

Les Russules "peignées" de la série *Pectinata* (sous-section *Foetentinae*, section *Ingratae*) et de la section *Subvelatae* dans le Nord de l'Alsace

Jean Michel Trendel
7 rue des Coquilles, F-67500 Haguenau
jmtrendel@free.fr

Résumé : Cette note traite de l'écologie, de la distribution, ainsi que de certains aspects morphologiques de russules Nord-alsaciennes (Bas-Rhin) appartenant au sous-genre *Ingratula*, plus précisément à la série *Pectinata* (sous-section *Foetentinae*, section *Ingratae*) et à la section *Subvelatae*. Sont concernées et illustrées : *Russula amoenolens*, *R. sororia*, *R. pectinata*, *R. recondita*, *R. insignis* et *R. griseopectinata* ad int.

1. Introduction

Ingrates, les Russules de la section *Ingratae* (Quél.) R. Maire [nous suivons Sarnari (1998) en matière de classification] peuvent l'être à différents titres, tant en raison de leur "physique" souvent peu amène, avec notamment leurs couleurs le plus souvent ternes, (jaune) ocracé, brunâtre, grisâtre, et leur marge souvent longuement cannelée et tuberculeuse, qu'en raison, à quelques exceptions près, de leurs caractéristiques organoleptiques, que ce soit leur saveur peu ragoûtante, nauséuse sinon âprescente, ou leur odeur peu sympathique, fétide, de caoutchouc, etc. Leur appartenance au groupe est donc généralement facile à établir sur le terrain.

Sarnari a subdivisé sa section des Ingrates en deux sous-sections, l'une monospécifique (*Farinipedes* Singer), avec *R. farinipes* Romell à sporée blanche, l'autre [*Foetentinae* Melzer & Zvara (Singer)] comprenant des russules à sporée crème, réparties en deux séries (définies ad int.) : la série *Foetens* (= *Foetentinae* ss. str. Bon 1988) d'une part, comprenant des espèces d'assez grande taille, de couleur ocre, brun-roux, et d'autre part la série *Pectinata* (= *Pectinatinae* Bon p.p. 1988), qui nous intéresse plus particulièrement ici, comportant des russules souvent plus petites, brun d'ombre, brun gris ou encore grisâtre, à dermatocystides souvent courtes et coniques.

En Europe, pour ce qui est des taxons actuellement bien établis, en partie discutés ci-après, cette série *Pectinata* se compose de *Russula amoenolens* Romagn., *R. sororia* (Fr.) Romell, *R. pectinata* Fr., du groupe "*pectinatoides* Peck" sensu Romagn. avec *R. recondita* Melera & Ostellari et *R. praetervisa* Sarnari, et enfin de *R. hortensis* Sarnari, les deux dernières citées n'ayant pu jusqu'ici être recensées avec certitude en Alsace du Nord. A noter que deux d'entre elles (*pectinata* et *recondita*) ne sont apparemment pas connues de Sarnari, même si *pectinata* figure dans sa clé. Nous y rajouterons *R. griseopectinata* ad int., un taxon nouveau pour l'Europe, qui, d'une part, semble avoir son pendant génétique Nord-américain présenté soit sous l'épithète *pectinatoides*—en l'occurrence mal appliquée, soit sous *Russula* sp., et qui, d'autre part, apparait aussi génétiquement relativement proche de deux espèces récemment décrites de

Chine sous les noms de *R. pseudopectinatoides* G.J. Li & H.A. Wen (Li et al. 2015) et de *Russula subpectinatoides* G.J. Li & Q.B. Sun (Li et al. 2021).

Nous dirons quelques mots enfin de *Russula insignis* Quél., une russule ressemblant à celles de la série *pectinata* (d'ailleurs incluse par Romagnesi 1967 dans son groupe *pectinata*), et qui est l'unique représentant européen de la section *Subvelatae* Singer, caractérisée par la présence d'un voile jaunâtre laissant des résidus à la marge piléique.

Lorsqu'elles se présentent sous leur forme typique, la plupart des espèces peuvent paraître relativement faciles à cerner sur le terrain, mais il en existe souvent des variantes, chromatiques notamment, qui viennent quelque peu jeter le trouble sur toutes les belles certitudes que l'on peut avoir à leur sujet. De plus, l'examen des éléments cuticulaires n'est en général que peu informatif, exception faite pour *R. insignis*. La forme de la spore et son ornementation sont importantes à considérer, mais là aussi une certaine variabilité peut venir compliquer singulièrement les choses, et nous pensons plus particulièrement au couple *recondita* – *praetervisa*.

En complément des ouvrages classiques sur les Russules, monographies et atlas notamment, que le lecteur pourra compulsier, il est important de mentionner deux publications européennes traitant spécifiquement ou plus particulièrement du groupe *pectinata*, l'une du russulologue autrichien Pidlich-Aigner (2014) et l'autre de Melera et al. (2017).

La première (Pidlich-Aigner) introduit trois taxons européens nouveaux avec rang spécifique. Malheureusement, et ce de manière un peu incompréhensible dans le contexte actuel, aucune de ses créations ne s'appuie sur une base génétique, ce qui fait que l'on ne peut exclure qu'il s'agisse en fait de variants morphologiques d'espèces existantes, même si leur description peut paraître a priori intéressante et séduisante. Nous n'avons toutefois été tenté de leur rapporter aucune de nos récoltes nord-alsaciennes.

La deuxième fait largement appel aux données génétiques pour étayer les propositions faites par Sacha Melera et ses co-auteurs. Celles-ci les ont notamment conduits à proposer un lectotype (non formalisé !) pour stabiliser le concept nord-américain de *Russula pectinatoides* Peck, à introduire une nouvelle espèce, *R. recondita*, pour les récoltes européennes jusqu'ici le plus communément nommée *R. pectinatoides* ss. Romagn 1967, ainsi qu'à montrer que *R. praetervisa* est bien un taxon indépendant. Leur très belle étude a aussi mis en évidence que pour trois des taxons traités ci-après (*R. sororia*, *pectinata*, *recondita*), il existait des pendants Nord-américains et asiatiques ("sister clades" ou "sister species"), génétiquement proches donc, et pour lesquels les auteurs ne se prononcent pas quant à leur statut, soit de taxa distincts, soit de variants géographiques.

Avant d'aborder le vif du sujet, précisons que les mesures et dessins sporaux que nous reportons ne concernent que le seul échantillon indiqué, et que les références des échantillons JMT-AAMMJXX portant un * ont fait l'objet d'un séquençage ITS confirmant leur identité.

2. Revue des différents taxons présents en Alsace du Nord

2.1. *Russula amoenolens* Romagn. [= *R. sororia* ss. J. Schäffer ; *R. pectinata* ss. auct.] Russule à odeur de topinambour (SMF), Russule à odeur d'*amoena* (Marchand 1977) ou encore Russule à odeur de la Russule charmante [*amoena*] (Marxmüller 2014). Figure 1

[MycoBank : MB#305349 ; séquences ITS représentatives : KF245510 (GenBank, récolte identifiée par Romagnesi) ou UDB000343 (UNITE)]

Romagnesi 1952 (p. 111)

Quelques illustrations dans la littérature : Marchand 1977 (p. 62) ; Dähncke & Dähncke 1979 (p. 481) ; Freléchoux 2000 (p. 109) ; Kränzlin 2005 (p. 132) ; Monedero 2011 (p. 170) ; Kibby 2012 (p. 81 – forme blanche) ; Marxmüller 2014 (p. 229) ; Eyssartier & Roux 2017 (p. 227) ; Læssøe & Petersen 2019 (p. 379)

Récoltes ici illustrées : **JMT-04101605*** : 67-Rountzenheim, dans le Bois de Rountzenheim (non précisément localisée), sous feuillus neutro-acidiclines. **JMT-14081608** et **JMT-14081609*** : 67-Schillersdorf, dans le Forstwegwald (non précisément localisée), sous feuillus acidiclines. **JMT-19110304** : 67-Gunstett, dans la forêt de Gunstett (UTM 32N 0411950/5419090, 186 m), sous Chêne et Charme sur sol lourd en milieu neutro-acidicline. **JMT-19110305*** : 67-Gunstett, dans la forêt de Gunstett (0411950/5419090, 186 m, station très voisine de la précédente), sous Chêne et Charme.

Russula amoenolens se présente comme une russule de taille modeste, ne dépassant guère les 8 cm de diamètre, globuleuse au début, à marge incurvée souvent précocement cannelée, parfois d'aspect un peu tronqué, puis s'étalant avec une dépression centrale assez large, mais n'ayant pas tendance à véritablement se creuser (ce qui conduirait à relever la marge), à revêtement un peu brillant, de couleur générale gris – brun (sépia), plus foncée au centre, mais aussi plus claire (Fig. 1-B) et même blanche (forme apigmentée d'origine ?), avec un stipe cylindracé assez ferme, blanchâtre, mais montrant souvent un aspect assez laqué de grisâtre vers le bas, exceptionnellement avec une touche de rougeâtre à l'extrême base (Fig. 1-E). D'un point de vue organoleptique, elle se caractérise par une saveur fortement âcre et surtout par une odeur reportée comme étant celle du topinambour ou du camembert (mais que nous avons parfois du mal à saisir...). Sa réaction au Gaïac, très vive, est importante à noter car elle permet de la distinguer pratiquement à coup sûr de *R. sororia*, source de confusion la plus probable. Enfin, sa sporée est crème moyen (IIb-c) et elle présente une spore souvent assez nettement allongée – elliptique vue de profil [(6,6)–6,8–7,27–8,0–(8,2) × 4,9–5,32–5,9 µm ; Q = 1,28–1,37–1,48 ; n = 60], à ornementation plutôt dense fortement amyloïde, avec de (grosses) verrues (conico) – obtuses – arrondies atteignant fréquemment 0,8 (0,9) µm de haut, mais aussi de courtes crêtes, ornements pouvant s'étaler en fines lignes ou être reliés par ces fines lignes (Fig. 1-D).

Il en existe de nombreuses séquences ITS déposées dans les bases de données génétiques [ainsi notre séquence JMT-14081609 est-elle identique à pas moins de 16 séquences figurant dans GenBank, dont celle (KF245510) que nous avons citée comme représentative du taxon], reflet de son ubiquité tant en matière d'hôtes qu'en matière de distribution géographique. Et ce n'est pas le moindre des avantages que d'avoir des séquences établies à partir de prélèvements racinaires (ectomycorhizes), qui même si non explicitement attribuées à ce taxon, permettent de valider une symbiose avec un hôte bien défini.

En Alsace, elle nous est apparue comme une espèce plutôt commune, estivale, préférentiellement associée avec les feuillus—mais ceci sans guère de doute de manière biaisée, tout simplement parce que nous fréquentons peu les forêts de conifères, et notamment avec les Chênes, dans des milieux neutro-acidiclines souvent assez ouverts, à substrat plus ou moins argileux et même plus nettement sablonneux, moyennement riches, voire parfois assez pauvres.

Elle n'apprécie apparemment pas les milieux trop calcicoles (forêts rhénanes, collines sous-vosgiennes à roche-mère calcaire), sauf à y trouver des niches acidifiées. La littérature et surtout les bases génétiques permettent de lui allouer avec certitude une large palette d'hôtes, feuillus ou conifères, avec pour les premiers une association élective avec de nombreuses espèces de Chênes (*Quercus robur*, *ilex*, *rotundifolia*, *pyrenaica*, *rubra*, etc.), mais aussi avec les Hêtres, Châtaigniers, Tilleuls, Eucalyptus, et pour les seconds un partenariat avec diverses espèces de Pins, dont le Pin sylvestre, ainsi qu'avec le Sapin blanc. Curieusement, nous n'avons pas trouvé de mention la mettant en ménage avec l'Epicéa commun, sans garantie que notre recherche ait été exhaustive cependant.

