

Trois entolomes (Entolomatales, Basidiomycota) à épicutis hyméniforme de la réserve spéciale d'Ambohitantely, Madagascar

Guillaume EYSSARTIER ^{a*}, Émile RANDRIANJOHANY ^b & Bart BUYCK ^c

^a 78, boulevard Stalingrad, F-24000 Périgueux ; courriel : geysstier@gmail.fr

^b Centre national de recherche sur l'environnement (CNRE), BP 1739,
Lab. de microbiologie de l'environnement (LME), Antananarivo – Madagascar ;
courriel : randrianjohanye@yahoo.com

^c Muséum national d'histoire naturelle, Département systématique et évolution,
UMR 7205, 57, rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 ; courriel : buyck@mnhn.fr

Résumé – Les auteurs décrivent trois entolomes caractérisés notamment par leur épicutis hyméniforme et tous récoltés dans la réserve spéciale d'Ambohitantely, à Madagascar. *Entoloma coeruleomagnum* subsp. *cyanater* subsp. *nov.* est décrite comme nouvelle sous-espèce d'un entolome originalement décrite de la Tasmanie. *E. henricii* est pour la première fois récolté hors d'Europe, tandis que *E. velutipileum* était originalement décrite de la forêt dense humide du Gabon.

Basidiomycètes / Caliderma / Entolomatales / Entoloma callidermum / Madagascar

Abstract – The authors report three *Entoloma* with a hymeniform suprapellis from the Special Reserve of Ambohitantely, Madagascar. *Entoloma coeruleomagnum* subsp. *cyanater* subsp. *nov.* is described as a new subspecies for a taxon that was originally described from Tasmania. *E. henricii* is here for the first time reported from outside Europe, whereas *E. velutipileum* was originally described from the rain forest in Gabon.

Basidiomycètes / Caliderma / Entolomatales / Entoloma callidermum / Madagascar

INTRODUCTION

Nous poursuivons, ici, notre série d'études concernant le genre *Entoloma* à Madagascar, débutée il y a déjà 11 années (Eyssartier et coll., 2001). Bien que ce genre soit bien représenté sur la « Grande-Île » – nous avons pu étudier environ 85 récoltes –, il n'a été étudié de façon systématique que par Romagnesi (1941).

* Auteur à qui la correspondance doit être adressée.

Nous décrivons trois espèces caractérisées par un épicutis composé de cellules plutôt courtes, presque sphériques, clavées ou lagéniformes, mais toujours disposées verticalement, ce qui donne en coupe une structure palissadique ou hyméniforme. Ces entolomes sont parfois classés dans le genre *Calliderma* (Romagn.) Largent (Largent, 1994 ; Aime et coll., 2010 ; Karstedt & Capelari, 2010) bien que ce dernier semble n'avoir pas, du moins dans sa définition actuelle, de réelle consistance phylogénétique (Co-David et coll., 2009 ; Baroni & Matheny, 2011).

La réserve spéciale d'Ambohitantely se situe dans la région d'Analama, à environ 140 km au nord-ouest d'Antananarivo, et abrite les derniers vestiges de la forêt dense et humide du domaine central de Madagascar. Elle couvre à peu près 5 600 ha, dont approximativement 2 730 ha sont boisés avec la végétation naturelle, assez fragmentée mais dont le plus grand bloc de forêt originelle (d'où proviennent nos récoltes) mesure à peu près 1 250 ha. Le restant de la réserve spéciale, environ 3 000 ha, est constitué de plantations dispersées de pins et de d'eucalyptus, et de zones herbeuses (Langrand, 2008). Les feux incontrôlés qui pénètrent dans la forêt, la coupe de bois et le pâturage des zébus continuent à menacer ce dernier vestige de la forêt pluviale sempervirente du domaine central. Pourtant, sur le plan mycologique, Ambohitantely s'avère extrêmement intéressant et la forêt originelle abrite une fonge exceptionnelle et unique à Madagascar : malgré de longues années d'exploration mycologique, Ambohitantely reste la seule localité d'où sont connus *Russula tenuipilosa* Buyck (une espèce de la forêt guinéo-congolienne qui n'est connue que du type récolté il y a presque un siècle) ou encore *Podoserpula pusio* Reid, un champignon rarissime d'origine Gondwanienne très ancienne (Buyck, 2002).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les récoltes ont été photographiées sur le terrain, et décrites sur le frais. Sauf indication contraire les observations microscopiques ont été réalisées sur matériel sec et dans le rouge congo après un bref traitement avec une lessive de potasse à 5 %. Les mesures sporales sont données en micromètres (μm) : elles comprennent les *minima* et *maxima* mesurés encadrant les moyennes en italique. Le quotient de la longueur par la largeur (coefficient Q) est noté selon les mêmes règles. Sur la planche de dessins microscopiques, la barre d'échelle représente 10 micromètres.

