

Zeitschrift: Mycologia Helvetica
Herausgeber: Swiss Mycological Society
Band: 2 (1986-1987)
Heft: 3

Artikel: Taxonomie et nomenclature des Diatrypacées à asques octosporés
Autor: Rappaz, François
Kapitel: Biologie, morphologie et caractères taxonomiques
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1036426>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 28.03.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

genres octosporés (dont les asques ne contiennent que huit ascospores). Cette limite, si elle n'offre pas la certitude d'être naturelle, a l'avantage d'être claire.

Bien qu'il s'ouvre par un chapitre consacré à la biologie et de la morphologie des Diatrypacées octosporées, l'essentiel du travail présent est constitué par une étude nomenclaturale et taxonomique des genres et des espèces.

Le premier objectif de cette étude est de permettre une interprétation stable des noms qui ont été proposés pour des Diatrypacées octosporées. Ayant suivi au plus près le Code International de Nomenclature Botanique, j'espère avoir fourni une base solide, sans laquelle une taxonomie sérieuse ne saurait être construite. Toutefois, les délimitations des genres et des espèces devraient être considérées comme des hypothèses de travail. Que ces hypothèses se révèlent parfois fondées, mais qu'aussi, elles suscitent une recherche fructueuse et fournissent un matériau utile à la construction de la taxonomie des Diatrypacées, et le but de ce travail aura été pleinement atteint.

BIOLOGIE, MORPHOLOGIE ET CARACTERES TAXONOMIQUES

Depuis la germination d'une ascospore jusqu'à la formation des asques, les facteurs qui orientent le développement des Diatrypacées sont peu connus et c'est principalement sur l'étape ultime du cycle, visible et persistante, que la taxonomie de ces champignons est construite.

C'est pourtant le long d'un fil hypothétique entre ces deux stades que s'articule la discussion qui va suivre: les relations avec la plante-hôte seront examinées tout d'abord. La morphologie du stroma, le rôle du substrat, le développement des périthèces, des asques et des ascospores, seront ensuite pris en considération. J'aborderai enfin la morphologie des conidiomata, la conidiogenèse et le rôle des conidies, pour terminer avec les perspectives nouvelles en taxonomie apportées par les cultures, qui termineront ce chapitre.

Glawe et Rogers (1984) donnent un bon résumé des connaissances actuelles de la biologie et de la morphologie des Diatrypacées, ainsi que des caractères taxonomiques qu'offrent ces deux domaines.

1 Relations avec la plante-hôte

Les stromata de Diatrypacées se développent sur les Angiospermes. Les descriptions dans lesquelles une Gymnosperme était mentionnée comme substrat se sont révélées incorrectes lorsque cette détermination a pu être vérifiée. Carroll et al. (1977) ont cependant mis en évidence la présence d'une anamorphe de Diatrypacées (*Libertella sp.*) comme endophyte de pétioles d'aiguilles de *Picea abies* (sous *P. excelsa*).

Certains taxa sont liés à une espèce particulière. Par exemple *Eutypa maura* à *Acer pseudoplatanus* ou *Eutypella quaternata* à *Fagus sylvatica*. Cette spécificité n'est parfois qu'apparente, le champignon étant très fréquent sur un substrat et très rare sur d'autres. Ainsi *Diatrype disciformis*, en Europe presque toujours sur *F. sylvatica* se trouve parfois aussi sur *Crataegus* et *A. pseudoplatanus*. Ce *Diatrype*, certainement beaucoup plus rare aux USA -Ellis et Everhart (1892) doutent même de son existence en Amérique du Nord- est cependant mentionné par Glawe et Rogers (1984) sur *Lithocarpus densiflorus* (*Fagaceae*) dans le sud de l'Oregon.

D. decorticata et *D. stigma* sont très fréquents sur *Fagus sylvatica* et les espèces du complexe *Quercus robur-petrea-pubescens* respectivement, et se développent sur ces substrats en s'excluant mutuellement. Cependant, sur les Rosacées (*Pyrus*, *Prunus*, *Crataegus*) ou les Salicacées, les deux espèces peuvent cohabiter; elles y sont d'ailleurs beaucoup plus fréquentes que ne l'est *D. disciformis* sur *Acer* ou *Crataegus*.

En Europe, *D. bullata* se développe sur *Salix*, une plante-hôte à laquelle il est associé par De Candolle (1815) déjà, mais Tulasne (1863), Nitschke (1867) et Berlese (1902) le mentionnent aussi sur *Populus* (une Salicacée également). Pour le continent Nord-Américain (état de Washington), *D. bullata* n'est associé à aucun substrat particulier par Glawe et Rogers (1984) qui citent simultanément *Acer*, *Alnus* et *Salix*. Dearness et House (1940) le récoltent aussi sur *Carpinus caroliniana*. Des changements d'affinités pour un substrat, liés à la répartition géographique, sont également connus dans d'autres familles, par exemple avec *Daldinia concentrica* ou *Fomes fomentarius* (Whalley, 1986).

Enfin, des espèces comme *E. lata* ou *D. flavovirens* fructifient sur de nombreuses Angiospermes, dans les deux continents.

Si ces observations devraient faciliter notre compréhension de l'évolution et de la taxonomie de ces espèces, leur exactitude est cependant subordonnée à un concept spécifique constant d'un auteur à l'autre, ce qui, dans l'état de nos connaissances, ne peut être considéré comme une certitude!

