

***Morchella palazonii* sp. nov. (Ascomycota, Pezizales) :**

**une nouvelle morille méditerranéenne.**

**Clé des *Morchella* sect. *Morchella* en Europe**

**Philippe CLOWEZ<sup>1\*</sup>, Jean-Michel BELLANGER<sup>2</sup>,  
Luis ROMERO DE LA OSA<sup>3</sup> & Pierre-Arthur MOREAU<sup>4</sup>**

<sup>1</sup> – 6 place des Tilleuls, F-60400 Pont-l'Evêque, France.

<sup>2</sup> – CEFE – UMR5175, INSERM, Campus CNRS, 1919 Route de Mende  
34293 Montpellier Cedex 5 (France)

<sup>3</sup> – C/Granvia, 29-20-A. E-2/200 Aracena (Espagne)

<sup>4</sup> – EA 4483, Département des Sciences Végétales et Fongiques  
Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques  
Université de Lille, BP 83, F-59000 Lille (France)

\* auteur-correspondant : [pharmacie.clowez@wanadoo.fr](mailto:pharmacie.clowez@wanadoo.fr)

**Clowez, C., Bellanger, J.-M., Romero de la Osa, L. & Moreau, P.-A.**  
– 2015 – *Morchella palazonii* sp. nov. (Ascomycota, Pezizales) : a new  
Mediterranean morel. Key to *Morchella* sect. *Morchella* in Europe. *Doc.*  
*Mycol.* XXXVI, p. 71–84.

**Résumé.**– Les auteurs décrivent, sur la base de deux récoltes espagnoles, une espèce inédite de morille appartenant à la section *Morchella* et qu'ils proposent de nommer *Morchella palazonii*, en hommage au regretté mycologue ibérique Fernando Palazón (1941-2009). L'analyse phylogénétique des séquences ITS permet de situer cette nouvelle espèce au voisinage de *M. galilaea*, méditerranéenne, et de *Mes-14*, taxon sud-américain non encore formellement décrit. Plusieurs scénarios migratoires sont discutés pour le clade, en regard du modèle de biogéographie du genre précédemment établi. Enfin, une clé d'identification est proposée pour les 8 espèces européennes connues à ce jour dans la section.

**Abstract.**– The authors describe, on the basis of two Spanish collections, a new morel species belonging to sect. *Morchella*, namely *Morchella palazonii* in honour of the late Iberian mycologist Fernando Palazón (1941-2009). A phylogenetic analysis of ITS sequences places this new species in the vicinity of the Mediterranean *M. galilaea* and of *Mes-14*, a so far unnamed South-American taxon. Several migratory scenarios are discussed for this clade, in relation with formerly established biogeographical patterns in this genus. Finally, a key for the identification of the 8 European species reported to date in this section is proposed.

**Key-words / mots-clés :** *Morchellaceae*, morels, taxonomy, phylogeny, Spain

### Hommage à Fernando PALAZÓN (1941-2009)

Né à Saragosse dans la province de Huesca (Espagne), Fernando Palazón attendit la « trentaine » pour s'intéresser aux champignons. Ceux-ci ne le quittèrent plus durant les quarante années qui suivirent. Remarquable photographe, il combina les observations microscopiques et macroscopiques et devint l'un des meilleurs mycologues d'Espagne. Il publia de nombreux articles et livres dont, en 1997, « *El género Morchella en bosques de coníferas del alto Aragón* », premier ouvrage consacré aux morilles de la Péninsule ibérique, mais aussi en 2001 « *Setas para todos* » dans lequel les morilles ont aussi une bonne place. Ce brillant mycologue participa à la création de l'Asociación Micológica Aragonesa dont il fut président mais aussi en 1992 à la Sociedad Micológica Alto Aragón. Il adhéra à de nombreuses autres sociétés mycologiques. Nous avons souhaité honorer la mémoire de l'homme qui combinait charisme, amabilité et compétence sur les morilles.

### Introduction

L'application récente des techniques d'analyse moléculaire au genre *Morchella* Dill. ex Pers. : Fr. (MASAPHY *et al.*, 2010; O'DONNELL *et al.*, 2011; DU *et al.*, 2012 ; KUO *et al.*, 2012, TASKIN *et al.*, 2012) a permis de clarifier la systématique d'un genre jusqu'alors très peu étudié. La grande variabilité des espèces qui le composent, et la difficulté de juger de la pertinence des caractères morphologiques et microscopiques pour les distinguer, ont conduit quelques auteurs à reconnaître un grand nombre d'espèces difficiles à délimiter (BOUDIER, 1897, 1907 ; LAGARDE, 1923 ; JACQUETANT, 1984 ; CLOWEZ, 2012), tandis que d'autres réduisaient le genre à trois ou quatre espèces polymorphes (DENNIS, 1978 ; BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1981). La révision proposée par RICHARD *et al.* (2014) recense 27 espèces phylogénétiques dans la section *Morchella*, 34 espèces dans la section *Distantes* Boud., et 2 dans la section archaïque *Rufobrunnea* Clowez & Courtec, la plupart montrant une répartition continentale. Sept espèces faisant figure d'exceptions sont identifiées comme « transcontinentales », associées aux substrats inertes ou aux forêts récemment brûlées, ou pour deux d'entre elles (*M. americana* Clowez & C. Matherly et *M. populiphila* M. Kuo) peut-être récemment dispersées par l'homme en même temps que ses arbres-hôtes, les peupliers américains (*Populus × canadensis*).

L'endémisme à l'échelle infra-continentale a été démontré par TASKIN *et al.* (2012), identifiant génétiquement un grand nombre d'espèces de la section *Distantes* propres à de petites régions de Turquie. D'autres espèces endémiques bien caractérisées et à habitat spécifique sont également connues, comme *M. scepiformis* ou *M. steppicola* (CLOWEZ, 2012).

