

**RUSSULA MARXMUELLERIANA**  
**UNE ESPÈCE PEU RARE, MAIS SOUVENT CONFONDUE**

René CHALANGE\*, François VALADE\*\* et Bart BUYCK\*\*\*

**Résumé**

Sur la base de nombreuses récoltes effectuées en France, les auteurs illustrent *Russula marxmuel-  
leriana*, très récemment décrite.

**Abstract**

On the basis of numerous collections carried out in France, the authors illustrate the very recently  
described *Russula marxmuel-  
leriana*.

**Mots-clés :** Basidiomycota, Russulales, Russulaceae, taxinomie.

**INTRODUCTION**

En quelques décennies, la biologie moléculaire a fortement modifié la  
systématique des champignons, une évolution qui n'est ni facile à suivre,  
ni facile à comprendre pour la grande majorité des membres des nombreuses  
sociétés mycologiques.

*Russula* reste pour le moment un genre relativement à l'écart des changements  
nomenclaturaux qui se traduisent par exemple dans une avalanche de nouveaux  
genres pas toujours bien fondés (VELLINGA et coll., 2015), et qui affectent depuis  
peu aussi certains des autres grands genres de basidiomycètes. Les cortinaires  
(LIIMATAINEN et coll., 2022) ou les inocybes (MATHENY et coll., 2020) ont été scindés  
en une multitude de genres plus petits, principalement pour des raisons pratiques  
et subjectives. Les conséquences de l'approche moléculaire sur la systématique  
des russules se répercutent surtout au niveau infragénérique. Les sous-divisions  
du genre présentées dans les monographies toujours en usage (ROMAGNESI, 1967 ;  
SARNARI, 1998) et encore largement suivies dans les clés d'identification existantes  
(BON, 2002, 2003) ont été fortement bousculées (BUYCK et coll., 2018, 2020). Néan-  
moins, pour les membres de nos sociétés, qui s'intéressent surtout à l'identification  
des espèces, ce n'est pas forcément ce type de changement qui influencera leur

---

\* 45 rue du docteur Calmette, F-91170 Viry-Châtillon (France). rene.chalange@free.fr

\*\* Résidence du Boqueteau, bâtiment Les Mélèzes. F-91240 Saint-Michel-sur-Orge (France).  
francois.valade16@free.fr

\*\*\* Institut de systématique, évolution, biodiversité (ISYEB), Muséum national d'histoire naturelle,  
CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, CP39, 57 rue Cuvier, F-75005 Paris  
(France). bart.buyck@mnhn.fr

approche de la mycologie. C'est bel et bien la multiplication des espèces sur la base des séquences qui semble souvent difficile à comprendre quand on n'a que la morphologie à disposition pour identifier.

Dans cette contribution, les auteurs discutent de la présence en France et en Belgique d'une russule décrite il y a seulement quelques mois et supposée être très rare : *Russula marxmuelleriana* De Lange, Girwert et F. Hampe. Cette espèce a été décrite sur la base de deux récoltes, un holotype récolté dans le nord-est de la Belgique, et une deuxième récolte faite en Allemagne (DE LANGE et coll., 2023). Pourtant, comme nous le montrons ci-dessous, cette russule était déjà bien connue des mycologues français depuis presque 30 ans sous le nom de la russule « *adusta* des feuillus », assez fréquente pendant tout l'été, surtout dans la région parisienne.

*Russula marxmuelleriana* appartient à un groupe de russules facile à reconnaître sur le terrain : celui des *Nigricantinae* Bataille. ROMAGNESI (1967, 1985), dans sa monographie des russules, acceptait alors sept espèces européennes dans cette sous-section, alors que DE LANGE et coll. (2023) dénombrent maintenant en Europe déjà 18 espèces phylogénétiques, dont certaines, comme *R. marxmuelleriana*, sont basées sur très peu de récoltes, tandis que deux autres restent encore inédites (en tant que « *Russula sp.* »).

L'un de nous (RC) connaît *Russula marxmuelleriana* depuis août 1994, date de sa récolte d'une dizaine d'exemplaires en forêt de Sénart, (Essonne), sous chênes, sur le bord d'une mare asséchée, en terrain argileux. À cette date, il avait pu l'étudier précisément et repérer que cette espèce n'était pas signalée dans la littérature. Macroscopiquement, plusieurs caractères (la coloration rosée des lames chez les jeunes exemplaires, le rosissement puis grisonnement de la chair, sans réel noircissement, l'odeur de vieux fût à la base du pied, les fossettes dans la base du pied) pouvant la rapprocher de *Russula adusta* (Pers.) Fr., cette russule a été baptisée « *adusta* des feuillus ». En effet, *R. adusta* pousse sous les conifères et dans des sols différents, souvent sableux. La présente contribution permettra donc de mieux connaître cette russule sur la base d'une soixantaine de récoltes principalement françaises.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les descriptions macroscopiques ont été faites sur du matériel frais, ainsi que certaines observations macrochimiques, notamment la réaction au sulfate de fer cristallisé (FeSO<sub>4</sub>), à la potasse (KOH) à 10 %, au phénol et au gaïac à 2,5 % (suivant le protocole CHALANGE, 2014). Les récoltes ont été photographiées et la couleur des spores déposées a été estimée à l'aide du code des couleurs de sporées chez les russules de ROMAGNESI (1985). Les analyses microscopiques ont été réalisées sur des prélèvements de tissus d'exsiccats regonflés à l'aide d'une solution de KOH (10 %), puis observés dans le rouge congo ammoniacal à un grossissement de  $\times 1000$ . Les dessins ont été réalisés à l'aide d'un tube à dessins

avec une projection finale de  $\times 2400$ . L'observation de l'ornementation sporale, ainsi que les mesures des spores (20 par spécimen) ont été faites dans le réactif de Melzer. Les mesures des spores donnent les valeurs moyennes (en italique gras) accompagnées des valeurs obtenues en soustrayant, respectivement additionnant, la déviation standard, puis flanquées, entre parenthèses, des valeurs extrêmes mesurées ; «Q» donne ces valeurs pour le quotient longueur/largeur des spores. Dans la description, la formule donnant la taille des spores juxtapose les valeurs associées à la moyenne la plus basse et la plus haute mesurée pour la longueur, la largeur et le quotient longueur/largeur des spores.