Plusieurs espèces ont été suspectées de parasitisme: ainsi *Diatrype disciformis* (Rhuland, 1900), des taxa proches de *Eutypella scoparia* (Moreau et Moreau, 1950; Chevaugnon, 1956), *El. parasitica* (Davidson et Lorenz, 1938), *Eutypa maura* (Moreau et Moreau, 1954; sous *E. acharii*), *Cryptosphaeria populina* (Hinds, 1981; ici sous *C. lignyota*). Mais c'est surtout les effets pathogènes de *E. lata* (sous *E. armeniaca*) qui ont été étudiés. De façon disséminée et sous différents noms d'abord, en Europe, où van Hall (1903) puis Brooks et Bartlett (1910) montrent qu'un Deutéromycète qu'ils attribuent à *Cytosporina ribis* provoque le dépérissement d'espèces du genre *Ribes*. Plus tard, Barthelet (1938) associe à cette maladie une Diatrypacée qu'il détermine comme *E. lata* var. *ribis* (ici sous *E. lata*). Barthelet considère que *Cytosporina ribis* (qu'il classe à tort dans le genre *Phomopsis*) en est l'anamorphe. Ensuite en Australie, où Carter (1957) décrit avec Hansford *Eutypa armeniaca* (ici sous *E. lata*), et prouve que cette espèce est la téléomorphe d'un champignon provoquant un dessèchement des branches de *Prunus armeniaca*. L'anamorphe de cet

Eutypa avait été étudiée par Samuel (1933) qui l'avait isolée des tissus malades et attribuée au genre *Cytosporina*. Adam (1938) puis Adam et al. (1952) avaient ensuite montré que ce champignon était bien responsable de ce dessèchement. Cette maladie a ultérieurement été identifiée aux USA, en Europe et en Afrique du Sud notamment. De nombreux travaux ont établi qu'elle atteignait non seulement *P. armeniaca* ou *Ribes* mais plusieurs autres espèces, en particulier *Vitis* (voir Carter et al., 1983). Carter et al. (1985) ont observé des variations de virulence avec des isollements obtenus à partir d'un même stroma. Des inoculations effectuées pendant cette étude (Rappaz, 1987) montraient un phénomène similaire. Le pouvoir pathogène se révélant être un caractère variable suivant les souches, la délimitation de *E. armeniacae* basée sur ce critère principalement, telle qu'elle est envisagée par Glawe et al. (1982), est inadéquate.

2 Morphologie du stroma

2.1 Ectostroma

L.-R. et C. Tulasne (1863) observent que les jeunes stromata de *Diatrype disciformis* sont recouverts d'une couche jaunâtre, parenchymateuse, qui sèche lorsque le périderme est déchiré. Cette couche est située au-dessus du disque. Elle s'en sépare et expose les ostioles. Füsting (1867 a) la retrouve chez *D. stigma* (sous *Stictosphaeria hoffmannii*) et la nomme "épistroma". Il la décrit comme une prolifération d'hyphes orientées verticalement qui soulèvent et percent le périderme et dans laquelle se forment des conidies, alors que la partie centrale de l'épistroma se nécrose. Füsting nomme "hypostroma" la partie du stroma dans laquelle se forment les périthèces, qui est donc située sous l'épistroma. Il observe des formations similaires avec *D. bullata* et *D. disciformis* (Füsting, 1867 b). Ruhland (1900) précise le rôle et le développement de ce qu'il renomme ectostroma (épistroma) et entostroma (hypostroma), terminologie encore utilisée.

L'ectostroma (Pl. 7D-E) participe à la formation des stromata de *D. stigma*, *D. decorticata* ou *D. disciformis* (pl. 7E) en décollant le périderme du parenchyme sous-jacent. Il se nécrose et disparaît ensuite. Le périderme se rompt et expose le disque. L'ectostroma intervient également chez certaines espèces du genre *Eutypa*: *E. lejoplaca*, qui montre dans le bois un aspect "eutypoïde" typique, n'est jamais recouvert du périderme lorsqu'il colonise l'écorce où des coupes de jeunes stromata (Pl. 7D) révèlent une couche d'origine exclusivement fongique formant une surface continue sous le périderme. Füsting (1867 c) décrit également un ectostroma chez *E. lata* et *E. flavovirens* (ici attribué à *Diatrype*) alors que Ruhland (1900) considère ces deux espèces comme dépourvues d'ectostroma. Avec *Eutypella quaternata* (sous *Quaternaria persoonii*), Füsting (1867 c) décrit un ectostroma réduit, limité au point d'émergence des ostioles. La marge de ces pustules ectostromatiques forme des conidies, le centre se nécrosant, comme chez *D. disciformis*. Ruhland (1900) observe également les deux

types de stroma avec *El. alnifraga* (ici sous *El. cerviculata*) et *El. sorbi*. Chez *Cryptosphaeria eunomia*, Füsting (1867 c) n'observe pas d'ectostroma, conclusion confirmée par Wehmeyer (1926 a). Pour *C. lignyota* (sous *C. populina*), ce dernier décrit une fine couche fongique compacte, qui se forme sous le périderme et se nécrose ensuite.

Il est probable que, dans certains cas, la formation de l'ectostroma soit déterminée par les conditions physiques du substrat, notamment l'humidité et la résistance du périderme. En effet, Wehmeyer (1923, 1925, 1926a) compare différents stades de développement observés sur des récoltes et sur des isoléments de ces récoltes cultivés sur des branches stérilisées. Il constate que l'aspect et la ressemblance des cultures avec le matériel récolté sont déterminés par leur taux d'humidité: une forte humidité entraîne un grand développement d'hyphes superficielles, ou parfois des proliférations locales qui percent le périderme, même avec *Cryptosphaeria eunomia*, pourtant dépourvu d'ectostroma dans des conditions normales.

L'ectostroma n'est observable que sur du matériel immature, et n'est donc guère utilisable comme caractère taxonomique avec des collections d'herbier. Dans le genre *Diatrype*, il permet cependant de caractériser *D. virescens* ou *D. tremellophora*. De plus, aucune étude morphologique récente n'a été faite de l'ectostroma, ni pour différentes espèces de Diatrypacées, ni en comparant ces espèces avec des Xylariacées, également diplostromatiques. Pour toutes ces raisons, je n'ai pas utilisé la morphologie de l'ectostroma à des fins taxonomiques.

