



Universitat Autònoma de Barcelona

FACULTAT DE CIÈNCIES

DEPARTAMENT DE BIOLOGIA ANIMAL, DE BIOLOGIA VEGETAL I D'ECOLOGIA

UNITAT DE BOTÀNICA

TRICOMICETS IBÈRICS



Memòria presentada per:

LAIA GUÀRDIA i VALLE

per optar al grau de Doctor en Ciències Biològiques

Vist-i-plau del Director de la tesi:

SERGI SANTAMARIA DEL CAMPO

Professor Titular de Botànica

Fac. Ciències, Dept. Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia, Unitat de Botànica
Universitat Autònoma de Barcelona

Bellaterra, Desembre 2004

Bojamyces transfuga L.G. Valle & Santam., Mycologia. 2005

Typus.- SPAIN. BARCELONA: Marganell, Riera de Marganell, prepared from *Caenis luctuosa* larvae and molts, 7-V-2001, L. G. Valle, BCB-Tr0729 (HOLOTYPE).

Cèl·lula basal poc diferenciada, o lleugerament eixamplada, amb un holdfast discoide poc evident. **Tricòspores** de (24-)30(-36) x 5-6 µm, amb un collaret de 1,5-2,5 x 2-2,5 µm, recobert per una xarxa de material fibrós que es desprèn amb ell, fent com una faldilla (SEM!, FIG. 62a), i un únic apèndix visible a l'interior de la cèl·lula generativa. Quan la tricòspora és alliberada, l'apèndix s'observa plegat sobre sí mateix de forma compacta (FIG. 60.6), posteriorment s'estira (FIG. 60.7). Les tricòspores estan disposades sense una orientació determinada damunt de l'eix hifal que les sosté (FIG. 60.1). **Cèl·lules generatives** de 20-110 x 5-7,5 µm, que no es desarticulen del tal·lus. **Zigòspores** de (27-)42(-50) x 8-9 µm, fixat a un zigosporòfor globós en la zona basal. Un cop alliberada, la zigòspora presenta un collaret de 7-7,5 µm de longitud, amb els marges divergents, i amb la mateixa estructura fibrosa de les tricòspores (FIG. 62b) i amb un apèndix filiforme inicialment replegat. Les zigòspores es formen en les proximitats dels pots de conjugació, escalariformes.



HOSTES I ECOLOGIA.- Fixats a la membrana interna de l'intestí posterior (proctodeu), de larves de *Caenis* (Ephemeroptera, Caenidae) i també en les seves mudes, on té la capacitat de créixer i desenvolupar espores, ocupant bona part del lumen de l'intestí que ha estat expulsat junt amb la muda, i que resta dintre l'aigua on viu l'hoste, en racons protegits de les corrents hidràuliques.

OBSERVACIONS.- Veure l'article de l'ANNEX II, on hi apareix una discussió detallada.

Les imatges de microscòpia electrònica d'escandallatge que presentem a continuació, tot i que ja apareixen en l'article, creiem que tenen gran interès i les ampliem per que puguin ser interpretades amb més facilitat. Sobretot aquella que ens serveix per explicar la peculiar ecologia d'aquesta espècie, que pot créixer en la muda de l'intestí posterior, fora de l'hoste viu (FIG. 61), i aquella on s'hi mostra l'estructura adjunta al collaret de tricòspores i zigòspores en forma de xarxa fibrosa i de natura desconeguda (FIGS. 62a, 62b).

En les il·lustracions (FIGS. 59, 60) podem comparar les dimensions de les tricòspores, majors en *B. repens*, així com la típica fragmentació del tal·lus en aquesta mateixa espècie, en articles d'una a tres cèl·lules generatives, amb les corresponents tricòspores. L'apèndix de *B. transfuga* és un element que ens permet una ràpida identificació de l'espècie, així com el seu aspecte general més delicat.

LEGERIOMYCES (Léger & Gauthier) Pouzar, Folia Geobot. Phytotax., Praha 7:319. 1972

= *Genistella* Léger & Gauthier, Compt. rend. Acad. Sci. Paris 194:2264. 1932.

Generitypus.– *Legeriomyces ramosus* (Léger & Gauthier) Pouzar, Folia Geobot. Phytotax., Praha 7:319. 1972.

Generitypus specimen.– vide *L. ramosus*.

Tal·lus ramificat esparsament, fixat a la membrana interna del proctodeu de l'hoste mitjançant un holdfast secretat per la cèl·lula basal, però podent presentar a més altres holdfasts laterals. Tricòspores d'elongato-obpiriformes a elongato-el·líptiques, amb dos apèndixs i sense collaret o, rarament, amb un collaret efímer. Zigòspores inserides de manera submedial i obliqua al zigosporòfor (tipus II), poc o molt asimètriques, amb un collaret i un apèndix observables en ésser alliberades.

Quatre espècies (incloent una proposta que fem de nova espècie), de les quals tres han estat trobades a la Península. En larves d'Efemeròpters.

CLAU PER A LA DETERMINACIÓ DE LES ESPÈCIES IBÈRIQUES DEL GÈNERE *LEGERIOMYCES*:

1. Cèl·lula basal amb diverses branques tipus rizoide, i/o amb un holdfast discoidal simple. Tricòspores ovato-el·líptiques. En larves de Caenidae.....*L. rarus*
- 1'. Cèl·lula basal sense branques tipus rizoide. En larves de Baetidae (més rarament en Siphonuridae, Ephemerellidae o Heptageniidae).....2
2. Zigòspores més o menys simètriques, amb els dos braços rectes*L. ramosus*
- 2'. Zigòspores marcadament asimètriques, amb el braç més curt corbat cap avall*L. dolabrae*

Legeriomyces dolabrae nom. prov.

Tal·lus ramificat des de la base de manera esparsa, amb hifes de 6-7,5 µm de diàmetre. Fixat mitjançant un **holdfast** cònic, secretat per una cèl·lula basal lleugerament eixamplada. **Tricòspores** obpiriformes o en forma de bitlla, de 36-43 x 8,5-9,5 µm; un cop alliberades, les tricòspores mostren dos apèndixs, que són lleugerament més amples a la base, essent l'un aproximadament el doble de llarg que l'altre, i que poden observar-se en disposició helicoidal a l'interior de la cèl·lula generativa; no presenten collaret. **Cèl·lules generatives** en nombre de 2-5 per branca fèril. **Zigòspores** asimètriques, amb el braç curt, corbat cap avall, d'uns 9-12 µm de llarg, i l'extrem llarg d'uns 26-30 µm de llarg; fent, tota la zigòspora, 39-43 µm de llarg i 9-9,5 µm de diàmetre màxim. Zigosporòfor de 12-13,5 x 5-6 µm; un cop fixat amb LPCB, el citoplasma es concentra en una característica forma de triangle amb una punta dirigida envers la zigòspora. Un cop la zigòspora és alliberada, mostra un collaret de 11-13,5 x 5-6 µm.

Etimologia.- *L. dolabrae* = de *dolabra*, eina agrícola amb forma d'aixada per un costat, i de pic per l'altre, recordant la morfologia asimètrica de les zigòspores.



HOSTES I ECOLOGIA.- Fixats a la membrana interna del proctodeu de larves de Baetidae (*Baetis* gr. *rhodani*).

MATERIAL ESTUDIAT

GUADALAJARA: Valdesotos, río Jarama, 30T WL73, en larves de *B. gr. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 19-Set-01 [Tr0985-0987, Tr0991].

OBSERVACIONS.- Aquesta espècie que proposem com a nova presenta les característiques diagnòstiques més interessants en la morfologia de les zigòspores (FIGS. 79, 80.1-3, 80.6-7). D'entrada podríem pensar que estem en front d'una de tantes de les malformacions que veiem en *L. ramosus* (comentades amb detall en la discussió d'aquesta espècie), però l'extremada asimetria de les zigòspores és aquí un caràcter constant, present, sense excepció, en tots els individus estudiats i, per tant, fixat genèticament en aquesta població. També és constant la disposició del material citoplasmàtic dels zigosporòfors, quan està fixat amb LPCB (FIGS. 79, 80.1).

En les tricòspores, els caràcters diferencials respecte a *L. ramosus* no es fan tan evidents (FIGS. 80.2-5). El diàmetre màxim sol ser major en *L. dolabrae* que en *L. ramosus*.

Els apèndixs són molt desiguals en longitud en *L. dolabrae*, com també en *L. ramosus*, molt variable respecte a aquesta característica.

L'aspecte lleugerament més robust dels tal·lus de *L. dolabrae*, amb una zona basal més eixamplada, és l'únic caràcter que ens pot ajudar en la identificació d'aquest tàxon si manquen les zigòspores.

En la mateixa mostra on apareix *L. dolabrae*, hi ha peus de *Graminella* sp., joves, però reconeixibles a nivell de gènere per la seva base globosa típica.

Finalment, no hi ha possible confusió entre *L. dolabrae* i *L. rarus* Lichtw. & M.C. Williams, tant pel que fa a la morfologia del tal·lus i de les tricòspores, com, evidentment, per la de les zigòspores.

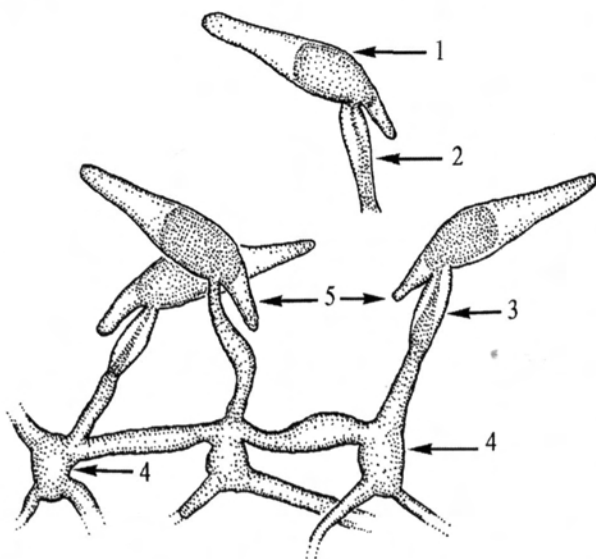


FIG. 79. *Legeriomyces dolabrae*. Formació de zigòspores. Observem la marcada asimetria en els braços de les zigòspores. 1, zigòspora, 2, collaret. 3, zigosporòfor. 4, ponts de conjugació. 5, extrems curts dirigits avall en les zigòspores. Escala = 25 µm.

Legeriomyces dolabrae ha estat localitzada de manera puntual en un indret on s'hi ha mostrejat intensament. En la mateixa localitat hi hem trobat tal·lus de *L. ramosus*, i de *Spartiella barbata* Tuzet & Manier ex Manier.