Les spécimens illustrés et discutés dans cet article ont été séquencés pour s'assurer de leur identification correcte. Les extractions et amplifications ont été faites par le CEFÉ de Montpellier. L'extraction de l'ADN a été réalisée avec REExtract-N-AmpTM Plant PCR Kit (Sigma-Aldrich, Saint-Louis, États-Unis), puis l'amplification de la région ITS de l'ADN ribosomique nucléaire à l'aide des couples d'amorces ITS-1F/ITS-4 (GARDES et BRUNS, 1993). Le séquençage des amplicons a été réalisé dans les deux sens par la société Eurofins Genomics (Ebersberg, Allemagne). Les séquences ont été ensuite éditées et assemblées avec Codon Code Aligner 4.1.1 (CodonCode Corp., Centerville, États-Unis). Les extractions et amplifications du matériel alsacien ont été faites par Alvalab. Les séquences utilisées pour cette étude ont été déposées dans GenBank.

Les spécimens illustrés sont conservés dans l'herbier du Muséum d'histoire naturelle de Paris (PC) et ceux des autres récoltes dans les herbiers personnels des auteurs.

## DESCRIPTION

*Russula marxmuellariana* De Lange, Girwert et F. Hampe

*Persoonia*, 51, p. 176 (2023)

**Chapeau** mesurant 50–90 mm, pouvant atteindre 110 mm de diamètre, charnu, convexe puis se creusant notablement au centre, à bords longtemps infléchis, marge ondulante, excédente ; surface remarquablement sèche, montrant sous la loupe une multitude de petits points ou méchules brunâtres sur fond blanchâtre. Couleur blanc crème, beige au début puis devenant brunâtre, brun fuligineux par le centre, avec quelques plages plus claires çà et là. Cuticule adnée, seulement séparable sur un tiers de rayon.

**Lames** peu épaisses, atteignant 4 mm de hauteur, moyennement serrées (4 à 6 lames entières par centimètre au bord du chapeau), adnées, mais apparaissant souvent pentues, d'aspect décurrent lorsque le chapeau se creuse au centre, séparées par des lamellules, avec une tendance à former des anastomoses rarement près du pied mais surtout à mi-rayon, de couleur carnée, rosée, bien visible dans les sinus des jeunes exemplaires ; cette couleur s'estompe ensuite pour devenir blanc crème. Arête entière, concolore aux faces. Sporée blanche Ia-Ib.



**Figure 1.** — *Russula marxmulleriana*. — Récolte du 21 août 2011 à Sénart Ermitage (© R. Chalange).



**Figure 2.** — *Russula marxmulleriana*. — Récolte du 8 septembre 2022 à Rambouillet (© F. Valade).

**Pied** trapu, mesurant 40–60 × 15–25 (30) mm, cylindracé, peu ruguleux, parfois caverneux, se rétrécissant brusquement à la base qui présente le plus souvent de 2 à 4 fossettes, blanc, puis rosissant faiblement avant de devenir gris brun par la base, sans noircir complètement.

**Chair** ferme, épaisse de 4 à 7 mm à mi-rayon du chapeau, blanche puis rosissant légèrement avant de brunir au bout d'une à quelques heures, mais ne devenant jamais complètement noire, même après plusieurs jours. Odeur nette de vieux fût vers la base du pied. Saveur douce dans la chair, mais plus ou moins âcre dans les lamelles après 10 à 20 secondes.

**Réactions macrochimiques** : rose orangé au sulfate de fer puis vert sale en 3 minutes sur le pied, potasse (KOH) nulle sur la chair, phénol rose rouge en 2 minutes sur le pied, réaction forte (+++) immédiate au gaïac sur les lames et le pied.

**Spores** mesurant (6,5) 7,0–7,30–8,20–8,6 (9,2) × (5,0) 5,2–5,50– 5,99–6,4 (7,1) μm (variation basée sur 4 fois 20 spores provenant de quatre spécimens, voir tableau 1), Q = 1,11–1,18–1,49–1,59 (1,62), obovales, à verrues arrondies, souvent aux alentours de 0,5 μm de hauteur mais pouvant atteindre 1 μm sur certaines spores, rarement isolées, reliées par un réseau dense de mailles plus ou moins épaisses, plage supra-appendiculaire peu délimitée.

**Basides** 39–52 × 8–10 μm, clavulées, peu gonflées au sommet, tétrasporiques ; stérigmates le plus souvent bien développés, jusqu'à 7 (8) μm de long.

**Gléocystides** hyméniales assez nombreuses, naissant dans le sous-hyménium, (50) 56–69 (78) × 6–7 μm, un peu plus petites vers l'arête des lames où elles mesurent 39–50 (60) × 5–6 (7) μm, subcylindriques à faiblement fusiformes ou parfois légèrement étranglées dans la zone subapicale, grêles, à sommet le plus souvent capité, mucroné à minusculement aminci, rarement arrondi-obtus, à parois minces, remplies d'un contenu pailleté-granuleux dense.