Sa répartition apparaît mondiale (voir Krieglsteiner 2000, et aussi les bases génétiques qui rajoutent la Nouvelle-Zélande et probablement la Chine), et elle est présente partout en Europe, peut-être de manière moins marquée dans les pays les plus nordiques.

2.2. *Russula sororia* (Fr.) Romell (1891) ss. Boud. Russule à odeur spermatique (SMF), Russule sœur [de *pectinata*] (Romagnesi) ou encore Russule belle-sœur (!) chez Helga Marxmüller (2014). Figure 2

[MycoBank : MB#209755 ; séquence ITS représentative : MG679815 (GenBank)]

Basionyme : *Russula consobrina* var *sororia* Fr., *Epicrisis Systematis Mycologici* : 359 (1838) [MB#439030]

Illustrations dans la littérature : Boudier 1905–1910 (Tome I, Pl. 45 : très belle icône de la forme typique) ; Marchand 1977 (p. 61) ; Krauch & Jurkeit 2003 (p. 142) ; Marstad 2004 (p. 23) ; Cazzoli 2005 (p. 105) ; Pérez-De-Gregorio 2005 (Pl. 1193) ; Boccardo et al. 2008 (p. 443) ; Consiglio & Papetti 2009 (p. 1314) ; Monedero 2011 (p. 172) ; Socha et al. 2011 (p. 197) ; Marxmüller 2014 (p. 227 : excellente représentation de la forme typique) ; Pidlich-Aigner 2014 (p. 181) ; Kibby 2017 (p. 179) ; Boccardo & Ostellari 2020 (p. 58, 59 et 99)

Récoltes ici illustrées : **JMT-11081310*** : 67-Wingen, vers le lieu-dit "Bösch" (UTM 32N : 0414705/5431590, 322 m) en lisière prairiale avec Chêne et Tremble. **JMT-14080121** : 67-Merwiller-Péchelbronn, dans le Hoelschlocherwald (non précisément localisée), sous feuillus (Chêne, Charme, etc.). **JMT-14081402*** : 67-Kertzfeld, à la lisière interne du Niederstrang (0391415/5360180, 159 m), sous Chêne et Charme. **JMT-20071803*** : 67-Saverne, dans le Kreutzwald (0383255/5399260, 214 m), dans un chemin herbeux sous Chêne et Charme. **JMT-20091007*** : 67-Surbourg, dans la Forêt de Surbourg (0412855/5419110, 186 m), en bordure nue de chemin, sous Chêne et Hêtre.

L'on peut effectivement qualifier cette Russule de sœur... d'*amoenolens* tant leur ressemblance macromorphologique peut être grande dans certains cas, et tant leurs séquences ITS sont apparentées (voir Fig. 7), mais *sororia* est, en Alsace, indubitablement beaucoup moins fréquente qu'*amoenolens*.

Russula sororia est vraisemblablement la plus imposante des russules de la série *pectinata*, atteignant couramment et dépassant même la dizaine de cm en diamètre de chapeau, dont la marge fortement et longuement cannelée à l'état adulte a tendance à se redresser, ce qui fait qu'elle apparaît avec un centre souvent déprimé. Typiquement, sa couleur est sombre, brun – bistre, presque noirâtre au centre (Figs. 2-A, B et E), s'éclaircissant vers la marge en brun plus ou moins ochracé, mais quand même assez soutenu. Il en existe cependant des formes plus

difficiles à cerner sur le terrain, ochracé roussâtre, même au centre, évoquant alors volontiers le groupe *foetens* (Fig. 2-D). Son pied, parfois assez difforme, est bien blanc en haut, mais présente une nette tendance à se salir de grisâtre – roussâtre à partir de la base (Figs. 2-A et B). Son odeur est reportée comme spermatique (au moins en partie), d'où l'un de ses noms vernaculaires français (SMF), et sa saveur est très nettement âcre, bien que se développant lentement et même tardivement (ne pas recracher trop vite !). La réaction au Gaïac est en général très peu intense, voire subnulle dans les 10 s, mais quand même parfois un plus qu'usuellement reporté dans la littérature, jamais très forte cependant. La couleur de sporée va du crème moyen à crème foncé (IIb-d du code Romagnesi). Microscopiquement, sa spore [6,2–7,05–7,9 × 4,8–5,44–6,1 µm ; Q = (1,18) 1,21–1,30–1,41 ; n = 60], obovoïde – elliptique, présente des verrues basses (vers 0,3–0,4 µm, au plus 0,5 µm de haut), pustuleuses, isolées, s'étalant parfois en fines trainées (Fig. 2-C), ce qui permet de la différencier nettement de celle d'*amoenolens* à ornementation beaucoup plus haute (couramment vers 0,6–0,8 µm) comme nous l'avons vu. Il semble parfois possible d'apercevoir une petite plage supra-hilaire amyloïde assez éloignée de l'apicule. Nuançons par ailleurs un peu la position de Romagnesi (1967) qui représente et décrit pour *R. sororia* une spore en moyenne beaucoup trop arrondie par rapport à ce que nous avons pu observer pour nos récoltes (où seules les plus courtes peuvent apparaître subglobuleuses).

Nous n'avons rencontré cette espèce essentiellement estivale que sous feuillus (préférentiellement sous Chêne), dans des milieux frais – humides, sur sols généralement lourds, riches, neutres, mais aussi occasionnellement un peu plus sablonneux et acides, souvent le long des chemins et plus particulièrement dans leurs ornières, et elle n'hésite pas à sortir "dans le pré" pour peu que l'exposition ne soit pas trop dure. Son partenariat avec les Chênes (*Q. robur*, *Q. ilex*) est par ailleurs confirmé génétiquement (cf. GenBank) à partir de prélèvements effectués sur leurs extrémités racinaires.

A la différence de *R. amoenolens*, peu de séquences européennes disponibles pouvant se rapporter au taxon dans les bases de données (4 dans GenBank), et donc la variabilité intragénétique constatée sur l'ITS en y ajoutant 3 de nos séquences sera de fait limitée : 5 positions hétérozygotes (3 T/C et 2 G/A) et une SNP T/C. La quatrième de nos séquences présente un polymorphisme sur tout l'ITS dû à un indel de 14 nucléotides (!) sur une partie des gènes dans la toute fin de la SSU, et nous avons préféré ne pas en tenir compte. Mais, ainsi que nous l'avons indiqué dans l'introduction, il existe (cf. GenBank) des taxons Nord-américains (USA) et asiatiques (Chine, Corée du Nord, Japon) très proches (phylo)génétiquement ("sister clades") de l'espèce européenne, le tout formant un complexe *sororia* encore à clarifier (Melera et al. 2017).

Les auteurs s'accordent pour dire que la principale confusion peut venir de *R. amoenolens*, plus particulièrement avec ses formes de coloration sombres (comparer, par exemple, à la Fig. 1C), mais, comme nous l'avons dit, cette dernière présente une réaction au Gaïac violente qui permet habituellement de faire la distinction sur le terrain en cas de doute, et une spore à ornementation différente, les variations olfactives nous étant plus difficilement accessibles.

Comme le relève très bien Romagnesi (1967), « elle a été signalée dans presque toute l'Europe, mais il est difficile de savoir si les citations ne se rapportent pas à la suivante [*amoenolens*] ». Kriegelsteiner (2000) confirme toutefois sa large répartition européenne (et au-delà !), et sa relative rareté en Allemagne, notamment chez nos voisins du Bade-Wurtemberg.

2.3. *Russula pectinata* Fr. Russule pectinée (SMF), Russule peignée (Romagnesi), Russule cannelée (Marxmüller 2014). Figure 3

[MB#214160 ; séquences ITS de référence : UDB031158 (UNITE) et KF318081 (GenBank)]

Basionyme : *Russula pectinata* Fr., Epicrisis Systematis Mycologici : 358 (1838)

Littérature illustrée complémentaire : Krieglsteiner 2000 (p. 541) ; Krauch F. 2001 (p. 231) ; Kibby 2005 (p. 111), 2012 (p. 82) ; Consiglio & Papetti 2009 (p. 1315) ; Marxmüller 2014 (p. 231) ; Pidlich-Aigner 2014 (p. 181)

Récoltes considérées : **JMT-08080963*** : 67-Ingwiller, dans le Schneizwald (UTM 32N 0390970/5415915, 220 m), en bordure de chemin très humide avec un sol argileux neutre, sous Chêne et Charme. **JMT-14071905*** : 67-Ingwiller, dans le Schneizwald (0390820/5415725, 216 m), même milieu que la précédente. **JMT-17072712*** : 67-Gunstett, dans la forêt de Gunstett (0412095/5419165, 189 m), milieu lourd très humide, sous Chêne, Charme (et Tremble ?), en compagnie de *R. blumiana*. **JMT-17082507*** : 67-Gunstett, dans la forêt de Gunstett (0412145/5419075, 191 m), dans un chemin herbeux humide bordant des feuillus (Chêne, Charme...). **JMT-20070605*** : 67-Morsbronn-les-Bains, dans le Niederwald (0406510/5419540, 219 m), milieu argileux humide, sous Chêne et Aubépine. **JMT-21071007** : 67-Gunstett, sous un Chêne isolé en pleine prairie humide (0410895/5419560), en compagnie de *R. insignis*.

Une espèce curieusement absente de la monographie de Sarnari, bien que ce dernier l'intègre évidemment dans ses clés. C'est d'ailleurs tout le mérite de Romagnesi (1967) d'en avoir donné une excellente description (de la forme à considérer comme typique !) qui stabilise son concept morphologique au rang spécifique. Mais il faut bien dire que cette épithète a été diversement interprétée, et qu'en plus cette russule a sans doute été confondue, ainsi que le relève ce dernier auteur, avec sa commune *pectinatoides* Peck ss. Singer, pour l'essentiel actuellement à nommer, en Alsace, *R. recondita* comme nous le verrons un peu plus loin. Ce qui fait qu'elle n'est que parcimonieusement recensée, et ce d'autant plus qu'un certain nombre de russulologues doutaient, encore relativement récemment, de son existence même.

Comme le note donc très justement Romagnesi, *R. pectinata* se caractérise par une âcreté nette dans la chair et les lames qui peuvent, selon cet auteur, se montrer même brûlantes (mais nous lui avons trouvé, en règle générale, une saveur certes âcre dans les lames, mais qui se développe lentement ou tardivement—un peu à la manière de *sororia*, et quand même assez variable en intensité), une couleur à dominante jaunâtre pâle qui peut la faire se ressembler à *farinipes* Romell (Fig. 3-D), pouvant se nuancer de teintes plus ou moins roussâtres, mais est dépourvue de nuances franchement brun – bistre ou encore grises. Quoiqu'elle cherche de temps à autre à donner le change (Fig. 3-E). Son stipe souvent court n'est peut-être pas une caractéristique intrinsèque de l'espèce, mais au moins en partie une résultante de sa venue préférentielle dans des biotopes particuliers et se montre parfois fuscéscent (mélange de jaunâtre et de grisâtre) ou plus franchement grisâtre, un peu laqué, comme *amoenolens*. Sa réaction au Gaïac est très rapide et intense, aussi bien sur le stipe que sur les lames. Elle délivre habituellement une sporée crème foncé (IId) et sa spore [6,0–6,92–7,6 × 4,8–5,33–6,0 µm ; Q = (1,16)–1,23–1,30–1,40–(1,45) ; n = 60], petite, obovoïde – elliptique (à tendance subglobuleuse pour les plus courtes) montre une ornementation atteignant 0,9 µm, faite de verrues coniques ou de courtes crêtes parfois se prolongeant en fines lignes ou même plus ou moins ramifiées,

ornementation qui peut s'avérer incomplètement amyloïde (Fig. 3-C). La plage supra-hilaire n'est pas amyloïde et est, comme l'indique Romagnesi (1967), mal définie.