2.2 Entostroma

L'entostroma détermine la forme et l'étendue des pustules dans lesquelles se forment les périthèces et a fourni des caractères largement utilisés dans la taxonomie des Diatrypacées (Höhnelt, 1918 a; Schrantz, 1960; Tiffany et Gilman, 1965; Glawe et Rogers, 1984), qui interviennent également dans la taxonomie présentée ici (Fig. 27).

Croxall (1950) a cependant montré que sous certaines conditions, ces caractères étaient susceptibles de varier fortement: avec différents isoléments qu'il rapporte à *Diatrypella favacea*, il inocule des branches stérilisées qui sont ensuite remises sur le terrain. Il observe qu'une souche isolée de *Betula* présente des stromata d'aspects différents selon qu'elle est inoculée sur des branches de *Corylus*, *Alnus* ou *Fagus*. Ces stromata, pustuleux, matures en 7-12 mois, sont identiques à ceux qui se développent naturellement sur ces plantes-hôtes. Il obtient également des stromata étendus, matures après 6-8 mois, similaires à ceux présentés par les espèces du genre *Cryptovalsa*, qui se développent sur la face inférieure des branches inoculées, en contact avec le sol et donc plus humide que la face supérieure. Croxall interprète cette observation en supposant que l'aspect étendu est dû à un développement plus rapide du mycélium favorisé par l'humidité élevée. Les conditions non stériles de la dernière phase (à

l'extérieur] de ces expériences rendent possible le développement d'autres espèces: c'est pourquoi Croxall utilise des branches témoins, stérilisées mais non inoculées, également placées à l'extérieur. Il constate alors qu'aucune espèce proche de celles qui sont utilisées ne s'y développe pendant les essais.

Ces expériences troublantes n'ont pas été répétées et les conclusions taxonomiques qui en découlent n'ont pas été acceptées par Glawe et Rogers (1984). Il faut en effet se montrer prudent quant à leur généralisation. L'expérience montre au contraire que dans certains groupes taxonomiques, la morphologie de l'entostroma peut contribuer grandement à la reconnaissance des espèces.

Les caractères entostromatiques suivants ont été utilisés dans le présent travail. La terminologie est adaptée de celle de Wehmeyer (1926 b):

- Etendue, contour et dimension des pustules entostromatiques.
- Emergence par rapport au substrat et forme (en coupe) dans le cas de stromata pustuleux.
- Confluence (de stromata pustuleux).
- Disque: aspect et couleur en surface, épaisseur, disposition et forme des fissures. La fissuration et l'aspect de la surface stromatique permettent souvent de distinguer *Diatrype stigma* et *D. decorticata*. Ces différences ne dépendent pas du substrat puisqu'elles ont pu être vérifiées sur des spécimens se développant côte-à-côte sur une même plante-hôte.
- Nécroses du substrat entre les stromata et au bord de l'aire fructifère. Certaines espèces exclusivement corticales, comme *D. stigma* (Fig. 30B), *El. quaternata* (Fig. 33C) ou *C. eunomia* (Fig. 28D), montrent une zone nécrosée ventrale qui longe la limite bois-parenchyme cortical et qui est interrompue par des prolongements de l'entostroma vers le bois. Chez ces espèces, cette zone est constante et se forme rapidement au cours du développement. Bien que de configuration différente, la limite nécrosée visible chez *D. disciformis* (Fig. 31A) est analogue. Les espèces voisines de *El. leprosa* (Fig. 32A-B) ou *El. juglandicola* montrent une aire fructifère limitée par une zone nécrosée nette, alors qu'entre les pustules, cette zone n'apparaît généralement que si les pustules sont espacées. La présence de cette limite nécrosée varie chez les espèces qui fructifient à la fois dans le bois et dans l'écorce, par exemple dans le genre *Eutypa*.
- Développement entostromatique; selon les espèces, constamment absent (*E. lata*, Fig. 28C), toujours présent (*D. disciformis* Fig. 31A), ou variable (*El. leprosa*, Fig. 32A-B), mais dans ce cas, les périthèces sont au moins entourés par une fine couche entostromatique.
- Couleur de l'entostroma. Remarquable par exemple chez *D. flavovirens*, *D. enteroxantha* ou *D. chlorosarca*. L'entostroma, lorsqu'il est coloré, ne l'est parfois que partiellement, par exemple juste sous le disque ou en dessous des périthèces. Mais les espèces qui montrent cette particularité sont peu connues, et il est possible que ce caractère puisse varier d'une collection à l'autre, comme cela a été constaté entre

différentes collections réunies sous *D. chlorosarca*. Cette coloration de l'entostroma se retrouve parfois en culture dans le mycélium aérien. Ainsi deux récoltes d'une espèce similaire à l'illustration que donne Berlese (1902) de *Diatrypella pauper* (LAU: 528, 531) présentaient une coloration vert-jaune bien visible sous un disque épais. Le mycélium aérien montrait en culture des taches d'une même coloration. *E. petrakii* est aussi une espèce où le mycélium donne parfois au bois ou au parenchyme cortical une coloration jaune. Les périthèces morts sont également remplis par du mycélium de cette couleur, probablement à la suite de la germination des ascospores. En culture, le mycélium aérien est parfois aussi coloré en jaune.