Le bassin méditerranéen s'est révélé particulièrement riche en espèces, aussi bien dans les régions orientales (MASAPHY *et al.*, 2010 ; TASKIN *et al.*, 2012) que dans la péninsule Ibérique. Ainsi, certaines espèces identifiées de Turquie par TASKIN *et al.* (2012) ont été retrouvées récemment en Espagne (telles que *M. anatolica*, *M. dunalii* ou *M. fluvialis* : CLOWEZ *et al.*, 2014 ; RICHARD *et al.*, 2014), tandis que d'autres ne sont jusqu'à présent connues que du bassin méditerranéen occidental (*M. castanaeae*, *M. kakiicolor* : RICHARD *et al.*, 2014 ; LOIZIDES *et al.*, 2015). La diversité jusque là insoupçonnée des morilles ibériques nous a incités à analyser davantage de récoltes provenant de diverses régions d'Espagne. C'est ainsi que nous avons pu rassembler plusieurs récoltes représentant une lignée inédite, non représentée dans les phylogénies actuelles (DU *et al.*, 2012 ; TASKIN *et al.*, 2012) et se positionnant dans un clade jusque-là uniquement asiatique, et néotropical. Nous décrivons ici cette espèce nouvelle, dont la station d'Igries (Fig. 4) était déjà connue de Fernando PALAZÓN, qui la reconnaissait sous le nom de *Morchella rotunda* var. *rigida*.

## Matériel et méthodes

### Analyses morpho-anatomiques

La description macroscopique a été réalisée à partir des photographies fournies par les récolteurs, complétée par leurs observations *in vivo*. L'observation des caractères microscopiques a été réalisée sur exsiccata, 1) après regonflement dans une solution aqueuse de potasse (KOH 5 %) puis dans le rouge congo en solution ammoniacale (10 %), et 2) après regonflement dans KOH et rinçage à l'eau distillée, dans le bleu coton chauffé, sur des ascomes à divers stades de développement, sur coupes transversales d'hyménium (côtes et sinus) et de pied. Les mesures sporales ont été effectuées sur spores naturellement éjectées (hors des asques sans dissociation ou percussion de la préparation).

### Analyses phylogénétiques

L'extraction de l'ADN génomique de chaque échantillon a été réalisée à l'aide du kit REDEExtract-N-Amp<sup>TM</sup> Plant PCR (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA), suivant les instructions du fabricant. Le cistron ITS1-5.8S-ITS2 (noté « ITS » dans le manuscrit) a été amplifié par PCR (35 cycles, T<sub>m</sub> = 55°C) grâce aux oligonucléotides ITS1F/ITS4 (GARDES & BRUNS, 1993). Le séquençage des produits PCR a été réalisé dans les deux sens par Eurofins Genomics (Ebersberg, Allemagne). Après reconstitution et édition visuelle des séquences pleine longueur sous Codon Code Aligner 4.1.1 (Codon Code Corp., Centerville, MA, USA), ces dernières ont été déposées dans la base de séquences internationales GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>), sous les numéros **KT883899** (PhC149, holotype) et **KT883900** (PhC211). Les séquences obtenues ont été alignées avec les séquences ITS des autres morilles connues de la section (RICHARD *et al.*, 2014), à l'aide du logiciel MUSCLE (Edgar, 2004) intégré à Codon Code Aligner. L'analyse de séquence a ensuite été réalisée en ligne sur le site [www.phylogeny.fr](http://www.phylogeny.fr) (DEREEPER *et al.*, 2008) comme suit : édition de l'alignement multiple sous Gblocks 0.91b (CASTRESANA, 2000), analyse phylogénétique en maximum de vraisemblance sous PhyML 3.0 aLRT (ZWICKL, 2006) et en inférence bayésienne sous MrBayes 3.1.2 (RONQUIST & HUELSENBECK, 2003), et construction de l'arbre consensus sous Tree Dyn 198.3 (CHEVENET *et al.*, 2006).

## Résultats

L'analyse en maximum de vraisemblance et en inférence Bayésienne, des séquences ITS de PhC149 et PhC211, révèle l'existence d'un sous-clade inédit au voisinage de *M. galilaea* et surtout de *Mes-14*, soutenant ainsi phylogénétiquement l'autonomie de *M. palazonii* (Fig. 1). La séquence ITS des deux collections ici représentées diffèrent en 2 positions (1 transition C-T en début d'ITS1 et une transversion C-A en fin d'ITS2, toutes deux apomorphiques pour PhC211) sur un alignement édité de 1074 nucléotides, ce qui représente une variabilité intraspécifique de 0,2 % (ou un taux d'identité de 99,8 %). Pour comparaison, la distance phylogénétique minimale entre *M. palazonii* et sa plus proche cousine *Mes-14* est de 7 transitions réparties sur les deux ITS (plus 3 indels mononucléotidiques non compatibles), faisant de *M. palazonii* une nouvelle espèce « barcodable » (variabilité intraspécifique maximale < distance phylogénétique interspécifique minimale).

## Taxinomie

*Morchella palazonii* Clowez & L. Romero, sp. nov.

Figs 2-3, 5-6

MycoBank MB 814780

**Diagnose :** Thermophilic ‘yellow morel’, morphologically close to *Morchella esculenta*. Pileus trapezoidal with blunt to truncate apex, primarily dark gray, early fading to dirty tan to or dark latex-yellow. Primary pits often small, 50-70 per ascome, round and shallow, polygonal and reminding *Morchella esculenta* when old. Edges whitish, early red-orange-spotted. Pileus adnexed to stipe, without sinus. Stipe cylindrical to constricted at apex, turning orange where bruised or with age. Under broadleaved trees in open mesophilic locations : *Fraxinus excelsior*, *F. angustifolia*, *Quercus ilex*.

**Holotype :** Espagne. Andalousie : Aracena, sous *Fraxinus angustifolia* et *Nerium oleander*, 2005, leg. L. Romero de la Osa, herb. P. Clowez n° PhC149 (LIP 0900177). Isotype déposé à l’herbier du CEFÉ-CNRS, Montpellier.

**Autre collection étudiée :** Espagne. Huesca : Igries, sous *Quercus ilex* à la périphérie d’une ancienne zone brûlée (activité très ancienne de production de charbon de bois), 14 avril 2013, leg. P. Clowez, herb. P. Clowez n° PhC211 (LIP 0900360).