Selon notre expérience, c'est une espèce associée aux feuillus (très clairement préférentiellement avec les Chênes) qui fréquente des milieux neutro-acidoclines à sols plus ou moins argileux, frais à très franchement humides, bordures herbeuses des chemins (et ornières en particulier), bourniers, mardelles plus ou moins asséchées, souvent sur la terre nue ou du moins avec peu de litière, milieux donc souvent plus ou moins exposés qui font qu'elle se trouve fréquemment salie par des projections de terre en période pluvieuse. Nous en avons notamment fait une récolte fabuleuse [JMT-21071007 (Fig. 3-D), entre 100 et 200 exemplaires !] sous un Chêne isolé en pleine prairie humide, en compagnie beaucoup plus restreinte de *R. insignis* (10–15 spécimens) et de *R. luteotacta* Rea (5–6 fructifications). C'est certainement celle de toute la série qui accepte et recherche même les environnements les plus humides, familièrement dits les plus gadouilleux...

Sa réalité spécifique est enfin définitivement confortée par sa génétique qui la différencie indiscutablement, sur la base de la séquence ITS, de toutes ses consœurs du groupe (voir Fig. 7). Peu de séquences ITS disponibles toutefois dans les bases génomiques : 1 seule dans UNITE (UDB031158), mais importante puisqu'elle réfère à une récolte française de Romagnesi (et identifiée par lui, bien sûr), de plus heureusement illustrée (avec ses couleurs typiques !) dans la magnifique iconographie d'Helga Marxmüller (2014) : notre séquence JMT-17082507 lui est quasi superposable, ne différant que par un SNP A/G et la présence de deux hétérozygoties Y dans la séquence UDB, avec nucléotide adéquat dans notre séquence ; 4 dans Genbank (KF318081 à KF318084) déposées dans le cadre des travaux de Melera et al. (2017) qui concernent des récoltes allemandes (effectuées par l'ami Felix Hampe), et là aussi nos séquences leur sont quasi identiques (JMT-17072712 par exemple, n'en "diffère" que sur 1 ou 2 positions hétérozygotes).

Sa répartition européenne précise est difficile, sinon impossible, à appréhender actuellement, pour les raisons précédemment évoquées (épithète diversement interprétée, absence de crédibilité concernant son existence, confusion avec les espèces voisines). Elle n'est sûrement (sur une base génétique donc) présente qu'en France et en Allemagne, comme nous venons de le voir, et encore en Belgique flamande (De Lange 2015). Mais ce qu'il y a d'assez étonnant, alors que Sarnari semble ne l'avoir jamais vue ou tout au moins n'avoir pas su la reconnaître en tant qu'espèce autonome, c'est qu'elle est donnée comme assez commune dans les régions préalpines italiennes (mais plus rare ailleurs) dans le volume 3 de *Funghi d'Italia* (Consiglio & Papetti 2009) où l'illustration peut effectivement tout à fait lui correspondre. Toutefois, Sacha Melera nous a confirmé que *R. pectinata* était pratiquement inconnue dans les régions méditerranéennes, et qu'elle ne se rencontre guère—et encore pas souvent—qu'en Italie du Nord, et que lui-même ne l'a pas recensée jusqu'ici dans le Tessin (Suisse), sur ses terres donc. Elle est d'ailleurs aussi absente de la monographie de Carlos Monedero (2011), traitant des Russules de la péninsule ibérique. Plus à l'Est, elle est reportée de Tchéquie (Socha et al. 2011) et d'Autriche (Pidlich-Aigner 2014). Elle est aussi signalée comme peu commune en Grande-Bretagne (Kibby 2005, 2012, 2017). En Alsace du Nord, même si nous n'avons pas suffisamment porté attention à son occurrence, elle nous est néanmoins apparue relativement fréquente, pour autant que nos identifications, souvent minimalistes et effectuées sur le terrain, aient été correctes.

2.4. *Russula recondita* Melera & Ostellari [= *Russula pectinatoides* Peck ss. Romagnesi 1967 p.p. (nom mal appliqué)]. Figure 4

[MycoBank MB 815676 ; séquence ITS de référence : GenBank KJ530750 (holotype)]

Melera et al. 2017 (p. 128)

Quelques illustrations (vraisemblables !) figurant dans la littérature sous l'épithète *pectinatoides* ou *praetervisa* : Dähncke & Dähncke 1979 (p. 480 – *pectinatoides*) ; Freléchoux 2000 (p. 109 – *pectinatoides*) ; Pérez-De-Gregorio 2000 (Pl. 947 – *pectinatoides*) ; Kränzlin 2005 (p. 220 – *pectinatoides*) ; Boccardo et al. 2008 (p. 443 – *praetervisa*) ; Marxmüller 2014 (p. 233 et 235 – *pectinatoides*) ; Kibby 2005 (p. 111 – *praetervisa*) ou 2017 (p. 177) ; Læssøe & Petersen 2019 (p.379 – *pectinatoides*). Sous l'épithète *recondita* : Melera & Ostellari 2020 (p. 4 et 7)

Récoltes illustrées : **JMT-05080703*** : 67-Dalhunden, entre le Kaelberkopf et le Hellwasser (UTM 32N : 0424990/5402755, 120 m), sous Hêtre (Chêne) avec humus de type moder. **JMT-13091101*** : 67-Still, dans la forêt domaniale de Haslach (0379382/5380944, 251 m), sous feuillus. **JMT-16062208*** : 57-Sturzelbronn, le long de la route D35 (0398970/5434485, 254 m), sous Bouleau, Epicéa, Chêne. **JMT-16101902*** : 67-Haguenau, dans la propriété familiale (0411555/5406475, 152 m), sous *Picea pungens* (Sapin bleu) sur sol sablonneux acide. **JMT-17082903*** : 67-Rountzenheim, dans le Bois de Rountzenheim (0426210/5409135, 118 m), sous Charme, Frêne, (Chêne) en milieu neutre humide.

On parle là d'une pectinée de taille modeste, à chapeau ne dépassant qu'exceptionnellement les 7 cm de diamètre, le plus souvent (très) longuement cannelé à l'état adulte, de couleur assez variable, allant du grisâtre à peine mâtiné d'un soupçon de noirâtre au centre (Fig. 4-B, rappelant *R. amoenolens*) à un ochracé – brun roux appuyé et un centre brun bistre sombre (Fig. 4-E), avec toutes les nuances intermédiaires possibles, aussi assez souvent très pâle—mais gardant toujours une note plus sombre au centre, et alors de couleur parfois difficile à définir, occasionnellement piqué – maculé de roux (Fig 4-C). Les lames peuvent aussi se maculer de rouille, notamment vers l'arête (Fig. 4-E). La base du stipe peut se montrer jaunissante ou taché de rougeâtre (Fig. 4-E), assez fréquemment selon certains auteurs, mais nous n'avons que très rarement observé ce dernier caractère. Son odeur, est peu plaisante, vaguement nauséuse, parfois avec un relent de fruité, et sa saveur est douce, rarement un peu picotante (transitoirement), désagréable, un peu nauséuse. La réaction au Gaïac est en général rapide et intense (stipe et lames), rarement plus lente et moins énergique. Elle délivre une sporée crème soutenu (IIc-d) et sa spore $[6,8-7,68-8,6 \times 5,2-5,92-6,6 \mu\text{m} ; Q = 1,19-1,30-1,40 ; n = 60]$, courtement elliptique, présente des verrues assez prononcées (pouvant atteindre $1 \mu\text{m}$) coniques – obtuses, isolées ou de temps à autre reliées par de fins connexifs ou de courtes crêtes (ce qui lui donne un aspect "sale", ce qui est le cas de la plupart de nos récoltes), mais aussi avec un motif ornemental pouvant aller jusqu'à offrir localement un aspect subréticulé (rarement observé pour ce qui nous concerne et ce qui n'est pas le cas de la récolte ici illustrée Fig. 4-D).

En matière d'habitat, cette espèce estivale – automnale s'affiche assez nettement acidocline – acidophile, plus rarement neutrophile, préférant les sols assez légers, plutôt sablonneux, sans toutefois dédaigner totalement les sols plus argileux et un peu plus riches, dans des environnements assez ouverts, souvent herbeux, lisières forestières, bords de chemin et de route, parcs, etc., où elle s'associe avec une très large palette aussi bien de feuillus que de conifères (voir aussi Melera et al. 2017), notamment ornementaux en milieu urbanisé. Ainsi, par exemple,

nous l'avons régulièrement observée dans notre propriété haguénovienne pendant de très nombreuses années, d'abord associée à un Cèdre, mycélium qui a pu subsister et se transférer (ou par les spores) lors de la disparition de ce dernier à un Sapin bleu planté en remplacement.

L'épithète *recondita* a été introduite par Melera et al. (2017) pour des récoltes européennes auparavant nommées *R. pectinatoides* Peck (au sens singerien – romagnésien 1967), un binôme que ces auteurs ont montré en l'occurrence d'utilisation non appropriée car mal interprété. Sarnari (1998) qui manifestement ne connaissait pas, au moment de la rédaction de sa monographie, de "*Russula pectinatoides*" européenne à spore à verrues isolées ou quasi (autrement dit *recondita*), s'est contenté de décrire une espèce d'affinité méditerranéenne à spore assez nettement réticulée, *R. praetervisa*, par ailleurs assez proche morphologiquement de *R. recondita* tout en étant cependant bien individualisée sur le plan moléculaire (Melera et al. 2017). Avec comme conséquence délétère que, faute de mieux, les mycologues, suivant en cela Sarnari, ont attribué l'épithète *praetervisa* à indistinctement toutes les récoltes auparavant rapportées à "*R. pectinatoides*" par Romagnesi (1967). Avec pour deuxième conséquence immédiate que la quasi-totalité des récoltes non méridionales, en particulier Nord- ou Centre-européennes, enregistrées sous l'étiquette *R. praetervisa*, le sont vraisemblablement erronément. Car en effet, Sacha Melera et ses co-auteurs ont montré que leurs échantillons génétiquement identifiés *R. praetervisa* ne provenaient, sauf exception, que de contrées sous influence méditerranéenne où cette Russule vient essentiellement sous Chênes sempervirents ou Pins méditerranéens. Et il nous semble que le seul taxon du complexe "*R. pectinatoides*" de Romagnesi (1967) que l'on peut être tenté de rapporter à *praetervisa* est sa forme (ou var.) *pseudoamoenolens*, mais dont la récolte type 54-196 a été effectuée dans l'Oise, au Nord de Paris, un département donc pas vraiment méridional ! Pour notre part, nous ne pensons pas avoir rencontré jusqu'ici *R. praetervisa* en Alsace, à la différence de *R. recondita* qui y est très commune.

Il est habituellement relativement facile de faire la distinction entre *R. recondita* et les autres pectinées de la série sur un plan morphologique, mais, le lecteur l'aura compris, le principal risque de confusion peut venir de *R. praetervisa*, les deux taxons présentant un recouvrement en matière de degré de réticulation sporale qui peut rendre problématique une identification fiable sur ce seul critère, comme signalé par Sacha Melera et ses co-auteurs. Il est important de noter aussi que *R. recondita* n'a pas été observée avec les Chênes sempervirents (*Quercus ilex* et *Q. suber*), ni avec les Pins méditerranéens (*Pinus pinaster* et *P. pinea*) qui, eux, sont les associés préférentiels sinon quasi-exclusifs de *R. praetervisa* comme nous l'avons dit. On a là, semble-t-il, un bel exemple de vicariance écologique – géographique entre deux espèces morphologiquement et génétiquement proches.

