

DE L'HIMALAYA AU MASSIF CENTRAL : REDÉCOUVERTE DE *CRUSTODERMA FIBULIGERUM* EN FRANCE

Gérard TRICHIES¹, Bernard DURAND², Karen K. NAKASONE³ et Pierre-Arthur MOREAU⁴

Résumé

Connu jusqu'à ce jour de sa seule station originelle en Inde, *Crustoderma fibuligerum* a été récemment redécouvert en France, dans deux localités différentes du département de la Creuse. Les spécimens correspondants sont décrits, illustrés et commentés. Des photographies de l'isotype conservé dans l'herbier de l'Université du Tennessee (USA), à Knoxville (TENN), sont également fournies. Une analyse phylogénétique des genres *Crustoderma* et *Pycnoporellus* (Pycnoporellaceae) basée sur la région ITS de l'ADN ribosomal est présentée, et le monophylétisme du genre *Crustoderma* est également discuté. Enfin une récolte récente du rare *Crustoderma triste* est illustrée et une clé actualisée du genre *Crustoderma* est proposée.

Mots-clés : Basidiomycota, Polyporales, Pycnoporellaceae, *Pycnoporellus*, phylogénie.

Abstract

Crustoderma fibuligerum, previously known only from India, was recently collected in two localities in the department of Creuse, France. The specimens are described, illustrated, and commented. Photographs of the isotype at the University of Tennessee Herbarium (TENN) are also provided. A phylogenetic analysis of the genera *Crustoderma* and *Pycnoporellus* (Pycnoporellaceae) based on the ITS region of ribosomal DNA is presented. The monophyletic genus *Crustoderma* is discussed. Finally, a recent collection of the rare *Crustoderma triste* is illustrated, and an updated key of *Crustoderma* is provided.



INTRODUCTION

PRÉSENT sur un forum italien à vocation mycologique (« *Natura Mediterraneo* », d'accès privé), l'un de nous, Bernard Durand, présenta en détail, il y a quelques années, un corticié inconnu de lui, récolté à plusieurs reprises, et

¹ 5, impasse des Écoles, F-57700 Neufchef, France. trichies.gerard@sfr.fr

² Marcillat, F-23270 Jalesches, France. bernard.durand325@orange.fr

³ Center for Forest Mycology Research, Northern Research Station, U.S. Forest Service, One Gifford Pinchot Drive, Madison, WI 53726-2398, USA. knakasone@fs.fed.us

⁴ Faculté de pharmacie, EA 4483 IMPECS, université de Lille, BP 83, F-59006 Lille cedex (France). pierre-arthur.moreau@univ-lille.fr

dont il sollicitait l'identification. Un examen ultérieur de ce matériel par Gérard Trichies confirma l'hypothèse initiale, à savoir l'appartenance de ces spécimens au genre *Crustoderma* Parmasto. Cependant, après consultation de la littérature appropriée, en particulier NAKASONE (1984, 1985) et GILBERTSON & NAKASONE (2003), aucune espèce de ce genre ne semblait convenir à l'accueil de ces spécimens, essentiellement en raison de la petitesse singulière de leurs spores.

L'idée d'avoir affaire à un champignon non décrit jusqu'alors persista pendant un assez long temps, jusqu'au jour où, après la lecture attentive d'un beau travail de DUHEM (2009) consacré principalement à *Crustoderma triste* (Litsch. et S. Lundell) Duhem, une brève note concluant cet article nous suggéra sa véritable identité, à savoir *C. fibuligerum* (K. S. Thind et S. S. Rattan) Duhem. Celle-ci se confirma d'abord par le recours à la description princeps de cette espèce, sous le nom de *Peniophora fibuligera* (THIND & RATTAN, 1973), puis par l'étude morphologique comparative des échantillons français et d'un isotype du matériel originel de *P. fibuligera* (n° 5341 TENN), comparaison réalisée par Karen K. Nakasone et qui conclut à la conspécificité de ces matériels.

Afin de compléter la connaissance de cette espèce, nous avons réalisé un séquençage de nos différentes récoltes. Nous présentons ici les résultats de ces analyses, qui nous permettent de positionner cette espèce au sein du genre, mais aussi de discuter de la phylogénie du genre *Crustoderma* et du genre très voisin *Pycnoporellus*, positionnés avec incertitude dans les publications récentes sur les Polyporales (GARCIA-SANDOVAL et coll., 2011 ; ORTIZ-SANTANA et coll., 2013 ; HAN et coll., 2016 ; JUSTO et coll., 2017) et très dernièrement rassemblés dans la famille des Pycnoporellaceae Audet (AUDET, 2018a).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Études morphologiques et microscopiques

Les spécimens frais ont été photographiés à l'aide d'un appareil photographique numérique, soit sur place par Bernard Durand (Nikon Coolpix S8000), soit, après leur prélèvement, par Gérard Trichies (Nikon D70 S). L'aspect, la structure et la couleur des spécimens ont été observés dans ce même état ainsi que sur matériel sec, à l'œil nu ou à l'aide d'un stéréomicroscope (Optika SZM-2), à des grossissements compris entre 7 et 45 fois. L'étude de la morphologie microscopique a été réalisée par Bernard Durand avec un microscope Perfect Science Pro 5,5 et, par Gérard Trichies, avec un microscope Standard 20 Zeiss équipé d'un objectif A-Plan Ph2 × 40, d'ouverture numérique 0,65, et d'un objectif planapochromatique Ph3 × 100, d'ouverture numérique 1,3, à des grossissements de 100, 400 et 1000 fois, en lumière transmise ordinaire ou en contraste de phase. Les coupes fines ont été exécutées sous la loupe à main levée avec une lame de rasoir. Le matériel ainsi prélevé a été observé dans plusieurs milieux :

- dans l'eau, pour constater la couleur réelle des différents éléments ;
- dans le bleu coton, pour détecter une éventuelle cyanophilie ;
- dans le melzer, afin de déceler une possible amyloïdie ou dextrinoïdie.

