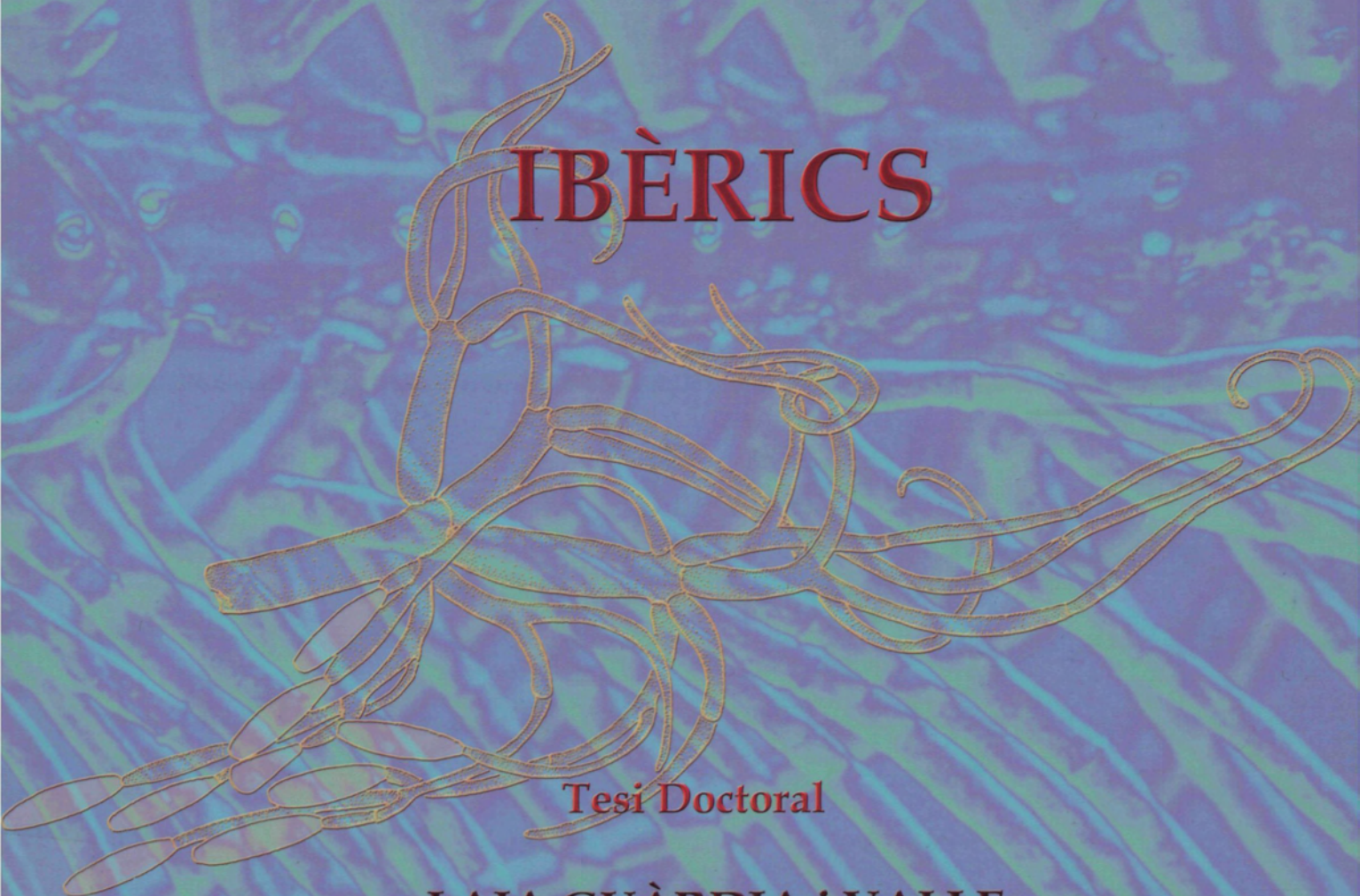


UAB

**Universitat Autònoma de Barcelona
Facultat de Ciències**

TRICOMICETS

IBÈRICS



Tesi Doctoral

LAIA GUÀRDIA i VALLE

Desembre 2004

**Dept. de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia
Unitat de Botànica**



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

A tots aquells que actuen en defensa de la vida, als qui l'estimen i l'estudien per preservar-la de la cobdícia (que superflu adjectivar-la amb "humana") que ha esdevingut el fuel de la societat (o a la inversa?)...

A l'estimada família, sobretot als més petits: Marc, Carla, Paula, Abril, Carles, Joana, i als que vinguin, esperant que algun dia pugueu respirar un aire més net, beure una aigua més clara i observar vells marins vora la mar...

AGRAÏMENTS

El temps dedicat a l'elaboració d'aquesta tesi ha volat tant ràpid que, abans d'escriure cap altre mot, voldria manifestar la meva ingratitud a la fugissera naturalesa (sia relativa o tempestiva) d'aquesta dimensió que tant esclavitza la societat moderna. No obstant la implacable via de les hores, el plantejament d'un argument de tesi com el que presentem en aquesta memòria, ha estat decisiu per a poder acomplir, durant els mesos de beca FPI concedits pel "Ministerio de Ciencia y Tecnología", els objectius que ens havíem proposat. En Sergi Santamaria, qui aqueferat ha dirigit aquesta tesi, fou qui suggerí el tema, i és d'agrair el bon ull que tingué per veure en la nimiesa d'uns organismes desconeguts la generositat sorprenent de la natura.

Així, la meva gratitud sincera va adreçada a tots els qui heu aidat, animat, alimentat, suportat, mantingut, intervingut, patit, cultivat, acompanyat, etc., tant a mantenir el meu ànim com la tesi doctoral. Perdoneu aquells que, mereixent-ho, no apareixeu en referència directe per culpa de la meva capacitat evocadora limitada, però sapigheu que hi sou comptats:

A en Sergi Santamaria, per la seva gran dedicació, atenció, paciència, diligència, i per l'esmentat encert i bon criteri. No cal dir que m'ha prestat gran suport. Treballar al seu costat ha estat tota una experiència.

A en Llorenç Sáez pel seu constant, generós i inestimable suport anímic, per les seves precisions en els "intrínquilis" nomenclaturals i útils comentaris. Sense el teu recolzament hauria esfondrat qui sap quantes coses...

Als companys de la Unitat (molts del quals ja sou diàspores disseminades pel món) qui heu mostrat interès i col·laboració en algun moment. És un plaer sentir qui t'acompanya en la investigació d'un tema, on podem ésser comptats amb els dits de les mans els que ens hi dediquem. I espero la vostra comprensió si no he estat sempre tant atenta amb vosaltres com voldria, pel temps segrestat en la causa que aquí ens ocupa.

A en Josep Girbal per atendre peticions de bibliografia i altres qüestions logístiques. També agraeixo el seu suport a la causa.

A en Manel Niell, per les seves inestimables històries que no deixen mai de sorprendre'm, i les injeccions de bel·licós bon humor.

A la Marta Pérez per la seva eficiència en tot els tràmits de dietes, quilometratges, paperassa, i sobretot a la seva simpatia i bon caràcter.

Al projecte "Flora Micològica Ibérica", al qual era associada la beca que ens ha permès la realització d'aquest treball.

Als companys llunyans de la Universitat de Kansas, que m'han proporcionat informació, suport i companyonia. Recordaré:

A en Merlin White, entusiasta i incondicional seguidor dels nostres passos científics, i element imprescindible en els estudis moleculars que des de Lawrence ha realitzat i realitza. El seu recolzament ha estat absolutament gratificant. També li dedico paraules d'agraïment per permetre que s'inclogués informació del seu darrer i interessantíssim treball de filogènia, que en el moment de redactar la tesi era encara inèdit.

A en Matías Cafaro, que ens vingué a visitar amb la Khris, i ens deixaren un record fantàstic. En Matías ens proporcionà material divers des de la Universitat de Kansas per a la realització dels estudis monogràfics de *Smittium*. Agraeixo també, la seva generositat en enviar-nos el manuscrit del seu darrer article per poder aplegar informació llaminera sobre les Eccrinals, així com una còpia de luxe de la seva tesi doctoral.

A en Robert W. Lichtwardt, qui ha dedicat tota una vida a l'estudi d'aquests organismes, pels seus consells en la publicació dels articles, i per la seva amabilitat i generositat en molts d'altres quefers científics.

A en Doug Strongman, de la Saint Mary's University (Canadà), pels interessants diàlegs virtuals establerts en l'intent mutu de comprendre la variabilitat de *Lancisporomyces*, i per permetre que usés informació inèdita del seu últim treball, sobre la presència d'aquest gènere a Canadà.

Als companys del Depto. de Biología Vegetal y Ecología de l'Euskal Herria Unversitatea, a Leioa: l'Isabel Salcedo i companyia, que van acollir-me de manera tant afable durant els dies de mostreig per les terres basques.

I a Madrid, a la gent del Jardín Botánico, per la seva atenció durant l'estada que hi vaig realitzar, per l'espai que em cediren i les indicacions que em donaren, especialment a en Carlos Lado.

A l'Enric Descals, per l'amable acollida que em donà a l'Institut Mediterranis d'Estudis Avançats (IMEDEA) d'Esporles, a Mallorca.

A l'Andrés Millán i col·legues, de la Universidad de Múrcia, Campus del Espinardo, per la seva ajuda i amabilitat durant l'estada en aquest indret. També a en Carles Hernando, fantàstic entomòleg, qui em posà en contacte amb l'Andrés i em donà informació sobre localitats interessants on trobar determinats artròpodes.

Al servei de conservació del Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, per cedir-me un permís de mostratge i recol·lecció d'espècimens al Parc.

A en Narcís Prat de la UB, per proporcionar-nos referències i bibliografia sobre temes de limnologia del nostre interès.

També a en Toni Serra, de la UB, per introduir-nos en el reconeixement dels isòpodes terrestres.

Al "staff" del Fariow Herbarium per enviar-nos eficientment material tipus de diversos tàxons requerits.

Al Museum d'Histoire Naturelle (PC, Laboratoire de Cryptogamie, París, França), per proporcionar-nos, també, material dels tricomícetòlegs francesos.

Al Servei de Microscòpia de la UAB.

A la Família, ja que “amor de padre i madre no se cansa de entregar”, i ha aguantat en certs moments i, pacientment, els “rotllos” de fatídiques històries universitàries i altres temes no menys avorrits.



“El partidari de la selecció individual acceptarà el fet que els grups s’extingeixen, i ja sigui cert o no aquest fet, admetrà que els grups poden ser influenciats pel comportament dels individus que el componen. Estarà d’acord, també, en que si només els individus del grup tinguessin el do de la previsió, podrien apreciar que, a llarg termini, el que més afavoreix els seus interessos és la restricció de la seva cobdícia egoista amb la finalitat d’evitar la destrucció del grup (...). Però la destrucció del grup és un procés lent comparat amb el ràpid procés d’eliminació. Fins i tot quan el grup es troba en un procés lent però inexorable de decadència, els individus egoistes prosperen a curt termini a expenses dels altruistes.”