Les caractéristiques physiques du substrat modulent l'expression de ces caractères. Ainsi, chez *Eutypella juglandicola* et ses espèces voisines, les stromata se développant sur des branches jeunes, dont le périderme est mince, sont bien délimités et montrent un aspect très constant, fournissant des critères de détermination qui s'évanouissent cependant complètement lorsque le même champignon se développe sur des branches plus âgées où le périderme est plus épais. Les espèces spécifiques d'un substrat particulier sont également plus constantes que celles qui sont ubiquistes. Ce polymorphisme est encore amplifié par le degré de développement de l'entostroma, ainsi les variations exhibées par *El. leprosa* ou *D. flavovirens* sont beaucoup plus fortes que celles que montre *Eutypa lata*, taxon tout aussi ubiquiste, mais dont l'entostroma n'est pas développé.

3 Périthèces asques et ascospores

Excepté les espèces attribuées au genre *Dothideovalsa*, d'affinités incertaines, qui se développent dans des tissus vivants (Spegazzini, 1909; Lewis, 1912), toutes les Diatrypacées fructifient dans des tissus morts ou moribonds: bois ou écorce de dicotylédones, tissus lignifiés de monocotylédones (*Rostronitschkia nervincola* se développe dans des nervures de feuilles de Gesneriacées, mais sa classification dans les Diatrypacées reste à établir avec certitude).

Certains taxa ne fructifient que sur un type de substrat particulier. Par exemple, les stromata de *Diatrype stigma*, *D. disciformis* ou *D. polycocca* n'ont été récoltés que sur des écorces. D'autres espèces attribuées à *Diatrype* également, en raison du développement marqué de leur stromata pustuleux, se développent aussi bien dans le bois que dans l'écorce. *Eutypella leprosa* et *El. stellulata* sont des cas intermédiaires où les stromata se rencontrent plus fréquemment dans l'écorce que dans le bois. La majorité des espèces du genre *Eutypa* fructifie aussi bien dans le bois que dans l'écorce. *E. maura* est une exception qui n'a été récoltée jusqu'ici que dans le bois d'*Acer pseudoplatanus*. *Eutypella scoparia* est délimité dans le présent travail comme un taxon ubiquiste et polyphage. L'un de ses synonymes, *Valsa heteracantha*, est d'ailleurs cité sur de nombreux substrats par Saccardo (1882). Cooke (1885 a) a décrit un autre synonyme, *D. brassicae*, récolté sur des tiges de choux, substrat tout à fait inhabituel pour une Diatrypacée. Le fait

que trois isollements rapportés à ce taxon (l'un récolté en France, les autres au Brésil) aient produit des périthèces fertiles en culture sur agar malté démontre également ce polyphagisme.

L'affinité d'une espèce pour un substrat particulier devrait participer à la définition de groupes naturels, mais ce caractère est actuellement peu utilisable en raison de notre connaissance fragmentaire des espèces.

Bolay et Carter (1985) considèrent qu'*Eutypa lata* doit obligatoirement passer par une phase biotrophe pour former des périthèces. Cette observation, si elle se confirme, n'est probablement pas correcte pour d'autres taxa, puisque des primordia de plusieurs espèces ont été obtenus par Wehmeyer (1923, 1925, 1926 a) avec des cultures sur du bois stérilisé, primordia ne parvenant que rarement, il est vrai, à maturité. Dans le genre *Diatrypella*, Croxall (1950) observe leur formation complète sur des branches inoculées puis placées à l'extérieur, alors que Johnson et Kuntz (1978) avec *El. parasitica*, et Carter (1957) avec *E. lata* (sous *E. armeniaca*), n'obtiennent aucun périthèce en culture sur milieu gélosé ou sur branches stérilisées. Wehmeyer (1926 b) attribue principalement la difficulté d'obtenir des périthèces sur des rameaux inoculés à un excès d'humidité.

C'est en tout cas des observations sur le terrain qui conduiront Carter (1957, 1960) à estimer à 5 ans et 33 cm de pluie par année les conditions minimales nécessaires à *E. lata* (sous *E. armeniaca*) pour parvenir à maturité. Avec *Cryptosphaeria lignyota* (sous *C. populina*), Hinds (1981) observe des périthèces matures sur des branches de peuplier inoculées depuis 21 mois, les stromata se formant sur des branches mortes depuis au moins 1 an. Il constate que la fréquence de formation des stromata dépend également du moment de l'année où l'on fait l'inoculation. Johnson et Kuntz (1978) rapportent que les périthèces d'*El. parasitica* se forment sur des arbres inoculés 6 ans auparavant.

Le développement des périthèces des Diatrypacées a été étudié par Parguey-Leduc (1970) et Lachance et Kuntz (1970). La première le caractérise comme un type à part, proche du type *Xylaria*, alors que les seconds l'attribuent au type *Xylaria*. Au niveau supra-générique, l'importance taxonomique de l'organisation du centre périthécien a été montrée par Höhnelt (1917, 1918 a, c).

La morphologie de la paroi des périthèces est un caractère qui n'a que peu été utilisé pendant ce travail. Jensen (1985) a mis en évidence son organisation prosenchymateuse en *textura intricata*, constante dans les six espèces de Diatrypacées qu'il a étudiées. Il a également souligné l'importance de ce caractère au niveau supra-générique et, dans ce contexte, une étude critique de la paroi des espèces rapportées à *Rostronitschkia* et *Dothideovalsa* pourrait apporter des informations importantes, qui devraient permettre d'éclaircir leurs relations taxonomiques avec les Diatrypacées au sens strict.

Dans un même stroma, les périthèces et les ostioles montrent une taille constante. Cette caractéristique permet donc de séparer des collections où les caractères microscopiques sont identiques, mais peut également mener à une situation où la distinction entre des "espèces" proches, représentées chacune par un petit nombre de

collections, devient artificielle.

