

NOUVELLES ÉTUDES DESCRIPTIVES
SUR
LES AGARICS TERMITOPHILES
D'AFRIQUE TROPICALE

par Roger HEIM

SOMMAIRE

Avant-Propos.

- I. Nouvelles données descriptives sur les Agarics termitophiles à mycotètes cavernicoles (*Eutermatomyces*).
- Termitomyces Le Testui* (Pat.) Heim.
 - Échantillons de Kindia (forme *incertus*).
 - Échantillons du Cameroun (forme *Felicis*).
 - Caractères micrographiques.
 - Termitomyces Schimperi* (Pat.) Heim.
 - Échantillons de Man (forme *lactifluus*).
 - Termitomyces cartilagineus* (Berk.) Heim.
 - Termitomyces fuliginosus* nov. sp.
 - Meules, mycélium et mycotètes.
 - Disque sclérifié basal.
 - Pseudorhize.
 - Caractères macroscopiques.
 - Hyménium.
 - Anatomie.
 - Termitomyces citriophyllus* nov. sp.
 - Description.
 - Position.
- II. Étude descriptive et embryologique du *Termitomyces microcarpus* (Berk. et Br.) Heim (*Praetermitomyces*).
- Historique.
 - Étude descriptive.
 - Caractères physiologiques et stationnels.
 - Forme normale épigée.
 - Forme semi-hypogée (*elongatus*).
 - Hyménium.
 - Structure des mycotètes.
 - Développement.
- III. Notes complémentaires sur les *Termitomyces*.
- Tableau I : Clé des espèces et formes de *Termitomyces* d'Afrique tropicale décrits dans nos deux mémoires (1940-41, 1941).
 - Tableau II, résumant les caractères des divers *Termitomyces* sous le rapport des voiles et rappelant les parentés génériques respectives auxquelles ces particularités pourraient apparemment conduire.
 - Tableau III : Relations des *Termitomyces* avec quelques genres d'Agaricales.
 - Tableau IV : Récapitulation des désignations appliquées aux Agarics termitophiles.
 - Diagnoses latines.
- IV. Considérations générales.
1. Les composants épigés et hypogés du genre *Termitomyces*.
 2. L'adaptation au milieu.
 3. L'intervention de l'insecte.
 4. Les relations entre *Termitomyces* et *Xylaria*.
- V. Notes sur quelques Agarics termitophiles et saprophytes d'Afrique tropicale.
- Marasmius pahouinensis* De Seynes.
 - Sur deux Lépiotes chromosporées saprophytes sur termitières.
- VI. Résumé.
- Explication des planches hors texte.

Dans un récent Mémoire¹ j'ai réuni diverses données, en partie d'ordre expérimental, relatives à la biologie, l'anatomie et la systématique de trois des Agarics, strictement liés aux meules des termites, recueillis au cours de mon voyage de 1939 en Côte d'Ivoire et en Guinée française : *striatus* Beeli, sa variété *annulatus* nob., et l'espèce nouvelle *mammiformis*. J'ai discuté de leur position taxonomique et dégagé de ces premiers éléments descriptifs une coupure générique que j'ai proposé d'appeler *Termitomyces*. Un historique général et détaillé sur les champignons termitophiles précédait cette première étude; il sert également d'introduction à celle-ci.

En fait, le travail déjà publié s'appliquait surtout à la culture, réalisée au laboratoire pour la première fois, d'un Agaric termitophile (*striatus*); il ne comportait qu'une partie du résultat des investigations auxquelles l'examen des Agarics termitophiles africains m'avait conduit. Celui qui suit n'est que la deuxième partie de l'ensemble que constitue cette matière. On ne s'étonnera donc pas de ne trouver ci-après de rappel détaillé des références bibliographiques citées précédemment.

Cependant, nous avons pensé qu'à la suite de notre première publication, un chapitre de discussion et de conclusions, basées surtout sur les données qui y étaient incluses, pouvait déjà amorcer le débat d'ordre général auquel l'étude complète d'un abondant matériel devait par la suite logiquement conduire. C'est pourquoi une place notable a permis précédemment d'aborder les questions relatives aux voiles, à la position générique des Agarics termitophiles, à la valeur de la coupure *Termitomyces* qui groupe la totalité des espèces attachées aux meules des termites. Nous apportons aujourd'hui un faisceau de données nouvelles s'appliquant principalement à un Agaric, le *microcarpus*, lié aux meules durant une partie seulement de sa croissance — au début; ses liens avec les fourmis blanches sont donc bien distincts de ceux qui caractérisent l'ensemble des autres Agarics strictement termitophiles ou *Eutermitomyces*. Ces documents permettront, joints aux précédents, d'esquisser des conclusions plus larges touchant à des problèmes qui intéressent l'ensemble de l'échelle des Agaricales.

Nous avons exprimé dans notre Avant-Propos les sentiments de reconnaissance que nous devons à tous ceux qui avaient facilité la réalisation de notre mission africaine en 1939. Je ne veux point oublier d'autre part que ce voyage a pu se poursuivre grâce au Centre National de la Recherche scientifique dont une Commission pour les recherches d'Outre-Mer m'a attribué les crédits indispensables. Une fois de plus, à MM. les Professeurs Alfred LACROIX, secrétaire perpétuel de l'Académie des Sciences, et Auguste CHEVALIER, membre de l'Institut, va l'expression de ma profonde gratitude pour l'appui bienveillant qu'ils n'ont cessé de me prêter. Mes remerciements vont aussi à l'Assemblée des Professeurs du Muséum, et particulièrement à M. le Professeur R. JEANNEL, administrateur de ces Archives, qui, en m'ouvrant celles-ci, ont permis d'illustrer largement cette deuxième publication.

1. Roger HEIM. Études descriptives et expérimentales sur les Agarics termitophiles d'Afrique tropicale. *Mémoires de l'Académie des Sciences de l'Institut de France*, T. 64, pp. 1-74, 10 planches hors texte, 1940 (1941).

I

NOUVELLES DONNÉES DESCRIPTIVES SUR LES
 AGARICS TERMITOPHILES A MYCOTÊTES CAVERNICOLES
 (Eutermatomyces)

TERMITOMYCES LE TESTUI (Pat.) comb. nov.

Sous le nom de *Lepiota Le Testui*, PATOULLARD a décrit (1916) un champignon termitophile que M. LE TESTU lui avait communiqué du Congo français en nombreux spécimens conservés dans le formol. Il a rapporté cette même espèce aux deux anciennes séries d'échantillons, également originaires du Congo, déposés dans l'Herbier général mycologique du Muséum : les uns récoltés par Jacques DE BRAZZA, les autres par J.-M. BEL.

Malheureusement, les spécimens reçus de M. LE TESTU ne figurent pas dans les collections du Muséum et nous n'avons pu examiner que les mauvais exemplaires secs précédemment intercalés dans l'Herbier. Cependant, M. LE TESTU lui-même nous a apporté un précieux renseignement sur l'origine des matériaux utilisés par PATOULLARD : pour lui, le *Lepiota Le Testui*, tel que le mycologue français l'a décrit, s'appliquerait à deux espèces différentes quoique voisines que le collecteur avait réunies dans un même envoi. C'était là le sentiment auquel m'avait conduit la lecture de la note de M. PATOULLARD.

De nouvelles récoltes sont venues préciser la valeur systématique des champignons congolais. M. H. JACQUES-FÉLIX nous a fait parvenir deux envois abondants d'Agarics termitophiles voisins de l'espèce — ou des espèces — de M. LE TESTU : l'un de Kindia (Moyenne-Guinée), l'autre du Cameroun. Tous ces champignons possèdent des caractères micrographiques identiques : forme, couleur blanc rosé et dimensions des spores, présence de cystides faciales et marginales abondantes, fort émergentes, à membrane assez épaisse mais inégale. Du point de vue physiologique, ils ont en commun des particularités importantes : revêtement piléique tomenteux-punctué, surtout dans la partie centrale et même moyenne, mamelon proéminent cylindrique, du moins toujours à l'état adulte, présence — sauf sur les échantillons de Kindia de position spécifique incertaine — d'un anneau supère et tombant, membraneux, épais, complet, inséré à la base selon un bourrelet cerclant le stipe. Par ailleurs, de même que chez tous les Agarics termitophiles, la chair du pied pénètre profondément dans le chapeau dont elle se sépare comme à l'emporte-pièce. Une longue pseudorhize, attachée par sa base au gâteau alvéolé de la meule, présentant les mêmes particularités de structure que celle décrite chez *striatus* et *mammiformis*, prolonge dans le sol le stipe aérien sur une profondeur qui peut atteindre et probablement dépasser un mètre. Enfin, comme chez *mammiformis*, il semble que les diverses formes rattachables à *Le Testui* soient toutes inactives au pyramidon.

C'est la taille surtout, et, dans une certaine mesure, le profil du chapeau qui séparent les représentants de cette espèce, large ou collective. La variabilité que manifestent ces

dimensions, de forme à forme, de récolte à récolte, pose un problème d'ordre morphologique et biologique non sans intérêt : à quelles dépendances peuvent être rattachées ces modifications ? quelle est la signification de leur constance ou de leur variation ?

ÉCHANTILLONS DE KINDIA
(forme *incertus*) (Pl. IX, fig. C 7, 8, 9)

M. H. JACQUES-FÉLIX, qui nous a envoyé de ce champignon spécimens et aquarelle, signale qu'il « diffère de celui qui pousse au début de l'hivernage », c'est-à-dire très probablement du *striatus* ou du *mammiformis*. Les Soussous le nomment *kita balé*, les Foulahs *souloufou-salarha*. C'est donc très probablement celui dont on m'a parlé à Kindia et dans le Fouta Djallon comme l'espèce croissant en plein hivernage : septembre-octobre.

Ces particularités saisonnières nous permettent d'appuyer la séparation entre cette forme et *mammiformis* qui en est très proche : dimensions moyennes, voile membraneux partiel incomplet, mamelon proéminent bien distinct du corps même du chapeau (Pl. IX, fig. C 7-9). Les échantillons de Kindia ne se distinguent du *mammiformis*, dont ils possèdent la silhouette, que par l'époque d'apparition, la forme précise du mamelon bien *cylindrique*, et non conique valléculé, enfin et surtout par le revêtement piléique fortement ponctué, un peu plus roux, peut-être aussi par la taille un peu plus grande (7-12 cent. en général contre 5-7, pour le diamètre du piléus). Proches, par ces divers caractères, du *Le Testui* sensu Patouillard, ils n'en diffèrent que par l'anneau, qui semble infère, ou déchiré quand il subsiste comme voile pendant, et qui, par suite, pourrait bien se rattacher au voile général et non à un voile partiel. Il est possible que ce caractère distinctif suffise à séparer le champignon de Kindia de l'espèce de Patouillard. Cependant, nous plaçons ici cette forme *incertus* parce qu'elle marque une évidente parenté entre *mammiformis* et *Le Testui*. Peut-être même celle-ci est-elle plus intime que celle qui unit *mammiformis* et *striatus*, ces deux champignons différant notamment par un indice d'ordre chimique essentiel : la réactivité au pyramidon, liée à la présence de certaines oxydases peu sensibles à la teinture de gaïac.

Par ailleurs, nous pensons que le *Lepiota congolensis* décrit par BEELI du Congo belge (1927, p. 109; *Flore Icon.*, p. 41) pourrait bien correspondre à cette même forme de Kindia, quoique l'auteur mentionne un chapeau « glabre et lisse », et ne fasse allusion à l'habitat cependant certainement termitophile de cette espèce (si nous en jugeons par la pseudorhize et par ses caractères essentiels de *Termitomyces*). La diagnose, insuffisante, ne permet pas une assurance quant à la position spécifique précise du champignon, mais il est à noter que l'anneau est signalé comme « supère » dans la description princeps, comme « pendant » dans la deuxième publication, et qu'il est figuré comme infère et ascendant (1927, fig. 25; *Fl. Icon.*, Pl. VIII, fig. 2), exactement comme M. JACQUES-FÉLIX le dessine sur son aquarelle de Guinée.

Le problème spécifique posé par le terme *Le Testui* ne saurait être définitivement résolu que par la récolte de nombreux individus aux diverses périodes de l'hivernage.

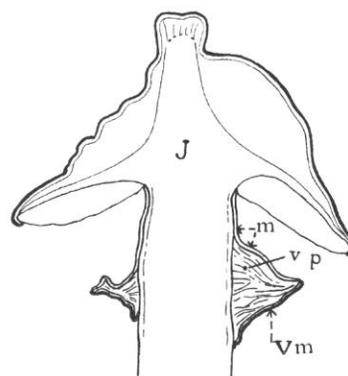
ÉCHANTILLONS DU CAMEROUN
(forme *Felicis*) (Pl. IX, fig. B 4, 5, 6; fig. 1, 1 bis, 3)

Les exemplaires recueillis au Cameroun par M. JACQUES-FÉLIX sont en quelque sorte des *Le Testui* gigantesques. Leurs énormes dimensions pourraient faire croire qu'il s'agit d'une toute autre espèce. Mais tous les autres caractères concordent si bien qu'une identification paraît s'imposer, du moins dans le cadre spécifique.

M. JACQUES-FÉLIX nous a transmis d'excellentes aquarelles de ce champignon dont le nom vernaculaire est *ngdéré*. Ses deux aquarelles représentent des chapeaux mesurant respectivement 26 et 20 centimètres de diamètre, ornés d'un énorme mamelon cylindrique et lisse de 1,5 à 2 centimètres de diamètre, de 12 à 13 millimètres de hauteur. Sur les jeunes exemplaires de 3 à 4 centimètres de diamètre, dont le voile partiel ferme encore l'anneau lamellaire,



Fig. 1-1 bis. — *Termitomyces Le Testui* (Pat.) f. *Felicis* Heim : jeune péricidium (fig. 1 à gauche) et coupe longitudinale (fig. 1 bis à droite) montrant le revêtement externe *m* (formant manchette striée) du voile partiel *vp* (primitivement occlus dans la cavité prélamellaire) dont les éléments ont été étirés et distendus lors de la croissance centrifuge du péricidium; la partie *vm* correspond au voile marginal adné au blématogène fugace. En *j*, zone centrale de la chair piléique en continuité avec la chair du stipe (grand. nat.).



le mamelon quoique net et puissant, se montre également bien individualisé, cylindrique, bombé en haut, même subsphérique.

L'intérêt des spécimens du Cameroun réside dans la présence et les caractères d'un double voile partiel remarquablement bien constitué. On retrouve ici (fig. 1 bis) les particularités que présentent les échantillons du Tonkouï (fig. 6). Il n'y a ni cavité lamellaire ni même peut-être d'arche prélamellaire libre. Certes, il nous manque de tout jeunes stades ou des mycotètes qui puissent éclairer le mode de développement de l'hyménium, mais il paraît certain que celui-ci est profondément endogène. Une précision cependant reste en suspens : l'absence de cavité lamellaire est-elle compatible avec la formation des lames par plissement d'une surface primitivement continue, ou bien faut-il supposer, comme pour *Amanita vaginata*, que les lames apparaissent d'emblée dans la chair du piléus naissant. Seul, l'examen de tout jeunes états permettrait une réponse. Par ailleurs, on comprendra au moyen des figures 1 et 1 bis comment se réalise la soudure, en un même bourrelet annulaire double, de l'anneau supère *m*, ou revêtement du voile partiel *vp*, avec la partie *vm* d'un voile marginal formé en partie d'éléments du blématogène.

CARACTÈRES MICROGRAPHIQUES

(Pl. X, fig. 4; fig. 2 à 7)

Les caractères macroscopiques des formes que nous venons de rattacher à *Lepiota Le Testui* Pat. sont résumés ci-dessus, et complétés par les dessins et aquarelles qui accompagnent ce texte. Quant aux particularités micrographiques, elles sont communes à toutes ces récoltes.

Les SPORES, toujours rosé clair en masse, presque hyalines au microscope, ellipsoïdales-

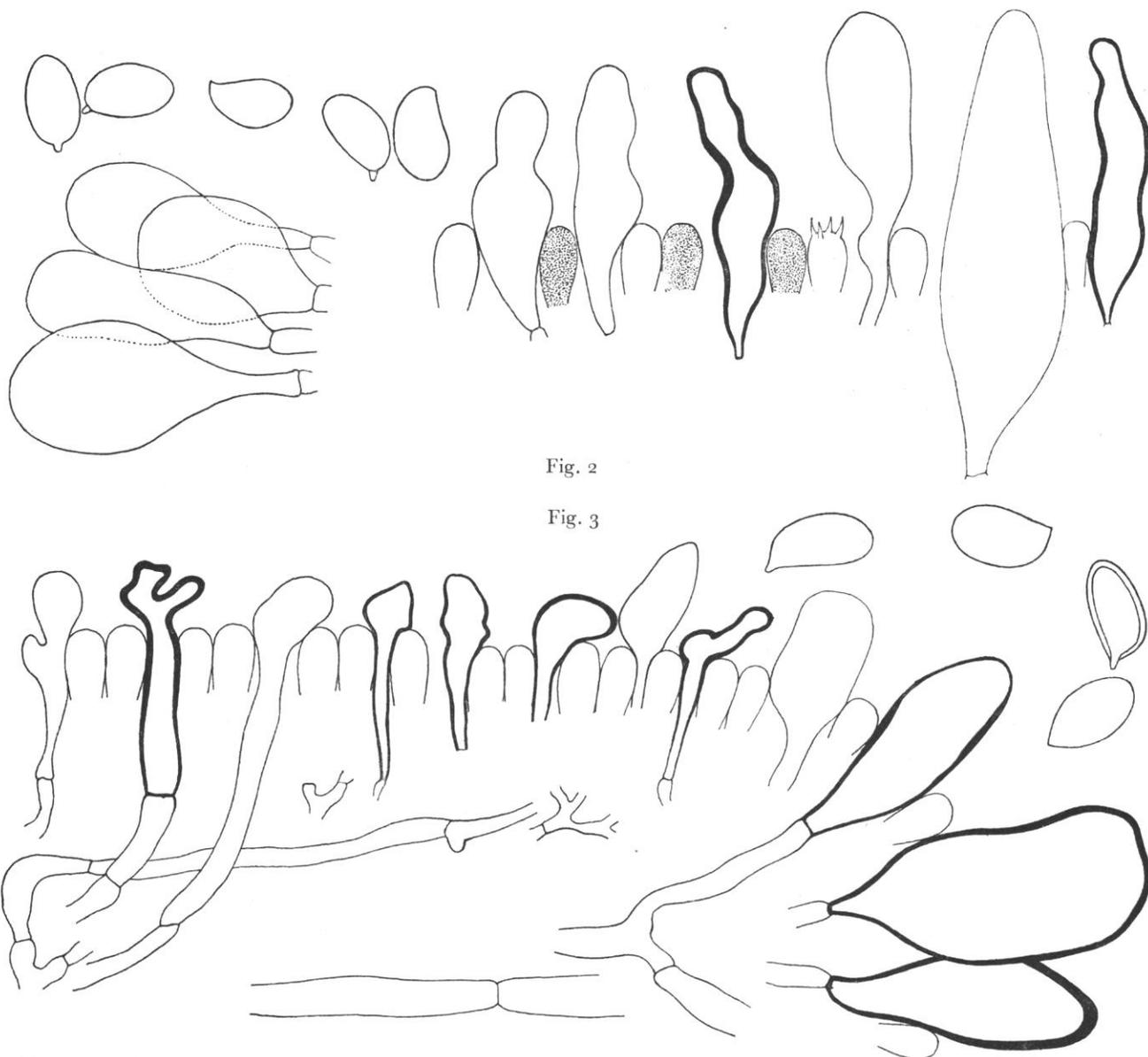


Fig. 2

Fig. 3

Fig. 2. — *Termitomyces Le Testui* (Pat.) f. *incertus* Heim. — Pleurocystides à droite, cheilocystides à gauche (gross. : 1.000) Spores (gross. : 2.000) (éch. Jacques-Félix, Kindia, Guinée).

Fig. 3. — *Termitomyces Le Testui* (Pat.) f. *felicis* Heim. — Portion de coupe transversale dans une lamelle montrant les pleurocystides irrégulières et capitées, et les cheilocystides volumineuses naviculaires ou piriformes (gross. : 1.000). Spores (gross. : 2.000) (éch. Jacques-Félix, Cameroun).

subcylindrées, mesurent $7-7,5 \times 3,8-4,5 \mu$ sur les échantillons du Cameroun. Sur ceux de Kindia, assez nettement plus courtes, elles sont de $5,8-7 \times 3,6-4,5 \mu$.

Les CYSTIDES, toujours extrêmement nombreuses, se touchant presque, séparées l'une de l'autre par un espace de quelques μ , atteignent $30-52 \times 7,5-13$ (-20) μ pour les cystides faciales de la forme *Felicis*; elles sont irrégulières, élargies au-dessus du niveau de l'hyménium, souvent contournées, méandriques, toujours amincies en un pédicelle grêle plongeant dans la partie non émergente. Les cystides marginales plus régulières, plus volumineuses, claviformes, piriformes-allongées, losangiques, mesurent $12-22 \mu$ de large. La membrane, hyaline réfringente, assez épaisse, surtout vers le sommet ou la partie moyenne du corps de la cystide, atteint $1,3-1,5 \mu$ d'épaisseur. Dans la forme de Kindia, les pleurocystides mesurent $32-48 \times 8-12$ (-20) μ , les cheilocystides $27-40$ (-70) $\times 14-21 \mu$, c'est-à-dire que ces éléments sont absolument identiques à ceux de la forme géante (on les retrouve pareillement dans les échantillons immatures de la grande forme des environs de Man, rattachée ci-après au *T. Schimperii*).

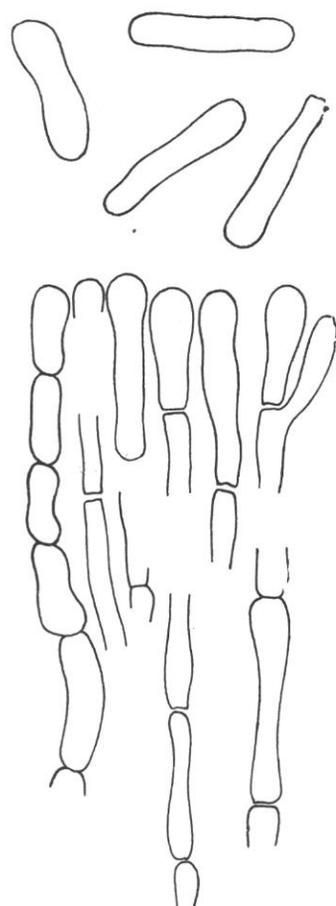


Fig. 4. — *Termitomyces* Le Testui (Pat.) f. *incertus*. Portion de coupe longitudinale à travers le revêtement pileïque, montrant les files cellulaires serrées en palissade, dont les éléments cellulaires, assimilables à des blastospores, peuvent se libérer (gross. : 1.000).

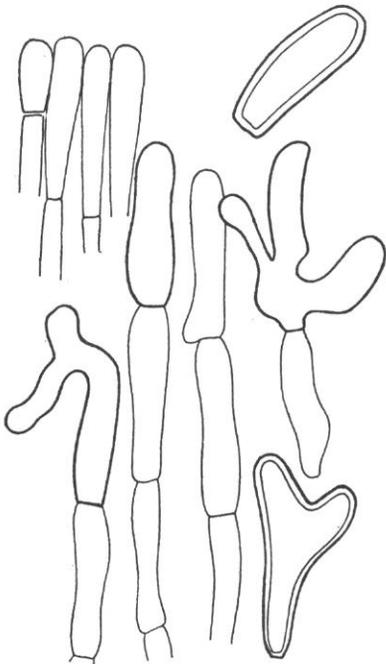


Fig. 5. — *Termitomyces* Le Testui f. *Felicis* : cellules formant les granulations brunâtres de la partie centrale du chapeau, et correspondant aux extrémités des hyphes articulées érigées en palissade, constituant la partie externe du revêtement (ou palissadoderme). En haut, cellule isolée homologue à une blastospore (gross. : 1.000).

Les BASIDES, tétraspores, piriformes-allongées, sont petites (environ $25 \times 6,5-7,5 \mu$), le sous-hyménium rameux-branchu.

Dans ces trois formes, les granulations du revêtement pileïque central correspondent aux aboutissements des files cellulaires filamenteuses-cloisonnées formant palissade, se désarticulant en cellules ovales ou cylindrées, généralement un peu rétrécies au niveau de leur plan médian, à membrane assez épaisse et réfringente ($0,6-0,8 \mu$), absorbant vivement les bleus cotons. Généralement simples, les hyphes cloisonnées peuvent s'anastomoser ou se ramifier (notamment dans *Felicis*) (fig. 5). Leur couleur est également ocracée en profondeur, presque hyaline au sommet.

Les éléments cellulaires et corticaux ainsi libérés sont assimilables aux blastospores ovoïdes des mycotètes, telles que nous les avons décrites chez les *Termitomyces striatus* et *mammiformis*. Ils mesurent $16-23 \times 3,5-5,6 \mu$ sur les échantillons de Kindia, $15-32 \times 6-9 \mu$ sur ceux du Tonkoui et du Cameroun,

c'est-à-dire qu'ils se montrent chez ces derniers un peu plus longs, chez les premiers nettement plus étroits que ces cellules blastosporoïdes de primordia ($10-16 \times 7-9 \mu$).

Les laticifères sont très nombreux dans toutes les parties de la chair.

TERMITOMYCES SCHIMPERI (Fatouillard) comb. nov.

Sous le nom de *Lepiota Schimperi*, PATOULLARD a décrit¹ un échantillon sec, conservé dans l'Herbier du Muséum, d'un gros Agaric recueilli sur les nids de termites, en Abyssinie, par W. SCHIMPER, en août 1853. La description met en évidence la couleur rousse du péri-dium « couvert de débris épais, écailleux, blanchâtres, provenant d'un voile général ». L'examen de cet exemplaire nous apporte la certitude qu'il s'agit d'un *Termitomyces* à longue pseudorhize, le seul qui ait été recueilli jusqu'ici, semble-t-il, en Afrique orientale.

Dans l'Herbier général mycologique du Muséum, j'ai retrouvé également d'autre part quelques spécimens d'un énorme Agaric dont les individus, encore jeunes, mesurent sur le sec 11 à 12 centimètres pour le diamètre du chapeau, 3 centimètres pour le diamètre du pied dont la partie sectionnée atteint 24 centimètres de long. Il s'agit d'une récolte de H. POBEGUIN, de Guinée française (N° 1890), concernant des champignons « venant sur termitières, comestibles, septembre 1907 ». Le collecteur se contente de mentionner leur couleur « blanche ». Le péri-dium, d'abord subglobuleux, puis campanulé convexe, non mucroné, épais, puissant, montre les pustules brunes sur le chapeau et les écailles blanches formant des anneaux interrompus sur le pied, en plus de débris de collier. Cette récolte guinéenne présente une grande ressemblance avec celle de SCHIMPER. Dans l'un comme dans l'autre cas, il n'existe d'indice de mucron cylindrique : sans doute peut-on dire que la puissance du champignon suffit à réaliser son ascension à travers l'épaisseur du sol.

En nous basant sur cette absence de perforatorium, sur la robustesse des carpophores, sur la présence d'un voile général et d'un voile partiel, sur le revêtement roux, nous croyons pouvoir rapprocher de ces deux récoltes celle que nous avons faite nous-même en Côte d'Ivoire, à la base du Mont Tonkoui, dans la région de Man.

ÉCHANTILLONS DE MAN (forme *lactifluus* nob.) (Pl. IX, fig. D; fig. 6)

Parmi tous les échantillons d'Agarics termitophiles que nous avons recueillis nous-même en Afrique occidentale, ceux du Tonkoui (C. 49) se distinguent par l'épaisseur de leur chair, la ténacité, l'élasticité, la densité de celle-ci. Cette compacité est telle qu'on pourrait croire à une continuité totale entre la chair du pied et celle du chapeau. Malheureusement, nous n'avons pu nous procurer d'exemplaires adultes. Cependant, quoique encore jeunes, ils sont plus robustes, plus puissants, plus épais que ceux, du même âge, appartenant à la forme *incertus* de Kindia. Par ailleurs, le voile partiel est ici très épais, entier, et son origine facile à interpréter.

1. N. PATOULLARD. Quelques espèces nouvelles de champignons extracéropéens. *Rev. Mycol.*, 1891, p. 135.

La figure 6 montre bien qu'il n'existe pas dans cette espèce de cavité hyméniale proprement dite. La place en est remplie par un plectenchyme fibreux, dense, stratifié, *vp*, qui comble ainsi la distance séparant les lamelles du stipe. Au fur et à mesure que le chapeau s'étale, la dilacération de cette zone s'accroît, l'hyménium entraînant avec lui la membrane *m* qui couvre le cône hyménien, et qui, par ailleurs, restera attachée en général à la partie du voile liant la marge piléique au stipe *vm*. Mais l'entraînement de cette membrane par les lames n'est que temporaire : finalement, c'est le bourrelet péripédiculaire *vm* qui l'amène à lui ; alors, elle se détachera des feuillets dont les arêtes, libérées, laisseront leur trace sur ce voile tombant, et elle viendra rejoindre l'épaississement marginal.