Sur le plan génétique (ITS), *R. recondita* ne montre qu'une variabilité modérée, mettant en jeu essentiellement des positions hétérozygotes, au regard du nombre conséquent de séquences disponibles, notamment sur GenBank suite aux travaux de Melera et al. (2017). L'arbre phylogénétique de ces auteurs distingue toutefois, dans le clade européen, deux séquences allemandes (KF318058 et KF318077) qui semblent faire un peu bande à part. Melera et ses co-auteurs n'ont toutefois pas jugé—à raison selon nous—qu'il puisse s'agir d'un taxon autre que *R. recondita* : en effet, ces deux séquences ne se différencient des séquences suisse KJ834611 et estonienne UDB011156 incluses, elles, dans le gros de la troupe, que par 1 seul SNP T/C, ce qui semble a priori insuffisant pour pouvoir d'emblée envisager une indépendance spécifique (nous

n'avons pas tenu compte d'une délétion T en toute fin d'ITS2, souvent due à un manque de résolution chromatographique). De plus, si ces deux séquences allemandes se singularisent apparemment de certaines séquences (par exemple KF318079, ou le type KJ530750, ou encore JMT-05080703...) faisant partie de ce gros de la troupe par 7 SNPs T/C et G/A, ce qui aurait pu là aussi faire suspecter l'existence d'un taxon un peu confidentiel, il se trouve toutes ces positions sont en fait de nature hétérozygote (cf. la séquence allemande KF318078 ou l'une des nôtres JMT-05080702), ruinant ainsi probablement l'hypothèse d'un taxon additionnel, du moins avec rang spécifique. Notons encore que Li et al. (2021) illustrent un « *recondita* complex » européen dans leur arbre phylogénétique, un point de vue qui sera peut-être à reconsidérer car les 3 séquences "*recondita*" qu'ils ont choisies ne se "différencient" en réalité que sur les positions hétérozygotes que nous venons d'évoquer.

Il convient aussi de remarquer que, en absence de séquençage des holotypes, il n'est pas à exclure que certaines des créations récentes de Pidlich-Aigner (2014), à savoir *R. fuscodiscoidea* ou *R. pannonica*, soient en réalité des formes morphologiques de *R. recondita*, ce qui conduirait à reconsidérer le statut de cette dernière qui se verrait alors ravalée au rang de synonyme non prioritaire...

Nous avons déjà dit que *R. recondita* est franchement commune en Alsace (c'est la plus commune de la série). Elle est aussi très largement distribuée et fréquente en Europe ainsi que l'ont montré Melera et al (2017) en s'appuyant sur des récoltes séquencées (France, Belgique, Allemagne, Suisse, Norvège, Suède, Estonie, Irlande, Tchéquie, Italie, Espagne), mais aussi comme cela peut être raisonnablement extrapolé sur la base de récoltes effectuées hors ambiance méditerranéenne et identifiées *pectinatoides* (voire, plus récemment, *praetervisa*...) dans la littérature. Ainsi, par exemple, il est très probable que la plupart des récoltes britanniques, sinon leur totalité, que Kibby (2005, 2012, 2017) attribue à *R. praetervisa*, qui serait répandue sous *Quercus*, *Tilia* et parfois conifères, soient en réalité des *R. recondita* avec une ornementation sporale partiellement réticulée, recouvrant donc celle de *praetervisa*.

Concernant les pendants Nord-américains et Asiatiques à la *recondita* européenne ("sister species") mis en exergue par Melera et al., il convient de relever que, très récemment, Adamčík et al. (2019), sur la base d'une description complète, ont formalisé à un rang spécifique une *R. amerorecondita* Avis & Barajas s'adressant, comme son nom l'indique, au clade affine Nord-américain.

2.5. *Russula griseopectinata* ad int. Russule peignée grisâtre

Récolte **JMT-13082904*** [GenBank (ITS) : ON661056] : 67-Hirschland, dans le massif forestier "Freiwald", dans une mardelle exondée (UTM 32N : 0361475/5412030, 314 m) avec accumulation de litière de feuillus (Chêne, Charme, etc.). Figure 5

Nous n'avons malheureusement pas étudié dans le détail cette récolte sur le frais, mais avons été suffisamment intrigué par son allure et sa couleur pour en que nous en conservions un exsiccatum avec sporée.

Reprenant le problème quelques (!) années plus tard, et toujours aussi perplexe et en manque d'inspiration pour la situer précisément, nous nous sommes décidé à la soumettre à la "question" moléculaire pour la forcer à se découvrir. Peine perdue, sa séquence ITS ne correspond à aucune de celles répertoriées publiquement jusqu'ici pour les récoltes européennes du groupe.

Il s'agit d'une russule de taille modeste (Fig. 5-A), d'environ 5 cm de diamètre, peu charnue, très longuement cannelée (au moins sur les 2/3 marginaux), d'un gris un peu brunâtre assez spécial, un peu plus brunâtre au centre et s'éclaircissant en blanchâtre vers la marge—évoquant donc au final certaines formes de coloration d'*amoenolens*, avec un pied bien blanc cependant. Nous n'avons noté ni sa saveur, ni son odeur. La réaction au Gaïac est rapide et forte sur le pied. La couleur de la sporée, relevée sur le frais, est d'un crème relativement clair, IIb du code Romagnesi. Les spores (Fig. 5-B) $[6,9-7,58-8,5 \times 5,2-5,71-6,3 ; Q = (1,21)-1,25-1,33-1,40-(1,58) ; n = 60]$, obovales – elliptiques présentent des verrues (0,4–0,6 et jusqu'à 0,8 μm de haut) généralement obtuses ou plus ou moins émoussées – tronquées, s'étalant en fines lignes ou se prolongeant en crêtes ou encore reliées par de très fines lignes, le tout localement d'aspect subréticulé.

Comme nous l'avons mentionné, aucune des espèces européennes ayant pignon sur rue ne présente une séquence ITS lui étant suffisamment proche pour que nous puissions rattacher cette récolte à l'une d'entre elles. Mais il existe dans GenBank une séquence (KJ834615) déposée par Melera et al. (2017) dans le cadre de leur étude générale du groupe qui présente une similarité évidente avec la nôtre. Cette séquence concerne une récolte Nord-américaine (USA : New York) reportée dans leur publication (taxon n° 38) comme *Russula* sp., les auteurs considérant comme non approprié le nom de "*R. pectinatoides*" sous lequel elle figure dans l'herbier de l'Université de Michigan. Elles ne diffèrent que sur 3 sites hétérozygotiques Y dans la séquence américaine, avec nucléotide compatible C pour la nôtre, un SNP T/C dans le segment 5.8S, et quelques insertions dans notre séquence (insertions qui existent aussi par rapport à toutes les autres séquences accessibles du groupe et dont il n'est pas possible de savoir si elles sont "accidentelles" ou réellement caractéristiques du taxon). De plus, tout récemment, Stephen Russell a déposé une séquence (OM764327), elle aussi américaine (USA : Indiana), qui ne se différencie de la nôtre, outre par les insertions que nous venons de signaler, que par un SNP A/G en tout début de l'ITS1. Nous avons représenté en Figure 5 l'alignement des deux séquences qui montre leur analogie flagrante.

Nous avons aussi signalé dans l'introduction que deux espèces chinoises récemment décrites, *Russula pseudopectinatoides* (Li et al. 2015 ; GenBank : NR_153248) et *Russula subpectinatoides* (Li et al. 2021 ; GenBank : MW041163), présentaient une proximité génétique certaine sur l'ITS avec le taxon alsacien. Huit séquences (un peu incomplètes sur le début de l'ITS1, et de plus peut-être un peu incohérentes sur les tous premiers nucléotides, qui n'ont donc pas été pris compte) figurant dans GenBank sont attribuables, explicitement ou non, à *R. pseudopectinatoides*, et toutes diffèrent des deux taxons précédents (JMT-13082904 et KJ834615) par 8 SNPs (nucléotides identiques pour chacun des groupes sur la position, sans hétérozygotie) et une délétion (A) pour *pseudopectinatoides*. Les quatre séquences créditées à *R. subpectinatoides* apparaissent encore plus proches en matière de similarité puisqu'elles n'en diffèrent (pour cette évaluation, nous n'avons pas tenu compte de la séquence du type dont les premiers pics de l'ITS1 apparaissent un peu discordants par rapport aux trois autres séquences !) que par 6 communs SNPs C/T et A/G. Sur la base de ces seules constatations, il est évidemment prématuré de se prononcer tant sur une possible indépendance spécifique de notre récolte que sur son éventuelle conspécificité (variant géographique) au regard des espèces chinoises. Mais quoi qu'il en soit, notre taxon semble bien être une nouveauté au niveau européen, ainsi que nous l'ont confirmé nos amis Sacha Melera et Felix Hampe (ceci dit avec la même réserve que

nous avons faite au sujet de *R. recondita*, en raison de l'absence de séquençage des types des nouveautés de Pidlich-Aigner). L'arbre phylogénétique présenté en Figure 7 met bien en valeur, d'une part, la proximité génétique de l'espèce alsacienne avec les taxons extra-européens que nous venons d'évoquer, et, d'autre part, son autonomie au regard de tous les représentants européens actuellement reconnus de la série *pectinata*.

Il est bien sûr souhaitable que l'espèce française puisse être retrouvée afin de préciser ses caractéristiques, notamment organoleptiques, ce qui est envisageable, la mardelle étant parfaitement localisée. Mais encore faudrait-il que cette russule, vraisemblablement très peu commune, daigne fructifier à nouveau... et en temps voulu !

Dans cette attente, nous lui avons affecté l'épithète de travail "*griseopectinata*", épithète rappelant d'une part la dominante grisâtre de coloration du chapeau, et d'autre part l'aspect fortement "peigné" de son revêtement.

2.6. *Russula insignis* Qué. [= *Russula livescens* ss. Bres. Romagnesi 1967 (nom mal appliqué)]. Russule à voile jaune (SMF), Russule remarquable ou livide (Marxmüller 2014). Figure 6

[Mycobank : MB#182168 ; séquences ITS pouvant servir de référence : MW355003 (GenBank) ou UDB0000894 (UNITE)]

Quélet 1888 (p. 588)

Illustrations choisies dans la littérature (elles sont nombreuses) : Marchand 1977 (p. 65 sous *livescens*) ; Einhellinger 1981 (Pl. 6 sous *livescens*) ; Donelli 1999 (p. 44) ; Walley & Le Jeune 2005 (p. 20) ; Deparis 2008 (p. 25) ; Boccardo et al. 2008 (p. 443) ; Loizides & Kyriakou 2011 (p.19) ; Socha et al. 2011 (p. 199) ; Marxmüller 2014 (p. 223) ; Eyssartier & Roux 2017 (p. 228).

Récoltes considérées : **JMT-14072508** : 67-Gunstett, dans la Forêt de Gunstett (UTM 32N 0412035/5419145, 189 m), dans une zone très humide, sous Chêne et Charme. **JMT-15090202*** : 67-Mattstall-Lembach (0408750/5426535, 237 m), dans un pré argileux humide bordé de Chênes et Charmes, en exposition Nord. **JMT-17081113*** : 67-Mattstall-Lembach (0410110/5427080, 226 m), sol argileux humide, sous Chêne et Charme (Hêtre ?). **JMT-18091501*** : 67-Rosheim, le long de la route D204 en bordure de la Forêt de Rosheim (0381780/5371820, 356 m), avec Chêne, Tilleul, etc., en compagnie de *R. galochroa*. **JMT-20062805*** : 67-Mattstall-Lembach (0410045/5426935, 213 m), sol lourd, sous Chêne et Charme. **JMT-20070612** : Morsbronn-les-Bains, dans le Niederwald (0406590/5419545, 221 m), sous Chêne et Charme. **JMT-20090204*** : 67-Surbourg, dans la Forêt de Surbourg (0412485/5419295, 189 m), le long d'un chemin humide avec Chêne. **JMT-21071007** : 67-Gunstett, sous un Chêne isolé en pleine prairie humide (0410895/5419560, 213 m), en compagnie de *R. pectinata*. **JMT-21071010** : 67-Gunstett, sous un Chêne sub-isolé (haie) en prairie humide (0410895/5419405, 215 m), en compagnie de *R. pectinata*.