Les caractères suivants ont été utilisés:

- Nombre de périthèces par groupe, dans le cas d'un stroma non étendu (Fig. 27D).
- Disposition des périthèces, dans le cas d'un stroma étendu (Fig. 27A-B).
- Diamètre (et forme) du ventre des périthèces.
- Longueur du col, c'est-à-dire la partie des ostioles enfouie dans le substrat, déterminée par la disposition des périthèces par rapport au substrat et l'émergence isolée ou collective des ostioles. Lorsque les ostioles sont séparés, les cols sont très généralement et constamment courts (Fig. 27A-C), alors que lorsqu'ils sont groupés, leur longueur peut varier suivant les espèces (Fig. 27D) ou même entre différentes collections d'un même taxon.
- Epaisseur des parois.
- Aspect et diamètre des ostioles. Les ostioles de certaines espèces du genre *Eutypella* sont plus larges lorsqu'ils sont isolés que lorsqu'ils sont groupés. L'aspect des ostioles est un caractère généralement constant pour différentes collections d'un même taxon. La majorité des espèces montre des ostioles fendus quatre fois, avec l'aspect d'une croix de Malte (cruciformes, Pl. 8B-D). Plus rarement, ils sont entiers (Pl. 8E-F), ou peu nettement sillonnés. Si le nombre de fentes permet de caractériser certaines espèces (*El. cerviculata* montre des ostioles fendus 5-8 fois, contrairement à *El. sorbi*, chez lequel ils sont cruciformes), des variations existent également pour un seul taxon (les ostioles de *D. flavovirens* sont parfois entiers, parfois profondément fendus, Pl. 9D). La morphologie des ostioles change également lorsqu'ils s'allongent. Ainsi, certaines collections de *El. scoparia* montrent des ostioles nettement fendus lorsqu'ils sont peu proéminents, alors que lorsqu'ils sont très longs, tous les intermédiaires existent entre entiers jusqu'à l'apex, fendus à l'apex mais entiers plus bas et fendus sur toute la longueur.
- Proéminence. La proéminence des ostioles est également un caractère variable suivant les taxa. Les espèces proches de *E. lata* ou *D. stigma* n'ont pas d'ostioles très proéminents, au contraire de *E. spinosa* (Pl. 9A-C) ou parfois *E. tetragona*. *El. scoparia* montre également des ostioles souvent très proéminents. Tiffany et Gilman (1965) attribuent la variabilité de la longueur des ostioles chez cette espèce à l'humidité, ainsi que Ellis et Everhart (1892) chez *El. glandulosa* (ici sous *El. juglandicola*).
- Emergence isolée ou collective des ostioles. Suivant les espèces, les ostioles émergent constamment séparément, chez d'autres, toujours collectivement, ou enfin de manière parfaitement variable sur une seule collection. D'une façon générale, l'émergence dépend de la taille des pustules et de leur confluence, ainsi que du développement de l'entostroma: les périthèces groupés en petit nombre, formant des pustules espacées, avec un entostroma peu ou pas développé, montrent généralement des ostioles groupés.

Ces caractères et ceux qui dérivent de l'entostroma sont liés, ainsi l'émergence du stroma avec la taille des périthèces et la prolifération plus ou moins forte des hyphes entostromatiques; la taille et la forme des pustules avec le nombre et la disposition des périthèces dans chacune d'elles.

Les premières illustrations d'asques de Diatrypacées sont à ma connaissance celles de Currey (1857, 1858 a, b, 1859) et De Notaris (1863). Ce dernier observe des paraphyses et des asques avec leur épaississement apical. L.-R. et C. Tulasne (1863) illustrent également des asques et des paraphyses. Nitschke (1867) relève à ce propos que seule la face interne de la partie apicale de la paroi des asques est dessinée par les mycologues français. Il affirme encore que les espèces du genre *Diatrype*, et des sous-genres de *Valsa*: *Eutypa*, *Eutypella* et *Cryptosphaeria*, sont dépourvues de paraphyses, une conclusion acceptée par Saccardo (1882), Winter (1887) et Berlese (1902). Ce n'est qu'en 1904 que Höhnelt les redécrit chez *El. cerviculata*, *El. prunastri*, *El. sorbi*, *El. stellulata*. Chez ces espèces en effet, les paraphyses persistent longtemps et, dans certaines préparations, leur rupture libère parfois une telle quantité de globules lipidiques que l'observation en est gênée. Ade (1923) mentionne que les asques de *El. lycii* (rapporté ici à *El. tetraploa*) montrent un pore bleui par l'iode. Chadeffaud (1942) donne des indications similaires avec *D. disciformis*, mais dans un tableau récapitulatif il place *Diatrype* et *Diatrypella* sous l'en-tête "anneau non amyloïde"... par la suite, il redécrit d'autres Diatrypacées avec un anneau apical amyloïde (Chadeffaud, 1957). Schrantz (1960) examine différentes espèces et constate que l'intensité de la coloration varie selon les taxa considérés. Cependant, Kohn et Korf (1975) montrent l'influence d'un prétraitement avec du KOH dilué sur l'intensité de cette réaction, et plaident pour son utilisation routinière - recommandation suivie dans ce travail-. Les observations de Schrantz ont néanmoins été largement confirmées. L'apex des asques est étudié par Griffith (1973) et par Parguey-Leduc et Janex-Favre (1980) en microscopie électronique à transmission (TEM). Leurs observations simplifient la terminologie adoptée par Chadeffaud (1942, 1957). Selon Parguey-Leduc et Janex-Favre (1980), l'épaississement de l'endoascus à l'apex de l'asque et l'anneau sont caractéristiques des Diatrypacées. Cet anneau lorsqu'il est amyloïde, apparaît en TEM sur des préparations contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb, comme une structure granuleuse, opaque aux électrons. Cette structure n'est pas observée avec *Diatrypella quercina* dont les asques ne montrent aucune coloration amyloïde.