Ici, comme dans les échantillons du Cameroun, étudiés ci-dessus, on assiste donc à la formation d'un pseudo tissu partiel très développé et tout à fait distinct du voile général fugace. Le véritable blématogène sphérocytique a disparu depuis longtemps. La couche cuticulaire, mal différenciée, non séparable, sauf à la périphérie, est constituée, comme dans les autres Agarics des termitières, par les aboutissements des hyphes en palissade serrée, se couchant de plus en plus au fur et à mesure qu'on se rapproche de la marge où le revêtement, ici bien individualisé, se noue au voile annulaire péripédiculaire formant bourrelet membraneux, épais et extensible chez le jeune, comme dans *Le Testui* (*Felicis*).

D'après les dimensions des jeunes carpophores (fig. 6), on peut supposer que celles de l'adulte dépassent 15 centimètres de diamètre. La cuticule piléique, ocracé vif vers la marge, brun ocre au milieu, est brun pourpre dans la partie sommitale et presque noire au sommet, formant un épais mamelon, en continuité de profil — à cet âge — avec le corps même du piléus. Toute cette zone centrale est grossièrement veloutée. La chair, crème, insipide, est imprégnée d'une forte odeur de lessive et d'un suc incolore abondant qui correspond à l'existence de laticifères multiples et volumineux, atteignant jusqu'à 14 μ . de large (fig. 7).

Les échantillons du Tonkoui sont les *godo* des Baoulés. Recueillis au début de la saison des pluies, ces champignons sont très recherchés par les indigènes dans la région de Man, mais consommés seulement après cuisson ; insuffisamment cuits, ils causeraient des indigestions. Peut-être cette espèce de grande taille est-elle également celle que les Guerzés nomment *borro*, désignation qui se rapporte aussi à un énorme escargot du genre *Achatina*, fréquent en Afrique occidentale. Ce rapprochement tient à une intéressante

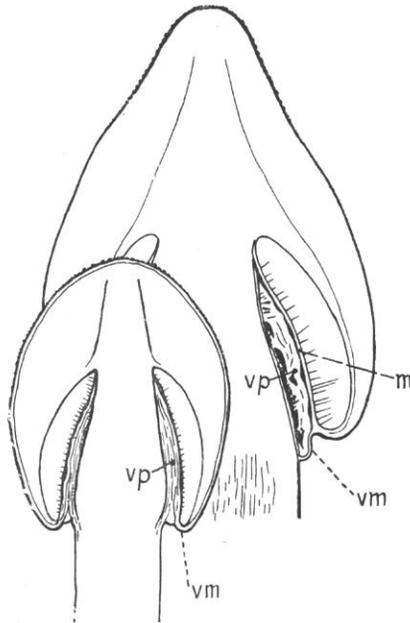


Fig. 6. — *Termitomyces* Le Testui (Pat.) f. *lactifluus* Heim : coupes longitudinales dans deux jeunes échantillons montrant la localisation du voile partiel *vp* avant l'ouverture du chapeau et son raccordement au voile marginal *vm* adné au voile général fugace (gr. nat.).

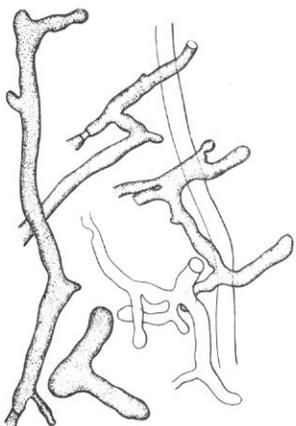


Fig. 7. — *Termitomyces* Le Testui (Pat.) f. *lactifluus* Heim : laticifères caractéristiques (hyphes vasiformes) (gross. : 300).

observation des indigènes, que je livre sans l'avoir contrôlée : l'Achatine en question mangerait ce champignon termitophile.

BEELI a décrit et figuré (1927, p. 110; *Fl. Icon.*, p. 42, Pl. VIII, fig. 1), sous le nom de *Lepiota congolensis* var. *uelensis* Beeli, un champignon « rappelant comme aspect le *L. Le Testui* Pat. », différant du *congolensis* « par le sommet du chapeau qui est rugueux brunâtre », et dont « les verrues de la cuticule sont constituées de touffes de cellules vésiculeuses sériées ». Cet Agaric, « très commun et apprécié comme comestible », possède tous les caractères des *Termitomyces* et, d'après l'aquarelle faite par M^{me} GOOSSENS, nous serions très tenté de le rapprocher du *lactifluus* dont il possède la couleur, le revêtement, la forme et les dimensions.

TERMITOMYCES CARTILAGINEUS (Berkeley) Heim

Le « *Lentinus cartilagineus* Berk. » est la forme exannulée de l'Agaric des termitières de Ceylan, retrouvé par la suite en Insulinde, en Malaisie, en Indo-Chine, et que PETCH assimile à une forme *Pluteus* du *Collybia* (= *Volvaria*) *eurhiza* (Berk.). Nous avons donné précédemment les références bibliographiques et synonymiques correspondant à cette forme sur laquelle PETCH s'est étendu dans son travail de 1906.

La description de PETCH (1906, p. 208-213), ses photographies, celles de BATHELLIER, nous prouvent que l'espèce exannulée asiatique présente une très grande analogie avec l'un de nos Agarics termitophiles guinéens. Les deux champignons possèdent une cuticule plus ou moins visqueuse par l'humidité, striée-sillonnée inégalement et radialement, de couleur sombre, un mamelon largement conique, mais acéré en continuité de courbure avec le profil du chapeau, une pseudorhize colorée et à disque basal sclérifié. Ils appartiennent indiscutablement au même stirpe. Cependant, deux différences les opposent : les dimensions du chapeau (nettement plus grand en Afrique), la coloration du stipe (blanc chez l'asiatique, brune chez l'africain). Mais ces distinctions s'affaiblissent par le fait que nous avons recueilli également en Guinée (N° H. 20) des échantillons plus petits, à chapeau un peu plus clair, à stipe blanchâtre, donc distincts des autres exemplaires guinéens, mais à peu près superposables à ceux d'Asie.

M. BATHELLIER ayant remis au laboratoire de Cryptogamie du Muséum ses échantillons indo-chinois de *Volvaria eurhiza*, les uns provenant de Cay be dans termitière à *Odontotermes Horni*, les autres de Saïgon dans nid à *Macrotermes gilvus*, j'ai pu confirmer par l'examen de ce matériel l'identité vraisemblable des petits exemplaires guinéens à pied blanc (N° H. 20) et de ceux d'Indo-Chine et de Ceylan, à cellules cystidiformes marginales en touffes pareilles à celles de tous les *Termitomyces*, et à articles cylindracés serrés en palissade formant le revêtement piléique au voisinage du mamelon. Signalons toutefois que chez la forme indo-chinoise, ces derniers éléments sont relativement longs et grêles, de même que les cystides sont souvent effilées en bec étroit à leur sommet¹.

1. L'excellent collecteur M. Poilane a recueilli de son côté, en juin 1922, dans l'Annam, à Dran par Lang-Biang (A. Chevalier, *Plantes de l'Indo-Chine*, N° 3945), un Agaric rapporté par Patouillard au « *Lepiota albuminosa* Bk. ». C'est en effet très probablement le champignon étudié par Petch et Bathellier. D'après Poilane, les Moïs le consomment sous le nom de *xit*. Le stipe et son prolongement pseudorhizique paraissent bien de couleur foncée. On ne voit pas trace d'anneau, mais bien, juste au-dessous du collet, des pustules farineuses provenant du voile général. Le champignon atteint 15 centimètres de diamètre; le pied mesure 10 centimètres et s'enfonce à une vingtaine de centimètres dans le sol. Le collecteur a remarqué que la chair était « mangée par les insectes », caractère qui le rapproche plus encore du groupe *cartilagineus-fuliginosus*.

Ainsi, le *cartilagineus* d'Asie, *sensu lato*, se retrouverait en Afrique intertropicale sous deux formes :

1^o D'une part, sous celle du type exannulé de l'espèce asiatique elle-même. Ce serait le *bara* des Lélés de la région de Yom'biro, à la frontière du Sierra-Leone. Le péridium, d'abord campanulé conique, puis presque plan, de diamètre inférieur à 6 centimètres, à fort mamelon aigu-pointu et gris brun foncé, est entièrement fuligineux assez clair, glabre, radialement ridé. Les lames sont crème sans nuance nettement rose; la chair, sans odeur notable et à saveur fade, est *insensible* au pyramidon (ce qui la distingue du *striatus*). Le pied, terminé par une longue pseudorhize, est blanchâtre et non velouté. Les spores mesurent en moyenne $8 \times 4,5 \mu$;

2^o D'autre part, la grande forme à pied brun velouté, que les Lélés distinguent de la précédente sous le nom de *pofoli*. Nous l'en distinguerons également et la décrirons plus loin en détail sous celui de *fuliginosus*.

Les champignons décrits par BEELI sous les désignations de *Schulzeria Goossensiae* et *robusta*, du Congo belge (1927, p. 75, fig. 1 et 2), pourraient être identiques au *cartilagineus sensu lato*, et, en tout cas, pour le premier de ces deux champignons, à la forme recueillie par nous en Guinée sous le N^o H. 20. Quoique l'habitat termitophile ne soit pas mentionné, la description permet de certifier que les deux champignons de BEELI sont liés aux meules de termitières. Malheureusement, les diagnoses sont courtes et surtout imprécises. Mais on y trouve les caractères essentiels des *Termitomyces* : umbo piléique pointu, séparabilité de la chair du stipe et du chapeau, pied plein, lamelles libres et serrées, chair à saveur délicate. Par contre, la double indication des spores « sphériques » et « hyalines » est très probablement inexacte.

Le *Schulzeria Gossensiae* Beeli, de petite taille (chapeau de 8 cent.), « ochracé, glabre », et à pied blanc pourrait être le *cartilagineus* Berk. lui-même (= N^o H. 20), ou le *Schulzeria striata* Beeli si sa chair était sensible au pyramidon. On pourrait croire aussi que le *Sch. robusta*, de grande taille (18-19 cent.), « omboné-verruqueux, glabre », « brun ombre », à pied « plus pâle que le chapeau », soit notre *fuliginosus*. Mais dans l'impossibilité d'établir cette synonymie, hypothétique, nous croyons préférable d'adopter un nouveau vocable, d'autant plus que le terme spécifique *robusta* adopté par BEELI dans le genre *Schulzeria* auquel cette forme n'appartient pas, crée une confusion de nom avec *Armillaria robusta*. Il est d'ailleurs possible que l'espèce de BEELI soit bien distincte de la nôtre : l'aspect régulièrement bosselé du piléus pourrait donner à le croire.

Nous trouvons d'autre part dans un mémoire de DE SEYNES¹ les descriptions, accompa-



Fig. 8. — *Termitomyces cartilagineus* (Berk.) : cheilocystides, généralement à sommet étiré en étroit appendice (gross. : 1.000) (éch. Bathellier, N^o 1, Cay be, Indo-Chine).

1. J. DE SEYNES. Recherches pour servir à l'histoire naturelle et à la flore des Champignons du Congo français. I. Paris, Masson éd., 1897.

gnées de figures, de deux Collybies nouvelles, *C. Oronga* (p. 4-5, Pl. II, fig. 1, 4, 5) et *Anombé* (p. 5-6, Pl. II, fig. 13, 14, 15), consommées par les Gaolas sous les noms respectifs d'*Oronga* et de *Sérié Anombé*, et qui pourraient bien se rapporter à des espèces termitophiles quoique DE SEYNES ne fasse allusion à cet habitat. Malgré les lamelles *latis, crassis*, l'*Anombé* présente quelques rapports avec l'*Entoloma microcarpum*, et, surtout, l'*Oronga* avec notre *Termitomyces fuliginosus*. Silhouette, couleur du chapeau et du pied, revêtement piléique en palissade formé d'« hyphes renflées en hyphocystes ovales », dimensions des spores, forme des lamelles, concordent. Cependant, nous renonçons à établir avec certitude cette identification (les échantillons de DE SEYNES ne sont pas au Muséum) en raison de quelques caractères non concordants : le descripteur écrit, à propos de l'*Oronga* : « Le port, la forme générale lui donnent quelque ressemblance avec le *C. radicata* Relh., la consistance et la disposition des lamelles le rapprochent du *C. butyracea* »; cette deuxième analogie éloigne le champignon du nôtre, à condition qu'elle réponde vraiment à la réalité ¹.

TERMITOMYCES FULIGINOSUS nov. sp.

Meules, mycélium et mycotêtes (Pl. X, fig. 1; fig. 9 à 11)

Ce champignon, l'un de ceux qui atteignent les plus grandes dimensions parmi les Agarics termitophiles (après *Felicis*), croît sur les grandes termitières à *Acanthotermes acanthothorax*, en forêt, non dans les lieux découverts.

Les meules, petites (2 à 4 cent. de diamètre), sont grossièrement globuleuses, épaisses, rarement coupées de larges dépressions primaires, mais traversées de nombreux canaux cylindriques de 2 à 4 millimètres de diamètre, toujours profonds (Pl. X, fig. 1). Un mycélium tapisse les parois des galeries d'un voile épais de 120 à 150 μ environ; continu, généralement brun olivâtre (K. 152, 157), parfois gris bleuté (K. 498), plus ou moins membraneux, même cassant, il est facilement séparable et vient former des plaques épaisses, de même teinte, à l'orée des canaux et à l'extérieur de la meule, enrobant les nodosités tuberculeuses, basses, mal différenciées, soudées en petites bosses cérébriformes, de 200 à 500 μ de large, qui constituent par leur juxtaposition la surface de la meule, à aspect oolithique. Ce revêtement mycélien offre la trace des morsures fréquentes des termites qui semblent bien le « brouter », mais seulement çà et là.

Ce mycélium est formé de filaments assez larges, 3,4-6-9 μ (parfois s'amincissant en longues hyphes de 2,5 à 3 μ de diamètre), constitués de files de cellules cylindrées ou allantoïdes, renfermant de nombreuses granulations acidophiles. Parfois ramifiés ils se terminent

1. Dans l'Herbier du Muséum, il existe deux groupes d'exsiccata, provenant des récoltes de Zenker au Cameroun, qui portent les noms de *Lepiota discipes* P. Henn. et *Lepiota clavipes* P. Henn. Ces divers spécimens pourraient fort bien correspondre à des *Termitomyces* : port, caractères de la chair, traces de voile marginal, long stipe radicaux. Malheureusement, les désignations qui s'y appliquent en herbier ne concordent pas avec celles que HENNINGS transcrit dans son travail (*Fungi camerunenses*, III, p. 56). Le N° 1568 est appelé *clavipes* dans l'exsiccata et *discipes* dans le texte descriptif, alors que l'appellation de *clavipes* reste introuvable dans les publications de HENNINGS. Nous trouvons là un nouvel exemple des confusions et des erreurs qui fourmillent dans les textes du mycologue berlinois. Par ailleurs, ces deux dénominations de Lépiotes élèvent à au moins huit le nombre d'Agarics termitophiles décrits dans quatre genres différents (*Pluteus, Flammula, Pholiota, Lepiota*) par ce même auteur, alors qu'au moins six de ces appellations sinon les huit rentrent dans le cadre du même *Termitomyces cartilagineus*!

par des cellules claviformes ou piriformes-allongées, ou étirées, généralement arrondies au sommet. La membrane de tous ces éléments est assez épaisse : 0,9-1,2 et jusqu'à 1,6 μ . Nombreux sont ceux qu'on trouve à l'état libre, séparés des files cellulaires, et formant alors des cellules cylindracées ou resserrées au milieu, de 20-35 \times 3,6-9 μ (fig. 9, b). Certains filaments sont nettement lactifères, malgré l'existence de cloisons à anneau externe chromophile aux bleus cotons (fig. 9, L).

Disque sclérifié basal (Pl. X, fig. 2)

L'attache de la pseudorhize sur la meule revêt dans le cas du *Termitomyces fuliginosus* un dispositif très particulier. Il existe entre l'emplacement de la mycotète-mère et la base du cordonnet une solution de continuité, qui tient à une différenciation progressive et notable de la partie basale de la pseudorhize. En effet, le cordonnet adulte se termine à sa base par un épaississement annulaire discoïde, en forme de pied d'éléphant, de 1 à 1,4 centimètre de diamètre extérieur, de 2,5 à 3,5 millimètres de hauteur (Pl. X, fig. 2). Ce disque épais repose sur la meule par son cercle basal qui limite extérieurement la partie moyenne et centrale; celle-ci se montre évidée, sauf au centre lui-même où subsiste une attache verticale liant ainsi la meule, sur l'emplacement de la mycotète initiale, au centre de la concavité basale du disque. L'aspect de ce dernier rappelle très vivement la terminaison bulboïde de la pseudorhize des formes *Pluteus* et *Armillaria*, telle que PETCH l'a décrite et figurée (1906, Pl. IX, X).

Toute la surface extérieure et inférieure de cet anneau, de couleur ocracé vif tirant sur l'orange, est marquée de saillies punctiformes, disposées régulièrement à égale distance l'une de l'autre (3 ou 4 par mm.) et formant comme autant de pores en relief. Le cortex est dur, corné, cependant parfois en partie rongé par les termites.

Une coupe met en évidence la nature ligneuse de l'enveloppe et celle tenace-fibreuse, mais molle, de la chair interne, blanche.

Le cortex est fait d'hyphes sclérifiées, très particulières, serrées en palissade, et inséparables l'une de l'autre. Ces éléments cylindracés, de 2 à 3,5 μ de largeur pour la plupart, fréquemment cloisonnés (tous les 20 à 30 μ), montrent des anastomoses et des rameaux laté-

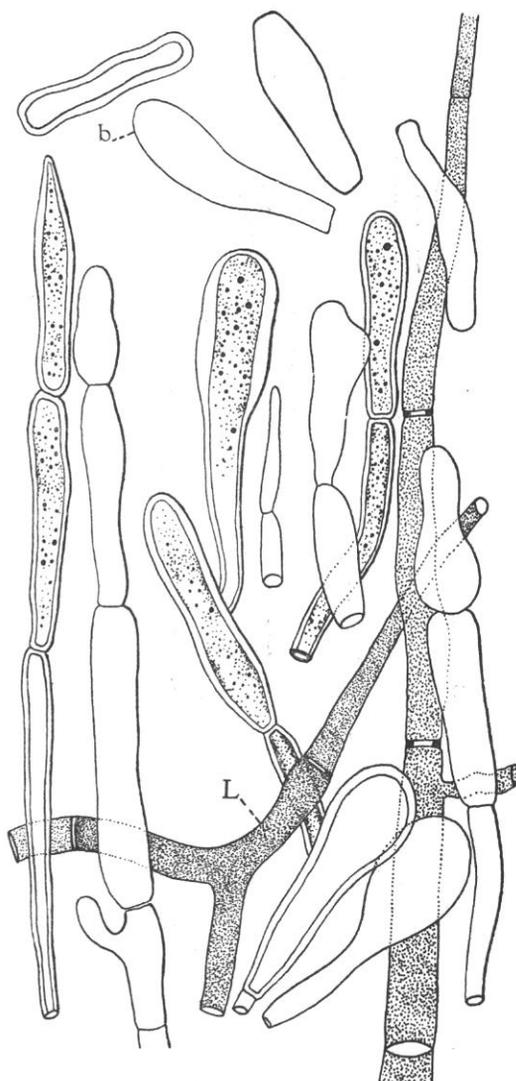


Fig. 9. — *Termitomyces fuliginosus* : filaments mycéliens enrobant la meule construite par l'*Acanthotermes acanthothorax*. Certains des éléments cellulaires peuvent se détacher et constituent des cellules libres assimilables à des blastospores cylindracées. En L, laticifère cloisonné à plasma granuleux, acidophile (gross. : 1000).

raux immédiatement au-dessus des cloisons transversales, si bien que leur silhouette offre généralement l'aspect d'un H, d'un V, U ou Y renversé (fig. 10). La membrane, d'épaisseur inégale et non colorable, est mise en évidence par la teinte qu'acquiert le plasma abondamment granuleux (au bleu lactique, au rouge de ruthénium, par exemple); elle apparaît

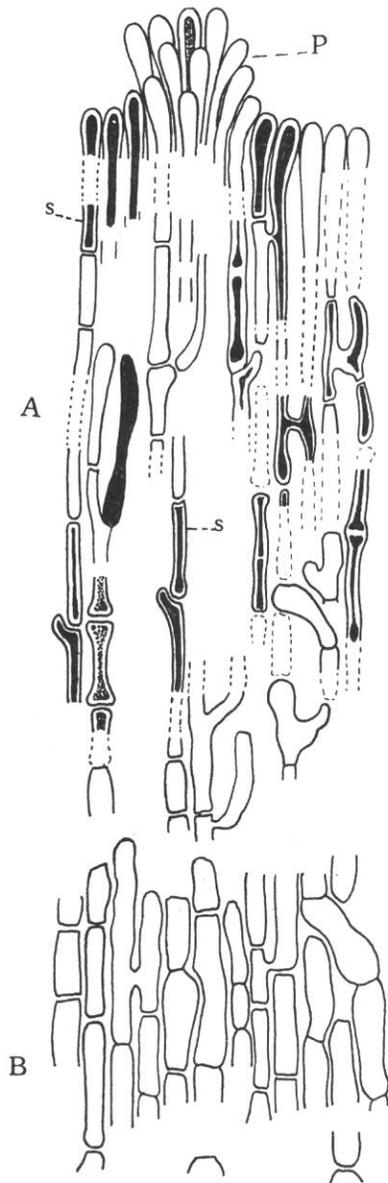
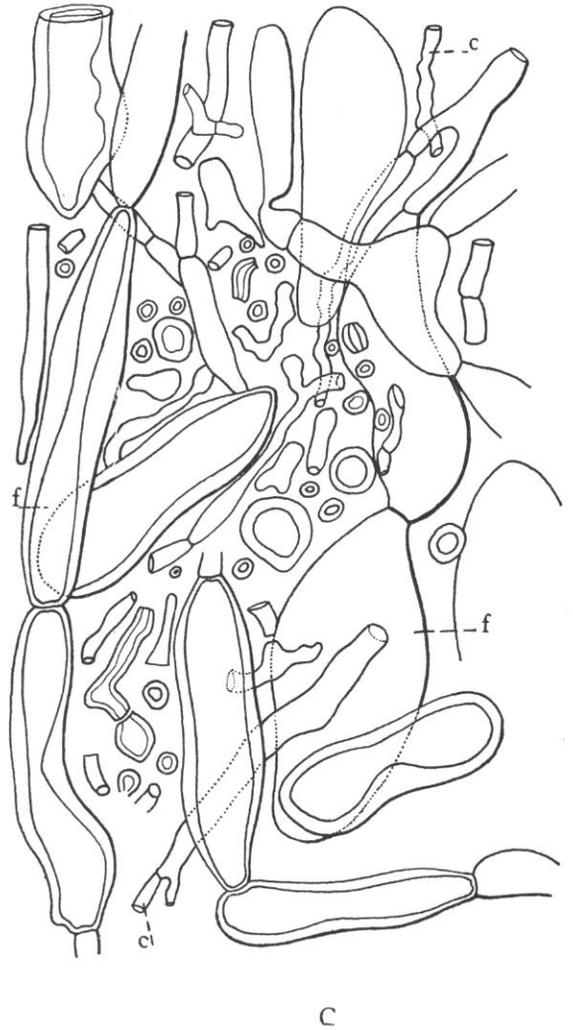


Fig. 10 et 11. — *Termitomyces fuliginosus* : coupe verticale-radiale à travers le disque sclérifié basal de la pseudorhize. A gauche, partie externe et corticale A, montrant les éléments filamenteux sclérifiés parallèles, anastomosés, *s*, à lumen variable, et, en *P*, une houppe de terminaisons formant poil, correspondant à l'une des punctuations visibles à l'œil nu. — En *B*, zone intermédiaire, formant la partie interne du cortex. — A droite (fig. 11), portion de la chair proprement dite du disque, à éléments intriqués, volumineux (fondamentaux *f*) et étroits (connectifs *c*) (gross. : 750).



plus étroite aux extrémités des cellules, là où le lumen s'élargit brusquement donnant au contenu de la cellule la silhouette typiquement tibiforme. En général, la largeur totale que combrent deux hyphes parallèles contiguës est de 6 à 7,5 μ comportant deux filaments de 2 à 3 μ (à membrane de 0,9-1,2 μ environ) et l'intervalle limitant les deux hyphes, de 1,5 à 2 μ de largeur.

Les terminaisons supérieures de ces hyphes sont arrondies, un peu élargies (3,5-3,9 μ).

Çà et là elles font saillie en étroits bouquets dont les éléments se séparent et s'évasent quelque peu à leur extrémité : ce sont les punctuations en relief qui parsèment la surface extérieure du cortex (Pl. X, fig. 2). Ce dernier mesure 110 à 140 μ de profondeur. Puis, insensiblement en s'éloignant de la surface, les hyphes étroites s'élargissent (4-6,5 μ), perdent la rigueur de leur parallélisme, deviennent ondulées, s'allongent (80-90 μ), enfin s'emmêlent en constituant la chair, non sclérifiée, de ce disque.

Celle-ci est faite de deux sortes de cellules, intriquées en tous sens, les unes fondamentales (fig. 11, f), en chapelets d'éléments cylindracés, allantoïdes, ovoïdes, de 40-80 \times 10-20-25 μ , à membrane épaisse, très inégale, atteignant 4-5,5 μ dans la partie médiane; les autres (c), étroites, apparemment connectives, mais à membrane épaisse pareillement (quoique à peu près égale) à celle des précédentes, filamenteuses mais cloisonnées, de 2,5 μ et plus de diamètre, toruleuses-variqueuses, en quelque sorte homologues des hyphes étroites formant la palissade corticale.

L'attache fibreuse centrale, liée à la meule, comprend des cellules de même nature et de même forme, irrégulières, presque toutes larges et à membrane épaisse et peu régulière, non mêlées d'étroites hyphes connectives.

Pseudorhize (Pl. X, fig. 2)

Le cordonnet ou pseudorhize, toujours très long, de 50 centimètres à un mètre en général, cylindrique, est généralement fortement aminci au-dessous du collet ou dans sa partie moyenne ou supérieure; il dépasse rarement en cet endroit 2 millimètres de largeur, puis s'épaissit régulièrement vers le bas. A 50 centimètres de profondeur, sur un échantillon adulte de grande taille, ce prolongement rhizomorphique peut atteindre 7 millimètres de largeur; il s'épaissira ensuite insensiblement en se rapprochant de la meule (7 à 9 mm. environ).

Blanchâtre ou crème sur sa plus grande longueur, surtout dans sa portion supérieure non maculée de terre, il offre finalement un aspect vétuste, une structure grossièrement fibreuse, un revêtement mêlé intimement de terre dans la partie voisine de la meule.

Cette pseudorhize montre une chair éminemment fibreuse, se détachant en larges fibres bien individualisées, comme une charpie d'étoffe. Elle est formée d'*hyphes fondamentales* cloisonnées en longues et larges cellules cylindriques et allantoïdes, ou ovales-allongées, de (10-)15-35 μ de large, parfois extrêmement longues, à plasma granuleux, à membrane moyennement épaisse (1-1,2 μ), accompagnées d'*hyphes connectives* étroites (3,5-4 μ), ondulées, cloisonnées, et d'*hyphes lactifères* souvent cloisonnées, sinueuses, mais vaguement parallèles dans leur direction générale à l'axe du cordonnet.

Cette constitution anatomique explique la texture apparente de cet organe.

Description (Pl. IX, fig. A 1, 2, 3)

Le PÉRIDIIUM, de taille variable, atteint de grandes dimensions, jusqu'à 20 centimètres et probablement plus de diamètre. D'abord en cloche arrondie munie d'un *large mucron*

conique et pointu, il s'étale ensuite en gardant le plus souvent — mais pas toujours — le mamelon régulièrement acéré, plus ou moins incrusté de terre, dont le diamètre peut dépasser celui du stipe. La marge est fissile, à la fin largement infléchie, jamais enroulée. Il apparaît presque toujours *entièrement fuligineux ocré*, plus foncé vers le centre où subsistent fréquemment des *papilles farineuses* crème, glabre ailleurs, parfois décoloré par places, soit que les taches blanchâtres et régulières s'allongent dans le sens radial, entourées de la zone fuligineuse, soit au contraire que la décoloration s'étende à une grande partie du chapeau que sillonnent alors radialement les bandes linéaires fuligineuses; il est marqué sur les bords et dans la partie moyenne des rayons de nombreuses fronces radiales partielles, inégales, accompagnées de fossettes, dont la marque s'accroît avec l'âge : les vieux échantillons sont ainsi profondément et totalement sillonnés de rides radiales interrompues. La cuticule se sépare assez aisément en se cassant.

Le STIPE comporte quatre portions successives bien distinctes, épigées ou souterraines :

1^o une partie aérienne cylindracée ou *Stipe proprement dit*, robuste, de 6-11 centimètres de hauteur, de 6-12 millimètres de diamètre dans la partie supérieure, s'élargissant brusquement au sommet en un *plateau collarioïde* orbiculaire atteignant 16 millimètres de diamètre, de couleur brun ocré; elle est blanchâtre, ocracée ou brun clair au sommet, plus foncée vers le milieu de la hauteur (brun ocré, puis *fuligineux*), enfin plus pâle vers la base et au collet (fuligineux clair ou paille), très finement squamuleuse-punctuée ou nettement *veloutée* blanchâtre dans la partie moyenne et inférieure; quelques rides subtiles la parcourent çà et là; elle est pleine, ferme mais fibreuse. Cette portion proprement dite du stipe se prolonge à travers la chair piléique qui en est anatomiquement solidaire jusqu'à l'hypoderme : si on tente de séparer le pied du chapeau, toute la partie de celui-ci comprise entre le plateau collarioïde basal et le mamelon piléique reste adhérente au stipe et se sépare, par déchirure, du reste de l'hyménophore;

2^o une partie épaissie correspondant au *collet*, pouvant atteindre 24 millimètres de diamètre, irrégulière, paille ou ocracé clair;

3^o la longue *pseudorhize* souterraine précédemment décrite;

4^o le *disque basal*, épais et sclérifié, dépouillé de terre sur une hauteur de 2 à 4 millimètres, et surmonté de plaques membraneuses en écailles de poisson, qui sont formés d'hyphes cylindriques, de 5-9 μ de large, à membrane régulière, dont l'épaisseur (1, 2-1,5 μ) s'élargit aux deux extrémités, souvent pointues; des hyphes connectives, de 3-4,5 μ de diamètre, les accompagnent. Il ne s'agit donc pas de reliques du blématogène à sphérocytes.