Richard Dawkins

ÍNDIX

PRÒLEG	1
1. INTRODUCCIÓ	5
1.1 Els tricomícets: Generalitats	6
1.2 Particularitats morfològiques i cicles vitals dels diferents ordres	8
Harpellales.....	8
Asellariales.....	14
Eccrinales	16
1.3 Ecologia dels tricomícets.....	18
1.4 Composició de la paret cel·lular	19
1.5 Sistemàtica i filogènia	20
1.6 L'evolució històrica del coneixement i de la concepció sistemàtica dels tricomícets.....	22
2. OBJECTIUS	31
3. MATERIAL I MÈTODES.....	35
3.1 Treball de camp: recol·lecció dels hostes	35
Material	36
Metodologia	37
3.2 Dissecció dels hostes al laboratori.....	39
Anatomia de l'intestí	39
Material	40
Metodologia	41
3.3 Observació i fixació de les mostres fúngiques	42
Material	42
Metodologia	43
Identificació de les mostres de tricomícets.....	43
Microscòpia electrònica	44
Preparació de les mostres SEM.....	44
3.4 Identificació i conservació dels hostes	45
3.5 Tractament de les mostres per a procedir a anàlisis moleculars	47
Material	48
Metodologia	48
3.6 Il·lustració dels fongs.....	48
Dibuixos	48
Microfotografies.....	49
3.7 Tractament dels resultats	50
Fitxes	50
Els hostes en xifres.....	50
3.8 Cultius axènics.....	53
Aspectes històrics.....	53
Material	53
Metodologia	54
3.9 L'Àrea de mostreig.....	56

4. TAXONOMIA	63
4.1 Consideracions prèvies	63
4.2 Catàleg	65
Cl. Trichomycetes	67
O. Harpellales	68
F. Harpellaceae	70
<i>Harpella</i>	70
<i>H. melusinae</i>	70
<i>Harpellomyces</i>	76
<i>H. eccentricus</i>	76
<i>Stachylina</i>	80
<i>S. euthena</i>	81
<i>S. grandispora</i>	83
<i>S. nana</i>	86
<i>S. pedifer</i>	89
<i>S. penetralis</i>	91
<i>S. prolifica</i>	94
<i>S. robusta</i>	97
F. Legeriomycetaceae	101
<i>Baetimyces</i>	101
<i>B. ancorae</i>	101
<i>Bojamyces</i>	104
<i>B. repens</i>	104
<i>B. transfuga</i>	106
<i>Capniomyces</i>	110
<i>C. celatus</i>	110
<i>Genistellospora</i>	114
<i>G. homothallica</i>	114
<i>Graminella</i>	120
<i>G. bulbosa</i>	120
<i>Lancisporomyces</i>	126
<i>L. vernalis</i>	126
<i>Legeriomycetes</i>	138
<i>L. dolabrae</i>	138
<i>L. ramosus</i>	141
<i>L. rarus</i>	149
<i>Orphella</i>	152
Observacions genèriques	152
<i>O. catalaunica</i>	162
<i>O. haysii</i>	168
<i>O. helicospora</i>	177
<i>Pennella</i>	184
<i>P. angustispora</i>	184
<i>Simuliomyces</i>	187
<i>S. microsporus</i>	188
<i>Simuliomyces</i> sp.	192
<i>Smittium</i>	197
<i>S. alpinum</i>	197
<i>S. brevisporum</i>	198
<i>S. bulbosporophorus</i>	199
<i>S. chironomi</i>	201
<i>S. culicis</i>	203
<i>S. culisetae</i>	206

	<i>S. fecundum</i>	207
	<i>S. gracilis</i>	209
	<i>S. hecatei</i>	210
	<i>S. heterosporum</i>	212
	<i>S. inexpectans</i>	215
	<i>S. megazygosporum</i>	216
	<i>S. prostratum</i>	218
	<i>S. pseudodimorphum</i>	219
	<i>S. pusillum</i>	221
	<i>S. simulii</i>	222
	<i>S. typhellum</i>	223
	<i>Spartiella</i>	225
	<i>S. barbata</i>	225
	<i>Stipella</i>	230
	<i>S. latispora</i>	230
	<i>S. vigilans</i>	234
	<i>Tectimyces</i>	239
	<i>T. leptophlebiidarum</i>	239
	<i>T. robustus</i>	242
	Gènere indeterminat.....	244
O. Asellariales.....		249
F. Asellariaceae		249
<i>Asellaria</i>		250
<i>A. gramenei</i>		251
<i>A. ligiae</i>		354
<i>A. saezii</i>		257
<i>Orchesellaria</i>		261
<i>O. mauguioi</i>		261
O. Eccliniales.....		265
F. Ecclinaceae		276
<i>Astreptonema</i>		267
<i>A. gammari</i>		268
<i>Ecclinidus</i>		273
<i>E. flexilis</i>		273
<i>Enterobryus</i>		275
<i>E. leptoili</i>		276
F. Parataeniellaceae.....		279
<i>Parataeniella</i>		279
<i>P. dilatata</i>		279
5. ANNEXES		283
Annex I: Article Valle & Santamaria. 2002a. <i>Baetimyces</i> , a new genus of Harpellales, and first report of <i>Legeriomyces ramosus</i> from northeastern Iberian Peninsula. Mycologia 94:321-326		258
Annex II: Article Valle & Santamaria. 2005. <i>Bojamyces transfuga</i> sp. nov. and new records of Trichomycetes from mayfly larvae in Spain. Mycologia 97 (acceptat).		293
Annex III: Article Valle & Santamaria. 2004. The genus <i>Smittium</i> (Trichomycetes, Harpellales) in the Iberian Peninsula. Mycologia 96:680-701.		307
Annex IV: Article Valle & Santamaria. 2002b. <i>Tectimyces</i> , a new genus of Harpellales on mayfly nymphs (Leptophlebiidae) in Spain. Mycol. Res. 106:841-847.		329
Annex V: Sistemàtica dels hostes que apareixen en la memòria.		339
Annex VI: Llista dels hostes que apareixen en la memòria.		341

Annex VII: Fitxa de seguiment de la recol·lecció i infecció d'hostes.....	343
Annex VIII: Fitxa de descripció de les Harpel·lals.	345
Annex IX: Fitxa de descripció de les Asel·larials.	347
Annex X: Fitxa de descripció de les Eccrinals.....	349
Annex XI: Fitxa de seguiment de les preparacions.	351
Annex XII: Pòster MSA Meeting: White, M. M., Lichtwardt, R. W, Valle, L. G. & Strongman, D. 2003. <i>Orphella</i> : an unusual fungus associated with stoneflies.	353
6. RESULTATS MÉS IMPORTANTS I CONCLUSIONS.....	359
7. GLOSSARI.....	365
8. BIBLIOGRAFIA	371

PRÒLEG

No hi ha cap dubte, observant la cara de sorpresa de tot aquell qui és abordat per primera vegada amb el mot “tricomícets”, que aquests són uns éssers poc populars, fins i tot entre la comunitat de micòlegs. No obstant, ja som uns quants els que maldem per fer que l’ensurt esdevingui un gest de comprensió. I el gest de comprensió neix de la quantitat creixent d’articles que podem trobar relacionats amb aquests fongs, això sí, sempre en revistes especialitzades. I és que estem en un moment (i ho dic en un intent d’evitar parcialitats científiques i emocionals), en que els descobriments que afecten el coneixement dels tricomícets s’encadenen per formar un discurs d’alt voltatge informatiu. Estem entreobrint una caixa de sorpreses, i ens enlluernem amb les primeres guspises d’un espectacle evolutiu.

El fet de tractar-se d’organismes microscòpics, endosimbionts, la majoria no cultivables i de manipulació ingrata, podrien ser factors que, comprensiblement, haurien influït en l’escassetat de grups de recerca dedicats al seu estudi. La seva ecologia peculiar és, possiblement, el que més crida l’atenció. Obliga a que el micòleg es converteixi en entomòleg i adopti les seves metodologies de treball per obtenir, dintre minúscules entranyes d’una gran diversitat d’artròpodes aquàtics i terrestres, el seu objecte d’estudi. No és d’estranyar que els pioners en aquest tema fossin personatges vinculats al món de la zoologia, ni que les primeres publicacions apareguessin en revistes de parasitologia o d’altres branques d’aquesta ciència. En l’actualitat, malgrat una dedicació humana quantitativament minsa –en comparació amb la que frueixen altres grups–, els tricomícets han anat guanyant adeptes de manera paulatina i, més enllà dels micòlegs dedicats al coneixement de la seva diversitat, l’afany per comprendre’n la biologia ha fet néixer noves línies d’investigació centrades en aspectes més ecològics, filogenètics, fisiològics, etc., tot i aprofundint en els coneixements de taxonomia clàssica que ja havien estat traçats en els inicis de la “tricomícetologia”.

Ens fascina la seva precisa adaptació a un medi tant inhòspit com ha d’ésser, per ventura, l’intestí d’una larva de mosquit que muda periòdicament, la vital capacitat de reconèixer l’hoste adient i la subsegüent relació fisiològica que amb aquest manté, la plasticitat fenotípica de moltes espècies, els sistemes de fixació, de reproducció... Massa coses per poder ésser abraçades extensament en una memòria com aquesta, que pretén centrar-se en l’aspecte més taxonòmic, sense abandonar, però, els apunts d’interès ecològic, o d’altre índole, que poguessin contribuir, de qualsevol manera, en la comprensió del grup.

La perplexitat seria gran, per aquell que escriví les següents paraules:

“(…) Per descobrir tot això no és necessari examinar de manera dramàtica el nostre entorn, ni presumir de bata blanca elevant la mirada. N’hi ha prou en no ésser mandrós ni ignorant (...). Però aniré fins més enllà, ja que tot i sentir un profund respecte pels savis, no entenc com es podria negar, al capdavall, que el misteri és un dels grans encants de la natura i, fins

i tot coneixent-ne totes les lleis, hauriem de preguntar-nos si aquest no ens regalaria més felicitat (...)”

En esbrinar que la dissecció d'un artròpode –que podria ben bé ésser “una dramàtica observació del nostre entorn”– és capaç de magnificar el sentiment d'incertesa davant el misteriós atractiu que exerceix, sobre científics i naturalistes, el procés d'adaptació, d'evolució i, evidentment, el seu divers resultat. Serà que, generosament, cada petit descobriment sacrifica un cobejat misteri per suscitar-ne un de major?

I tot seguit, afegeix:

“(...) La naturalesa és quelcom més que un laboratori: és un espectacle i una escola. D'altra banda, aquelles coses que menys s'entenen són les que més agraden. Què és la melodia, l'harmonia i l'amor? Què és l'afinitat química, l'ozó i el somni? Ho sabrem d'aquí a deu mil anys? És probable que no i, tanmateix, no haurem perdut res. No ens cal saber descompondre els raigs de llum per contemplar una posta de sol i, quan veiem en la mirada d'una persona brillar les espurnes de la passió, del dolor i de l'ingeni, poc ens importa saber què és la còrnia, l'escleròtica o l'humor vitri. Les coses veritablement sublimes les sentim, però no les aprenem i, encara menys, les comprenem. El nostre esperit és sobretot místic, els fets i les realitats no li seran mai suficients... està enamorat de l'Infinit i del misteri, i li agrada saltar lliurement, com les estrelles, els ocells i el vent.”

Compte Henry Russell, 1878,
“*Souvenirs d'un Montagnard*”

1 INTRODUCCIÓ

I INTRODUCCIÓ

Aquest estudi està associat al projecte “Flora Micològica Ibèrica”, orientat vers el coneixement de les espècies de fongs de la Península Ibèrica i Illes Balears. Per tant, gran part del objectius de la present memòria són coincidents amb els proposats per aquest projecte.

Essent una obra de caire bàsicament taxonòmic, el cos central d'aquesta serà ocupat pel tractament de les espècies que han estat trobades en les successives recol·leccions realitzades amb aquesta finalitat. L'apartat introductori, que aquí encetem, ens servirà per situar el grup de tricomícets en el seu context particular i entre les entitats sistemàtiques més properes, tot fent un esbós dels coneixements actuals del grup.

A la Península Ibèrica no existia cap línia de recerca micològica dedicada a la investigació dels tricomícets i, en conseqüència, el coneixement que se'n tenia en aquest territori era molt exigü. Fins al dia d'avui, per l'àmbit geogràfic que ens ocupa, han estat publicats vuit articles referents a aquests fongs simbiòtics, amb el resultat de tres gèneres nous, 15 espècies noves i 39 citacions d'espècies fins aleshores inèdites a la Península Ibèrica (SANTAMARIA, 1997; SANTAMARIA & GIRBAL, 1997, 1998; GIRBAL & SANTAMARIA, 1998; VALLE & SANTAMARIA, 2002a, 2002b, 2004, 2005). D'aquests articles, els quatre darrers ja han estat fruit de la nostra recerca i formen part immanent d'aquesta memòria.

En un estudi anterior, presentat com a “treball de recerca” (VALLE, 2002) vàrem centrar-nos en el gènere més vast, pel que fa a nombre d'espècies, dins de l'ordre de les Harpel·lals: *Smittium*. Tant per la seva envergadura com complexitat, vàrem convenir de fer-ne un treball monogràfic. L'article resultant d'aquest treball ha estat incorporat en aquesta memòria, en L'ANNEX III. Talment ho han estat els altres articles que inclouen resultats derivats de la consecució d'aquest projecte. Per tal de no repetir fil per randa la informació compresa en les publicacions i, sobretot, en el “treball de recerca”, el capítol dedicat al gènere *Smittium* i a les altres espècies ja editades, serà abreviat i, en tot cas, hi inclourem informació que en el moment de redactar l'article no era disponible. D'igual manera que en les altres espècies, en aquestes s'hi inclourà una làmina amb dibuixos i la descripció en l'idioma propi d'aquest compendi.

1.1 ELS TRICOMICETS: GENERALITATS

En la Classe Trichomycetes (Divisió Zygomycota) s'hi reuneixen fongs filamentosos endobionts d'artròpodes. És en aquesta circumscripció, definida bàsicament en termes d'ecologia, on hi té cabuda la concepció clàssica del grup (entesa segons LICHTWARDT, 1986).