**Description.** Morille petite à moyenne, de 5 à 7 cm de hauteur, 4 cm de diamètre (PhC149, sous *Quercus ilex*, Fig. 2), jusqu’à 12 cm de hauteur, 5-6 cm de diamètre (PhC211, sous *Fraxinus*, Fig. 3), de texture assez charnue et un peu caoutchouteuse. Chapeau étroitement cylindracé à sommet largement arrondi chez les jeunes exemplaires, plus rarement un peu atténué au sommet, devenant trapézoïdal avec l’âge, rarement sphérique ; vallécule absente ; alvéoles primaires peu profonds et à fond plat, petits et circulaires (3-5 mm de diamètre) chez les jeunes (évoquant un essaim d’abeilles), non orientés, mêlés à quelques alvéoles étirés longitudinalement chez l’adulte; alvéoles secondaires absents, les alvéoles étirés présentent parfois des bourgeonnements transversaux incomplets ; couleur originellement gris cendré à presque noire (comme *M. vulgaris*), pâlisant rapidement à ocre grisâtre, ocre clair, voire jaune ochracé uniforme, jaune foncé « latex » à la fin ; côtes blanchâtres et épaisses au début, très vite concolores, rougissant parfois rapidement pour devenir maculées de plaques rouille, entièrement brun ferrugineux par altération. Pied grêle, fortement renflé à la base sur PhC149 (aussi large que long, Fig. 2), à peu près égal mais creusé et tourmenté sur PhC211 (Fig. 3), dépassant rarement 2 cm de diamètre au sommet, légèrement prumineux et blanc pur au début puis vite taché de roux orangé au toucher, devenant entièrement rouge orangé en conditions sèches (PhC149, Fig. 2, spécimen de gauche). Odeur non perceptible.

Asques cylindriques, souvent épaissis au sommet, mesurant (280) 300-320 × 16-20 µm (apex) × 9-11 µm (base), à base effilée, pleurorhynque (à furcation latérale). Spores largement ellipsoïdales, à apex largement arrondis, plutôt petites, sur PhC149 : 17,8-20,16-23,4 × 11,7-13,34-14,9 µm, Q = 1,37-1,52-1,64 (35 spores mesurées), hyalines, à paroi légèrement épaissie (1 µm), lisses, à petites guttules polaires (sur exsiccata/KOH). Paraphyses cylindracées à légèrement renflées à l’apex, à contenu à petites gouttelettes réfringentes sur exsiccatum, à 1-3 septa, les articles basaux toujours plus courts et à paroi brun jaune lisse, mesurant 30-45 × 7-10 µm, avec çà et là des bouquets de paraphyses cystidioïdes à paroi épaisse uniformément brun jaune, élargis au sommet (x 25-35 µm), septés. Sur les arêtes, palissade d’articles paraphysoides cylindracés à légèrement clavés, à 1-2 septa, mesurant 80-90 × 15-16 µm, encroûtés de

mucus épais, orange marron avec l'âge, insoluble dans l'eau (Fig. 4c). Trame à hyphes ascogènes à forts épaissements cyanophiles autour des septa. Revêtement du pied en *textura globosa* à *textura angularis* épais de 100-150 µm, à éléments globuleux à plus ou moins phaséoliformes, 30-50 × 20-35 µm, hyalins, surmontés d'éléments cystidioïdes mesurant 60-250 × 10-15 µm, cylindracés, à 0-2 septa, à paroi légèrement épaissie, parfois jusqu'à 1 µm à l'apex et teintée de jaune vif, lisses ou à granulations jaunâtres éparses à localement abondantes. [Fig. 5-6]

**Habitat et distribution :** *Morchella palazonii* est sans doute une morille peu répandue, dont les deux stations connues sont dans deux régions d'Espagne très distantes l'une de l'autre. Elle est vraisemblablement associée à des arbres-hôtes, comme l'ensemble des espèces de la sous-section *Morchella* (CLOWEZ, 2012) ; les hôtes potentiels sont ici *Fraxinus angustifolia* et *Quercus ilex* d'après les observations des récolteurs, ces arbres étant également des hôtes habituels de *M. esculenta* en Espagne (RICHARD *et al.*, 2015). Les récoltes proviennent de substrats sableux riches en minéraux, l'une des stations est à la périphérie d'une ancienne charbonnière sous *Quercus ilex* (Fig. 4).

## Discussion

### *Comparaison avec les autres morilles « rondes »*

*Morchella palazonii* présente des caractères typiques de la section *Esculenta*, sous-section *Esculenta* (CLOWEZ, 2012 ; RICHARD *et al.*, 2015) : les côtes non ou peu orientées longitudinalement, l'absence de vallécule et le rougissement à la manipulation et avec l'âge la rapprochent étroitement de *M. esculenta* (L. : Fr.) Pers., dont elle est assez proche phylogénétiquement (le rougissement de *M. esculenta* est souvent bien moins important que celui de *M. palazonii*). Elle diffère de *M. esculenta* par sa forme étirée dès l'origine, ses alvéoles arrondis chez les jeunes spécimens, moins polygonaux ensuite, par ses petites spores plus larges, ainsi que par des éléments des côtes à paroi épaissie et englués dans un épais exsudat. La forme allongée du chapeau évoque une autre morille méditerranéenne : *M. fluvialis* CLOWEZ *et al.* (2014), présentant par ailleurs la même évolution de couleurs et partageant le même type de stations ; elle se distingue entre autres de *M. palazonii* par l'oxydation orangée rapide au toucher, *M. palazonii* virant plutôt au rouge avec l'âge. Cette oxydation, qui caractérise la plupart des morilles de la section *Esculenta* (ainsi que *M. rufobrunnea*, *M. anatolica* et *M. tridentina* ; voir LOIZIDES *et al.*, 2015), différencie précisément *M. palazonii* de l'espèce la plus ressemblante, mais non rougissante : *M. americana* Clowez & Matherly (= *M. rigida* ss. CLOWEZ, 2012), qui pousse également sur les terrains sableux, mais principalement sous les peupliers, du moins en Europe (voir note 3 p. 79). L'hypothèse que l'un de nous (CLOWEZ, 1997, 2012) avait émise sur la variabilité de la couleur de certaines morilles, ou sur l'apparition de certaines couleurs lors de manipulations ou blessures, selon leur habitat pourrait s'appliquer ici : les récoltes de *Morchella palazonii* faites sous *Quercus ilex* rougissent davantage que les spécimens récoltés sous *Fraxinus* ; ces variations sont également observables sur *M. esculenta*. CLOWEZ (1997) met ce chimisme en relation avec les composés chimiques (notamment tanins) synthétisés par l'hôte associé ; l'exposition de la station peut également avoir une influence sur la précocité de ce rougissement.