DESCRIPTIONS DES ESPÈCES

Entoloma coeruleomagnum subsp. *cyanater* Eyssart. & Buyck, *subsp. nov.*

Figs 4-6, 15-16

Mycobank : MB 800581

Diagnose : *A typo lamellis roseis numquam violaceo-tinctis et pileo atrovioleaceo vel brunneolazulino differt.*



Figs 1-6. *Entoloma callidermum* (holotype). 1. Spores. 2. Basides. 3. Épicutis. 4-6. *Entoloma coeruleomagnum* subsp. *cyanater* - 4. Spores. 5. Basides. 6. Épicutis (dessins G. Eyssartier).

Holotypus : Madagascar. Plateau Central. Réserve spéciale d'Ambohitantely, près d'Ankazobe, alt. 1 500-1 600 m, dans une forêt dense primaire à *Uapaca densifolia* et différents Sarcolaenaceae, le 5 février 2008, B. Buyck & V. Hofstetter 08.339 (PC0085597).

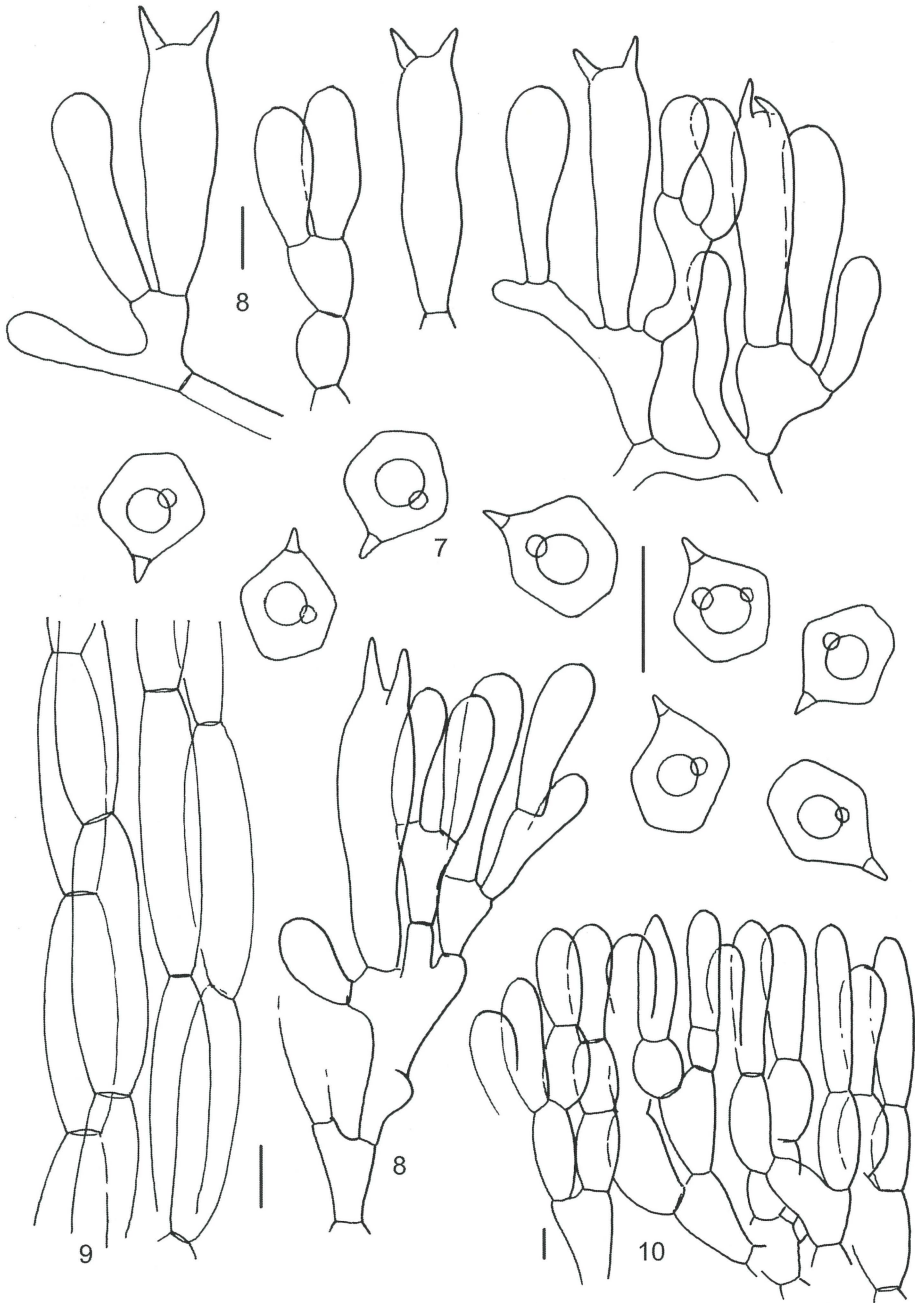
Chapeau de 105 mm de diamètre, plan-convexe un peu creusé autour d'un dôme central peu prononcé, irrégulier, à bord un peu rabattu, très mat, ridé radialement au disque, bleu brunâtre à bleu violacé profond au bord. **Lames** très échancrées, moyennement serrées, rosâtres, à arête fortement érodée-denticulée. **Pied** mesurant 85 × 15 mm, à peu près cylindrique, bleu azur à reflets un peu violacés, se tachant çà et là de jaune assez vif en particulier sur la partie basale