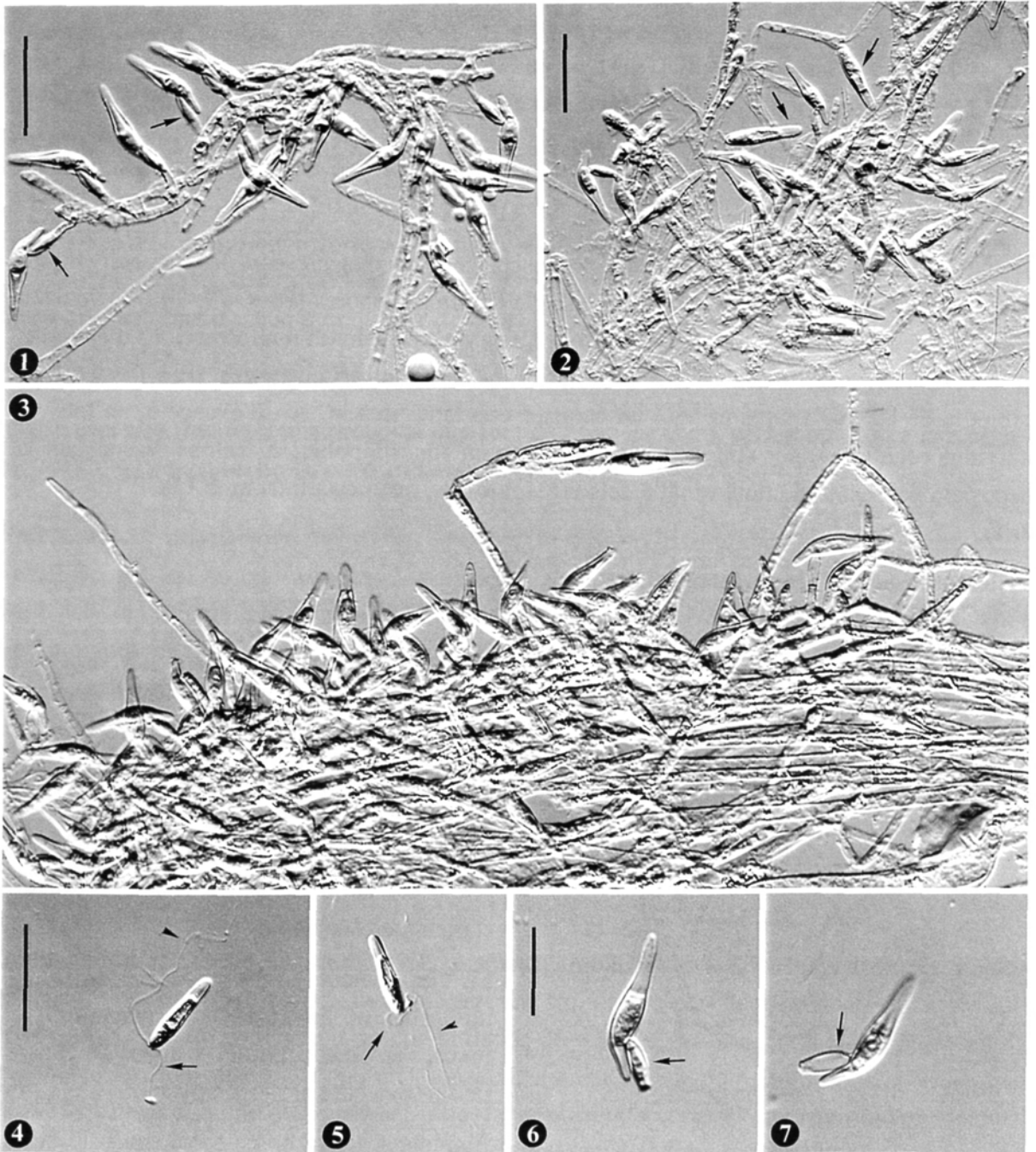


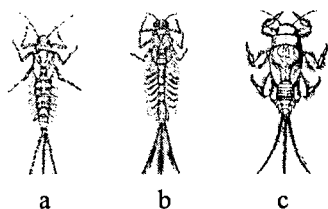
FIG. 80. *Legeriomyces dolabrae*. 1, zigòspores amb la típica forma asimètrica, fixades al tal·lus a través del zigosporòfor (fletxes) [Tr0986]. 2, zigòspores i tricòspores (fletxes) [Tr0986]. 3, entramat de branques fèrtils conjugants, amb zigòspores i tricòspores [Tr0986]. 4, 5, tricòspores amb els seus dos apèndixs desiguals (fletxes) [Tr0985]. 6, 7, zigòspores típiques amb el collaret (fletxes) [Tr0986]. Escales = 50 µm en 1 (la mateixa escala per 1, 3), 2, 4 (la mateixa escala per 4, 5); = 25 µm en 6 (la mateixa escala per 6,7).

Legeriomyces ramosus (Léger & Gauthier) Pouzar, Folia Geobot. Phytotax.,
Praha 7:319. 1972

≡ *Genistella ramosa* Léger & Gauthier, Compt. rend. Acad. Sci. Paris 194:2264. 1932. [basion.].

Ind. loc.- (...) est commune dans le rectum de *Baetis rhodani* Pict. des torrents alpins [France]. Leger & Gauthier, 1932.

Tal·lus ramificat de manera esparsa des de la base, amb hifes de 5-6 µm de diàmetre, assolint una longitud total molt variable, fins a més de 500 µm. **Cèl·lula basal** poc diferenciada, secretora d'un holdfast més o menys cònic, en nombre d'un a tres per tal·lus. **Tricòspores** d'ovato-el·líptiques a obpiriformes, de (18-)35-40(-45) x (5-)7(-9) µm, les terminals formades a l'extrem apical de les cèl·lules generatives; un cop alliberades, les tricòspores mostren dos apèndixs sovint desiguals en longitud, una mica més amples a la base, i que poden observar-se en disposició helicoidal a l'interior de la cèl·lula generativa. No presenten collaret. **Cèl·lules generatives** en nombre de 2-8(-12) per branca fèrtil, de longitud molt variable. **Zigòspores** típicament bicòniques de (40-)60(-86) x 10-12,5 µm i, un cop alliberades, amb un collaret de 16-25 x 6-10 µm.. L'apèndix de les zigòspores no és sempre visible, però quan ho és s'observa ample a la base i atenuat cap a l'extrem, hialí al microscopi òptic.



HOSTES I ECOLOGIA.- Fixats a la membrana interna del proctodeu de larves pertanyents a les famílies Baetidae (a), Siphonuridae (b) i, rarament, Ephemerellidae (c) i Heptageniidae (Ephemeroptera).

MATERIAL ESTUDIAT

ÁLAVA [ARABA]: Santuario de Angosto, río Húmedo, 30T VN94, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 3-Oct-02 [Tr1606-1608]. Pinedo, río Omecillo, 30T VN84, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 3-Oct-02 [Tr1616-1621].

ALBACETE: Tortas, río Madera, 30S WH57, en larves de *Baetis rhodani*, leg. L. Guàrdia, 15-Maig-03 [Tr1780-1781].

ANDORRA: Parròquia de Canillo, El Soldeu, Vall d'Incles, 31T CH91, en larves de *Baetis alpinus*, leg. L. Guàrdia, 20-Ago-00 [Tr0185, Tr0187-0188]; ídem, 13-Oct-00 [Tr0363]; Parròquia d'Ordino, riu de Sorteny, 31T CH81, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, 14-Oct-00 [Tr0368]. Parròquia d'Ordino, riu d'en Valira d'Ordino, entre Llorts i El Serrat, 31T CH81, en larves de *Baetis* spp., leg. L. Guàrdia, 14-Oct-00 [Tr0371]. Parròquia d'Encamp, riera dels Cortals d'Encamp, 31T CH81, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, 16-Maig-01 [Tr0750]. Parròquia de la Massana, Cortals de Sispony, riu Montaner, 31T CH71, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, 15-Maig-01 [Tr0751, Tr0756-0758]. Parròquia de Canillo, Bordes de Ransol, afluent del riu de la Coma, 31T CH81, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, 15-Oct-02 [Tr1657-1659].

BARCELONA: Cercs, riu Llobregat, 31T DG06, en larves de *B. rhodani* i *B. nigrescens*, leg. L. Guàrdia, 2-Abr-01 [Tr0692]. Sant Mateu de Bages, Salo, riera de Matamargó, 31T CG83, en larves

de *B. rhodani* i *B. meridionalis*, leg. L. Guàrdia, 15-Març-01 [Tr0609, Tr0613]. Fogars de Montclús, Santa Fe del Montseny, riera de Santa Fe, 31T DG52, en larves de *B. rhodani* i *B. nigrescens*, leg. L. Guàrdia, 13-Des-01 [Tr1179-1180, Tr1184]. Cardona, riu Cardener, 31T CG94, en larves de *B. rhodani* i *B. vardarensis*, leg. L. Guàrdia, 4-Feb-02 [Tr1252]. Rupit, riera de Rupit, sobre Salt de Sallent, 31T DG55, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 28-Gen-03 [Tr1705-1707].

BILBAO [BILBO]: Sopuerta, Carral, riu Valdeveci, 30T VN89, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 21-Maig-02 [Tr1388-1391]. Guriezo, riu Agüera, 30T VN79, en larves de *B. rhodani*, leg. A. Elosegui i L. Guàrdia, 29-Maig-02 [Tr1424, Tr1426-1428, Tr1437]. Turcíos, riu Agüera, 30T VN59, en larves de *B. rhodani*, leg. A. Elosegui i L. Guàrdia, 29-Maig-02 [Tr1442, Tr1444-1446]. Mañaría, riu Mañaría, Valle de Urkiola, 30T VN27, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 3-Juny-02 [Tr1480]. Munitibar, riu Lea, Reserva de Urdaibai, 30T WN39, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 7-Oct-02 [Tr1631, Tr1636].

CANTABRIA: Ramales, riu Asón, 30T VN68, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 21-Maig-02 [Tr1397]. Berao, prop de Potes, riu Deva, 30T UN67, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 30-Set-20 [Tr1581]. Tanarrio, riu Belondio (afluent del Deva), en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 30-Set-20 [Tr1586-1587].

CUENCA: Tragurete, riu Júcar, 30T WK96, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 1-Oct-01 [Tr1025, Tr1028].

GIRONA: Setcases, riu Ter, 31T DG59, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, 4-Jul-00 [Tr0132]. Guils de Cerdanya, torrent procedent del Llac de Meranges, 31T DH 00, en larves de *B. alpinus*, leg. J. Bosch i L. Guàrdia, 13-Jul-00 [Tr0156, Tr0160-161, Tr0168]; ídem, leg. L. Guàrdia i S. Santamaria, 22-Maig-03 [Tr1787-1792]. Bellver de Cerdanya, Bor, torrent de la Fou de Bor, 31T DG08, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, L. Ribes i S. Santamaria, 8-Ago-00 [Tr0202]. Alp, riu d'Alp, 31T DG09, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, L. Ribes i S. Santamaria, 8-Ago-00 [Tr0207]. Setcases, Pla de la Molina, riu Ter, torrent de la Coma d'Orri, 31T DG49, en larves de *Baetis* spp., leg. L. Guàrdia i S. Santamaria, 12-Set-00 [Tr0282, Tr0284-0285, Tr0287]; ídem, Obaga de Carboners, 31T DG49, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia i S. Santamaria, 12-Set-00 [Tr0294-0295]; ídem, leg. M. Cafaro, L. Guàrdia i S. Santamaria, 9-Set-02 [Tr1536-1538]. Molló, Espinavell, riu Ritort, 31T DG59, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia i S. Santamaria, 12-Set-00 [Tr0297]. Amer, riu Brugent, 31T DG65, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 1-Març-01 [Tr0567]. Viladrau, riera Major, 31T DG43, en larves de *B. rhodani* i *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 10-Feb-03 [Tr1711]; ídem, leg. L. Guàrdia i S. Santamaria, 20-Març-04 [Tr1911]. Osor, riera d'Osor, 31T DG54, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 3-Març-03 [Tr1721-1722, 1724]. Ripoll, Llaés, riera de Milany, 31T DG36, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 26-Març-03 [Tr1742-1743, 1745-1748]; ídem, riera de Vallfogona (pista Llaés-Vallfogona), 31T DG36, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 26-Març-03 [Tr1750, 1753-1754].

GUADALAJARA: Valdesotos, riu Jarama, 30T WL73, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 19-Set-01 [Tr0991].

LLEIDA: Guixers, La Casa Nova de Valls, riu Aigua de Valls, 31T CG86, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 30-Ago-00 [Tr0237, Tr0238, Tr0241]. Vilaller, Senet, riu Noguera Ribagorçana, 31T CH11, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 6-Nov-00 [Tr0391, Tr0393-0398]. Vielha e Mijaran, Casau, barranc de Cal Gausach, 31T CH13, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, 8-Nov-00 [Tr0403]. Alt Àneu, Isavarre, riu Noguera Pallaresa, 31T CH42, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 9-Nov-00 [Tr0405-0406]. Rialp, barranc de Rialp, 31T CH40, en larves de *B. rhodani*, leg. L. Guàrdia, 17-Juny-01 [Tr0843-0844]. Espot, Estany de Ratera, 31T CH31, en larves de *Siphonurus palustris* (Siphonuridae), leg. L. Guàrdia, 19-Juny-01 [Tr0846-0848, Tr0851-0852, Tr0854-0855]; ídem, Estany Negre, 31T CH41, en larves de *Baetis* spp., leg. L. Guàrdia, 21-Juny-01 [Tr0876, Tr0880, Tr0882, Tr0884-0886]. Vall de Cardós, Estaon, riu d'Estaon, 31T CH51, en larves

de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 20-Juny-01 [Tr0868]. Farrera, Vall de Burg, torrent de Burg, camí sobre Ferrera-Os de Civís, 31T CH60, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, 22-Juny-01 [Tr0898, Tr0903-0904]. Alins, Àreu, Pla de la Selva, barranc d'Aixeus, afluent del riu Noguera de Vallferrera, 31T CH62, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia, 23-Juny-02 [Tr0908-0911]. Alins, Tor, afluent del riu Noguera de Tor, 31T CH61, en larves de *B. rhodani* i *Cloeon* sp. (Baetidae), leg. L. Guàrdia i Ll. Sáez, 1-Ago-01 [Tr0954-0955]. Canejan, Sant Joan de Toran, barranc des Gotèrs, afluent de l'arriu de Toran, 31T CH14, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia i Ll. Sáez, 31-Jul-01 [Tr0943-0945]. Les Bordes, Artiga de Lin, riu Joeu, 31T CH13, en larves de *B. alpinus*, leg. L. Guàrdia i Ll. Sáez, 31-Jul-01 [Tr0950-0952]. Barruera, barranc de Barruera, 31T CH10, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia i Ll. Sáez, 1-Ago-01 [Tr0960-0964].