LES LAMELLES serrées (140 environ) mais assez épaisses, et d'épaisseur sensiblement égale sur toute la profondeur (environ 250 à 350 μ), assez étroites (3 mm au maximum et vers le milieu du rayon sur un exemplaire de 5,5 cent. de diamètre piléique, 6 mm sur un exemplaire de 10 cent.), s'arrondissent vers l'insertion sur le plateau collarioïde, se rétrécissent insensiblement vers la marge; leur arête est irrégulièrement, mais non profondément échancrée-crénelée. Les feuilletts de couleur *crème* sans nuance rosée sont *clivables dans le sens longitudinal* au moindre étirement.

Très fibreuse dans le stipe qui se fissure aisément et naturellement dans le sens de la longueur, surtout au début de la dessiccation, la CHAIR, ferme mais fibreuse et cassante dans

le cordonnet, offre un aspect ligneux et une consistance plus molle vers la base, mais le stipe reste plein sur toute sa longueur, terrestre et souterraine. La chair du péridium, assez molle, est mince et se décompose très rapidement et constamment sous l'action des larves qui rend sa conservation très difficile. L'odeur forte rappelle celle de *rave*; d'abord non désagréable, elle devient franchement *nauséuse* au début de la putréfaction. De saveur fade, elle est comestible, appréciée des indigènes. Contrairement à d'autres Agarics des termitières, la chair, inactive vis-à-vis du gaïacol et de la teinture de gaïac, l'est également en ce qui concerne le pyramidon.

Hyménium

Les SPORES mesurent $(6,5-8-9,4 (-10) \times 4,2-4,8 (-5,4) \mu$ (on en rencontre exceptionnellement de géantes : $12,4-5,2 \mu$); obovoïdes-subcylindracées ou à profil un peu trigone, nettement plus larges et à profil amplement arrondi au sommet, brusquement rétrécies dans leur tiers inférieur, à arêtes parallèles ou même un peu concaves dans leur partie médiane, à gros globule central, elles sont, par ces caractères, quelque peu différentes des spores des autres *Termitomyces*. On doit les considérer comme non amyloïdes.

Les BASIDES, piriformes-allongées, de $26-34 \times 8,5-9,5 \mu$, rétrécies en un large et court pédicelle, à contenu granuleux, sont munies de quatre stérigmates aigus, de $3,5 \mu$ de long.

Les CYSTITES, variables, faciales et marginales, souvent très nombreuses, parfois très rares sur les faces, généralement en touffes sur l'arête, piriformes ou subglobuleuses, à membrane de $1-1,1 \mu$, réfringente, atteignent $20-30 \times 14-25 \mu$.

Le SOUS-HYMÉNIUM, de 10μ environ de profondeur, est rameux-branchu, à éléments assez épais, de $4-6 \mu$; les laticifères y pénètrent.

La TRAME est régulière, à longues cellules cylindriques atteignant 250μ de longueur vers l'arête, et n'offre pas de couche hyménopodiale différenciée. La clivabilité se produit selon l'axe du médiostate ou le long de la limite de séparation entre celui-ci et le sous-hyménium.

Anatomie

Une coupe longitudinale à travers le péridium du *Termitomyces fuliginosus* (fig. 13) met en évidence une nette différenciation selon quelques régions que l'anatomie permet par ailleurs de distinguer et de préciser. Le fait essentiel concerne la pénétration de la chair du stipe dans la partie centrale du piléus. C'est là un caractère fondamental commun à tous les *Termi-*

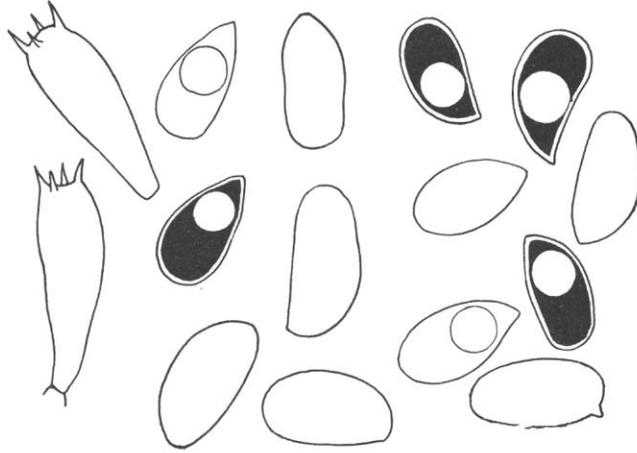


Fig. 12. — *Termitomyces fuliginosus* : Spores (gross. : 2.000) et basides (gross. : 1.000).

toomyces et si nettement visible que la plupart des auteurs l'ont mentionné, même les collecteurs, comme Mme GOOSSENS-FONTANA (*L. congolensis*, *uelensis*, *S. Goossensiae*, *robusta*) et M. H. JACQUES-FÉLIX (*T. Le Testui* f. *Felicis*, *striatus*).

Sur les figures 13 on a représenté la zone *za* intermédiaire entre la chair du stipe et celle du piléus *ch*. C'est la rupture de cette zone, accompagnée d'un début de gélification, qui explique la séparabilité de la chair du stipe et du chapeau, la chair propre au mamelon, *z s*, pouvant participer à cette séparation en restant soudée au sommet de la colonne intra-

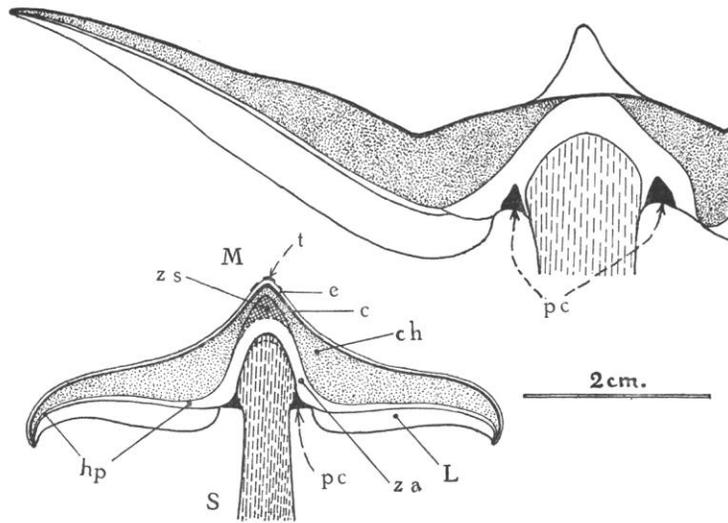


Fig. 13. — *Termitomyces fuliginosus* Heim : coupes schématiques radiales à travers le périidium et le sommet du stipe (à droite, échantillon adulte; à gauche, encore jeune). *M*, mamelon; *t*, traces de terre attachées à la cuticule piléique; *e*, strate claire de la cuticule; *c*, strate colorée de la cuticule; *ch*, chair proprement dite; *L*, lamelle; autour de la portion de la chair piléique en continuité avec celle du pied on distingue, en *za*, la zone d'arrachement entre les deux structures du pied et du piléus proprement dit; *zs*, zone intermédiaire formant la chair de la partie profonde du mamelon; *hp*, hypophylle; *pc*, zone annulaire formant pseudocollarium.

piléique qui se retire alors d'une seule pièce comme une mortaise, entraînant en même temps une partie du revêtement *c* (de 250 μ d'épaisseur environ) à cellules ovoïdes-cylindracées, dressées en files, munies d'une membrane brunâtre de 1 μ environ d'épaisseur, plus claires dans la zone périphérique extérieure, elle-même souvent maculée sur le mamelon de fines plaques de terre *t*.

La chair profonde *ch* comporte un faux tissu lacuneux dans lequel dominant les hyphes étroites, à éléments très longs (jusqu'à 250 μ), sériées autour de grandes lacunes dans la partie sous-cuticulaire (fig. 14), et s'emmêlant de plus en plus densément au fur et à mesure qu'on se rapproche de la chair formant la zone sous-lamellaire ou

hypophylle *hp* au voisinage de laquelle les lacunes se réduisent. Il est intéressant de signaler que le champignon est constamment rongé de larves dont les ravages s'exercent d'abord et surtout dans cette partie sous-cuticulaire lacuneuse avant de pénétrer dans la chair du pied; très vite, le sporophore est entièrement décomposé.

La zone intermédiaire *za* se prolonge anatomiquement par cette région étroite *hp*, qui sépare les lamelles de la chair propre du piléus. Elle apparaît plus claire, privée de lacunes, faite d'éléments serrés, plus courts que ceux de l'hypophylle, qui sont larges, non chromophiles.

Enfin, il est une autre région anatomique, très particulière aux *Termitomyces*, fort bien représentée chez *fuliginosus* : celle qui constitue le plateau collarioïde *pc* séparant les lamelles du sommet du pied. Sa section est typiquement triangulaire, formant une sorte de coin glissé entre le stipe et l'hyménium. Sa constitution, sa couleur, sa chromophilie, l'apparentent à la chair proprement dite *ch* dont les éléments n'en diffèrent que par leur agence-

ment plus lâche et leur plasma moins granuleux. On y trouve des hyphes de 4 à 7 μ , parfois 10 μ de large, cylindriques, à peine resserrées aux cloisons, à plasma granuleux et dense; ces éléments sont intriqués assez lâchement, sans ordre apparent.

La structure du revêtement apparaît nettement sur la microphotographie : Pl. X, fig. 3. On voit l'ordonnance couchée des hyphes grêles formant le revêtement épicuticulaire gélatinifère, épais de 70 μ environ, peu colorable, recouvrant une zone de constitution analogue, mais très chromophile, de 60 μ environ d'épaisseur sous laquelle apparaît une strate hypodermique de plus en plus celluleuse. Les files cellulaires, à membrane brun clair de 1 μ environ d'épaisseur, se dressent à la surface du mamelon, séparées en éléments ovoïdes-cylindracés atteignant 38 μ de longueur.

La chair du stipe est formée d'hyphes longues et énormes, larges de 10 à 35 μ en général, cylindriques, rétrécies régulièrement aux cloisons, accompagnées d'hyphes connectives de 3,5-4 μ d'épaisseur et de laticifères souvent cloisonnés. Ces hyphes fondamentales acquièrent des dimensions de plus en plus grandes au fur et à mesure que le stipe s'accroît, et lui donne sa structure éminemment fibreuse analogue à celle d'une charpie.

Habitat

Sur les grandes termitières à *Acantho-termes acanthothorax*, en forêt, au début de la saison des pluies (avril), Sud-Est de la Guinée française (environs de Macenta, Yom'biro) : N^{os} D. 19, H. 16 (leg. R. Heim); sans N^o, Macenta (leg. Jacques-Félix).

Noms vernaculaires : pofoli (lélé), kanlouo (kissi), pofai (toma)¹, la filé (guerzé).

TERMITOMYCES CITRIOPHYLLUS, nov. sp.

DESCRIPTION

Le PÉRIDIIUM atteint 9-10 centimètres de diamètre. Fortement convexe, puis plan-convexe, enfin relevé sur les bords, il est muni au centre d'un fort mamelon *lisse*, brun foncé, bien individualisé mais en continuité de profil avec le piléus, tronconique ou bombé, arrondi au

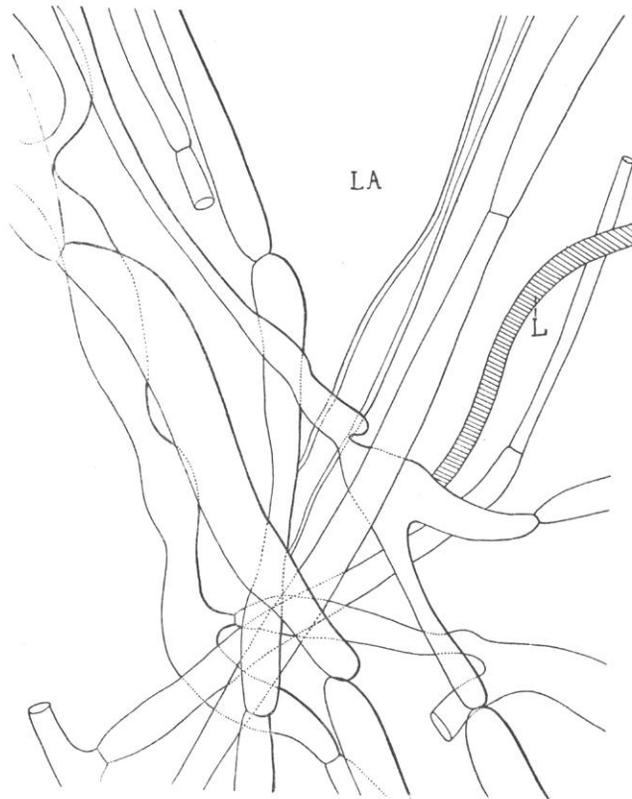


Fig. 14. — *Termitomyces fuliginosus* : portion de la chair proprement dite du chapeau (*ch*, Fig. 13), montrant les longs éléments constitutifs serrés, délimitant les lacunes *LA*; en *L*, laticifère (gross. : 500).

1. De *po*, tombe. Allusion au fait que le champignon se rencontrerait parfois auprès des tombes, d'après les Tomas.

sommet, moins haut que large, correspondant approximativement en largeur au diamètre de la partie supérieure du stipe. La marge plus ou moins déchirée, profondément striée, est d'un gris ocre un peu orangé tirant sur l'olivâtre (K. 162 clair), puis fuligineux clair; la cuti-

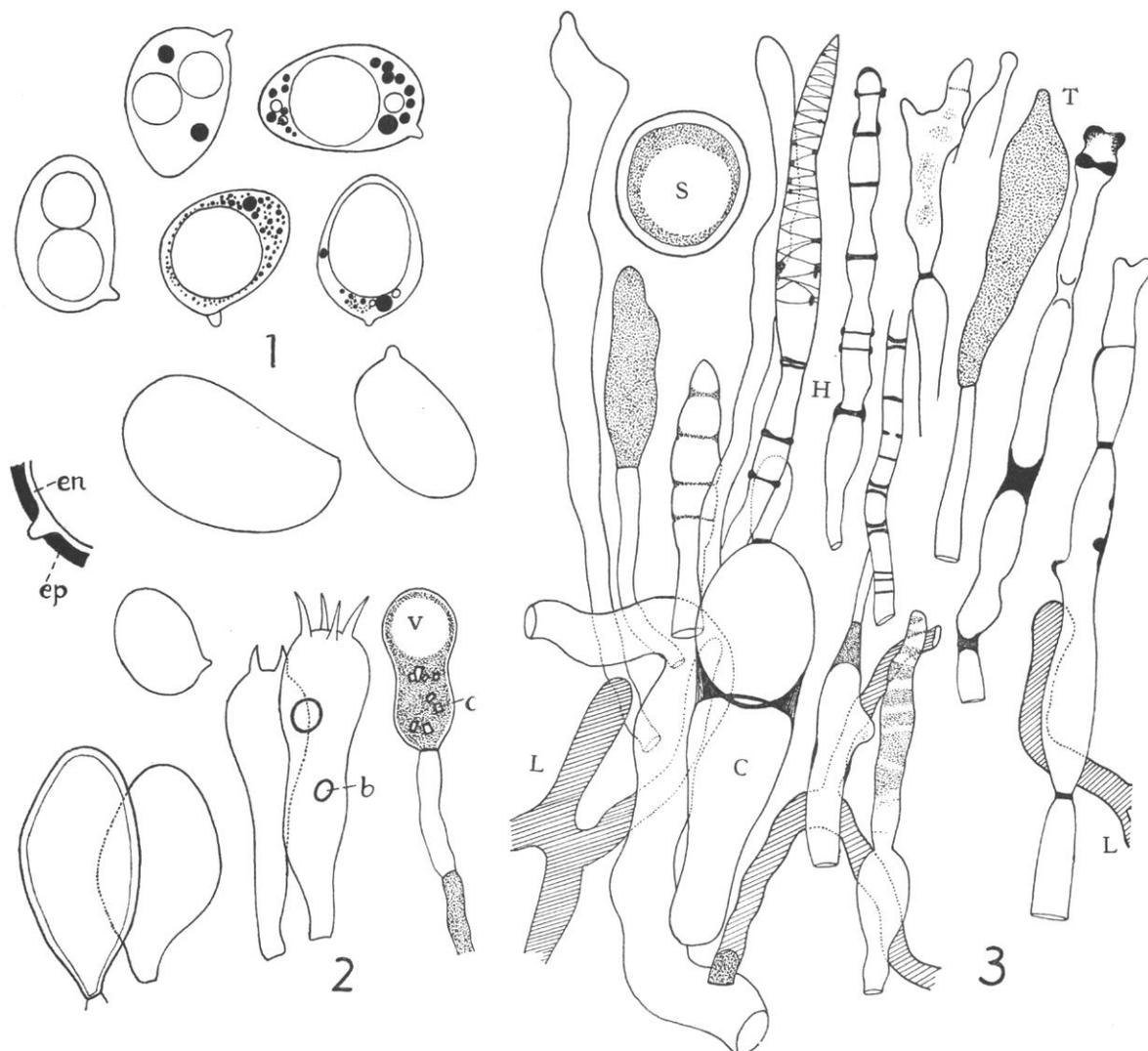


Fig. 15. — *Termitomyces citriophyllus* Heim. 1 : basidiospores ($\times 2.000$), avec détail de la membrane double montrant l'épispore *ep* et l'endospore *en*. 2 : basides et poils cystidiformes (*v* vacuole, *c* cristaux intraplasmatiques, *b* sphérules réfringents des basides) ($\times 1.000$). 3 : structure du mamelon pileïque montrant les éléments en palissade : hyphes dressées *H* à épaissements plasmatiques, terminaisons cystidiformes *T*, laticifères *L*, fragments de chaînes à cellules ovoïdes *C*, souvent groupées par deux; en *S*, un sphérocyte provenant du blématogène ($\times 1.000$).

cul est facilement séparable, non ridée, lisse à l'œil nu, mais à la loupe creusée de minuscules fossettes.

Le STIPE, très long, profondément enterré dans le sol, cylindrique, de 5-8 millimètres de diamètre, s'élargit au sommet (8-11 mm.); blanc plus ou moins nuancé de jaune clair, il est charnu mais creux (la partie canaliculaire, régulière, constitue environ les 3/7 de la largeur totale).

Les LAMELLES, fort nombreuses mais assez épaisses, à arête largement et irrégulièrement

crénelée, plutôt étroites (4-5 mm.), d'un *orangé citrin* assez vif tirant sur le jaune de Naples (K. 196-191), fragiles, se clivent longitudinalement.

La CHAIR est blanche à l'état frais, crème glauque sous la cuticule piléique (où elle brunit en solution formolée), cassante dans le pied, partout fragile, *inodore*, insipide.

Les réactions oxydasiques sont *nulles*, même avec le pyramidon. Les lamelles se décolorent dans une solution formolée, puis rosissent, enfin peu à peu se décolorent totalement. La chair devient gris brunâtre dans le chapeau.

Les SPORES exactement obovoïdes, à partie apicale régulièrement arrondie, offrent des dimensions *variables*, généralement $10-11 \times 6,7-7,7 \mu$, rarement plus courtes ($8,8-9 \mu$), mais parfois géantes ($15-16 \times 9 \mu$). Leur membrane assez épaisse est *nettement double*, formée d'un exospore de $0,7 \mu$, paraissant rosé, et grisonnant subtilement sous l'action des solutions iodo-iodurées, et d'un endospore de $0,5 \mu$, hyalin et réfringent se prolongeant en un appendice hilaire, petit et cylindrique; un gros globule, parfois deux, crème rosé, occupent la plus grande partie du contenu de la spore (après conservation en liquide formolé); ils sont accompagnés de petits globules polaires, hyalins, acidophiles ou non.

Les BASIDES, tétraspores, parfois bispores, de taille grande et variable ($30-49 \times 12-15 \mu$), ovoïdes, dans la partie supérieure, s'étirent en un long pédicelle cylindrique bien individualisé. Elles renferment des cristalloïdes et corps réfringents au sein d'une plasma abondamment granuleux.

Le SOUS-HYMÉNIUM est celluleux-branchu, à larges articles.

On rencontre sur l'arête de rares POILS CYSTIDIFORMES, brièvement piriformes ou sublongangiques, $30-40 \times 15-25 \mu$, à membrane réfringente mais assez mince ($1,1 \mu$).

On note de nombreux LATICIFÈRES dans toutes les parties du champignon, sinueux, bifurqués, de $3-13 \mu$ de large, parfois longs de plus de un millimètre, à plasma réfringent, homogène, blanc crème, çà et là granuleux près du raccordement avec des hyphes connectives; à terminaisons ampulliformes.

Le revêtement du mucron est formé d'hyphes dressés dans la partie extérieure, de $5-8 \mu$ de large, renflées en cellules terminales irrégulières mais toujours allongées, cloisonnées ou non, à allure plus ou moins lactifère, de $25-45 \times 5-10 \mu$, hyalines, souvent marquées d'épaississements annulaires externes et de tractus hélicoïdaux internes, plus chromophiles. Ces hyphes sont en relation avec des filaments emmêlés, plus ou moins fauves dans la partie brunie de la chair du mamelon.

Trouvé sur termitières enfouies, aux environs de Macenta, fin avril 1939, N° D. 62.

POSITION

Cette espèce, par ses caractères physiologiques apparents, ressemble vivement au *Termitomyces fuliginosus*; elle paraît proche également du *striatus*, sauf par son mamelon bien différencié. Mais ses lamelles jaunes et non blanc crème ou rosâtre permettent, déjà à la récolte, de lui assigner une place particulière. Les caractères anatomiques et microscopiques confirment cette indépendance: les spores, tout d'abord, diffèrent assez nettement de celles

de tous les autres Agarics termitophiles, par leurs dimensions relativement grandes (longueur $\geq 10 \mu$), par leur forme un peu moins étroite, par la variabilité de leur taille qui atteint parfois dans leur longueur le double de celle des spores de la plupart des autres Agarics termitophiles. Les cystides à membrane réfringente, si abondantes chez *striatus*, *mammiformis*, *Le Testui*, sont réduites ici à des poils cystidiformes marginaux de même profil. Les basides ont une taille relativement énorme. Les éléments du revêtement, en palissade sur le mamelon, couchés dans la partie marginale, comportent des hyphes à éléments beaucoup plus filamenteux, beaucoup moins sporoides, et aussi plus nettement lactifères, que chez les autres espèces. Ces caractères différentiels suffisent à lui apporter sa personnalité spécifique.

Par sa couleur, par l'aspect final de son piléus qui s'étale et dont les bords se relèvent à la fin, par l'inactivité de la chair vis-à-vis des réactifs des oxydases, même du pyramidon, le *T. citriophyllus* est nettement plus proche du *fuliginosus*, et, par suite, du *cartilagineus* asiatique, que de toute autre espèce, notamment de *striatus*.

Deux caractères essentiels, qui paraissent communs à tous les autres *Termitomyces*, échappent à cette espèce : ici, le pied est creux, les spores ont une double membrane. Mais le stipe reste cependant charnu, solide, puissant. D'autre part, il n'est pas impossible que les spores des autres espèces possèdent aussi un endospore, mais que la ténuité et l'absence de teinte ne mettent pas en évidence sur des éléments relativement très petits.

Nous n'avons pas recueilli de jeunes exemplaires de cette espèce, mais la découverte, sur le piléus, çà et là, de quelques sphérocytes de 15 à 20 μ de diamètre, à épaisse membrane, à plasma peu abondant, nous confirment dans cette certitude que l'évolution souterraine de ce champignon est absolument analogue à celle du *Term. striatus* et de toutes les autres formes d'*Eutermitomyces*, strictement liées aux meules.

II

ÉTUDE DESCRIPTIVE ET EMBRYOLOGIQUE DU TERMITOMYCES MICROCARPUS (Berk. et Br.) comb. nov. (Praetermitomyces)

HISTORIQUE

L'« *Entoloma microcarpum* » a été décrit primitivement par BERKELEY et BROOME (1875), sur des exemplaires et des dessins provenant de Ceylan où ils avaient été recueillis « en larges groupes, sur les bordures et plates-bandes et sur l'herbe ». Par la suite, PETCH lui a consacré un chapitre dans son mémoire de 1906; il discute l'hypothèse d'une relation avec les termitières au voisinage desquelles il l'avait rencontré parfois, mais pas régulièrement, notamment sur un monticule de terre « dont une partie était occupée par un nid de termites ». « La pluie violente avait entraîné la partie superficielle du monticule et mis à découvert les masses de

spheres; ces amas étaient blancs, arrondis ou linéaires, et remplissaient complètement de petites cavités qui n'avaient aucune relation avec les chambres du nid ». PETCH a pu observer la germination de ces mycotêtes en Agarics parfaits. Quoique leur structure fut quelque peu différente de celle des mycotêtes de « *Volvaria* » *eurhiza*, le voisinage immédiat du nid posait la question d'une connexion possible entre celui-ci et les primordiums de ce champignon.

Plus tard, à la suite de pluies, PETCH observa en divers lieux, sur des plates-bandes et un talus de route, le même Agaric émanant d'un mycélium découvert, « formant comme une galette mince, longue de 15 centimètres et large de 6 », et qui paraissait se développer à une profondeur de 1 ou 2 centimètres, à laquelle la pluie le mettait facilement à nu.

L'auteur anglais a décrit minutieusement ces sphères et leur structure, faite d'un « fouillis d'hyphes entrelacées, qui se renflent en cellules irrégulièrement oblongues ou ovales » et sont inordonnées, sauf une partie de celles qui, dirigées radialement, se terminent par des renflements ovales ou sphériques dont l'ensemble simule une enveloppe. En somme, cette disposition rappelle celle des mycotêtes des meules de *Volvaria eurhiza*, mais, chez le *microcarpum*, les cellules sphériques ne forment pas de chaînes ramifiées : elles sont portées isolément, ce qui les rapproche beaucoup des « Kohlrabihäufchen » constituant les « Kohlrabiköpfe » des fourmis *Atta* étudiés par MÖLLER en Amérique du Sud.

PETCH a conservé à cette espèce la position que BERKELEY et BROCKME lui ont assignée parmi le genre *Entoloma* malgré qu'il signale les spores « elliptiques, avec une pointe sublatérale ».

Plus tard, il est revenu sur ce champignon dans un article qu'il lui a spécialement consacré (1913) dans lequel il le décrit plus longuement, et compare ses sphères à celles que BERKELEY a caractérisées comme *Aegerita Duthiei*, venant sur termitières. Mais toutes les expériences entreprises dans le but d'établir une connexion entre l'agaric et les nids se sont jusqu'alors montrées vaines.

Pour PETCH deux hypothèses restent vraisemblables. L'une « identifie les *spheres* d'*Entoloma* aux mycotêtes de la meule des termites : elle repose sur l'idée qu'après une période de culture dans le nid des termites le champignon perd sa vigueur et demande un rajeunissement; dans ce but, les termites emportent les sphères à la surface, et les plantent dans des emplacements où elles donneront le sporophore; elles fourniront ainsi des spores, que les termites rapporteront au nid, comme « semence » pour une nouvelle récolte de mycotêtes ». L'autre hypothèse, à laquelle M. T. PETCH s'arrête, « c'est que ce champignon pousse normalement sur le sol nu, et que, par conséquent, il trouve dans l'emplacement des nids démolis des termites des habitats qui lui conviennent ». Nous verrons plus loin qu'il y a place pour une troisième hypothèse, beaucoup plus vraisemblable.

Par la suite, DEMANGE recueillit ce même champignon en abondance au Tonkin — à Hanoï et à La Pho — « où il croît toujours au voisinage des lieux où les fourmis blanches ont élu domicile ». Il l'envoya à N. PATOUILLARD qui décrit à son tour (1913) la structure des sphères, notamment le « revêtement bulleux » constitué de « vésicules ayant l'apparence de conidies, mais ne semblant pas destinées à la propagation du champignon ». PATOUILLARD compare la couche des sphères aux « gazons mycotiques » qui tapissent les galeries à *Ambrosia* de divers insectes xylophages, « dont les articles conidiomorphes et séparables paraissent

également dépourvus de la faculté de germer ». Observant que les spores de cette espèce, quoique « blanc sale tirant sur le rougeâtre », « ne sont nullement anguleuses, mais ovoïdes, lisses », il n'hésite pas à la retirer des Rhodogoniosporés et à l'inclure dans le genre *Mycena* auquel il se rattache, selon lui, par « son port général, comme le mode de développement du chapeau ».