enterrée, à la fois fibrilleux et très finement méchuleux, un peu plus pâle au sommet, mais dessinant juste avant les lames un cerne bleu violacé sombre frappant. **Chair** assez épaisse, blanchâtre ou jaunâtre dans le pied ; odeur et saveur non notées.

Spores mesurant 7-8,4-10 × 6,5-7,8-9 µm, Q = 1-1,1-1,2 (n = 30), isodiamétriques ou presque, marquées de 6-7 angles plus ou moins bien marqués. **Basides** tétrasporiques, cylindracées ou un peu clavées, mesurant en moyenne 38-48 × 10-11 µm. **Cystides** absentes. **Trame lamellaire** composée d'un médiostrate régulier, d'hyphes aux éléments n'atteignant tout au plus que 100 µm de long et de 8-15 (20) µm de large, mêlées d'assez nombreuses hyphes oléifères; sous-hyménium d'hyphes grêles emmêlées et ramifiées, larges de 3-5 µm. **Épicutis** hyméniforme à pallisadique, formé d'éléments de forme très variable, longuement cylindracés, clavés ou lagéniformes pouvant atteindre 80 µm de long par 5-10 µm de large, à contenu jaunâtre souvent plus ou moins précipité (sur le sec), ou alors colorés par un léger pigment brun intracellulaire diffus. **Boucles** abondantes sauf aux cloisons des éléments de l'épicutis, où elles sont rares, voire peut-être même absentes.

