

ODEURS ET COULEURS DES CHAMPIGNONS APPARTENANT A L'ORDRE DE PHALLALES

Tjakko Stijve, Sentier de Clies no 12, CH – 1806 St L gier, Suisse

Publi  in *Observations Mycologiques (Bulletin de l'Observatoire Mycologique) n  14, 2008*

R sum 

On passe en revue la litt rature sur la recherche concernant l'identification des odeurs produites par le Satyre puant, *Phallus impudicus* L. : Pers. Selon des  tudes r centes les compos s volatiles principaux seraient le di- et le trisulphure de dim thyle, ainsi que le linalole, trans-ocim ne , ph nylac taldehyde et acide ac tique. Certaines de ces substances furent aussi trouv es dans un *Clathrus ruber* fra chement  clos. Ces compos s sont sans doute  mis pour attirer les mouches qui distribuent les spores. Cette attraction est encore augment e par la couleur rouge-vif que poss dent les r ceptacles de certaines esp ces. Le *P. impudicus* , qui ne renferme pas de tels pigments, produit une odeur plus p n trante que celle de ses parents rouges comme *C. ruber* et *Anthurus archeri*. Les pigments responsables pour les couleurs orange-rouges dans *Mutinus caninus*, *Phallus rugulosus* et *C. ruber* ont  t  identifi s comme des carotinoïdes, principalement le lycop ne et le b ta-carot ne.

Introduction

Les champignons de l'ordre de Phallales sont caractérisés par l'odeur plus ou moins cadavérique qu'ils répandent à l'état adulte et qui attire des mouches et des coléoptères. Dans le Royaume des Plantes il y a entre autres les membres du genre *Araceae* qui possèdent aussi cette faculté. Les insectes sont attirés d'une grande distance par l'odeur, et cette attraction est encore renforcée par la couleur rouge ou pourpre des fleurs. Or, beaucoup d'espèces de Phallales, comme par exemple *Mutinus caninus* (Huds:Pers.) Fr., *C. ruber* Mich.: Pers. et *Aseroe rubra* Labill., ont un réceptacle de couleur rouge. Chez les fleurs, les insectes visiteurs répandent le pollen, tandis que chez les Phallales les mouches mangent d'abord la gléba liquéfiée qui contient du sucre, pour ensuite disperser les spores via les excréments (Fulton, 1889). Cette façon de se propager indique que ces champignons sont des organismes très spécialisés, qui se trouvent au sommet de l'échelle évolutionnaire. Comme déjà mentionné auparavant (Stijve, 1994) ces champignons sont tout, sauf des espèces menacées.

La richesse des formes des Phallales est remarquable, puisqu'elle ne paraît pas nécessaire pour la dispersion efficace des spores. Certaines de ces formes, comme p. ex. celle du Satyre puant avec son nom latin très significatif (*Phallus impudicus* L.: Pers.) sont tellement intrigantes qu'on leur a consacré des thèses détaillées avant que ce ne soit le cas pour des champignons plus engageants comme le Cèpe de Bordeaux (*Boletus edulis* Bull. ex Fr.) Il est hors du contexte de cet article de donner une revue historique de toutes les observations et monographies ayant pour sujet le Satyre puant. Il est intéressant de relever que les plus anciennes publications (en Latin) datent du début du 17^{ème} siècle (Hadrianus, 1601). Lütjeharms (1931) et Ramsbottom (1953) ont publié de très intéressants aperçus à ce sujet. Le dernier auteur a consacré le chapitre 16 de son livre désormais classique aux Stinkhorns and other Phalloids.

L'article présent est une tentative de réunir tout ce qui est connu actuellement sur les odeurs et pigments produites par des Phallales.