En Afrique, l'*Entoloma microcarpum* semble avoir été trouvé pour la première fois par BEQUAERT, si j'en juge par la description qu'il donne d'un petit Agaric « qu'il ne lui a pas été possible d'identifier et qui diffère, en tout cas, notablement de la description du *Volvaria eurhiza* B. et Br. trouvé dans les termitières de Ceylan (1913) ». Les conditions dans lesquelles l'auteur belge l'a observé méritent d'être relatées. Sur le monticule, à la surface d'un nid, s'étendant profondément dans la terre argileuse, BEQUAERT observa un petit nombre de dépressions amenant à de larges ouvertures cratériformes, de 3-5 centimètres de diamètre. Le 9 décembre, il trouva « toute la surface de l'élévation argileuse tumuliforme recouverte d'une couche de mycélium granuleux, de même nature que celui des éponges mycéliennes des termitières, mais plus grossier et moins pur; de cette couche épaisse de 1 à 1,5 centimètre sortaient de nombreux chapeaux pédicellés d'une petite Agaricinée. De pareilles cultures s'observaient aussi sur la paroi verticale des cheminées, au voisinage du cratère. Dans la couche mycélienne vivaient de nombreux coléoptères et des larves de diptères. Le 12 décembre les chapeaux avaient à peu près complètement disparu et toute la surface du nid était couverte d'un réseau très serré de fins filaments mycéliens blancs ».

BEQUAERT attribuait le nid au *Termes agricola* Sj., désignation générique inexacte, cette espèce se rattachant aux *Cubitermes* qui ne sont pas « Champignonnistes » contrairement aux affirmations de plusieurs observateurs, notamment de BEQUAERT. Ces derniers ont interprété les meules rencontrées dans les nids des *Cubitermes* (*Schereri* v. Rosen, *pallidiceps* Sj., *sankurnensis* Wasm.) comme appartenant à ces espèces, alors qu'elles sont celles de termites commensaux, *Microtermes* généralement. Du moins est-ce là l'opinion de M. P. GRASSÉ, comme celle de A. M. BOTTOMLEY et Cl. FULLER, d'Afrique du Sud, qui, en 1921, ont consacré à l'*Entoloma microcarpum* quelques pages.

Pour ces deux derniers auteurs, le petit Agaric observé par BEQUAERT se rapporte à un nid de *Termes latericius*; « en examinant le sol à une faible profondeur au-dessous des Agarics, il a trouvé un *Trinervitermes*, qui avait simplement creusé des galeries dans l'argile rejetée par les *Termes*, et qui n'avait aucun rapport avec le champignon, à moins, peut-être, qu'il ne s'en nourrit ».

BOTTOMLEY et FULLER n'ont jamais observé en Afrique du Sud de grand Agaric lié nettement aux nids des termites du groupe des *Macrotermitinae*, les seuls, parmi les fourmis blanches, qui cultivent les champignons. Cependant, ces deux auteurs ont fait quelques observations concernant un petit Agaric qu'ils croient pouvoir identifier à l'*Entoloma microcarpum*. Tout d'abord, Cl. FULLER a trouvé « les restes d'une couche de très petits Agarics recouvrant un nid de *Termes vulgaris* Hav., au Natal ». Plus tard, deux correspondants du département de l'Agriculture ont observé que des fourmis blanches avaient apporté et placé sur les planchers de leur maison une substance ressemblant à de la terre « d'où, bientôt, s'élevèrent de petits champignons ». Le termite était l'*Odontotermes transvaalensis* Sjost., le cham-

pignon l'*Entoloma microcarpum*. Enfin, Cl. FULLER observa d'autre part, à Klerksdorp (Transvaal), un dallage que l'*Odontotermes badius* Hav. recouvrait de meules à champignons, « plus ou moins finement triturées, provenant de son nid situé sous les pierres. Ces débris de meules étaient apportés à travers de très petites ouvertures, et répandues uniformément sur toute la surface, de façon à former un revêtement sous lequel s'agitaient de nombreux ouvriers et soldats. Au bout de quelques heures, d'assez longues *spheres* blanches de 2 millimètres de diamètre, aplaties à la base, légèrement pointues au sommet, s'étaient développées à la surface supérieure du tapis. On a enveloppé dans du papier une petite quantité de ce matériel; en ouvrant le papier trente-six heures plus tard, on a constaté que certaines de ces mycotètes s'étaient développées en petits Agarics blancs ».

Peu après, les mêmes auteurs découvrirent à Prétoria une poussée du même champignon, dans des conditions analogues. « Comme précédemment, il est apparu après une période pluvieuse; il s'est développé à partir des sphères présentes dans la meule de champignon triturée que des termites avaient apportée à la surface et étalée en plaques sur le sol. » Deux photographies donnent une idée de la constitution, de l'étendue du gazon mycotique, et de la densité des champignons apparus.

Enfin, nous trouvons deux récentes indications concernant ce champignon parmi les travaux de BEELI sur les champignons africains. Le premier (1932) est une très courte note sur un *Mycena termitum*, espèce nouvelle, décrite par cet auteur d'après des notes de J. GUESQUIÈRE et des échantillons recueillis à Komi (Sankuru) dans le Congo Belge. Il ne peut faire de doute qu'il s'agit encore ici de l'*Entoloma microcarpum*. L'auteur donne quelques brèves indications sur la structure des petits « sclérotés », « constitués par un amas de cellules globuleuses qui émettent de nombreux bourgeonnements terminés par des sortes d'oidies », d'autre part vaguement dessinées. Il ajoute : « le carpophore prend naissance sur des boulettes mycéliennes, évacuées par des Termites, dans les premières heures de la matinée ou de la soirée. Il met environ 48 heures pour s'épanouir. Lorsqu'il est à complète maturité il est visité par une mouche de la famille des Muscides, décrite sous le nom de *Tricyclea resurgens* par le Dr. Ville-neuve de Janti ».

BEELI retrouve tout récemment (1938) son *Mycena termitum* dans un lot de Basidiomycètes recueillis par F. C. DEIGHTON en Sierra Leone, et dont l'étude lui a été confiée. Il ajoute, d'après le collecteur : « Sur les termitières, à Njala, comestible et considéré comme un des meilleurs champignons, mai 1935 ». Les noms vernaculaires transcrits peuvent être traduits par les expressions : *house fly fungus*, *cleaned rain grain fungus*, dont le sens confirme cette identification.

Les indications bibliographiques sont donc à ce jour nettement favorables à l'hypothèse d'une connexion directe entre les sphères de l'*Entoloma microcarpum* et les termites du groupe *Termes* (*vulgaris*, *transvaalensis*, *badius*), contrairement au sentiment exprimé précédemment par PETCH.

La récolte, au cours de mon voyage en Haute-Guinée, de ce champignon à tous les états, celle qu'en a faite d'autre part au Cameroun M. H. JACQUES-FÉLIX, nous ont permis d'étudier en détail cette espèce remarquable, dont nous avons suivi micrographiquement toutes les étapes du développement.

ÉTUDE DESCRIPTIVE

CARACTÈRES PHYSIONOMIQUES ET STATIONNELS

Forme normale épigée (Pl. IX, fig. E, 12).

Le PÉRIDIUM, toujours petit, n'excède pas 10 à 17 millimètres de diamètre en général, très rarement plus; d'abord campanulé pointu, il s'étale ensuite en gardant un *large umbo obtus*; toujours plus ou moins irrégulier, difforme, à marge *non enroulée* (sauf au début), à peine incurvée, puis droite, *lobulée, crénelée*, même lacérée, puis en outre *fendillée, déchirée*, il se montre irrégulièrement sillonné sur les bords et jusqu'à la moitié du rayon, même scrobiculé subtilement, glabre, lisse, blanc sale ou crème, d'abord plus foncé (gris clair), plus coloré au sommet d'un *gris clair* à peine ocracé.

Le STIPE est grêle, de 2 à 3 et jusqu'à 5 centimètres de hauteur, cylindrique, de 1,5 à 2 millimètres d'épaisseur, raide, droit, *plein*, glabre et lisse, non strié, *fibreux* mais à éléments étroits, quelquefois tordu, blanchâtre ou crème *grisâtre*, toujours plus clair que le chapeau (crème ocracé dans l'alcool); sa base est fortement renflée en un *bulbe* irrégulier, de 2 à 3 millimètres de diamètre, soudé partiellement aux primordiums et aux granulations argileuses voisines.

Les LAMELLES moyennement serrées (48-60), plutôt *épaisses*, larges de 1 à 2 millimètres, subtrigones amincies aux extrémités (surtout vers l'angle postérieur), à marge irrégulièrement, largement et peu profondément *échancrée*, non veinées, privées de lamellules, *se clivent longitudinalement* à l'étirement, selon le plan médian en général.

La CHAIR blanche, fibreuse, tenace, même très résistante à l'étirement dans le stipe, est *inodore* et de goût *agréable* quoique tardivement *un peu amer*.

HABITAT : le champignon forme de larges touffes atteignant plusieurs décimètres carrés; il croît *sur un gâteau mycotique* épais de 1 à 2 centimètres, constitué par des mycotètes et primordia granuliformes, irrégulièrement globuleux, de 0,5 à 2 millimètres de diamètre environ, soudés lâchement et cimentés par des filaments mycéliens mêlés de micelles d'argile, déposées par les termites (*Bellicositermes natalensis*).

Espèce consommée par les indigènes et considérée comme l'un des meilleurs champignons.

Échantillons examinés : Cameroun, leg. Jacques-Félix, N° 4381.

Forme semi-hypogée (*elongatus* nob.) (Pl. IX, fig. E, 13).

Dans cette forme, spécifiquement inséparable de la précédente, le gâteau mycotique reste enfoui à une profondeur variable pouvant atteindre 5 ou 6 centimètres, par suite de raisons toutes fortuites : terrain plat, non lavé par les eaux, ou bien parce que les termites se sont contentés d'expulser les mycotètes sous la surface du sol. Nous avons pu constater que malgré le voisinage de la termitière souterraine, le gâteau mycotique, extérieur à elle, n'offrait aucune connexion avec des meules proprement dites.

Les échantillons que nous avons recueillis dans ces conditions, en Guinée, offrent quelques particularités morphologiques très apparentes à côté des caractères de structure et d'hyménium normaux, identiques à ceux de la forme du Cameroun :

- 1° les stipes sont nettement *plus longs*, atteignant jusqu'à 8 centimètres de hauteur;
- 2° ils sont *souvent soudés* longitudinalement, par 2, 3, 4, sur une partie de leur parcours;
- 3° les mycotêtes sont un peu *plus grosses* : 0,6 à 1,2 mm. contre 0,4 à 0,8 mm.;
- 4° le péridium, au lieu d'être campanulé comme dans la forme normale épigée, montre un *mucron aigu*, proéminent, régulier et constant, glabre et plus pâle que le reste de la cuticule.

Ce dernier caractère démontre la valeur de notre hypothèse relative à la nature et à la signification du mamelon perforateur des Agarics termitophiles, lié au trajet souterrain du carpophore qu'il précède. Il reste sous la seule dépendance d'une excitation extérieure : c'est la résistance du terrain qui provoque sa formation. Il est un organe fonctionnel d'origine stationnelle, et non pas variétal.

Réactions oxydasiques : vives avec le gaïac et le gaïacol, très vives avec le pyramidon.

Échantillons examinés : Haute-Guinée, forêt primitive, région de Macenta, leg. R. Heim, N° D. 18, avril 1939.

NOMS VERNACULAIRES : amagin (boum), mbom (baya), holapelé (guerzé), dourifaigui (toma).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. — Ceylan, Indes, Indo-Chine, Afrique du Sud, Congo belge, Congo français, Cameroun, Sierra Leone, Haute-Guinée. Probablement toute la zone inter-tropicale et subtropicale africaine occidentale et asiatique orientale. Très probablement absent à Madagascar, aux Comores et aux Seychelles.

HYMÉNIUM

Les SPORES sont obovoïdes, un peu cylindracées, de $5,6-6,9 \times 3,7-4,8 \mu$ (de même longueur, mais un peu plus étroites dans les échantillons épigés du Cameroun où les plus grandes fréquences sont de $6-6,2 \times 3,7-4,2 \mu$ contre $6-6,7 \times 4,2-4,7 \mu$ pour les exemplaires guinéens), à appendice hilare court, tronqué (fig. 16). Elles sont crème incarnat vues en masse, presque hyalines ou légèrement rosées, sans globule et non amyloïdes vues au microscope.

Les BASIDES, tétraspores, claviformes-renflées, naissent « en candelabres » sur les hyphes du sous-hyménium, et mesurent $21-30 \times 7,5-9,5 \mu$.

L'existence de CYSTIDES, faciales et marginales, mérite quelques remarques. On peut pratiquer plusieurs dizaines de coupes à travers l'hyménium dans des échantillons différents sans en rencontrer une seule. On pourrait donc certifier que l'espèce est acystidiée. Cependant, des coupes multiples finissent par mettre en évidence quelques cystides dispersées ou isolées, parfois groupées sur l'arête, globuleuses, ovoïdes, piriformes, losangiques ou sphériques-pédonculées, de 20-48

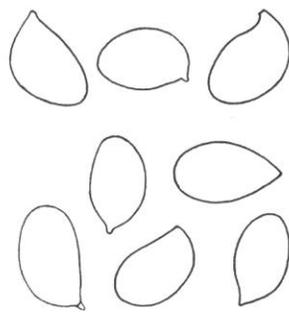


Fig. 16. — *Termitomyces microcarpus* (Berk. et Br.) : Spores (en haut, trois spores provenant d'échantillons du Cameroun, leg. Jacques-Félix, N° 4.381; les autres des environs de Macenta, Guinée, leg. R. Heim, N° D. 18) (gross. : 2.000).

× 11-28 μ , un peu ou à peine émergentes, à membrane égale mais assez épaisse (1-1,3 μ) et réfringente¹. Ces cystides sont presque toujours à profil entier. Rarement (deux fois nous avons observé cette particularité), elles offrent une ou deux bosses sommitales.

On peut rencontrer également des terminaisons lactifères variqueuses, à membrane bien visible, assez épaisse, en continuité avec des hyphes oléifères, venant saillir hors du niveau supérieur des basides, et non cloisonnées; elles mesurent dans leur partie supérieure, étroite, 5-8 μ de large.

La TRAME des lamelles comporte un médiostate régulier constitué de quelques grosses hyphes cylindracées, ou longuement allantoides, de 8-13 μ et jusqu'à 18 μ de large (12-15 le plus souvent), parallèles, mêlées d'hyphes peu fréquemment cloisonnées dans la partie

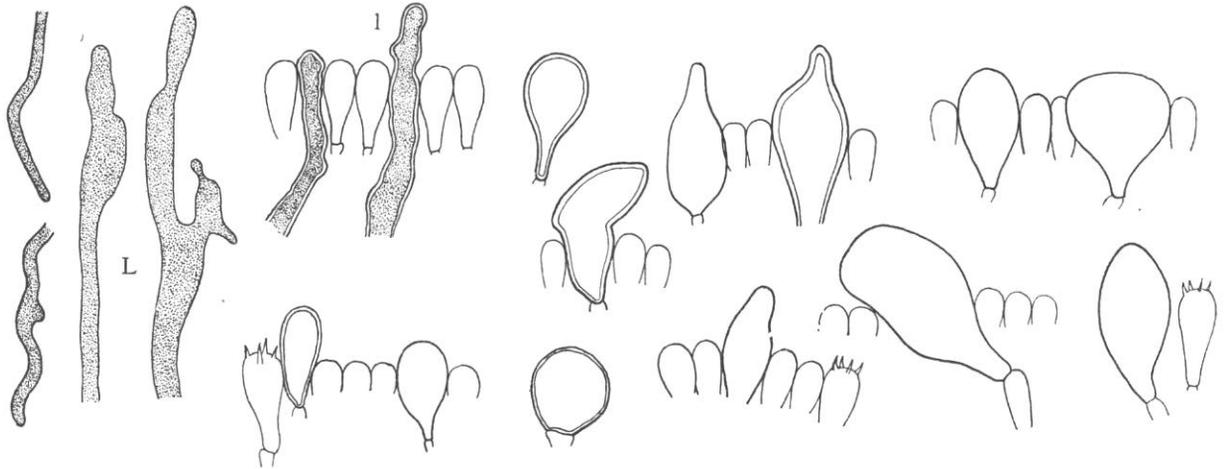


Fig. 17. — *Termitomyces microcarpus* (Berk. et Br.) : L, hyphes vasiformes de la trame des lamelles; 1, terminaison lactifère cystidiforme saillant hors de l'hyménium; ailleurs, cystides faciales et marginales, et portions d'hyménium fertile avec basides tétraspores (× 500) (échant. N° 4.381, Cameroun, leg. Jacques-Félix).

voisine de l'arête, parfois à cellules très longues, même oléifères cylindracées, çà et là renflées, absorbant vivement les bleus acides. Ces éléments se raccourcissent et se séparent dans la partie voisine de l'hypophylle auquel ils se mêlent.

Le SOUS-HYMÉNIUM, finement rameux-branchu, se prolonge peu distinctement dans une couche hyménopodiale filamenteuse non véritablement différenciée, à éléments de 3-4,5 μ de large, assez fortement chromophiles. Cette strate sous-hyméniale reste emmêlée, de direction générale plutôt parallèle au plan de symétrie de la lamelle, en tout cas non pas divergente comme l'hyménopode du *Termitomyces striatus*.

La lame se clive aisément par étirement, selon un plan médian, sans que l'hyménopode participe à ce mécanisme. La nature du médiostate suffit à expliquer cette particularité due au petit nombre, à l'indépendance, au parallélisme des longs éléments formant la partie médiane des lamelles.

1. Ce caractère éminemment rare des vraies cystides, cependant parfaitement différenciées fait penser à d'autres cas analogues : celui des *Melanoleuca*, par exemple, genre caractérisé notamment par l'existence de cystides acuminées et encapuchonnées de fins cristaux d'oxalate de calcium, mais qui, dans certaines espèces, peuvent être abondantes ou au contraire extrêmement rares, même indécélables (*Mel. vulgaris, evenosa*) (R. HEIM et L. REMY); on trouve des exemples analogues chez les Mycènes (*M. alcalina, haematopus*) (R. KÜHNER).

STRUCTURE DES MYCOTÊTES (Pl. XII, fig. 1; fig. 18)

Les mycotêtes, irrégulièrement globuleuses, groupées et englobées dans la masse du gâteau mycotique, sont bien visiblement différenciées, quoique encore très petites (0,3-0,6 mm.), puis grossissent pour présenter bientôt une différenciation organique totale. Leur structure rappelle celle des mycotêtes d'*Aegerita*, c'est-à-dire de *Termitomyces* croissant sur meules, mais leur agencement est bien moins ordonné.

Dans le lacis plectenchymatique lâchement intriqué, que tracent les cellules formant la jeune mycotête qu'ont transportée les termites, on peut deviner une direction radiale des files cellulaires dans la partie extérieure de ce primordium. Les hyphes, à éléments cylindracés ou longuement allantoides, de 5-9 μ de large, emmêlés dans la zone profonde, se segmentent de plus en plus et s'orientent vers l'extérieur. Des files de cellules plus courtes et bien différenciées apparaissent. Elles mesurent 25 à 55 μ sur 10 à 18 μ sur les derniers éléments, ovoïdes et volumineux, qui pourront même atteindre 70 \times 35 μ . Ces cellules larges, qu'on trouve aussi dans la partie profonde de ces primordia, sont donc homologues aux sphérocyistes des *Aegerita*.

Des anastomoses fréquentes apparaissent entre les files cellulaires. Nombreuses sont les hyphes connectives, étroites (3-4 μ) qui circulent entre elles, et qui souvent en dérivent visiblement. Elles sont parfaitement cylindriques ou parfois ramifiées-ampullacées et variqueuses. Une partie de ces hyphes connectives franchit la limite tracée par les derniers éléments ovoïdes et volumineux qui closent les terminaisons celluleuses des files radiales. Mais ces longs filaments extérieurs, constituant le mycélium du gâteau mycotique, unissant les primordia qui tapissent celui-ci, ne sont qu'en partie d'origine profonde. Certains parmi eux sont issus directement des cellules terminales des files cloisonnées radiales : ce dernier élément peut s'effiler en son sommet, s'allonger en une sorte de filament germinatif étroit et cylindrique (3,2-4-5 μ) qui produit l'hyphes mycélienne externe, rampante (fig. 18).

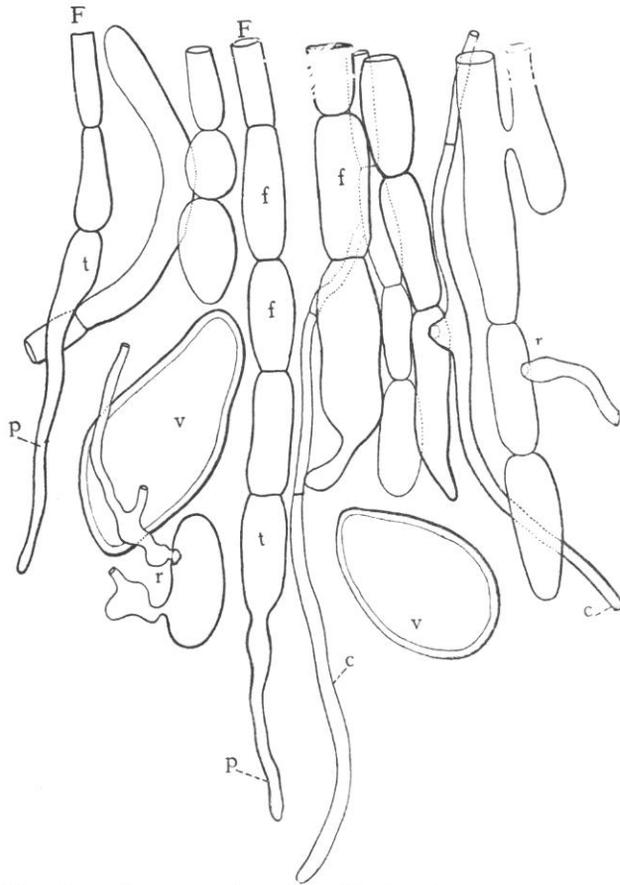


Fig. 18. — Structure des primordia du *Termitomyces microcarpus* : F, parties terminales des files cellulaires formées de cellules fondamentales cylindracées *f* et ovoïdes-volumineuses *v*. *c*, hyphes connectives d'origine profonde. *p*, hyphes grêles provenant de l'étirement des cellules fondamentales terminales et superficielles *t*. En *r*, hyphes connectives émanant d'hyphes fondamentales (gross. : 500) (éch. Cameroun, N° 4.381).

On retrouve sur le jeune carpophore sortant de sa coque primordiale volvoïde des amas de cellules, ressemblant à des sphérocytes, assimilables également à des éléments cystidi-formes, ovoïdes ou piriformes, qui mesurent $30-50 \times 18-24 \mu$, et qui constituent des reliques du voile général. Rares sont ces éléments qui sont entraînés à la surface du piléus, où ils s'évanouissent.

DÉVELOPPEMENT (Pl. XI, XII)

Le développement du *microcarpus* est bien caractérisé par une différenciation très précoce, et complète, à l'intérieur même de la coque primordiale, et par l'éruption brusque du carpophore hors de celle-ci.

Il est très difficile de saisir les premiers indices de la formation de l'hyménium : entre la structure primordiale de la mycotète, telle que nous venons de la décrire, et l'état parfait que réalise déjà un jeune carpophore dont le diamètre est de l'ordre d'un millimètre, les étapes tracées par l'ontogénie sont presque instantanées.

La photographie 2, Pl. XI et la figure 19 montrent une coupe longitudinale dans un jeune carpophore de 1,7 millimètre de diamètre. Les profils de la chambre hyménienne C,

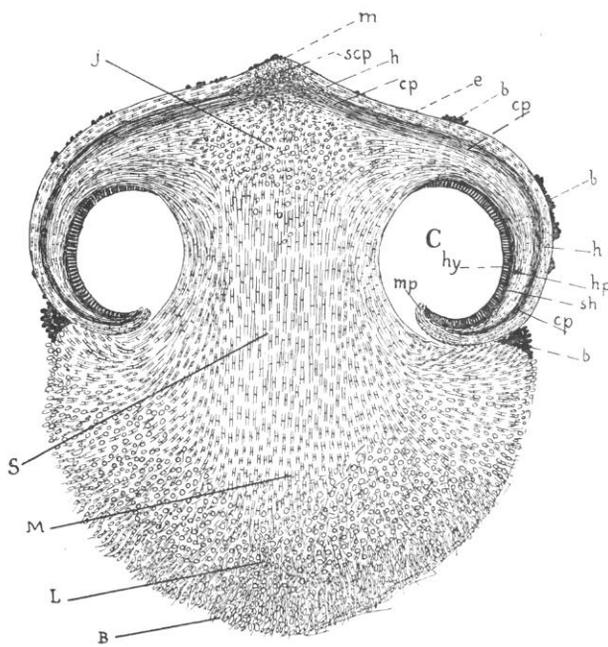


Fig. 19. — Coupe longitudinale médiane dans un primordium de 1,7 mm. de diamètre (schématisée) montrant, à l'intérieur du globe piléique la différenciation déjà totale des organes et des éléments du péridium, du stipe et de l'hyménium. *m*, mamelon; *e*, strate épicuticulaire très mince; *h*, cuticule; *cp*, couche chromophile hypodermique; *scp*, partie à éléments emmêlés formant l'assise chromophile du mamelon; *b*, éléments cystidiformes et sphérocytes piléiques provenant du voile général; *hp*, hypophylle; *hy*, hyménium; *mp*, marge piléique; *S*, stipe; *j*, portion de la chair piléique formant passage à celle du sommet du stipe; *M L*, partie de la mycotète ayant conservé sa structure (Cameroun, N° 4.381) (Gross. : 45) (voir la microphotographie fig. 2, Pl. XI, dont la présente fig. 19 est la reproduction schématisée).

subcirculaires, de 500 μ de diamètre, sont séparés par toute la hauteur du stipe, épais au minimum de 600 μ . Le péridium est déjà bien constitué, mais, vu de l'extérieur, il semble soudé à la masse basale dont la structure est celle de la mycotète. Le revêtement général du dôme piléique, limité au sillon circulaire médian, offre quelques amas relictuels discontinus de gros éléments cystidiformes, non ou brièvement pédonculés, atteignant $50 \times 25 \mu$, ou globuleux, provenant de la couche générale initiale. La cuticule propre comprend une première couche filamenteuse-couchée *h*, de 40-60 μ de profondeur, formée d'hyphe assez grêles, de 5-8 μ de large, orientées radialement, un peu emmêlées au sommet. Cette strate repose sur une zone hypodermique plus chromophile à éléments filamenteux plus serrés *cp* s'étendant sur une profondeur de 60 à 80 μ . Ces deux couches, hypodermique et surtout cuticulaire, se terminent à l'intérieur de la cavité lamellaire, où elles forment la marge piléique profondément et fortement enroulée (*mp*).

La chair comporte une zone un peu emmêlée au sommet du stipe, où les éléments de 3,5 à 5 μ de diamètre dominant. S'y terminent les hyphes cylindriques, parallèles, de 6 μ de large en moyenne, qui constituent le stipe primordial s'enfonçant en coin dans la partie basale semiglobuleuse, survivance inférieure de la mycotète dont la structure assez emmêlée à nombreux gros éléments sphérocystiques et ovoïdes se retrouve dans toute la partie inférieure et latérale.

L'examen de primordia beaucoup plus petits nous apporte encore le même schème de différenciation. Les photographies 3 et 4 de la planche XI nous offrent des coupes longitudinales médianes sur des primordia de 500 et 450 μ de diamètre. La seule différence avec les coupes des figures 1 et 2 concernent la longueur du stipe naissant qui a subi ici une forte élongation précoce, la différenciation péridiale et hyméniale se produisant par ailleurs pareillement, mais alors au sommet de la colonne piléique et non plus celle-ci à l'intérieur du globe piléique. En outre, le revêtement cuticulaire engaine la zone du sillon médian et se montre lui-même recouvert comme le haut du stipe par une formation corticale nettement plus différenciée que dans le cas de la forme normale. Si l'on compare, par exemple, les microphotographies correspondant à des primordia de la forme normale (J.-F., N° 4381) (fig. 1, 2, 5 et 6) à celles qui s'appliquent à la forme *elongatus* (R. Heim, N° D. 18) (fig. 3 et 4), on en saisit la différence : dans les premières le stipe s'est différencié à l'intérieur même du globe piléique, les lamelles restent en partie enfermées dans le rebord de la volve primordiale, la cavité hyménienne C occupe une place relativement considérable et, par suite, la chair comprise entre les lames et la cuticule, soit : hypophylle + chair propre, est relativement mince. Par contre, dans la forme *elongatus*, le développement du stipe s'est montré plus rapide par suite de l'excitation géotropique; il s'est individualisé hors du péridium naissant, et non pas uniquement à son intérieur; la chair piléique est ici plus épaisse; les feuillets se placent dans une cavité moins ample; enfin, l'hyménium n'est pas enserré en partie dans le rebord volviforme de la mycotète, mais à l'intérieur d'un tégument *g* probablement arraché par l'élongation du stipe à la partie corticale de la base primordiale. Autrement dit, cette membrane *g*, adnée au revêtement cuticulaire infrapiléique, peut être considérée comme homologue à un voile général, dont cette partie offrirait ici la localisation d'un voile marginal.