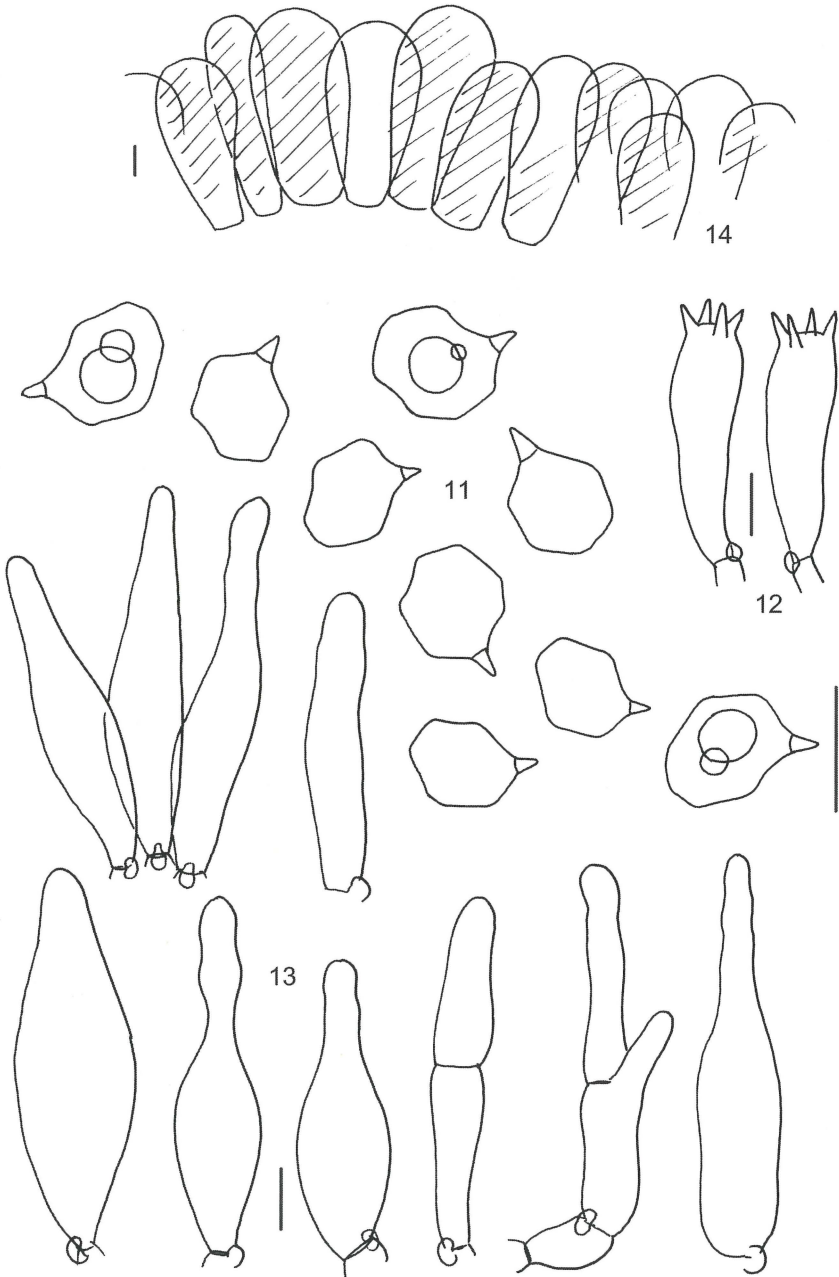
Autre spécimen examiné : Madagascar. Plateau Central. Réserve spéciale d'Ambositantely, alt. 1 500-1 600 m, dans une forêt dense primaire à *Uapaca densifolia* et différents *Sarcolaenaceae*, à environ cinquante mètres de l'holotype, le 5 février 2008, B. Buyck & V. Hofstetter 08.346 (échantillon en mauvais état; PC 0085599).