Tot i ésser clarament polifilètica, aquesta classe engloba organismes que han evolucionat paral·lelament establint el seu nínxol ecològic en el tracte digestiu d'artròpodes, d'on aprofiten les partícules que hi circulen per nodrir-se (LICHTWARDT et al., 2001a). És plausible imaginar que les constriccions ecològiques que imposa l'ambient on viuen aquests fongs han hagut de perfilar una morfologia sovint convergent, on les opcions queden reduïdes per l'espai, el cicle de mudes de l'hoste i les condicions físico-químiques de l'entorn, entre d'altres.

Dels quatre ordres que en la taxonomia clàssica integren els tricomícets, precisament aquells que van inspirar el nom de la classe, Eccrinals i també les peculiars Amoebidials, han estat recentment relacionades amb els protozous (BENNY & O'DONNELL, 2000; CAFARO, 2000, 2003a, 2003b). Tot i això, segueixen essent objecte d'estudi dels tricomícetòlegs per raons històrico-pràctiques, juntament amb Harpel·lals i Asel·larials, dos ordres aparentment monofilètics (CAFARO, 2003a, WHITE, com. pers.). En aquest sentit, diversos autors han proposat l'ús del terme trichomycetes (amb "t" minúscula) quan es parla del grup "*sensu lato*" (MISRA, 1998; LICHTWARDT et al., 2001a). És així com ho farem nosaltres.

En aquest treball no inclourem l'ordre de les Amoebidials, ja que des del l'any 2000 estan catalogades com a membres del grup dels Mesomycetozoa, una branca de protozous situats en els inicis evolutius que varen marcar la divergència entre fongs i animals (BENNY & O'DONNELL, 2000; USTINOVA et al., 2000; MENDOZA et al., 2002). No farem el mateix amb les Eccrinals, més recentment desplaçades cap als Mesomycetozoa (CAFARO, 2003a, 2003b). Conscients de la incoherència sistemàtica que aquesta ja anunciada escissió del grup podria causar en la present memòria doctoral, ens recolzem en la unitat ecològica que sosté els grups dels tricomícets *sensu lato*, per incloure-hi les Eccrinales, que seran tractades en un últim bloc dins del capítol de taxonomia, ja que era previst que entressin a formar part del catàleg abans de que es produís aquest canvi sistemàtic tan recent. També hauríem de justificar la seva inclusió en aquest tractat en termes de "moralitat", ja que aquests organismes, per evidències pràctiques, seguiran essent matèria d'estudi dels tricomícetòlegs, i deixar-los de banda en successius estudis, possiblement es traduirà en un procés d'abandonament taxonòmic.

Actualment hi ha 56 gèneres de tricomícets, la gran majoria inclosos en l'ordre **Harpellales** (36 gèneres i 157 espècies). L'ordre **Eccrinales** està integrat per 17 gèneres i 61 espècies i els **Asellariales**, fins ara l'ordre menys diversificat, compta amb només 3 gèneres i 12 espècies (totes les xifres resulten de la suma de noves dades a les de LICHTWARDT et al., 2001a).

El **tal·lus** dels tricomícets està format per cèl·lules més o menys allargades, en nombre molt variable (des d'una a més de cinquanta), que es disposen en estructures filamentoses, simples (en el cas de les Harpellals de la família Harpellàcies, i de les Eccrinals) o ramificades (en el cas de les Harpellals de la família Legeriomicetàcies, i de les Asel·larials). Les Eccrinals tenen un tal·lus enterament cenocític, sense septes, llevat del moment en què es formen parets internes per produir espores. Les Asel·larials i Harpellals ramificades, de major complexitat estructural, presenten septes localitzats, de manera quasi exclusiva, a la base de les branques i delimitant les cèl·lules productores d'espangis (les anomenades cèl·lules generatives) i les tricòspores. Les Harpellàcies, d'altra banda, presenten septes entre les cèl·lules generatives i entre aquestes i les tricòspores. Tots els tricomícets, en ser immadurs, presenten hifes cenocítiques, com passa en molts fongs durant els primers estadis de desenvolupament.

Els **septes** de les Harpellals i d'algunes Asel·larials són perforats, amb un porus central lenticular que esdevé obstruït per material opac al TEM (microscopi electrònic de transmissió). La paret del septe és contínua amb la paret cel·lular interna del tal·lus, i es bifurca tot rodejant el porus central (MANIER & COSTE-MATHIEZ, 1968; REICHLÉ & LICHTWARDT, 1972; MANIER, 1973a, 1973b; MOSS, 1972, 1975, 1976; MOSS & LICHTWARDT, 1976, 1977; SATO et al., 1989; SAIKAWA et al., 1997). Aquest tipus de septe, anomenat harpèl·lid, és exclusiu dels Tricomícets, i difereix dels septes d'altres fongs superiors, tot i que pot recordar els septes tipus dolípor d'alguns Basidiomicots (LICHTWARDT, 1986).

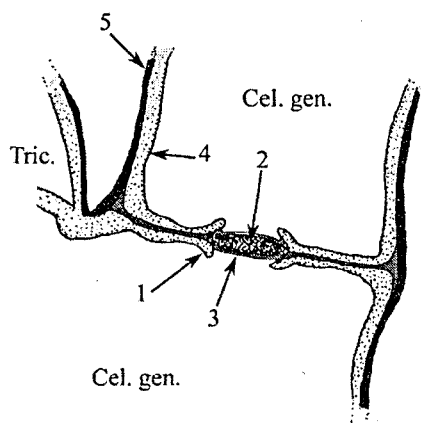


FIG. 1 Esquema del septe perforat típic de Harpellal, delimitant dues cèl·lules generatives (Cel. gen.). A l'esquerra s'hi desenvolupa una tricòspora (Tric.). Hi veiem la paret del septe, biforcada (1), el porus tapat per material electro-opac (2) que està rodejat per plasmalema (3), continu amb la paret del septe. Al seu torn, la paret del septe és contínua amb la paret cel·lular interna (4) de la tricòspora i de la cèl·lula generativa. La paret externa, més opaca i prima, no intervé en la formació del septe. Modificat a partir de SATO et al. (1989).

El fet que Eccrinals i Amoebidials no presentin aquest tipus de septe ja donava pistes sobre el possible origen, no compartit, entre aquests dos ordres i els que formen porus harpèl·lids.

La morfologia dels septes dóna suport a les teories que relacionen Tricomícets (*sensu stricto*) amb Kickxel·lals (Cl. Zygomycetes), havent-se observat en aquest ordre i, també en les Dimargaritals (Cl. Zygomycetes), estructures molt similars (FARR, 1965; FARR & LICHTWARDT, 1967; MANIER & COSTE-MATHIEZ, 1968; REICHLÉ & LICHTWARDT, 1972;

LICHTWARDT, 1973a; MANIER, 1973a, 1973b; MOSS, 1972, 1975, 1976; MOSS & LICHTWARDT, 1976, 1977; YOUNG, 1969; BENNY & ALDRICH, 1975). En les Harpel·lals, aquests septes es disposen delimitant tricòspores, zigòspores, cèl·lules generatives i, de vegades, branques fèrtils productores d'espores (FARR, 1965; FARR & LICHTWARDT, 1967).

Els tal·lus creixen fixats a la membrana interna de l'intestí mitjançant un **element de fixació** o **holdfast** (de l'anglès = cinturó de subjecció), que es desenvolupa durant els estadis següents a l'expulsió de l'esporengiòspora al medi intrainestinal (LICHTWARDT et al., 2001a). La funció d'ancoratge pot ésser desenvolupada directament per aquesta estructura acel·lular rígida, secretada per la cèl·lula basal. Tanmateix, trobem algunes espècies de Harpel·lals on és la pròpia cèl·lula basal l'encarregada de la fixació (en aquest cas, podem parlar de cèl·lula-holdfast), adoptant formes especialitzades per desenvolupar aquesta funció, sense secretar, aparentment, cap substància cimentant (LICHTWARDT et al., 2001a; MAYFIELD & LICHTWARDT, 1980).

Els tricomicets es reproduïxen asexualment mitjançant esporangiòspores (Eccrinals), esporangis decidus apendiculats (= tricòspores, en Harpel·lals), artròspores (Asel·larials), o sexualment amb la producció de zigòspores, observades només en les Harpel·lals (LICHTWARDT, 1986).

1.2 PARTICULARITATS MORFOLÒGIQUES I CICLES VITALS DELS DIFERENTS ORDRES

LES HARPEL·LALS

Els tal·lus de les Harpel·lals de la família Legeriomycetaceae mostren patrons de ramificació molt variats, amb un o diversos eixos principals, o sense hifes principals diferenciades. Les branques solen aparèixer a la zona apical de les habitualment llargues cèl·lules tal·lials, just per sota de cada septe. Moltes vegades aquestes ramificacions prenen un aspecte verticil·lat, d'altres pinnat, i sovint, surten de manera desordenada, sense seguir cap pauta aparent. Els tal·lus poden disposar-se de manera erecta damunt la cèl·lula basal o bé aparèixer prostrats, i en aquest darrer cas, acostumen a desenvolupar estructures de fixació secundàries, a més de la primària, que equivaldria a la cèl·lula basal, per tal d'assegurar una bona fixació de la zona en contacte amb la membrana interna del budell.

L'**element de fixació** o **holdfast** de les Harpel·lals pot ésser cel·lular (cèl·lula del holdfast) o, més habitualment, una secreció acel·lular (LICHTWARDT, 1986). Una combinació de les dues coses és possible i, en qualsevol cas, trobem una gran diversitat morfològica. En determinades

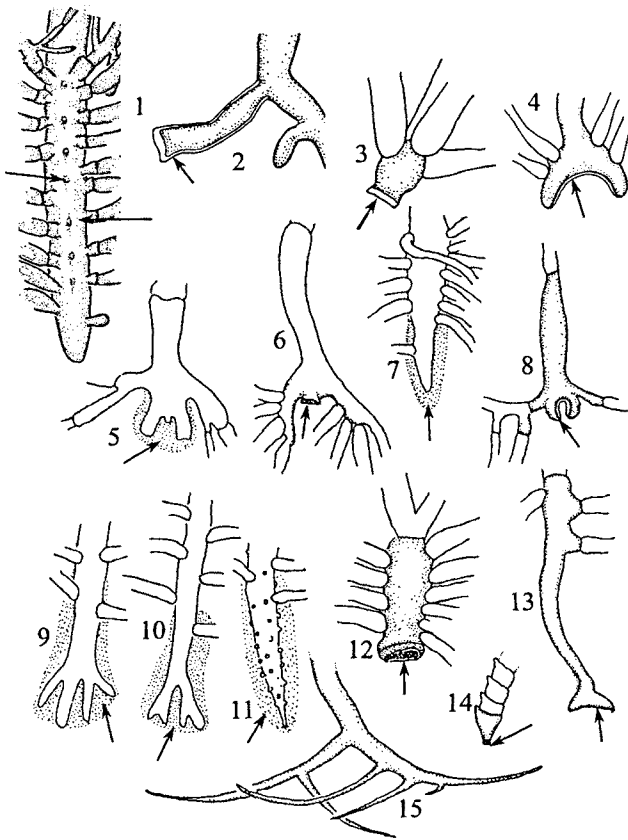


FIG. 2 Diferents morfologies de cèl·lules basals i holdfast de Harpel·lals. 1, tal·lus prostrat de *Lancisporomyces vernalis*, amb estructures de subjecció subsidiàries (fletxes) repartides al llarg de l'eix central que contacte amb el budell. 2, cèl·lula basal recoberta de material del holdfast (fletxa) per augmentar la superfície d'adhesió en *Smittium hecatei*. 3, Cèl·lula basal amb un holdfast discoidal senzill (fletxa) en *Smittium heterosporum*. 4, cèl·lula basal en forma de ferradura i material del holdfast fent una pel·lícula de subjecció (fletxa), en *Furculomyces boomerangus*. 5, cèl·lula basal lobulada i amb substància amorfa adherent (fletxa) en *Orphella haysii*. 6, cèl·lula basal bilobada amb holdfast discoidal (fletxa) i branques subsidiàries sortint dels dos lòbuls en *Orphella helicospora*. 7, Cèl·lula basal atenuada amb substància amorfa adherent (fletxa) en *Orphella catalaunica*. 8, cèl·lula basal bilobulada amb un holdfast secretat recobrint la part interna (fletxa) en *Spartiella barbata*. 9-10, cèl·lula lobulada i amb substància amorfa (fletxa) en *Stipella* sp. 11, cèl·lula basal atenuada amb berrugues i substància amorfa en *Stipella* sp. 12, holdfast discoidal (fletxa) en *Genistellospora homothallica*. 13, cèl·lula basal, amb una finíssima capa de holdfast (fletxa) en tal·lus jove de *Tectomyces leptophlebiidarum*. 14, holdfast diminut (fletxa) en *Stachylina* sp. 15, cèl·lula rizoidal implicada en la funció de subjecció dels tal·lus de *Tectomyces leptophlebiidarum*.

espècies, la secreció acèl·lular és una substància cimentant amorfa d'aspecte mucilaginos. És més habitual, però, que es tracti d'un element definit i cohesionat (pròpiament, holdfast).