**Pilépellis** sans couche visqueuse bien différenciée à la surface, composé de deux couches peu distinctes ; un subpellis jusqu'à 40 μm d'épaisseur environ, formée d'hyphes emmêlées, orientées de façon plus ou moins horizontale et peu écartées par gélification, remplies de quelques rares contenus brunâtres ; le suprapellis 3 à 4 fois plus épais, composé de terminaisons d'hyphes pluricloisonnées de plus en plus ascendantes et généralement remplies d'un pigment brunâtre sous forme de gouttelettes sphériques, ellipsoïdes ou de forme plus ou moins allongée et de dimensions très différentes ; au centre du chapeau les cellules subterminales de ces terminaisons sont allongées, plus ou moins cylindriques ou avec de légères constriction ou légèrement enflées surtout près des cloisons, dépassant rarement 6 (7) μm de large, surmontées d'une cellule terminale de forme parfois irrégulière, lagéniforme ou sinueuse-ondulante, assez fréquemment assez courte, 10–20 μm de long, subcylindrique et largement arrondie au sommet ; en s'approchant de la marge du chapeau, les cellules deviennent parfois nettement plus volumineuses avec des renflements jusqu'à 11 (13) μm de large, nettement plus longues aussi,



**Figure 3.** — *Russula marxmulleriana*. — Détails de la récolte du 8 septembre 2022 à Rambouillet. Notez l'aspect finement aréolé de la cuticule et l'absence de tout rougissement ou noircissement intense (© F. Valade).

avec des cellules terminales mesurant le plus souvent entre 50 et 80  $\mu\text{m}$  de long, parfois jusqu'à 100  $\mu\text{m}$ . Cystides abondantes dans le centre du chapeau, beaucoup plus rares vers la marge, mesurant 30–40 (80)  $\times$  5–6 (7)  $\mu\text{m}$ , au sommet généralement capitulé ou du type «Mickey Mouse» (avec deux excroissances excentriques au sommet), remplies d'un contenu pailleté plus ou moins abondant, réagissant peu à la sulfovanilline.

**Anses d'anastomose** absentes partout.

**Habitat et récoltes.** — Toutes les récoltes mentionnées ci-dessous ont été réalisées par René Chalange ou déterminées par lui lors de sorties en groupe. Dans le cas contraire, le nom du récolteur ayant appris à déterminer l'espèce est mentionné.

**FRANCE. ESSONNE (91)**, Soisy-sur-Seine, forêt de Sénart, route du Tremble, altitude 92 m, en chênaie-charmaie argileuse, une dizaine d'exemplaires sur les bords d'une mare asséchée, coordonnées : 48° 40' 12.9" N - 2° 27' 14.9" E, le 25 août 1994, herbier RC94082502 ; autres récoltes sur la même station, ou à proximité : le 14 août 1995, le 29 juin et le 14 juillet 1997, le 10 juillet 1999 (200 m plus loin), le 6 août 2001, le 22 juillet et le 29 juillet 2004 (100 m plus loin), le 3 septembre et le 29 octobre 2006, le 31 août 2008, le 21 août 2011 ; le 25 juillet 1997, le long du ru d'Oly en forêt de Sénart.

**SEINE-ET-MARNE (77)**, Fontenailles, forêt de Villefermoy, carrefour des Huit Routes, sur des parkings arborés de chênes, 48° 30' 0.1" N - 2° 54' 42.3" E, le 15 juillet 1999, herbier RC99071506, le 21 juillet 1999, herbier RC99072105, le 25 juillet et le 1<sup>er</sup> août 1999, le 8 août 2001, les 4 juillet, 28 août et 15 septembre 2002, les 18 et 29 juin 2003, le 27 juin 2004, le 14 juillet 2005, le 18 juin, le 8 juillet et le 15 novembre 2006, le 11 août 2007, les 6 juillet et 26 août 2008, le 11 juillet 2009, le 8 août 2010, les 23 et 29 juin 2011, le 20 juillet 2012 ; le 19 août 2013 récolte de Marie-Paule Vigneron, les 12 et 31 juillet 2014, le 1<sup>er</sup> septembre 2016, le 21 août 2019 ; le 1<sup>er</sup> juillet 2020, récolte de Marie-Paule Vigneron ; le 4 juillet et 6 septembre 2020 ; le 9 septembre 2020, récolte de Marie-Paule Vigneron ; le 17 septembre 2020, le 3 juillet 2021, les 29 juin, 2 juillet et 22 septembre 2022, les 1<sup>er</sup> juillet et 31 août 2023. **Seine-et-Marne (77)**, forêt de Villefermoy, maison forestière de Grandvilliers, le 28 juillet 2001 (dans une mare asséchée), les 30 juin, 6 juillet, 13 juillet et 18 juillet 2004 ; Échouboulains, pavé de Boulains, le 7 août 2014 ; ru Guérin, 48° 30' 48.3" N - 2° 55' 48.7" E le 31 juillet 2014 ; ru Guérin le 9 septembre 2020 récolte d'Alain Champagne sous le numéro 20200909.04 (dupl. PC0125170), GenBank : OR825870.

**SEINE-ET-MARNE (77)**, Yèbles, bois de Vitry, le 27 juin 1999, récolte d'É. Fichet ; bois de Saint-Germain-Laval, le 16 septembre 2001 ; forêt domaniale de Crécy, le 23 juillet 2003 ; bois de Saint-Méry, le 6 juillet 2004 ; forêt de Fontainebleau, mare aux Évées le 2 juillet 2006 ; bois de Châtillon-la-Borde le 25 juillet 2010 ; forêt d'Armainvilliers, Barrière Noire les 1<sup>er</sup> et 14 août 2010.

**NORD (59)**, forêt de Trélon, les 3 et 24 août 2005.

**YVELINES (78)**, Sonchamp, forêt de Rambouillet, récolte de François Valade, le 6 septembre 2022, 7 exemplaires sur sol très humide argilo-calcaire, partiellement inondé à certaines périodes de l'année, en bordure du ru La Drouette, coordonnées 48° 37' 58.0" N - 1° 51' 19.8" E, herbier FV : FV2022090601, dupl. PC0714868 (dessin), Genbank : OR825871.