Nous n'avons pu trouver, dans les nombreuses coupes que nous avons faites, sur de multiples primordia de tout âge, d'état suffisamment jeune qui nous montre indubitablement que l'origine du champignon est bien interne. Mais il ne fait de doute qu'il en soit bien ainsi. Parmi les coupes des figures de la planche XI, la microphotographie N° 6, notamment, met en évidence l'origine angiocarpique de l'hyménium. Elle correspond à un primordium de 950 μ de diamètre. On y voit la partie intérieure de la calotte piléique entièrement enchâssée dans une cavité hyménienne que ferme encore hermétiquement le rebord ascendant de la volve basale nettement en continuité avec le cortex piléique; on ne saurait donc supposer que ce rebord se soit soudé secondairement à la cuticule de la partie moyenne du piléus. La figure 5, demi-coupe longitudinale dans un primordium de 650 μ de diamètre, nous livre la même preuve; ici, on voit apparaître nettement une formation corticale *g*, coincée entre la volve primordiale et la marge piléique *enroulée dans la cavité hyménienne C*.

Les coupes tangentielles figurées planche XII représentent des états encore plus jeunes, 400 et 600 μ de diamètre. On y voit nettement, sous le revêtement en palissade, la zone chromophile assimilable à celle que nous avons caractérisée chez *Term. striatus* comme un hypoderme au sens de FAYOD¹.

Ainsi, l'ensemble des documents microphotographiques joints à ce travail, qui nous évitent de développer ici les explications descriptives, suffit à établir que le *Mycena microcarpum*, malgré les lacunes concernant la connaissance des tout premiers stades du développement hyménial, est bien angiocarpe et non pas pseudoangiocarpe.

Les déductions précédentes ont d'autant plus d'importance que la détermination générique précise du champignon en dépend dans une certaine mesure. Son mode de développement apparent pourrait en effet inciter à admettre la désignation générique proposée par PATOUILLARD : la silhouette du jeune carpophore rappelle de très près celle que KÜHNER a décrite et figurée chez les primordia de plusieurs Mycènes². Dans les *Mycena* de la section des *Basipedes*, le stipe, d'après cet auteur (1938, p. 88), s'allonge plus tardivement que dans les autres espèces, « de sorte que le chapeau le cache complètement pendant fort longtemps ». Ainsi, le développement du stipe, du chapeau et des lamelles sont synchrones dans un primordium hémisphérique que traverse l'axe du pied. Les figures relatives aux jeunes états des *Mycena tenerrima* Berk. (Kühner, 1926, p. 83, fig. 19-20; 1938, fig. 39), *codoniceps* Cooke (1926, p. 86, fig. 21), *bulbosa* Cejp (1938, fig. 37) sont presque superposables à celles du jeune *microcarpum*.

Cependant, l'étude embryogénique des *Mycena* a fait l'objet d'interprétations différentes selon les auteurs : DOUGLAS, KAVINA, KÜHNER. D'après DOUGLAS³, *Mycena subcalcina* est gymnocarpe, comme le sont, d'après KÜHNER, *M. pterigena* et *sanguinolenta* (1927), *bulbosa*, *capillaris*, *mauretanica*, *Quercus-Ilicis*, *tenerrima* (1938). Par contre, KAVINA⁴ estime que les

1. Dans notre premier travail (1940), dans la légende de la planche II et p. 46 et 58, à propos de l'anatomie du *Term. striatus*, nous avons écrit *couche hypodermique* (h) au lieu de couche cuticulaire proprement dite, ou derme, ou revêtement, ou zone corticale piléique (en l'occurrence palissadodermique), termes adoptés par ailleurs dans ce premier Mémoire (p. 44-45, et légende Pl. IX) suffisant à préciser que cette couche h du primordium constitue la future cuticule piléique du carpophore épigé, surmonté alors d'un épicutis très mince et esquissé dans la partie périphérique, nul vers le sommet. Le terme de *couche hypodermique* peut s'appliquer en fait à l'assise chromophile (*csh*, *cp*) ou couche chromophile piléique sur laquelle s'appuie la cuticule propre que recouvre la cuticule primordiale de Fayod, ou b'ématogène, ou voile général. Cette couche hypodermique, ou zone profonde du derme, précisée également dans notre Mémoire, est en somme la *couche piléogène* de FAYOD, mais séparée du revêtement général (double : *vg*) par l'épaisseur d'une cuticule se montrant palissadique au centre, couchée à la périphérie du chapeau. On retrouve cette couche nettement dans les coupes de primordia du *microcarpum* (voir notamment ici Pl. X, fig. 2; Pl. XI, fig. 3, 4, 5). Elle peut aussi, avec KÜHNER, caractériser la zone périphérique supérieure de la chair piléique lorsque celle-ci est anatomiquement différenciée (FAYOD rattache cette même strate, sous le même nom, aux formations cuticulaires). Ajoutons que le *disjunctive* ou *separating layer* d'Atkinson s'applique à la cuticule proprement dite, ce qui évite l'emploi, prêtant encore à confusion, du terme *cuticule* auquel FAYOD, par exemple, a appliqué trois qualificatifs — primordiale, propre, proprement dite — qui caractérisent respectivement le blématogène, l'ensemble du revêtement non primordial plus ou moins séparable, et la couche intermédiaire (— la plus épaisse —) de celui-ci.

En somme, on pourrait appliquer indifféremment le mot *hypoderme* soit à la couche palissadique h, là où elle est encore couchée et recouverte d'un épicutis (vers la marge), soit à l'assise chromophile profonde *csh* ou *cp*. Cet exemple illustre l'état quelque peu confus du vocabulaire histologique que les mycologues auraient intérêt à codifier avec précision.

2. R. KÜHNER. Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés. *Thèse doct. ès sciences*, Paris, 1926.

R. KÜHNER. Le genre *Mycena* (Fries). *Encycl. mycol.*, Paris, Lechevalier éd., 1938.

3. G. E. DOUGLAS. The development of some exogeneous species of agarics (*Amer. Journ. Bot.*, t. V, p. 36-54, 1918).

4. K. KAVINA. Príspevek k ontogenii plodnice r. *Mycena* (Contribution à l'ontogénie du carposome du genre *Mycena*) (*Preslia*, t. VI, p. 20-24, Prague, 1928).

Mycènes qu'il a étudiés sont bien du type hémiangiocarpe : « l'hyménium se forme toujours dans l'intérieur du carposome ». Le mycologue tchèque admet même, chez plusieurs espèces, qu'un voile partiel se développe, restant sous forme de cortine sur le pied et au bord du chapeau.

KÜHNER considère que les conclusions de KAVINA sont sujettes à de sérieuses réserves, celui-ci s'étant adressé à des individus trop âgés « qui ne pouvaient par conséquent lui permettre d'étudier le mode de formation des feuillettes et *a fortiori* l'origine de l'hyménophore ». Il conclut qu'il convient « de considérer les Mycènes comme gymnocarpes, ou tout au plus pseudo-angiocarpes dans certains cas ».

Si l'on admet la conclusion de KÜHNER, on doit en déduire que malgré les apparences notre *microcarpum* diffère des Mycènes *Basipedes* par le mode de formation de l'hyménium. Par ailleurs, la chambre lamellaire, chez les jeunes *Mycena* dont le stipe est encore inclus dans la sphère primordiale, est comblée en grande partie par les lamelles, tandis que dans le *microcarpum* ces dernières n'en occupent qu'une faible partie, principalement dans le type épigé. Enfin et surtout, la marge piléique est ici fortement enroulée, en général tout au début, constamment sur les carpophores encore très petits, et elle reste réfléchie chez l'adulte : cette disposition est contraire aux caractères classiques des Mycènes.

La similitude entre les deux types de développement — *Mycena* d'une part, *microcarpus* de l'autre, — porte non seulement sur la différenciation interne du stipe, mais aussi sur la présence d'une base volviforme longtemps persistante. KAVINA insiste sur ce caractère comme sur la présence, à la base du stipe, sur le pied et au bord du chapeau, de débris d'un voile partiel, qui peut devenir glutineux (*Mycena rorida, vulgaris, epipterigia*) ou rester cortiniforme (*aurantio marginata, laevigata, zephira*). Cependant, ces reliques de voile, parfois d'ailleurs inexistantes (*galopus, pura, rosella*), sont toujours d'aspect aranéux et de constitution filamenteuse. Si bien que, ici encore, ce sont les apparences seules qui sembleraient favorables à un rapprochement entre le *microcarpus* et les Mycènes.

Pour conclure, il paraît non douteux que le *microcarpus* soit typiquement hémiangiocarpe, c'est-à-dire du type angiocarpe agaricoïde, comme le sont les *Termitomyces* termitophiles stricts, et non pas gymnocarpe comme paraissent bien l'être tous les *Mycena*, selon DOUGLAS et KÜHNER.

Cette discussion apporte en somme plus d'arguments contraires au rapprochement avec le genre *Mycena* que favorables. A ces derniers cependant il convient d'ajouter une particularité anatomique : le stipe, dont la chair est distincte de celle du chapeau, est, comme chez tous les *Termitomyces*, enchâssé dans la chair piléique dont il se sépare aisément en emportant une sorte de collarium sur lequel s'insère l'extrémité postérieure des lames. Cette disposition est exactement celle que l'on rencontre chez certains *Mycena* du groupe des *Basipedes*. C'est d'elle que KÜHNER dit « qu'elle a son importance, car elle contribue à agrandir le fossé qui sépare les *Basipedes* des autres *Mycena* » (1926, p. 83).

Ajoutons enfin que chez le *Mycena tenerrima*, KÜHNER a retrouvé des vésicules globuleuses, provenant d'un voile général, à membrane épaisse, qui font penser aux sphérocytes du blématogène du *microcarpus*. Mais le revêtement piléique des *Basipedes* est gélatineux et séparable, ce qui n'est pas le cas de notre Agaric tropical.

III

NOTES COMPLÉMENTAIRES SUR LES *TERMITOMYCES* :
TABLEAUX ET DIAGNOSESTABLEAU I — CLÉ DICHOTOMIQUE DES ESPÈCES ET VARIÉTÉS DE *TERMITOMYCES*

| | | | |
|---|---|--|--|
| 1 | { | Espèces majeures (diam. péridium > 4 cent.), strictement termitophiles (primordia cavernicoles; pseudorhize hypogée). Réaction de la chair positive ou négative au pyramidon..... 2 | |
| | | Espèce mineure (diam. péridium ≤ 2 cent.), entièrement épigée ou subépigée (primordia non cavernicoles). Réaction de la chair positive au pyramidon microcarpus (Berk. et Br.) Heim Indes. Ceylan. Indo-Chine. Insulinde. Toute l'Afrique intertropicale. Afrique du Sud. | |
| 2 | { | Péridium de couleur sombre (gris brun \pm fuligineux), à cuticule \pm visqueuse ridée. Pseudorhize noire au moins à la base munie d'un disque épais sclérifié. Mamelon pointu en continuité de profil avec le péridium..... 3 | |
| | | Péridium de couleur \pm mêlée d'ocre brun, à cuticule non visqueuse, granuleuse au moins à la base du mamelon. Pseudorhize blanche..... 6 | |
| 3 | { | Pas de débris de voile partiel sur le stipe..... 4 | |
| | | Un anneau membraneux, non entier, ni supère ni strié, souvent arachnoïde..... eurhizus (Berk.). Indes. Ceylan. Indo-Chine. Malaisie. | |
| 4 | { | Stipe creux. Lamelle jaune citrin..... citriophyllus Heim. Afrique tropicale occidentale. | |
| | | Stipe plein. Lamelles crème, crème rosé ou paille..... 5 | |
| 5 | { | Stipe blanc ou blanchâtre. Péridium de taille moyenne (diam. 15 cent.)..... cartilagineus (Berk.) Indes. Ceylan. Indo-Chine. Malaisie. Insulinde. Afrique tropicale (?) Amérique du Sud (?). | |
| | | Stipe partiellement fauve ou brun fuligineux. Péridium atteignant 15-20 centimètres de diamètre..... fuliginosus Heim. Afrique tropicale occidentale. | |
| 6 | { | Mamelon piléique pointu et variable, en continuité de profil avec le péridium et à peine plus foncé. Chair sensible ou non au pyramidon..... 7 | |
| | | Mamelon piléique brusquement individualisé, conique ou cylindrique, brun noir, ou formes de très grande taille. Voile membraneux toujours présent. Chair insensible au pyramidon..... 9 | |
| 7 | { | Pas d'anneau. Voile nul ou réduit à des débris cortiniformes ou des plaques sur le chapeau..... 8 | |
| | | Un anneau supère, tombant, strié..... striatus (Beeli) var. <i>annulatus</i> Heim Afrique tropicale occidentale. | |
| 8 | { | Stipe plein, lamelles crème rosé..... striatus (Beeli) Afrique tropicale équatoriale. | |
| | | Stipe creux, lamelles jaune citrin..... citriophyllus Heim Afrique tropicale occidentale. | |
| 9 | { | Un mamelon très net..... 10 | |
| | | Pas de mamelon ou mamelon mal individualisé. Formes de grande taille (diam. péridium de 10 à 25 cent.)..... 12 | |

- 10 { Mamelon conique, ridé. Anneau déchiré, cortiniforme. Espèce de taille moyenne (diam. péridium \geq 8 cent.).....**mammiformis** Heim.
 Afrique tropicale occidentale.
 Mamelon cylindrique. Formes de taille appréciable (diam. péridium de 8 à 25 cent.).....
- 11 { Forme de taille moyenne ou notable..... **Le Testui** (Pat.).
 Afrique tropicale et équatoriale.
 Forme de très grande taille (péridium \geq 20 cent.) *Felicis* Heim
 Cameroun.
- 12 { Écailles piléiques provenant du voile général. Chair non lactescente.....**Schimperi** (Pat.).
 Abyssinie. Afrique occidentale.
 Pas d'écailles piléiques. Chair lactescente..... *lactifluus* Heim.
 Afrique occidentale.

TABLEAU RÉSUMANT LES CARACTÈRES DES DIVERSES ES-
ET RAPPELANT LES PARENTÉS GÉNÉRIQUES RESPECTIVES AUXQUELLES

N. B. — Les flèches correspondent au sens progressif de l'adaptation

| PARENTÉ MORPHOLOGIQUE APPARENTE (basée surtout sur l'aspect des voiles) | ESPÈCES | SECTION | ANNEAU EN GÉNÉRAL |
|---|--|-------------------|---|
| <i>Mycena (Basipedes)</i> <i>Collybia (Baeospora)</i> . <i>Volvaria</i> . | microcarpus (Berk. et Br.) Heim.  | Praetermitomyces. | Forme exannulée. |
| <i>Collybiés</i> { <i>Mucidula</i> . <i>Baeospora</i> . <i>Schulzeria</i> . <i>Pluteus</i> . | cartilagineus (Berk.) Heim.  citriophyllus Heim. fuliginosus Heim.  | Eutermitomyces. | Formes exannulées. |
| <i>Lepiotella</i> . <i>Annularia</i> . <i>Volvaria</i> . | striatus (Beeli) Heim.  mammiformis Heim.  eurhizus (Berk.) Heim.  | | Forme généralement exannulée, rarement annulée. |
| <i>Cystoderma</i> . <i>Limacella</i> . | Le Testui (Pat.) Heim.  | | Formes annulées. |

II

PÈCES DE *Termitomyces* SOUS LE RAPPORT DES VOILES
 CES PARTICULARITÉS POURRAIENT APPAREMMENT CONDUIRE

à un développement plus endogène, et à celui de la différenciation des voiles.

| ASPECT DU CARPOPHORE ÉPIGÉ | VOILE GÉNÉRAL | VOILE MARGINAL (dépendance du voile général, surtout) | VOILE PARTIEL |
|--|---|---|---|
| Nu. | Non individualisé à l'origine, éléments sphérocoïdes fugaces. | Nul. | Nul. |
| Nu. | D'abord bien individualisé, non persistant. | Nul. | Nul. |
| Nu. | D'abord bien individualisé (?), non persistant. | Nul. | Nul. |
| Nu. | D'abord bien individualisé ; non persistant ou subsistant en rares petites écailles au centre du péridium. | Nul. | Nul. |
| Nu le plus souvent. | D'abord bien individualisé ; persistant sur la pseudorhize en bourrelets annulaires et souvent sur le péridium en écailles pustuleuses, rarement sur le stipe en débris cortiniformes. | Généralement nul, ou esquissé et alors lié aux débris cortiniformes. | Nul en général ; rarement pelliculaire en manchette supère et descendante (f. <i>annulatus</i>). |
| Toujours à anneau simple. | D'abord bien individualisé ; formant toujours un anneau déchiré, infère, cortiniforme ; pas d'écailles pustuleuses sur le péridium. | Lié à l'anneau infère. | Nul ou pelliculaire en manchette supère et descendante. |
| Toujours à anneau, simple ou double. | D'abord bien individualisé ; formant l'anneau inférieur et peut-être l'anneau supérieur non tombant. | Lié à l'anneau infère. | Probablement lié à l'anneau supère. |
| Toujours à anneau, généralement double. | D'abord bien individualisé ; non persistant sauf subtilement vers la marge piléique et peut-être en flocons sur le péridium. | Adné aux reliques marginales du voile général, associé au voile partiel pour for- mer la partie inférieure de l'anneau double. | Constant ou presque toujours présent (?), formant la manchette supère, tombante, membraneuse. |

TABLEAU III

RELATIONS DES *Termitomyces* AVEC QUELQUES GENRES COMPARABLES D'AGARICALES ^{1,2,3}

| GENRES | PRINCIPAUX CARACTÈRES COMMUNS | PRINCIPAUX CARACTÈRES CONTRADICTOIRES |
|---|---|---|
| Pluteus Fries | Chapeau et pied séparables, lamelles libres, sporée rose, cystides constantes à membrane réfringente, habitat lignatile. | Aucun indice de voile, trame des lamelles inversée, cuticule généralement hyméniforme, ou cystidiforme, spores subglobuleuses, jamais amyloïdes. |
| Volvaria Fries | chapeau et pied séparables, lamelles libres, sporée rose, spores analogues, voile général celluleux (persistant à la base du pied et en écailles sur le chapeau), cystides, espèces ± fimicoles-lignicoles. | toujours une volve, jamais d'anneau, trame des lamelles inversée, spores jamais amyloïdes ni pseudo-amyloïdes, stipe creux, à chair non tenace. |
| Annularia Schulzer | chapeau et pied séparables, lamelles libres, un anneau et pas de volve, sporée rose, cystides du même type, habitat parfois lignatile. | toujours un anneau, lamelles toujours libres, à trame probablement inversée, spores subglobuleuses. |
| Metraria Cooke et Massee | chapeau et pied séparables, voile général celluleux, un anneau, sporée rose. | une volve, cystides nulles. |
| Schinzinia Fayod | chapeau et pied séparables, lamelles adnexées, sporée rose, cystides. | aucun indice de voiles général et partiel, stipe creux, spores très petites, chair imputrescible. |
| Schulzeria Bresadola | chapeau et pied séparables, lamelles libres, spores de même forme, voile général celluleux. | voile général fugace, voile partiel nul, sporée blanche, cystides nulles. |
| Limacella Earle | anneau membraneux pendant ou cortini-forme, parfois l'un et l'autre, stipe généralement plein, lamelles libres ou adnées, parfois crème. | revêtement à hyphes longues, toujours glabre, lamelles à trame bilatérale, sporée blanche, spore subglobuleuse, cystides nulles, odeur de farine. |
| Lepiota Fries pr. p. | pied souvent séparable du chapeau, trame des lamelles régulière, voile partiel développé, anneau souvent double, sporée parfois crème ou rose. | revêtement piléique hyméniforme ou à longues cellules, stipe creux, cystides nulles. |
| Lepiotella Gilbert (<i>L. irrorata</i> Qué.) | anneau, souvent oblitéré, trame des lamelles régulière, sporée blanc crème, spore petite, cystides. | chapeau et pied non séparable, revêtement piléique hyméniforme. |

TABLEAU III (suite)

RELATIONS DES *Termitomyces* AVEC QUELQUES GENRES COMPARABLES D'AGARICALES

| GENRES | PRINCIPAUX CARACTÈRES COMMUNS | PRINCIPAUX CARACTÈRES CONTRADICTOIRES |
|---|---|--|
| Cystoderma Fayod pr. p. | voile général celluleux persistant, voile partiel annuliforme, revêtement granuleux-floconneux, spore petite, \pm amyloïde ou non | chapeau et pied confluents, pied creux, sporée blanche, cystides nulles. |
| Collybia Fries pr. p. | port, configuration sporale, marge piléique enroulée, chair du pied tenace, habitat souvent lignatile. | chapeau et pied confluents, voile général évanescent, pas de voile partiel, jamais d'anneau, cystides nulles en général. |
| Baeospora Singer | spores \pm amyloïdes ou pseudo-amyloïdes, parfois cystides, chapeau papillé. | chapeau et pied confluents, ni voile général ni voile partiel, spores très petites, hyphes bouclées, lamelles non très serrées. |
| Mucidula Patouillard | port, présence d'une pseudorhize, voile partiel, anneau variable, trame des lamelles régulière, cystides. | chapeau et pied plutôt confluents, revêtement piléique hyméniforme, sporée blanche, spores énormes, cystides volumineuses, lamelles non serrées, épaisses. |
| Mycena Fries (incl. <i>Mycenella</i> Lange) | souvent faux collarium de rupture, configuration sporale (en partie). | chapeau et pied généralement confluents, revêtement piléique couché ou hyméniforme, marge piléique toujours droite, sporée blanche. |

1. Ce tableau résume et complète la discussion qui a fait l'objet d'un chapitre dans notre premier Mémoire (p. 60-69).

2. Les « caractères contradictoires » s'appliquent, selon la forme résumée sous laquelle ils sont indiqués dans la 3^e colonne, aux particularités des genres cités, et non à celles des *Termitomyces*, qui, par définition, présentent les caractères contraires.

3. En tenant compte des indications taxonomiques apportées par la présente étude du *Term. microcarpus*, on peut modifier la diagnose du genre, telle que nous l'avons rédigée dans notre premier Mémoire (p. 69), par les deux légers correctifs suivants : page 69, ligne 20, après : épais, ajouter : (du moins chez les formes souterraines) ; ligne 3, à partir du bas, lire : parfois très vives, notamment avec le pyramidon.

Comme autres **errata** et **addenda** à notre premier Mémoire, voir la note infrapaginale ci-dessus, p. 138. Ajouter également les suivants : page 7, dernière ligne du texte, au lieu de : Holtermann, lire : Smeathman, — p. 10, 9^e ligne des notes infrapaginales, au lieu de : ermitophiles, lire : termitophiles. — p. 23, ligne 13, au lieu de : aggrège, lire : agrège, — p. 47, ligne 8, à partir du bas, au lieu de : plus, lire : peu. — p. 54, ligne 5, à partir du bas, au lieu de : « *Lepiota* », lire : « *Lepiota* », — p. 64, ligne 21, au lieu de : Collybies, lire : Collybiés. — Légende Pl. II, texte ligne 10, au lieu de : ou chair piléique, lire : et chair piléique. — Légende Pl. VII, titre, supprimer : opalescentes. — Ça et là, au lieu de : primordias, lire : primordia.

TABLEAU IV

DÉSIGNATIONS DIVERSES APPLIQUÉES AUX AGARICS TERMITOPHILES ¹

| NOM SPÉCIFIQUE | NOM GÉNÉRIQUE | AUTEUR | RÉGION |
|--|---------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| 1° <i>Eutermatomyces</i> Heim | | | |
| <i>cartilagineus</i> | <i>Lentinus</i> | Berkeley (1847) | Ceylan |
| cartilagineus | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | |
| <i>albuminosa</i> | <i>Lepiota</i> | Berkeley (1847) | Ceylan |
| <i>eurhiza</i> | <i>Armillaria</i> | Berkeley (1847) | Ceylan |
| | <i>Mucidula</i> | Fayod (1889) | |
| | <i>Volvaria</i> | Petch (1906) | |
| | <i>Collybia</i> | von Höhnel (1908); Petch (1913) | |
| eurhizus | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | |
| <i>sparsibarbis</i> | <i>Collybia</i> | Berkeley et Curtis (1875) | Ceylan |
| <i>termitigena</i> | <i>Armillaria</i> | Berkeley (1870) | Bengale |
| <i>subgambosum</i> | <i>Tricholoma</i> | Cesati (1879) | Insulinde |
| <i>Schimperi</i> | <i>Lepiota</i> | Patouillard (1895) | Abyssinie |
| Schimperi | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | |
| <i>f. lactifluus</i> | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | Côte d'Ivoire |
| <i>Oronga</i> (?) | <i>Collybia</i> | De Seynes (1897) | Congo français |
| <i>Rajap</i> | <i>Pluteus</i> | Holtermann (1898) | Insulinde, Ceylan |
| <i>Jeanseana</i> | <i>Pholiota</i> | Hennings et Nyman (1899) | Insulinde |
| | <i>Flammula</i> | Hennings et Nyman (1899) | Insulinde |
| <i>filipendula</i> | <i>Flammula</i> | Hennings et Nyman (1899) | Insulinde |
| <i>Treubianus</i> | <i>Pluteus</i> | Hennings et Nyman (1899) | Insulinde |
| <i>discipes, clavipes</i> | <i>Lepiota</i> | Hennings (1899) | Cameroun |
| <i>bogoriensis</i> | <i>Pluteus</i> | Hennings et Nyman (1899) | Insulinde |
| <i>termitarum</i> | <i>Pluteus</i> | Hennings (1904) | Amérique du Sud |
| <i>Le Testui</i> | <i>Lepiota</i> | Patouillard (1916) | Congo français |
| Le Testui | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | |
| <i>f. incertus</i> | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | Guinée |
| <i>f. Felicis</i> | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | Cameroun |
| <i>congolensis</i> | <i>Lepiota</i> | Beeli (1927) | Congo belge |
| <i>v. uelensis</i> | <i>Lepiota</i> | Beeli (1937) | Congo belge |
| <i>Goossensiae</i> | <i>Schulzeria</i> | Beeli (1927) | Congo belge |
| <i>robusta</i> | <i>Schulzeria</i> | Beeli (1927) | Congo belge |
| <i>striata</i> | <i>Schulzeria</i> | Beeli (1938) | Sierra Leone |
| striatus | <i>Termitomyces</i> | Heim (1940) | Guinée, Côte d'Ivoire |
| <i>f. annulatus</i> | <i>Termitomyces</i> | Heim (1940) | Guinée |
| <i>sierraleonis</i> | <i>Schulzeria</i> | Beeli (1938) | Sierra Leone |
| mammiformis | <i>Termitomyces</i> | Heim (1940) | Guinée |
| citriophyllus | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | Guinée |
| 2° <i>Praetermitomyces</i> Heim | | | |
| <i>microcarpum</i> | <i>Entoloma</i> | Berkeley et Broome (1875) | Ceylan |
| | <i>Mycena</i> | Patouillard (1913) | Indo-Chine |
| | <i>Entoloma</i> | Petch (1906, 1913) | Ceylan |
| | <i>Entoloma</i> | Bottomley et Fuller (1921) | Afrique du Sud |
| microcarpus | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | Guinée, Cameroun, Congo belge |
| <i>f. elongatus</i> | <i>Termitomyces</i> | Heim (1941) | Guinée |
| <i>Anombe</i> (?) | <i>Collybia</i> | De Seynes (1897) | Congo français |
| <i>termitum</i> | <i>Mycena</i> | Beeli (1931, 1938) | Congo belge, Sierra Leone. |

1. Les noms en caractères gras correspondent aux espèces admises sous ses termes dans nos deux mémoires.

DIAGNOSES LATINES

Termitomyces, nov. gen. — Agaricaceae termitophilae, primordiis in cavernulis nidorum Macrotermitinarum vigentibus, angiocarpae. Velo universo plerumque crasso, in squamas vel annulum cortiniformem in pileo vel stipite tunc rupto. Velo partiali nullo vel membranaceo. Peridio cute vix secernibili, atque non in medio, ubi velutina punctata est, vel glabra, radiatim rugosa, sicca vel epicute facile gelifacta; umbone figuram perforatorii praebente. Stipite plerumque in longissimam radicem producto, fere semper pleno. Lamellis pallidis, liberis, emarginatis vel dente decurrentibus, acie crenata, ab summo stipite annulo collarii figuram praebente et nudo separabilibus, totis in longitudinem fissilibus, concinna trama. Sporibus ex incarnato stramineis, ellipsoideis, nunquam magnis, sine poro germinativo, non vel vix amyloideis. Cystidiis in lateribus aciebusque lamellarum semper praesentibus, intervallo vario distantibus, tunica refringenti. Carne stipitis cum pilei carne in parte media confluenta, separabili autem ab ceteris partibus, compacta, sapida.

Subgenus **Eutermitomyces**. — Primordia cavernicolae in molis subterraneis vigentia; ex catenis cellularum globatarum blastosporarumque ovatarum radiatim dispositis constantia. Radice subterranea longa angustaque. Velo universo primum crasso; annulo nullo vel supero et striato, vel infero et cortiniformi, vel duplici. Margine pilei fere recta. Cute crassa, in medio vallata subcellulosa, in margine ex cellulis jacentibus, constante.

Subgenus **Praetermitomyces**. — Primordia ex nido ab termitibus expulsa, ex cellulis saepissime globatis sine ordine dispositis constantia. Neque velo universo proprio, neque radice, neque velo partiali. Margine pilei involuta, dein inflexa. Cute ex hyphis jacentibus constante.