Le look de cette russule évoque immanquablement celui des russules de la série *pectinata*, mais, comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, elle est actuellement intégrée dans une section voisine de celle des *Ingratae*, la section *Subvelatae*, caractérisée par la présence d'un voile jaunâtre fugace laissant, dans les cas favorables, des résidus visibles essentiellement entre les cannelures de la marge piléique et à la base du pied. Plus exceptionnellement, par

temps sec notamment, ce voile pourra subsister au centre du chapeau sous forme de minuscules flocons ou granulations plus ou moins jaunâtres au centre du chapeau (Fig. 6-E).

De dimensions modestes (elle ne dépasse guère les 7 cm de diamètre pour le chapeau), souvent irrégulièrement étalée à l'état adulte, à marge cannelée – tuberculeuse, ses couleurs oscillent entre le brun bistre, l'ochracé et le grisâtre, et sont fréquemment plus pâles vers la marge. Le stipe, plus ou moins rugueux, est blanc(hâtre) vers le haut, mais a la particularité de présenter des teintes jaunes plus ou moins vives (cependant parfois indistinctes) dans son quart inférieur ou à l'extrême base ("résidus" vélaires). La potasse (KOH) colore en rouge vif cette partie jaune du stipe, ce qui est extrêmement diagnostique (Fig. 6-A). Sa saveur est douce et son odeur peu remarquable, en tout cas pas désagréable (la littérature la reporte un peu fruitée). La réaction au Gaïac est rapide et forte, rarement un peu plus lente. Elle délivre une sporée crème pâle (IIa-b) avec des spores $[6,5-7,28-8,3 \times 5,1-5,77-6,5 \mu\text{m}$; $Q = 1,18-1,26-1,36 (1,41)$; $n = 60$] souvent assez nettement subglobuleuses, fortement crêtées subréticulées à verrues atteignant $0,9 \mu\text{m}$, incomplètement amyloïdes (Fig. 6-C). Observés au microscope et dans l'eau, certains des articles terminaux des hyphes du revêtement piléique (surtout marginal), se trouvent incrustés de granulations jaunes, ce qui permet aussi de la différencier de toutes les ressemblantes de la série *pectinata*. Toutes ces caractéristiques font qu'elle est normalement de détermination non ambiguë.

Il en existe (aussi sous l'épithète *livescens* et de manière "anonyme") de nombreuses séquences ITS déposées dans les bases de données génétiques, dont un certain nombre établies à partir de prélèvements racinaires. A titre indicatif, l'ITS de la récolte JMT-20062805 est identique à celles que nous avons indiquées comme références possibles (MW355003 ou UDB0000894). Nos autres séquences présentent de longs polymorphismes dus à un massif de G en position 136 (numérotation débutant à partir du C de CATTA en fin de SSU) à nombre variable de nucléotides (5 et 6) dans les échantillons JMT-15090202 et JMT-17081113, ou encore à un massif de A (3 et 4) en position 386 pour JMT-18091501 et JMT-20090204. A noter que *Russula insignis* est (phylo)génétiquement très proche de *Russula hortensis* (Fig. 7), proche à tel point que les séquences GenBank AY061700 (Miller & Buyck 2002) et KJ834606 (Melera et al. 2017) qui lui sont allouées (mais probablement erronément, voir notre opinion un peu plus loin) sont respectivement parfaitement superposables ou quasi identiques à la séquence type d'*hortensis* !! Un examen assez exhaustif de la situation prenant en compte l'essentiel des séquences ITS identifiées *insignis* – *livescens* dans les bases de données, y compris aussi des séquences manifestement apparentées mais non attribuées, ainsi que les deux seules séquences reportées pour *R. hortensis* (HG798528 et UDB031186), soit 64 séquences en tout, montre qu'il est possible de distinguer, entre autres (il y a possiblement aussi des groupes asiatiques), un (sous)clade de 9 entités comportant les deux séquences de *R. hortensis*, 3 autres assignées à *R. insignis* (AY061700, KJ834606 & KF318056, pour lesquelles nous n'avons malheureusement aucune information morphologique) et 4 séquences *Russula* sp. en provenance d'ectomycorhizes (HE601891, KM247684, MG274189 & MG274194). Ce clade, qui pourrait être (avec réserve donc !) celui de *R. hortensis*, ne se singularise du gros de la troupe "*insignis* et assimilés", que sur l'ITS1, et au mieux sur 6 sites (3 SNPs C/T, 2 SNPs G/A et 1 insertion T), les deux taxons n'apparaissant pas distinguables sur l'ITS2 seul. Bien que limitées, ces différences sur l'ITS1 semblent cependant significatives au regard de l'importance de l'échantillonnage d'*insignis*. Toutefois un problème subsiste concernant les 3 récoltes du

supposé clade *hortensis* qui ont été rapportées à *insignis*. Si ce sont réellement des *insignis* (c'est-à-dire si elles présentaient notamment les résidus vélaires jaunâtres à la marge du chapeau ou à la base du pied, caractéristiques du taxon), alors il n'y a que deux alternatives possibles : soit les deux taxons ne sont pas différenciables sur l'ITS (ce qui n'est pas impossible, mais...), soit il s'agit de la même espèce (ce qui serait plutôt surprenant, voire difficile à admettre). De manière un peu intuitive, nous aurions cependant tendance à privilégier l'hypothèse que l'on ait affaire en réalité à des *R. hortensis* indûment nommées *insignis*. D'ailleurs à ce sujet on a déjà probablement un début de réponse, bien qu'indirecte, pour la séquence courte (incomplète sur l'ITS2) KF318056 : cette récolte espagnole avait été morphologiquement initialement identifiée comme *praetervisa* (voir dans Melera et al. 2017), ce qui laisse supposer qu'il n'y avait pas de résidus vélaires jaunes visibles, et qu'il est donc possible qu'elle soit effectivement à rapporter à *hortensis* plutôt qu'à *insignis*. Quoiqu'il en soit, la relation entre les deux taxons reste à clarifier (à l'appui de l'analyse d'autres loci ?), s'agissant tout particulièrement d'homologuer la possibilité de les différencier sur l'ITS1. Notons encore que Li et al. (2021), dans une expectative prudente, considèrent un « *hortensis-insignis* complex » dans leur arbre phylogénétique.

Quelques mots encore concernant *R. hortensis*. Il n'y en a que peu de récoltes reconnues, et l'on ne connaît pas vraiment l'amplitude de ses variations morphologiques, notamment en matière d'ornementation sporale, ce qui fait que sur ce point-là, il ne sera peut-être pas toujours aisé de la distinguer de *praetervisa* et même d'*insignis*, quoi qu'en dise la littérature. Par ailleurs, les données génétiques attribuables au taxon confirment largement que c'est une espèce méridionale liée avant tout à *Quercus ilex*, peut-être strictement (mais des Pins méditerranéens sont parfois présents en mélange) : en effet, les deux récoltes authentifiées *hortensis*, celle du type de Sarnari (HG798528, Italie) et d'Helga Marxmüller (UDB031186, midi de la France) ont été effectuées sous Chêne vert, de même les récoltes KJ834606 (France, Provence) & KF318056 (Espagne), et, plus significatif encore, les séquences HE601891 (Italie), MG274189 et MG274194 (Espagne) ainsi que vraisemblablement KM247684 (Espagne) ont été établies à partir d'ectomycorhizes de *Quercus ilex* !

Revenons à *R. insignis* : elle est plutôt commune en Alsace du Nord, sous feuillus (dans la Chênaie – Charmaie), liée sûrement (vue avec chêne isolé !) et sans guère de doute préférentiellement, aux Chênes, ce que semble aussi très largement corroborer la littérature, sur des sols plus ou moins argileux, neutres ou tout au plus légèrement acidifiés, en ambiance souvent assez humide, notamment aux endroits herbeux en milieu assez ouvert. Elle se trouve aussi associée au Chêne vert dans les régions méridionales, de concert avec *R. hortensis* et *R. praetervisa* (et encore une fois attention aux confusions !). *R. insignis* est répandue à travers toute l'Europe (Krieglsteiner 2000), y compris en Grande Bretagne (Kibby 2017), ou encore plus largement (Melera et al. 2017, GenBank), en Asie (Chine, Corée du sud, Pakistan) où des variants géographiques sont possibles, mais ne semble pas avoir été reportée (?) d'Amérique du Nord. Il est à remarquer que dans les pays asiatiques, elle s'associerait aussi avec des conifères (*Cedrus*, *Pinus*, *Keteleeria*), ce qui, à notre connaissance, n'est pas démontré en Europe.

3. Conclusion

Au final, quand on considère leur écologie sur le plan local, trois des espèces que nous avons traitées, *R. sororia*, *pectinata* et *insignis*, semblent montrer une affection particulière pour les milieux souvent assez ouverts, neutres ou légèrement acidifiés, plus ou moins argileux, humides—voire très humides, avec sans doute comme partenaires de loin préférentiels les Chênes (et Charmes ?). L'unique récolte de *R. griseopectinata* ad. int., effectuée sous feuillus dans une mardelle asséchée, pourrait partager cette écologie. *R. recondita* et *amoenolens* s'avèrent en la matière plus nettement éclectiques, s'associant avec un large panel de feuillus et de conifères, sur des sols pouvant être, au moins pour *R. recondita*, assez fréquemment plus franchement sablonneux et acides.

Nous présentons, pour conclure, un arbre phylogénétique rudimentaire illustrant les affinités génétiques des différents taxons évoqués dans cet article.

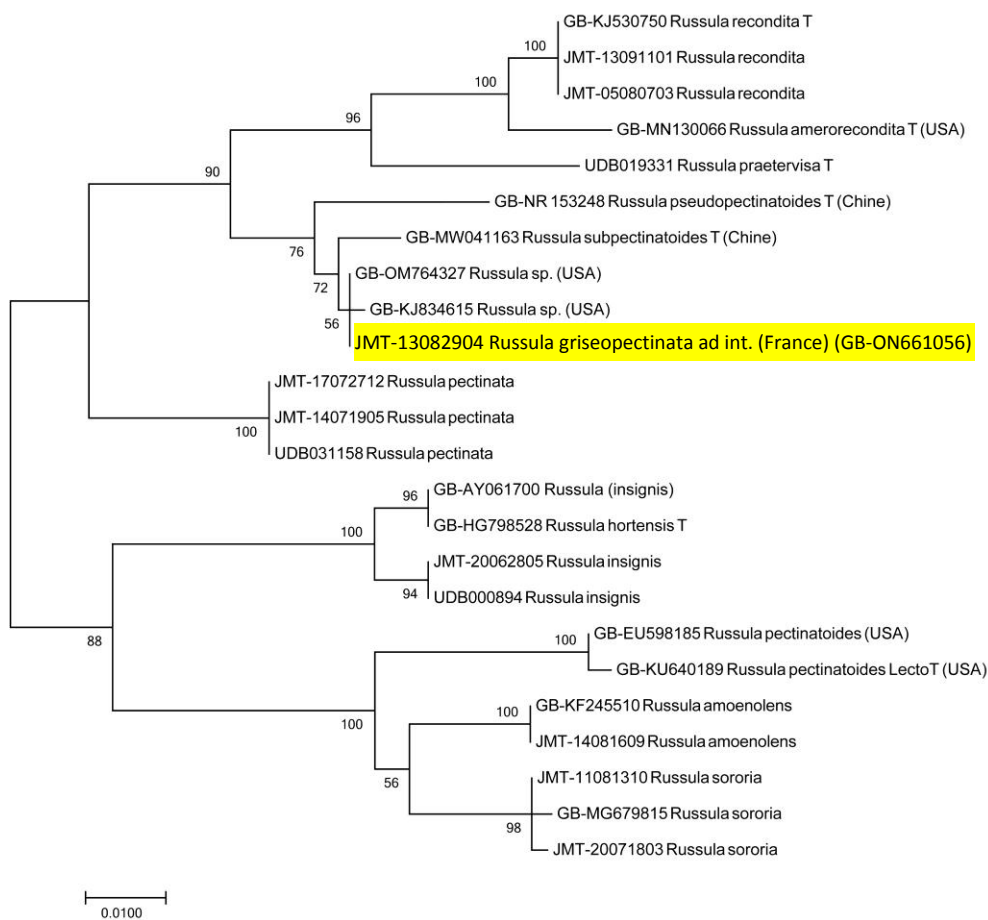


Fig. 7. Arbre phylogénétique des Russules pectinées établi sur la base des séquences ITS (ADNr) avec le logiciel MEGA7 (Kumar et al. 2016)

La barre d'échelle indique 0,01 changement attendu par site et par branche. Les nombres sur les branches correspondent aux valeurs de soutien. Les séquences autres que les nôtres (JMT) proviennent de GenBank (GB) ou de UNITE (UDB) et sont indiquées avec leur référence d'accension (T = type)

Remerciements : un grand merci aux amis Sacha Melera et Felix Hampe pour nous avoir confirmé l'originalité du nouveau taxon européen *R. griseopectinata* ad int., Roland Wiest pour la relecture attentive de notre manuscrit, et à Pablo Alvarado (ALVALAB) pour avoir établi les séquences ITS de nos échantillons de russules.

