cylindriques, sur les milieux pauvres, quelle que soit par ailleurs la position taxonomique des isolats (GUILLAUMIN, 1968).

D'autre part, le tableau 8 montre qu'à l'intérieur des 4 espèces, on rencontre des isolats « déficients » n'initiant ni croûte plectenchymateuse, ni rhizomorphes (pas même d'ébauches), et dont le caractère diploïde est d'ailleurs sujet

à caution. Sous cette forme « déficiente », les 4 espèces sont morphologiquement indiscernables.

Reçu le 7 janvier 1981.  
Accepté le 5 août 1981.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions Monsieur Kari KORHONEN, de l'Institut Forestier d'HELSINKI tant pour son assistance scientifique que pour l'aide matérielle qu'il nous a apportée dans cette étude.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson J. B., Ullrich R. C.**, 1979. Biological species of *Armillaria mellea* in North America. *Mycologia*, **71** (2), 402-414.
- Anderson J. B., Korhonen K., Ullrich R. C.**, 1980. Relationships between European and North American biological species of *Armillaria mellea*. *Exp. Mycol.*, **4** (1), 87-95.
- Becker G.**, 1956. *Observations sur l'écologie des champignons supérieurs*. Thèse Université de Besançon.
- Childs L., Zeller S. M.**, 1929. Observations on *Armillaria* root rot of orchard trees. *Phytopathology*, **19** (9), 869-873.
- Day W. R.**, 1929. Environment and disease. A discussion on the parasitism of *Armillaria mellea* (Vahl) Fr. *Forestry*, **3** (2), 94-103.
- Guillaumin J. J.**, 1968. Divers types de rhizomorphes formés par *Armillaria mellea* (Vahl) Quél. Influence du milieu de culture. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **115**, 48-54.
- Guillaumin J. J., Pierson J.**, 1978. Etude du pouvoir pathogène de quatre isolats d'Armillaire : *Armillariella mellea* (Vahl) Karst vis-à-vis de quatre espèces-hôtes. *Ann. Phytopathol.* **10** (3), 365-370.
- Hintikka V.**, 1973. A note on the polarity of *Armillariella mellea*. *Karstenia*, **13**, 32-39.
- Jacques-Félix Micheline**, 1977. Le complexe de l'Armillaire. *Travaux dédiés à Georges Viennot-Bourgin. Soc. Fr. de Phytopathol.*, 143-157.
- Korhonen K.**, 1978a. Interfertility studies on the *Armillariella mellea* complex and on *Heterobasidion annosum*. *5 th Inter. Conf. Problems of Root and Butt Rots of Conifers* (Kassel-R.F.A.) C.R. 259-264.
- Korhonen K.**, 1978b. Interfertility and clonal size in the *Armillariella mellea* complex. *Karstenia*, **18**, 31-42.
- Korhonen K., Hintikka Y.**, 1974. Cytological evidence for somatic diploidization in dicaryotic cells of *Armillariella mellea*. *Arch. Microbiol.*, **95**, 187-182.
- Kusano S.**, 1911. *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea* J. *Coll. Agric. Tokyo* **4**, 1-66.
- Lopez-Real J. M.**, 1975. Formation of pseudosclerotia (zone lines) in wood decayed by *Armillaria mellea* and *Stereum hirsutum*. *Trans. br. mycol. Soc.*, **64** (3), 465-472.
- Lung-Escarmant Brigitte**, 1978. *Contribution à l'étude de la biologie de l'Armillaire forme ostoyae et du problème taxonomique d'Armillaria mellea (Vahl) Quél.* Thèse 3<sup>e</sup> cycle. Université de Bordeaux I.
- Lung-Escarmant Brigitte, Dunez J.**, 1980. Les propriétés immunologiques, un critère possible de classification de l'Armillaire. *Ann. Phytopathol.*, **12** (1), 57-70.
- Romagnesi H.**, 1970. Observations sur les *Armillariella*. *Bull. Soc. myc. Fr.*, **86** (1), 257-265.
- Romagnesi H.**, 1973. Observations sur les *Armillariella* (II). *Bull. Soc. myc. Fr.*, **89** (2), 195-206.
- Tommerup I. C., Broadbent D.**, 1975. Nuclear fusion, meiosis and the origin of dicaryotic hyphae in *Armillariella mellea*. *Arch. Microbiol.*, **103** (3), 279-282.
- Ullrich R. C., Anderson J. B.**, 1978. Sex and diploidy in *Armillaria mellea*. *Exp. Mycol.*, **2** (2), 119.
- Watling R.** 1979. Larger fungi of the Stirling area. *Forth Natural. Histor.*, **4**, 95-110.