Composés odorants

Le premier chercheur qui a soumis le Satyre puant à une investigation chimique était Jacobus Christian Schaeffer (1760). Sa monographie détaillée et abondamment illustrée de ce champignon se trouve encore chez les antiquaires spécialisés, mais il faut compter avec un prix de 1500 à 3000 Francs Suisses. Schaeffer était non seulement un savant bien connu, mais aussi un pasteur protestant, ce qui l'incitait à éviter le mot "phallus" dans la description de son sujet. Il déclara alors: "Je ne mentionnerai pas la comparaison (scandaleuse) que quelques auteurs ont faite avec une certaine partie du corps humain." Cette prudence de l'homme d'église est facilement pardonnable, parce que Schaeffer était non seulement un observateur excellent, mais aussi un très bon rédacteur scientifique. En effet, tout le monde qui voudrait étudier les Phallaceae devrait lire très attentivement les 36 pages de la monographie, parce que l'attention pour les détails et la qualité des observations de l'auteur sont vraiment remarquables! Pour donner juste un exemple: mon étude comparative sur la distribution des oligoéléments dans les différentes parties de *Clathrus ruber* (une espèce apparentée) suggérait que la couche gélatineuse de l'oeuf pourrait servir de réservoir chimique (placenta) pour le réceptacle embryonal (Stijve, 1994). Cette idée fut déjà anticipée en 1760, comme démontrée par paragraphe 83 de la monographie: "Cet oeuf fongique ressemble bien à celui d'un animal. Entre les deux peaux il y a une couche d'un tissu spécial qui représenterait le placenta. La peau extérieure qui a bien souvent des plis ressemble au chorion, tandis que la peau lisse intérieure pourrait être prise pour l'amnion. Entre les deux il y a la substance humide et gélatineuse comme le liquor amni de l'embryon humain."

Etant donné l'état de la chimie analytique à l'époque de M. Schaeffer, on ne peut pas s'attendre à grand chose de ses analyses de l'oeuf et de la gléba. Pourtant, ses expériences avec la substance gélatineuse de l'oeuf (solubilité dans l'eau, reconstitution, possibilité de coller le papier) lui rappellent les gommages végétales, qui étaient déjà connues de son temps. Il faudra attendre deux siècles (Bindler, 1967) pour démontrer que cette substance appartient effectivement aux polysaccharides, tout comme la gomme arabe et la tragacathe (que Schaeffer mentionnait en comparaison).

Le chercheur regensbourgeois observe aussi que l'odeur de *P. impudicus* varie avec les différents stades du développement de ce champignon: l'oeuf de sorcière sent le radis, une odeur que possède également l'extrait aqueux du pied et qui est toute différente de celle d'un Satyre puant adulte. Et Schaeffer de conclure que notre savoir sur de tels champignons est encore très incomplet. Sa théorie sur la genèse de la puanteur pendant la liquéfaction de la gléba est à la hauteur des connaissances de

son temps : “pendant l’exposition à l’air, la substance verte sur le chapeau subit une fermentation qui produit l’odeur pénétrante, tout en se transformant en un liquide de couleur foncée”.

Un demi-siècle plus tard, le chimiste français Braconnot (1811) analyse à nouveau le Satyre puant. Les substances qu’il trouve comme ‘mucus’, matière animale’ et ‘fongin très animalisé’ sont peu reconnaissables aujourd’hui, mais Braconnot rapporte aussi la présence des acétates de potasse et d’ammonium dans l’oeuf. En outre, il trouve “le sucre des champignons”, c’est à dire le mannitol qu’on rencontre dans beaucoup de champignons.

Il nous faut attendre jusqu’au 20ème siècle pour que le chimiste Aye (1932) isole une huile volatile du Satyre puant en distillant quelques chapeaux à la vapeur d’eau. L’odeur du distillat n’est pourtant pas la même que celle du matériel de départ. Apparemment, seule une partie des composés odorants se laisse extraire par des solvants organiques, mais Aye observe que l’extrait ainsi obtenu contient du soufre.

Dans les années 60, les techniques pour l’isolation des substances volatiles comme, par exemple, la distillation sous vide à basse température, ont beaucoup évolué. Il est alors devenu possible de capter les substances volatiles directement dans l’espace au-dessus du champignon et, avec ou sans formation des dérivés , de les analyser. Bernard Freund (1967) sait mettre ces techniques à profit quand il fait des substances odorantes le sujet de sa thèse. Il ne faut pas sous-estimer le travail que ce chercheur a dû faire. D’abord il fallait cueillir beaucoup d’oeufs pour les faire éclore au laboratoire jusqu’à ce que la gléba soit bien liquide et les substances volatiles formées. On peut s’imaginer que pendant les années ’66 et ’67 ça a dû sentir assez mauvais dans l’Institut de Pharmacie et de Chimie Alimentaire à Marburg !! Quoi qu’il en soit, les glébas liquéfiées étaient immédiatement congelées et stockées à – 20°C. Le matériel ainsi conditionné sentait encore, ce qui indiquait qu’une partie des substances odorantes était encore volatile à cette basse température !