Commentaire : Avec ces récoltes, nous étions persuadés d'avoir affaire à *E. callidermum* (Romagn.) Noordel. & Co-David (nos figs. 1-3), taxon commun en Afrique tropicale (voir Romagnesi, 1956, 1957; Romagnesi & Gilles, 1979) et déjà récolté à Madagascar (Romagnesi, 1947), mais les spores sensiblement trop grandes et la forme et la taille des cellules du revêtement piléique nous rapprochent définitivement d'*E. coeruleomagnum*, décrit de Tasmanie (Gates & Noordeloos, 2007). Ces différences, affirmées en comparant les descriptions originales, sont confirmées par l'étude du type de *Rhodophyllus callidermus* Romagn., qui nous a montré des spores mesurant 6-6,5-7,5 × 5-5,5-6 µm (Q = 1-1,2-1,3). Néanmoins, notre récolte se distingue macroscopiquement d'*E. coeruleomagnum* par son chapeau à la fois plus violacé et plus décolorant et, surtout, par ses lames pâles, sans aucune teinte bleue ni violacée ce qui, assorti à l'éloignement géographique des deux taxons, nous semble justifier la description d'une sous-espèce malgache. Notons qu'il n'est pas impossible que Romagnesi lui-même ait confondu sous le nom de *Rhodophyllus callidermus* plusieurs taxons, dont peut-être le taxon que nous décrivons ici : il note en effet, dans le 6^e fascicule de la *Flore iconographique des champignons du Congo* (Romagnesi, 1957), « Espèce assez variable par la couleur et le port. Les récoltes congolaises diffèrent de la récolte type par la cuticule non crevassée et par les spores parfois plus grosses », et donne comme mesures sporales « 6,7-11 × 6,5-8 µm ».

Calliderma indigofera (Ellis) Largent (syn. *Entoloma indigoferum* (Ellis) Sacc.) est, comme le rappelle Largent (1994), très proche d'*E. callidermum*, et ne semble s'en distinguer que par son pied blanchâtre, plus ou moins teinté de bleu, et par ses spores un peu plus petites (7-8 × 6,5-7,5 µm selon Largent, *loc. cit.*, p. 31). Parmi les autres gros entolomes bleus à épicutis hyméniforme et hyphes bouclées, on peut citer *Calliderma caeruleosplendens* Largent, Aime & T. W. Henkel, à silhouette différente et spores plus grandes (Aime et coll., 2010), *E. praestans* Corner & E. Horak, à petites spores cuboïdes (Horak, 1975), *E. marinum* Corner & E. Horak et *E. caeruleoviride* Corner & E. Horak, tous deux cystidiés, ou encore *E. generosum* Corner & E. Horak, à spores de 10-12 × 7-8 µm (Horak, 1980). En Europe, le très rare *E. jennyae* Noordel. & Cate est extrêmement proche d'*E. coeruleomagnum* et ne se distingue guère que par son chapeau d'un bleu différent et par son pied blanchâtre (Noordeloos, 1994; Gates & Noordeloos, 2007.).



Figs 7-10. *Entoloma henricii*. 7. Spores. 8. Basides et éléments hyméniens. 9. Éléments de la trame lamellaire. 10. Épicutis (dessins G. Eyssartier).



Figs 11-14. *Entoloma velutipileum*. 11. Spores. 12. Basides. 13. Cystides. 14. Épicutis (dessins G. Eyssartier).



Figs 15-19. *Entoloma coeruleomagnum* subsp. *cyanater* in situ. **15.** Carpophore. **16.** Détail des lames. Figs 17-18. *Entoloma henricii*. **17.** Carpophores, **18.** Détail des lames. **19.** *Entoloma velutipileum*. Carpophores in situ (photos B. Buyck).

Entoloma henricii E. Horak & Aeberh., *Cryptogamie, Mycologie*, 4 (1) : 21. 1983.

Figs 7-10, 17-18

Chapeau de 35-60 mm de diamètre, irrégulièrement convexe, à bord rabattu et souvent mollement lobé, très mat et très finement granuleux sous la loupe, ochracé brunâtre, gris-brun de corne terne, un peu plus brun par endroits, apparemment hygrophane, ayant parfois tendance à se craqueler très délicatement, évoquant ainsi certains *Dermoloma*. **Lamelles** échancrées, assez espacées, abondamment interveinées au fond des sinus interlamellaires et même parfois ridées sur les faces, beige rosâtre ; arête ondulée, mais entière et concolore. **Pied** court, de longueur inférieure au diamètre du chapeau, de 25-45 × 3-5 mm environ, fibrilleux, beige brunâtre pâle. **Odeur** et **savoir** non notés.