La couleur des spores a été évaluée sur sporées recueillies sur lames de verre ou de plastique. Les spores ont été grossies 1000 fois et mesurées soit dans l'eau, soit dans le melzer, grâce au logiciel de métrologie Piximètre (version 5.9 R 1520, HENRIOT & CHEYPE, 2016). Leurs dimensions sont exprimées sous la forme concise habituelle : (mini) d_1 - m - d_9 (maxi) où $[d_1$ - $d_9]$ représente l'intervalle de variation retenu (respectivement les 1^{er} et 9^e déciles établis sur l'ensemble des mesures), m la moyenne arithmétique des mesures et les valeurs entre parenthèses les extrema mesurés ; le quotient de la longueur par la largeur (Q) est noté selon les mêmes règles. Chaque mesurage sporal a été effectué, sauf indication contraire, sur un échantillon de 100 spores se présentant majoritairement de profil.

Analyses moléculaires

L'extraction et l'amplification des régions ITS et 28S de l'ADN ribosomal nucléaire ont été réalisées par K. Draeger à l'Université du Wisconsin, au Centre de biotechnologie de Madison, sur quatre récoltes de *C. fibuligerum* selon la technique déjà exposée par LINDER & BANIK (2008), à l'aide des couples d'amorces ITS-1F/ITS-4 et LR0R/LR7, puis alignées et éditées sur le logiciel Sequencher 4.9 (GeneCodes Corporation).

Un alignement de 43 séquences ITS, dont les quatre déjà citées, et 39 autres téléchargées des banques de séquences GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank) et UNITE (unite.ut.ee), ainsi que l'analyse phylogénétique en maximum de vraisemblance (ML, fig. 1) de cet alignement ont été réalisés sur le portail www.phylogeny.lirmm.fr (DEREEPER et coll., 2008), sous PhyML 3.0 aLRT (ZWICKL, 2006), en utilisant un modèle d'évolution GTR + I + Γ optimisé pour le jeu de données. Les supports de branche ont été estimés à l'aide du test SH-aLRT, jugé significatif lorsque supérieur à 0,8 (ANISIMOVA & GASCUEL, 2006, ANISIMOVA et coll., 2011). L'analyse des séquences 28S, concordante, n'est pas détaillée ici. Toutes les séquences générées pour cette étude sont déposées dans GenBank (voir le tableau I, ci-dessous).

Herbier de G. Trichies	Herb. CFMR	Lieu	Date	ITS	28S
GT14016		Chénérailles	22-1-2014	MK694735	MK694739
GT15038	CFMR 57981	Chénérailles	4-5-2015	MK694734	
GT15040	CFMR 57982	Ajain	21-1-2015	MK694736	MK694740
GT16019	CFMR 57983	Chénérailles	14-12-2016	MK694737	MK694741

Tabl. I. — Références et codes GenBank des séquences ITS et 28S générées pour cette étude.

TAXINOMIE

Crustoderma fibuligerum (K. S. Thind et S. S. Rattan) Duhem,
Bull. Soc. mycol. France, 125 (3-4), p. 181 (2009, publié en 2010)

Basionyme : *Peniophora fibuligera* K. S. Thind et S. S. Rattan, *Mycologia*, 65 (6), p. 1253 (1973 ; publ. 1974).

Synonymes nomenclaturaux : *Ceraceomyces fibuliger* (« *fibuligerum* ») (K. S. Thind et S. S. Rattan) S. S. Rattan, *Bibl. mycol.*, 60, p. 248 (1977). *Phlebia fibuligera* (K. S. Thind et S. S. Rattan) Hjortstam, *Mycotaxon*, 54, p. 190 (1995).

Synonyme taxinomique possible : *Phlebia singularisa* Dhingra. *J. Indian Bot. Soc.*, 84, p. 114 (2005).

Macromorphologie

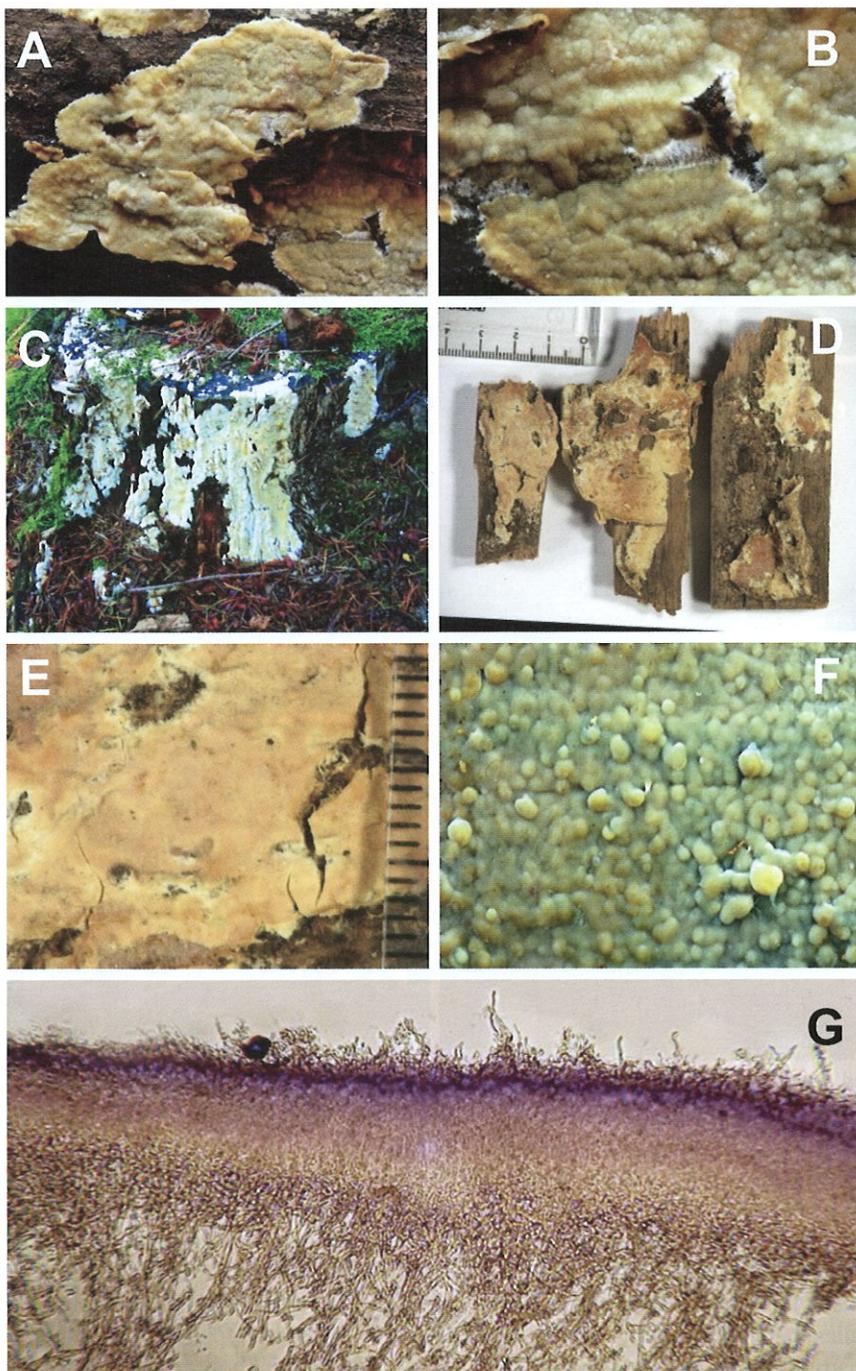
Basidiome (pl. I, A à E) membraneux, largement étalé, peu adhérent même sur le frais, donc aisément séparable du support. En séchant, il s'en détache d'ailleurs spontanément, surtout vers la marge qui tend alors à s'enrouler ; ce phénomène s'accroît fortement en herbier. Sa surface est lisse, ondulée ou faiblement et irrégulièrement bosselée, veloutée sous une forte loupe en raison de la nette émergence des cystides ; sa couleur est d'abord blanchâtre, puis d'un crème jaunâtre plus ou moins accentué, jusqu'à crème orangé par places. Relativement épais, il mesure de 0,5 à 1,5 mm d'épaisseur et s'atténue brusquement vers la marge qui dévoile un subiculum blanc courtement fibrilleux. Sur le frais, il est de consistance charnue et céracée, mais devient nettement cartilagineux quand il se décolle du support. En séchant, il se racornit et durcit progressivement. Une réaction immédiate, rouge ou violette, a été provoquée par une solution aqueuse de potasse (KOH) à 10 % à la surface de certains spécimens frais.