Bibliographie

- Adamčík S., Looney B., Caboň M., Jančovičová S., Adamčíková K., Avis P.G., Barajas M., Bhatt R.P., Corrales A., Das K., Hampe F., Ghosh A., Gates G., Kälviäinen V., Khalid A.N., Kiran M., De Lange R., Lee H., Lim Y.W., Kong A., Manz C., Ovrebo C., Saba M., Taipale T., Verbeken A., Wisitrassameewong K. & Buyck B. (2019) — The quest for a globally comprehensible *Russula* language. *Fungal Diversity* 99(1) : 369–449.
- Boccardo F. & Ostellari C. (2020) — *Russula* rare o interessanti di Liguria – 2° contributo. *Fungi non delineati* 75: 1–180.
- Boccardo F., Traverso M., Vizzini A. & Zotti M. (2008) — *Funghi d'Italia*. Ed. Zanichelli S.p.A., Bologna, 624 p.
- Bon M. (1988) — Clé monographique des russules d'Europe. *Documents mycologiques* fasc. 70–71 [tome XVIII]: 1–120.
- Boudier E. (1905–1910) — *Icones Mycologicae*. 4 tomes, Paul Klincksieck – Léon Lhomme, Paris. [Réimpression par les Editions Piantanida, Lausanne, 5 vol., 1981–1985]
- Cazzoli P. (2005) — Approccio al genere *Russula* – IV. *Rivista di Micologia* 48(2): 99–112.
- Consiglio G. & Papetti C. (coords) (2009) — *Atlante fotografico dei Funghi d'Italia*, vol. 3. Associazione micologica Bresadola (AMB), Trento ; Fondazione Centro studi micologici dell'AMB, Vicenza, 2 p. + I-CCXXXIV + 1001–1568.
- Dähncke R.M. & Dähncke S.M. (1979) — 700 Pilze in Farbfotos. Ed. AT Verlag, Aarau – Stuttgart, 686 p.
- De Lange R. (2015) — *Populus trees and Russulaceae – a special ectomycorrhizal association in Flanders*. Thèse de Master de Sciences en Biologie. Université de Gand. 126 p.
- Deparis L. (2008) — Sur six espèces intéressantes récoltées en 2007. *Bulletin mycologique et botanique Dauphiné-Savoie* 189 : 23–30.
- Donelli G. (1999) — Due *Russula* della pianura reggiana: *Russula ochrospora* (Nicolaj) Quadr. e *Russula insignis* Qué. *Pagine di Micologia* 12: 71–75 + Pl. p. 44.
- Einhellinger A. (1981) — Täublinge und andere Großpilze im Münchener LSG Kapuziner-Hölzl. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 52: 183–217 + pl. 1–8.
- Eyssartier G. & Roux P. (2017) — *Le guide des champignons, France et Europe*. 4^{ème} édition revue et augmentée. Belin, Paris, 1152 p.
- Freléchoux F. (2000) — Les Champignons du mois (5/6). *Russula amoenolens* Romagnesi & *Russula pectinatoides* Peck. *Bulletin Suisse de mycologie* 78(3): 104–109.
- Fries E. (1838) — *Epicrisis Systematis Mycologici, seu Synopsis Hymenomycetum*, Upsaliæ, e Typographia Academica, redemptor Lundae Gleerup, xiv + 610 p.
- Kibby G. (2005) — Fungal Portraits N° 24 : *Russula pectinata* & *R. praetervisa*. *Field Mycology* 6(4): 111–112.
- Kibby G. (2012) — *The genus Russula in Great Britain with synoptic keys to species*. Edité à compte d'auteur, 2p. + i-iv + 119 p.
- Kibby G. (2017) — *Mushrooms and toadstools of Britain & Europe*, Vol. 1. 2^d édition. Ed. G. Kibby, imprimé par Pixart (Italie), 6p. + i-xxviii + 228 p.
- Kränzlin F. (2005) — *Champignons de Suisse, tome 6 : Russulaceae, Lactaires et Russules*. Mykologia, Lucerne, 320 p.
- Krausch F. (2001) — Sechs interessante Täublinge aus Nordrhein-Westfalen und Hessen in den Jahren 1999 und 2000. *Zeitschrift für Mykologie* 67(2): 225–238.

- Krauch F. & Jurkeit W. (2003) — Fünf interessante Täublinge aus verschiedenen Gegenden Deutschlands. *Zeitschrift für Mykologie* 63(1): 135–146.
- Kriegelsteiner G. J. (2000) — Russulales. In: *Die Großpilze Baden-Württembergs, Band 2*, Ed. Kriegelsteiner G. J., Ulmer, Stuttgart (Hohenheim), p. 349–592.
- Kumar S., Stecher G. & Tamura K. (2016) — MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33(7): 1870–1874.
- Læssøe T. & Petersen J.H. (2019) — *Fungi of temperate Europe*, Vol. 1. Princeton University Press, Princeton and Oxford, 818 p.
- Li G.-J., Zhao D., Li S.-F. & Wen H.-A. (2015) — *Russula chiu* and *R. pseudopectinatoides*, two new species from southwestern China supported by morphological and molecular evidence. *Mycological Progress* 14(6/33): 1–14.
- Li G.-J., Li S.-M., Buyck B., Zhao S.-Y., Xie X.-J., Shi L.-Y., Deng C.-Y., Meng Q.-F., Sun Q.-B., Yan J.-Q., Wang J. & Li M. (2021) — Three new *Russula* species in sect. *Ingratae* (Russulales, Basidiomycota) from southern China. *MycosKeys* 84:103–139.
- Loizides M. & Kyriakou T. (2011) — Fungi of the *Cistus* maquis. *Field Mycology* 12(1): 14–22.
- Marchand A. (1977) — Champignons du Nord et du Midi – Les Russules, tome 5. Société mycologique des Pyrénées méditerranéennes, Perpignan, Diffusion Hachette, 306 p.
- Marstad P. (2004) — *Russula in the nordic countries*. Edition à compte d’auteur, Tønsberg (Norvège), 74 p.
- Marxmüller H. (2014) — *Russularum Icones, vol. 1*. Anatis Verlag, München, 344 p. + un code des couleurs de sporées.
- Melera S. & Ostellari C. (2020) — Il fungo speciale 1: *Russula recondita*. *Bulletin Suisse de Mycologie* 98(1): 4–6 [traduction allemande : 7–9].
- Melera S., Ostellari C., Roemer N., Avis P.G., Tonolla M., Barja F. & Narduzzi-Wicht B. (2017) — Analysis of morphological, ecological and molecular characters of *Russula pectinatoides* Peck and *Russula praetervisa* Sarnari, with a description of the new taxon *Russula recondita* Melera & Ostellari. *Mycological Progress* 16(2): 117–134 [publié online le 28 décembre 2016].
- Miller S.L. & Buyck B. (2002) — Molecular phylogeny of the genus *Russula* in Europe with a comparison of modern infrageneric classifications. *Mycological Research* 106(3): 259–276.
- Monedero C. (2011) — *El género Russula en la Península Ibérica*. Centro de Estudios Micológicos de Euskadi – Euskadiko Mikologia Ikastegia, 438 p.
- Pérez-De-Gregorio M.Á. (2000) — *Russula pectinatoides* ss. Romagnesi. In: *Bolets de Catalunya* 19, Ed. Societat Catalana de Micologia, Barcelona, fiche 947.
- Pérez-De-Gregorio M.Á. (2005) — *Russula sororia* Fr. In: *Bolets de Catalunya* 24, Ed. Societat Catalana de Micologia, Barcelona, fiche 1193.
- Pidlich-Aigner H. (2014) — Bemerkenswerte *Russula*-Funde aus Ostösterreich 12: seltene und neue Arten der *Russula pectinata* Gruppe. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 23: 179–198.
- Quélet L. (1888) — Quelques espèces critiques ou nouvelles de la flore mycologique de France. *Compte rendu de l’Association française pour l’avancement des sciences* 16(2): 587–592 + pl. XXI.
- Romagnesi H. (1952) — Quelques russules nouvelles de la flore française. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 21: 107–112.
- Romagnesi H. (1967) — *Les Russules d’Europe et d’Afrique du Nord*. Bordas, Paris, 998 p. et un code des couleurs de sporées.
- Sarnari M. (1998) — *Monografia illustrata del Genere Russula in Europa, Tomo Primo*. Associazione micologica Bresadola (AMB), Fondazione Centro studi micologici, Vicenza, 800 p.
- Socha R., Hálek V., Baier J. & Hák J. (2011) — *Holubinky (Russula)*. Academia, Praha, 520 p.
- Walley R. & Le Jeune G. (2005) — Zeldzame en miskende *Russula*’s in Vlaanderen (2). *Sterbeeckia* 25: 13–21.