**BAS-RHIN (67)**, Haguenau, forêt indivise d'Haguenau, réserve biologique dirigée de Schirrheinerweg, parcelle 26, coordonnées 48° 49' 4.0" N - 7° 56' 19.9" E, le 22 juillet



**Figure 4.** — *Russula marxmuelleriana*. — Deux récoltes du 22 juillet 2023 à Haguenau. (© J.-M. Trendel).

2023, sous chênes, charmes et aulnes glutineux en milieu assez humide, neutro-acidicline, récolte de Jean-Michel Trendel, herbier JMT-23072212, Genbank : OR825868

OISE (60), forêt de Retz, sous chênes, le 24 juillet 2023, récolte de Guillaume Radtke, herbier RC23072401

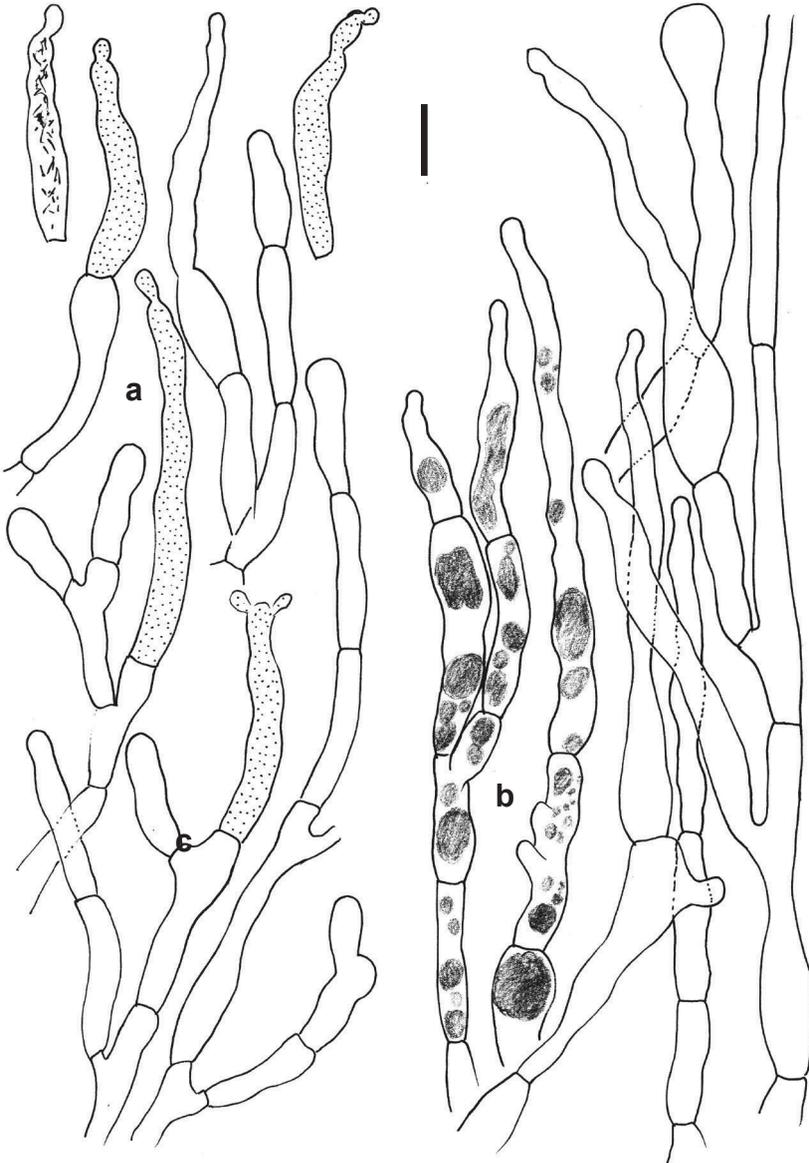
**BELGIQUE.** Province de Namur, Villers-sur-Lesse, récolte de Serge Prévost, en juin 2002 ; province de Luxembourg, Neufchâteau, Banal Bois, sous chênes, pendant la session de la Société mycologique de France d'Herbeumont, le 27 septembre 2006 ; province de Namur, Doische, bois des Fagnes, le 8 septembre 2015 ; province de Luxembourg, Libramont, Neuvillers, Monument Davreux, 3 exemplaires sous chênes, récolte de R. Chalange en compagnie de Serge Prévost, lors des Journées mycologiques d'été de Neufchâteau, le 27 août 2023.

### DISCUSSION

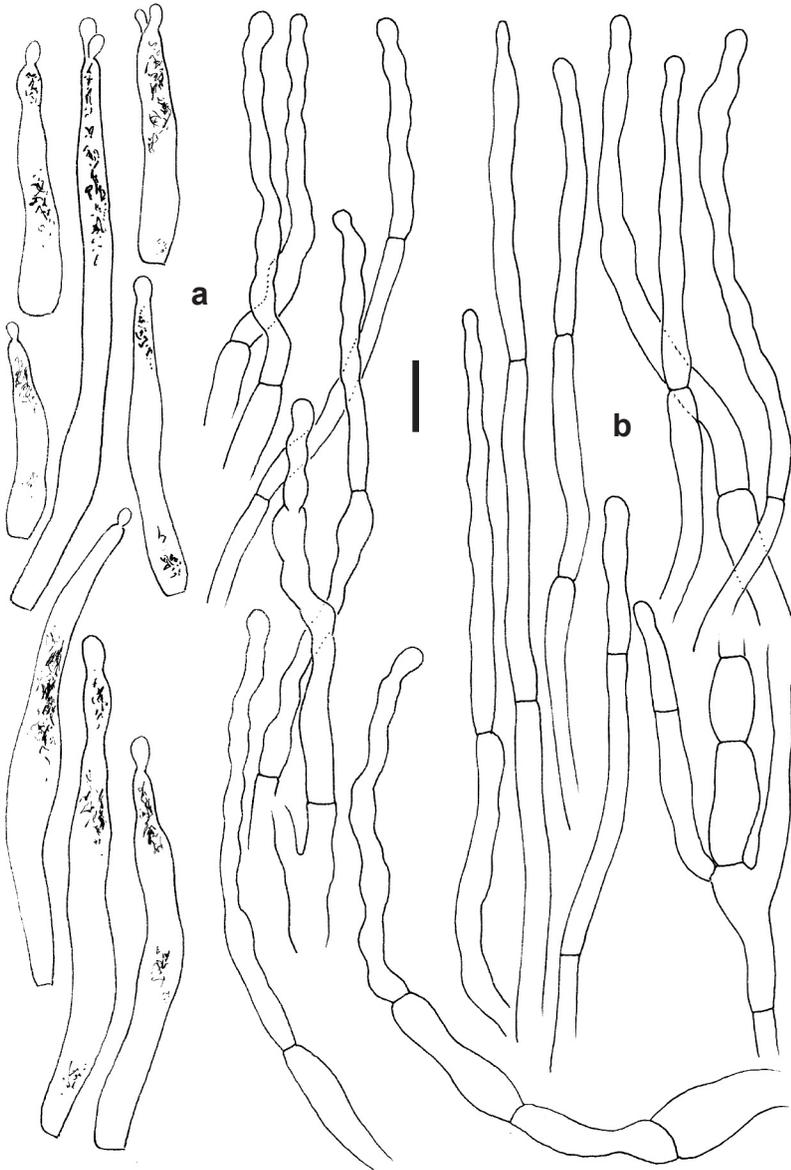
Nous avons constaté depuis longtemps que plusieurs taxons non décrits devaient exister dans les *Nigricantinae*, surtout après avoir récolté, en forêt d'Arces (Yonne), dans une vieille plantation d'épicéas, un seul exemplaire en très bon état d'un taxon qui montrait visiblement quelques différences morphologiques par rapport aux récoltes habituelles de notre « *adusta* des feuillus » poussant sous chênes (*Quercus robur*), en Île-de-France. De même, nous avons vu en forêt de Villefermoy (Seine-et-Marne), un unique exemplaire avec des lames aussi écartées que *nigricans*, mais rosées et avec une odeur de vieux fût à la base du pied qui ne correspondait pas exactement à notre « *adusta* des feuillus ». À cette époque, nous n'avions pas accès à la biologie moléculaire qui, elle seule, aurait permis de mieux interpréter ces différences morphologiques.