Termitomyces (*Eutermitomyces*) **mammiformis** nov. sp. — Velo universo primum crasso et ex cellulis globatis constante. Peridio primum globato, dein convexo, tandem expanso, vix reflexo in estriata margine, 4-7 cm. lato, luteolo vel gilvo, circum albido; umbone firmo, metali, valleculo separato, sursum acuto, brevibus rugis variegato, umbrino. Cute in resimas squamulas huc illuc rupta, parum secernibili, glabrescenti, nuda. Stipite terete, albo, vix fusciscenti, pleno, maxime fibroso, in longam angustamque radicem per terram producto, semper velo cortiniformi membranaceo, saepe appendiculato circum marginem atque squamis annulum quemdam constituentibus, saepe quoque tenui velamento supero, demisso, striato. Lamellis fere liberis vel emarginatis, plurimis, latiusculis, paulatim ad marginem angustatis, eburneis totis fissilibus, acie incomposite serrulata. Carne firma, in stipite cum parte media pilei confluenta, facile autem ab parte circumscisa separabili, candida, odore obsoleto raparum. Sporibus ellipsoideis, paulum cylindratis, $6-7 \times 3,4-4 \mu$, vix amyloideis. Basidiis tetrasporis elongatis piriformibus. Plurimis cystidiis in lateribus aciebusque lamellarum, tunica crassiuscula refringenti. — In molis, in nidis subterraneis *Pseudacanthotermitum* *Acanthotermitum*que vigens, initio temporis pluviarum, in Alta Guinaea (mense aprili).

Termitomyces (*Eutermitomyces*) **fuliginosus** nov. sp. — A cartilagineo (*Berk.*) differt peridio majore, quod ad 20 cm. vel magis etiam pertinere potest, interdum squamis ex velo universo provenientius in medio distincto, cute ex umbrino fuliginosa, stipite magis minusve fuliginoso-pruinoso-tomentoso, praesertim in parte superiore. In molis, in nidis *Pseudacanthotermitum* *acanthothoracum* vigens, in Alta Guinaea, in silvis, initio temporis pluviarum (mense aprili).

Termitomyces (*Eutermitomyces*) **citriophyllus** *nov. sp.* — *A cartilagineo* (Berk.) *f. exannulata* differt colore ex citrino ochraceo lamellarum, sporis majoribus (9-11 × 6,7-7,7 μ), duplici tunica. In Alta Guineae, initio temporis pluviarum (mense aprili).

IV

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

I. Les composants épigés et hypogés du genre *Termitomyces*

Quoique succinctes, les observations de Cl. FULLER sur le comportement du *Termes transvaalensis* lors de la formation du gazon mycotique de l'*Entoloma microcarpum* éclairent l'origine de ce champignon, indubitablement lié aux termites. Par ailleurs, l'étude que nous avons faite de son développement, comparé à celui des autres Agarics rigoureusement termitophiles, permet de préciser certains points de l'histoire générale de ces champignons.

On peut classer ceux-ci en deux groupes sous le double rapport de leur biologie et de leurs caractères macroscopiques. L'un réunit les formes *majeures*, de grandes dimensions, toutes rigoureusement liées aux meules, toutes à stade primordial cavernicole; l'étude détaillée précédemment publiée sur le *Termitomyces striatus* précise ces particularités. L'autre s'applique à l'*Entoloma microcarpum*, forme *mineure*, à carpophores beaucoup plus petits, et dont les primordia sont expulsés de la termitière par les ouvriers avant même qu'ils aient pu germer. Les différences entre ces deux groupes paraissent si foncièrement accusés qu'aucun mycologue n'a songé à rapprocher sur le plan systématique les espèces qui les composent respectivement. BERKELEY et BROOME, PETCH, SACCARDO, BOTTOMLEY et FULLER placent le *microcarpum* parmi les *Entoloma* — ce qui n'est pas admissible, la morphologie sporale suffisant à s'opposer formellement à une telle assimilation —, PATOUILLARD et BEELI parmi les *Mycena*, alors que la marge enroulée, le revêtement, la couleur des spores, la non-confluence du pied et du chapeau, sont contraires à ce rapprochement, mais aucun n'a émis l'hypothèse d'une parenté taxonomique avec le *Lentinus cartilagineus*, le *Lepiota albuminosa* ou le *Volvaria eurhiza*. Les études précédentes, au contraire, nous amènent tout naturellement à considérer que la forme *mineure microcarpum* a sa place dans la même coupure générique que les formes *majeures*, c'est-à-dire parmi le genre *Termitomyces*.

En effet, le *microcarpus* possède de ce genre les particularités essentielles, celles, d'ordre anatomique ou physiologique, communes aux espèces primitivement cavernicoles : sporée toujours paille rosé, spore ellipsoïde-subcylindracée, de faibles dimensions, à membrane apparemment unique ou à endospore très mince; sous-hyménium rameux épais; trame des lamelles régulière; cystides globuleuses ou piriformes, à membrane réfringente, rares ou très abondantes chez les espèces majeures, parfois extrêmement rares (et c'est ici le cas); périidium campanulé-mamelonné à perforatorium plus ou moins individualisé au sein d'une même espèce (et c'est ici le cas); clivabilité remarquable des lamelles; séparabilité de la chair du stipe et du périidium; formation d'un plateau collarioïde de rupture; chair sapide, sensible ou

non aux réactifs des oxydases, mais parfois (*striatus*) remarquablement colorable au pyramidon (et c'est ici le cas). Nous avons déjà signalé que la teneur en mannitol, recherchée sur deux espèces : l'une majeure (*mammiformis*), l'autre *microcarpus*, a donné le même chiffre : 1,5 %.

Ainsi, les caractères qui semblent offrir une réelle importance du point de vue systématique peuvent être classés en trois catégories :

1^o ceux qui sont communs à toutes les espèces, majeures et mineure ; ils appartiennent aux spores (couleur, configuration), à l'anatomie générale (clivabilité des lamelles et régularité de leur trame, séparabilité de la chair, présence et formes des cystides), à l'organographie de l'adulte (existence d'un mamelon à rôle perforateur, entre autres), au chimisme (teneur en mannitol probablement du même ordre), à l'organisation générale des mycotètes primordiales, au mode de développement typiquement hémiangiocarpe, à la condition termitophile ; la plupart sont des caractères précis, d'ordre QUALITATIF, CRUCIAUX ;

2^o ceux qui sont communs à certaines espèces majeures et à l'espèce mineure ; ils concernent le chimisme (oxydases), les cystides relictuelles, les dimensions précises des spores, l'absence de tout indice de voile chez l'adulte ; ce sont des caractères d'ordre QUANTITATIF ;

3^o ceux qui, communs aux espèces majeures, ne se retrouvent pas dans le *microcarpus* ; il s'agit de la différence de taille, de quelques particularités embryogéniques et anatomiques — marge enroulée, pas d'indice de voile partiel, voile général non différencié et fugace, revêtement cuticulaire couché, même au sommet, pas de pseudorhize, structure inordonnée des mycotètes chez *microcarpus* — et des conditions précises qui lient cette espèce aux termites, autrement dit son mode de vie appliqué à un cycle plus simple, seulement hypogé pendant un très court laps de temps, donc presque exclusivement épigé et aérobie ; ce sont, par rapport aux précédents, des caractères d'ordre ADAPTATIF.

Ce relevé forme, à nos yeux, le faisceau de preuves sur lequel reposent essentiellement nos conclusions. Le premier groupe d'indices communs caractérise indubitablement le genre et démontre que la position du *microcarpus* est également ici et non ailleurs. Le deuxième groupe confirme cette position en montrant qu'il existe entre l'espèce mineure et certaines des espèces majeures quelques liens qu'on ne trouve pas entre toutes les espèces majeures. Autrement dit, le *microcarpus* se trouve rapproché respectivement du *striatus*, du *mammiformis*, du groupe *fuliginosus-eurhizus*. C'est la sanction définitive de la position du *microcarpus* parmi les *Termitomyces*. Quant aux différences décelées entre *microcarpus* et les autres *Termitomyces*, plus apparentes que réelles, elles semblent résulter des conditions stationnelles différentes sous la dépendance desquelles ces deux groupes se trouvent respectivement placés.

2. L'adaptation au milieu

On peut admettre qu'en excluant de la termitière le *T. microcarpus*, l'ouvrier d'*Odontotermes transvaalensis* ou d'*O. badius* replace le champignon dans son environnement initial, correspondant à un habitat autrefois simplement terricole et épigé à partir duquel les *Termitomyces* se sont trouvés soumis à la condition termitophile. On pourrait expliquer, par cette

reconduction à la vie épigée, certains traits physiologiques ou anatomiques de cette forme mineure, par rapport à ceux des autres espèces souterraines :

1° La structure des mycotêtes du *microcarpus*, bien moins blastosporoïde, beaucoup moins ordonnée, est déjà différente de celle, si particulière, des mycotêtes des *Termitomyces* majeurs, mycotêtes dont la nature levuroïde, propre à cet état de culture, pourrait être attribuée justement à la vie confinée dans la chambre de la termitière. Et cette vraisemblance est accusée par le fait que la culture artificielle a manifesté ultérieurement (chez *striatus*) un dimorphisme caractérisé par une tendance vers un type cultural plus filamenteux, moins levuroïde, c'est-à-dire s'éloignant de l'état qui caractérise la vie microcavernicole;

2° L'existence du mamelon paraît bien sous la dépendance du trajet souterrain : des échantillons de *microcarpus* venus sur le sol ont un péridium non mucroné, seulement campanulé-arrondi. L'absence de mamelon aigu chez les formes gigantesques — *Schimperi*, *lactifluus* — peut s'expliquer par la puissance même, par l'épaisseur du péridium. D'ailleurs, on conçoit que les inévitables différences dans la résistance du sol produisent des variations dans la configuration et l'individualité du mamelon. Le cas d'une Amanite à chapeau mucroné, recueillie en Guinée, peut constituer par ailleurs un argument supplémentaire conforme à l'action précise du milieu souterrain ¹;

3° Nous avons vu que le revêtement du *microcarpus* était fait d'hyphe et de files cellulaires couchées, quoique de même nature que chez les espèces majeures où ces éléments sont érigés en palissade dans la partie centrale. Ce dernier dispositif, propre aux formes dont le piléus doit franchir une grande distance sous terre, paraît traduire la réaction du chapeau à la résistance offerte au cours de cette ascension. La constitution anatomique de la cuticule piléique semble influencée, comme le mamelon lui-même, par le trajet souterrain;

1. Au cours de mon séjour à Macenta (Haute-Guinée), j'utilisai à diverses reprises les services de quelques indigènes de la station agricole locale, qui récoltèrent à mon intention, aux environs de cette localité, les champignons qu'ils rencontraient et sur lesquels ils m'apportaient des renseignements parfois utiles, notamment en ce qui concerne les désignations vernaculaires. Parmi ces espèces, je reçus une Amanite malheureusement privée de sa partie basale, dont il me fut impossible de retrouver un autre échantillon. La longueur relativement considérable de son stipe, sectionné par le récolteur, et la présence d'un mamelon sur le péridium, conduisaient à supposer que cette espèce pouvait être ou termitophile ou du moins longtemps hypogée. Les indigènes Malinkés, qui nomment cette amanite *kourougourou-barama*, la consomment crue et lui trouvent une chair succulente, m'ont assuré qu'elle n'était nullement liée aux nids de fourmis blanches, mais que son pied était fort long, quelque peu enterré. Ce sont les seules données que j'ai pu réunir sur l'habitat et la biologie de cette espèce dont voici une description assez détaillée :

Péridium en cloche, de 5,5 centimètres de diamètre; muni d'un fort mamelon central obtus-arrondi, bien individualisé, brun noir, dont la couleur se prolonge à sa base; à cuticule séparable jusqu'au sommet mais moins facilement sur la marge, fuligineuse autour du centre, gris blanchâtre argenté vers le tiers du rayon, de plus en plus claire vers la marge presque blanche et recourbée; profondément, longuement et régulièrement strié sur les 3/5 du rayon, les cannelures en relief suivant exactement le trajet des lames et des lamellules, marquées de bifurcations et ondulations correspondant aux anastomoses lamellaires; couvert en partie d'une ou d'un petit nombre de larges plaques écailleuses, membraneuses, blanc sale, reliques vraisemblables du voile général; à chair pelliculaire dans la partie périphérique et moyenne, très mince vers le centre (1,5 mm. aux 2/3 du rayon). Lamelles serrées, minces, assez étroites, crème, farineuses sur l'arête, souvent bifurquées; facilement clivables selon le plan longitudinal, blanc. Stipe très long (la partie sectionnée mesurait 19 cent.), relativement étroit (11 à 13 mm. de diamètre) mais solide, dur, fibreux, parfaitement cylindrique mais un peu épaissi au sommet, blanc brillant maculé de taches crème, muni d'un étroit canal. Anneau presque supérieur, tombant, sacciforme, double, mince, mou, blanc et régulièrement strié sauf à sa partie basale-terminale formée d'un rebord lisse et de couleur crème. Chair blanche, à goût de noisette, inodore. Gaïacol: —. Spores de 6,6-8,5 × 6,3-7 μ, brièvement obovoïdes-subglobuleuses, non amyloïdes. Basides tétraspores, piriformes-allongées, à corps renflé, largement aminci en un col conique, de 46-52 × 12-14 μ. Cystides nulles. Sous-hyménium celluleux. Trame des lamelles bilatérale. Environs de Macenta (Haute-Guinée), mission Roger Heim, avril 1939, N° D. 25.

Il est possible que cet exemplaire se rattache simplement à l'une des Amanites tropicales annelées à port d'*Amanitopsis* telles que *Amanita annulatovaginata* Beeli. Cependant les quelques particularités physiologiques qu'elle possède en commun avec les *Termitomyces* méritaient d'être signalées ici.

4° L'absence de voiles général et partiel chez un champignon purement épigé, dont l'hyménium a pu se dégager de la proximité du contact de la terre, est en quelque sorte immédiatement explicable, de même que l'angiocarpie beaucoup moins profonde du *microcarpus* ;

5° La consistance du pied, presque toujours plein, toujours à la fois compact et fortement fibreux, est évidemment seule compatible avec la longueur du parcours souterrain et les obstacles que la pseudorhize doit vaincre ;

6° Dans l'ordre physiologique, un fait domine : il concerne les différences énormes dans la taille des échantillons recueillis, appartenant à des espèces que nous sommes tenté de considérer comme distinctes. *Le Testui* et *Schimperi*, surtout, nous révèle trois formes voisines (*incertus*, *Felicis*, *lactifluus*), dont les péridiums atteignent respectivement, au même état jeune, 2, 4 et 6 centimètres, et, à l'état adulte, chez deux d'entre elles, 12 et 26 centimètres. En somme, ces champignons sont homothétiques l'un de l'autre, le plus grand ne différant macroscopiquement des autres que par son gigantisme. Mais sont-ce vraiment des espèces différentes ou de simples formes sous une dépendance d'ordre biologique, nutritif par exemple, liées aux caractères, au volume, à la composition des meules, donc à la spécificité du termite ? Nous pouvons déjà rapprocher le caractère de petite taille du *microcarpus*, comme l'absence de voile partiel, comme la brièveté de son stipe, des conditions de vie auxquelles il est soumis ;

7° Parmi les indications d'ordre anatomique, la clivabilité des lamelles, commune à tous les Agarics termitophiles, pourrait apparaître comme un critère de haute importance. Mais nous avons déjà dit qu'il ne fallait pas considérer cette convergence de structure comme caractéristique des seuls *Termitomyces* : elle existe chez d'autres Agarics non termitophiles, puisque nous l'avons rencontrée sur des Amanites et des Collybies tropicales. Cependant, elle mérite d'être retenue.

Sur la véritable part qui revient au milieu dans les particularités physiologiques des Agarics termitophiles, exagérées chez les espèces majeures strictement liées aux meules et que nous groupons dans la section sous-générique des *Eutermitomyces*, affaiblies chez l'espèce mineure, *microcarpus*, tôt libérée de son support ligneux, et dont nous faisons la section *Praetermitomyces*, nous avons apporté des éléments d'appréciation ; mais nous nous garderons bien de considérer l'adaptation comme l'explication exclusive et rigoureuse de la survivance et des particularités les plus apparentes de ces espèces. La connaissance de leur histoire dans ses rapports avec celle des termites eux-mêmes serait nécessaire pour mesurer la valeur de ces explications. Des expériences nouvelles et multiples le seraient également ; seules, elles permettraient d'élever de simples suppositions, concernant l'influence du milieu, à la hauteur d'une démonstration. Nous touchons ici non seulement au problème de l'espèce, mais à celui du genre ; le principal intérêt offert par les Agarics termitophiles vis-à-vis de la biologie générale est bien là. Si l'action modificatrice et différenciatrice que peut exercer le milieu sur l'aspect de ces Basidiomycètes est très vraisemblable, la persistance de certaines de ces modifications dans le cadre du genre touchent à un problème d'une importance trop générale pour ne pas être soumis à toute la prudence nécessaire.

3. L'intervention de l'insecte

Dans l'historique détaillé publié au début de notre premier mémoire, nous avons rappelé les divers points de vue finalistes qu'ont exprimés les auteurs à propos des rapports qui pouvaient lier les *Macrotermitinae* aux champignons des meules. La plupart des entomologistes sont restés soumis à l'obsession anthropomorphique. Les littérateurs, et même des savants aussi distingués que P. BUGNION, ont à ce sujet manifesté une imagination souvent un peu puérile. Même PETCH adopte la thèse d'une culture dirigée par les termites dans un but nutritif. BATHELLIER a eu le grand mérite de s'opposer au point de vue classique, et d'exprimer, en déduction d'observations précises, l'opinion que les termites d'Indo-Chine n'étaient pas des cultivateurs de champignons, mais qu'au contraire les champignons n'étaient que des commensaux des termitières. Pierre GRASSÉ a étayé cette thèse sur des données nouvelles, et l'a énoncée d'une façon rigoureuse grâce aux observations qu'il avait réunies en Afrique occidentale. C'est également le point de vue que de notre côté nous avons adopté, avant même d'entreprendre notre voyage en Afrique continentale. Nous l'avons présenté à nouveau lors d'une communication à l'Académie des Sciences Coloniales, le 23 juin 1939, puis dans un exposé fait à Londres, devant la British Mycological Society.

Les observations nouvelles que nous pourrions apporter à propos des Termites sont négligeables. Notre attention s'est portée sur l'objet de notre spécialité, les champignons eux-mêmes. Cependant l'examen détaillé de ceux-ci et des meules ne pouvait manquer de nous conduire aux quelques considérations plus générales qui suivent.

La thèse classique comporte deux affirmations : elle attribue au champignon termitophile un rôle essentiel dans l'alimentation des larves; elle prétend que l'insecte, non seulement utilise cet aliment, mais consciemment en assure la culture et la protège. C'est l'activité de jardinage, dont parle notamment von MATZNER, et qu'ont adoptée la plupart des naturalistes qui ont étudié les termites et tous ceux qui en ont parlé sans les connaître. Cette thèse anthropomorphique a été rendue, grâce à eux, familière au public. On a même comparé la culture de l'Agaric sous son état *Aegerita* à une culture pure, au sens bactériologique du terme, culture dont le termite serait l'agent de repiquage et de la conservation. Ici encore, ce n'est pas tant le fait que l'interprétation qui est en cause. Il est sans doute exact que les mycotètes du *Termitomyces* peuvent, seules, se développer sur la meule souterraine, ou du moins y prédominer largement. Mais nous n'avons pas l'assurance que cette sélection soit due à l'intervention du termite plutôt qu'à des causes d'ordre purement physico-chimique, indépendantes de l'insecte.

La conviction de BATHELLIER et de Pierre GRASSÉ, la nôtre, est tout autre. Les meules sont des nurseries, et ne sont probablement que cela. Elles sont faites pour l'éclosion des larves. Elles dénotent un perfectionnement notable d'ordre social. Les canaux qui les traversent ou les sillonnent conviennent particulièrement aux jeunes termites. La nature ligneuse de la matière dont sont faites les meules, éminemment favorable à la croissance de certains champignons, a permis l'adaptation de ceux-ci à cette vie hypogée, mais les termites ne consomment les mycotètes que fortuitement, accidentellement. Nous irons même plus

loin : *celles-ci fréquemment les gênent*. Plusieurs observations appuient cette double hypothèse :

1° aucune remarque précise ne permet de supposer que les larves consomment les cellules des mycotètes vivantes; la constitution de leurs pièces buccales est même *incompatible* avec cette utilisation directe (P. GRASSÉ);

2° les adultes absorbent d'une manière *dérailonnée* des fragments de ces champignons, à des états très différents : tapis mycélien, mycotètes, écorce sclérifiée du disque basal des pseudorhizes;

3° les termites se débarrassent parfois visiblement des mycotètes *en les emmagasinant dans des chambres vides*, au voisinage de celles qui renferment les meules sur lesquelles ces primordia ont pris une excessive densité;

4° dans le cas du *Termitomyces microcarpus*, les termites *éliminent régulièrement* ou au moins fréquemment les primordia vers l'extérieur.

Il est plus probable que les termites comptent les champignons des meules au nombre des commensaux tolérés, mais surveillés, qui peuvent à certains moments justifier des mesures de défense collectives. Si l'invasion trop rapide d'une meule vient causer quelque trouble au développement des jeunes termites, les ouvriers s'emploieront à freiner cette croissance excessive. Ils le peuvent, soit par la consommation, soit par le transport.

La différence essentielle entre *microcarpus* et espèces majeures ne touche pas à l'habitat termitophile, c'est-à-dire aux rapports entre le champignon et les termitières, pareillement établis, mais seulement aux modalités qui président à cette liaison. Et celle-ci est sous l'exclusive dépendance des actes du Terme. Alors que dans les termitières à *Acanthotermes*, *Pseudacanthotermes*, notamment, le champignon poursuit une vie cavernicole, peu aérobie, suit le début d'une évolution complexe sur laquelle le termite n'agit pas lui-même, du moins de façon notable en apparence, dans le cas du *microcarpus* un élément nouveau et fondamental intervient : les termites ne tolèrent pas le développement du champignon dans la termitière. Ils expulsent sur le sol ou à une faible profondeur les mycotètes naissantes et le mycélium dont ils ne sauraient sans doute assurer la destruction dans la termitière même. Ces éléments, triturés, sont apportés rapidement, cimentés, soudés en un gazon mycotique que les termites abandonnent ensuite. Quelques heures après, les champignons fructifient. La biologie du *microcarpus* est sous la double dépendance de l'adaptation termitophile à un début de vie hypogée, et de l'action concertée et méthodique de l'insecte. Il est à remarquer que cette dernière apparaît dans des conditions climatiques locales précises (à la suite d'une pluie) dont la répercussion immédiate sur le comportement des mycotètes dans la termitière a été présentée par l'insecte, puisqu'il sait l'éviter.

4. Les relations entre *Termitomyces* et *Xylaria*

Quoique l'étude des Pyrénomycètes offrant un rapport avec les meules des termites — le *Xylaria nigripes* Klotzsch — reste en dehors de la matière de nos deux premiers mémoires, nous sommes tout naturellement amené à y toucher ici dans la mesure où elle est liée aux problèmes généraux soulevés par les Agarics termitophiles.

On sait que PETCH suppose que les ouvriers termites ont acquis la pratique d'un système judicieux de sarclage qui expliquerait l'existence d'une seule espèce de champignon termitophile — l'Agaric — et l'absence de *Xylaria* dans la termitière. « Il semble probable, ajoute-t-il, que le *Xylaria* est l'unique espèce qui soit maîtrisée, mais non exterminée par ce procédé. » Quoi qu'il en soit, ce Pyrénomycète, d'après les observations de Petch, n'appartient pas à la termitière vivante, mais bien à la meule abandonnée ou extirpée du nid. Par contre, nous trouvons dans la publication classique de JUMELLE et PERRIER DE LA BATHIE quelques déductions différentes dont nous reprendrons ici l'examen critique.

On sait que ces deux auteurs ont décrit de Madagascar sur les meules du « *Termes Perrieri* Desn. » sylvicole un revêtement mycélien, formant le plus souvent un velours jaune clair, sur lequel apparaissent de nombreuses « pelotes fongiques », blanches, de 200 μ à 1 millimètre de diamètre. La constitution de ces amas est à peu près exactement celle des mycotètes décrits par PETCH, HOLTERMANN, BATHELLIER, par moi-même, comme se rapportant aux primordia cavernicoles des *Termitomyces cartilagineus, eurhizus, striatus, mammiformis*. La figure 3, page 39, du travail de JUMELLE et PERRIER DE LA BATHIE (1910) est absolument nette : mêmes sphérocytes, mêmes chaînes ramifiées de cellules ovalaires se prolongeant par des files de conidies de $12 \times 6 \mu$. La seule différence, sans grande valeur, réside dans la fréquence de poils terminaux, allongés et aigus, surtout abondants en saison pluvieuse : dans ce cas « ces cellules pointues font saillie et hérissent la surface des pelotes, les spores alors sont rares et se renouvellent très lentement », tandis qu'en saison sèche ces spores sont prédominantes.

La face inférieure de la meule, celle qui avoisine le plancher de la chambre, offre des éléments mycéliens d'un autre aspect, bruns et non plus incolores, plus nettement filamenteux, produisant en s'agrégeant de petits cordons épais, cylindriques, brunâtres, de 3 ou 4 millimètres de longueur. (Ce sont sans doute ceux que P. GRASSÉ a décrits sous le nom de mycostèles sur les meules d'Afrique occidentale.) JUMELLE et PERRIER DE LA BATHIE, observant que ces cordons stériles ne poursuivaient jamais au delà de cet état leur croissance dans une termitière habitée, les considèrent d'ailleurs judicieusement comme probablement avortés définitivement, et comme « une tentative vaine de formation de corps qui, apparaissant dans d'autres conditions, pourront atteindre leur complet développement ». On peut les assimiler à des formations corémiennes.

Ces mêmes auteurs ont établi qu'en présence des termites le voile mycélien reste toujours « mince, résillé, appliqué étroitement contre la surface des granules », constituant la « forme rase » qui ne donne jamais que les pelotes à conidies et les courts cordons des aspérités de la face inférieure des gâteaux. « Dès que la termitière est abandonnée, l'aspect se modifie. » Du voile mince et ras naissent rapidement des filaments qui se dressent au-dessus de la surface des meules en formant un épais duvet de 4 à 5 millimètres de hauteur. C'est la « forme envahissante », privée de pelotes, et bientôt accompagnée de sclérotés divers se rattachant au *Xylaria*, qui fructifie en saison pluvieuse.

Les expériences de ces deux auteurs ont conduit à supposer que seuls les ouvriers se montreraient capables de maintenir la forme rase dans la termitière. Là où ne subsistent que soldats, mâles, reines, larves, « le champignon prend la forme envahissante », d'où résulte, à bref délai, la mort de toute la colonie.

Cette relation entre la forme mycélienne apparue et la présence ou l'absence des ouvriers est l'observation la plus intéressante que le mémoire de 1910 de ces deux auteurs ait mise en évidence. Cependant, leur interprétation ne nous satisfait pas. Ils ont critiqué l'hypothèse de PETCH, selon laquelle les termites de Ceylan extirperaient continuellement les champignons étrangers, parmi lesquels le *Xylaria*. Ils croient pouvoir admettre que les deux mycéliums, duveteux et rampant, appartiennent au même champignon — qui serait le *Xylaria* —, puisque « un développement aussi rapide d'un mycélium nouveau sur un mycélium qui recouvre déjà toute la surface de culture dans un milieu qui lui convient est invraisemblable » et qu'il y a « continuité manifeste entre les filaments dressés et les filaments rampants ». Aucun de ces arguments ne me paraît péremptoire. Plusieurs observateurs ont noté le développement foudroyant du mycélium de *Xylaria* dès que les meules couvertes de mycotêtes et mycélium de *Termitomyces* sont extirpées de la meule. Quant à la continuité des deux éléments mycéliens, elle ne peut être prouvée par des remarques forcément superficielles et incomplètes.

La déduction des deux auteurs, selon laquelle les formations stromatiques stériles et fertiles de *Xylaria* apparues plus tard se rattachent au mycélium des meules — toujours de même origine d'après eux —, reste donc à démontrer et il y a lieu de supposer qu'elle ne répond pas à la réalité. En effet, il est bien douteux que le *Xylaria* soit capable de donner naissance à une forme blastosporoïde cavernicole absolument identique à celle que produisent en Afrique, en Malaisie et en Asie les divers Agarics termitophiles, ainsi que nous l'avons définitivement établi. On m'objectera que la forme basidiosporée n'a pas été recueillie jusqu'ici à Madagascar; ni PERRIER DE LA BATHIE, ni les naturalistes qui depuis ont exploré la Grande Ile (DECARY, ROGER HEIM, BOURIQUET, notamment) n'ont recueilli de grands Agarics termitophiles. Mais rien ne nous interdit de supposer que la forme *Aegerita* malgache, décrite par JUELLE et PERRIER DE LA BATHIE, ne produise pas de fructifications parfaites. Il n'est pas impossible que dans les nids à *Termes Perrieri*, non souterrains, le champignon termitophile venant sur les meules par suite épigées se trouve dans des conditions inaptées à la fructification assurée ailleurs après un parcours dans le sol à l'état de pseudorhize. Autrement dit, il n'est pas impossible que les pelotes mycéliennes des termitières malgaches, identiques aux mycotêtes des nids souterrains asiatiques, malais et africains, restent indéfiniment stériles, parfaitement adaptées à l'état levuroïde, exactement comme nous avons établi que le sont sur milieux artificiels, au laboratoire, les mycotêtes issues de l'état cavernicole blastosporoïde du *Termitomyces striatus* de Guinée et de Sierra Leone. Cette particularité peut très bien tenir à la nature même du termite sylvatique édificateur des meules et bien distinct de ceux d'Afrique et des Indes.