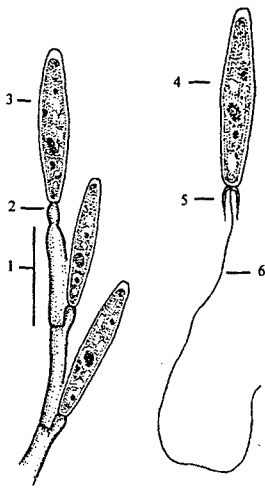


FIG. 3 Tricòspores i branca fèrtil. Les branques terminals solen ser les que esdevenen fèrtils, és a dir, les que mitjançant la formació de septes, diferencien cèl·lules generatives (1), encarregades de formar les tricòspores (3, 4). Les tricòspores es formen lateralment, per sota del septe distal, o apicalment, en tots dos casos sostingudes per un collaret (2). Un cop alliberada la tricòspora (4), aquesta pot arrossegar o no un collaret (5), així com apèndix (6), segons el gènere de Harpel·lal.

Entre les espècies congènères, els processos que s'esdevenen per a la formació de l'element de fixació són similars. No obstant, tot i coincidir en el desenvolupament, el resultat pot ser una varietat de formes que desafia l'ontogènia compartida, i serà de menester una gran prudència quan en fem ús taxonòmic. La morfologia de l'element de fixació és doncs, donada la seva variabilitat, un caràcter important, però no suficient per a la determinació del tricomicet.

Les **tricòspores**, pròpies de les Harpel·lals, són esporangis monoespòrics, exògens i caducs (MOSS & LICHTWARDT, 1976), formats asexualment a partir de les **cèl·lules generatives**. Intervenien en la dispersió i infecció de nous hostes i, més rarament, en la proliferació de nous tal·lus dins d'un mateix budell. Són allargades, el·líptiques o ovoides, d'eix longitudinal recte o, més rarament, corbat (e.g., en els gèneres *Orphella*, *Harpella*, *Allantomyces*, etc.)

La majoria de tricòspores tenen apèndixs a la seva base, en nombre variable segons el gènere, o bé són absents (*Carouxella*, *Bojamyces*, *Caudomyces*, *Ejectosporus*, *Gauthieromyces*, *Orphella* i *Zygopolaris*).

La presència d'apèndixs ajuda a la dispersió de les espores, fixant-les sobre el substrat, sovint matèria orgànica, la qual serveix d'aliment als possibles hostes. Així, de manera conjunta, aliment i tricòspores entraran al tracte digestiu de l'artròpode (LICHTWARDT, 1986; MOSS, 1999).

La paret cel·lular de les tricòspores està formada per dues capes ben diferenciades (LICHTWARDT et al., 2001a). La més externa prové de la paret de la cèl·lula generativa, més concretament del collaret, que s'expandeix mitjançant un procés holoblàstic.

La paret interna engloba l'esperoplasma (o contingut espòric, que correspon a una esporangiòspora). Una vegada alliberada la tricòspora, el septe típic de les Harpel·lals, amb el tap central, romandrà en la seva porció basal (HORN, 1989a, 1989b, 1989c).

Durant la germinació, a l'interior de l'intestí de l'hoste, la paret de l'esporangiòspora se separa de la paret de l'esporangi i llisca a través d'aquest fins quedar lliure en el medi (MOSS & LICHTWARDT, 1976; HORN, 1989a, 2001). Tant sols tres gèneres no segueixen aquest procés: *Ejectosporus* (LICHTWARDT et al., 1991b), *Spartiella* i *Orphella* (ambdós, segons observacions pròpies, inèdites), ja que alliberen el contingut esporangial al medi, sense previ consum de la tricòspora per part de l'hoste. En els casos d'*Orphella* i de *Spartiella* hem pogut observar aquest procés, fins al moment inèdit (veure *Orphella haysii* Lichtw. & M.C. Williams i *Spartiella barbata* Tuzet & Manier en el corresponent capítol de taxonomia).



FIG. 4. Diversos exemples de branques fèrtils i tricòspores de Harpel·lals, on s'aprecia la importància de la seva disposició. En el cas de la família Harpellaceae, amb tal·lus no ramificat, les cèl·lules generatives que originen les tricòspores es formen basipètamament, i les espores es disposen de manera uniseriada, com en *Stachylina* (1), amb tricòspores sense collaret, o molt petit, i un sol apèndix (2). Tots els altres dibuixos representen branques terminals fèrtils de Harpel·lals de la família Legeriomycetaceae. El gènere *Tectomyces* forma cèl·lules generatives llargues i delicades, que originen tricòspores latero-apicals (3). La disposició de les branques fèrtils i tricòspores en *Orphella* és molt peculiar, fent estructures en umbel·la (4-5). *Stipella* (6) genera tricòspores amb tres o sis apèndixs filiformes o petaloides (7). *Legeriomyces* fa cèl·lules generatives curtes i nombroses (8), amb tricòspores que tenen dos apèndixs (9). *Genistellospora* fa branques ramificades amb cèl·lules generatives sovint allargades (10), amb tricòspores apicals o laterals.

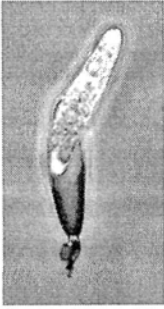


FIG. 5. Extrusió del contingut esporangial: una tricòspora de *Smittium* (una Harpel·lal) allibera el contingut espòric, una esporangiòspora, en el medi de cultiu. La paret externa resta intacte, buida, esquinçada per la part apical, allí per on ha sortit l'espóra. En condicions naturals, aquest procés té lloc a l'interior del budell de l'hoste, una vegada la tricòspora ha reconegut el medi com l'adequat per iniciar l'extrusió, fixació i creixement del nou tal·lus.

Les espècies d'*Orphella* presenten, a més, altres peculiaritats. A diferència de la majoria de Harpel·lals, en les espècies d'aquest gènere, la unitat de dispersió no és la tricòspora, sinó el conjunt de tres o quatre elements: cèl·lula generativa, tricòspora i cèl·lula terminal (WILLIAMS & LICHTWARDT, 1987) (FIG. 106.6) i, en algun cas, també la cèl·lula de suport (SANTAMARIA & GIRBAL, 1998). En el capítol de taxonomia dedicat a aquest gènere es comentaran les peculiaritats en el corresponent apartat d'observacions.

Les **zigòspores** (FIGS. 6, 7), només conegudes en l'ordre Harpel·lals, són estructures lligades a processos de sexualitat i, a diferència de les zigòspores típicament esfèriques dels Zigomicets, les dels Tricomícets són bicòniques o còniques (en *Carouxella*, *Lancisporomyces*, *Plecopteromyces* i *Zygopolaris*), ideals per a ésser ingerides i circular per l'interior de l'intestí fins al punt on han de germinar (LICHTWARDT et al., 2001a). Tan sols en les primeres fases del desenvolupament podem observar que tenen una forma més o menys esfèrica, creixent damunt d'hifes especialitzades (zigosporòfors), que es desenvolupen a partir dels punts de conjugació formats entre les hifes conjugants, o en les seves proximitats. Un cas excepcional el protagonitzen de nou les espècies d'*Orphella*, en les quals hem observat espores lligades a processos de sexualitat que prenen un forma prou diferent de les zigòspores típiques de tricomícets, o zigomicets, essent més semblants a les formes de les tricòspores habituals.

Les zigòspores, en ser alliberades, poden mostrar o no apèndixs, segons el gènere, així com un collaret que pot inserir-se de diverses maneres al zigosporòfor, essent aquest un caràcter taxonòmic important a nivell genèric (MOSS et al., 1975). La formació dels apèndixs de les zigòspores segueix un procés anàleg al de les tricòspores, però aquest té lloc a l'interior del **zigosporòfor**. La paret d'aquestes zigòspores és lleugerament més gruixuda que la de les tricòspores, sobretot a les zones polars, raó per la qual es considera que tenen una resistència major en la dispersió (LICHTWARDT et al., 2001a). En algunes espècies del gènere *Smittium*,

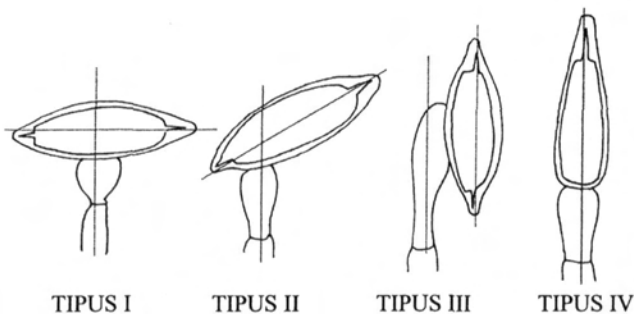


FIG. 6. Els quatre tipus de zigòspores, I, II, III, IV, amb els corresponents zigosporòfors. En algun gènere trobarem una forma intermitja entre el tipus I i II (e.g. *Graminella*, *Bojamyces*). A partir de MOSS et al. (1975).

els zigosporòfors poden estar sostinguts per un peduncle estèril (veure *Smittium fecundum* Lichtw. & M.C. Williams i *S. culicis* Manier).

Segons el tipus d'inserció de la zigòspora al zigosporòfor, MOSS et al. (1975) varen definir quatre tipus de zigòspores (FIGS. 6, 7): en el tipus I, les zigòspores s'insereixen perpendicularment i per la part mitja al zigosporòfor (*Baetimyces*, *Bojamyces*, *Harpella*, *Simuliomyces*, *Spartiella*, *Stipella*, etc.). En el tipus II, s'insereixen de manera obliqua i excèntrica (*Capniomyces*, *Glotzia*, *Legeriomyces*, *Tectimyces*, etc). En el tipus III paral·lelament i en la part mitja (*Genistellospora* i *Pennella*). En el IV, es subjecten per un pol, en la mateixa direcció que l'eix del zigosporòfor (*Carouxella*, *Zygopolaris*, *Lancisporomyces*, etc.)

No hi ha proves concloents que demostrin els **processos de sexualitat** a nivell genètic, però els fenòmens de conjugació (FIG. 7) així semblen indicar-ho (LICHTWARDT, 1986). Les parets cel·lulars dels conjugants en contacte es fusionen i ràpidament es produeix una plasmogàmia. Els nuclis de les cèl·lules aparellades s'han observat juxtaposats. També s'ha detectat la presència d'un sol nucli, presumiblement diploide, que seria el resultat d'una cariogàmia (LICHTWARDT, 1967). De totes maneres, l'existència de tal procés cariogàmic encara no s'ha pogut demostrar.

Els **zigosporòfors**, cèl·lules especialitzades portadores de les zigòspores, poden formar-se directament des del centre del pont de conjugació o bé a partir d'una de les branques del conjugant receptor, pròximes a aquest (FIG. 7).

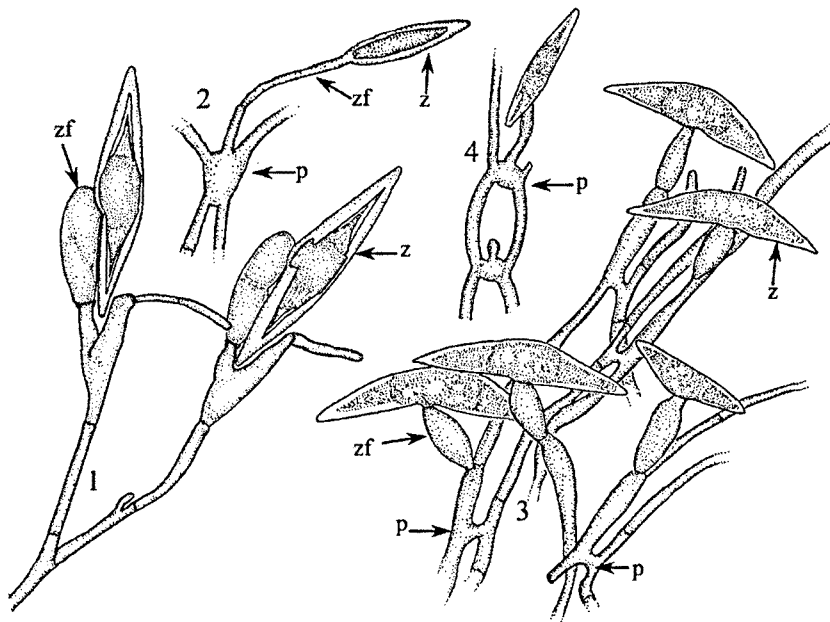


FIG. 7. Zigòspores. Les espores sexuals de les Harpèl·lals es desenvolupen a partir dels punts de conjugació (p) en un mateix tal·lus (espècies homotàl·liques) (1) o de tal·lusos diferents (espècies heterotàl·liques) (2-4). Quan es formen punts entre cèl·lules adjacents, tenim una típica aparença escalariforme (3). Dels punts de conjugació o de les seves proximitats es formen els zigosporòfors (zf) que donaran lloc a les zigòspores (z).