Spores mesurant 8-9,2-11 × 7,5-8,3-9,5 µm, Q = 1-1,1-1,25, subglobuleuses, avec 5 (6) angles assez bien marqués. **Basides** régulièrement bisporiques (quelques rares basides trisporiques), mesurant en moyenne 35-52 × 10-13,5 µm, un peu clavées ou plus ou moins cylindriques, parfois avec un étranglement plus ou moins marqué à mi-hauteur. **Cystides** absentes ; on observe, sur l'arête des lames, d'abondants éléments plus ou moins clavés ou cylindracés, indissociables des jeunes basides, et surtout visibles lors de l'observation d'une coupe transversale de lames, sur laquelle ils apparaissent comme formant un bourrelet relativement uniforme ; ces éléments se retrouvent, identiques, sur les faces des lames et sont simplement plus abondants sur l'arête. **Trame lamellaire** composée d'un médiostate régulier d'hyphes mesurant en moyenne 100-15 × 10-30 µm. **Épicutis** strictement hyméniforme, formé d'éléments clavés larges de 8-12 µm reposant souvent sur des éléments plus courts, en tonnelets ; pigment brun pâle intracellulaire. **Boucles** absentes.

Spécimen examiné : Madagascar. Plateau Central. Réserve naturelle d'Ambohitantly, près d'Ankazobe, alt. 1 500-1 600 m, dans une forêt dense primaire à *Uapaca densifolia* et différents *Sarcolaenaceae*, le 5 février 2008, B. Buyck & V. Hofstetter 08.097 (PC 00885600).

Commentaire : En étudiant cette récolte, nous avons de suite pensé à *E. henricii* E. Horak & Aeberh. (Horak, 1983), espèce européenne aux caractères parfaitement superposables. La bonne description et la photographie données pour cette espèce par Noordeloos (1994) et par Vila & Caballero (2009) sont édifiantes : même port, mêmes couleurs, mêmes lames interveinées, mêmes spores (certes un peu plus grandes chez ces derniers auteurs, mais la description originale de Horak donne des mesures superposables aux nôtres), mêmes basides bisporiques... Notons que Noordeloos (*loc. cit.*), décrit un hyménium « very irregular, with filamentous, cylindrical and clavate basidioles, that sometimes resemble true cheilocystidia. », autre détail rendant parfaitement compte de nos propres observations.

Même s'il est toujours délicat d'utiliser le nom d'une espèce européenne pour une récolte réalisée dans les régions tropicales, la correspondance est si parfaite qu'il est bien difficile de ne pas imaginer, ici, que nous avons affaire à un autre exemple d'une espèce tropicale égarée en Europe à la faveur des échanges intercontinentaux modernes. Rappelons simplement le cas bien connu de *Clathrus archeri* (Parent & Thoen, 1986 ; Parent et coll., 2000) ou celui, plus récent, de *Favolaschia calocera*, espèce décrite de Madagascar et retrouvée en Italie (Vizzini et coll., 2008

Entoloma velutipileum (Romagn. & Gilles) Noordeloos & Co-David, *Persoonia*, 23 : 174. 2009.

Figs 11-14, 19

Basionyme : *Rhodophyllus vetulipileus* Romagn. & Gilles, *Beih. Nova Hedwigia*, 59 : 473. 1979.

Chapeau de 10-15 mm de diamètre, convexe, brun terne, mat et ayant parfois tendance à se gercer ou à se craqueler de façon concentrique, laissant alors apparaître la chair pâle (par temps sec ?). **Lamelles** adnées à un peu échancrées, assez espacées, blanchâtres puis rosâtres, à arête grossièrement érodée. **Pied** de 20-25 \times 1-3 mm, cylindrique ou presque, crème brunâtre assez pâle, se salissant de brun en séchant et à manipulation, fibrilleux-strié, assez luisant en séchant et un peu pruineux-floconneux sous les lames. **Odeur** et **savoir** non notés.