*Morchella palazonii* évoque encore *M. vulgaris* par sa couleur sombre à l'état jeune, mais en diffère par ses alvéoles réguliers, sans bourgeonnements tuberculeux, et par la forme du pied en « patte d'éléphant » caractéristique de *M. vulgaris*. Enfin, *Morchella galilaea* Masaphy & Clowez est également une morille méditerranéenne de taille moyenne, dont la silhouette est proche de celle de *M. palazonii*. Des observations inédites fournies par C. AGNELLO sur une station suivie de longue date (sous *Quercus suber*) en

Italie, confirmées par analyses moléculaires et conformes à la publication très récente de TASKIN *et al.* (2015) consacrée à cette espèce, permettent d'ajouter à la description originale de CLOWEZ (2012) les caractères suivants : rougissement léger et tardif, alvéoles larges et irréguliers à arêtes fines et longtemps blanches, et une phénologie automnale (novembre-décembre).

### Phylogénie et biogéographie du clade *Esculenta*

L'espèce phylogénétiquement la plus proche de *M. palazonii* est « Mes-14 », identifiée par O'DONNELL *et al.* (2011) à partir de trois récoltes néotropicales (Venezuela et Equateur). La grande similarité des séquences ADN (région ITS) des deux espèces suggère une vicariance relativement récente, qui soulève la question de l'origine du clivage de cette lignée entre deux continents géographiquement isolés. En effet, ceux-ci sont séparés par l'ouverture de l'océan Atlantique central depuis le Jurassique supérieur (environ 160 millions d'années). La reconstruction phylogéographique proposée par O'DONNELL *et al.* (2011, Fig. 5) fait dater du Miocène tardif (environ 6 à 10 millions d'années) la divergence entre « Mes-13/Mes-15 » (très proches de Mes-14/*M. palazonii*) et l'espèce japonaise voisine Mes-12. Cette divergence relativement récente exclut l'hypothèse d'une spéciation allopatrique liée à une dérive continentale. Par ailleurs, les espèces voisines sont concentrées dans la région Pacifique (*Mes-13*, *Mes-15* et *Mes-19* : Chine et Inde), ce qui suggère une radiation d'origine asiatique ou himalayenne de la lignée (*Mes-14* : Venezuela, Equateur ; *Mes-15* : Chine ; *Mes-16* : Indonésie, Hawaï). Une migration récente d'un ancêtre de *Mes-14* vers l'Europe paraît la plus probable, ce qui laisse deux hypothèses plausibles :

- 1) une introduction accidentelle de l'espèce sud-américaine vers l'Espagne au cours du Pliocène par des facteurs inconnus, le plus vraisemblable étant une migration via les chapelets d'îles entre l'Amérique du sud et l'Espagne, correspondant à l'actuelle Macaronésie. On rechercherait alors *M. palazonii* (ou des espèces endémiques apparentées) aux Açores, à Madère et aux îles Canaries ;
- 2) une migration terrestre par le détroit de Bering (suggérée par O'DONNELL *et al.*, 2011) au cours d'épisodes interglaciaires, qui supposerait que d'autres « cousins » de *M. palazonii* se retrouveraient çà et là le long de cette route migratoire, notamment en Asie mineure où, malgré un échantillonnage minutieux, ni MASAPHY *et al.* (2010) ni TASKIN *et al.* (2012) n'ont signalé de représentant de ce clade. Il existe peu d'exemples de tels scénarios dans le genre *Morchella*, le plus complet étant le clade *Vulgaris* qui comprend des lignées nord-américaines (*M. prava*), chinoises et eurasiennes.

Quoiqu'il en soit, dans l'état actuel de nos connaissances, *M. palazonii* paraît être une espèce endémique de l'Espagne, « hot spot » de diversité pour les morilles européennes, où elle est de surcroît l'unique représentante tempérée d'une lignée tropicale (O'DONNELL *et al.*, 2011). La première hypothèse ferait de *M. palazonii* un élément unique du patrimoine ibérique, dont la présence dans d'autres régions méditerranéennes serait improbable (sauf dans les Îles macaronésiennes). La seconde encourage la recherche d'autres espèces de ce clade, notamment en Italie, Grèce, Turquie et Afrique du Nord...

On remarquera (Fig. 1) que la lignée-sœur de cet ensemble est représentée par un groupe de récoltes incluant l'holotype de *Morchella galilaea* Masaphy & Clowez, ensemble cosmopolite représenté dans toute la zone intertropicale jusqu'au Bassin méditerranéen ; ces deux lignées pourraient avoir une origine tropicale commune, dont les descendants auraient hérité du caractère thermophile, xérophile ou méditerranéen. La distribution géographique des morilles reste difficile à reconstituer à l'heure actuelle. Le schéma proposé par O'DONNELL *et al.* (2011) d'une origine nord-américaine du genre, avec radiations récentes et migrations vers l'Asie par le détroit de Bering au cours de plusieurs épisodes du Cénozoïque, n'explique pas la distribution actuelle d'espèces parfaitement cosmopolites. Certaines espèces rudérales ou post-incendies telles que *M. rufobrunnea*, *M.*

*importuna* ou *M. eximia*, ont pu être dispersées entre autres par les activités humaines, mais la distribution mondiale de *M. tridentina*, apparemment biotrophe et liée à des milieux non spécialement perturbés (LOIZIDES *et al.*, 2015) reste énigmatique. Nous ne pensons pas que *Morchella tridentina* soit une espèce nomade avec une exceptionnelle capacité de dispersion, mais plutôt que sa formidable plasticité d'adaptation à un grand nombre d'arbres et d'arbustes, qui la rendent unique dans la section *Distantes*, lui ont permis de se maintenir localement sur tous les continents au cours de divers épisodes migratoires. L'hypothèse d'une dispersion sur une longue distance, sans intervention humaine, ne peut s'appliquer qu'à des cas exceptionnels (sans quoi toutes les morilles seraient cosmopolites). *Morchella palazonii* est un nouvel élément hétérodoxe, qui soulève aujourd'hui des questions auxquelles de nouvelles recherches attentives en zone méditerranéenne et dans des régions moins explorées permettront de répondre sans doute demain.