En alguna espècie no identificada de Legeriomycetaceae s'ha observat la formació de zigòspores en zones força allunyades del pont de conjugació, fenomen que s'explicaria per la morfologia dels septes de les Harpel·lals, a través dels quals seria possible la migració nuclear (FARR & LICHTWARDT, 1967). En cadascuna de les quatre cèl·lules implicades en la formació de la zigòspora (dos conjugants, zigosporòfor i zigòspora) s'hi ha vist un sol nucli resultant d'una meiosi, prèvia a la formació dels septes que delimitaran aquests quatre elements (MOSS & LICHTWARDT, 1977). Aquesta meiosi podria tenir rellevància en l'estalvi de temps, necessari per dur a terme una ràpida germinació de la zigòspora dins l'intestí (LICHTWARDT et al., 2001a) (en els Zigomicets típics, com les Mucorals, la meiosi es produeix dins la zigòspora, abans de la seva germinació).

Un cas excepcional entre els processos de sexualitat típics de les Harpel·lals, el representa la formació d'unes estructures molt peculiars en el gènere *Orphella*. En les tres espècies ibèriques, hem pogut observar la formació de cèl·lules que semblen estar lligades a fenòmens de sexualitat (zigòspores?), si més no així ens ho fa pensar la presència de ponts de conjugació associats a la formació d'aquestes cèl·lules especials, que si bé són morfològicament similars a les tricòspores, mostren particularitats que ens les permeten diferenciar fàcilment. Aquest és un tema que creiem molt interessant i que es comentarà més detalladament en l'apartat taxonòmic dedicat a les espècies d'*Orphella*.

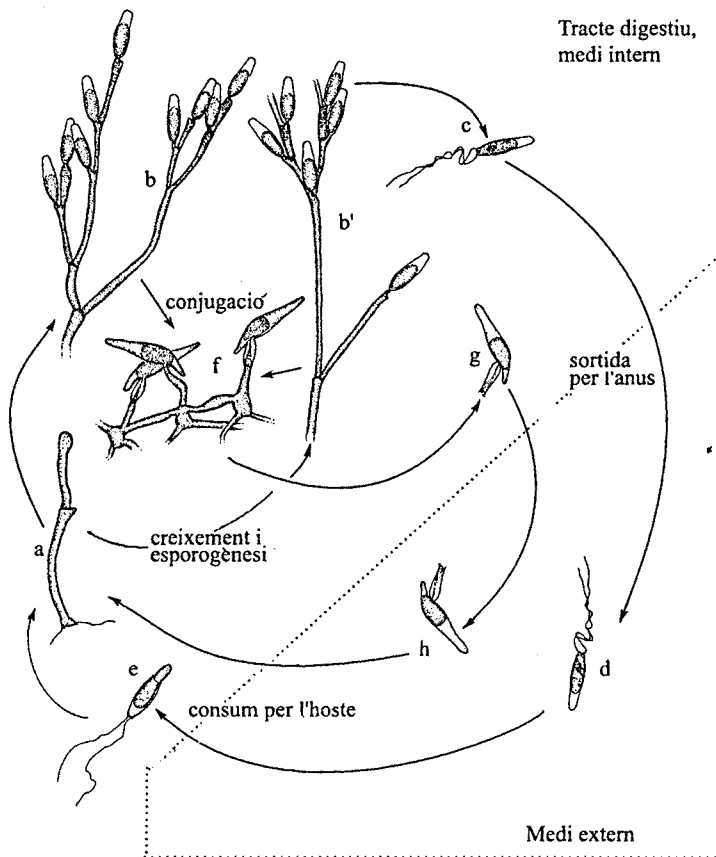


FIG. 8. Cicle biològic de les Harpel·lals. Els tal·lus (a) viuen fixats a l'interior del tracte digestiu de l'hoste, on creixen i esdevenen fertils (b, b'), formant espores asexuals, les tricòspores (c), que en ser madures se separen de la cèl·lula generativa i surten per l'anus amb les excretes. Un cop al medi aquàtic extern, les tricòspores (d), gràcies als apèndixs, quedaran en les proximitats del lloc on es van alliberar, entre la comunitat d'hostes potencials, que podran consumir-la juntament amb la matèria orgànica de que solen alimentar-se. Un cop dins l'intestí, el contingut de la tricòspora, l'esporangiòspora, sortirà per ruptura de la paret (e) i, ràpidament, s'allargarà i formarà un holdfast primari de fixació. Abans de l'ècdisi de l'hoste, si hi ha tal·lus compatibles (b, b'), es podran formar ponts de conjugació (f), i formar estructures sexuals, les zigòspores (g), que seguiran el mateix camí que les tricòspores (h) fora de l'hoste fins a ser consumides i així tancar el cicle.

Els caràcters morfològics de les tricòspores (FIG. 4) aporten informació imprescindible per a determinar un espècimen concret. Les zigòspores són estructures més difícils d'observar per la seva raresa, però són molt importants per reconèixer una espècie. Rarament trobem només zigòspores en una mostra de tal·lus madurs, generalment veiem o tricòspores soles, o els dos tipus d'espores.

La formació de zigòspores sol anar lligada a un determinat estadi del cicle de l'hoste, essent més habituals en els moments previs a l'ècdisi. Durant les mudes, el proctodeu on trobem els tal·lus de les Harpel·lals és renovat juntament amb la cutícula externa, amb la qual és contínua pel seu origen ectodèrmic comú. Això vol dir que els tricomicets de l'intestí posterior, han de completar tot un cicle durant el període entre mudes, i per això és imprescindible una ràpida germinació de les espores i posterior creixement del tal·lus. La formació de zigòspores abans de la muda assegura la supervivència del fong en el medi on, suposadament, les zigòspores poden resistir més temps que les tricòspores, de paret més prima. De fet, en condicions òptimes, una larva d'*Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) tarda entre 23 i 30 hores en fer la primera muda (CRISTOPHERS, 1960; LICHTWARDT, 1996). Paral·lelament, s'ha demostrat que *Smittium culisetæ* Lichtw. pot créixer i esporular en unes 22 hores (WILLIAMS & LICHTWARDT, 1972).

LES ASEL·LARIALS

Els tal·lus de les Asel·larials presenten generalment ramificacions que surten de la pròpia cèl·lula basal, o bé de la cèl·lula immediata superior. En el cas del gènere *Orchesellaria* aquest és el patró més habitual. En el gènere *Asellaria* les ramificacions es van estenent al llarg de tot l'eix o eixos del tal·lus, molt sovint de manera verticil·lada (FIG. 149).

L'**element de fixació** (FIG. 9) sol ser la pròpia cèl·lula basal ("holdfast cell"), de morfologia molt variada, lobulada, amb projeccions per augmentar-ne la superfície de contacte, amb una concavitat per incloure la membrana interna del budell, pessigant-lo, o també amb substàncies mucil·laginoses adhesives que embolcallen la cèl·lula basal. Tot i que s'acostuma a dir, com també aquí hem anunciat, que la pròpia cèl·lula basal fa la funció de subjecció, en observacions més acurades veiem que hi ha material secretat (o del holdfast) fent una pel·lícula entre la cèl·lula basal i la membrana intestinal.

Les **artròspores** de les Asel·larials es desprenen per fragmentació i actuen de manera similar com ho fan les tricòspores de les Harpel·lals, i més concretament, com ho fa el conjunt cèl·lula generativa-tricòspora en el gènere *Carouxella* (MANIER et al., 1961; MANIER, 1970b; LICHTWARDT, 1973a, 1986). De fet, ambdues són estructures anàlogues, ja que les artròspores es comporten com a esporangis monoespòrics que alliberen el seu contingut en iniciar una germinació lateral o apical, amb la formació de paret nova que engloba un contingut esporangial molt afí al de les tricòspores. La similitud entre aquest procés i la formació i extrusió en les tricòspores fou remarcat per LICHTWARDT (1973a), que comparava el conjunt cèl·lula generativa-tricòspora amb les artròspores i el seu contingut en la germinació. Aquest

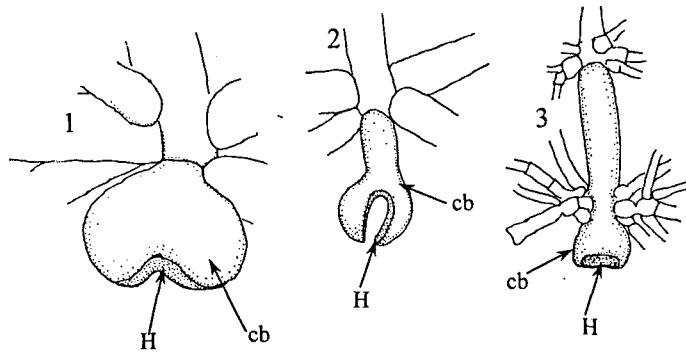


FIG. 9. Cèl·lules basals de les Asel·larials (gènere *Asellaria*). 1: *A. ligiae*, cèl·lula basal amb dues lobulacions esfèriques i una fina pel·lícula de holdfast. 2: *A. gramenei*, cèl·lula basal també lobulada, però amb els lòbuls més estrets i més petits. Veiem una capa de holdfast. 3: *A. saezii*, cèl·lula basal perforada a la part proximal, amb un finíssima capa de holdfast als marges. La membrana interna del budell queda rodejada per la cèl·lula, inserida al seu interior. H: holdfast; cb: cèl·lula basal.

tipus de germinació fou observat en *Asellaria ligiae* Manier (MANIER, 1970b). Nosaltres hem pogut contemplar-ho també en *A. saezii*. En altres casos s'ha descrit un creixement directe des de les artròspores, que produeixen, sense germinació prèvia, un holdfast i el posterior allargament del tal·lus. Aquest procés fou observat en *Orchesellaria* (MANIER, 1958, 1964b, 1979) i en *Asellaria caulleryi* Poisson (POISSON, 1932).

En aquest ordre mai no han estat vistes estructures espòriques lligades a processos de sexualitat, tot i que en una ocasió es descrigué la formació de ponts de conjugació entre tal·lus, però sense formació de zigòspores (LICHTWARDT, 1986).

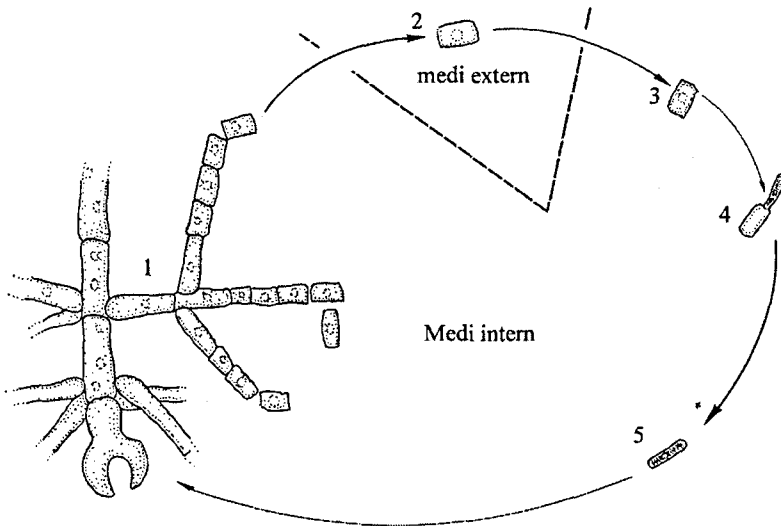


FIG. 10. Cicle de les Asel·larials. 1: Tal·lus madur produint artròspores en les branques laterals, que es van desarticulant. 2: Artròspora alliberada al medi extern a través de l'anus. 3: Artròspora a l'interior del nou hoste. 4: Extrusió del contingut de l'arthrospora (observat en *A. ligiae* i *A. saezii*, en aquest darrer cas, lateralment). 5: Creixement del contingut espòric per formar un nou tal·lus.

Els tal·lus joves de les Asel·larials presenten septes aïllats, que separen llargues cèl·lules uni- o plurinucleades. A la maduresa, i possiblement com a resposta a les hormones que l'hoste secreta per promoure la muda, els nuclis d'aquestes cèl·lules es divideixen i es formen septes secundaris que delimiten cèl·lules uninucleades més curtes, de longitud més o menys constant, i que després es desarticularen en forma d'arthrospores (POISSON, 1932; MANIER, 1958, 1964b). Una vegada lliures les artròspores, el septe resta a la seva zona apical, i en la zona basal es forma una nova paret secundària damunt de la paret primària, just abans de la separació de l'arthrospora (SAIKAWA et al., 1997). A la zona apical de les artròspores també

podem observar una cicatriu, reminiscència de la paret externa de l'artròspora anterior alliberada (SAIKAWA et al., 1997).