Spores mesurant 8-9-10 \times 7-8-9 μm , Q = 1-1,15-1,3, subglobuleuses, avec 6 (7) angles assez bien marqués. **Basides** tétrasporiques, clavées, mesurant en moyenne 30-40 \times 10-12 (13,5) μm . **Cystides** abondantes sur l'arête des lames, mais ne la rendant pas totalement stérile, souvent groupées en bouquets, le plus souvent lagéniformes quoique aussi simplement cylindracées, mesurant 47-60 μm de longueur et 9-14 (17) μm de large dans la partie basale ventrue, 4-7 μm dans le col lorsque celui-ci est bien différencié. **Trame lamellaire** à peu près régulière, composée d'un médiostate de très longues hyphes de plusieurs centaines de micromètres de longueur et pouvant atteindre 40 μm de diamètre, incolores. **Épicutis** parfaitement hyméniforme (évoquant en cela les revêtements des *Pluteus* de la section *Cellulodermi*), composé de cellules régulièrement clavées, mesurant par exemple 30-70 \times 15-35 μm , colorées par un pigment brun vacuolaire. **Boucles** abondantes partout.

Spécimen examiné : Madagascar. Plateau Central. Réserve naturelle d'Ambohitantly, près d'Ankazobe, le long du sentier botanique, dans une forêt dense à dominance de *Uapaca densifolia*, *Sarcolaena multiflora* et *Leptolaena multiflora*, le 24 janvier 2000, B. Buyck 00.0774 (PC 0088447).

Commentaire : Parmi les nombreux entolomes cystidiés à épicutis hyméniforme ou pallissadique et à hyphes bouclées qui ont été décrits (voir Romagnesi, 1941 ; Romagnesi & Gilles, 1979 ; Horak, 1977, 1980, 1982, 1983 et 2008 ; Largent, 1994 ; Noordeloos & Hauscknecht, 2007 ; Noordeloos, 1992 et 2004 ; Gates & Noordeloos, 2007 ; Aime et coll., 2010), c'est sans doute *E. velutipileum* (Romagnesi & Gilles) Noordeloos & Co-David, décrit du Gabon, qui s'approche le plus de nos récoltes par ses dimensions, ses couleurs, ses spores de même taille et de même forme, enfin par la structure de son revêtement piléique. Il est vrai que certains points, que nous considérons de détail, distinguent un peu la récolte gabonaise de la nôtre : son chapeau est en effet décrit comme « n'ayant pas tendance à se craqueler » et ses cystides, « fusiformes ou lagéniformes », semblent avoir un col un peu plus grêle que celles des exemplaires malgaches. Comme il nous semble difficile de se faire une idée précise de la variabilité d'une espèce sur une seule récolte d'un seul exemplaire, il nous paraît probable que la description originale n'en rende pas suffisamment compte pour gêner l'interprétation que nous faisons ici de cet entolome. *Entoloma velutipileum* se reconnaît donc facilement à son chapeau brun, tendant parfois à se craqueler de façon concentrique – traduction macroscopique de la structure singulière de son épicutis –, à ses spores de taille moyenne, subglobuleuses, à ses cystides marginales abondantes, souvent lagéniformes, enfin à ses hyphes bouclées.

Remerciements. Nous tenons à remercier tout le personnel de la Réserve spéciale d'Ambohitantly pour leur accueil chaleureux et l'aide sur le terrain.