MADRID: Rascafría, sota Puerto de Cotos, 31T VL33, en larves de *B. rhodani*, leg. C. Lado i L. Guàrdia, 3-Oct-01 [Tr1046]. Rascafría, arroyo de la Laguna Grande de Peñalara, 30T WL12, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia i C. Lado, 3-Oct-02 [Tr1057].

NAVARRA [NAFARROA]: Otsagui (Otchagavía), Casas de Irati, Urtxuria Erreka, 30T XN41, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 1-Jun-02 [Tr1467-1468]; idem, riu Zatoia, 30T XN53, en larves d'*Epeorus* sp. (Heptageniidae), leg. L. Guàrdia, 1-Juny-02 [BCB-Tr1490]. Urzainki, Valle del Roncal, riu Ezka, 30T XN64, en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 26-Set-02 [Tr1560]. Izaba, riu Ezka, Valle del Roncal, 30T XN74, en larves de *Torleya* sp. (Ephemerellidae), leg. L. Guàrdia, 1-Juny-02 [Tr1486-1490, Tr1492].

TARRAGONA: Farena, riu Brugent, 31T CF37 en larves de *Baetis* sp., leg. L. Guàrdia, 9-Gen-01 [Tr0450-0452, Tr0454, Tr0457].

OBSERVACIONS.- Aquesta espècie fou descrita a partir de material recol·lectat en *Baetis rhodani*, en rius alpins francesos, inicialment sota el binomen *Genistella ramosa*. L'any 1972, POUZAR va canviar-ne l'adscripció genèrica per un problema d'homonímia (*Genistella* és el nom d'una lleguminosa!). El nom de la família també va haver de canviar-se. Uns anys després de la descripció, MANIER (1962a) va citar aquesta espècie en *B. rhodani* i en *Ecdyonurus forcipula* (Heptageniidae), en rius del massís del Neouvieille, als Pirineus francesos. MOSS (1979) trobà també representants de l'espècie a Anglaterra. Tot i que està més àmpliament distribuïda per Europa, *L. ramosus* també ha estat trobada, si bé puntualment, als USA (WHISLER, 1963).

Nosaltres hem observat sovint *L. ramosus* en diverses espècies de Baetidae (*Baetis rhodani*, *B. alpinus*, *B. nigrescens*, *B. vardarensis*, etc.). De fet és l'espècie de tricomicet que més abunda en aquests efemeròpters, i ve acompanyada, adesiara, de *Spartiella barbata*, més rara. De manera puntual hem trobat *L. ramosus* en larves de *Cloeon* sp. (Baetidae), *Torleya* sp. (Ephemerellidae) i d'*Epeorus* sp. (Heptageniidae).

Legeriomyces ramosus mostra certa variabilitat en els caràcters espòrics, i no és rar observar desviacions respecte la morfologia dominant, essent una de les més habituals, el corbament en la porció apical de les tricòspores.

Hi ha un cas força especial, en quant a aquestes variacions, en una de les mostres d'Andorra [Tr0188], on observem individus amb unes tricòspores anormalment cilíndriques (no obpiriformes), amb els dos apèndixs típics, per bé que notablement gruixuts en tota la seva llargada. Considerem que es tracta d'una cas excepcional, ja que en d'altres mostres de la

mateixa localitat apareixien formes normals i algunes d'intermitges, amb una variació considerable. Les tricòspores cilíndriques representarien un extrem.

Un altre cas destacable seria el dels individus apareguts en larves de Siphonuridae, una família d'Efemèropters pròxima als Baètids i que habiten ambients lèntics. En aquests hostes recollits als Pirineus lleidatans, hem observat uns espècimens que classifiquem com *L. ramosus*, tot i algunes particularitats observades, sobretot en els apèndixs de les tricòspores, molt més fins que els típics o, fins i tot, absents, i en la curiosa morfologia de les tricòspores, no tant obpiriformes com és habitual. L'absència d'apèndixs es repeteix en altres preparacions.

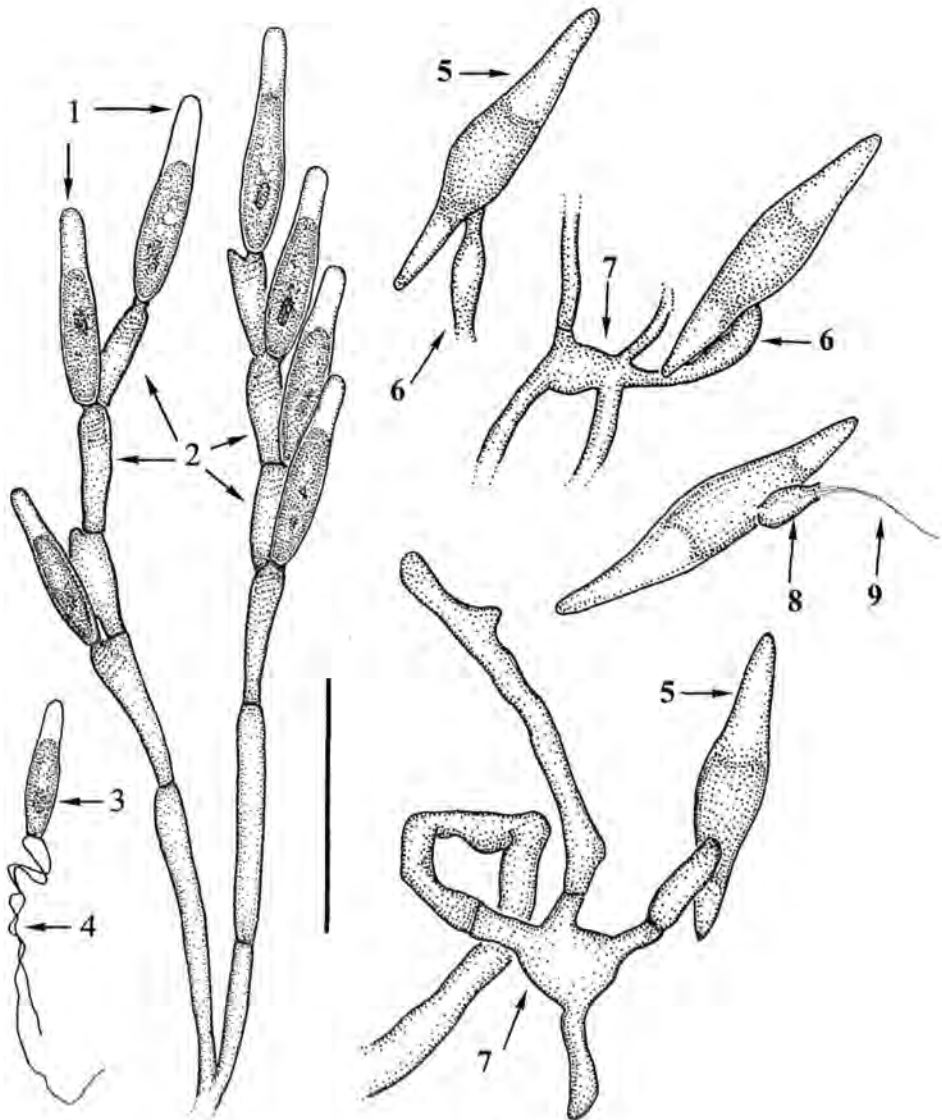


FIG. 81. *Legeriomyces ramosus*. 1, tricòspores. 2, cèl·lules generatives. 3, tricòspora lliure. 4, apèndix. 5, zigòspora tipus II. 6, zigosporòfor. 7, ponts de conjugació. 8, collaret de zigòspora lliure. 9, apèndix de zigòspora lliure. Escala = 50 µm.

La mida de les zigòspores és molt variable assolint, les més grosses, gairebé el doble de la longitud de les més petites. Hem explorat mudes de Baètids i en algun cas hem pogut observar tal·lus amb zigòspores petites, com si no haguessin pogut atènyer la mida màxima abans de la muda. També hem observat que quan el nombre de ponts de conjugació i de zigòspores formades és elevat, la mida de les zigòspores és menor que quan aquestes es formen en menor nombre.

A part de la mida, altres “anomalies” morfològiques de les zigòspores, que *a priori* semblaven ésser degudes a “malformacions” molt rares, han acabat apareixent de manera més freqüent de l’esperat. En algunes preparacions, com en la Tr0609, procedent del Montseny, algunes zigòspores prenen formes estranyes (FIG. 82.19.). Malgrat tot, en d’altres, el percentatge de “malformacions” és tant elevat que quasi sobrepassa el nombre de zigòspores normals. Destaca, en aquest sentit, la preparació Tr1889, on moltes de les zigòspores prenen la típica forma de les zigòspores tipus IV, amb fixació polar (FIG. 82.16).

És versemblant pensar que aquestes reiterades variacions morfològiques (podríem parlar de mutacions?) hagin estat decisives en la fixació de caràcters que, posteriorment, haurien permès la diferenciació d’altres espècies i gèneres que comparteixen ecologia amb *Legeriomyces ramosus*, com podrien ésser *L. dolabrae*, *Zygopolaris* Moss et al., i *Baetimyces* Valle & Santam.

En *Zygopolaris* la morfologia tal·lial és propera a *Legeriomyces ramosus* (sobretot pel que fa a la cèl·lula basal i al tipus de ramificació); les seves zigòspores són del tipus IV (MOSS et al., 1975, LICHTWARDT & WILLIAMS, 1984), i estan formades d’una manera sorprenentment similar que les zigòspores de *L. ramosus* que prenen aquesta disposició (veure el final de l’anterior paràgraf). Les tricòspores de *Zygopolaris* també són molt similars a les de *L. ramosus*, però no tenen apèndixs o no s’hi han observat, exceptuant alguna espora de *Z. ephemeridarum*, on s’hi ha observat tres apèndixs (MOSS et al., 1975). En *L. ramosus*, com ja hem dit, es poden observar poblacions on la majoria de les tricòspores, un cop alliberades, no presenten, aparentment, apèndixs.

En *Baetimyces ancorae* les zigòspores són del tipus I (FIG. 58), molt allunyades de les típiques de *L. ramosus*, però en algun cas hem observat com algunes de les zigòspores de *L. ramosus* estan unides prop del centre amb el zigosporòfor. Les tricòspores de *B. ancorae* són subcilíndriques, amb dos apèndixs molt desiguals (FIG. 58), un d’ells reduït a una petita protuberància (VALLE & SANTAMARIA, 2002a). En *Zygopolaris* i *Baetimyces* la morfologia espòrica podria haver derivat de *L. ramosus* per fixació d’alguna d’aquestes mutacions.