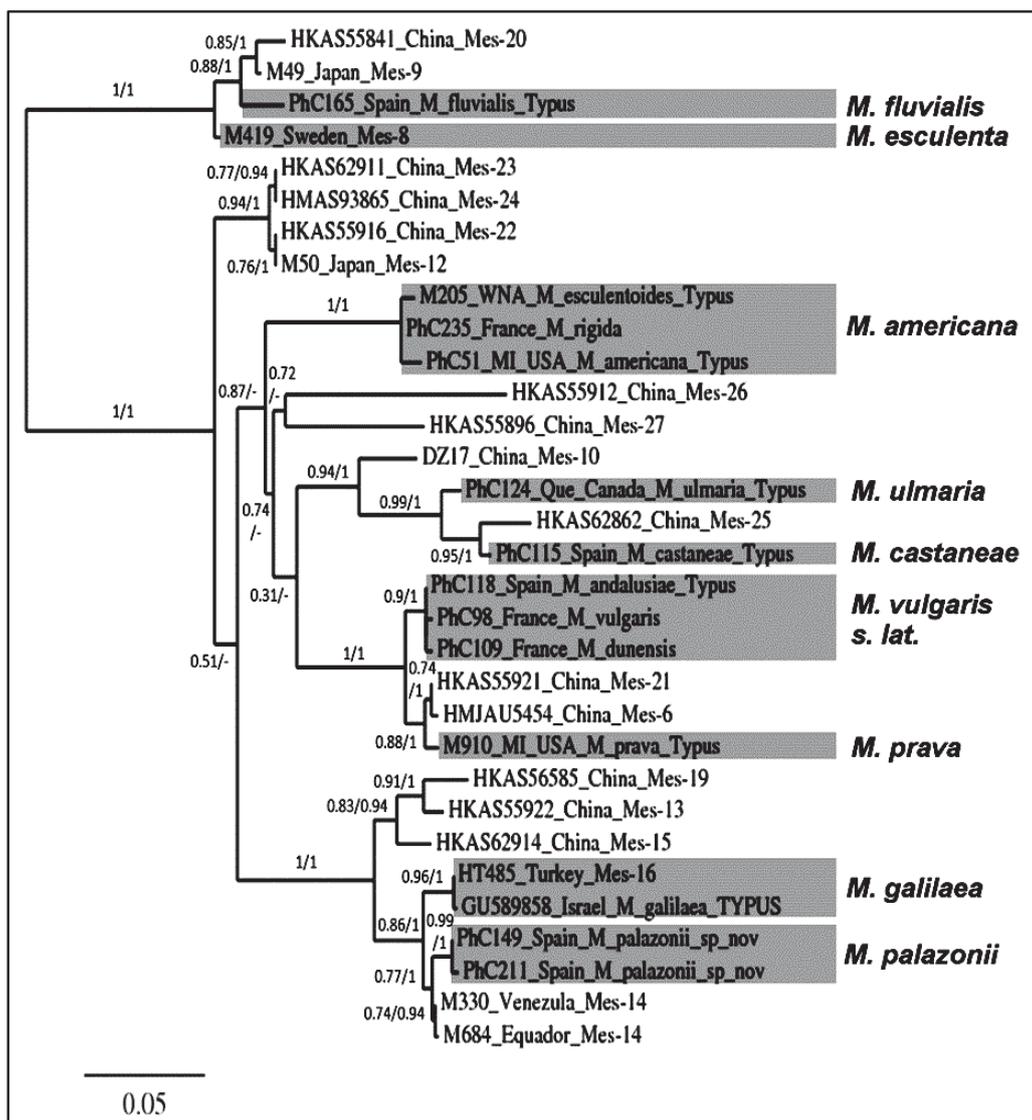


FIGURE 1.– Reconstruction phylogénétique des *Morchella* sect *Morchella* par Maximum de vraisemblance (ML).

Les séquences de la région ITS-5.8S-ITS2 de l'ADN ribosomal ont été soumises à des analyses de M. et d'inférence bayésienne (BI). Les valeurs sur les branches du cladogramme représentent respectivement la valeur du test SH-aLRT analyse ML) et la probabilité postérieure (BI).

**Essai de clé d'orientation pour les morilles « jaunes » européennes  
(*Morchella* sect. *Morchella*)**

(avec notes sur la sect. *Rufobrunnea*)

**Caractères généraux :** Vallécule nulle ou très réduite. Chapeau généralement ovoïde à sphérique parfois conique-trapézoïdal, rarement conique-effilé (sauf *M. galilaea*), sombre au début, de couleur dominante ocracé clair à orangé sale à maturité. Arêtes souvent roussissantes, parfois rougissantes à la manipulation comme le pied.

Note. – L'observation de caractères microscopiques non ou peu documentés dans la littérature, tels que la morphologie des paraphyses et de la base des asques restent à établir pour la majorité des espèces citées ici ; leur étude détaillée fera l'objet d'une autre publication.

1. Pied entièrement rempli de bourrelets et alvéoles primaires non soudés entre eux. Prairies steppiques d'Europe orientale... *M. steppicola*  
\* Pied creux et alvéoles primaires généralement soudés... 2
2. Chapeau souvent conique à sommet aigu voire effilé et côtes longitudinales prédominantes. Morilles de taille régulièrement inférieure à 8 cm. Alvéoles larges, ouverts et peu nombreux (< 30 par ascome). Espèces thermophiles peu communes... 3  
\* Chapeau majoritairement sphérique, cylindracé ou à sommet atténué ou émoussé mais non conique-aigu. Alvéoles plus nombreux (généralement plus de 40 par ascome). Côtes longitudinales moins marquées, ou non distinctement orientées... 5
3. Alvéoles primaires très peu nombreux (< 15), disposés verticalement pratiquement sans anastomose. Chapeau ayant parfois avant maturation des nuances purpurin rose. Très rare (Espagne, Turquie). Rudérale, généralement avec *Nerium oleander* (laurier-rose)... *M. anatolica* [sect. *Rufobrunnea*]  
\* Alvéoles plus nombreux, côtes secondaires transversales généralement développées... 4
4. Arêtes et pied rougissants (saumon vineux) à la manipulation, aux blessures. Fond des alvéoles jeunes à fond noir, puis rapidement ocre clair. Hiver et début du printemps, thermophile rudérale, terrains riches et plates-bandes (cosmopolite, mais seulement connu de Chypre, Israël et Turquie dans le Bassin méditerranéen)... *M. rufobrunnea* [sect. *Rufobrunnea*]  
\* Arêtes et pied légèrement rougissants (plutôt jaune orangé). Chapeau gris cendré clair devenant vite jaune ocre. Automne-hiver, terrains secs arides, sous couvert arboré (*Fraxinus syriaca*, *Quercus suber*) (Italie, Turquie)... *M. galilaea*
5. Pied typiquement épaissi et sillonné à la base (en « patte d'éléphant »). Alvéoles majoritairement irréguliers, labyrinthiques avec de nombreuses boursouflures. Chapeau longtemps de couleur grise à noirâtre, exceptionnellement blanc, brun clair ou brun foncé d'emblée, gris ocracé sur le tard. Arêtes blanches épaisses chez les jeunes spécimens. Espèce associée aux arbres (*Fraxinus*, *Ulmus*, *Malus*, *Pinaceae*...)