Les parets cel·lulars d'Asel·larials són semblants a les de les Harpel·lals, amb una capa externa electro-densa, i una capa interna translúcida (MANIER, 1973b; MOSS, 1975; SAIKAWA et al., 1997). Com hem comentat, també els septes de les Asel·larials són molt similars als de les Harpel·lals.

LES ECCRINALS

Els **tal·lus** de les Eccrinals són molt simples, de mida variable, sovint corbats o recargolats. S'enganxen al budell mitjançant un **element de fixació** (holdfast) acel·lular, molt desenvolupat en alguns gèneres, secretat per la cèl·lula basal, en forma de disc més o menys ample, d'embut, o de copa invertida (FIG. 11). Nombrosos estudis de microscòpia electrònica han analitzat la morfologia d'aquests holdfasts, revelant que fins i tot aquells que tenen una macroestructura similar, poden mostrar una organització interna ben diferent. Alguns tenen una doble paret (MAYFIELD & LICHTWARDT, 1980), amb una capa interna laxa, i una capa externa més compacte, fibrosa. Altres eccrinids tenen un holdfast granellut (MANIER & GRIZEL, 1972; SATO, 2001).

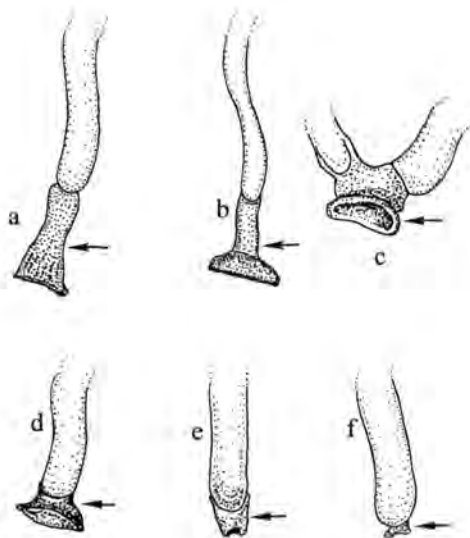


FIG. 11. Holdfasts (fletxes) d'Eccrinals. **a-c:** Diverses morfologies en el gènere *Enterobryus* (Eccrinaceae). **d:** Holdfast en forma de ventosa en *Astreptonema* (Eccrinaceae). **e:** Holdfast més discret de *Palavascia* (Palavasciaceae). **f:** Holdfast petit en *Parataeniella* (Parataeniellaceae).

Les **esporangiòspores** de les Eccrinals poden formar-se de dues maneres: (1) dins d'esporgis monoespòrics, disposats en sèries a les parts distals del tal·lus i separats per septes transversals o oblics (en les famílies Eccrinaceae, Palavasciaceae i Parataeniellaceae); (2) també endògenament però dins d'un sol esporangi multiespòric, així, tot el tal·lus esdevé un únic esporangi que anirà alliberant les espores per ruptura de les parets externes (en Parataeniellaceae).

En algun cas, les esporangiòspores de les Eccrinals poden mostrar apèndixs polars, apèndixs que, a diferència dels de les Harpel·lals, són continus amb la paret cel·lular. En d'altres

ocasions poden presentar, també en les zones polars, un cúmul d'una mena de substància enganxosa que, igual que els apèndixs, contribuirà en la fixació de l'espóra al substrat (LICHTWARDT et al., 2001a).

Com succeïa en les Ascleriarials, i de manera lògica d'acord amb la seva adscripció sistemàtica, en aquest ordre tampoc no es té notícia de l'existència de **zigòspores**. Tanmateix, es coneix el cas d'*Enteropogon sexuelle* Hibbits, una espècie d'Eccrinaceae que forma ponts de conjugació heterotàl·lics (HIBBITS, 1978), però sense que s'hi hagi distingit el desenvolupament d'espores sexuals.

Les tres famílies que integren aquest ordre mostren diferències en la seva biologia i morfologia:

- **Eccrinaceae**: Els tal·lus creixen fixats a la membrana interna del budell posterior o mig, i formen esporangiòspores d'infestació uniseriades de dues classes: (1) les 1^{àries}, que sortiran al medi extern per l'anús i infestaran nous hosts (només germinen, doncs, després de ser ingerides), tenen una paret gruixuda i solen ser uninucleades; (2) les 2^{àries}, de paret més prima i plurinucleades, amb capacitat de germinar immediatament, s'encarreguen d'incrementar la infestació dins d'un mateix hoste. Tant les esporangiòspores d'infestació 1^{ària} com 2^{ària} es formen en esporangis seriats, terminals.

- **Palavasciaceae**: Formen esporangiòspores com en les Eccrinaceae, però només del tipus bàsic per a reinfestar nous hosts (esporangiòspores d'infestació 1^{ària}). En aquest grup també surten d'esporangis monospòrics seriats, terminals.

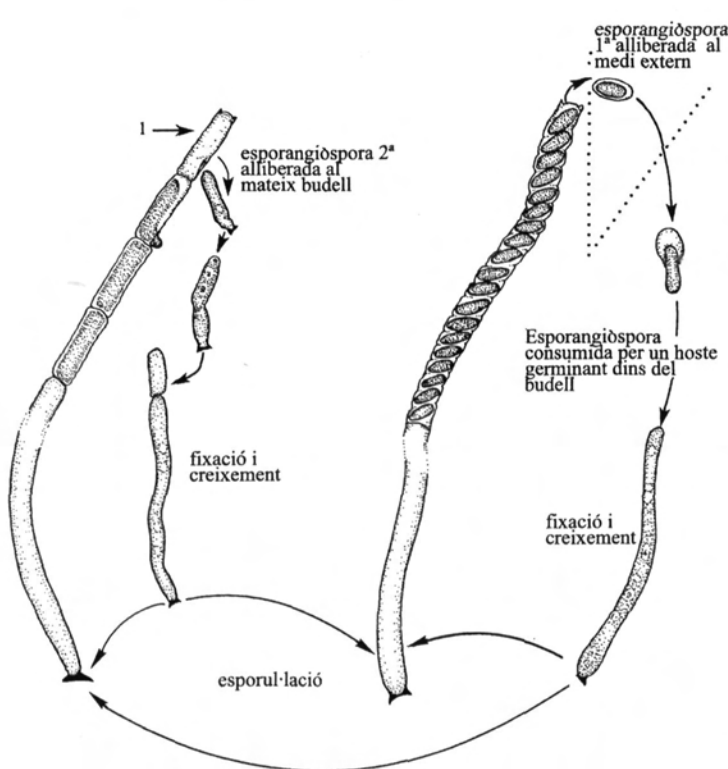


FIG. 12. Cicle de les Eccrinals. Aquest esquema és representatiu per a les Eccrinaceae i les Parataeniellaceae, les famílies que poden formar els dos tipus d'esporangiòspores. Per a les Palavasciaceae, ens fixarem només en el tal·lus de la dreta, ja que en aquesta família només s'hi ha observat la formació d'espores d'infestació 1^{ària}. A l'esquerra veiem un tal·lus enganxat al budell amb septes que delimiten esporangis (1) amb esporangiòspores d'infestació 2^{ària}. Aquestes surten per ruptura de la paret cel·lular de l'esporangi que les conté i, ràpidament, formen un holdfast per fixar-se i iniciar així el creixement. A la dreta, el tal·lus ha produït esporangiòspores d'infestació 1^{ària} que sortiran a l'exterior per l'anús i seran consumides per un nou hoste, on germinaran i creixeran, produint o bé espores primàries o secundàries. A partir de MANIER (1970b).

- **Parataeniellaceae**: Aquest grup és l'únic que mostra un esporangi multispòric (holocàrpic) quan està formant espores d'infestació 1^{ària}, encarregades d'infestar nous hostes, mentre que desenvolupa esporangis monospòrics seriatos, en formar espores 2^{àries} encarregades d'incrementar l'infestació en el propi budell. També podem trobar ocasionalment que forma els dos tipus d'espores en un sol tal·lus.

1.3 ECOLOGIA DELS TRICOMICETS

Actualment s'accepta que la relació que estableixen la majoria dels tricomicets amb els seus hostes és de tipus **comensalista**. Aquesta relació simbiòtica implica una neutralitat que sovint és difícil de demostrar, sobretot si el fong inquilí no pot ésser cultivat, i ens hem de basar en la simptomatologia externa. El tricomicet, simbiont obligat (exceptuant un cas molt particular en *Bojamyces*; veure apartat corresponent en el capítol de taxonomia), treu profit de la relació captant els nutrients que travessen el budell de l'hoste. Com que els inquilins viuen a la part mitja o posterior del tub digestiu, tot el material que poden adquirir per al seu creixement no implica cap pèrdua d'energia per a l'hoste, ja que en aquests trams intestinals, ja no hi ha absorció de nutrients, o bé és molt reduïda (MISRA, 2001). En la majoria dels casos, l'element de fixació dels tricomicets ni tant sols perfora la membrana de l'intestí, és a dir, no hi ha invasió de teixits, excepte casos comptats, sempre del gènere *Smittium*, com *S. heterosporum* L.G. Valle & Santam. (VALLE & SANTAMARIA, 2004), *S. morbosum* Sweeney (DUBITSKII, 1978; SWEENEY, 1981), *S. longisporum* M.C. Williams, Lichtw. & Peterson (WILLIAMS et al., 1982) i *S. perforatum* M.C. Williams & Lichtw. (WILLIAMS & LICHTWARDT, 1987; LICHTWARDT et al., 1997). Entre aquests casos, tant sols la segona de les espècies és patògena i fins i tot letal per a l'hoste, invadint teixits dels tubs de Malpighi i de l'hemocel, des de la cambra pilòrica on es fixa (DUBITSKII, 1978; SWEENEY, 1981a; LÓPEZ LASTRA, 1990). En aquest cas particular parlariem de **parasitisme**. Els experiments de SWEENEY (1981a, 1981b) van manifestar un percentatge de mortalitat d'entre el 50-95% de les larves d'*Anopheles hilli* infectades. S'han descobert altres casos en que la presència del tricomicet pot afectar negativament el desenvolupament de l'hoste, o la seva capacitat reproductiva, com és el cas de *Harpella melusinae* Léger & Duboscq i *Genistellospora homothallica* Lichtw., en els que s'ha descobert la participació dels adults en la dispersió i colonització de nous ambients, duent el fong en cists fúngics formats als ovaris de les femelles. Aquests ous infestats no es desenvoluparan, i en ser ovopositats en ambient aquàtics, emergiran cistòspores que infestaran noves poblacions d'hostes en ser ingerides (MOSS & DESCALS, 1986).

Altres estudis duts a terme amb el gènere *Smittium* demostren, d'altra banda, l'existència de relacions aparentment **mutualistes**, ja que el dípter hoste obté beneficis de l'activitat metabòlica del tricomicet. Aquesta relació es manifesta quan els hostes són criats en medis

deficients en determinats compostos nutritius, que poden aportar, per exemple, els *Smittium* simbiòtics (HORN & LICHTWARDT, 1981). Aquesta mena d'estudis són escassos, i el coneixement general sobre l'ecologia i cicles biològics dels tricomícets és encara insuficient. El factor limitant per als estudis ecològics i fisiològics és la dificultat de cultivar aquests fongs, d'ecologia estricta. Tant sols set dels 56 gèneres coneguts de tricomícets han pogut ser cultivats (*Smittium*, *Austrosmittium*, *Furculomyces*, *Simuliomyces*, *Capniomyces* i *Genistelloides*; segons MISRA, 2001). El gènere *Smittium* és el que compta amb més espècies cultivades i és, conseqüentment, el més usat per realitzar estudis fisiològics, ecològics i moleculars.

Davant l'evidència que en aquelles espècies en que ha estat possible la realització d'investigacions fisiològiques, per la seva capacitat de creixement *in vitro*, s'han descobert relacions hoste-fong no neutres, podem deixar una porta oberta a la possibilitat de que el sobreentès comensalisme de moltes altres espècies encara no cultivades no sigui tal, sinó que un dels organismes implicats afecti l'altre de manera activa.