Dans leur article, DE LANGE et coll. (2023) tentent par leurs études de clarifier les choses dans ce groupe des *Nigricantinae*. Avec la première phrase de la diagnose de *R. marxmuelliana*, les auteurs rassurent déjà les lecteurs : il s'agit apparemment d'une espèce facilement reconnaissable : « *Russula marxmuelliana* can be easily distinguished from the other European species of *R.* subg. *Compactae* by its narrowly ellipsoid spore shape ». Sur la base de nos nombreuses observations, nous sommes arrivés à la conclusion que ce critère de forme des spores n'était pas assez fiable pour caractériser cette espèce. Dans le matériel supplémentaire 5 (lequel résume les différences morphologiques entre les espèces), les auteurs distinguent sur la base de la forme des spores trois catégories d'espèces dans les *Nigricantinae* : les espèces avec des spores ayant une valeur moyenne pour le quotient de la longueur par la largeur ( $Q < 1,25$ ), puis celles possédant une valeur  $Q$  entre 1,25 et 1,29, et finalement celles avec une valeur moyenne  $Q > 1,30$  (soit une amplitude totale de 0,05 pour distinguer les trois catégories). Notre étude plus exhaustive de *R. marxmuelliana* démontre que cette variabilité est en fait élevée (la valeur  $Q$  moyenne varie de 1,18 à 1,49 selon la récolte, soit une amplitude de 0,30) et que cette espèce pourrait entrer dans chacune des 3 catégories (tableau 1, page 201).

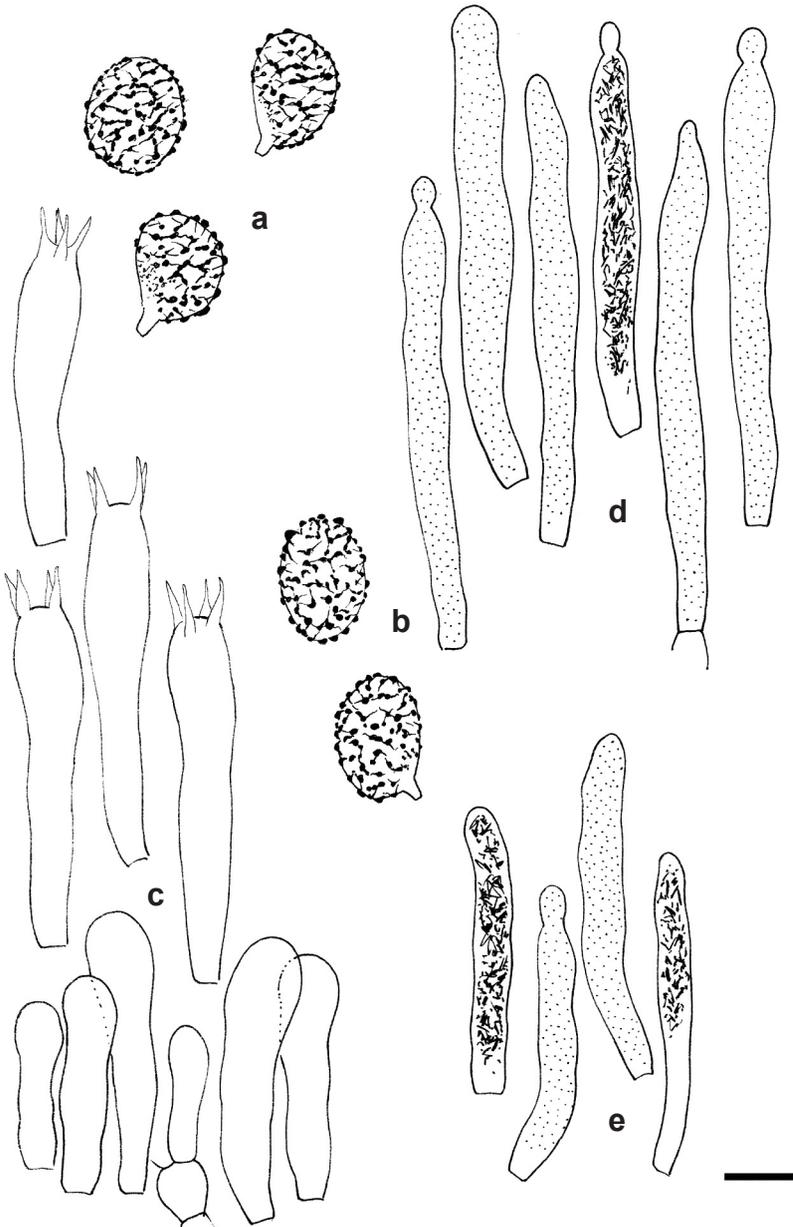
La hauteur de l'ornementation sporale est également utilisée dans la clé d'identification pour distinguer *R. marxmuelliana* des espèces morphologiquement similaires. Dans les descriptions originales, l'ornementation sporale de