Après avoir isolé les fractions volatiles de plusieurs kg des Satyres puants, Freund pouvait rapporter les résultats suivants :

Substance volatile isolée	Odeur
sulfure d’hydrogène	oeufs pourris
thiométhanol	chou pourri
phénylacétaldéhyde	herbe fraîche
phényl acide acétique	douceâtre
alpha-phénylcrotonaldéhyde	terre fraîchement remuée
acétaldéhyde	piquant
formaldéhyde	piquant
acide propionique	piquant
acide acétique	acidulé
dihydrochalcone	note ‘verte’

L’odeur de la gléba change avec le développement du champignon. Les substances soufrées sont les plus volatiles et probablement responsables pour la note cadavérique. Quand l’oeuf est mûr et que le carpophore sort, la gléba est encore dure et de couleur vert sombre. L’odeur est alors faible et réminiscente des radis, mais la vraie puanteur se produit seulement quand la gléba commence à se liquéfier. Les substances soufrées évoquées plus haut attirent alors les mouches dorées, même à grande distance. Les composés moins volatiles comme l’acide phénylacétique , phénylacétaldéhyde et le dihydrochalcone sont caractéristiques pour l’odeur plutôt douceâtre et persistante. Pendant la liquéfaction de la gléba – qui est sans doute un processus enzymatique – beaucoup de réactions chimiques entrent en jeu. Certaines substances odorantes sont formées à partir d’autres, comme p.ex. les

aldéhydes donnant naissance aux acides. La gléba est pour ainsi dire une usine chimique. Il est curieux que Freund (1967), malgré ses recherches approfondies, n'a pas tenté d'expliquer la formation des substances odorantes. Même l'observation que l'odeur de *P. impudicus* évolue avec l'état de la gléba ne l'incite pas à faire des suggestions concernant la formation des composés chimiques qu'il a identifiés. On ne trouve nulle part dans sa thèse une considération sur le fait qu'après l'éclosion de l'oeuf, il y a transformation chimique de grammes de substances. Pendant ses travaux d'isolation, Freund tombe par hasard sur la présence de glucose libre dans la gléba mûre, mais cette observation importante reste sans commentaires. Lors d'une analyse comparative, Stijve (1965, 1966) trouva environ la même quantité de glucose chimiquement liée dans la gléba embryonale (dans l'oeuf) que de glucose libre dans la masse liquéfiée des spores d'un Satyre adulte. Il pensa alors que le développement de l'odeur se faisait par une hydrolyse enzymatique et progressive des combinaisons glycosidiques, dont les composés seraient le glucose et les substances odorantes. Cette hypothèse est soutenue par l'observation que, pendant des journées fraîches (0 – 5° C), on trouve souvent des Satyres non-puants. Il est clair que les réactions enzymatiques nécessitent des températures bien plus élevées. Klaassen (1964) trouva que, après avoir séché le chapeau et sa gléba, on pouvait régénérer l'odeur simplement en mouillant avec de l'eau, ce qu'on peut expliquer par la réactivation des enzymes. Il est regrettable que durant les 30 ans qui se sont écoulés depuis lors, personne n'a été tenté d'isoler ces enzymes hypothétiques de la gléba, un travail qui ne devrait pas être trop difficile pour un biochimiste qualifié.

C'est seulement pendant les années quatre-vingt-dix qu'on analyse à nouveau l'arôme de *P. impudicus*. Un trio de chercheurs suédois (Borg-Karlson et al., 1994) observa que l'odeur de la fleur connu sous le nom du 'Voodoo Lily', *Sauromatum guttatum*, rappelait bien celle du Satyre puant. En outre, les mouches dorées attirées par les deux organismes appartiennent aux mêmes genres. Ces observations leur donnèrent l'idée de faire une analyse comparative des substances volatiles produites par *S. guttatum* et *P. impudicus*. Dans ce but, ils utilisèrent la technique d'effleurage : les volatiles furent adsorbées sur une petite quantité de Porapak Q, un polymère synthétique, extraites avec du pentane – éther éthylique (1:1) et ensuite analysées par chromatographie en phase gazeuse avec détection par spectrométrie de masse. Le Tableau I donne un aperçu simplifié des composés identifiés.