- et plantes semi-ligneuses (*Helianthus*, *Paeonia*), parfois dans la dune grise<sup>2</sup>. Commun et largement répandu en Europe occidentale... *M. vulgaris*
- \*. Pied non ou peu renflé à la base, creux. Alvéoles majoritairement réguliers avec peu de boursoufflures. Chapeau majoritairement de couleur ocracée, plus rarement noire ou brune... 6
6. Espèces méridionales, tendance à se maculer d'orange ou de rouge sur les bords des côtes ou sur le stipe, au toucher ou dans les blessures. Pied majoritairement grêle et régulièrement atténué au sommet, < 2cm de diamètre... 7
- \*. Espèces à large répartition, à rougissement nul ou faible même sur les spécimens âgés. Pied généralement robuste, sommet régulièrement > 2 cm de diamètre ; espèces moyennes à grandes, pouvant dépasser 20 cm de hauteur... 9
7. Pied et arêtes blancs, devenant rapidement jaune orangé au toucher ou par altération. Chapeau plutôt conique-trapézoïdal, gris ocre pâlisant très rapidement à ocracé clair, à alvéoles majoritairement étirés, à cloisons secondaires basses et +/- incomplètes (difficilement dénombrables). Pied cylindrique, allongé régulièrement, plus long que le chapeau. Habitat humide, forêts riveraines (*Fraxinus*, *Populus*, *Ulmus*), parfois *Eucalyptus* (1 récolte à chapeau globuleux !)... *M. fluvialis*
- \*. Espèces roussissantes. Chapeau cylindracé, habitat non humide... 8
8. Alvéoles assez petits, 50-70 par ascome, la plupart isodiamétriques, cylindriques à fond concave (évoquant un essaim d'abeilles). Chapeau charnu, de consistance un peu caoutchouteuse, plutôt cylindracé chez les jeunes exemplaires. Pied grêle et étroit au sommet ou cylindrique tourmenté. Surfaces rapidement orange à la manipulation, puis rouge terne voire purpurin, parfois intense sur les arêtes et le pied. Sous *Quercus* et *Fraxinus*. Espagne... *M. palazonii*
- \*. Alvéoles souvent amples à fond plat, irrégulièrement polygonaux et moyennement denses (40-60 par ascome). Chapeau ovoïde allongé. Roussissement discret même en séchant. Espèce mésophile, sous *Castanea*, *Quercus* ou *Fraxinus*. Espagne... *M. castaneae*<sup>3</sup>
9. Pied souvent cylindrique régulier. Morille de taille moyenne à souvent grande (20 cm), aspect rigide. Alvéoles réguliers mais disposés longitudinalement. Pas de rougissement. Chapeau de couleur rapidement jaune ocre. Asques à base pourvue d'un crochet latéral. Surtout dans les plantations de *Populus × canadensis* (Europe centrale, rare vers l'Ouest)... *M. americana*<sup>4</sup>
- \*. Pied épaissi à la base. Alvéoles polygonaux, non étirés ni alignés, plus ou moins réguliers avec parfois quelques boursoufflures. Rougissement exceptionnel sur les arêtes, dans les blessures ou sur les spécimens âgés (mais pied parfois rougeâtre sur les spécimens nains en condition sèche). Asque à base cylindracée sans crochet. Essentiellement sous *Fraxinus excelsior* mais aussi *Ulmus*, *Quercus* et diverses *Pinaceae*, exceptionnellement sur des milieux inertes (marc de pommes, colle d'affiche...). Commun en Europe occidentale, raréfié vers l'Est... *M. esculenta*

<sup>2</sup> Cette espèce est particulièrement variable, comme en témoignent de multiples variétés et formes décrites sur des morphologies atypiques (par ex. à alvéoles pseudo-réguliers).

<sup>3</sup> Espèce encore mal délimitée ; certaines récoltes sombres à alvéoles tourmentés semblent atypiques (décrites sous *M. brunneorosea* par CLOWEZ, 2012).

<sup>4</sup> Cette espèce cosmopolite mais plutôt rare en Europe a un habitat plus varié en Amérique du Nord ; des récoltes génétiquement identiques à *M. americana* (identifiées « *M. umbrina* » en raison de leur morphologie à chapeau noir globuleux avec alvéoles arrondis) par CLOWEZ (2012) ont été effectuées en Bourgogne sous *Buxus sempervirens*.



FIGURE 2.– *Morchella palazonii* (PhC149, holotype), *in situ*.

Photo L. ROMERO DE LA OSA



FIGURE 3.– *Morchella palazonii* (PhC211), *in situ*.

Photo P. CLOWEZ



FIGURE 4.– Station de *Morchella palazonii* (PhC211), zone brûlée sous *Quercus ilex*. Igries (Huesca, Espagne). Photo P. CLOWEZ