La majorité des espèces montrent des asques avec un anneau apical petit, constamment amyloïde. *E. spinosa* possède des anneaux apicaux légèrement plus gros (Pl. 12J), particularité constante d'une collection à l'autre. Il existe cependant des variations remarquables, ainsi parmi 23 récoltes (suisses) sur *Lonicera xylosteum* et *L. alpigena* (*Caprifoliaceae*), 20 montraient une coloration constamment nulle (Pl. 12F). Cette absence de réaction a été également constatée sur des collections d'Espagne (sur *L. etrusca*) et d'Allemagne (sur *L. xylosteum*). Ces collections ne différaient pas autrement de *E. lata* et n'en ont donc pas été séparées. Des variations ont également été

observées entre différentes récoltes de *E. tetragona*, où cette coloration peut être toujours nulle, variable entre faible ou nulle, constante et relativement nette selon les collections, sans signification taxonomique apparente. En revanche, cette absence de réaction est en corrélation avec d'autres variations et sépare par exemple *E. petrakii* et *E. petrakii* var. *hederae* (Pl. 12H) de *E. lata*, *E. maura* (Pl. 12B) de *E. sparsa* (Pl. 12C), ou *El. sorbi* et *El. stellulata* (Pl. 13G) de *El. cerviculata* (Pl. 13I). Les collections d'herbier de certaines espèces ne montrent aucune réaction, au contraire du matériel frais, où cette réaction n'est alors souvent pas très constante. Ainsi avec *C. lignyota* (*C. populina*), toutes mes récoltes (trois) montrent une coloration variable, faible à nette alors que six collections d'herbiers sur huit ne montraient pas de coloration amyloïde. Chez *C. subcutanea*, aucune des collections d'herbiers examinées (une quinzaine) ne montrait de coloration, alors que la seule récolte récente montrait des asques où cette coloration était très variable, souvent faible ou nulle.

Les ascospores des Diatrypacées ont une forme très constante. Elles sont cylindriques et courbées ou allantoides, deux extrêmes qui n'ont pas été distingués dans les descriptions. Beaucoup plus rarement, elles sont fortement courbées (Pl. 14A) ou au contraire plus ou moins globuleuses (Pl. 14E). Munk (1957) observe qu'elles sont parfois aplaties latéralement, ce que Glawe et Rogers (1984) attribuent à une trop longue conservation en herbier. Leur coloration varie suivant les espèces de jaune très pâle à brun; pour une ascospore isolée, l'intensité peut dépendre du degré de maturité. *El. dissepta* (Pl. 12M), *C. subcutanea* (Pl. 14D-E), *C. pullmanensis* (Pl. 14F), *E. astroidea* (Pl. 14B), *D. whitmanensis* (Pl. 14G), *El. grandis* et *El. parasitica* ont des ascospores foncées à maturité. Pour des ascospores en masse, la coloration varie suivant le stade de maturité du périthèce.

Excepté *E. astroidea* (Pl. 14B) et *C. eunomia* var. *fraxini* (Pl. 14J), toutes les espèces examinées ont des ascospores unicellulaires.

La dimension des ascospores a été utilisée ici dans la systématique des espèces. Cependant l'emploi de l'analyse de variance pour définir des groupes s'est souvent révélé inutile, des collections attribuées à une même espèce montrant des moyennes significativement différentes (au seuil 95%).

Le nombre d'ascospores par asque est très constant, et les trois espèces décrites originalement dans les Diatrypacées octosporées avec un nombre d'ascospores par asque différent de huit, *E. moravica* (Petrak, 1927), *El. tetraspora* (Berlese, 1902) et *D. paurospora* (Saccardo, 1920), ne sont pas acceptées dans cette famille dans le travail présent. Quelques anomalies ont parfois été observées, par exemple 6 ascospores semblables et 1 ascospore de taille plus grande, ou plus rarement, l'ensemble du contenu de la partie sporifère délimité par une paroi difforme.

L'eau est indispensable à l'éjection des ascospores d'*E. lata* (Carter, 1957; Moller et Carter, 1965; Ramos et al., 1975; sous *E. armeniaca*) la quantité minimale de pluie pour que les ascospores soient éjectées se situant entre 1.3 mm et 2 mm (Carter, 1957; Trese & al., 1980), une forte humidité du substrat abaissant encore ce seuil

[Moller et Carter, 1965]. L'éjection, proportionnelle au volume des précipitations, est maximale une à trois heures après leur début et peut se poursuivre sans interruption pendant plusieurs jours si les conditions le permettent [Moller et Carter, 1965]. Si aucune périodicité journalière dans l'émission n'a été observée pour cette espèce [Moller et Carter, 1965], un rythme saisonnier a été mis en évidence: d'abord en Australie, où une diminution rapide et prononcée est mesurée pendant l'hiver (juin-août) [Moller et Carter, 1965], bien que le volume des précipitations ne soit pas le facteur limitant; ensuite aux USA, avec deux maxima, correspondant aux périodes de fortes précipitations du début et de la fin de l'hiver, interrompues par la sécheresse de l'été et les rigueurs de l'hiver [Ramos et al., 1975; Pearson, 1980; Trese et al., 1980]. Ce rythme est expliqué en supposant l'existence d'une vague de maturation des périthèces, qui culminerait en provoquant une forte émission [Moller et Carter, 1965], ou d'une vague d'accumulation, par manque de pluie, des ascospores matures [Ramos et al., 1975].

Les ascospores d'*E. lata*, toujours éjectées par huit, sont disséminées par le vent. [Carter, 1957; Moller et Carter, 1965; Ramos et al., 1975]. Carter [1957] montre que les ascospores sont hygrophiles, et qu'une fois en contact avec le substrat, elles sont transportées par l'eau qui ruissèle le long des branches et pénètrent puis germent dans une blessure de la plante-hôte.