Micromorphologie

Structure monomitique formant deux couches distinctes. L'assise subculaire, relativement mince, est constituée d'hyphes lâches, orientées parallèlement au substrat ou enchevêtrées (fig. 1, E), qui se redressent brusquement à angle droit, engendrant alors un sous-hyménium très compact d'hyphes tortueuses, noduleuses, fortement enchevêtrées, voire agglutinées et, dès lors, très peu dissociables. Les hyphes basales, modérément ramifiées, ont des articles longs et régulièrement calibrés, à paroi ferme ou nettement épaissie jusqu'à 1 μm . Sous l'action de la potasse, elles peuvent se dilater localement et former de petites

Planche I (ci-contre). — *Crustoderma fibuligerum*. Basidiomes. **A, B** : réc. GT 15038. **C** : réc. GT 16019 = CFMR 57983. **D, E** : isotype, S. S. Rattan n° 5341. **F** : *Crustoderma triste*, réc. GT 16002. **G** : *Crustoderma fibuligerum*, réc. GT 15038, coupe transversale sur exsiccacat dans le réactif de Melzer (auteurs des photographies : A, B, F, G : G. Trichies ; C : B. Durand ; D, E : K. Nakasone).

PLANCHE I



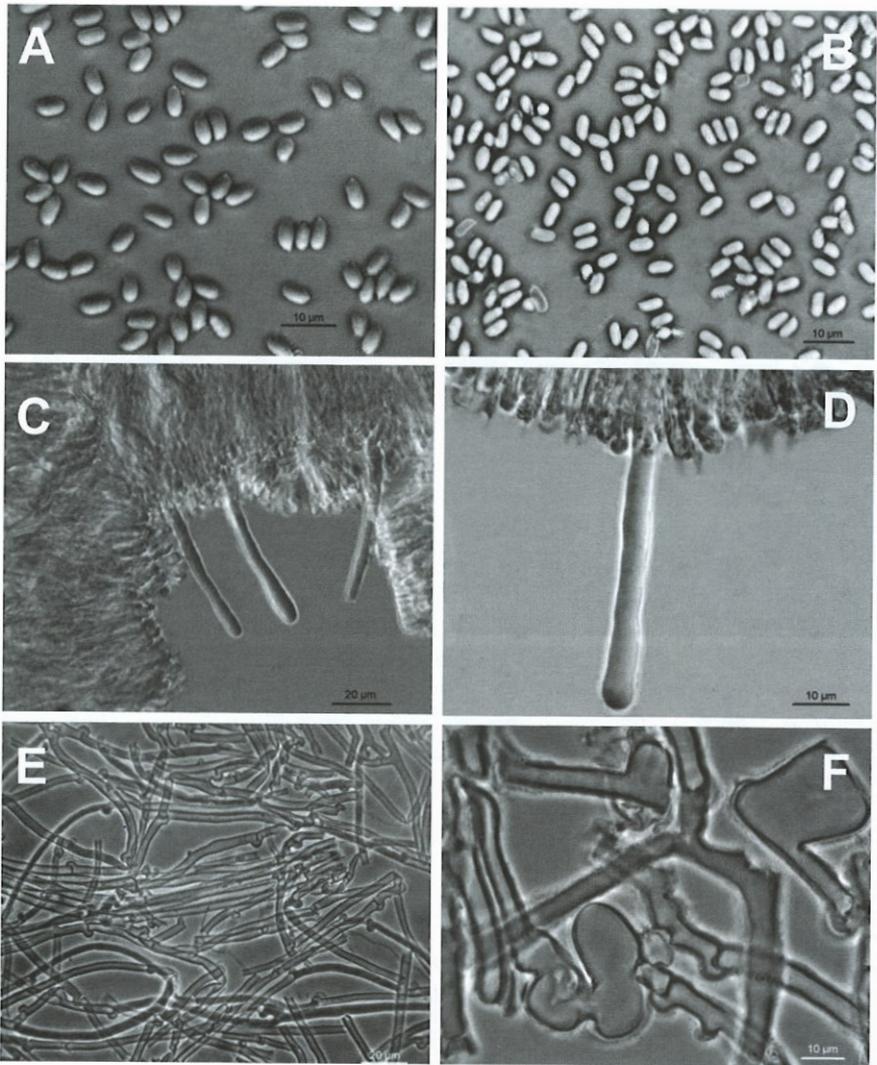


Fig. 1. — *Crustoderma fibuligerum*, coll. GT14015. **A** : basidiospores. **B** : basidiospores. **C, D** : cystides. **E** : hyphes basales. **F** : hyphes basales dilatées dans la potasse.

hernies (fig. 1, F). Elles mesurent généralement 3 à 5 μm de diamètre, mais ce dernier atteint et dépasse parfois 6 μm . Cependant, l'essentiel de la coupe est constitué d'une palissade verticale d'*hyphes sous-hyméniales* plus ramifiées, extrêmement cohérentes et donc difficilement dissociables. Celles-là ont une paroi fine et sont sensiblement plus grêles que leurs homologues subculturales ; elles ont un diamètre de (1,1) 1,5 à 3 (3,3) μm . Toutes les hyphes sont hyalines, à paroi lisse plus ou moins gélifiée et à boucles constantes.