Tableau I : Composés volatiles isolés de *Sauromatum guttatum* et de *Phallus impudicus*. + = < 2% de la concentration totale, ++ = 2 – 10 %, +++ = > 20 %

	<i>S. guttatum</i>	<i>P. impudicus</i>
Composés soufrés		
sulphure de diméthyle	+	
disulphure de diméthyle	++	++
trisulphure de diméthyle	+++	+++
tétrasilphure de diméthyle	+	
Composés azotés		
indole	+	
skatole	+	
Composés terpénoïdes		
6-méthyle-5-heptène-2-one		+
3-carène	+	+
myrcène		+
cis-ocimène	+	
trans-ocimène		+++
alpha-pinène		+
alpha-terpinène	+	
geraniol	+	
linalol		++
alpha-pharnesène		+
alpha-caryophyllène		+
beta-caryophyllène	+	
Composés aromatiques		
anisole	+	
alcool benzylique		+
acétophénone	+	
phénylacétaldéhyde		+++
2-phényléthanol	+	++
Composés aliphatiques		
acide acétique		+

S. guttatum, ainsi que le Satyre puant, possèdent comme substances malodorantes surtout les sulphures méthylés, dont le plus important est le trisulphure de diméthyle. Ces composés soufrés sont assez volatiles et c'est pourquoi l'absence (d'une petite quantité) de sulphure de diméthyle dans le *P. impudicus* pourrait s'expliquer par des pertes encourues pendant l'extraction et l'analyse. Les deux organismes produisent également des quantités modérées de 3 – carène et 2-phényléthanol. Il y a pourtant des différences considérables : parmi les volatiles du *S. guttatum* nous trouvons de l'indole et du skatole qui ont une odeur d'excrément. Il y a également toute une série de terpènes qui manquent dans l'arôme du *P. impudicus* . Par contre, une des plus importantes substances odorantes du Satyre puant, le trans-ocimène, n'est pas produite par la fleur, qui ne possède qu' une petite quantité de l'isomère cis.

Les résultats obtenus pour le *P. impudicus* diffèrent beaucoup de ceux rapportés par Freund (1967) qui trouva comme composés soufrés uniquement l'hydrogène sulphuré et le méthylthiol, qui ne furent pas rapportés par le groupe suédois. En outre, Freund n'a pas trouvé le linalol, ni le trans-ocimène, mais pour ce faire ses méthodes étaient moins appropriées. Cependant, il a détecté l'acétaldéhyde, le formaldéhyde et l'acide phénylacétique, substances qui manquent dans le rapport

d'analyse des Suédois. Les résultats de Borg-Karlson et al. sont probablement plus fiables à cause de leurs techniques d'analyses qui étaient bien supérieures, mais ça ne veut pas dire qu'ils ont raison sur tout la ligne. La technique de formation des dérivés dans l'espace de tête, utilisée par Freund pour l'analyse des simples aldéhydes est convaincante, et on ne peut pas exclure que les Suédois aient loupé ces composés. En ce qui concerne l'acide phénylacétique, cette substance a pu se former par oxydation du phénylacétaldéhyde.

La biosynthèse des substances odorantes n'a pas encore été élucidée, mais Borg-Karlson et al. attirent l'attention sur le fait qu'aussi bien la gléba du champignon que le stigmate brun pourpre de la fleur deviennent plus chauds pendant la formation des substances volatiles, ce qui indiquerait une dégradation enzymatique. Les sulfures méthylés attirent très probablement les mouches dorées, puisqu'on trouve ces substances aussi dans la viande (protéine) pourrie. Des expériences ont d'ailleurs démontré que les mouches appartenant aux genres *Calliphora*, *Lucilia* et *Sarcophaga* (Sarcophagaceae) sont effectivement attirées par le sulfure de diméthyle.