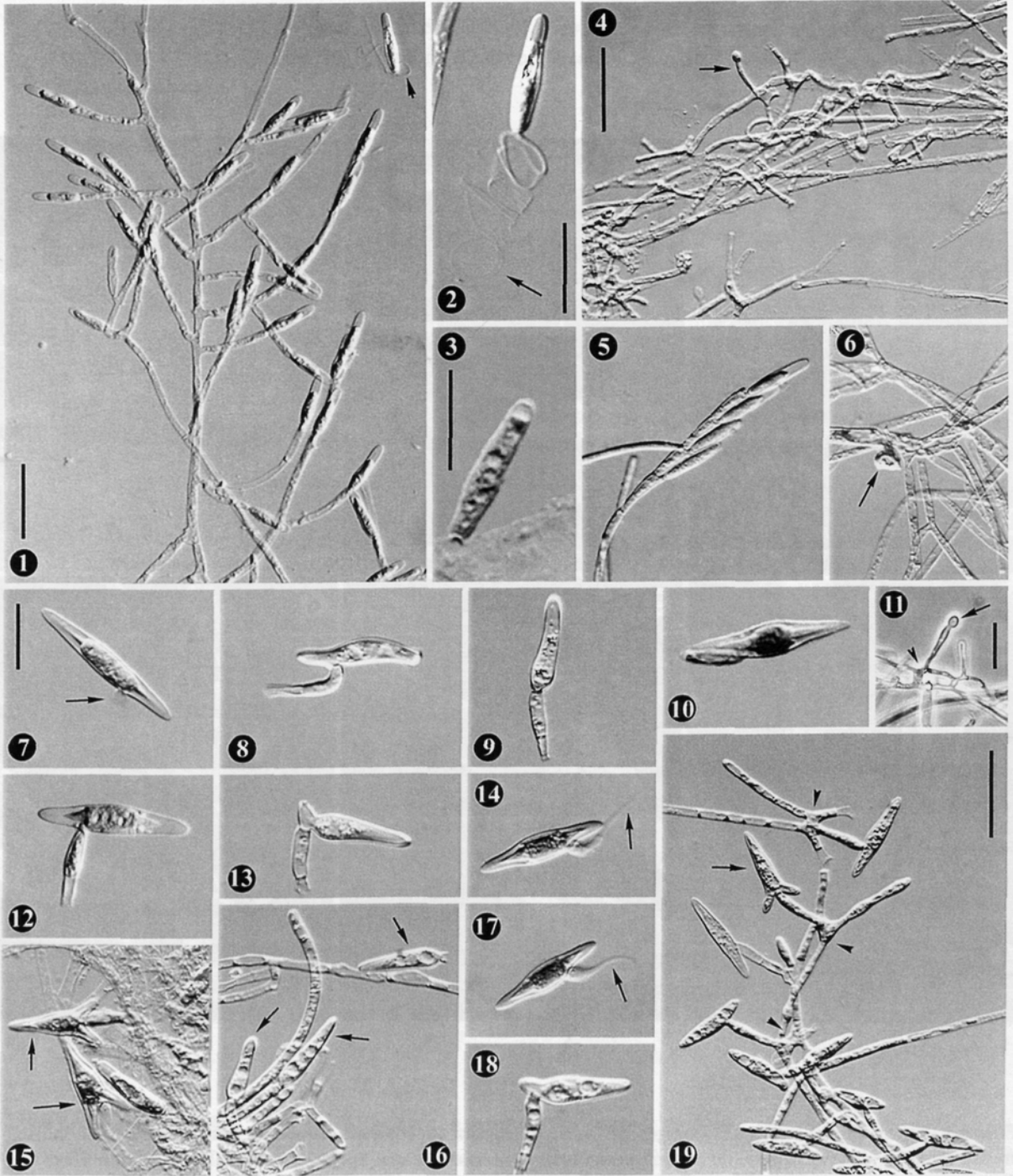
L’apèndix de les zigòspores de *L. ramosus* tampoc queda aïllat d’aquesta discussió. Moltes zigòspores mostren un apèndix molt gruixut, hialí, que es va atenuant cap a l’extrem (FIGS. 82.14, 82.17), tal com ho fa el de *Baetimyces ancorae* (VALLE & SANTAMARIA, 2002a) (FIG. 58.12). També en *Zygopolaris* es descriu un apèndix similar (MOSS et al. 1975). Es tracta, doncs, d’un caràcter també variable que trobem representat en d’altres gèneres.

Les tricòspores de *L. ramosus* tenen dos apèndixs que inicialment foren descrits sense esmentar-ne la seva longitud desigual (LÉGER & GAUTHIER, 1932), com tampoc succeí en

successives citacions de l'espècie (MANIER, 1970b; WHISLER, 1963; POUZAR, 1972). Fins més tard no es feu referència a aquesta característica (MOSS, 1979; LICHTWARDT, 1986), que essent un tret constant, més o menys marcat, en els espècimens peninsulars (FIGS. 81.4, 82.1-2) resulta ésser un fenomen anòmal en altres territoris. L'amplada basal dels apèndixs també és variable, essent més o menys notòria segons la població estudiada.

Un altra fet que volem destacar és l'elevada mortalitat que s'observa en les larves infestades quan aquestes estan en condicions artificials i, per tant, estressants, sobretot per la baixa pressió parcial d'oxigen dissolt en l'aigua estanca. La mortalitat diferencial entre larves no infestades i larves infestades és notable, essent superior en les infestades. De manera gairebé mecànica procedíem, inicialment, a la dissecció dels individus morts, ja que fruit de l'experiència havíem observat que aquests tenien una taxa d'infecció més elevada, i a més, la presència de zigòspores en els cadàvers era també major. Una possible explicació seria l'elevat creixement dels tal·lus, que en determinades condicions produiria la mort de l'individu, no per un efecte de patogenicitat directe del fong en sí, sinó com a conseqüència del seu creixement excessiu, obstruint totalment la llum intestinal i, afectant, per causes desconegudes, la seva capacitat d'oxigenació. D'altra banda ja ha estat observat repetidament (LICHTWARDT, 1986; LICHTWARDT et al., 2001a) l'inici de processos sexuals lligats a condicions adverses o traumàtiques per l'hoste. Aquesta reacció és la que permet al fong assegurar la seva viabilitat, formant zigòspores, de major resistència que les tricòspores.

→ FIG. 82. *Legeriomyces ramosus*. 1, visió general del tal·lus amb ramificacions pinnades i tricòspores [Tr0851]. 2, tricòspora lliure amb els dos apèndixs disposats encara en hèlix (fletxa) [Tr1792]. 3, espora acabada de fixar en el substrat intestinal mitjançant un holdfast molt incipient [Tr1490]. 4, branques establint ponts de conjugació, s'hi veuen zigosporòfors i zigòspores en formació (fletxa) [Tr1707]. 5, branca terminal fèrtil amb tricòspores [Tr1792]. 6, holdfast [Tr0309]. 7, zigòspora típica, amb una part del collaret, que s'ha trencat [Tr1179]. 8, 18, zigòspores de forma anòmala i amb collaret [Tr1889]. 9, 16, zigòspores anòmales amb fixació polar ("tipus *Zygopolaris*") [Tr1889]. 10, zigòspora força bicònica en un individu inquilí de *Epeorus* [Tr1490]. 11, pont de conjugació (punta de fletxa) i zigòspora jove (fletxa) [Tr1707]. 12, zigòspora típica amb el collaret sencer [Tr1179]. 13, zigòspora asimètrica anòmala [Tr1889]. 14, 17, zigòspores normals, han perdut el collaret i es veuen els apèndixs [Tr0609]. 15, zigòspores sagitades anòmales, amb fixació polar [Tr0609]. 19, zigòspores normals i anormals (fletxa) en tal·lus on s'hi veuen ponts de conjugació (puntes de fletxa). Escales = 50 µm en 1, 4 (la mateixa escala per 4, 5, 6), 19; = 25 µm en 2, 3, 7 (la mateixa escala per 7-10, 12-18), 11.



Leptogium raris (Lichtw. & Williams) Williams & Lichtw. (Lichtw. & Williams 1993). 1. Thallus with paraphyses; 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18. Paraphyses; 19. Thallus with paraphyses. Scale bars: 1, 19, 1 mm; 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 0.1 mm.

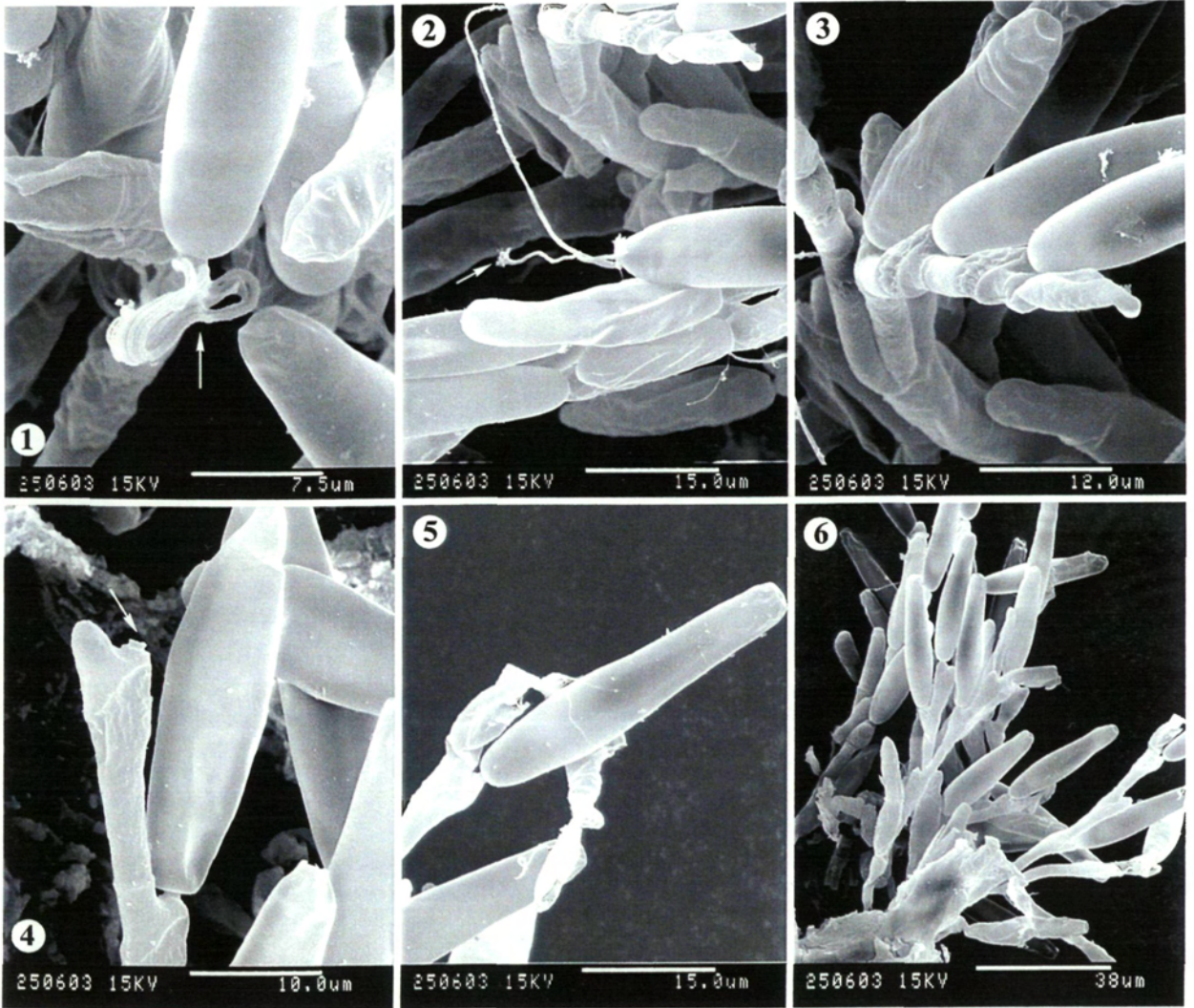


FIG. 83. *Legeriomyces ramosus*. Imatges SEM. **1**, tricòspora recentment alliberada amb l'apèndix, cilíndric, encara replugat (fletxa). **2**, base de la tricòspora on s'hi observen els dos apèndixs desiguals. Vegeu que l'extrem d'aquests no és net, sinó que fa com un pinzell de curtíssimes fibres (fletxa). **3**, diverses tricòspores fixades a les corresponents cèl·lules generatives. **4**, dues cèl·lules generatives, l'inferior amb la tricòspora encara fixada, la superior sense tricòspora, on s'hi observa la curta zona del collaret que la sostenia (fletxa). Podem veure la típica forma bilobada de l'apex. **5**, tricòspora. **6**, branques terminals fèrtils amb tricòspores. Escales al peu de cada fotografia.

Legeriomyces rarus Lichtw. & M.C. Williams *in* M.C. Williams & Lichtw.,
Canad. J. Bot. 71:1109. 1993

Typus.- In FH. Slide AUS-128 prepared from the hindgut of a *Tasmanocoenis* sp. nymph collected 5.IV.91 from the Warren River at the junction of Cutting Road and Wealthy Road 10 Km NNE of Quiniup, Western Australia, Australia.

Tal·lus amb un o diversos eixos principals, dels quals sorgeixen ramificacions pinnades o verticil·lades. La zona basal presenta, en individus madurs, un complex d'hifes d'apexs atenuats, en forma de rizoides, sovint bi- o tricel·lulars, que poden presentar alguna ramificació de manera ocasional. Aquestes hifes basals apareixen en nombre variable i neixen, sobretot, de la part inferior de la **cèl·lula basal**. Rarament, algunes branques disperses poden néixer de la part superior de la cèl·lula basal, amb un holdfast discoide que pot observar-se en tal·lus joves i, de vegades, en madurs. **Tricòspores** des d'ovato-el·líptiques a el·lipsoidals, de 21,5-29 x 7,5-9 µm; un cop alliberades presenten dos apèndixs filiformes; no tenen collaret, o bé mostren restes decidues de la cèl·lula generativa (de 1,5-2 µm). **Cèl·lules generatives** en nombre de 2-8 per branca fèrtil, de mida molt variable. **Zigòspores** de 40-53(-62) x 7-9 µm, amb un zigosporòfor de 14,5-19 x 3-5 µm. Les zigòspores solen sortir del centre dels ponts de conjugació o, més rarament, de les seves proximitats.



HOSTES I ECOLOGIA: Fixats a la membrana interna del proctodeu de larves de Caenidae (Ephemeroptera).

MATERIAL ESTUDIAT

BALEARS (MALLORCA): Pollença, torrent de Son March, 31S DE91, en larves de *Caenis luctuosa*, leg. L. Guàrdia i Ll. Sáez, 28-Maig-03 [Tr1807-1810]. Sóller, Biniraix, torrent de L'Ofre, 31S DE70, en larves de *C. luctuosa*, leg. L. Guàrdia, 29-Maig-03 [Tr1813-1816].