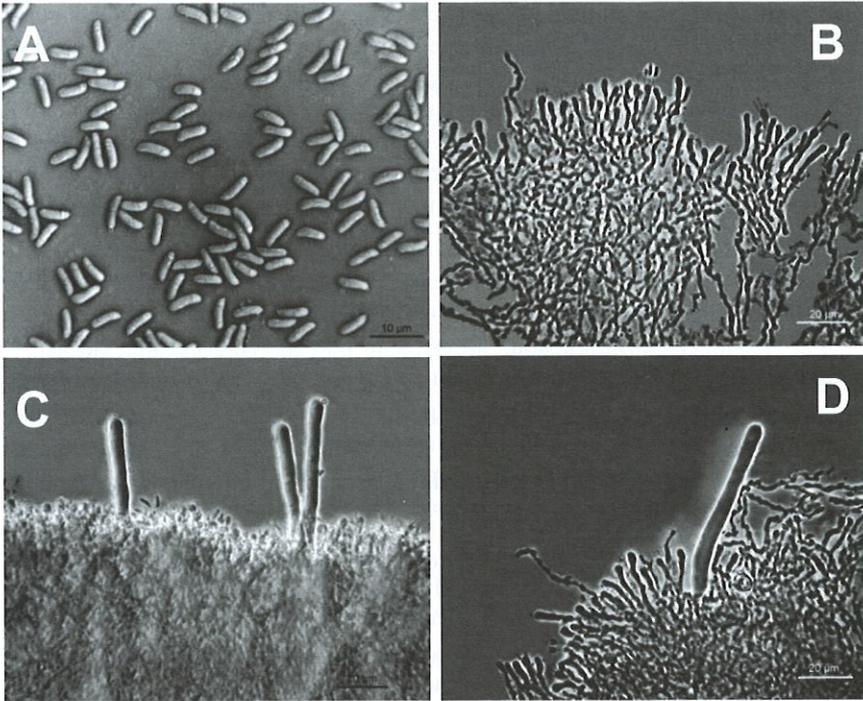


Fig. 2. — *Crustoderma triste*, coll. GT16002. **A** : basidiospores. **B** : hyménium et sous-hyménium. **C, D** : cystides.

Le réactif de Melzer provoque une coloration violacée intense et immédiate au niveau de la strate sous-hyméniale supérieure (pl. I, G). Cette réaction se manifeste sur matériel frais, mais elle perdure remarquablement, quoique avec moins d'intensité, sur matériel séchant naturellement à température ambiante (observation effectuée dans ce sens pendant une dizaine de jours) ; la couleur des tissus concernés varie de bleu-violet sur le frais à violacé par la suite. Cependant, elle s'atténue progressivement au fil du temps, puis finit par disparaître sur matériel ancien conservé en herbier. Testé à ce même point de vue (K. K. N.), l'isotype de *Peniophora fibuligera* (SSRattan n° 5341) n'a présenté qu'un vague pigment gris foncé dans quelques sections de l'assise sous-hyméniale.

Basides très serrées, assez difficiles à isoler individuellement, étroitement claviformes, tétrasporiques et à cloison basale bouclée ; elles mesurent 18–30 × 4,4–5,6 µm.

Spores (fig. 1, A et B ; tabl. I) hyalines, à paroi fine et lisse, cylindriques à étroitement ellipsoïdales en vue de profil, parfois légèrement concaves sur la face adaxiale, non amyloïdes, mesurant (4) 4,2–5–5,8 (6) × (1,8) 2–2,5–2,8 (3) µm dans le melzer (très légèrement plus larges si vues de face), avec Q = (1,6) 1,8–1,9–2,8 (3).

Cystides (fig. 1, C et D) moyennement fréquentes (environ une douzaine par millimètre linéaire), émergeant nettement (de (30) 35 à 60 (67) μm) et, de ce fait, déjà perceptibles sous la loupe au grossissement $\times 45$ en raison de l'aspect velouté qu'elles communiquent à la surface hyméniale. Elles mesurent (60) 85–100 (110) \times (3,5) 3,9–5,8 (6,7) μm . À paroi ferme et lisse, surtout vers la base, elles sont irrégulièrement cylindracées, parfois à peine plus larges vers le sommet qui est arrondi. Non cloisonnées, elles présentent à l'occasion une cloison de retrait.

Matériel examiné

Les spécimens correspondants proviennent tous de deux localités du département de la Creuse (France), Ajain et Chénérailles, distantes d'une vingtaine de kilomètres. Ils ont été récoltés sur souches ou troncs gisants, décortiqués ou non, de *Pseudotsuga menziesii* (et peut-être \blacktriangle *Abies alba*), dans des endroits plutôt dégagés (bord de chemin, clairière). L'astérisque (*) indique les spécimens séquencés.

1. Ajain (Le Grand Bois), une seule station, située à 560 m d'altitude. Six récoltes successives : les 14 mars 2012, 30 mars 2013, 14 février 2014 (GT 14014), 21 janvier 2015 (GT 15040* = CFMR 57982) et 12 décembre 2016 (GT 16018).

2. Chénérailles (forêt communale), quatre stations voisines, séparées de quelques centaines de mètres et situées entre 540 et 550 m d'altitude. Quatre récoltes : les 8 janvier 2014 (GT 14015), 22 janvier 2014 (GT 14016* = CFMR 57981, et GT 14017), 4 mai 2015 (GT 15038*; GT 15039) et 14 décembre 2016 (GT 16019* = CFMR 57983).

Les dates d'apparition de ce champignon sembleraient donc traduire son appétence marquée pour la période hivernale.

3. Isotype de *P. fibuligera* : Inde, Himachal Pradesh, Mahasu, Khadralla, *in ligno Cedri deodarae*, 10 octobre 1967, S. S. Rattan 5341 (TENN 38678).