**Figure 5.** — *Russula marxmuelleriana*. — Détails du piléipellis. **a.** Terminaisons des hyphes et piléocystides au centre du chapeau. **b.** Terminaisons des hyphes vers la marge du chapeau avec inclusions brunâtres indiquées dans quelques éléments (récolte du 8 septembre 2022 à Rambouillet) (© Bart Buyck, barre d'échelle : 10  $\mu\text{m}$ ).



**Figure 6.** — *Russula marxmuellariana*. – Détails du piléipellis. **a.** Pilécystides et terminaisons des hyphes au centre du chapeau. **b.** Terminaisons des hyphes vers la marge du chapeau (récolte du 9 septembre 2020 à Villefermoy) (© Bart Buyck, barre d'échelle : 10  $\mu$ m).



**Figure 7.** — *Russula marxmuelleriana*. — Éléments de l'hyménium. **a-b**. Spores ; **c**. Basides et basidioles ; **d-e**. Gléocystides des faces (**d**) et de l'arête (**e**) des lames (tous les dessins provenant de la récolte du 8 septembre 2022 à Rambouillet, sauf **b** de Villefermoy). (© Bart Buyck, barre d'échelle : 10  $\mu\text{m}$ , sauf pour les spores, 5  $\mu\text{m}$ ).

Localisation	Mesures sporales
Sénart	(6,5) 7– <b>7,30</b> –8 (8,8) × (5,5) 5,8– <b>6,20</b> –6,4 (7) μm, Q = 1,1– <b>1,18</b> –1,3
Rambouillet (deux spécimens)	(7,2) 7,3– <b>7,73</b> –8,3 (8,9) × (5,6) 5,7– <b>6,11</b> –6,5 (6,6) μm, Q = 1,21– <b>1,27</b> –1,36
	(6,7) 7,0– <b>7,54</b> –8,1 (8,5) × 5,6– <b>5,99</b> –6,4 (7,1) μm, Q = (1,14) 1,19– <b>1,26</b> –1,33 (1,39)
Villefermoy	(7,3) 7,8– <b>8,20</b> –8,6 (9,2) × (5,0) 5,2– <b>5,50</b> –5,8 (6,0) μm, Q = (1,25) 1,39– <b>1,49</b> –1,59 (1,62)
<b>Holotype</b>	(7,0) 7,6– <b>8,1</b> –8,6 (9,2) × (4,7) 5,3– <b>5,7</b> –6,1 (6,6) μm, Q = (1,20) 1,32– <b>1,42</b> –1,52 (1,62)

**Tableau 1.** — *Russula marxmuellermana*. – Comparaison entre nos mesures sporales sur quelques récoltes françaises et celles de l’holotype.

*R. marxmuellermana* est donnée comme étant de 0,2–0,5 μm de haut et celle de *R. thuringiaca* de 0,2–0,4 μm de haut, pour la comparer (dans la clé d’identification) avec celle de *R. adusta* qui est d’« environ » 0,25 μm. Hormis le fait que la grande majorité des mycologues sont incapables de faire ce type de différence, la hauteur des verrues des spores de *R. marxmuellermana* peut être nettement plus importante, avec un petit pourcentage des verrues dépassant même 1 μm (voir nos dessins, figures 7 a-b).

Quant aux autres caractères microscopiques, ils ne permettent pas non plus d’identifier *R. marxmuellermana*. Nous confirmons le fait que les cystides de la surface piléique sont très difficiles à trouver, particulièrement vers la marge du chapeau où elles passent quasiment inaperçues. Caractérisées par un contenu peu abondant et souvent réduit à une légère granulation dans le haut de ces cystides, elles ne sont pas non plus faciles à trouver dans le centre du chapeau, mais une fois qu’on en a localisé une, on en trouve souvent plusieurs autres juste à côté. Des hyphes cystidioïdes et oléifères sont présentes dans le subpellis, mais tout aussi difficiles à repérer. Les terminaisons des hyphes ne peuvent pas être décrites en quelques mots non plus : alors que dans la population de Rambouillet (figure 5), les spécimens examinés semblent posséder des terminaisons plus irrégulières, plus longues et plus volumineuses vers la marge du chapeau par rapport au centre, ceux de la population de Villefermoy (figure 6) ont des terminaisons étroites, de forme plus régulière, et souvent extrêmement longues vers la marge du chapeau, et tout aussi étroites mais, au contraire, aux contours plus irréguliers au centre. En comparant les illustrations des terminaisons des hyphes du piléipellis chez les espèces de *Nigricantinae* dans DE LANGE et coll. (2023), les faibles différences entre les diverses espèces ne semblent guère exploitables pour les différencier, sauf pour *R. densifolia* Secr. ex Gillet et *R. densissima* Romagn.