PERRIER DE LA BATHIE a observé d'ailleurs que le développement du *Xylaria* se produit à Madagascar exactement dans les mêmes conditions que dans les cas où il est établi que ce Pyrénomycète ne fait que suivre la croissance hypogée du *Termitomyces* sur meules. Il remarquait, en effet, que dans un nid abandonné par ses habitants, les meules des diverses chambres ne portaient plus les pelotes conidiennes y existant normalement auparavant, mais qu'elles étaient recouvertes d'un mycélium envahissant qui se prolongeait sur les parois des chambres où de gros sclérotés noirs, aciculaires ou en massue, avaient traversé la paroi du nid. Ces rhizomorphes peuvent produire soit la forme conidienne, soit la forme ascosporee de *Xylaria*

nigripes, que JUMELLE et PERRIER DE LA BATHIE désignaient comme *X. termitum* sp. nov., dénomination qui doit être abandonnée. Cette constatation est identique à celle qu'on a pu faire en Afrique continentale et en Asie méridionale.

Ajoutons que nous avons pu examiner des meules analogues à celles que ces deux botanistes ont eu entre les mains. Les unes nous ont été envoyées de Madagascar, par M. G. BOURQUET en 1931. Les autres proviennent d'Afrique centrale et du Congo, ou de notre récent voyage en Basse Côte d'Ivoire. Elles portent de fins cordonnets noirâtres et stériles, ou la forme bien développée du *Xylaria*. L'examen du velours mycélien nous a montré une furfuration claire, généralement blanche, lâche, feutrée, légère, faite de filaments d'épaisseur variable, les uns larges, les autres capillaires de 1,5 à 2,5 μ de diamètre, s'agrégeant çà et là en fins rhizomorphes. Nous n'avons pas relevé d'éléments variqueux ou cystidiformes à membrane très épaisse, propres au tapis mycélien des *Termitomyces*. Nulle part un indice de mycotète n'est apparu. En somme, toutes ces observations nous ont montré que nous étions en présence de meules envahies par un mycélium surnuméraire, secondaire, à croissance rapide, appartenant au *Xylaria* semi-termitophile, probablement installé sous forme mycélienne (filaments, mycostèles) dans la meule habitée (ainsi que l'ont noté BATHELLIER et P. GRASSÉ), mais incapable d'y fructifier dans ces conditions. D'ailleurs, la présence de nombreux germes fongiques sur les meules en place ne peut faire de doute (PETCH et BATHELLIER l'ont déjà constatée), apportés soit directement par l'insecte, soit avec les débris ligneux qu'il transporte. Nous avons noté ainsi de nombreuses spores de *Diplodia*.

Ce ne seront que de nouvelles observations qui autoriseront à choisir définitivement entre les hypothèses formulées, celle de JUMELLE et PERRIER DE LA BATHIE, celle de PETCH, enfin la nôtre. L'ensemble des données recueillies dans la zone intertropicale rendent *a priori* peu vraisemblable la supposition des deux premiers auteurs : comme quoi, à Madagascar, les mycotètes du type *Aegerita* seraient produites par le *Xylaria*, qui, ailleurs, n'est jamais rigoureusement termitophile. Reste à savoir si, comme nous le pensons, contrairement aux autres auteurs, l'insecte n'exerce pas d'influence déterminante dans la sélection qui s'opère sur la meule, dans la termitière vivante, entre les mycéliums concurrents, et si la croissance exclusive et complète du *Termitomyces* provient bien uniquement du fait que ce champignon est de beaucoup le mieux adapté à ce support et à ces conditions, les seules qui lui permettent de se développer. Autrement dit, la question est ainsi posée : le termite est-il, oui ou non, capable de tirer parti de ce développement fongique en le dirigeant, s'il ne l'a pas provoqué lui-même ? Il semble qu'on doive répondre les deux fois par la négative.

V

NOTES SUR QUELQUES AGARICS TERMITOPHILES SAPROPHYTES
D'AFRIQUE TROPICALE

Marasmius pahouinensis De Seynes

Nous avons recueilli, le 24 mars 1939 (N° B. 25), en forêt relativement sèche (du type secondaire), au Nord de Toulépleu (Côte d'Ivoire, moyen bassin du Cavally), sur alvéoles d'une termitière de *Microcerotermes*, qu'il enrobait de ses filaments mycéliens, un joli Marasme du groupe des *Androsaceus* Pat., c'est-à-dire à pellicule formée de cellules en brosse. Grâce à la récolte d'échantillons de tout âge, l'étude anatomique précise a pu en être faite. Il s'agit d'une espèce décrite du Congo français par DE SEYNES dans son beau mémoire de 1897, sous le nom de *Marasmius pahouinensis*¹. Le collecteur en avait recueilli, à Talagouga, un seul exemplaire, qui montrait un « mycélium floconneux blanc, très légèrement rosé, s'étalant sur les feuilles mortes et les débris végétaux ». L'excellente description, l'aquarelle et les dessins de DE SEYNES autorisent à identifier sans aucun doute cette espèce avec la nôtre, pareillement stérile. Nous en donnerons cependant ici une diagnose originale, plus complète, prise sur le frais.

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES :

PÉRIDIUM en *cloche*, presque aussi élevé que large, à sommet arrondi, de 15 à 22 millimètres de diamètre, glabre sous un revêtement *finement et entièrement velouté*, marqué de courtes et subtiles fossettes radiales; marge ondulée, étroitement mais régulièrement rabattue-*involutée* même à l'état adulte; sommet d'un brun orangé foncé (K. 105); *ocre orangé* (K. 127) dans la partie marginale.

STIPE long et grêle, égal, 4 à 5 centimètres de hauteur sur 2 à 2,8 millimètres de largeur, ondulé, marqué à l'état frais de très petites mèches apprimées, laineuses, sous une pruine fine et fugace; *tordu* hélicoïdalement; crème en haut, fauve en bas; à chair fibreuse; largement et entièrement *creux*; un peu renflé à la base et reposant sur un *subiculum* *laineux* apprimé, blanc citrin, presque ozonoïde, accompagné de filaments rhizoïdiques citrin clair enrobant les alvéoles de la termitière.

LAMELLES formées de plis radiaux, continus ou *interrompus* (280 environ au total, mais sans compter les plus petites amorces de lamellules, marginales), serrées mais épaisses, inégalement mais toujours *extrêmement étroites* (0,4 mm.), à marge largement et irrégulièrement sinueuse, en outre très finement fimbriée.

CHAIR très mince, charnue-élastique dans le péridium, coriace-tenace à la base du stipe, humide, *presque lactescente*; fauve dans le chapeau, crème blanchâtre dans le stipe; odeur *fétide*, intense et caractéristique.

CARACTÈRES ANATOMIQUES :

Lamelles en général de 100-140 μ de hauteur, 35-40 de largeur, à faces parallèles, stériles, tapissées de jeunes

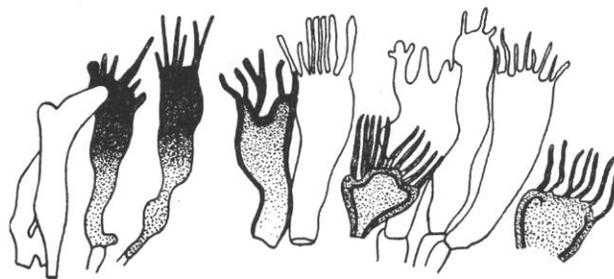


Fig. 20. — *Marasmius pahouinensis* De Seynes. Cellules en brosse formant la pellicule pileïque (Échant. Côte d'Ivoire, leg. R. Heim, N° B. 25) (Gross. : 800).

1. J. DE SEYNES. Recherches pour servir à l'Histoire naturelle et à la flore des champignons du Congo français. I. Paris, 1897 (p. 12-15).

basides en forme de poils cystidiformes, cylindracées un peu fusoides, de 5-5,5 μ . de largeur, formant également l'arête; pas de cellules en brosse, ni sur les faces ni sur la tranche. Médiostrate régulier.

Pellicule piléique formée d'une strate dense de cellules en brosse, à pigment brun s'intensifiant vers le haut, à col large, à corps irrégulièrement cylindracé, de 18-28 \times 5-10 μ , à membrane brune épaisse d'au moins 0,9 μ , surmonté d'appendices en brosse, bruns, droits ou un peu onduleux, raides, amincis vers le sommet, de 7-10 μ de haut, au nombre de 4-11 par cellule, parfois agrégés par 2-3 ou même bifides; ils émanent d'hyphe constitutives cylindracées à section circulaire, parfois bouclées.

Mycélium, filaments et subiculum basaux formés d'hyphe grêles et longues, de 2,8-4,5 μ . de largeur pour la plupart, çà et là cloisonnées, à contour un peu sinueux-toruleux, à membrane régulièrement assez épaisse (presque le tiers du diamètre de l'hyphe).

Nous avons pu également étudier le développement de ce champignon grâce à des stades très jeunes qui se sont prêtés parfaitement à cet examen, après fixation à l'alcool absolu et coloration à l'hématoxyline ferrique. Nous reproduisons planche XII, figure 6, l'une des microphotographies correspondantes, relative à une coupe longitudinale submédiante dans un primordium de 700 μ . de diamètre. Nous tirerons de ce document quelques commentaires.

L'intérêt de cette coupe réside dans le fait qu'elle établit l'origine angiocarpique de notre champignon. On voit, en effet, que la marge piléique fortement enroulée *m p* délimite une cavité prélamellaire C encore bourrée d'hyphe fondamentales, et qu'elle est par ailleurs emprisonnée par une collerette cortiniforme *v*. Quoique nous n'ayons pu saisir de stade antérieur, il est donc très vraisemblable que la marge piléique est ici en voie de redressement et non d'enroulement, autrement dit que l'angiocarpie est bien primitive et non secondaire. Quant à l'hyménium il n'apparaît pas encore, du moins visiblement, alors que le revêtement pelliculaire de la base du périidium montre nettement ses éléments cylindracés, ici lisses et non en brosse. Nous croyons pouvoir dire que les cellules en brosse se forment non pas simultanément, mais progressivement du sommet du chapeau vers sa marge. Sur cette coupe, la progression n'a pas encore atteint la périphérie du piléus, mais on doit considérer que toutes les cellules lisses situées au voisinage de cette marge se hérissent peu à peu d'appendices typiques.

Cette remarque permet d'expliquer la contradiction apparente entre notre description et celle de DE SEYNES en ce qui concerne la structure de l'arête des lamelles que cet auteur décrit et figure comme hétéromorphe et « couverte de cellules en brosse de l'épiderme du chapeau ». Il est en effet vraisemblable que la progression centrifuge dans le hérissement des cellules de la pellicule s'étend jusqu'à l'arête des feuilletts. On peut même supposer que cette progression continue, mais cette fois dans un sens axipète, aux dépens des éléments de l'hyménium stérile, quoique ces derniers, qu'on observe fréquemment chez les *Marasmes*, aient été assimilés par KÜHNER à des basides jeunes et non à des éléments cystidiformes.

En tout cas, le développement du *Marasmius pahouinensis* se révèle comme angiocarpique, et non gymnocarpique comme on était tenté de le supposer *a priori*. On retrouve donc ici la conclusion pareille à celle qu'a formulée KÜHNER dans son excellente étude du *Marasmius rotula*, dont il a établi l'origine endogène, montrant qu'à un stade relativement avancé ce champignon présentait une cortine typique¹.

1. R. KÜHNER. Études sur le genre *Marasmius*. *Le Botaniste*, 1933, p. 57-114, 3 pl. hors texte.

Sur deux Lépiotes chromosporées saprophytes sur termitières

Nous avons recueilli au cours de notre voyage en Afrique occidentale, en 1939, deux Lépiotes saprophytes sur grandes termitières. Nous nous contenterons d'en donner ici la description succincte, leur étude détaillée sortant du cadre de notre travail.

L'une (N° B. 79, environs de Danané, Côte d'Ivoire, avril 1939), petite (péridium de 3-3,5 env. de diam.), cespiteuse, à stipe très fortement renflé dans la partie inférieure, plein et devenant fauve, à chapeau entièrement blanc pur à l'état frais, à chair blanche, offre des lamelles d'un rose franc et des spores entièrement ocre assez vif vues au microscope. Elle n'est pas sans affinités avec le *Leucocoprinus* que nous avons décrit de Madagascar, sur termitière en forêt, dans l'Extrême Nord (Analalava) (*Observ. flore mycol. malg.*, VII, p. 51, fig. 2 A, 1938), mais elle en diffère par ses spores plus petites (5,7-8,8 × 3,4-4 μ), à membrane assez épaisse (0,9 μ), et paraissant *privées de pore germinatif*. Physiologiquement, elle s'apparente au *Leucocoprinus Teisseri* (De Seynes) comb. nov. qui s'en sépare déjà par ses grosses spores (10-12 × 6-7 μ), à pore germinatif.

L'autre espèce (N° D. 27, environs de Macenta, Guinée, avril 1939; N. H. 13, Yom'biro, Guinée, avril 1939) offre un chapeau de 6 à 7 centimètres de diamètre, au fond rosé ou ocre roux clair, couvert de mèches brunes concentriques se rassemblant au sommet; le pied est cylindrique, fibreux, cassant, farci d'une moelle soyeuse; les lamelles varient du blanc sale à l'argillacé en passant par l'ocre orangé glauque. Il porte un petit anneau gris brun membraneux. La chair ne rougit pas; elle devient *bleu de Prusse intense* sous l'action de l'ammoniaque. Les spores, *brun rosé* (K. 128 D foncé) en masse, à plasma visiblement *ocre* sous le microscope, sont *nettement amygdaliformes*, même subtrigones en profil dorsiventral, et mesurent 5,2-6,8 × 3,2-4,7 μ (le plus souvent 5,3-6 × 3-4 μ); l'épaississement apical de la membrane est marqué par une sorte de cal brillant, mais *non* par un pore germinatif. Ce champignon, comestible, très recherché des indigènes, est appelé *lohofaigui* par les Tomas (champignon des perdreaux), *lebirianayi* par les Lélés, *mammaya* par les Kissis. Son odeur rappelle celle du *vieux tonneau* moisi, ou de la vinasse (elle est proche de l'odeur d'*Inocybe cervicolor*). Sa saveur est douceâtre, puis un peu forte, mais non désagréable.

Cette deuxième espèce, que nous sommes heureux de dédier, sous le nom de *Lepiota Grassei*, à notre savant collègue M. le Professeur Pierre P. GRASSÉ qui a bien voulu déterminer les termites que nous avons recueillis en même temps que les champignons liés aux nids, appartient au stirpe *flavidorufa*. Elle apporte un nouvel exemple à l'opinion selon laquelle « les *Lepiotes* (sensu lato) forment un groupe à spores polychromes » (R. HEIM, 1938). DE SEYNES (1898), PETCH (1906), BOEDIJN (1934) ont déjà insisté sur ce point : le genre *Chlorophyllum* établi par MASSEE sur le *Lepiota Molybdites* — dont nous avons fait un *Leucocoprinus* —, et basé sur la coloration verdâtre des spores ne saurait présenter une valeur naturelle. On rencontre parmi les Lépiotes des espèces à spores blanches (la majorité), crème ou roses (*L. pudica*, *L. Teisseri*, *L. congolensis*), argillacées (*L. Grassei*), ocre (*L. pyraenea* = *Phaeolepiota aurea*), olivâtres (*L. Molybdites*, *L. Eyrei*), gris verdâtre (*L. haematosperma*), ou dont la teinte varie du blanc au rouge foncé (*L. zeylanica*), de l'ocre à l'ardoise foncé (*L. flavidorufa*), du gris vert au bistre, du citrin au pourpre, etc. ¹.

1. Nous avons noté que sous l'influence d'une solution iodo-iodurée, la membrane sporique des deux Lépiotes ci-dessus bleuit faiblement mais nettement, donnant une coloration pure. DE SEYNES a déjà signalé cette réaction, dès 1898, sur l'*Annularia Teisseri* dont « les spores d'un rose clair franc bleuissent très légèrement au contact de la teinture d'iode » (p. 4). Cette observation est l'une des premières qui se soient appliquées au virage en bleu de la membrane des spores (et aussi des hyphes) de certains Hyménomycètes sous l'action des solutions iodées. ROLLAND, BARBIER, puis, avec beaucoup plus d'ampleur, BOUDIER, KÜHNER, GILBERT, René MAIRE, SINGER, ont peu à peu signalé cette réaction qui, mise ainsi à la mode, a autorisé des rapprochements ou des distinctions génériques diverses. Chez les Amanites, elle a conduit à un heureux sectionnement que d'autres particularités confirment. Par contre, on a parfois abusé de sa signification, à laquelle on a voulu trop

RÉSUMÉ

I. Dans notre premier mémoire sur les Agarics termitophiles d'Afrique tropicale (1940) nous avons montré que deux de ces champignons, recueillis sur meules de termites *Acanthotermes*(?) et *Pseudacanthotermes* en Guinée et en Côte d'Ivoire — *striatus* (Beeli) et *mammiformis* Heim —, inséparables génériquement des formes asiatiques et malaises déjà décrites, devaient, comme ces dernières, caractériser une coupure nouvelle, que nous avons appelée *Termitomyces*. Ce point de vue découlait d'une mise au point d'ordre systématique, enrichie de données anatomiques, embryologiques, biochimiques, dans laquelle nous avons successivement discuté et rejeté la parenté possible de ces Agarics avec les divers genres auxquels les champignons asiatiques avaient été jusqu'ici rattachés (*Pluteus*, *Lentinus*, *Collybia*, *Volvaria*, *Flammula*, *Pholiota*, *Tricholoma*, *Schulzeria*, *Armillaria*, *Mucidula*, *Oudemansiella*, *Lepiota*) ou avec ceux auxquels on aurait pu également penser : *Volvariella*, *Annularia*, *Armillariella*, *Amanita*, *Limacella*, *Lepiotella*. Notre deuxième Mémoire, publié ci-dessus, a étendu nos études descriptives aux *Termitomyces* *Le Testui* (Pat.), *Schimperi* (Pat.), *citriophyllus* nov. sp., *fuliginosus* nov. sp., d'Afrique tropicale, et *cartilagineus* (Berk.), d'Asie et d'Insulinde (probablement aussi d'Afrique), tous croissant sur meules, tous voisins des espèces *striatus* et *mammiformis*, et appartenant comme ces dernières au genre exclusivement termitophile : *Termitomyces* Heim.

II. Le *Termitomyces* *Le Testui*, propre à l'Afrique équatoriale et occidentale, est représenté par plusieurs formes qui diffèrent par leur taille et leur aire géographique (peut-être liée à la nature du termite); la variété *Felicis*, du Cameroun, représente — avec le *Schimperi* — l'un des plus grands Agarics jusqu'ici décrits, fait remarquable si l'on juge de la disproportion entre le volume du réceptacle fructifié et celui de la meule relativement minuscule qui le nourrit. Le *Termitomyces* *citriophyllus* diffère peu, par ses spores et ses lamelles jaunes, du *T. fuliginosus*, trouvé également en Guinée sur termitières à *Acanthotermes acanthothorax*, et très proche du *cartilagineus* asiatique (ou forme *Pluteus* du *Volvaria eurhiza*).

III. Les champignons ci-dessus étudiés permettent d'établir de nouveaux exemples de variations du voile à l'intérieur de ce même genre, voire de la même espèce, où elles peuvent intéresser voile général et voile partiel. Cependant, on peut établir une progression dans la complexité et la persistance de ces revêtements (général, marginal, partiel) depuis les formes nues (comme *citriophyllus*) jusqu'à *Le Testui* dont le double anneau est constitué en grande partie par un voile partiel. Le Tableau II (p. 142) résume les différents aspects et variations

demandé, en accentuant de nouvelles coupures génériques, à notre avis de façon prématurée ou imprudente. En effet, la réaction dite « amyloïde » s'applique en fait à des substances différentes et en général mal définies; elle ne saurait correspondre obligatoirement, comme on l'admet à tort, au « glycogène », et surtout pas à l'amidon, dont la présence ne saurait être admise chez les Mycètes. Par ailleurs, des substances amylicées appartenant aux champignons (Basidiomycètes) peuvent ne pas bleuir sous l'action de l'iode (c'est aussi le cas parmi les Algues du pyramillon des Euglènes), alors que des hémicelluloses sont sensibles à cette action. Il n'y a pas probablement de rapport chimique étroit entre la substance constituant l'anneau amyloïde apical de l'asque d'un *Aleuria* par exemple, et le revêtement amyloïde des verrues épispores d'une spore de Russule; et même, celui-ci est-il identique aux ponctuations iodophiles des spores de *Melanoleuca*? *A fortiori* n'a-t-on pas le droit de rapprocher les réactions dites « amyloïde » (bleu violacé) et « pseudoamyloïde » (rougeâtre) notées sur les spores de certains Agaricacés : elles s'appliquent à des groupes de substances sans parenté étroite. D'une façon générale, on peut dire que la réaction amyloïde chez les champignons ne correspond qu'à une indication jusqu'ici empirique et imprécise. Ces types de réactions trouveront leur valeur quand seront définis microchimiquement, par des gammes de colorants judicieux, et surtout macrochimiquement, les glucides auxquels ils correspondent.

ainsi décrits chez les *Termitomyces*. Ces diverses données confirment dans cette remarque que la présence, comme l'absence, d'un voile membraneux ne saurait impliquer *a priori* chez les Agarics un critère rigoureux de parenté ou de non-parenté.

IV. A côté des précédentes espèces de *Termitomyces*, croissant sur meules, et par suite adaptées successivement à la vie cavernicole, puis hypogée, enfin épigée, il convient de rapprocher l'*Entoloma microcarpum* Berk. et Br., placé par PATOUILLARD dans les *Mycena*, lié aussi aux termitières, mais toujours expulsé du nid par les termites avant qu'il ait pu se développer à l'intérieur des chambres. L'étude détaillée que nous en avons faite nous amène à l'inclure également parmi les *Termitomyces* en raison de quelques caractères anatomiques, biochimiques et morphologiques communs et essentiels.

V. Nous avons montré que les particularités propres au *microcarpus* épigé, qui l'ont fait éloigner des autres Agarics termitophiles, sont vraisemblablement sous la seule dépendance des conditions d'habitat auxquelles il est lié par suite de l'intervention volontaire des Termites (*Odontotermes vulgaris*, *transvaalensis*, *badius*, *Bellicositermes natalensis*). La nature non levuroïde des mycotètes subépigées, leur texture inordonnée, l'indifférenciation du blématogène, l'absence de pseudorhize, l'angiocarpie moins profonde, la constitution très précoce des organes (stipe, piléus, lamelles) dans le globe primordial, l'absence de voile (même d'indices relictuels de voile chez l'adulte), la disparition fréquente (pas constante) du mamelon piléique, sont apparemment sous la dépendance du mode de vie épigé de cette espèce, qui n'est liée aux termitières qu'avant la différenciation primordiale. Alors que les espèces liées aux meules, à état primordial levuroïde propre à la vie souterraine, sont des EUTERMITOMYCES, le *microcarpus* est un PRAETERMITOMYCES, un termitophile partiel. C'est aussi une forme beaucoup plus petite (mineure) comparativement aux premières (majeures).

VI. Il est possible que la diversité dans la taille des carpophores soit dans une grande mesure sous la dépendance des conditions nutritives inhérentes à la meule; peut-être est-il significatif que l'espèce de beaucoup la plus petite soit justement celle qui ne croît pas sur meule. Si cette hypothèse se vérifiait, on serait sans doute amené à réduire le nombre des espèces termitophiles et à considérer le genre *Termitomyces* comme constitué surtout de formes biologiques dépendant de la nature de leur support hospitalier, en quelque sorte comparables aux formes physiologiques bien connues chez les micromycètes parasites obligatoires.

VII. On peut supposer que les *Eutermitomyces* constituent des espèces dérivées d'un ancêtre Agaricacé voisin du *Term. microcarpus* qui, lui, serait resté épigé par suite de l'intervention directe de l'insecte. De l'ensemble des discussions d'ordre taxonomique ci-dessus développées, le caractère indépendant du genre *Termitomyces* se confirme, en même temps que des relations qui touchent à la fois aux *Cystoderma*, au *Lepiotella (irrorata)*, aux *Mycena Basipedes* et aux *Collybia* (notamment *Baeospora*). Cette diversité d'affinités pourrait s'expliquer par la signification de fossile vivant que présente le *Termitomyces*, lié aux meules qu'édifient depuis le début du Tertiaire les *Macrotermitinæ*. Ainsi, les *Termitomyces* sont apparemment dérivés directement d'Agaricacés, liés à des conditions de vie qui se sont maintenues aussi constantes que possible en raison des relations de ces champignons avec un insecte, hors des variations auxquelles la plupart des êtres vivants ont été soumis. Les *Termitomyces* sont donc probablement plus proches d'un ancêtre commun à certains groupes d'Agarics que n'en sont voisins

ces Agarics actuels. On pourrait admettre d'autre part que les Agarics termitophiles réunissent des caractères essentiels, qui, par ailleurs, se sont en partie spécialisés sur des coupures génériques peu à peu différenciées. Le *microcarpus* nous apporte la silhouette et les particularités voisines de celles qui ont probablement caractérisé l'espèce-mère des *Termitomyces* avant leur adaptation progressive à la vie cavernicole. On peut donc dire que l'adaptation s'est accusée dans le sens où certains caractères réunis dans le *microcarpus* ont eu tendance à se perdre, ou bien dans le sens où des caractères propres aux seuls *Eutermatomyces* ont eu tendance à se manifester peu à peu.

VIII. Dans la classification actuelle, il sera cependant convenable de placer les *Termitomyces* dans la famille des *Amanitaceæ* sensu Heim (1934) comme tribu des *Termitomyceteæ*, formant le pont entre les *Lepioteæ* (par les genres *Cystoderma*, *Lepiotella* et *Limacella*) et les *Collybieæ* (sensu Heim, 1934) (par les *Mycena Basipedes* et les *Collybia Baeospora*), cette dernière tribu propre aux *Tricholomaceæ*. Mais c'est au voisinage des Lépiotes, à côté des *Cystoderma*, *Lepiotella* et *Limacella*, que les *Termitomyces* peuvent être placés avec le plus de vraisemblance.

IX. Du point de vue de la biologie générale, l'étude des champignons des termitières nous permet de considérer de nouveaux types d'adaptation :

à côté des formes HYPOGÉES, dont on trouve des représentants à la fois parmi les Ascomycètes (Tuberales, etc.), les Basidiomycètes (Astérogastres parmi les Asterosporales, *Richoniella* parmi les Rhodogionosporales, etc.), les Phycomycètes (*Glaziella* et *Endogone* parmi les Mucorales);

à côté des formes SEMIHYPOGÉES, c'est-à-dire hypogées seulement pendant une partie de leur cycle (*Sepultaria* parmi les Discales, *Mac Owanites* parmi les Astero-gastrales, plusieurs Gastéromycètes, etc.), on doit donc considérer :

1° les espèces TERMITOPHILES STRICTES dont la phase primordiale est *cavernicole*, c'est-à-dire souterraine mais *libre*, en atmosphère relativement riche en gaz carbonique, et suivie d'une phase d'élongation hypogée et d'une phase de fructification épigée (*Eutermatomyces*);

2° l'espèce TERMITOPHILE PARTIELLE dont seule la phase *mycélienne* est cavernicole (*Prætermitomyces*);

3° enfin l'*Aegerita* levuroïde, conidiosporé, *strictement termitophile et cavernicole*, qui semble avoir perdu, dans certains cas, la faculté de produire une forme basidienne épigée.

X. Indépendamment des champignons termitophiles obligatoires (*Termitomyceteæ*), liés à l'atmosphère des chambres de la termitière, et croissant toujours sur meules, il convient de rappeler qu'il existe des champignons TERMITOPHILES PARTIELS et SAPROPHYTES, venant :

1° sur meules abandonnées, à l'intérieur ou hors du nid (*Xylaria*);

2° sur meules abandonnées, hors du nid (*Neoskofitzia*, *Peziza*, *Mucor*, *Thamnidium*, *Cephalosporium*, *Aspergillus*);

3° sur les alvéoles des termitières (*Podaxon*, *Gyrophragmium*, *Marasmius*, *Omphalia*, *Leucocoprinus*, *Lepiota*, *Psalliota*, *Xerocomus*). Certaines de ces espèces sont obligatoirement termitophiles-saprophytes (*Podaxon termitophilus*, *Marasmius pahouinensis*), les autres facultatives.

Nous donnons ci-dessus une description détaillée du *Marasmius pahouinensis* De Seynes, que nous avons recueilli sur alvéoles du nid d'un *Microcerotermes* sylvestre, en Côte d'Ivoire,

et qui, par ailleurs, offre un développement angiocarpique. Nous décrivons aussi deux Lépiotes saprophytes sur termitières, dont l'une nouvelle : *Lepiota Grassei*.

XI. Le cycle des *Termitomyces* est profondément marqué par leur croissance originellement cavernicole : ce stade en atmosphère confinée a provoqué l'apparition d'une forme levuroïde, qui, peu à peu individualisée, est devenue indépendante de son milieu naturel, puisque j'ai pu en réussir la culture sur milieux artificiels, sous un état pareillement levuroïde, très voisin de celui qu'elle occupe naturellement; d'autre part, à Madagascar, la forme levuroïde représentée par les mycotètes (*Aegerita*) est fréquente, mais la forme Agaric absente, ce qui autorise à supposer qu'ici le *Termitomyces* a perdu peu à peu sa forme basidiosporée pour se reproduire uniquement sous sa forme cavernicole levuroïde. D'ailleurs, d'après Petch, certaine forme *Pluteus* de *Termitomyces* ne donne naissance qu'à un seul Agaric par meule, les autres jeunes pseudorhizes avortant, tandis que dans la forme *Armillaria* les carpophores apparaissent en nombre à partir de la même meule. En outre, la rupture des conditions appartenant au milieu auquel la chambre des termitières est soumise entraîne la dégénérescence des mycotètes et l'avortement de la forme basidiosporifère. Enfin, la culture des mycotètes sur milieux artificiels en atmosphère ordinaire a provoqué un pléomorphisme se traduisant par l'apparition d'une forme plus duveteuse ou farineuse.