DISCUSSION

Singularité de *Crustoderma fibuligerum*

Défini à l'origine pour accueillir le seul *Corticium dryinum* Berk. et M. A. Curtis, le genre *Crustoderma* Parmasto, longtemps monotypique (PARMASTO, 1968), s'est successivement enrichi, directement ou par reclassement d'espèces originellement décrites dans d'autres genres (*Corticium*, *Peniophora*, *Hyphoderma*, *Gloeocystidium*), pour atteindre actuellement 19 espèces et une variété (INDEX FUNGORUM, 2018). Provoquant une pourriture brune du bois de leur hôte, les représentants de ce genre se caractérisent entre autres par la densité de leur structure sous-hyméniale, ce qui les distingue, en particulier, des espèces de leur voisin morphologiquement le plus proche, l'ancien genre *Hyphoderma* s. lat., considéré à présent comme hétérogène car polyphylétique (LARSSON, 2007). À ce sujet, il faut noter que *Peniophora fibuligera* a transité lui aussi par ce dernier

genre (HJORTSTAM, 1995) avant d'être reclassé dans le genre *Crustoderma* par DUHEM (2009), toujours sur des bases morphologiques.

En ce qui concerne la réaction remarquable produite par le réactif de Melzer sur les récoltes françaises de *C. fibuligerum*, il est très probable qu'elle dépende de l'ancienneté du matériel en cause : très spectaculaire sur le frais, elle pourrait progressivement s'atténuer et finir par disparaître sur les vieux échantillons d'herbier. Cette hypothèse s'est d'ailleurs confirmée sur notre matériel personnel le plus ancien (GT 14014), datant de deux ans, où cet effet coloré est déjà nettement plus réduit. Dans le même ordre d'idée, BOIDIN et coll. (1997) avaient évoqué un phénomène similaire concernant cette fois-ci la réaction sulfo-aldéhydique des gliocystides chez les *Glaecystidiellaceae*. Selon ces auteurs, les substances concernées dans ce cas sont des esters très instables et volatils, et la réaction en question, qu'elle soit positive ou non, n'est significative que sur des spécimens frais ou récemment mis en herbier. Dans le cas de *Crustoderma fibuligerum*, la substance en cause (sans doute des polysaccharides amyloïdes) pourrait, de la même manière, se modifier chimiquement avec le temps ou pendant la dessiccation du matériel.

En conséquence, il convient d'introduire ce *C. fibuligerum* dans la clé du genre *Crustoderma* établie par NAKASONE (1984, 1985), ce que nous faisons ci-après.

Par ailleurs, il convient de noter que *Phlebia singularisa* Dhingra est peut-être conspécifique de *C. fibuligerum*. Cette espèce, décrite et connue d'une seule récolte faite au Bhoutan sur du bois de gymnosperme en décomposition, est similaire à *C. fibuligerum* dans toutes ses caractéristiques morphologiques, à l'exception de ses spores qui sont légèrement plus larges ($4,5-6 \times 2-3,5 \mu\text{m}$). À son sujet, DHINGRA (2005) note opportunément la proximité de *P. singularisa* et de *P. cornea* (Bourdot et Galzin) Parmasto qui est actuellement inclus dans le genre *Crustoderma*.

Comparaisons phylogénétiques

L'analyse phylogénétique réalisée sur les séquences ITS (fig. 3) confirme la conspécificité des quatre séquences générées (100 % de similarité sur les parties communes). Il n'existe aucune séquence similaire dans les bases de séquences consultées ; l'espèce la plus proche sur la base de l'ITS est identifiée « *Crustoderma corneum* », semblable à 93,2 % (comparaison par paire sur un alignement de 601 positions communes), ce qui exclut l'hypothèse d'une conspécificité des deux taxons, envisagée généralement à partir de 97 % de similarité sur l'ITS. Sur le plan morphologique, *C. corneum* est d'ailleurs très semblable à *C. fibuligerum* par sa consistance entièrement cornée (hyphes gélinifiées) et l'ensemble de ses caractères, à l'exception des spores, nettement plus longues ($9-12 \times 5-6 \mu\text{m}$), et des basides, également deux fois plus grandes ($40-60 \times 6-9 \mu\text{m}$) chez *C. corneum*.

genre (HJORTSTAM, 1995) avant d'être reclassé dans le genre *Crustoderma* par DUHEM (2009), toujours sur des bases morphologiques.

En ce qui concerne la réaction remarquable produite par le réactif de Melzer sur les récoltes françaises de *C. fibuligerum*, il est très probable qu'elle dépende de l'ancienneté du matériel en cause : très spectaculaire sur le frais, elle pourrait progressivement s'atténuer et finir par disparaître sur les vieux échantillons d'herbier. Cette hypothèse s'est d'ailleurs confirmée sur notre matériel personnel le plus ancien (GT 14014), datant de deux ans, où cet effet coloré est déjà nettement plus réduit. Dans le même ordre d'idée, BOIDIN et coll. (1997) avaient évoqué un phénomène similaire concernant cette fois-ci la réaction sulfo-aldéhydique des gliocystides chez les *Glæocystidiellaceae*. Selon ces auteurs, les substances concernées dans ce cas sont des esters très instables et volatils, et la réaction en question, qu'elle soit positive ou non, n'est significative que sur des spécimens frais ou récemment mis en herbier. Dans le cas de *Crustoderma fibuligerum*, la substance en cause (sans doute des polysaccharides amyloïdes) pourrait, de la même manière, se modifier chimiquement avec le temps ou pendant la dessiccation du matériel.

En conséquence, il convient d'introduire ce *C. fibuligerum* dans la clé du genre *Crustoderma* établie par NAKASONE (1984, 1985), ce que nous faisons ci-après.

Par ailleurs, il convient de noter que *Phlebia singularisa* Dhingra est peut-être conspécifique de *C. fibuligerum*. Cette espèce, décrite et connue d'une seule récolte faite au Bhoutan sur du bois de gymnosperme en décomposition, est similaire à *C. fibuligerum* dans toutes ses caractéristiques morphologiques, à l'exception de ses spores qui sont légèrement plus larges ($4,5-6 \times 2-3,5 \mu\text{m}$). À son sujet, DHINGRA (2005) note opportunément la proximité de *P. singularisa* et de *P. cornea* (Bourdot et Galzin) Parmasto qui est actuellement inclus dans le genre *Crustoderma*.