Il faudra donc se tourner vers les caractères de terrain et, cette espèce, finalement assez courante et largement répandue, se caractérise tout d'abord par sa période de poussée : elle est précoce, estivale et quasiment toutes nos récoltes se situent entre les mois de juin et septembre. Dans ces périodes, *Russula nigricans*, avec laquelle elle pourrait être facilement confondue, vue de dessus, est relativement rare, voire pas encore présente, mais cette dernière rougit fortement au frottement, noircit assez rapidement et intensément ensuite, et montre des lames très écartées et normalement sans anastomoses ni bifurcations entre le bord du chapeau et leur attache au pied. D'autres russules de ce groupe poussent également tôt en saison comme *R. densissima* ou encore *R. anthracina* Romagn. (syn. *R. fuliginosa* Sarnari, d'après DE LANGE et coll.), mais ces deux russules noircissent intensément sans rosir et ne peuvent donc pas être confondues avec *R. marxmuelleriana*. Cette dernière pousse dans des milieux assez humides, voire exondés, neutroclines, tout en supportant des environnements légèrement basiques comme en forêt de Sénart ou de Villefermoy, voire argilo-calcaires comme à Rambouillet, ou plutôt acides comme la récolte d'août 2023, en Belgique, à quelque 200 m d'une tourbière. Le chêne semble l'arbre hôte favori de *R. marxmuelleriana*, étant présent soit en tant que seul hôte potentiel à proximité, soit en mélange avec d'autres arbres feuillus ectomycorrhiziques. Cette russule ne semble donc pas s'associer aux conifères, ce qui exclut la possibilité de la confondre avec *R. adusta*, dont elle possède l'odeur de vieux fût à la base du pied. Si on en croit DE LANGE et coll. (2023), cette même odeur qu'ils décrivent comme « *odour musty but with some fruity component, like old wine barrels* » se retrouverait de temps en temps dans presque toutes les *Nigricantinae* (voir dans leur description de *R. anthracina*). Étant une espèce à saveur douce ou tout au plus faiblement et tardivement un peu âcre dans les lames, *R. marxmuelleriana* ne peut être confondue ni avec *R. acrifolia* (au sens de DE LANGE et coll.), ni avec la nouvelle *R. picrophylla* De Lange et Kleine, deux espèces d'une âcreté à peine supportable.

Il reste alors les couleurs... un terrain pour le moins très glissant en mycologie. Pour résumer la couleur de *R. marxmuelleriana*, on pourrait dire que, sur le terrain, elle se reconnaît essentiellement par ses couleurs claires, blanchâtres à crème, qui deviennent gris-brun plutôt que franchement grisâtres comme chez les autres *Nigricantinae* avec lesquelles elle pourrait être confondue. De plus, ses lames montrent une nette coloration rosée, surtout chez les jeunes exemplaires, alors que la chair ne montre ni rougissement, ni noircissement intense. Déjà ROMAGNESI (1967, p. 194) mettait en garde sur le fait de donner une trop grande importance aux changements de la couleur de la chair, mais force est de constater que ce caractère tient une place très importante dans toutes les clés d'identification. Un rougissement intense de la chair se retrouve parmi les *Nigricantinae* comme chez *R. nigricans* et *R. densifolia* (espèce plus petite avec un piléipellis très différent) et qui ne peuvent donc pas être confondues avec *R. marxmuelleriana*. En revanche, un noircissement intense écarte la plupart des autres espèces : *R. anthracina* (syn.

*R. fuliginosa* Sarnari, d'après DE LANGE et coll.), *R. atramentosa*, *R. densissima*, *R. albonigra* et ses espèces satellites (*R. ustulata*, *R. ambusta*, *R. nigrifacta*, *R. sp.* 1). Quant à la teinte carnée ou rose des lames de *R. marxmuellermana*, elle n'est pas toujours bien visible chez des sujets âgés, et dans ce cas *R. thuringiaca* reste l'espèce la plus facile à confondre avec cette première. Selon notre propre expérience, l'aspect méchuleux ou finement aréolé du revêtement piléique (surtout vers la marge) et l'absence d'une forte viscosité restent des caractères potentiels permettant de distinguer cette russule des espèces proches quand aucun des caractères déjà discutés ne permet de trancher ; alors, il ne reste que l'analyse génétique pour avoir une certitude.

DE LANGE et coll. (2023) concluent que les clés d'identification de ROMAGNESI (1967) et de SARNARI (1998) posent des problèmes pour identifier correctement les *Nigricantinae*, ce qui nous semble assez inévitable maintenant, après avoir doublé le nombre d'espèces. L'identification des *Nigricantinae*, et plus particulièrement celle de *R. marxmuellermana* (et espèces similaires) reste néanmoins toujours problématique en utilisant la nouvelle clé d'identification fournie par DE LANGE et coll. (2023). À notre avis, ceci est principalement dû au fait que cette clé n'intègre pas la variation infrasécifique, ce qui rend caducs certains choix à faire dans cette clé (le deuxième choix à cause de la hauteur de l'ornementation sporale et le dernier à cause du rapport longueur/largeur, par exemple).

D'après la phylogénie de DE LANGE et coll. (2023), *R. marxmuellermana* n'est proche d'aucune autre russule européenne dans la sous-section et le nom provisoire que nous avons donné à cette russule en France et en Belgique (à savoir, « *ladusta* des feuillus ») était satisfaisant du point de vue morphologique, mais n'est apparemment pas le meilleur choix du point de vue phylogénétique. En effet, cette phylogénie place *R. thuringiaca*, une russule qui pousse aussi bien sous feuillus que sous conifères, comme le taxon le plus proche de *R. adusta* en Europe.

*Russula marxmuellermana* occupe une position assez isolée dans cette nouvelle phylogénie. Elle se place – avec une seule récolte représentant une espèce européenne encore inédite – entre, d'un côté, un clade formé par *R. nigricans* et ses satellites américains ou asiatiques, et de l'autre côté une espèce asiatique, *R. latolamellata* Y. Song et L. H. Qiu (ZHOU et coll., 2020) qui occupe une position basale (avec support statistique) dans le clade des autres *Nigricantinae*. Détail intéressant, cette dernière vient d'être placée dans une phylogénie à gènes multiples comme l'espèce sœur de la seule russule mortelle, *R. subnigricans* Hongo, une espèce actuellement connue du Japon et de Chine (HUANG et coll., 2023). La seule référence dans DE LANGE et coll. (2023, p. 188) à cette russule mortelle est erronée, car la séquence correcte de l'hotype (dans le matériel supplémentaire 4) se trouve dans un clade bien plus bas et totalement différent. Notre blast de l'ITS (+ LSU partiel) de l'hotype de *R. subnigricans* (SHIMONO et coll., 2014) place cette russule mortelle à côté de *R. marxmuellermana*, les deux espèces apparaissant groupées, ensemble sur une longue branche. Les deux espèces asiatiques

diffèrent de l'espèce européenne par le rougissement prononcé de leurs tissus, puis, apparemment aussi par l'absence totale de piléocystides, mais cela reste à vérifier sur de jeunes exemplaires et au centre du chapeau. Pour résoudre la relation entre *R. marxmuelleriana* et ces russules asiatiques, il faudra attendre les résultats d'une analyse phylogénétique plus robuste.