Carter [1957] constate que ces ascospores germent à des températures comprises entre 5 et 35°C à partir d'une humidité relative de 95 %. Selon lui, le taux de germination des ascospores diminue de 85 à 2 % lorsque, une fois éjectées, elles sont maintenues plus de 30 jours sans possibilité de germer, alors que pour Trese et al. [1980], ce taux ne diminue que de 90 à 50 % si, éjectées, elles sont maintenues 28 jours à des températures inférieures à 0°C. Les températures testées en dessous de cette limite (jusqu'à -20°C) produisent un résultat identique. Des alternances de température entre 10 et -10°C pendant 3 jours provoquent une inhibition de la germination encore plus faible. Par contre, un arrêt dans l'imbibition des ascospores (celles-ci sont immergées dans une goutte d'eau qui s'évapore ensuite pendant 8 heures) entraîne, après 3 jours, une diminution de 80 à 18 % du taux de germination. Si cette phase d'imbibition partielle de 8 heures est répétée au début d'une nouvelle période de trois jours, aucune ascospore ne germe plus [Trese et al., 1980].

4 Conidiomata et Conidies

Si Wehmeyer [1923], Croxall [1950] et Kliejunas & Kuntz [1972] décrivent le conidioma des Diatrypacées comme une cavité pluriloculaire délimitée par un tissu pseudostromatique, sans paroi propre ni ostiole différencié, chez *Eutypa lata*, Parguey-Leduc [1970] observe des "spermogonies" délimitées par une paroi formée de deux couches et ressemblant à des périthèces. Je n'ai jamais observé de formations semblables. Kliejunas et Kuntz [1972] montrent avec *Eutypella parasitica* que des conidies sont formées dans de vieux périthèces. Il est possible que cette observation explique l'origine

de la structure observée par Parguey-Leduc.

Höhnelt (1918 a) et Wehmeyer (1926 b) distinguent *Eutypella* de *Diatrype* par la position et la morphologie de leurs conidiomata et les caractérisent respectivement, par des cavités fermées et entostromatiques, ouvertes et ectostromatiques. Kliejunas et Kunz (1972) observent cependant ces deux types chez *El. parasitica*: les conidiomata ouverts, situés sous le périoderme sont formés à un stade juvénile, alors que les cavités fermées, enfouies dans le parenchyme cortical, se développent à un stade plus avancé. Croxall (1950) montre également qu'avec *Diatrypella favacea* les conidiomata sont d'abord fermés, les cavités étant complètement tapissées de cellules conidiogènes, et qu'ensuite la partie supérieure s'érode; seule la base des cavités persiste, le conidioma ayant alors en coupe transversale un aspect acervulé.

Ces observations montrent que la morphologie des conidiomata des Diatrypacées, étroitement liée à leur localisation dans le substrat, dépend de l'âge auquel débute leur mise en place par rapport à l'ensemble du développement et n'offre pas de caractéristique morphologique réelle. Ces conidiomata sont d'autre part difficiles à observer (Glawe et Rogers, 1984), ils n'ont donc pas été pris en considération dans ce travail.

Croxall (1950) décrit les conidies de *Di. quercina* et *favacea* comme des phialospores, une observation qu'accepteront apparemment Johnson et Kuntz (1978) pour *El. parasitica*. Sutton (1980) considère au contraire que la conidiogenèse est holoblastique chez les anamorphes de Diatrypacées, observation confirmée par Messner et al. (1982) et par Glawe et Rogers (1982 a, b), Rogers et Glawe (1983), Glawe (1983 a, b, 1984) qui montrent que la prolifération des cellules conidiogènes est sympodiale mais aussi percurrente. Ce dernier type de prolifération produit des annellations à l'apex de la cellule conidiogène, difficiles à mettre en évidence avec des techniques de microscopie optique usuelle. Je n'ai donc pas distingué les deux types de prolifération à des fins taxonomiques. La morphologie ou l'arrangement des cellules conidiogènes n'ont pas non plus été pris en considération.

Si L.-R. et C. Tulasne (1863), Füsting (1867 a) et Brefeld (1891) décrivent la germination de conidies chez les Diatrypacées, cette observation n'a pas été confirmée depuis. Les premiers rapportent que les conidies de *Eutypa maura* (sous *E. acharii*) germent, en précisant qu'elles sont alors peu différenciables des ascospores au même stade. Chez *E. lata*, ils décrivent la formation de vésicules germinatives qui avortent, observation similaire à celles de Brefeld (1891), Moller et Kasimatis (1978), Glawe et Rogers (1982 b) et Glawe et Jacobs (1987) pour différentes espèces. Füsting (1867 a) et Brefeld (1891) observent la germination de conidies pour des espèces du groupe de *D. stigma*, Füsting précisant même que de petites excroissances sur la face convexe des conidies fusionneraient par paires... une observation à considérer avec prudence!

En fait, les tentatives infructueuses de germination sont beaucoup plus nombreuses, et résultent de travaux plus récents, se déroulant dans des conditions mieux contrôlées. Ainsi, Croxall (1950) tente de faire germer des conidies d'espèces européennes de *Diatrypella* dans de

l'eau, stérile ou non; dans des extraits préparés à partir des plantes-hôtes d'origine; ou directement sur ces plantes-hôtes... le tout, sans résultat. Carter (1957) échoue également dans ses essais avec des conidies de *E. lata* (sous *E. armeniaca*). Avec *El. parasitica*, Johnson et Kuntz (1978) testent cinq types de milieux gélosés différents, de l'eau distillée, à des durées et avec des conditions de pH et d'éclairage variables, ainsi que des extraits d'écorces ou de feuilles, également sans succès. Des conidies de différentes espèces européennes ont été inoculées sur agar malté pendant ce travail, sans résultat.