Comparaisons phylogénétiques

L'analyse phylogénétique réalisée sur les séquences ITS (fig. 3) confirme la conspécificité des quatre séquences générées (100 % de similarité sur les parties communes). Il n'existe aucune séquence similaire dans les bases de séquences consultées ; l'espèce la plus proche sur la base de l'ITS est identifiée « *Crustoderma corneum* », semblable à 93,2 % (comparaison par paire sur un alignement de 601 positions communes), ce qui exclut l'hypothèse d'une conspécificité des deux taxons, envisagée généralement à partir de 97 % de similarité sur l'ITS. Sur le plan morphologique, *C. corneum* est d'ailleurs très semblable à *C. fibuligerum* par sa consistance entièrement cornée (hyphes gélifiées) et l'ensemble de ses caractères, à l'exception des spores, nettement plus longues ($9-12 \times 5-6 \mu\text{m}$), et des basides, également deux fois plus grandes ($40-60 \times 6-9 \mu\text{m}$) chez *C. corneum*.

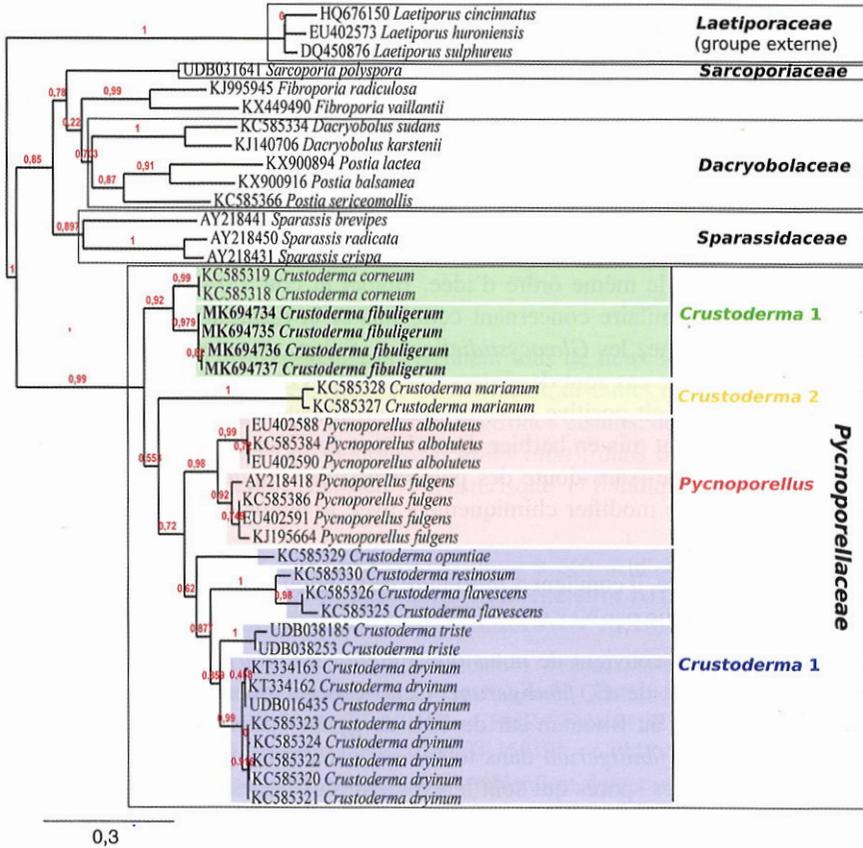


Fig. 3. — Reconstruction phylogénétique en maximum de vraisemblance (ML) de la région ITS de l'ADN ribosomal représentant la famille des Pycnoporellaceae, ainsi que les genres *Laetiporus* (*Laetiporaceae*, groupe externe), *Oligoporus* (*Dacryobolaceae*), *Sparassis* (*Sparassidaceae*), *Fibroporia* et *Sarcoporia* (*Sarcoporiaceae*), sélectionnés d'après JUSTO et coll. (2017).

L'ensemble constitué par *C. corneum* et *C. fibuligerum* forme un sous-clade bien soutenu (fig. 3) au sein d'un clade regroupant l'ensemble des séquences ITS disponibles sur le genre *Crustoderma* (*C. resinosum*, *C. dryinum*, *C. flavescens*, *C. marianum*, *C. opuntiae*, *C. triste*), ainsi que deux espèces du genre polyporoïde *Pycnoporellus* (*P. alboluteus* et *P. fulgens*). La position respective de ces quatre lignées distinguées sur la figure 3 est mal soutenue statistiquement, mais l'analyse n'exclut pas que la position des *Pycnoporellus* rende paraphylétique le genre *Crustoderma* dans sa définition actuelle, lequel serait alors sectionné en trois clades :

1 : le clade principal incluant l'espèce-type *C. dryinum* ainsi que *C. flavescens*, *C. opuntiae*, *C. resinosum* et *C. triste*, tous bien caractérisés moléculairement (on note que

C. dryinum est divisé en deux sous-clades méritant une révision plus fine du taxon) ;

2 : *C. marianum*, nettement distingué des autres *Crustoderma* ;

3 : *Crustoderma corneum* et *C. fibuligerum*.

Si ces résultats étaient confirmés, ils impliqueraient soit l'inclusion du genre *Crustoderma* Parmasto (1968) dans le genre *Pycnoporellus* Murrill (1905, prioritaire), soit la ségrégation de *Crustoderma corneum* et *C. fibuligerum* dans un nouveau genre, la position de *C. marianum* restant incertaine.

Dans l'état actuel de nos connaissances, concernant ces espèces, nous ne trouvons pas d'interprétation morphologique, microscopique, biogéographique ou écologique du paraphylétisme des *Crustoderma* et nous nous limiterons ici à signaler cette éventualité dans l'attente d'arguments décisifs.

Les résultats présentés ici confirment les analyses et les conclusions publiées par ORTIZ-SANTANA et coll. (2013) qui situent les *Crustoderma*, *Pycnoporellus* et *Wolfiporia cocos* (sans séquence ITS disponible à ce jour) au sein de la famille des Sparassidaceae Herter, tout en constatant que ces trois genres formaient un clade fortement soutenu, distinct du clade frère incluant les genres *Laetiporus* et *Sparassis*. JUSTO et coll. (2017) contestent cette analyse en indiquant le faible soutien statistique du positionnement de la famille des Sparassidaceae (réduite au seul genre *Sparassis*), qu'ils présentent accompagné d'espèces phylogénétiquement isolées, précisément représentées par les genres *Crustoderma*, *Pycnoporellus*, et, plus isolé encore, *Sarcoporia polyspora*, tandis que *Wolfiporia cocos* se trouve rapproché des *Laetiporus* (Laetiporaceae), à bonne distance des précédents.