El **grau d'especificitat** dels tricomícets respecte al seu hoste és variable, de manera que mentre algunes espècies mostren un ampli ventall d'hostes afectats, d'altres habiten específicament només en determinats grups, fet que ha permès desenvolupar una teoria sobre una estreta relació de coevolució hoste-fong (WHITE et al., 2001; MISRA & HORN, 2001; VALLE & SANTAMARIA, 2005). És entre les espècies d'Ecrrinals i Asel·larials on trobem un grau d'especificitat més elevat. Els gèneres *Orchesellaria* i *Asellaria* es poden separar clarament només en base a l'hoste, trobant-se el primer en Insectes Col·lèmbols, i el segon en Crustacis Isòpodes. Dintre de les Harpel·lals trobem tots els extrems, des d'espècies de *Smittium*, que poden viure tant en larves de quironòmids, de simúlids com de culícids (e.g. *S. culisetae*, LICHTWARDT et al., 2001a), fins a d'altres que mostren associacions específiques amb un únic gènere d'insectes [e.g. *Tectomyces robustus* L.G. Valle & Santam. (VALLE & SANTAMARIA, 2002b)].

1.4 COMPOSICIÓ DE LA PARET CEL·LULAR

La composició química de la **paret cel·lular** dels tricomícets ha estat estudiada partint de cultius axènics de *Smittium culisetae*. Aquests estudis revelen la presència majoritària de glucosamina (35%), glucosa (13%), manosa (5,5%) i galactosa (4%) (SANGAR & DUGAN, 1973).

L'anàlisi general de components de la paret de *Smittium culisetae* resultà com segueix: 65% de carbohidrats, 15% de proteïnes, 13% de lípids, i 3% de cendres. Es detectà presència de quitina usant tècniques d'espectrofotometria d'infraroig. No es detectà presència de cel·lulosa.

També s'ha detectat presència de quitina en els Zigomicets dels ordres Kickxel·lals i Dimargaritals (WHISLER, 1963; BENNY, 1972; SANGAR & DUGAN, 1973), organismes filogenèticament pròxims. En canvi, en les Eccrinals, s'ha trobat cel·lulosa (WHISLER, 1963). En les Asel·larials encara no s'ha determinat la composició de la paret cel·lular.

1.5 SISTEMÀTICA I FILOGÈNIA

En els darrers anys, els estudis moleculars han pres embranzida en un intent de millorar el coneixement de les relacions filogenètiques entre els tricomícets i els altres grups de Zigomicots. LICHTWARDT (1986) esmentà en la seva monografia els possibles contactes entre tricomícets i Kickxel·lals. Poc després CAVALIER-SMITH (1987) repregué el tema i proposà l'origen "Kickxèlid" dels fongs intestinals. S'han realitzat anàlisis immunològiques (SANGAR et al., 1972), estudis de variació antigènica (PETERSON & LICHTWARDT, 1987) i patrons isoenzimàtics (GRIGG & LICHTWARDT, 1996) per establir filiacions entre grups de tricomícets, sense deixar de banda els estudis morfològics que intentaren desvetllar les mateixes qüestions [LICHTWARDT 1973a, 1973b, 1986; BENJAMIN, 1979, MOSS & YOUNG, 1978 (FIG. 13); MOSS, 1979; CAVALIER-SMITH, 1998]. Altres apostes en aquest sentit es feren des de la vessant ultraestructural SANGAR et al., 1972; MOSS & YOUNG, 1978; MOSS, 1979, 1998; BENNY & WHITE, 2001).

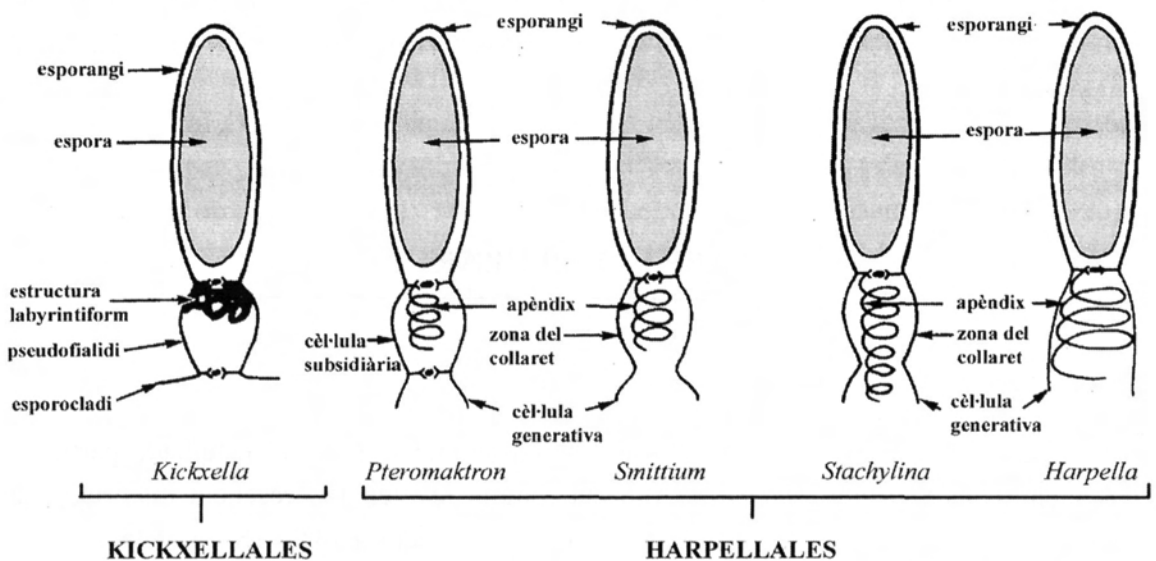


FIG. 13. Transició de les pseudofialides amb l'estructura labirintiforme de Kickxel·lals, a la cèl·lula generativa amb apèndixs de Harpel·lals (a partir MOSS & YOUNG, 1978). Hi ha tots els elements indicats. En Kickxel·lals, l'estructura labirintiforme, no es desprèn amb l'eporangioli, però la seva ontogènia és comparable a la dels apèndixs de les tricòspores en Harpel·lals. En *Pteromaktron*, la zona del collaret manté el septe delimitant una cèl·lula subsidiària, equivalent a la pseudofialide de *Kickxella*.

Actualment, els estudis moleculars basats en seqüències del 18S-rDNA reafirmen l'origen compartit per Harpel·lals i Kickxel·lals a partir d'un ancestre comú, essent aquesta l'opció evolutiva amb un grau de parsimònia més elevat (O'DONNELL et al., 1998; SUGIYAMA, 1998; BENNY et al., 2000; JAMES et al., 2000; TANABE et al., 2000; TEHLER et al., 2000; BENNY 2001; BENNY & WHITE 2001; GOTTLIEB & LICHTWARDT 2001; VOIGT & WÖSTMAYER, 2001; WHITE et al., 2001). En aquest sentit, hi ha hagut diverses propostes sistemàtiques per incloure les Harpel·lals dins dels Zigomicets. BESSEY (1950), situà les Genistel·làcies (actualment Legeriomicetàcies), i les Harpel·làcies dintre de les Zoopagals, al costat de les Zoopagàcies. Posteriorment, BENJAMIN (1979), recolzant-se en la presència de zigòspores en Harpel·lals, també les emplaçà entre els Zigomicets.

Fins ara tots els estudis moleculars s'havien basat en material obtingut *in vitro*. Ja s'ha fet esment de l'exigüetat d'espècies que són factibles de mantenir en cultius axènics. Per tant, era impossible acomplir un estudi filogenètic que abracés prou diversitat d'espècies per reeixir en una visió global de les línies evolutives de tricomícets. El problema fonamental per processar material aïllat *in vivo* era la dificultat d'extreure suficient quantitat de material genètic per procedir a les anàlisis d'amplificació i seqüenciació. En un treball encara inèdit de Merlin W. White, s'inclouen per primera vegada tàxons de Harpel·lals, no cultivats, en un estudi filogenètic molt interessant que desvetlla les relacions entre diversos tàxons d'aquest ordre i entre les dues classes de Zigomicots. En uns altres treballs, Cafaro fa un estudi de la situació filogenètica de les Eccrinals, no cultivables, amb els resultats anteriorment esmentats (CAFARO 2003a, 2003b).

El sistema clàssic de classificació dels tricomícets és el que establí LICHTWARDT (1973b) després de publicar un article amb Manier, on feien la validació i descripció de les famílies per ells acceptades i on presentaven una llista amb tots els gèneres llavors reconeguts tot validant-los, si era necessari (MANIER & LICHTWARDT, 1968). Anteriorment, Manier ja havia validat diversos gèneres (MANIER, 1962c, 1968).

La concepció polifilètica del grup en quatre ordres és la que encara avui perdura, si més no a nivell pràctic, si definim els tricomícets com a grup ecològic, *sensu lato*. A nivell filogenètic, ja hem comentat que actualment, Trichomycetes, com a Classe, *sensu stricto*, inclouria només l'Ordre de les Harpel·lals i les Asel·larials. Tant Eccrinals com Amoebidials han estat recentment excloses i s'han incorporat al grup de les Mesomycetozoa, que anteriorment reunia als gèneres *Dermocystidium*, "rosette agent", *Ichthyophonus* i *Psorospermium*, coneguts també amb el nom de les seves inicials, DRIPs (LANG et al., 2002), principalment protozous aquàtics paràsits de peixos.

Dintre de les Harpel·lals, tot i ésser un grup aparentment compacte i coherent, hi ha un gènere que destaca per les seves peculiaritats morfològiques: *Orphella*. Estudis moleculars recents han servit per demostrar que les relacions filogenètiques entre aquest gènere i les Kickxel·lals són més fortes que no pas amb les pròpies Harpel·lals [WHITE et al., 2003 (veure ANNEX XII); WHITE, com. pers.]. Així doncs, la inclusió d'aquest gènere dintre les Harpel·lals converteix aquest ordre en polifilètic, i és possible que *Orphella* acabi segregant-se de l'ordre de les

Harpel·lals per formar un ordre independent, més pròxim a les Kickxel·lals (veure apartat d'*Orphella*).

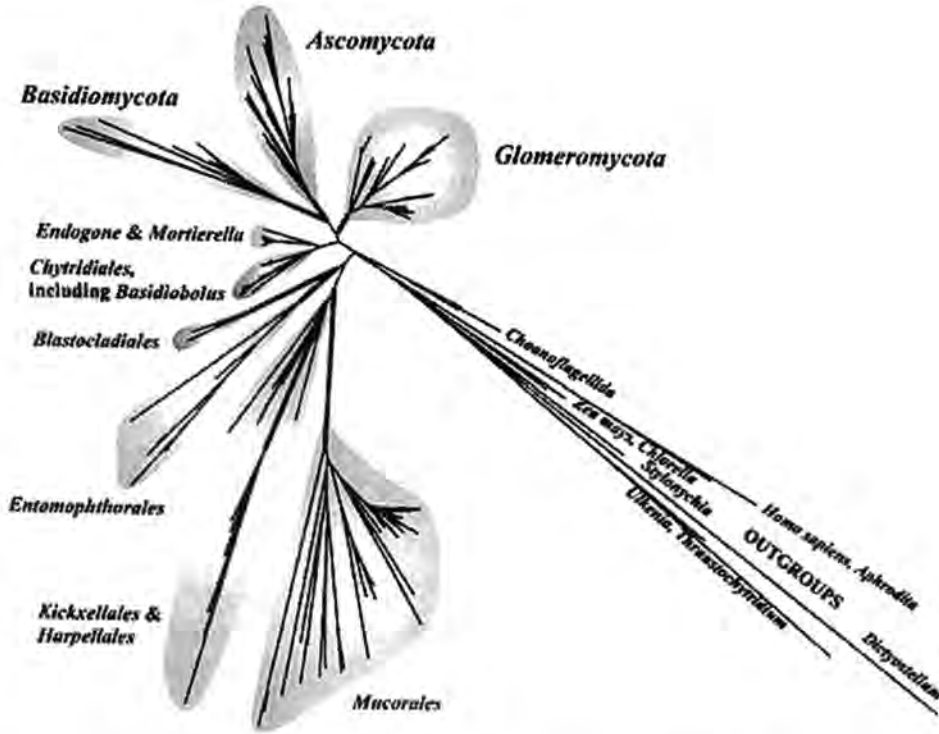


FIG. 14. Arbre filogènic on es mostren les línies principals de fongs. El grup marcat com a "outgroups" inclou organismes no fúngics. A partir de SCHÜBLER et al. (2001).

1.6 L'EVOLUCIÓ HISTÒRICA DEL CONEIXEMENT I DE LA CONCEPCIÓ SISTEMÀTICA DELS TRICOMICETS

Joseph Leidy va iniciar fortuïtament l'estudi dels tricomícets, l'any 1848, quan observant el contingut del tracte intestinal d'artròpodes, descobrí uns curiosos inquilins filamentosos. En aquell moment, Leidy va relacionar aquells organismes mai descrits amb algues incolores properes a les Confervaceae (= Cladophoraceae Wille) (LEIDY, 1849a). Va estudiar intestins de mil·lípedes i publicà les observacions dels organismes que hi trobà sota el nom d'*Enterobryus* (actualment, un gènere de l'ordre de les Ecrinals). L'any 1853, CHARLES ROBIN va descobrir a França altres espècies d'*Enterobryus*, i va pensar que els organismes descrits per Leidy havien d'estar relacionats amb fongs de l'ordre de les Saprolegnials (Div.