XII. Tous les *Termitomyces* portent également dans leur anatomie la marque profonde de leur origine. Les blastospores ou éléments ovoïdes binucléés, et à deux grosses vacuoles polaires, formées sur les chaînes ramifiées dichotomiquement de la mycotète, se rattachent à un type de cellule, de cloisonnement et de ramification qui fixe son empreinte dans toute l'organisation ultérieure du champignon. On la retrouve en effet dans les hyphes du stipe, dans les revêtements piléiques en palissade (blématogène et derme), dans les filaments sclérifiés du disque basal de la pseudorhize, adhérent à la meule. Toutes les zones de protection ou d'élongation sont faites d'éléments liés au même mode de formation, constitutif des cellules essentielles de la mycotète. L'emboîtement multiple de ce processus produit finalement le sporophore.

XIII. Les *Termitomyces*, sous leur forme mycotètes, sont des commensaux, obligatoirement adaptés, et non des symbiotes des termites. Contrairement à l'opinion classique, on ne peut admettre que ces insectes en réalisent la culture dans le but de s'en nourrir; l'aliment que ces champignons leur apportent est exceptionnel, accidentel, non régulier; quant aux meules, elles sont faites pour l'éclosion des larves (BATHÉLLIER, P. GRASSÉ). Il s'est trouvé que leur composition et leurs caractères physico-chimiques stables sont éminemment favorables à la croissance de certains Agarics qui s'y sont exclusivement adaptés. Les termites les tolèrent en les surveillant; sans doute ont-ils été impuissants à empêcher leur introduction progressive dans les nids. D'ailleurs, la poussée des pseudorhizes hors des chambres leur importe peu; seule une croissance accélérée des mycotètes peut les gêner : alors ils les sectionnent et les emportent dans certaines chambres où ils les emmagasinent, ou bien ils les expulsent hors de la termitière (*T. microcarpus*).

XIV. La transmissibilité des *Termitomyces* se fait très vraisemblablement à la fois par blastospores et par basidiospores, les termites étant les agents, à notre avis inconscients, de l'introduction de ces éléments dans la termitière. La théorie du sarclage, qui voit dans le

termite l'ouvrier champignoniste mettant au moins une culture pure dont il apporterait lui-même de l'extérieur les germes, et qu'il sait consciemment revigorer quand il est nécessaire par apport direct de basidiospores, est purement anthropomorphique. Si le *Termitomyces* réalise dans la termitière une culture pure, au moins apparente, c'est que, seul, il est capable d'y croître, parce qu'il s'est adapté à l'atmosphère confinée qui y règne¹. Mais il est lié à ces conditions. La forme levuroïde peut pousser sur milieux artificiels, s'ils sont suffisamment riches en glucides. Mais elle ne paraît capable de produire un carpophore fructifié que dans des conditions naturelles. Par contre, la meule, sortie de l'atmosphère souterraine, et abandonnée par les termites, ne constitue plus qu'un milieu nutritif chimiquement convenable aux attaques de plusieurs saprophytes.

XV. L'analogie entre les files de cellules blastosporoïdes des mycotètes d'*Eutermatomyces*, des primordia de *Prætermatomyces*, entre les « Kohlrabihaufchen » des fourmilières à champignons édifiées par les fourmis *Atta* sud-américaines, entre les chaînes d'éléments formant le velours mycotique des *Ambrosia* dans les galeries de Bostrychides et de Galles des Cécidomyies, mérite une explication satisfaisante. Elle laisse en suspens l'hypothèse plausible d'une influence exercée par la nature animale de l'hôte, d'une morphose sous la seule dépendance du contact de l'insecte. Elle peut être également expliquée par la stricte intervention directe de conditions physico-chimiques voisines, qui se retrouveraient en commun, dans une certaine mesure, pour ces divers cas d'adaptation. Par le concours de l'expérience seule, il sera permis d'adopter l'une ou l'autre de ces hypothèses.

1. Nous avons supposé jusqu'ici que l'atmosphère des chambres des *Macrotermitinae* offrait une teneur relativement très élevée en gaz carbonique : du moins est-ce là le point de vue admis généralement par les entomologistes, quoique les indications précises de mesures à ce sujet fassent défaut. Cependant, des essais poursuivis au cours de l'été 1941 au Laboratoire de Biologie végétale de la Sorbonne, à Fontainebleau, et au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, nous ont montré qu'en atmosphère relativement riche en CO² (60 à 90 %) la croissance des mycotètes sur milieu Sabouraud était arrêtée ou très affaiblie, alors qu'elle se maintenait à peu près normalement dans des courants très riches en oxygène (42 à 48 % d'O² et 9 à 11 % de CO²). Il est donc possible que l'influence exercée par la composition de l'atmosphère de la chambre sur le comportement des mycotètes ne soit pas celle qu'on pourrait supposer *a priori*. Il conviendrait de connaître exactement, par des mesures précises, cette composition qui pourrait révéler une teneur en CO² encore peu élevée, compatible avec une croissance qui semble, d'après nos expériences, impossible dans les conditions voisines de l'anaérobiose (*Note ajoutée pendant l'impression*).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE IX

A à D : **Agarics termitophiles croissant sur meules** (*Eutermatomyces*).

Fig. A (1, 2, 3) : *Termitomyces fuliginosus* Heim. En 1, jeune exemplaire (Macenta, Haute-Guinée).

Fig. B (4, 5, 6) : *Termitomyces* *Le Testui* (Pat.) f. *Felicis*. En 4 et 5, jeunes échantillons (Cameroun).

Fig. C (7, 8, 9) : *Termitomyces* *Le Testui* (Pat.) f. *incertus*. En 7 et 8, jeunes échantillons (Kindia, Guinée).

Fig. D (10, 11) : *Termitomyces Schimperi* (Pat.) f. *lactifluus*, jeunes exemplaires (Man, Côte d'Ivoire).

E : **Agarics termitophiles épigés** (*Praetermitomyces*)

Fig. E (12) : *Termitomyces microcarpus* (Berk. et Br.) (Cameroun).

Fig. E (13) : *Termitomyces microcarpus* (Berk. et Br.) f. *elongatus* (Macenta, Guinée).

F : **Agaric termitophile saprophyte épigé.**

Fig. F (14 à 17) : *Marasmius pahouinensis* De Seynes. En 14, très jeune exemplaire, en 17 coupe longitudinale médiane (Toulépleu, Côte d'Ivoire).

Echantillons grandeur nature ou un peu réduits. Roger HEIM (fig. A, et C à F) et H. JACQUES-FÉLIX (fig. B) pinxerunt.

PLANCHE X.

Termitomyces fuliginosus Heim et T. Le Testui (Pat.)

Fig. 1. — Meules édifiées par l'*Acanthotermes acanthothorax*, sur lesquelles croît le velours mycélien propre au *Termitomyces fuliginosus* (Macenta, Guinée française) (Gross. : 3/2).

Fig. 2. — Bases de pseudorhizes de *Termitomyces fuliginosus*, montrant l'épaississement sclérifié basal parsemé des ponctuations caractéristiques (Macenta, Guinée française) (Gross. : 3/2).

Fig. 3. — Coupe radiale à la base du mamelon piléique du *Termitomyces fuliginosus*, montrant le revêtement cuticulaire à hyphes couchées *h*, reposant sur une strate chromophile *cp* dont les éléments emmêlés s'orientent parallèlement dans la strate hypodermique *s*, passant à la chair piléique. En *L*, un laticifère (Macenta, Guinée française) (Gross. : 200).

Fig. 4. — Coupe radiale dans le mamelon piléique du *Termitomyces* *Le Testui* f. *incertus*, montrant le revêtement palissadique (de *h* à la ligne de fléchissement) épais de 200 μ , dont les éléments s'infléchissent peu à peu dans la partie profonde vers la strate hypodermique (Kindia, Guinée française) (Gross. : 150).

PLANCHE XI

Embryologie du Termitomyces microcarpus (Berk. et Br.)

Fig. 1. — Coupe longitudinale médiane à travers un primordium de la forme épigée normale, de 0,7 mill. de diamètre. Les différentes parties du carpophore sont déjà entièrement individualisées comme elles le seront chez l'adulte ; les lamelles sont formées ; la marge piléique, fortement enroulée, *m p*, est encore liée au rebord supérieur de la base volviforme du champignon, partie survivante de la mycotète *M* (Cameroun, N° 4381) (coloration à l'hématoxyline ferrique) (Gross. : 80).

Fig. 2. — Coupe analogue à la précédente, mais dans un primordium de plus grande taille (1,7 mill. de diam.). En *m*, indice du mamelon ; en *b*, quelques cellules cystidiformes et sphérozystoïdes provenant de la partie externe de la mycotète dont la base subsiste en *M* ; en *C*, chambre hyméniale (Cameroun, N° 4381) (coloration au bleu lactique) (Gross. : 50).

Fig. 3. — Coupe longitudinale médiane dans un primordium de la forme subépigée *elongatus*, de 0,5 mill. de diam. On y trouve la preuve que le développement du champignon, quoique beaucoup moins endogène que chez les *Eutermi-*

tomycetes est encore angiocarpique. *e*, couche épicuticulaire; *h*, cuticule en continuité avec le revêtement *g* de la partie supérieure du jeune stipe *S*; *mp*, marge piléique sous le revêtement des cuticules; *C*, chambre hyméniale; *c p*, couche chromophile sous-cuticulaire. On note ici une notable élongation du stipe, extérieur et inférieur au jeune piléus, alors que dans la forme normale (1) le stipe se différencie à l'intérieur même du globe piléique (Guinée, N° D. 18) (color. à l'hématocycline ferrique) (Gross. : 100).

Fig. 4. — Coupe longitudinale médiane analogue à la précédente, dans un primordium de 0,45 mill., appartenant à la forme *elongatus* (color. à l'hématocycline ferrique) (Gross. : 65).

Fig. 5. — Demi-coupe longitudinale médiane dans un primordium de la forme normale, dont le diamètre du périidium est de 650 μ . L'origine endogène de l'hyménium apparaît nettement (Cameroun, N° 4381) (color. à l'hématocycline ferrique) (Gross. : 100).

Fig. 6. — Portion d'une coupe longitudinale médiane de 950 μ de diam. total dans un primordium de la forme normale mettant en évidence l'origine endogène de l'hyménium, comme dans la précédente (Cameroun, N° 4381) (color. à l'hématocycline ferrique) (Gross. : 130).

PLANCHE XII

1.

Embryologie du *Termitomyces microcarpus* (Berk. et Br.)

Fig. 1. — Coupe longitudinale à travers une mycotète non encore organiquement différenciée, de 600 μ de diamètre, du *Termitomyces microcarpus*, montrant la disposition inordonnée des cellules globuleuses assimilables à des sphérocytes (forme *elongatus*, Guinée, N° D. 18) (Gross. : 150).

Fig. 2. — Coupe tangentielle verticale dans un primordium entièrement différencié de 900 μ de largeur du *Termitomyces microcarpus*. L'orientation des hyphes de la trame des lamelles se manifeste déjà au pourtour du globe intérieur renfermant l'appareil hyménien (Cameroun, N° 4381) (Color. à l'hématocycline ferrique) (Gross. : 160).

Fig. 3. — Coupe plus profonde dans le même primordium que ci-dessus (Gross. : 120).

Fig. 4. — Coupe encore plus profonde dans le même primordium que ci-dessus (Gross. : 70).

Fig. 5. — Coupe verticale submédiane dans le même primordium que ci-dessus; le profil du mamelon piléique apparaît (Gross. : 70).

2.

Fig. 6. — Développement du *Marasmius pahouinensis* De Seynes. Coupe longitudinale médiane dans un primordium de 700 μ de diamètre montrant un hyménium naissant d'origine apparemment angiocarpique. *C*, cavité prélamellaire; *hy*, futur hyménium; *mp*, future marge piléique; *S*, stipe; *v*, voile cortiniforme fugace entre la marge piléique enroulée et le sommet du stipe; la pellicule à cellules en brosse forme tout le pourtour de la convexité piléique jusque vers la marge. (Côte d'Ivoire N° B. 25) (Color. à l'hématocycline ferrique) (Gross. : 130).

Les microphotographies des planches XI et XII ont été réalisées avec le précieux concours de MM. Robert LAMI et M. LEFÈVRE que nous remercions bien vivement ici.

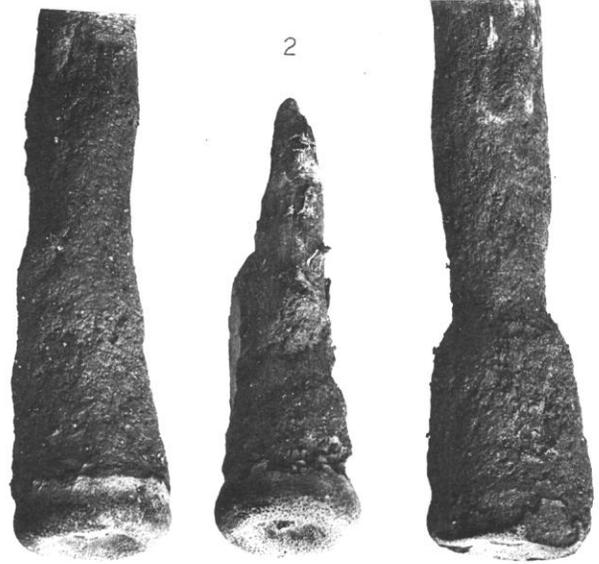


ROGER HEIM ET H. JACQUES-FÉLIX PINXIT.

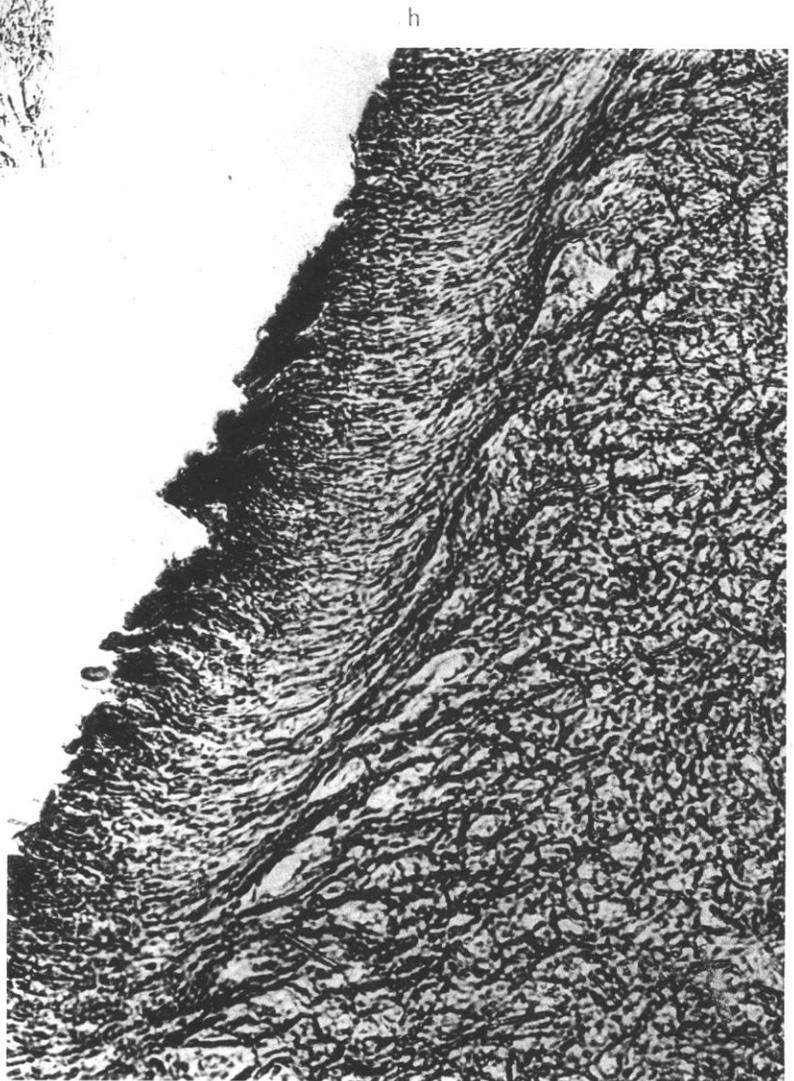
AGARICS TERMITOPHILES D'AFRIQUE TROPICALE



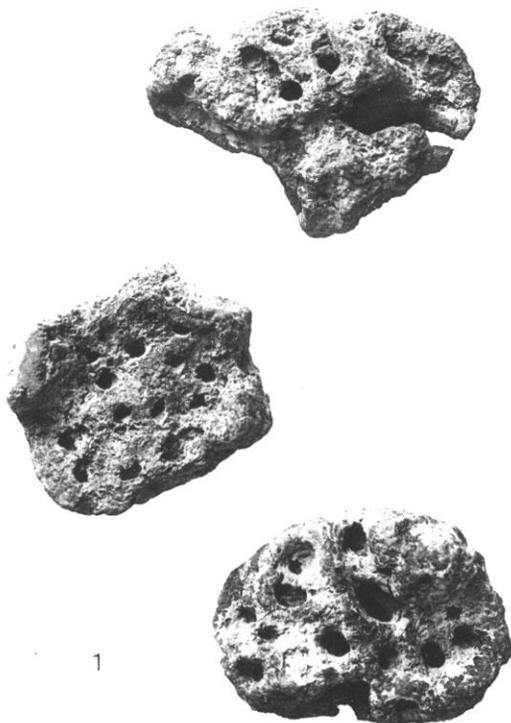
3



2



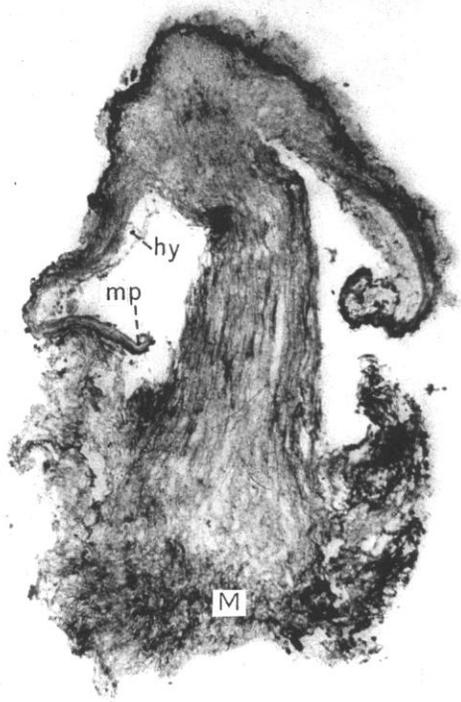
4



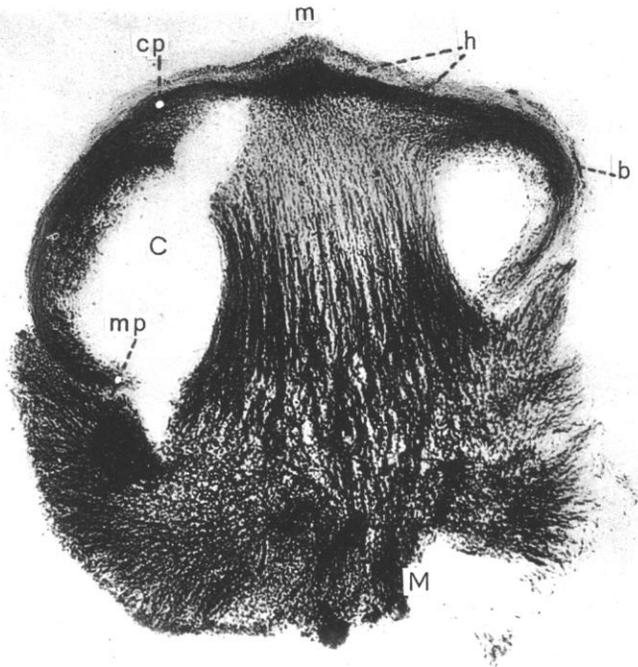
1

Vigier et Bruissen, Imp.

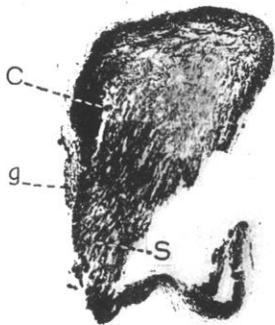
AGARICS TERMITOPHILES D'AFRIQUE TROPICALE



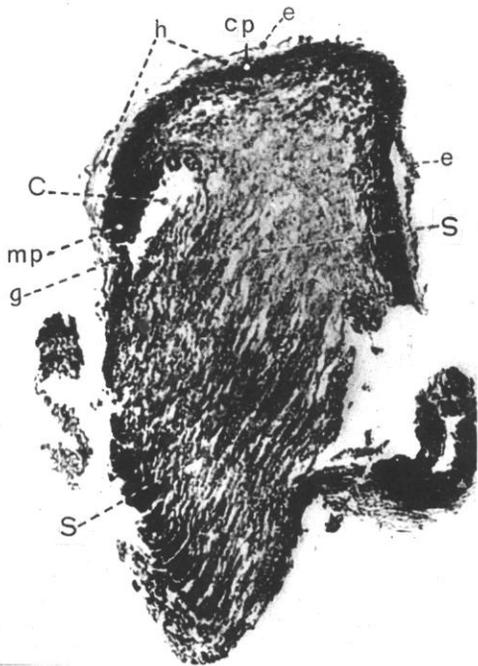
1



2



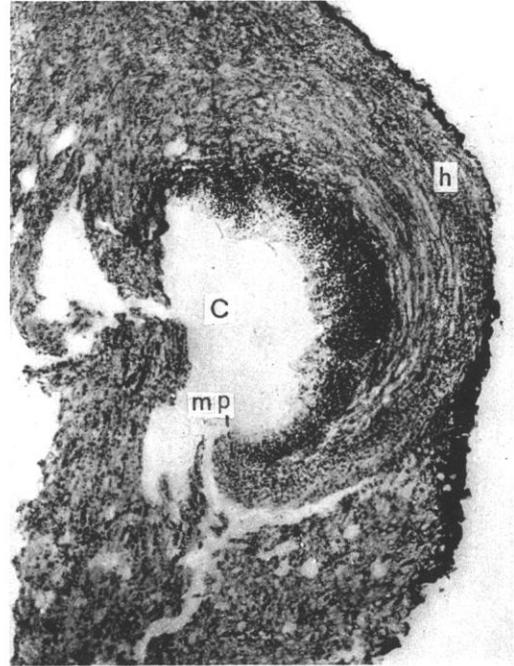
4



3



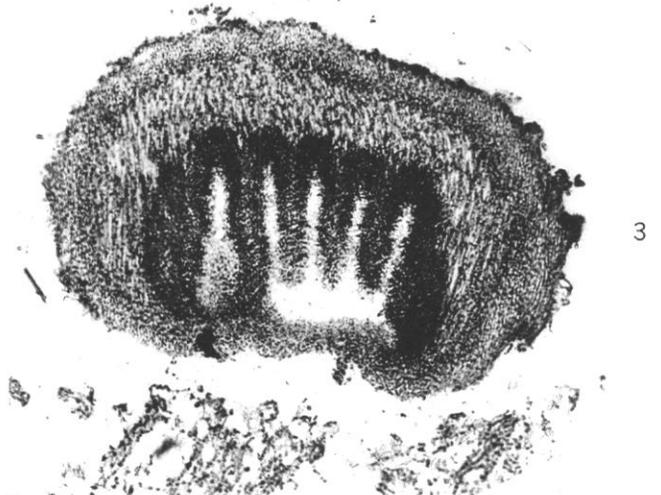
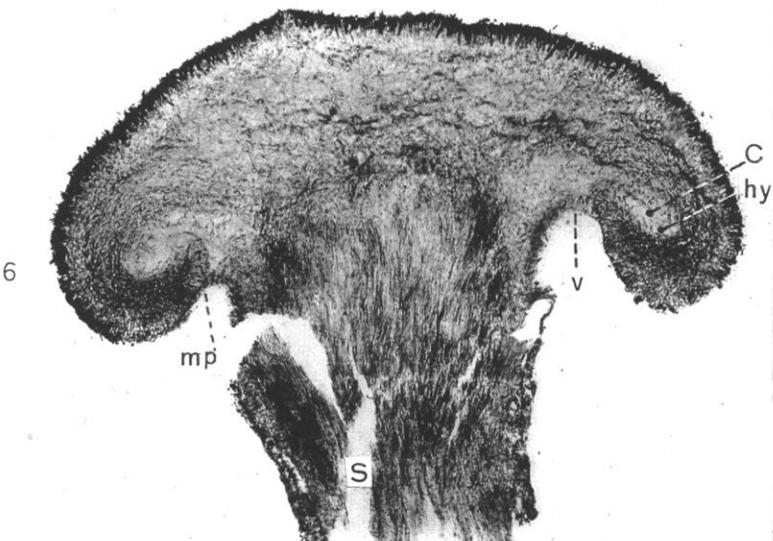
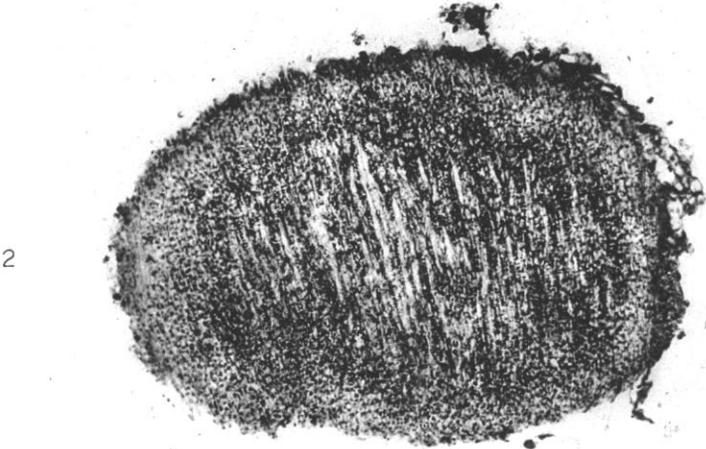
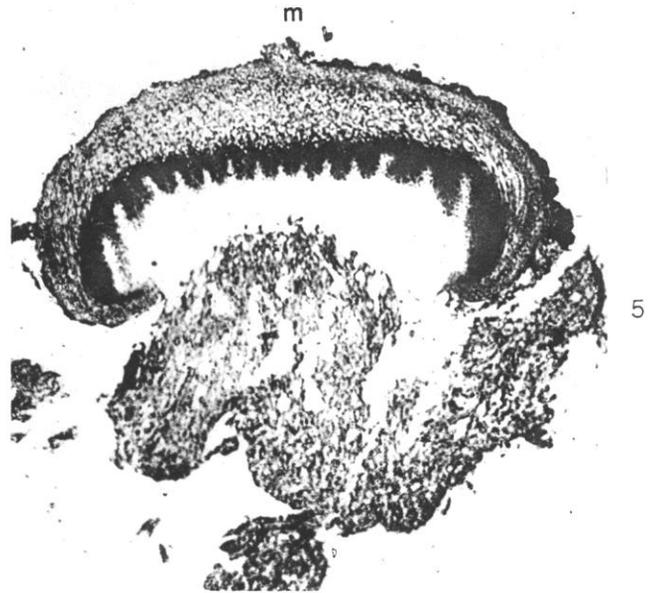
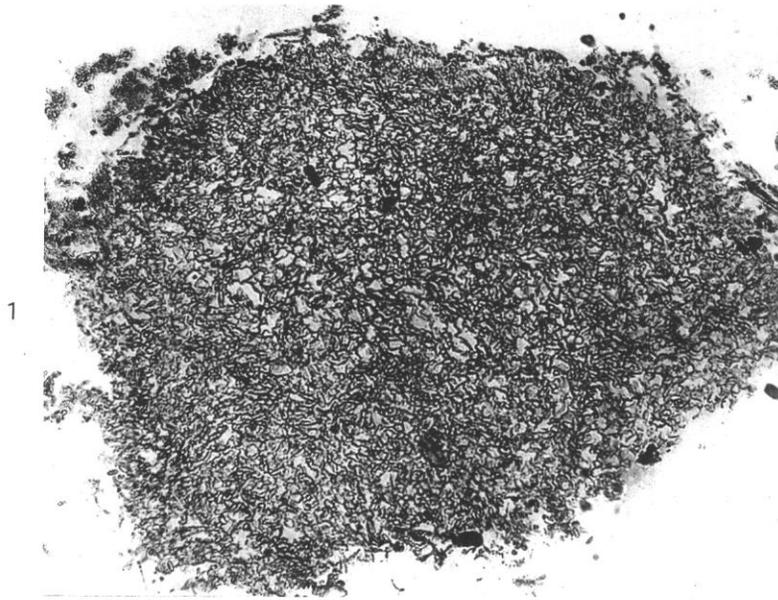
5



6

Vigier et Brunissen. Imp.

AGARICS TERMITOPHILES D'AFRIQUE TROPICALE



Vigier et Bruissen, Imp.

AGARICS TERMITOPHILES D'AFRIQUE TROPICALE