Nous confirmons ici ces résultats obtenus par nos prédécesseurs et affinés par nos propres analyses, résultats qui nous conduisent à adopter ici la famille des Pycnoporellaceae proposée par AUDET (2018a) pour classer les deux genres *Crustoderma* et *Pycnoporellus*, ainsi que celle des Sarcoporiaceae Audet (AUDET, 2018b) pour le genre unique et monospécifique *Sarcoporia* (synonyme *Parmastomyces*).

Note complémentaire sur *Crustoderma triste*

L'occasion nous est donnée de présenter ici, en quelques images (planche I, F ; fig. 2, A à D), une récolte lorraine (GT 16002) de son congénère *Crustoderma triste* (Litsch. et S. Lundell) Duhem effectuée à Aumetz (département de la Moselle, France), au lieu-dit Fond de Kahler, à l'altitude de 380 m, le 7 avril 2016, sur un tronc décortiqué de *Picea abies* pourrissant au sol. À ce propos, il peut être intéressant de signaler la forte odeur, plutôt agréable, émanant de ce spécimen sur le frais, ce détail olfactif ne figurant dans aucune des descriptions de ce champignon. Pour de plus amples renseignements concernant cette rare espèce, voir DUHEM (2009). La récolte n'a malheureusement pas pu être séquencée ; les séquences présentées sur la fig. 3 proviennent de récoltes scandinaves récentes déposées dans la banque de données UNITE.

Clé actualisée des espèces de *Crustoderma*
(d'après GILBERTSON & NAKASONE, 2003)

1	Sur conifères	2
1*	Sur feuillus	10
2 (1)	Un seul type de cystides	3
2*	Deux types de cystides et d'hyphidies ; spores 7-9,5 × 4-5 µm ; Amérique du Nord	<i>C. testatum</i> (H. S. Dearden) Nakasone
3 (2)	Spores de largeur inférieure à 3 µm. Basides petites, 19-30 × 4,5-5,5 µm	4
3*	Spores de largeur supérieure à 3 µm	5
4 (3)	Spores 7-8 × 2,5-3 µm ; Louisiane (États-Unis), sur <i>Pinus</i> sp.	<i>C. nakasoneae</i> Gilb. et M. Blackwell
4*	Spores 4,2-5,8 × 2-2,8 µm ; Inde, Europe, sur conifères (<i>Cedrus deodara</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i>) ..	<i>C. fibuligerum</i> (K. S. Thind et S. S. Rattan) Duhem
5 (3*)	Basidiome crème, jaune, brun ou gris.	6
5*	Basidiome blanc ; spores 7-9 × (3,5) 4-4,5 µm ; cystides à paroi mince ; Espagne, sur <i>Juniperus sabina</i>	<i>C. sabinicum</i> (Manjón et G. Moreno) Nakasone
6 (5)	Basidiome crème, brun ou gris.	7
6*	Basidiome jaune à orange ; spores 7-8 (9) × (2,5) 3-4 (4,5) µm ; Europe, États-Unis.	<i>C. dryinum</i> (Berk. et M. A. Curtis) Parmasto
7 (6)	Spores petites, 6-8 × 4-5 µm ; basidiome gris ; cystides dépassant 100 × 7-12 µm ; Europe, Canada.	<i>C. longicystidiatum</i> (Litsch.) Nakasone
7*	Pas comme ci-dessus.	8
8 (7*)	Cystides 80-130 × 5-9 µm ; spores 8-12 × 4-5,5 µm ; sur <i>Pinus</i> ; Europe, États-Unis, Canada.	<i>C. corneum</i> (Bourdot et Galz.) Nakasone
8*	Cystides typiquement larges de plus de 8-16 µm.	9
9 (8*)	Basides longues de 30-40 µm ; spores 9-12 (13) × 5,5-6,5 (7) µm ; États-Unis.	<i>C. marianum</i> Nakasone
9*	Basides longues de 40-80 µm ; spores 8-12 × 4,5-6 µm ; États-Unis, Canada.	<i>C. resinsum</i> (H. S. Jacks. et Dearden) Nakasone
10 (1*)	Basides longues, la plupart au-delà de 45 µm.	11
10*	Basides plus courtes, généralement de moins de 45 µm.	13
11 (10)	Basidiome jaune ; spores 7-8 (9) × (2,5) 3-4 (4,5) µm ; Europe, États-Unis.....	<i>C. dryinum</i>

- 11* Basidiome gris ou plus ou moins brun ; spores larges de 5–8 μm 12
- 12 (11*) Hyphidies présentes ; basidiome gris ; spores 8–9 \times (5) 6–6,5 (7) μm ; États-Unis (Caroline du Nord), sur *Castanea* sp. *C. carolinense* Nakasone
- 12* Hyphidies absentes ; basidiome brun jaunâtre sombre à brun rosâtre ; spores 7–9 (10,5) \times (6) 6,5–7 (8) μm ; est des États-Unis, Panama.
..... *C. flavescens* Nakasone et Gilb.
- 13 (10*) spores jusqu'à 10–15 μm de long. 14
- 13* spores ne dépassant pas 10 μm de long. 15
- 14 (13) spores (9) 10–12 (13) \times 5,5–6,5 (7) μm ; États-Unis (Maryland).
..... *C. marianum*
- 14* spores 11–13 (15,3) \times 4,5–5,5 μm ; Australie, Nouvelle-Zélande.
..... *C. patricium* (G. Cunn.) Nakasone
- 15 (13*) Basidiome gris ou brun. 16
- 15* Basidiome crème, jaune ou tan. 17
- 16 (15) Hyménophore tuberculeux, brun orangé foncé, noir en séchant ; cystides à paroi mince ; spores 4,5–5,5 \times 2,5–3 μm ; Hawaï.
..... *C. fuscatum* Gilb. et Nakasone
- 16* Hyménophore lisse, gris ; cystides à paroi épaissie çà et là ; spores 7–8 (11) \times 4–5 μm ; États-Unis (sud de l'Arizona), sur *Opuntia* sp.
..... *C. opuntiae* Nakasone et Gilb.
- 17 (15*) Basidiome jaune ; spores 7–8 (9) \times (2,5) 3–4 (4,5) μm ; largement répandu en Europe et aux États-Unis. *C. dryinum*
- 17* Basidiome crème pâle à tan ; spores 5,5–9 \times 2,5–3 μm 18
- 18 (17*) Cystides à paroi épaissie, longues jusqu'à 320 μm ; île de la Réunion.
..... *C. borbonicum* Boidin et Gilles
- 18* Cystides à paroi mince, longues de 40–150 μm ; Hawaï. 19
- 19 (18*) Cystides longues de 80–150 μm *C. gigacystidium* Gilb. et Hemmes
- 19* Cystides longues de 40–50 μm
..... *C. vulcanense* (Gilb. et Adask.) Gilb. et Nakasone