Jusqu'à maintenant il n'y pas eu des publications concernant les substances odorantes générées par des Phallales autres que *P. impudicus*. Lors d'une série d'expériences sur l'éclosion de *Clathrus ruber*, nous avons observé que les béciers en verre sous lesquels se développaient les carpophores, retenaient longtemps après l'expérience la mauvaise odeur. Etant donné que ce phénomène offrait la possibilité d'une investigation, un spécimen de *C. ruber* fut laissé sous un bécier jusqu'à ce que la liquéfaction de la gléba à l'intérieure du réceptacle soit achevée. Ensuite, l'intérieur du bécier fut soigneusement rincé avec 0,5 ml de pentane – éther éthylique 1:1 v/v et "l'extrait" ainsi obtenu analysé par chromatographie en phase gazeuse. En utilisant une colonne capillaire de DB-Wax de 30m x 0,25 mm couplée à un spectromètre de masse, on a pu mettre en évidence le di- et trisulfure diméthylé, le trans-ocimène, le linalole et l'acide acétique. Bien que cette technique d'isolation n'ait pas un rendement quantitatif, les résultats étaient quand-même remarquables, puisque la quantité des substances soufrées était bien moindre que celle des autres composés odorants. Ceci pourrait expliquer pourquoi l'odeur de *C. ruber* est moins forte que celle du *P. impudicus*. En général, on trouve des Satyres puants en s'orientant sur l'odeur, ce qui n'est pas le cas pour *C. ruber*. En effet, on peut manquer toute une colonie de ces derniers champignons si on ne les cherche pas expressément, ce qui serait impensable dans le cas des *P. impudicus*. Les clathres en réseau signalés dans les jardins et parcs en France, Espagne et Suisse (Stijve, 1994) se signalaient toujours par leur couleur rouge, qui se distingue bien sur le sol.

Pigments

Comme évoqué plutôt, les couleurs, surtout les rouges, peuvent jouer également un rôle dans l'attraction des insectes. C'est pourquoi nous avons fait une investigation en ce qui concerne les pigments qui donnent une si belle couleur rouge aux représentants des genres *Clathrus*, *Mutinus* et *Anthurus*.

Il y a environ 30 ans (Stijve, travail non – publié) nous avons mis la tête rouge du pied d'un *Mutinus caninus* dans l'alcool. Le pigment prenait une semaine pour passer en solution, ce qui donnait une teinture jaune, ayant un spectre d'adsorption avec des maxima à 445, 470 et 500 nm, ce qui est caractéristique pour les caroténoïdes, un groupe de substances dérivées du carotène, le pigment qui donne leur belle couleur aux carottes ordinaires. De tels pigments se trouvent également dans beaucoup de champignons, par exemple dans les chanterelles et dans certains pézizes, entre autres dans *Aleuria aurantia* et *Caloscypha fulgens*. Leur présence est constante et peut servir comme critère taxonomique. Un bon article, quoique difficile, traitant de cette matière a été publié par Valadon (1976). Pourtant, on ne saurait généraliser la présence de caroténoïdes dans les champignons, puisque la fausse oronge et les représentants des genres *Dermocybe* et *Hydrocybe* contiennent des pigments entièrement différents.

Nous n'avons pas pu continuer notre analyse des pigments de *M. caninus*, parce qu'il n'y avait pas assez de matériel pour l'isolation selon les méthodes laborieuses qui étaient alors employées. Mais 14 ans après, Harashima (1978) analysa les colorants de *Phallus rugulosus* (Fisch) O. Kuntze, une espèce qui ressemble à un grand spécimen de *M. caninus*, mais elle possède un chapeau conique bien distinct et un stipe qui montre toutes les teintes entre jaune et rouge (Imazeki & Hondo, 1981). Ce champignon est probablement identique à *P. rubicundus* (Bosc.) Fr., une espèce assez commune dans le Sud des Etats Unis. Quoi qu'il en soit, le chercheur japonais a réussi à isoler – à partir de 13 exemplaires de ce champignon = 67 g – deux pigments cristallisés, qu'il identifia comme beta-carotène et lycopène. Les couleurs d'un Satyre exotique avaient donc été réduites aux pigments qu'on rencontre aussi dans les carottes et les tomates !

Cinq ans auparavant Fiasson et Petersen (1973) avaient déjà démontré la présence de ces caroténoïdes dans le réceptacle rouge d'un *Clathrus ruber* . Dans les années 90, quand la chromatographie liquide à haute pression avait facilité beaucoup l'analyse de tels pigments, la recherche fut continuée dans les Laboratoires de Nestlé (Stijve et Tagliaferri , 1994). Il s'avéra possible de découper des fragments de 50 à 100 mg pendant le développement du réceptacle et de les analyser individuellement. Les pigments présents étaient en effet lycopène et beta-carotène, bien qu'on décela aussi une petite quantité de neurosporène. Des concentrations typiques pour une couleur rouge " moyenne" étaient 1 % de lycopène et 0,1 % de beta-carotène.