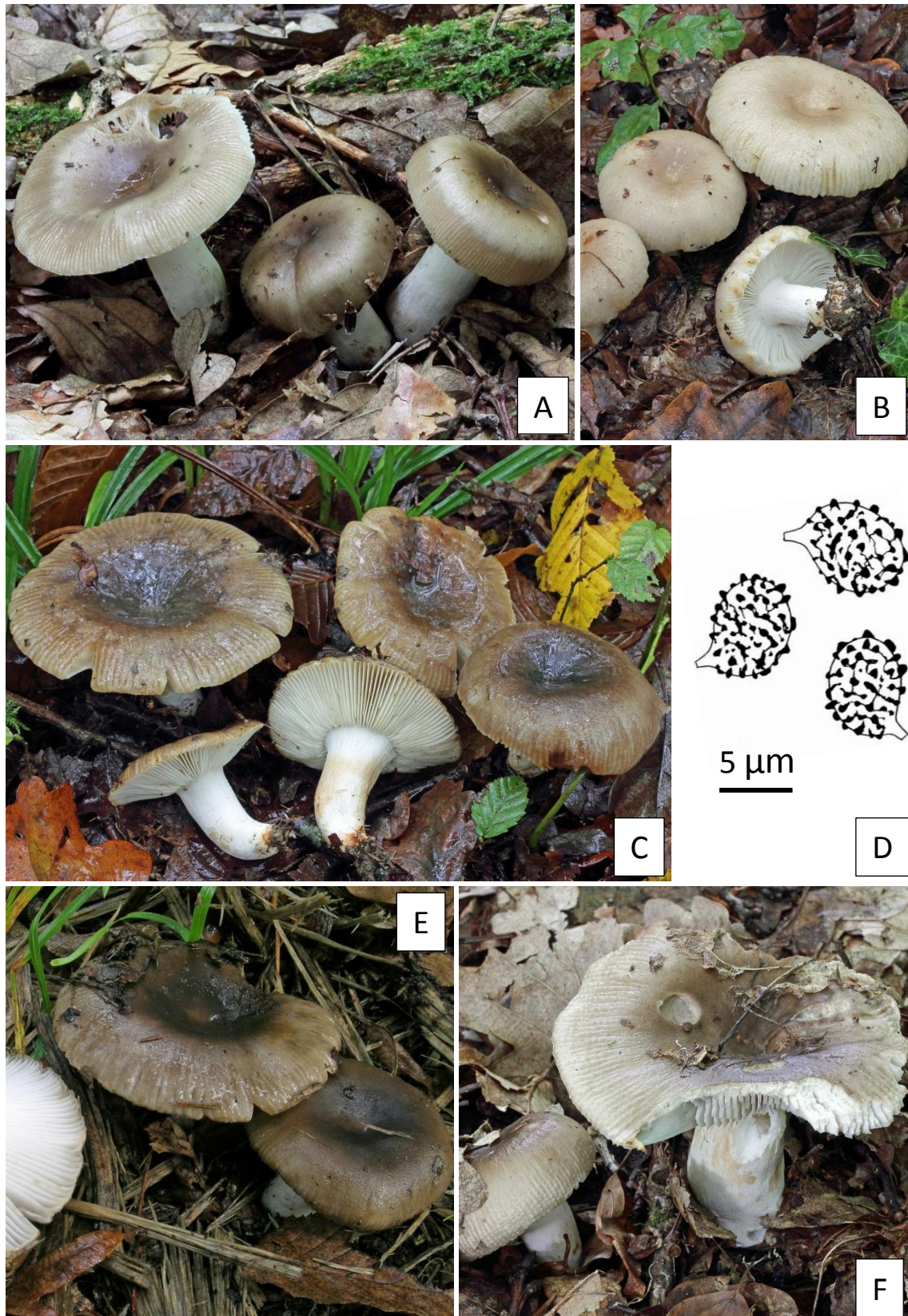


Fig. 1. *Russula amoenolens* : habitus et formes de coloration observés
 A. JMT-14081609*; B. JMT-19110304; C. JMT-19110305*
 D. JMT-19110304* spores (Melzer); E. JMT-04101605*; F. JMT-14081608

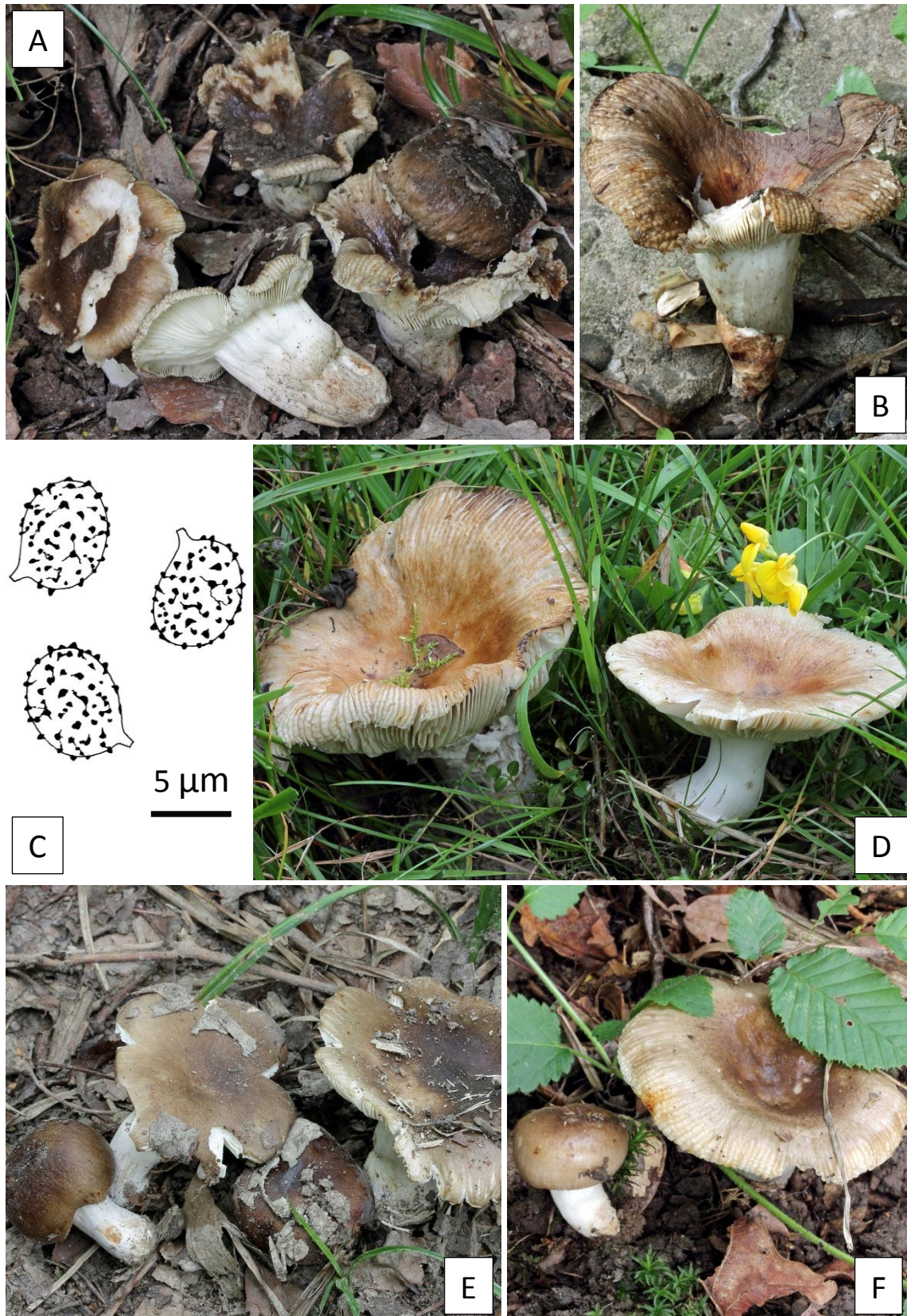


Fig. 2. *Russula sororia* : habitus et formes de coloration observés
 A. JMT-20071803*; B. JMT-14080121; C. JMT-11081310* spores (Melzer)
 D. JMT-11081310*; E. JMT-20091007*; F. JMT-14081402*

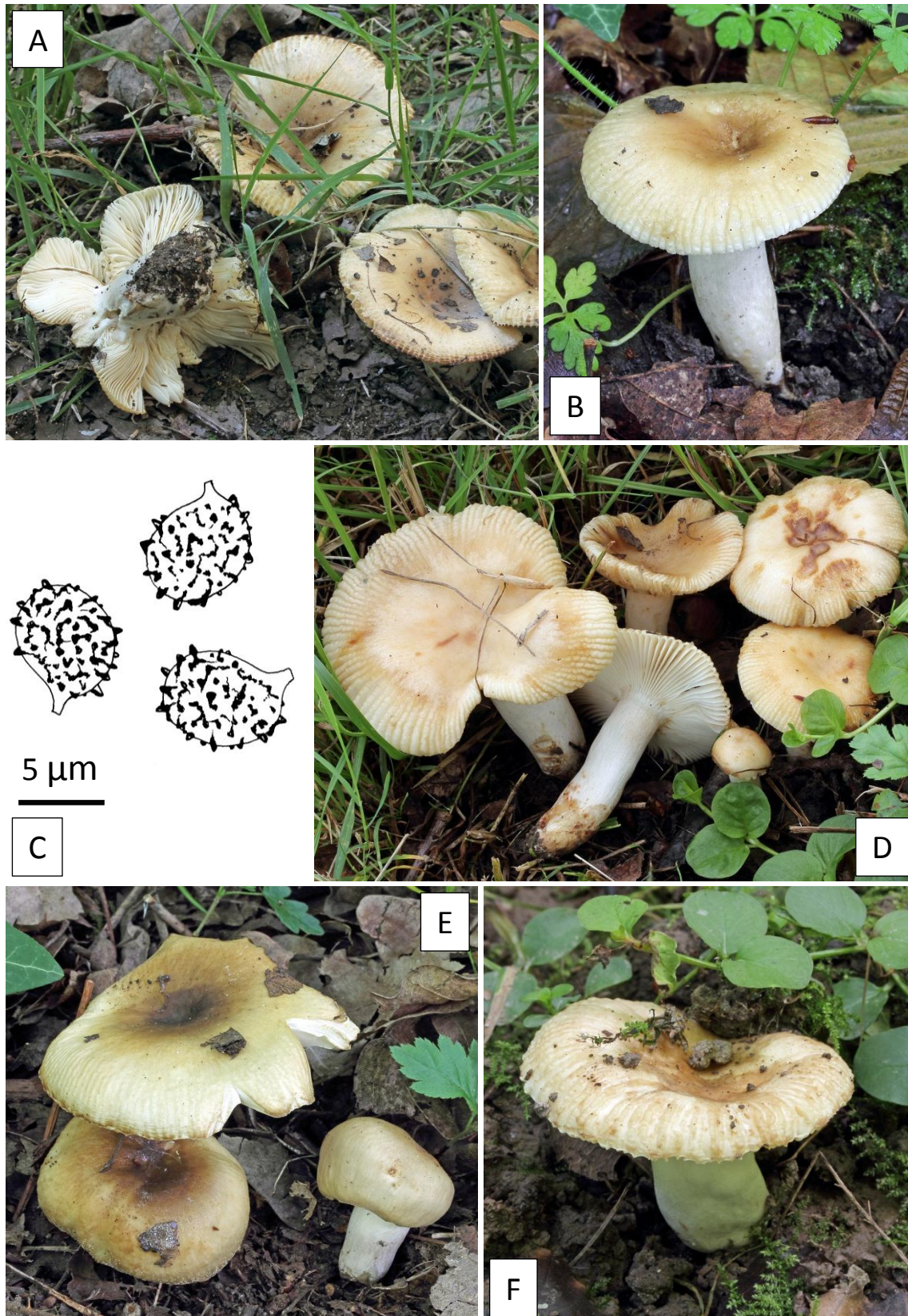


Fig. 3. *Russula pectinata* : habitus et formes de coloration observés
 A. JMT-17082507*; B. JMT-17072712*; C. JMT-17082507* spores (Melzer)
 D. JMT-21071007; E. JMT-20070605*; F. JMT-14071905*