BARCELONA: Marganell, riera de Marganell, en larves de *C. luctuosa*, leg. L. Guàrdia, 10-Nov-02 [BCB-Tr1178]; ídem, 13-Gen-02 [Tr1201]; ídem, 6-Març-03 [Tr1303-1306, Tr1321, Tr1323]; ídem, 3-Maig-2003 [Tr1832-1836].

OBSERVACIONS.- (Per a més informació i fotografies, veure l'article "*Bojamyces transfuga* sp. nov. and new records of Trichomycetes from mayfly larvae in Spain", en l'ANNEX II).

Espècie que va ser descrita d'Austràlia, en *Tasmanocoenis* sp., un gènere de Caenidae endèmic (LICHTWARDT & WILLIAMS, 1993). Els individus ibèrics de *L. rarus* apareixen al proctodeu de larves de *Caenis luctuosa*, un efemeròpter d'àmplia distribució, molt freqüent al territori Ibèric. Les mostres recollides a Marganell no presenten diferències amb les descrites d'Austràlia, coincidint en morfologia tal·lial i espòrica, fet remarcable si considerem que

aquesta espècie de tricomícet no ha estat citada d'enlloc més. A la Península només ha estat trobada en aquesta única localitat.

En les larves disseccionades de *Caenis* també hi hem trobat, acompanyant a *L. rarus*, una altra espècie de Harpel·lal, *Bojamyces transfuga* que sol desenvolupar-se perfectament en les mudes de l'hoste (VALLE & SANTAMARIA, 2005). En aquestes mudes hi hem trobat també tal·lus degradats de *L. rarus*, ja que al contrari del seu acompanyant, aparentment aquest no pot desenvolupar-se fora de l'hoste.

El tipus de ramificació ens recorda al del gènere *Tectimyces* (veure la corresponent descripció), el qual també presenta hifes basals atenuades cap als extrems, que semblen molt les de *L. rarus*.

Legeriomyces rarus es diferencia de *L. aenigmaticus* Lichtw. & M.C. Williams, trobada en un

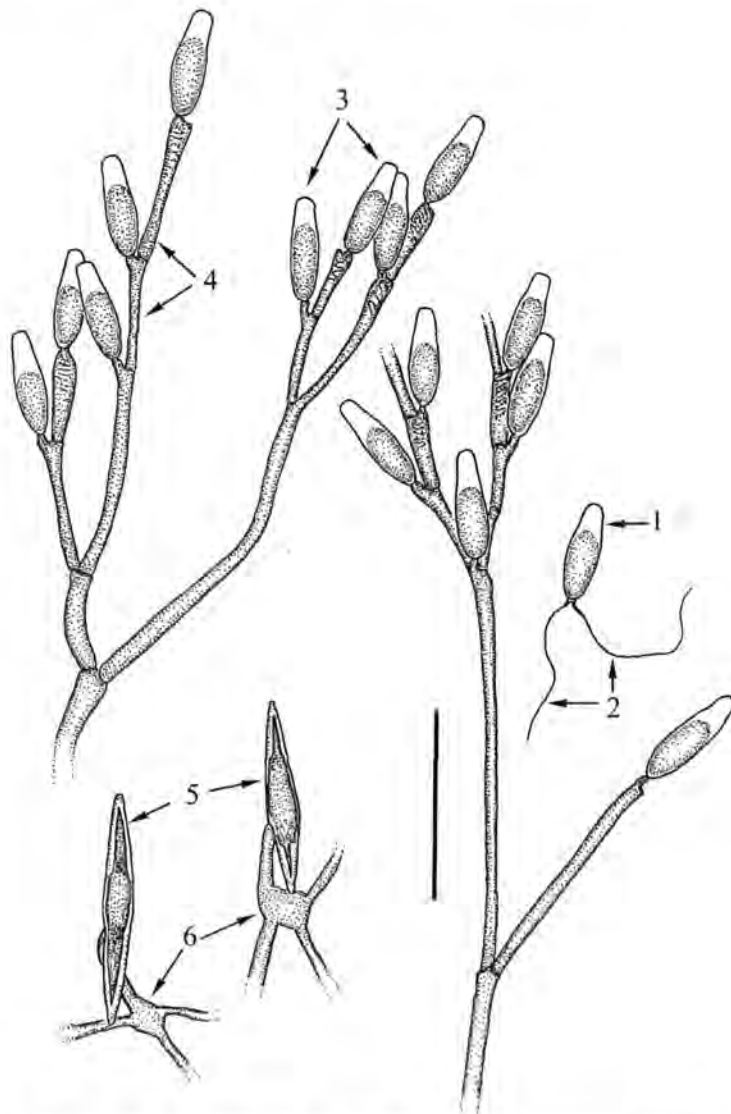


FIG. 84. *Legeriomyces rarus*. 1, tricòspora lliure. 2, apèndixs de la tricòspora. 3, tricòspores. 4, cèl·lules generatives. 5, zigòspores. 6, ponts de conjugació d'on surten les zigòspores. Escala = 50 µm.

Ephemerellidae dels USA (LICHTWARDT & WILLIAMS, 1983b) i no citada posteriorment, per presentar, aquesta darrera, dos apèndixs molt amples a la base, i per formar tricòspores de dues mides força diferenciades (LICHTWARDT & WILLIAMS, 1983b).

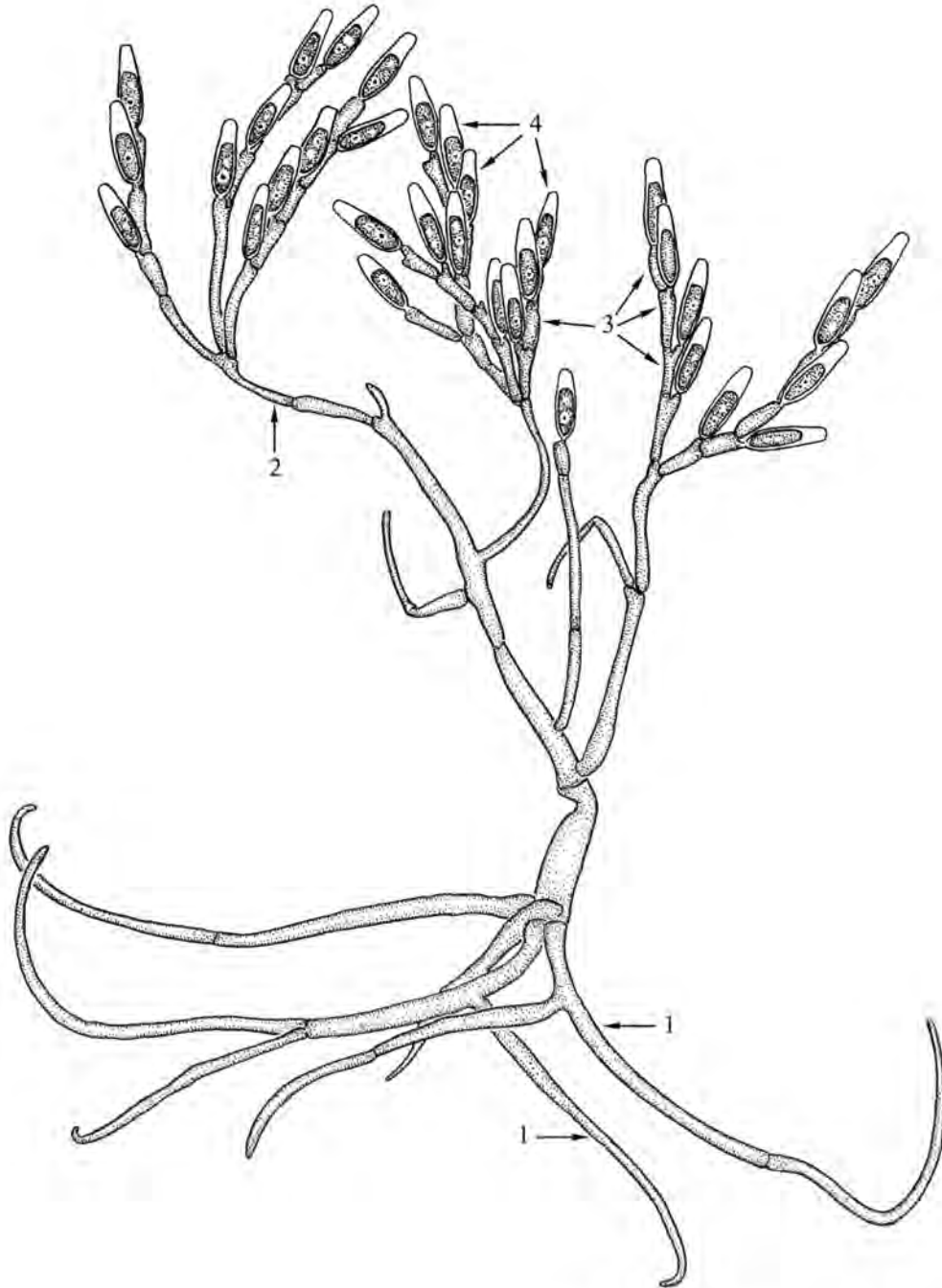


FIG. 85. *Legeriomyces rarus*. Tal·lus madur. 1, branques basals amb extrems atenuats. 2, branques terminals fèrtils. 3, cèl·lules generatives. 4, tricòspores. Escala = 50 µm.

ORPHELLA Léger & Gauthier, Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble 23:67. 1931

Generitypus.– *Orphella coronata* Léger & Gauthier, Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble 23:67. 1931.
Generitypus specimen.– N.d.

Tal·lus amb 1-3 eixos principals formats per cèl·lules llargues que donen lloc a branques fèrtils disposades generalment en umbel·la. Cèl·lules generatives subterminals, cadascuna unida mitjançant una cèl·lula de suport (o branca especialitzada de creixement molt limitat) a una cèl·lula basal que, en nombre variable, se situen al capdamunt dels eixos principals fèrtils del tal·lus. La cèl·lula generativa origina, lateralment o apical, una tricòspora i, sempre apicalment, una cèl·lula terminal. Tricòspores rectes, arquejades o helicoides, sense collaret ni apèndixs. Zigòspores similars a les tricòspores, formades homotàl·licament o heterotàl·licament a partir de ponts de conjugació.

Sis espècies descrites, de les quals, tres han estat trobades a la Península Ibèrica. En larves de Plecòpters.

CLAU DE DETERMINACIÓ DE LES ESPÈCIES IBÈRIQUES DEL GÈNERE *ORPHELLA*:

1. Tricòspores cargolades helicoidement. Cèl·lula basal amb un holdfast simple, sense material amorf secretat.
..... *O. helicospora*
- 1'. Tricòspores rectes o alantoides. Cèl·lula basal diferent..... 2
2. Tricòspores rectes. Cèl·lula basal simple, atenuada, amb material amorf cimentant..... *O. catalaunica*
- 2'. Tricòspores alantoides. Cèl·lula basal lobulada, amb material amorf cimentant..... *O. haysii*

OBSERVACIONS GENÈRIQUES

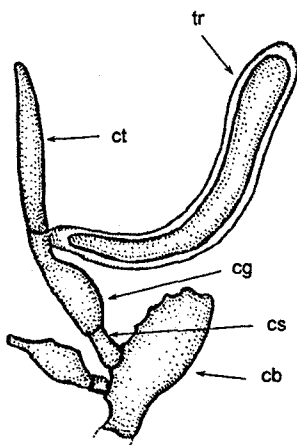
El gènere *Orphella* és un dels més peculiars d'entre les Harpel·lals, tant per la seva morfologia com per diversos aspectes relatius a la seva ontogènia i ecologia. Tant és així que, com anirem descobrint al llarg dels següents paràgrafs, fins i tot hem valorat la possibilitat de definir una nova família dins de l'ordre per ubicar-hi el gènere, conjuntament amb *Pteromaktron* (*P. protrudens* Whisler). Recentment, s'han presentat de manera parcial els resultats d'un estudi filogenètic, dirigit a la comprensió, precisament, de les relacions d'*Orphella* amb la resta de Tricomícets. Fruit d'aquest treball (WHITE et al., 2003, ANNEX XII), hem pogut saber que aquest gènere és més proper als Zigomicets de l'ordre Kickxel·lals que a la resta de Tricomícets. Morfològicament podem acceptar aquest fet, ja que la diferència entre Harpel·lals i *Orphella* no sembla menor que la existent entre *Orphella* i Kickxellales (FIGS. 90, 91). El factor discordant és, evidentment, l'ecologia.