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements à K. Draeger (Université du Wisconsin, États-Unis) pour le séquençage des spécimens de *C. fibuligerum* et à Jean-Michel Bellanger (CEFE-CNRS, Montpellier) pour les essais de séquençage de *C. triste* dans le cadre du programme MycoSeq (CEFE, Société mycologique de France, 2018).

BIBLIOGRAPHIE

- ANISIMOVA, M., & O. GASCUEL. 2006. — Approximate likelihood-ratio test for branches: A fast, accurate, and powerful alternative. *Syst. Biol.*, 55, p. 539-552.
- ANISIMOVA, M., M. GIL, J.-F. DUFAYARD, C. DESSIMOZ & O. GASCUEL. 2011. — Survey of branch support methods demonstrates accuracy, power, and robustness of fast likelihood-based approximation schemes. *Syst. Biol.*, 60 (5), p. 685-699.
- AUDET, S. 2018a. — Mushrooms mycological novelties, 16, p. 1-6.
- AUDET, S. 2018b. — Mushrooms mycological novelties, 18, p. 1-6.
- BOIDIN, J., G. GILLES & P. LANQUETIN. 1997. — Le genre *Gloeocystidiellum sensu lato* (Basidiomycotina). *Bull. Soc. mycol. France*, 113 (1), p. 1-80.
- DEREEPER, A., V. GUIGNON, G. BLANC, S. AUDIC, S. BUFFET, F. CHEVENET, J.-F. DUFAYARD, S. GUINDON, V. LEFORT, M. LESCOT, J.-M. CLAVERIE & O. GASCUEL. 2008. — Phylogeny. fr: robust phylogenetic analysis for the nonspecialist. *Nucl. Acids Res., suppl.* (2001), 36, p. W465-W469.
- DHINGRA, G. S. 2005. — Genus *Phlebia* Fr. in the Eastern Himalaya. *J. Indian Bot. Soc.*, 84, p. 111-117.
- DUHEM, B. 2009 (publ. 2010). — *Crustoderma triste*, un corticié peu connu. *Bull. Soc. mycol. France*, 125 (3-4), p. 169-182.
- GARCIA-SANDOVAL, R., Z. WANG, M. BINDER & D. S. HIBBETT. 2011. — Molecular phylogenetics of the Gloeophyllales and relative ages of clades of Agaricomycotina producing a brown rot. *Mycologia*, 103 (3), p. 510-524.
- GARDES, M., & T. D. BRUNS. 1993. — ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.*, 2 (2), p. 113-118.
- GILBERTSON, R. L., & K. K. NAKASONE. 2003. — New taxa of Hawaiian corticioid fungi are described with keys to *Crustoderma*, *Radulomyces* and *Scopuloides*. *Mycologia*, 95 (3), p. 467-473.
- HAN, M.-L., Y. Y. CHEN, L.-L. SHEN, J. SONG, J. VLASÁK, Y.-C. DAI & B.-K. CUI. 2016. — Taxonomy and phylogeny of the brown-rot fungi: *Fomitopsis* and its related genera. *Fungal Div.*, 80, p. 343-373.
- HENRIOT, A., & J.-L. CHEYPE. 2017. — Piximètre : la mesure de dimensions sur images. Version 5.9 – novembre 2017. Accessible sur l'internet à l'adresse : <http://ach.log.free.fr/Piximetre>
- HIJORTSTAM K. 1995. — Two new genera and some new combinations of corticioid fungi (Basidiomycotina, Aphylophorales) from tropical and subtropical areas. *Mycotaxon*, 54, p. 183-193.
- INDEX FUNGORUM. 2018. — *Index Fungorum*. Accessible sur Internet (mise à jour permanente) : www.indexfungorum.org
- JUSTO, A., O. MIETTINEN, D. FLOUDAS, B. ORTIZ-SANTANA, E. SJÖKVIST, D. LINDNER, K. K. NAKASONE, T. NIEMELÄ, K.-H. LARSSON, L. RYVARDEN & D. S. HIBBETT. 2017. — A revised family-level classification of the Polyporales (Basidiomycota). *Fungal Biol.*, 121 (9), p. 798-824.

- LARSSON, K.-H. 2007. — Molecular phylogeny of *Hyphoderma* and the reinstatement of *Peniophorella*. *Mycol. Res.*, 111, p. 186-195.
- LINDNER, D. L., & M. T. BANIK. 2008 — Phylogeny of *Laetiporus* and other brown rot polypore genera in North America. *Mycologia*, 100 (3), p. 417-430.
- NAKASONE, K. K. 1984. — Taxonomy of *Crustoderma* (Aphyllophorales, Corticiaceae). *Mycologia*, 76 (1), p. 40-50.
- NAKASONE, K. K. 1985. — Additional species of *Crustoderma*. *Mycotaxon*, 22 (1), p. 415-418.
- ORTIZ-SANTANA, B., D. L. LINDNER, O. MIETTINEN, A. JUSTO & D. S. HIBBETT. 2013. — A phylogenetic overview of the *Antrodia* clade (Basidiomycota, Polyporales). *Mycologia*, 105 (6), p. 1391-1411.
- PARMASTO, E. 1968. — *Conspectus systematis Corticiacearum*. Tartu, 261 p.
- THIND, K. S., & S. S. RATTAN. 1973. — The Thelephoraceae of India — X. *Mycologia*, 65 (6), p. 1250-1258.
- ZWICKL, D. J. 2006. — Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Thèse de doctorat, Austin, Université du Texas, i-x, 115 p.
-