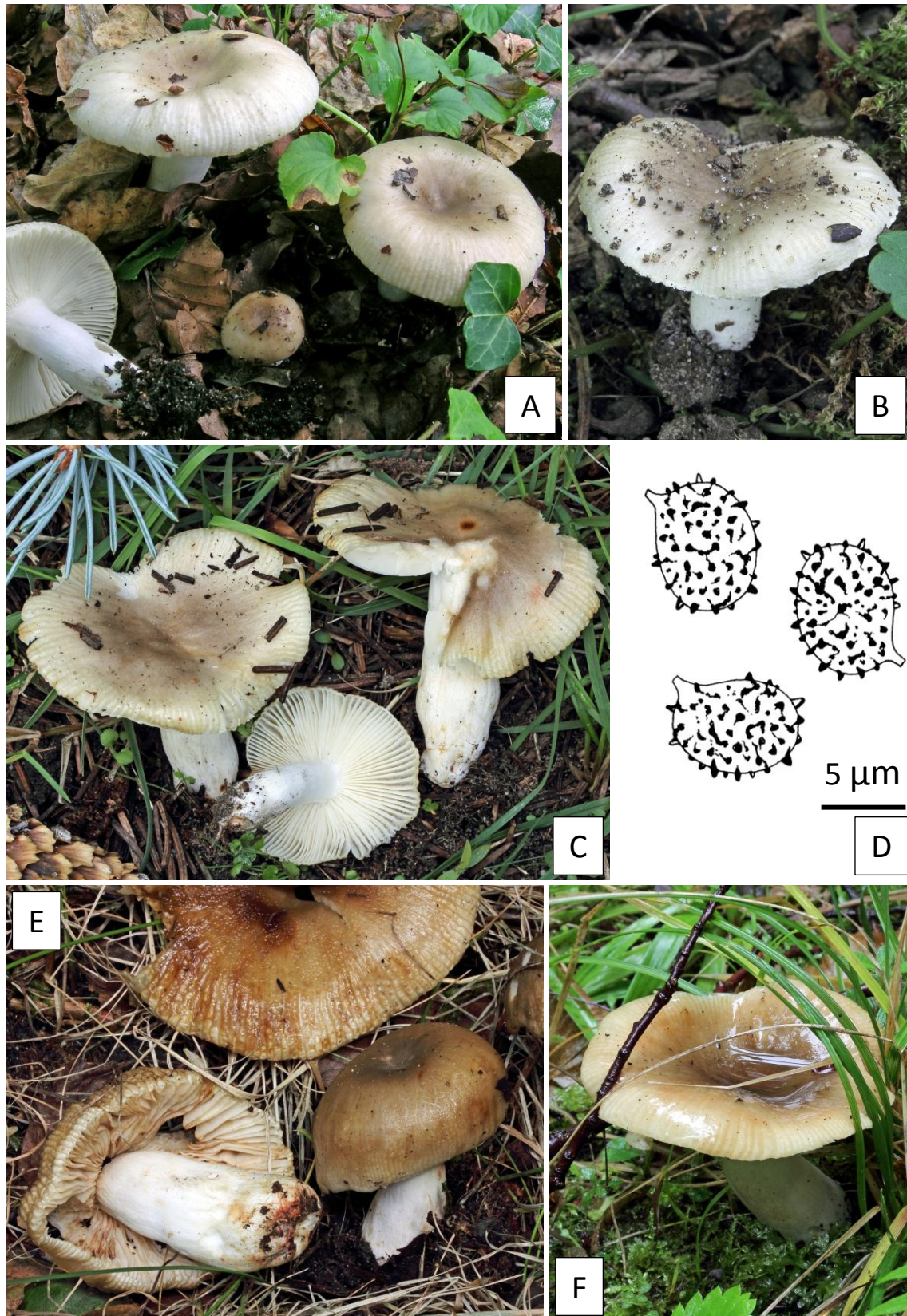
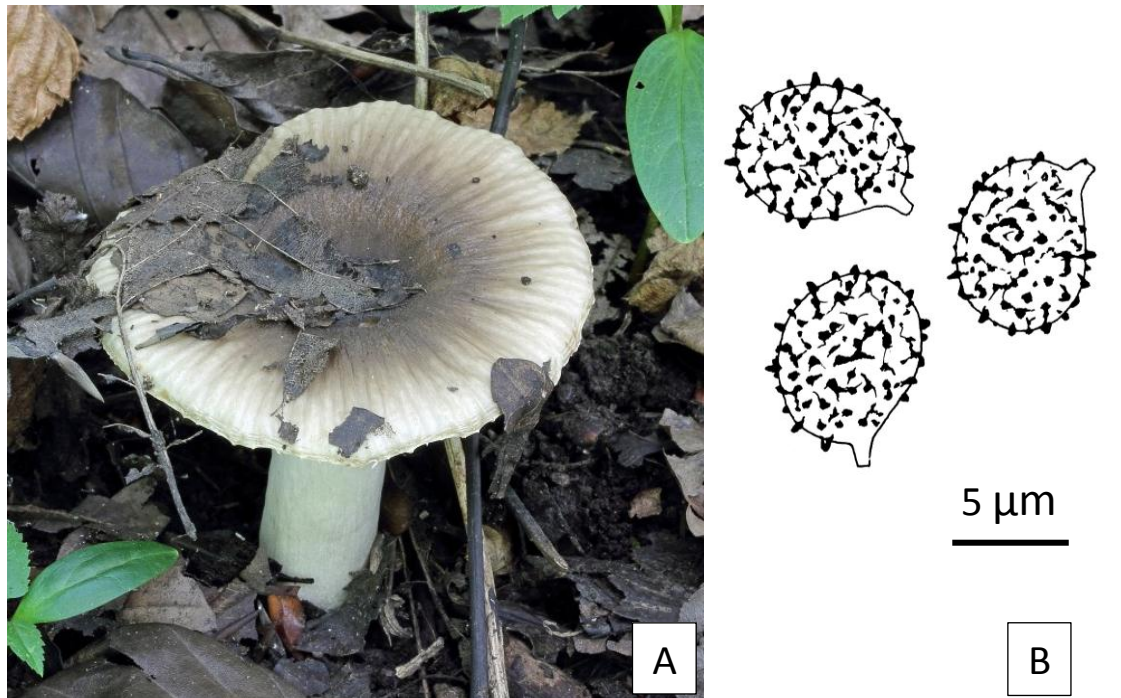


Fig. 4. *Russula recondita* : habitus et formes de coloration observés
 A. JMT-05080703*; B. JMT-17082903*; C. JMT-16101902*
 D. JMT-16062208* spores (Melzer); E. JMT-16062208*; F. JMT-13091101*



JMT-13082904 GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATT **←18S ITS1→** TTGTATGATCGAG
OM764327 AGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATT **←18S ITS1→** TTGTATAATCGAG

GTGCTGAGGTTGTCGCTGACTTTTGAAAGGGTTCGTGCACGCCTCGGTGCTCTCACATATAATCCATCTCACCCCTTTGTGCATCACCGCGTGGGG
 GTGCTGAGGTTGTCGCTGACTTTTGAAAGGGTTCGTGCACGCCTCGGTGCTCTCACATATAATCCATCTCACCCCTTTGTGCATCACCGCGTGGGG

GCCCCTTTGGCTAGTTCTAAGGGGGGCTTTCACGTTTTTACACATACACCATTTAATGCAATGCGTAGAATGTCATACTTTTGGCATCACACG
 GCCCCTTTGGCTAGTTCTAAGGGGGGCTTTCACGTTTTTACACATACACCATTTAATGCAATGCGTAGAATGTCATACTTTTGGCATCACACG

CAATTAATA **←ITS1 5.8S→** CAACTTTCAACAACGGATCTCTTGCTCTCGCATCGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGATACGTAATGTGAATT
 CAATTAATA **←ITS1 5.8S→** CAACTTTCAACAACGGATCTCTTGCTCTCGCATCGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGATACGTAATGTGAATT

GCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCACCTTGCGCCCTTTGGTATTCCGAAGGGCACACCCGTTTGAGTGTCGTGA **←5.8S ITS2→**
 GCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCACCTTGCGCCCTTTGGTATTCCGAAGGGCACACCCGTTTGAGTGTCGTGA **←5.8S ITS2→**

CATTCTCAAACCTTCTTGTTTTCTTGACCGAAGGCTTTGGACTCTCTGGAGGTTCTTGCTGGCCTTTCTTTATTGAAGCCAGCTCCTCTGAAAT
 CATTCTCAAACCTTCTTGTTTTCTTGACCGAAGGCTTTGGACTCTCTGGAGGTTCTTGCTGGCCTTTCTTTATTGAAGCCAGCTCCTCTGAAAT

GAATTAGTGGGATCTACTTTGCCGATCCTTGACGTGATAAGATATTTCTACGTCTTGGGTCTCGCACTGTTTCGCTCTGGATCCTGCTTCTAACC
 GAATTAGTGGGATCTACTTTGCCGATCCTTGACGTGATAAGATATTTCTACGTCTTGGGTCTCGCACTGTTTCGCTCTGGATCCTGCTTCTAACC

TCTCATAGAAGACAAATGGTTGAGTGATTGCCACTTGACCCCAACAAACC **←ITS2 28S→** TTGACCTCAAATCGGGTGAGACTACCCGCTGAAC
 TCTCATAGAAGACAAATGGTTGAGTGATTGCCACTTGACCCCAACAAACC **←ITS2 28S→** TTGACCTCAAATCGGGTGAGACTACCCGCTGAAC

Fig. 5. *Russula griseopectinata* ad. int. : A. habitus ; B. spores (Melzer)
Russula griseopectinata vs OM764327 (GenBank) : alignement des séquences ITS

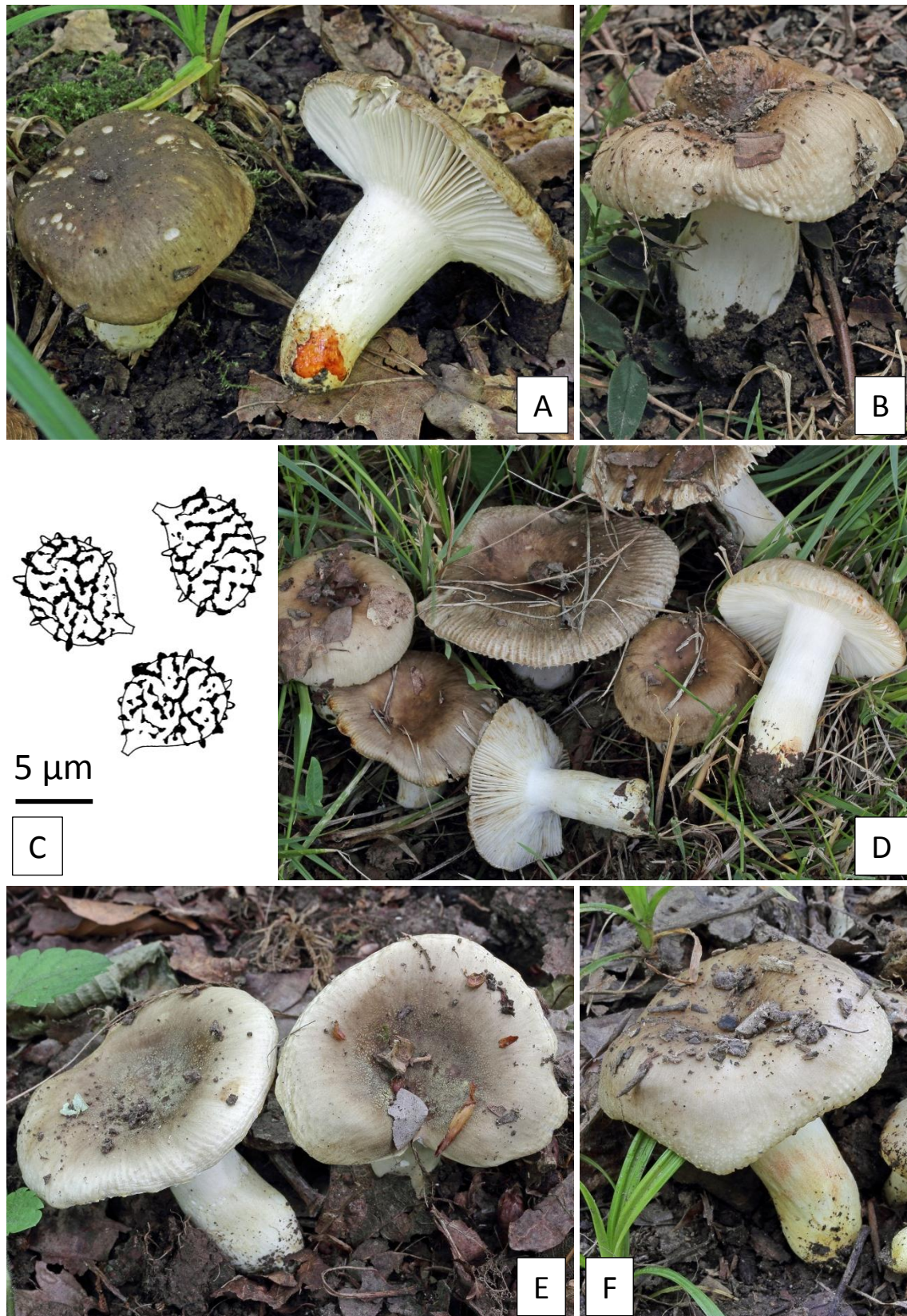


Fig. 6. *Russula insignis* : habitus et formes de coloration observés
 A. JMT-14072508; B. JMT-18091501*; C. JMT-21071010 spores (Melzer)
 D. JMT-21071010; E. JMT-20070612; F. JMT-20090204*