A nivell fenotípic, les evidències que tenim per donar suport a aquests resultats es basen en:

- Particularitats morfològiques i ontogènia de les estructures reproductives
- Sistema de dispersió de les espores
- Sexualitat i producció de zigòspores

Particularitats morfològiques i ontogènia de les estructures reproductives

Molts dels elements tal·lials i espòrics d'aquest gènere foren designats inicialment per LÉGER & GAUTHIER (1931), en descriure *Orphella coronata* Léger & Gauthier. La nomenclatura fou mantinguda i adaptada per WILLIAMS & LICHTWARDT (1987a), en descriure *O. haysii* Lichtw. & M.C. Williams. Tanmateix, foren SANTAMARIA & GIRBAL (1998) els qui establirien els termes definitius per tots els elements cel·lulars implicats en el desenvolupament de les tricòspores, destacant la designació que feren, inèdita fins aleshores, de la cèl·lula de suport de la cèl·lula generativa, que havia estat passada per alt en les anteriors publicacions.



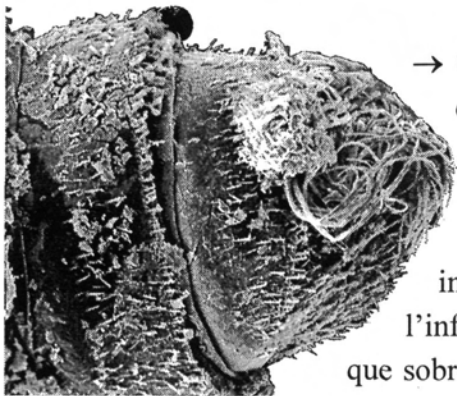
Seguint la figura de l'esquerra, en el cas de les espècies d'*Orphella*, les tricòspores (**tr**) es desenvolupen lateralment a partir d'unes cèl·lules generatives (**cg**), que donaran lloc, simultàniament, a una cèl·lula terminal (**ct**) més o menys allargada. La cèl·lula generativa (**cg**) va sempre acompanyada d'una cèl·lula de suport (**cs**), a la seva base, que seria com una curtíssima branca especialitzada situada entre la cèl·lula generativa i una cèl·lula més ampla (cèl·lula basal, **cb**), de la qual parteixen, a mode de cima terminal, altres cèl·lules generatives acompanyades de la corresponent cèl·lula de suport. Aquesta estructura es disposa a l'apex de l'eix principal del tal·lus, o de les branques fèrtils laterals, sempre fent una estructura similar a una umbel·la (FIGS.

96, 101.1-2). El tal·lus pot ésser més o menys ramificat, segons l'espècie, i les ramificacions solen ser sempre en forma de verticils. La morfologia de la cèl·lula basal [o cèl·lula del holdfast (**ch**)] és molt característica i variada segons l'espècie. En algun cas hi ha substància amorfa envoltant-la, implicada en la subjecció del tal·lus (FIG. 95).

Sistema de dispersió de les espores

A diferència de la majoria de Harpel·lals, en les espècies d'*Orphella*, la unitat de dispersió no és la tricòspora, sinó el conjunt de tres o quatre elements: cèl·lula generativa, tricòspora, cèl·lula terminal (WILLIAMS & LICHTWARDT, 1987a) i, en algun cas, també la cèl·lula de suport (FIG. 106.6) (SANTAMARIA & GIRBAL, 1998). En comptades ocasions hem pogut veure com era alliberat el contingut de la tricòspora (esporangiòspora) sense que aquesta s'hagués desenganxat, prèviament, de la corresponent cèl·lula generativa (en *O. haysii*) (FIG. 101.6). Hem vist el procés d'extrusió tant en unitats de dispersió lliures al medi com en tricòspores que, encara completament unides al tal·lus, alliberaven el seu contingut, en un procés comparable al descrit pel gènere *Ejectosporus* (LICHTWARDT et al., 1991b), durant el qual, la paret de la tricòspora, buida, segueix unida a la cèl·lula generativa corresponent.

Les espècies d'*Orphella* es fixen a la part posterior del proctodeu dels hostes i, quan el tal·lus és madur, la part més distal, portadora de les espores, sobresurt exteriorment per l'anús del plecòpter, de manera que podem veure'l sense necessitat de dissecar l'hoste, sota una lupa binocular (veure ANNEX XII). D'aquesta manera, el tal·lus pot alliberar les esporangiòspores i les unitats de dispersió al medi, fet molt curiós, si es té en compte que normalment les tricòspores no alliberen el seu contingut a menys que hagin estat digerides per l'hoste adequat i sota unes condicions concretes de pH (HORN, 1989a, 1989b, 1990). En el cas d'*Ejectosporus magnus* S.W. Peterson, Lichtw. & M.C. Williams (LICHTWARDT et al., 1991a), les espores alliberades tenen el mateix destí i, aparentment, tant en un com en l'altre gènere, aquest fenomen d'expulsió prematura del contingut esporangial fora de l'intestí de l'hoste, no sembla interferir en la capacitat de dispersió i infestació de nous hostes (LICHTWARDT et al., 1991). En cap d'aquests dos gèneres no s'han observat apèndixs en les tricòspores. La presència de la cèl·lula terminal en *Orphella*, ens ha fet pensar en una possible funció anàloga a la dels apèndixs de les tricòspores en altres espècies, per tal d'evitar un desplaçament massa ràpid pel corrent hídric i afavorir que les espores puguin ser retingudes en les proximitats de l'ambient dels hostes. En definitiva tindríem: (1) unitats de dispersió lliures al medi, que poden quedar retingudes gràcies a l'acció adherent de la cèl·lula terminal, i amb la possibilitat d'expulsar l'esporangiòspora, i (2) unitats de dispersió no alliberades, que sortint per l'anús a l'extrem tal·lial, van alliberant esporangiòspores directament al medi.



→ Seria interessant poder relacionar la disposició emergent dels tal·lus d'*Orphella* amb algun hàbit alimentari dels hostes, similar al que ha estat descrit per altres grups d'insectes en què hi ha intens contacte buco-anal entre individus (com en Formicidae), de manera que els individus d'una mateixa població poguessin transferir-se l'infecció del fong ingerint directament les espores dels tal·lus que sobresurten de l'anús dels portadors. En aquesta imatge SEM

veiem un tal·lus d'*Orphella haysii* que sobresurt per l'anús i que s'ha quedat plegat damunt la cutícula de l'hoste, degut a la manipulació i preparació de la mostra. El cabdell terminal és on hi ha les tricòspores. De fet, els primers científics, evidentment entomòlegs, que varen observar aquests fongs sobresortint per l'anús els varen descriure com a "anal gills", i foren usats en "taxonomia fina" per identificar plecòpters en fases immadures (FRISON, 1935; KOHNO, 1941). Aquest fet demostra que les poblacions d'*Orphella* són molt estables en les poblacions d'hostes (WHITE et al., 2003, veure ANNEX XII).

Sexualitat i producció de zigòspores

L'observació, en algunes mostres, de dues menes d'espores (al principi pensàvem en dues menes de tricòspores) en el mateix tal·lus va ser per a nosaltres un dels fets més inesperats en aquest treball, i que necessitava, per tant, d'un major aprofundiment. La primera vegada que vàrem veure espores diferents en una mateix individu va ésser en *O. catalaunica* Santam. &

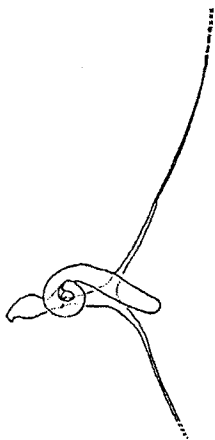
Girbal que mostrava, a més de les típiques espores rectilínies, unes altres amb una volta completa en la zona basal i un extrem lliure recte i dirigit amunt (FIGS. 86, 89). Vàrem anomenar-les espores δ (delta), per la seva forma, que ens recordava a la d'aquesta lletra grega. Però les diferències entre totes dues espores no es limitaven només a la seva morfologia, sinó també a la seva ontogènia, ja que en les espores δ hi havia més cèl·lules implicades en el seu desenvolupament que en el cas de les tricòspores, passant de les tres cèl·lules de les tricòspores típiques (cèl·lula de suport, cèl·lula generativa i cèl·lula terminal) (FIG. 91), a cinc, amb una cèl·lula de suport, dues cèl·lules generatives consecutives (**cg1**, **cg2**), i dues cèl·lules terminals (**ct1**, **ct2**) (FIGS. 86, 88, 93). La formació d'espores δ , lligada a la prèvia diferenciació d'unes cèl·lules independents del desenvolupament de tricòspores, va ésser detectada més tard també en individus d'*O. helicospora* Santam. & Girbal. En aquest cas, la presència de dues menes d'espores es posava de manifest per una diferència de mida i d'ontogènia però no pas per la morfologia (FIG. 88). Finalment, la tercera espècie ibèrica d'*Orphella*, *O. haysii* també ens va mostrar les espores δ , de manera similar a *O. helicospora*, amb una diferència de mides i d'ontogènia molt evident (FIG. 97).

És amb l'aparició de les espores δ en *O. haysii* quan vàrem començar a entendre'n el significat. Així com en el cas d'*O. helicospora* no hi havia indicis externs de sexualitat o de punts de conjugació, en *O. haysii* sí que hem observat formació de punts associats a la presència de les espores δ (per tant, ja podem parlar de zigòspores!) (FIG. 100.5). En *O. haysii*, les hifes implicades en el contacte entre conjugants són llargues, de diàmetre irregular i amb protuberàncies i inflaments en el seu recorregut (FIGS. 97b, 100.5). Poden créixer originant un entramat inextricable, que confereix un aspecte compacte i molt dens a la zona del cap fèrtil (FIGS. 100.1-4). En aquest cas, no s'observa tan fàcilment la segona cèl·lula generativa (**cg2**), implicada en la formació de les zigòspores. El punt de contacte on teòricament podria produir-se la conjugació i el suposat intercanvi genètic (malauradament, encara no demostrat!) no és únic, sinó que poden desenvolupar-s'hi diversos punts en línia, on inicien el seu creixement les zigòspores (FIG. 100.5). D'altres vegades, si bé els punts no es

veuen, es formen diverses cèl·lules generatives en fila, algunes d'elles produint zigòspores, d'altres donant lloc a noves hifes que poden contactar amb les emeses per altres cèl·lules generatives. En el desenvolupament de les zigòspores d'*O. haysii* no hi observem la presència de cèl·lules de suport a la base de les cèl·lules generatives, al contrari del que passa en les zigòspores d'*O. catalaunica* i d'*O. helicospora*.

Tant en el cas d'*O. catalaunica* com en *O. helicospora*, no s'ha pogut relacionar la presència de zigòspores amb la formació prèvia de punts de conjugació.

Una vegada les zigòspores d'*O. catalaunica* són madures, hem vist que poden ser alliberades en forma d'unitats de dispersió similars a les relacionades amb les tricòspores, que inclourien la **cg2** i la **ct2**, bifurcada en forma de dos llargs apèndixs (FIG.



86e). Entre la ct2 i els seus apèndixs (que hem anomenat 2' i 2'') no sol haver-hi un septe a la base, sinó que es situa en el seu quart inferior. Sembla que la resta d'elements implicats en la reproducció es mantenen fixats a la cèl·lula basal. També hem vist alguna zigòspora madura d'*O. helicospora* alliberada al medi, dispersant-se amb els mateixos elements que l'anterior (FIG. 105.3). En *O. haysii* no hem observat, encara, el funcionament de les unitats de dispersió de les zigòspores.

Paral·lelismes morfològics amb altres Harpel·lals: més evidències sobre la presència de sexualitat i zigòspores en el gènere *Orphella*

Un dels fets que reforça la nostra hipòtesi de que les espores δ són unitats reproductives lligades a fenòmens de sexualitat, és a dir, zigòspores, és el paral·lelisme que mostren en el seu desenvolupament amb el de les zigòspores de *Genistellospora homothallica* Lichtw. Un estudi morfològic comparant les espores δ d'*O. catalaunica* i *O. helicospora* (aparentment formades amb la intervenció d'un sol tal·lus –homotàl·liques-) amb les zigòspores homotàl·liques de *G. homothallica*, ens permet localitzar estructures anàlogues, si no homòlogues (difícilment demostrable), que en tots dos gèneres intervenen en la formació d'estructures reproductives. El fet que la morfologia de l'espóra resultant en una i altra espècie no sigui coincident, no és suficient per negar tot el procés d'ontogènia que l'ha originat, essent aquest el propi per al desenvolupament d'estructures sexuals o zigòspores. En el cas de les espècies d'*Orphella* on hem observat ponts de conjugació, les espores δ no es formen seguint el mateix patró que les formades sense la presència d'un segon individu. La peculiaritat de *G. homothallica* no és tant el fet que formi zigòspores en un procés suposadament apomíctic, si no que les zigòspores s'originin sense prèvia formació de ponts de conjugació. Altres espècies homotàl·liques de Harpel·lals formen ponts de conjugació entre branques d'un mateix individu, i en resulten les zigòspores formades normalment, tal i com es descriu en l'apartat introductori d'aquesta tesis, amb la intervenció d'una sola cèl·lula (zigosporòfor) que emergeix del pont de conjugació o proximitats i sosté la zigòspora. Veiem que passa el mateix en el cas d'*Orphella*, ja que en l'única espècie (*O. haysii*) on s'originen espores δ associades a ponts de conjugació, tampoc hi distingim clarament totes les cèl·lules que intervenen en les altres espècies del gènere i en *Genistellospora*, ans al contrari, sembla que una sola cèl·lula generativa (o en tot cas, zigosporòfor) s'implica en la seva formació.