Pratiquement sans exceptions, toutes les descriptions de conidies de Diatrypacées sont similaires: allantoides ou scolécoïdes, unicellulaires et hyalines (Pls. 3, 4). Cependant, L.-R. et C. Tulasne (1863) observent, en plus de conidies filiformes longues de 35-45 μm , des conidies de 3,5 μm chez *El. sorbi* (sous *Valsa*). Cette observation est redonnée par Nitschke (1867), quoique sa description ne permette pas d'affirmer qu'il l'a lui-même vérifiée; elle n'a pas été confirmée par la suite avec cette espèce (Brefeld, 1891; Glawe et Rogers, 1982 b). Petrak (1921) rapporte également des conidies courtes pour les anamorphes de *El. padi* (ici sous *El. padina*) et *El. prunastri*. Saccardo (1873) observe des conidies ovoïdes produites sur des corémies associées à *Valsa heteracantha* (ici sous *El. scoparia*), puis, pour la même espèce, des conidies filiformes de 20 μm (Saccardo, 1875 b). Chevaugéon (1956) et Deighton (1974) décrivent des conidies courtes pour des espèces semblables à *El. scoparia*.

Les travaux anciens ne sont pas basés sur des cultures et sont à considérer avec prudence; certaines attributions de conidies courtes à des Diatrypacées sont certainement erronées. Croxall (1950), avec *Diatrypella favacea* et *quercina*, montre cependant de façon convaincante que des conidies de longueurs très différentes sont produites par une même espèce. Il observe que des souches monospores produisent sur agar malté (MA) deux types de conidies, simultanément ou non, parfois en mélange dans un même conidioma, parfois chaque type dans un conidioma particulier. De plus, les conidies longues ne sont que rarement formées dans des cultures de *Dl. favacea* sur des branches stériles, alors qu'elles sont toujours présentes sur MA. Ce même auteur observe cependant des conidies longues dans des conidiomata se développant sur du bois (matériel d'herbier) dans 5 cas sur 7. Avec *Dl. quercina*, Croxall observe que les conidies longues prédominent, que les souches soient cultivées sur de l'agar ou sur du bois. Sur PDA, des isollements américains rapportés à *Dl. favacea* (Glawe et Rogers, 1982) et *Dl. frostii* (Glawe, 1983) ne forment pas de conidies courtes. Je n'ai observé simultanément des conidies courtes et longues dans aucune de mes cultures (MA).

5 Caractères cultureux

Le développement d'un isolement en culture (Pls 1, 3), indépendamment des contraintes imposées par le bois ou l'écorce, apporte de nouveaux caractères taxonomiques, qui peuvent parfois revêtir une importance décisive. Par exemple dans la séparation des espèces appartenant au groupe de *Diatrype stigma*, ou entre *Eutypa*

laevata et *E. lata*.

Les caractéristiques suivantes ont été observées sur les cultures:

- L'abondance et l'aspect du mycélium aérien.
- La marge et sa vitesse de croissance.
- La présence de pigments dans le mycélium.
- L'intensité de la mélanisation dans l'agar.
- La coloration de l'agar.
- La morphologie et la disposition des conidiomata. Les conidies sont parfois produites sur des hyphes aériennes qui voisinent alors fréquemment avec des conidiomata pycniiformes ou acervuliformes, comme l'avait déjà observé Brefeld (1891). La morphologie des conidiomata est variable en culture et n'est pas dépendante de leur aspect dans le bois ou l'écorce. Kliejunas et Kuntz (1972) décrivent chez *Eutypella parasitica* des conidiomata dans le parenchyme cortical comme des structures fermées, alors que Glawe (1983) caractérise les conidiomata de cette espèce en culture comme des sporodochia, soit avec un hyménium conidiogène exposé. Avec *Cryptosphaeria pullmanensis*, le même auteur montre que les conidiomata sont des cavités fermées lorsqu'ils se développent dans le parenchyme cortical, alors qu'en culture (PDA) ils sont discoïdes et ouverts. (Glawe, 1984).
- La longueur et la courbure des conidies. Johnson et Kuntz (1978) montrent que si la majorité des isoléments de *Eutypella parasitica* produisent des conidies fortement courbées, d'autres isoléments, plus rares, forment des conidies peu courbées. Pour certaines espèces, la courbure des conidies semble être un caractère constant. Ainsi tous les isoléments de *D. polycocca* cultivés pendant ce travail ont produit des conidies fortement courbées (Pl. 4G), comme ceux de *E. lejoplaca* (Pl. 3F), contrairement à *E. maura* (Pl. 3D) ou *D. decorticata* (Pl. 4B). Les conidies de certaines espèces montrent parfois des variations considérables de longueur: ainsi, Wehmeyer (1926 a) relève que *C. eunomia* produit en culture sur *Fraxinus americana* des conidies de 30-40 μm (identiques à celles obtenues sur "oatmeal-agar"), mais également des conidies de 13-20 μm . Avec *E. lata* ou *El. scoparia* j'ai également observé des conidies de longueurs moyennes significativement différentes dans une même culture. Les différences s'accroissent encore si les conidies sont produites à la fois sur des hyphes aériennes, où elles sont généralement courtes, et dans des conidiomata.

Certains paramètres dépendent cependant du milieu utilisé et des conditions de croissance -l'aspect enroulé en spirale des hyphes de la marge, parfois observé, lié à la concentration en agar du milieu de culture (Trinci, 1984)- ils peuvent disparaître ou se modifier lors de repiquages successifs, ou varient parfois entre différentes souches d'un même taxon: par exemple, la pigmentation jaune du mycélium aérien des souches de *E. petrakii* ou de *E. petrakii* var. *hederae*.