RÉFÉRENCES

- AIME C., LARGENT D.L., HENKEL T.W. & BARONI T.J., 2010 — The *Entolomataceae* of the Pakaraima Mountains of Guyana IV: new species of *Calliderma*, *Paraeccilia* and *Trichopilus*. *Mycologia* 102 (3): 633-649.
- BARONI T.J., & MATHENY P.B., 2011 — A reevaluation of gasteroid and cyphelloid species of *Entolomataceae* from Eastern North America. *Harvard Papers in Botany* 16 (2): 293-310.
- BUYCK B., 2002 — Preliminary observations on the diversity and habitats of *Russula* (Russulales, Basidiomycotina) in Madagascar. *Micologia e Vegetatione Mediterranea* 16 (2): 133-147.
- CO-DAVID D., LANGEVELD T. & NOORDELOOS M.E., 2009 — Molecular phylogeny and spore evolution in *Entolomataceae*. *Persoonia* 23: 147-176.
- EYSSARTIER G., BUYCK B. & COURTECUISSIE R., 2001 — New species and combinations in cuboid-spored *Entoloma* from Madagascar. *Mycologia* 105 (9): 1144-1148.
- GATES G. & NOORDELOOS M., 2007 — Preliminary studies in the genus *Entoloma* in Tasmania - I. *Persoonia* 19 (2): 157-226.
- HORAK E., 1975 — On cuboid-spores species of *Entoloma*. *Sydowia* 28: 171-236.
- HORAK E., 1977 — *Entoloma* in South America, I. *Sydowia* 30: 40-111.
- HORAK E., 1980 — *Entoloma* in Indomalaya and Australasia. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 65, 352 p., 19 pl.
- HORAK E., 1982 — *Entoloma* in South America, II. *Sydowia* 35: 75-99.
- HORAK E., 1983 — New taxa of *Entoloma* (sect. *Calliderma*) and *Pouzaromyces* (Agaricales). *Cryptogamie, Mycologie* 4 (1): 19-30.
- HORAK E., 2008 — Agaricales of New Zealand 1. *Pluteaceae - Entolomataceae*. *The Fungi of New Zealand*, vol. 5. Fungal Diversity Press, Hong Kong, 305 p.
- KARSTEDT F. & CAPELARI M., 2010 — New species and new combinations of *Calliderma* (*Entolomataceae*, *Agaricales*). *Mycologia* 102 (1): 163-173.
- LANGRAND O., 2008 — La Réserve spéciale d'Ambohitantely. In : Goodman S. M. & Betsch J.-M. (éd.), *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*. Publications scientifiques du Muséum, Paris, WWF, p. 537-545.
- LARGENT D.L., 1994 — *Entolomatoid fungi of the western United States and Alaska*. Eureka, Mad River Press. 516 p.
- NOORDELOOS M., 1992 — *Entoloma* s. l. *Fungi Europaei* 5: 1-760.
- NOORDELOOS M., 1994 — Studies in *Entoloma* 14. Some new species and new records. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 3: 29-39.
- NOORDELOOS M., 2004 — *Entoloma* s. l. *Fungi Europaei*, 5A: 761-1377.
- NOORDELOOS M. & CO-DAVID D., 2009 — Molecular phylogeny and spore evolution of *Entolomataceae*. *Persoonia* 23: 147-176.
- NOORDELOOS M. & HAUSKNECHT A., 2007 — The genus *Entoloma* of the Masquarenes and Seychelles. *Fungal Diversity* 27: 111-144.
- PARENT G.H. & THOEN D., 1986 — État actuel de l'extension de l'aire de *Clathrus archeri* (Berkeley) Dring en Europe et particulièrement dans l'ouest et le sud-ouest de l'Europe. *Bulletin de la Société mycologique de France* 102: 237-272.
- PARENT G.H., THOEN D. & CALONGE F.D., 2000 — Nouvelles données sur la répartition de *Clathrus archeri* (Berkeley) Dring, en particulier dans l'ouest et le sud-ouest de l'Europe. *Bulletin de la Société mycologique de France* 116: 241-266.
- ROMAGNESI H., 1941 — Les Rhodophylles de Madagascar. *Prodrome à une flore mycologique de Madagascar* II, 164 p.
- ROMAGNESI H., 1956 — Les Rhodophylles du Congo belge d'après les récoltes de M^{me} Goossens-Fontana. *Bulletin du Jardin botanique de l'État*, Bruxelles, 26 (2) : 137-182.
- ROMAGNESI H., 1957 — *Rhodophyllus*. In : Heinemann P. & Romagnesi H. *Flore iconographique des champignons du Congo*. 6^e fascicule : *Agaricus* II et *Pilosace - Rhodophyllus*.
- ROMAGNESI H. & GILLES G., 1979 — Les Rhodophylles des forêts côtières du Gabon et de la Côte d'Ivoire. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 59, 649 p.
- VILA J. & CABALLERO F., 2009 — *Entoloma* nuevos o interesantes de la Península Ibérica (2). *Fungi non delineati* XLV : 100 p.
- VIZZINI A., ZOTTI M. & MELLO A., 2008 — Alien fungal species distribution: the study case of *Favolaschia calocera*. *Biological Invasions* 11 (2) : 417-429.