La similitud entre els gèneres *Genistellospora* i *Orphella* no es limita només a aquestes estructures reproductives. Podem comparar també la morfologia tal·lial, la cèl·lula basal amb les branques laterals simples semblants a les branques subsidiàries d'*Orphella*, i fins i tot la morfologia basal per a la fixació del tal·lus.

Evidentment, una gran diferència és la presència de tricòspores típiques intercalars en *Genistellospora*, mentre que en *Orphella* les cèl·lules generatives es disposen sempre de manera terminal, al capdamunt de les cimes umbel·lifformes que formen les branques fèrtils i els elements espòrics.

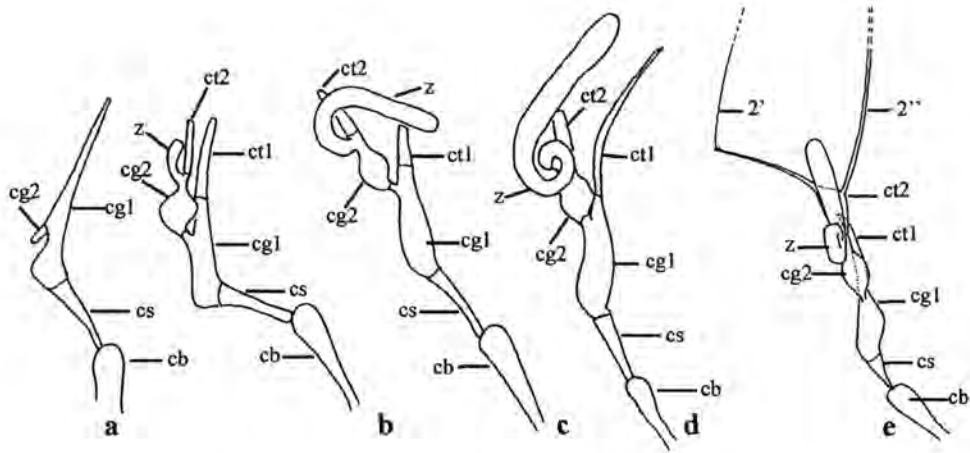


FIG. 86. *Orphella catalaunica*. Seqüència de formació de les zigòspores, de **a** fins a **d**, en visió lateral, en **e**, en visió frontal. Hi podem veure: **cb**, cèl·lula basal; **cs**, cèl·lula de suport; **cg1**, primera cèl·lula generativa; **cg2**, segona cèl·lula generativa, originada damunt de l'anterior, incipient en **a** i jove en **b**; **z**, zigòspora; **ct1**, primera cèl·lula terminal, originada a partir de **cg1**; **ct2**, segona cèl·lula terminal, originada a partir de **cg2**, i bifurcada en la maduresa en forma de dos llargs apèndixs **2'** i **2''** en **e**.

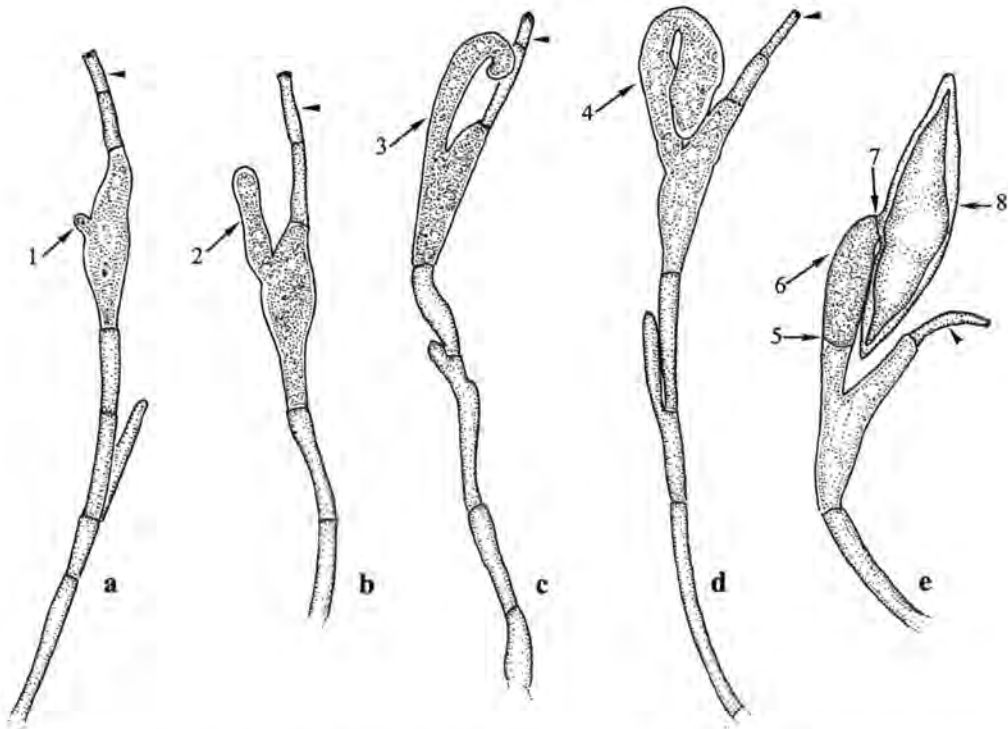


FIG. 87. *Genistellospora homothallica*. Procés de desenvolupament de les zigòspores d'**a** a **e**. **1**, inici de la formació del zigosporòfor a partir d'una cèl·lula generativa, que duu, a l'extrem, una cèl·lula terminal (anàloga a la **ct1** d'*Orphella*) formada per dues cèl·lules (punta de fletxa, en totes les fases **a-e**, en **e** una de les cèl·lules és absent, probablement per fractura). **2**, creixement del zigosporòfor. **3**, la cèl·lula que donarà lloc al zigosporòfor i a la zigòspora es va corbant apicalment. **4**, creixement de la zigòspora, encara no delimitada per cap septe. **5**, septe format tardanament que delimita el zigosporòfor (anàleg a la **cg2** d'*Orphella*) de la cèl·lula que l'ha originat (**cgz**, anàloga a la **cg1** d'*Orphella*). **6**, zigosporòfor. **7**, septe que delimita el zigosporòfor de la zigòspora. **8**, zigòspora.

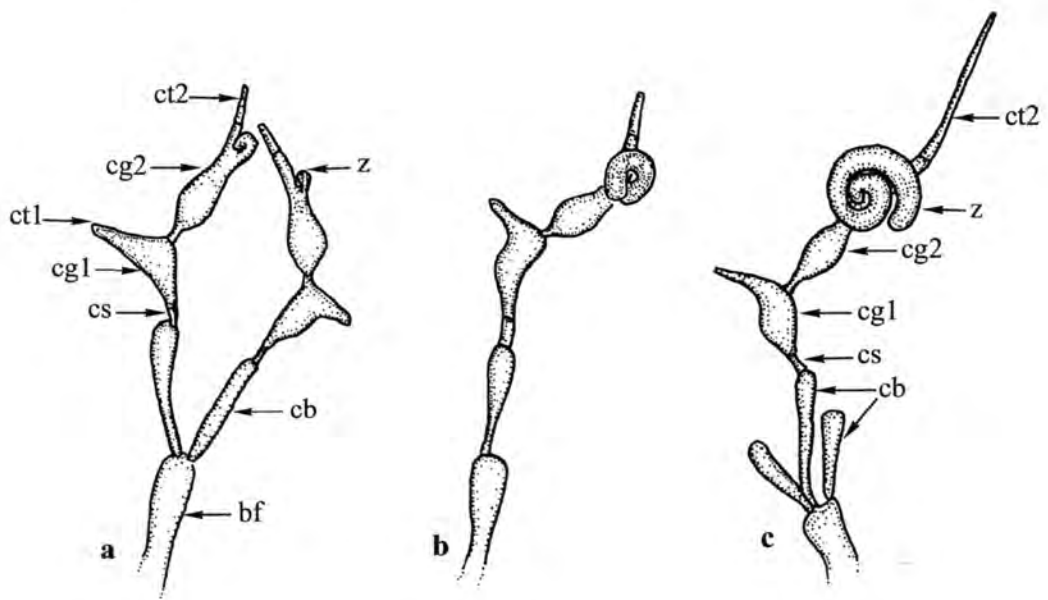


FIG. 88. *Orphella helicospora*. Formació de zigòspores, de a fins a c. Tots els elements han estat definits en el text i en la FIG. 86, excepte bf: branca fèrtil.

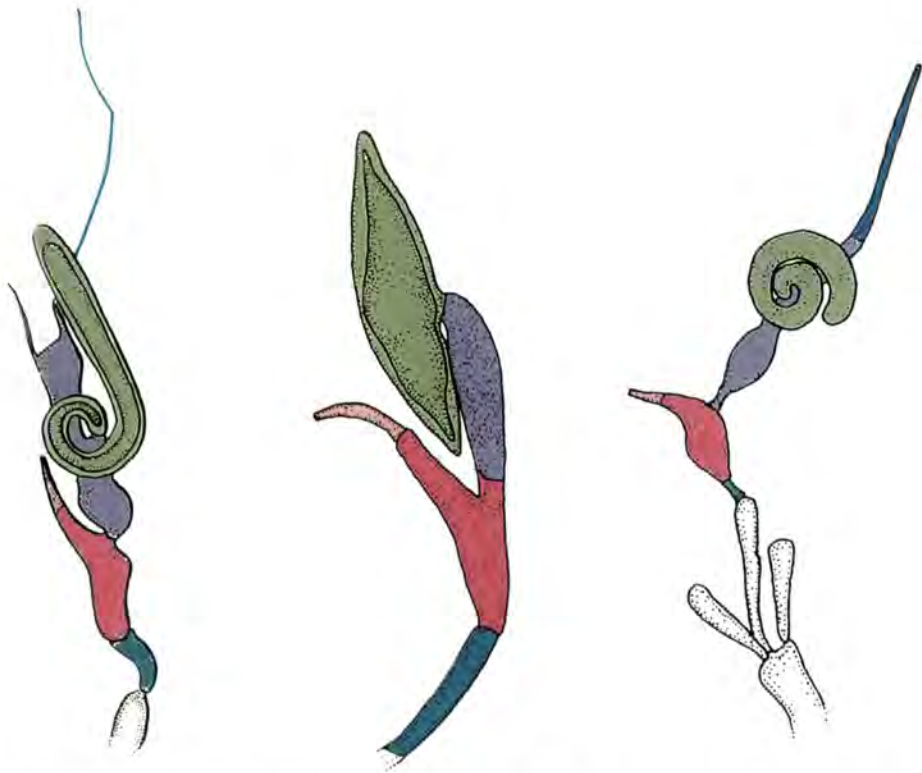


FIG. 89. Formació de zigòspores homotàl·liques sense punts de conjugació. D'esquerra a dreta: *O. catalaunica*, *Genistellospora homothallica* i *O. helicospora*. Les cèl·lules implicades en el desenvolupament estan acolorides per comparar-les. Les ct2, acolorides de blau, d'*Orphella*, no tenen paral·lelisme en *Genistellospora*.

L'altra espècie d'*Orphella* en la qual no hem observat intervenció de ponts de conjugació és, com ja s'ha dit, *O. helicospora*. El procés de formació de les zigòspores és, tanmateix, perfectament comparable al d'*O. catalaunica*, intervenint-hi les mateixes estructures, si bé amb una morfologia lleugerament diferent, i és, per tant, també similar a *G. homothallica*.

La principal diferència entre les zigòspores d'*O. catalaunica* i *O. helicospora* és la presència, en la primera, d'una ct1 molt més desenvolupada que en la segona. També en *O. helicospora* la cèl·lula terminal pot ésser bifurcada o doble, encara que no quedi palès en la figura, sí que podem observar-ho en algunes fotografies (FIG. 106.3).

Hi ha un factor que ens pot inspirar certa recança en quant al tractament de les zigòspores d'aquest gènere. Es tracta de la paret, que no sembla, d'entrada, engruixida ni reforçada, característica aparentment necessària per desenvolupar el paper de resistència que se sol assignar a aquests elements.