En résumé, on peut dire que les mouches dorées sont principalement attirées par l'odeur cadavérique des Phallales. La couleur peut – à courte distance – augmenter l'attraction, mais ne suffit pas à elle seule. D'ailleurs, les tomates ne sont pas visitées par ces mouches !

Il est clair que les recherches concernant les substances odorantes et leur formation pendant la liquéfaction de la gléba doivent être poursuivies. Les différences entre les analyses rapportées sont grandes, mais, comme déjà dit, elles dépendent de la technique utilisée, qui évolue sans cesse. Vu l'état actuel des méthodes analytiques il devrait être possible de suivre la genèse des composés volatiles en analysant périodiquement l'espace de tête au-dessus d'un Satyre puant par chromatographie gazeuse et spectrométrie de masse. Il importe aussi d'étudier la mobilisation chimique des substances présentes dans l'oeuf pendant l'éclosion. Le dernier mot sur la chimie des Phallales est loin d'être dit.

Références bibliographiques

- Aye, L., 1932. Ein flüchtiges Oel aus der Stinkmorchel, Dtsch Apotheker Ztg. 68: 1027 - 1029.
- Bindler, H. J., 1967. Untersuchungen an Pilzinhaltstoffen. Der Schleim des Hexeneies, *Phallus impudicus* L. Dissertation Marburg.
- Borg - Karlson, A.K., F.O. Englund and C.R. Unelius. 1994. Dimethyl oligosulphides, major volatiles released from *Sauromatum guttatum* and *Phallus impudicus*. *Phytochemistry* 35 (2): 321 - 323
- Braconnot, H., 1811. Ann. Chimie Vol.24, Tom. 79 - 80, p. 291. Pas vu, cité par Freund, B. (1967).
- Fiasson, J.L. & R.H. Petersen. 1973. Carotenes in the fungus *Clathrus ruber* (Gasteromycetes). *Mycologia* 65: 201 - 203.
- Freund, B., 1967. Die Geruchstoffe der Stinkmorchel, *Phallus impudicus* L. Inaugural - Dissertation, Marburg.
- Fulton, T.W. 1889. The Dispersion of the Spores of Fungi by the Agency of Insects, with special reference to the Phalloidei. *Annals of Botany*, Vol.III. No.X : 207 – 238 .
- Hadrianus, J. , 1601. Phalli ex fungorum genere in Hollandiae sabuletis passim crescentis descriptio.
- Harashima, K., 1978. Carotenoids of a Red Toadstool, *Phallus rugulosus*. *Agric. Biol. Chem.* 42 (10): 1961 - 1962.
- Imazeki, R. & T. Hongo, 1981. Coloured Illustrations of Fungi of Japan. Fig. 331, p. 169. Hoikusha Publ. Ltd, Osaka.
- Klaassen, E., 1964. Waarnemingen bij de Grote Stinkzwam. *Coolia* 11: 29.
- Lütjeharms, W.J., 1931. Observations historiques et systématiques sur les Phalloïdées dans les Pays Bas, à propos d'une trouvaille récente du *Lysurus australiensis*. *Mededelingen 's Rijks Herbarium Leiden*, no 68, 1 - 15.
- Ramsbottom, J. 1953. *Mushrooms and Toadstools*, Chapter 16, Collins, London.
- Schaeffer, J.C., 1760. *Der Gichtschwamm mit grünschleimigem Hute*. Verlegt Johann Leopold Montag, Regensburg.

Stijve, T. 1965. Een chemisch onderzoek van de grote stinkzwam (*Phallus impudicus*) Coolia 11 : 40 - 41.

Stijve, T., 1966. Iets over de geurontwikkeling bij de grote stinkzwam. Coolia 13 : 20 - 22.

Stijve, T., 1994. Avonturen met *Clathrus ruber*. Coolia 37 : 96 - 103.

Stijve, T. & E. Tagliaferri. 1994. *Clathrus ruber* : teneur en bêta-carotène et lycopène. Note de recherche R&D - R/ QS. Rapport intern du Centre de Recherche Nestlé.

Valadon, L.R.G., 1976. Carotenoids as additional taxonomic characters in fungi : a review. Trans. Br. mycol. Soc. 67 (1): 1 - 15.