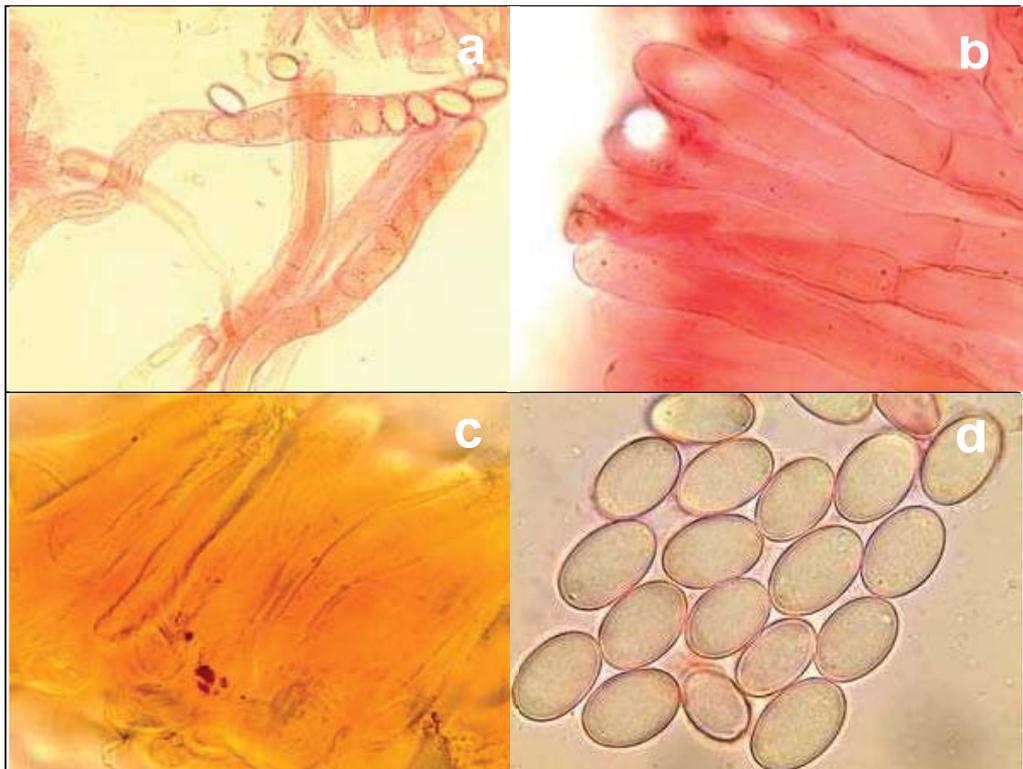
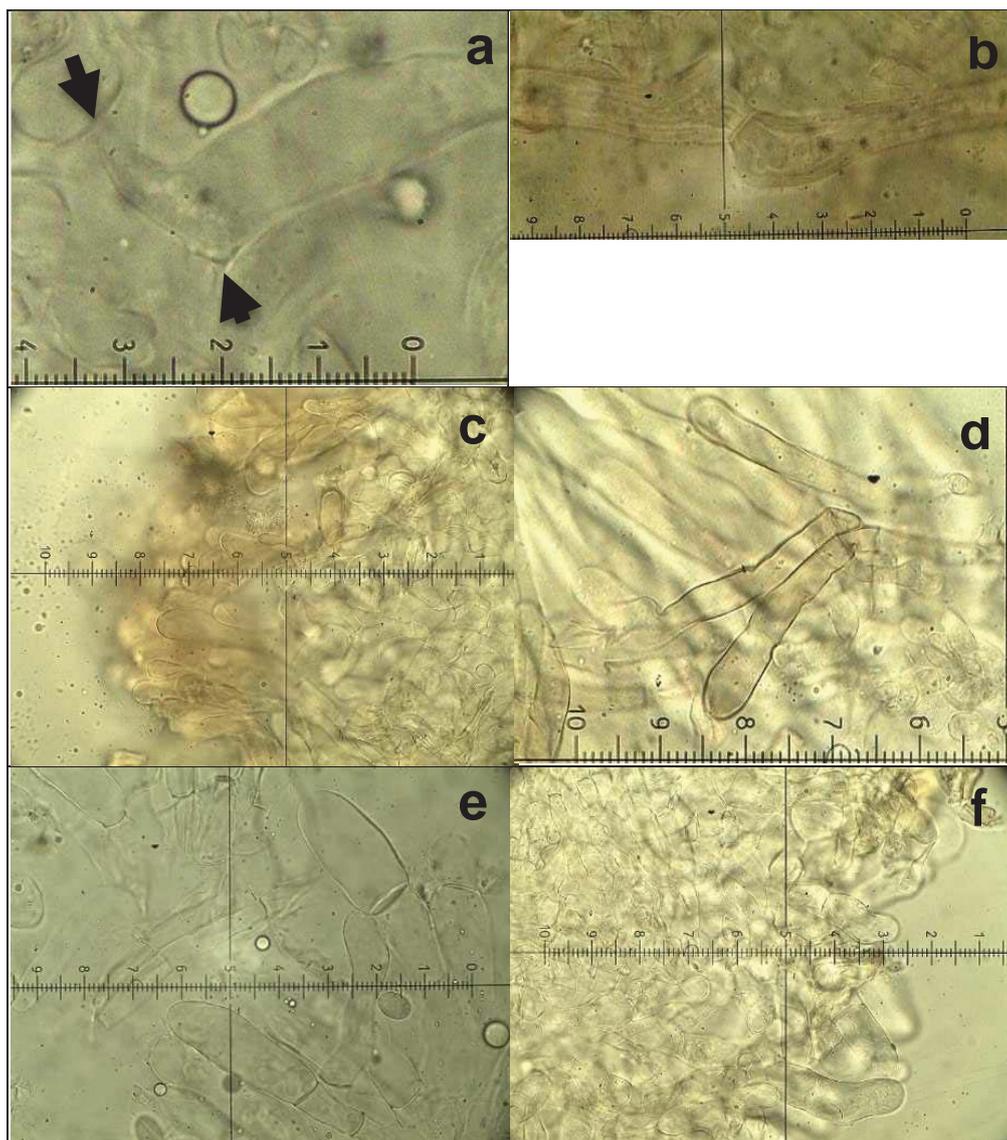


FIGURE 5.– *Morchella palazonii* (PhC149, holotype). Photos P. CLOWEZ  
Eléments microscopiques dans le congo ammoniacal. De gauche à droite et de haut en bas : **a**) asques et paraphyses ; **b**) poils des côtes ; **c**) poils des côtes au niveau des croûtes des alvéoles ; **d**) spores.



**FIGURE 6.**– *Morchella palazonii* (PhC149).

Photos P.-A. MOREAU

Éléments microscopiques observés dans KOH (5 %).

**a)** base d'un asque pleurorhynque (flèches : bases de l'asque) ; **b)** hyphes ascogènes ;  
**c) et d)** : paraphyses ; **e) et f)** : éléments stériles d'arête.