Les analogies entre *Orphella* i *Genistellospora* són tant significatives que hauríem d'anomenar zigosporòfors a les cg2. En el cas de *G. homothallica*, les cèl·lules que sostenen el zigosporòfor (collaret), anàlogues a les cg1 d'*Orphella*, no han estat mai designades amb un terme concret. En aquesta memòria les hem anomenades cèl·lules generatives del zigosporòfor (cgz), ja que són cèl·lules diferenciades i especialitzades, no somàtiques, que intervenen, exclusivament, en la formació d'una estructura reproductiva (FIGS. 65, 87).

Les cs d'*Orphella*, que tindrien la seva correspondència en les cèl·lules indiferenciades de les branques fèrtils de *Genistellospora*, serien simples cèl·lules de creixement limitat, d'altra banda molt similars a les pseudoflàlides d'algunes espècies de Kickxellals. Però això ja és un altre capítol.

Sobre les relacions *Orphella* - Kickxellales

Si les diferències entre *Orphella* i la resta de gèneres de Legeriomycetaceae són considerables, quasi podríem dir que són de la mateixa magnitud aquelles que separen *Orphella* de les Kickxellales. Ja hem comentat en la introducció els antecedents històrics que relacionaren els ordres Harpellales i els Kickxellales. També hem fet esment dels estudis filogenètics que situen el gènere *Orphella* al costat d'aquest ordre de Zigomicets (WHITE et al., 2003; WHITE, inèd.). El tret discordant seria la morfologia de les zigòspores d'*Orphella*.

A nivell d'espores no sexuals, MOSS & YOUNG (1978) van fer un estudi comparatiu. Als seus esquemes on es relacionava la morfologia de les branques fèrtils de *Coemansia* (Kickellaceae) amb les de *Smittium* (Harpellales), nosaltres hi hem afegit una imatge d'*Orphella*, de manera que queda palesa, des d'un punt de vista purament fenètic, la possible situació intermèdia d'*Orphella* entre Kickxellales i Harpellales (FIG. 90). En aquest context no seria estranya la ubicació d'*Orphella* en un ordre diferent al de les Harpellals (i.e., Orphellales?). Ho indiquem, sense més implicacions, com una hipotètica interpretació resultant de totes les evidències aquí exposades, que òbviament necessita ser degudament contrastada, i que no pretenem, ni podem encara, incorporar en el tractament taxonòmic que fem en aquesta memòria.

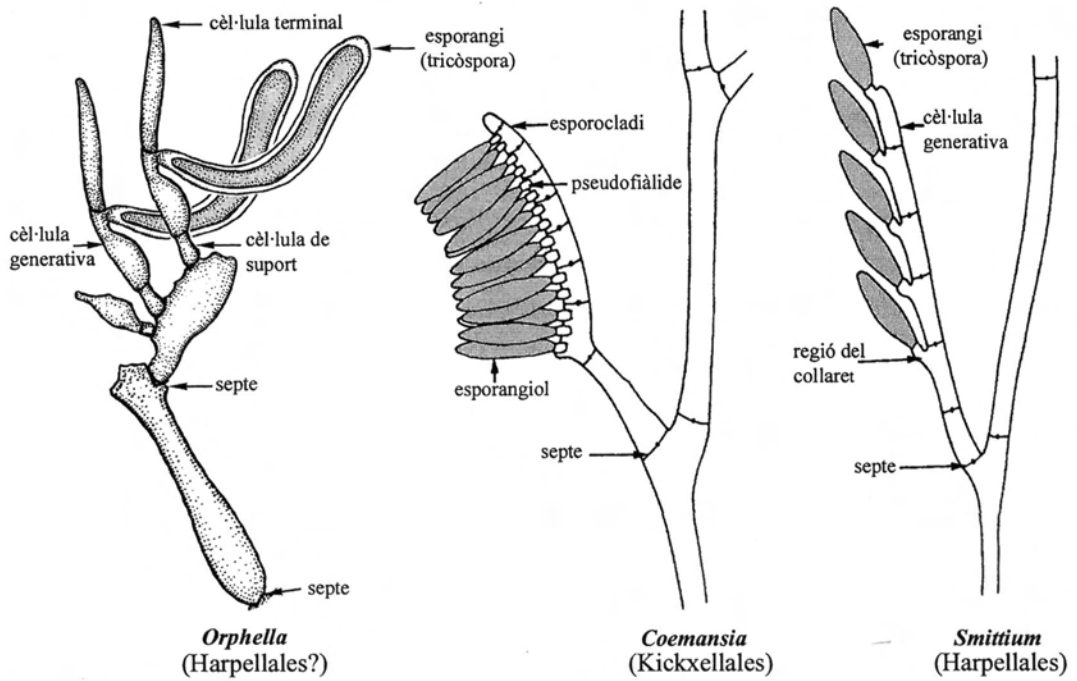


FIG. 90. Comparació de la morfologia de branques fèrtils de Kickxellales (*Coemansia*) i Harpellales (*Orphella* i *Smittium*), en base a MOSS & YOUNG (1978). En els dibuixos hi ha indicats tots els elements de rellevància per a la comparació, tant septes com espores i elements associats. Hem modificat la nomenclatura usada per MOSS & YOUNG (1978), per designar certs caràcters en *Coemansia* i *Smittium*. En *Smittium*, hem canviat el terme de merosporangis (en referència a les tricòspores) que apareixia en l'original, pel d'esporgis, que considerem més correcte. En *Coemansia* hem substituït el mateix terme pel d'esporgiol, d'acord amb BENJAMIN (1979).

En Kickxel·lals, els esporangiols es formen a partir de l'esporgi, una cèl·lula mononucleada, ramificada o no. Segons MOSS & YOUNG (1978), la zona del collaret de les cèl·lules generatives de Harpel·lals hauria evolucionat a partir de les pseudofialides de Kickxel·lals, en una pèrdua progressiva del septe inferior que delimita aquesta cèl·lula (veure FIG. 13). En *Orphella*, podríem trobar diverses interpretacions per establir l'origen de les estructures relacionades amb la formació de les tricòspores. La cèl·lula de suport ens recorda a les pseudofialides, i la seva situació correspondria a la d'aquestes. El que no es correspon directament, per la seva disposició, és la tricòspora amb els esporangiols de Kickxel·lals. Nosaltres creiem que l'esporgi hauria donat lloc a la cèl·lula basal del cap fèrtil, d'on surten diverses cèl·lules de suport amb les cèl·lules generatives. En aquest supòsit, esporangiols de Kickxel·lals i cèl·lules generatives d'*Orphella* haurien de compartir un mateix origen. De fet, si observem les cèl·lules generatives immadures damunt de les cèl·lules de suport (FIGS. 90, 91 en *Orphella*), l'aspecte és igual al dels esporangiols damunt les pseudofialides de Kickxel·lals. La tricòspora d'*Orphella* i la cèl·lula terminal haurien derivat doncs d'aquesta cèl·lula (generativa) corresponent a la cèl·lula esporangial de les Kickxel·lals. Aquest procés de diversificació estaria, evidentment, lligat al comportament nuclear de les cèl·lules implicades. En algunes espècies de Kickxel·lals s'hi ha observat la presència d'esporgiols amb més d'un nucli, fins a tres (BENJAMIN, 1979). El/s nucli/s de l'esporgiol provenen de la divisió del nucli de la pseudofialide, un dels quals roman en aquesta. En el cas dels esporangiols amb tres nuclis, s'haurien produït dues mitosis successives, originant quatre

nuclis, dels quals, tres haurien migrat a l'espangiol. Creiem, per tant, que seria possible la formació de noves cèl·lules a partir d'una cèl·lula-espangiol original, per divisió nuclear, migració i formació de nous septes. Les tres cèl·lules que trobem damunt de la cèl·lula de suport en *Orphella* (cg., tr., ct.) contindrien un nucli cadascuna.

És molt interessant tenir en compte *Pteromaktron protrudens* Whisler (WHISLER, 1963) en aquesta discussió, ja que mostra, i de manera fins i tot més clara que *Orphella*, una similitud morfològica notable amb les Kickxel·lals (FIG. 91). En el cas d'aquesta espècie, la correspondència entre espangiol i tricòspores és directe, ja que ocupen una mateixa posició en la zona fèrtil del tal·lus. Els caràcters tal·lials de *Pteromaktron* també són similars als d'*Orphella* (FIG. 91).

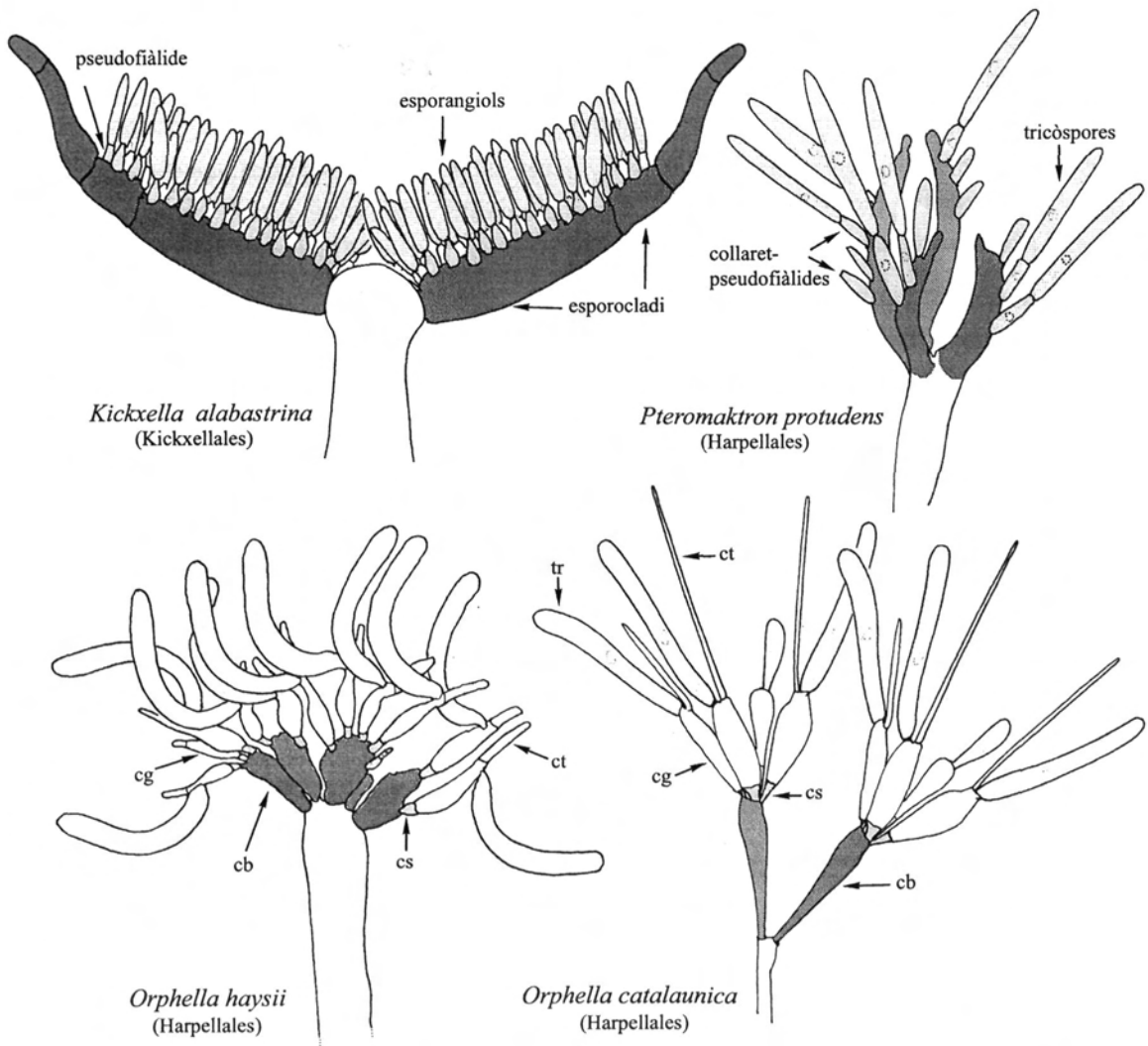


FIG. 91. Esquema de les branques fèrtils de *Kickxella*, *Pteromaktron* i *Orphella*. Hi ha indicats els elements (en *Orphella* seguint la terminologia habitual). Ressaltem amb to rosat les pseudofialides i les cèl·lules corresponents en *Orphella* (cèl·lula de suport, cs) i *Pteromaktron* (collaret). Esporangis i esporangis (tricòspores) en gris clar. En gris fosc, esporocladis i cèl·lules corresponents en *Pteromaktron* (no septat) i *Orphella* (cèl·lula basal, cb).