### REMERCIEMENTS

À Pablo Alvaro (Espagne) pour le séquençage de l'échantillon de Jean-Michel Trendel (Haguenau) et à Jean-Michel Bellanger (Clapiers) pour les deux séquençages réalisés dans le cadre du projet Mycoseq de la Société mycologique de France (Paris) et du Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive à Montpellier (CEFE), à Jean-Michel Trendel pour ses descriptions, ses photos et sa séquence, à Alain Champagne pour sa récolte et sa séquence, à Marie-Paule Vigneron (Melun), Guillaume Radkte (Paris) et Serge Prévost (Belgique) pour le partage de leurs récoltes.

### BIBLIOGRAPHIE

- BON, M. 2002. — Nouvelle clé des russules (1). *Doc. mycol.*, 31 (125), p. 43-64.
- BON, M. 2003. — Nouvelle clé des russules (2). Sous-genres *Tenellula*, *Polychromidia* et *Coccinula*. *Doc. mycol.*, 32 (127-128), p. 49-67.
- BUYCK, B., X.-H. WANG, K. ADAMČÍKOVÁ, M. CABOŇ, S. JANCOVICOVÁ, V. HOFSTETTER et S. ADAMČÍK. 2020. — One step closer to unravelling the origin of *Russula*: subgenus *Glutinosae* subg. nov. *Mycosphere*, 11 (1), p. 285-304. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/6>
- BUYCK, B., S. ZOLLER et V. HOFSTETTER. 2018. — Walking the thin line... ten years later: the dilemma of above- versus below-ground features to support phylogenies in the *Russulaceae* (Basidiomycota). *Fungal Divers.*, 89 (1), p. 267-292. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0397-5>
- CHALANGE, R. 2014. — Utilisation du gaïac pour une aide à la détermination des russules sur le terrain. *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 130 (1-2), p. 39-55.
- DE LANGE, R., S. ADAMČÍK, K. ADAMČÍKOVÁ, P. ASSELMAN, J. BOROVIČKA, L. DELGAT, F. HAMPE et A. VERBEKEN. 2021. — Enlightening the black and white : species delimitation and UNITE species hypothesis testing in the *Russula albonigra* species complex. *IMA Fungus*, 12 (1), 20. <https://doi.org/10.1186/s43008-021-00064-0>
- DE LANGE, R., J. KLEINE, F. HAMPE, P. ASSELMAN, C. MANZ, E. DE CROP, L. DELGAT, S. ADAMČÍK et A. VERBEKEN. 2023. — Stop black and white thinking : *Russula* subgenus *Compactae* (*Russulaceae*, *Russulales*) in Europe revised. *Persoonia*, 51, p. 152-193. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2023.51.04>
- GARDES, M., et T. D. BRUNS, 1993. — ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.*, 2, p. 113-118.
- HUANG, L., J. WANG, S. LI, W. QIN, H. LI et X. WANG. 2023. — Clarifying the identity of marketed edible Huotanjun (Burnt Charcoal Mushroom) in southern China. *Mycol. Progress*, 22 (12), 80. <https://doi.org/10.1007/s11557-023-01927-z>

- LIIMATAINEN, K., J. T. KIM, L. POKORNY, P. M. KIRK, B. DENTINGER et T. NISKANEN. 2022. — Taming the beast : a revised classification of *Cortinariaceae* based on genomic data. *Fungal Divers.*, 112 (1), p. 89-170. <https://doi.org/10.1007/s13225-022-00499-9>
- MATHENY, P. B., A. M. HOBBS et F. ESTEVE-RAVENTÓS. 2020. — Genera of *Inocybaceae* : New skin for the old ceremony. *Mycologia*, 112 (1), p. 83-120. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1668906>
- ROMAGNESI, H. 1967. — *Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Éd. Bordas, Paris, 998 p.
- ROMAGNESI, H. 1985. — *Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Éd. J. Cramer, Vaduz, 1030 p.
- SARNARI, M. 1998. — *Monografia illustrata del genere Russula in Europa*, Tomo Primo. Trento, Associazione Micologica Bresadola, 799 p.
- SCHAEFFER, J. 1952. — *Russula-Monographie*. Bad Heilbrunn, Verlag J. Klinkhardt, 295 p. et 20 pl. couleurs.
- SHIMONO, Y., M. HIROI et S. TAKAMATSU. 2014. — The phylogeny of *Russula* section *Compactae* inferred from the nucleotide sequences of the rDNA large subunit and ITS region. *Bull. Grad. Sch. Bioresourc.*, Mie Univ., 40, p. 65-75.
- VELLINGA, E. C., T. W. KUYPER, J. AMMIRATI, D. E. DESJARDIN, R. E. HALLING, A. JUSTO, T. LÆSSØE, T. LABEL, D. J. LODGE, P. B. MATHENY, A. S. METHVEN, P.-A. MOREAU, G. M. MUELLER, M. E. NOORDELOOS, J. NUYTINCK, C. L. OVREBO et A. VERBEKEN. 2015. — Six simple guidelines for introducing new genera of fungi. *IMA Fungus*, 6 (2), p. A65-A68. <https://doi.org/10.1007/BF03449356>
- ZHOU, S., Y. SONG, K. CHEN, J. LI, L. QIU et B. BUYCK. 2020. — Three novel species of *Russula* Pers. subg. *Compactae* (Fr.) Bon from Dinghushan Biosphere Reserve in Southern China. *Cryptogam., Mycol.*, 41 (14), p. 219-234. <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-mycologie2020v41a14>