## Remerciements

Nous remercions tout particulièrement Antonio PALAZÓN pour ses observations inédites et pour avoir accepté la dédicace de cette morille à son père Fernando PALAZÓN; ainsi que Luis BALLESTER, Javi GARCIA, et Paco SERRANO pour leur collaboration sur le terrain, leurs envois de collections et leurs observations inédites. Nous remercions également Franck RICHARD (CEFE-CNRS, Montpellier) pour sa collaboration au travail moléculaire et sa relecture du manuscrit, Christophe LECURU (herbier LIP) et Béatrice BOURY (SCI de l'Université Lille 2) pour leur aide à la gestion des collections de morilles de l'herbier LIP.

Nos remerciements et notre gratitude s'étendent à tous les collaborateurs qui participent à nos recherches sur les morilles et nous encouragent dans la compréhension des espèces européennes.

## Bibliographie

- Anisimova, M. & Gascuel, O.** – 2006 – Approximate likelihood-ratio test for branches: A fast, accurate, and powerful alternative. *Systematic Biology* 55, p. 539–552.
- Anisimova, M., Gil, M., Dufayard, J.-F., Dessimoz, C. & Gascuel, O.** – 2011 – Survey of Branch Support Methods Demonstrates Accuracy, Power, and Robustness of Fast Likelihood-based Approximation Schemes. *Systematic Biology* 60, p. 1–15.
- Boudier, J.-L. E.** – 1897 – Révision analytique des Morilles de France. *Bulletin de la Société mycologique de France* 13, p. 129–153.
- Boudier J.-L. E.** – 1909 – Icones mycologicae ou iconographie des champignons de France, principalement discomycètes avec texte descriptif. Tome II, pl. 194–421. Librairie des Sciences Naturelles, Paris.
- Castresana, J.** – 2000 – Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 17, p. 540–552.
- Clowez, P.** – 1993 – *Morchella vulgaris* (Pers.) Boud. Monographie. *Bulletin de la Société linnéenne Nord-Picardie* 11, p. 53–70.
- Clowez, P.** – 1997 – Les morilles de stratégie pérenne et colonisatrice : relations avec certains arbres et plantes mellifères d'apparition spontanée en France. Etude comportementale. *Documents mycologiques* 27 (107), p. 15–29.
- Clowez, P.** – 2012 (« 2010 ») – Les morilles. Une nouvelle approche mondiale du genre *Morchella*. *Bulletin de la Société mycologique de France* 126, p. 199–376.
- Clowez P., Alvarado P., Becerra Parra M., Bilbao Villa T., Moreau P.-A.** – 2014 – *Morchella fluvialis* sp. nov. (Ascomycota, Pezizales) : a new but widespread morel in Spain. *Boletín de la Sociedad micologica de Madrid* 38 (2), p. 251–260.
- Dereeper, A., Guignon, V., Blanc, G., Audic, S., Buffet, S., Chevenet, F., Dufayard, J.F., Guindon, S., Lefort, V., Lescot, M., Claverie, J.M. & Gascuel, O.** – 2008 – Phylogeny.fr : robust phylogenetic analysis for the non-specialist. *Nucleic Acids Research* 36 (version en ligne) : W465–469, doi: 10.1093/nar/gkn180.
- Du, X.-H., Zhao, Q., Yang, Z.L., Hansen, K., Taşkin, H., Büyökalaca, S., Dewsbury, D., Moncalvo, J.-M., Douhan, G.W., Robert, V.A.R.G., Crous, P.W., Rehner, S.A., Rooney, A.P., Sink, S. & O'Donnell, K.** – 2012a – How well do ITS rDNA sequences differentiate species of true morels (*Morchella*) ? *Mycologia* 104 (6), p. 1351–1368.
- Du, X.-H., Zhao, Q., O'Donnell, K., Rooney, A.P. & Yang, Z.L.** – 2012b – Multigene molecular phylogenetics reveals true morels –*Morchella*– are especially species-rich in China. *Fungal Genetics and Biology* 49, p. 455–469.
- Edgar, R.C.** – 2004 – MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BioMed Central Bioinformatics* 5, p. 113, doi:10.1186/1471-2105-5-113
- Gardes, M. & Bruns, T.D.** – 1993 – ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* 2, p. 113–118.
- Jacquetant, E.** – 1984 – Les morilles. Lausanne, Piantanida.
- Kellner, H., Renker, C. & Buscot, F.** – 2005 – Species diversity within the *Morchella esculenta* group (Ascomycota : *Morchellaceae*) in Germany and France. *Organisms Diversity and Evolution* 5, p. 101–107.
- Loizides, M., Alvarado, P., Clowez, P., Moreau, P.-A., Romero de la Osa, L., Monedero, C. & Palazón, A.** – 2015 – *Morchella tridentina*, *M. kakiicolor* and *M. rufobrunnea* : new taxonomical, morphological, ecological and molecular data for three interesting mediterranean morels. *Mycological Progress* 14 (3), p. 1–18.

- O'Donnell, K., Rooney, A.P., Mills, G.L., Kuo, M., Weber, N.S. & Rehner, S.A.** – 2011 – Phylogeny and historical biogeography of true morels (*Morchella*) reveals an early Cretaceous origin and high continental endemism and provincialism in the Holarctic. *Fungal Genetics and Biology* 48, p. 252–265.
- Palazón, L.F.** – 2001 – *Setas para todos*. Ed. Pireneo, Huesca, Espagne, 654 p.
- Richard, F., Bellanger, J.-M., Sauve, M., Clowez, P., Hansen, K., O'Donnell, K., Urban, A., Courtecuisse, R. & Moreau, P.-A.** – 2015 – True morels (*Morchella*, Pezizales) of Europe and North America: Evolutionary relationships inferred from multilocus data and a unified taxonomy. *Mycologia* 107 (2), p. 359–382.
- Taşkin, H., Büyükalaca, S., Doğan, H.H., Rehner, S.A. & O'Donnell, K.** – 2010 – A multigene molecular phylogenetic assessment of true morels (*Morchella*) in Turkey. *Fungal Genetics and Biology* 47, p. 672–682.
- Taşkin, H., Büyükalaca, S., Hansen, K. & O'Donnell, K.** – 2012 – Multilocus phylogenetic analysis of true morels (*Morchella*) reveals high levels of endemics in Turkey relative to other regions of Europe. *Mycologia* 104 (2), p. 446–461.
- Taşkin, H., Doğan, H.H. & Büyükalaca, S.** – 2015 – *Morchella galilaea*, an autumn species from Turkey. *Mycotaxon* 130, p. 215–221
- Zwickl D.J.** – 2006 – Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. Dissertation. Austin, the University of Texas.