Oomycota). Seguint la pista dels descobriments, durant aquella mateixa dècada, un altre tipus d'organismes associats a artròpodes foren descrits independentment per LIEBERKÜHN (1856) i SCHENK (1858). Uns anys més tard aquells organismes serien batejats per CIENKOWSKI (1861) com *Amoebidium parasiticum*, essent relacionats indistintament amb algues, fongs inferiors, o protozous pels biòlegs de l'època. HAUPTFLEISH (1895) va descriure un segon gènere d'Eccrinals, que anomenà *Astreptonema*, trobat a l'interior d'amfípodes, i que relacionà també amb les Saprolegnials.

El 1905 comença un període marcat per la troballa de noves Eccrinals, sobretot a França (LÉGER & DUBOSCQ, 1905, 1906), on hi havia un gran moviment de naturalistes i protozoòlegs, entre els quals van destacar Duboscq, Gauthier, Léger, Manier, Poisson i Tuzet. Tots ells varen començar una sèrie d'estudis taxonòmics i morfològics sobre les Eccrinals de crustacis marins, mil·lípedes i coleòpters hidrofílids. POISSON començà a publicar, l'any 1927, articles sobre nous gèneres i espècies d'Eccrinals d'amfípodes i isòpodes. Durant aquest període es feren les primeres classificacions sistemàtiques d'Eccrinals i Amoebidials, reunits sota el nom d'"Eccrinidees".

Fins el 1929 no es descobriren les primeres espècies de Harpel·lals, amb *Harpella melusinae* (LÉGER & DUBOSCQ, 1929b). Poc després POISSON (1932) descobrí el gènere *Asellaria* que ara dona nom a l'ordre Asel·larials. Léger començà a publicar amb Gauthier nous gèneres de Harpel·lals (LÉGER & GAUTHIER, 1931, 1932, 1937). Aquests estudis varen plasmar-se en la publicació, el 1948, de la primera monografia, en la qual també hi participà Tuzet (DUBOSCQ et al., 1948).

LES TRICHOMYCÈTES

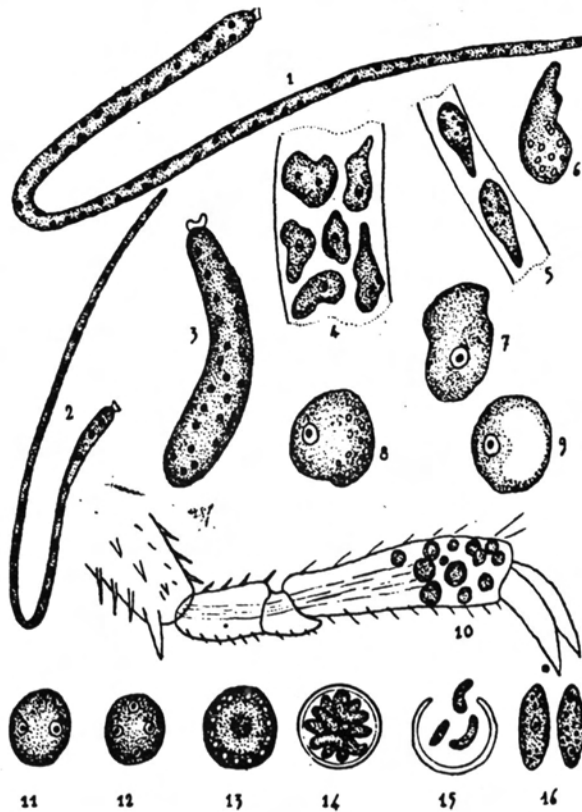


FIG. 15. Dibuixos de *Paramoebidium inflexum* Léger & Duboscq (DUBOSCQ et al., 1948).

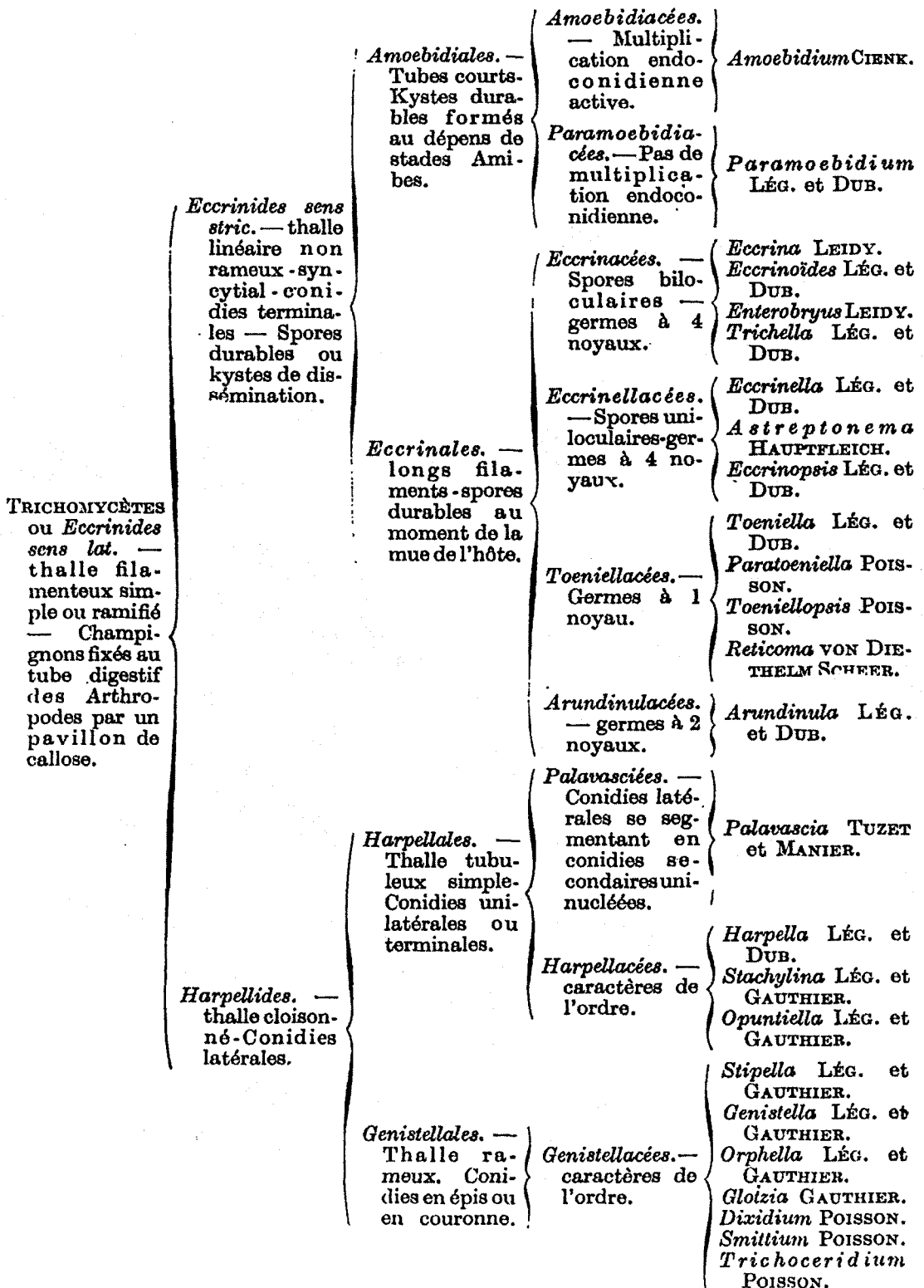


FIG. 16. Esquema representatiu de la concepció sistemàtica de DUBOSCQ et al. (1948). S'hi observa la presència d'Eccrinales i Amoebidiales reunits en les Eccrinides (*s. str.*), les Eccrinales formades per quatre famílies diferents de les actuals, i les Palavasciées (actualment en les Eccrinales) emplaçades amb les Harpellacées. En aquesta publicació s'hi usà el terme "Trichomycetes" per primera vegada (DUBOSCQ et al., 1948).

		<u>Amoebidiales</u> - Tubes courts-Kyetes durables formés aux dépens d'Amibes et contenant plusieurs germes uninucléés.	<u>Amoebidiacées</u> multiplication schizogonique par endoconidies se formant dans tout le tube.	<u>Amoebidium</u> Cienk. 1861
			<u>Paramoebidiacées</u> Pas de multiplication endoconidienne.	<u>Paramoebidium</u> Læg. et Dub. 1929
	<u>Eccrinides</u> - Thalle linéaire non rameux, syncytial fixé par un pavillon callosique.		<u>Eccrinacées</u> - Spores uni- ou biloculaires. 1 ou 2 germes à 4 noyaux.	<u>Eccrina</u> Leidy 1850 <u>Eccrinoides</u> Læg. et Dub. 1929 <u>Enterobryus</u> Leidy 1849 <u>Trichella</u> Læg. et Dub. 1929 <u>Paratrachella</u> Lanier 1947 <u>Eccrinella</u> Læg. et Dub. 1906 <u>Astreptonema</u> Hauptfleisch 1895 <u>Eccrinopsis</u> Læg. et Dub. 1906
		<u>Eccrinales</u> - Longs filaments - Conidies terminales Spores durables au moment de la mue.	<u>Toeniellacées</u> - Spore uniloculaire - germe à 1 noyau.	<u>Toeniella</u> Læg. et Dub. 1911 <u>Paratoeniella</u> Poisson 1929 <u>Toeniellopsis</u> Poisson 1927 <u>Retioma</u> Von Diethelm Schier 1935
			<u>Arundinulacées</u> - Spores appendiculées contenant 1 germe à 2 noyaux.	<u>Arundinula</u> Læg. et Dub. 1905
	<u>Palavascides</u> - Thalle linéaire syncytial fixé par un pavillon callosique. Macroconidies terminales donnant des filaments secondaires se segmentant en microconidies uninucléés spores durables.	<u>Palavasciales</u> -	<u>Palavasciées</u> -	<u>Palavascia</u> Tuzet et Manier 1947
<u>Trichomycètes</u> - Thalle filamenteux, simple ou ramifié. Pavillon de callose servant à la fixation ou appendice basal en forme de ventouse ou de courtes racines servant ou non à la fixation.				
	<u>Harpellides</u> - Thalle tubuleux simple fixé par un pavillon callosique-Conidies unilatérales ou terminales - Zygosporés.	<u>Harpelliales</u> -	<u>Harpellacées</u>	<u>Harpella</u> Læg. et Gauth. 1929 <u>Stachylina</u> Læg. et Gauth. 1932 <u>Opuntella</u> Læg. et Gauth. 1932
	<u>Genistellales</u> - Thalles rameux cloisonnés, généralement pas de pavillon callosique. Conidies latérales flagellées uninucléés-Zygosporés.		<u>Genistellacées</u> - caractères de l'ordre.	<u>Orphella</u> Læg. et Gauth. 1931 <u>Stipella</u> Læg. et Gauth. 1932 <u>Typhella</u> Læg. et Gauth. 1935 <u>Clotzia</u> Gauthier 1936 <u>Dixidium</u> Poisson 1932 <u>Smittium</u> Poisson 1936
	<u>Genistellides</u> - Thalle rameux cloisonnés. Généralement appendice basal non callosique. Conidies pourvues ou non de flagelles.	<u>Spartiellales</u> - Thalle rameux cloisonnés. Appendice basal comme chez les Asellariales. Epis unilatéraux de conidies uniflagellées plurinucléés.	<u>Spartiellacées</u> - caractères de l'ordre.	<u>Spartiella</u> Tuzet et Manier 1949
	<u>Asellariales</u> - Thalle rameux cloisonnés. Appendice basal. Conidies uninucléés sans flagelles.		<u>Asellariées</u> - caractères de l'ordre.	<u>Asellaria</u> Poisson 1932 <u>Trichoceridium</u> Poisson 1932

FIG. 17. Visió sistemàtica dels tricomycets segons MANIER (1950). El descobriment constant de nous tàxons fa que la concepció sistemàtica evolucioni continuament i es vagin proposant noves interpretacions per ubicar-hi les noves famílies i ordres. Aquí ja apareixen les Asellariales, que en l'anterior esquema (FIG. 16), malgrat ja eren conegudes, encara no hi quedaven representades. Vegeu com les Asellariales s'inclouen dintre les "Genistellidae" (= Legeriomycetaceae).

Fou aquell mateix any quan s'encunyà el mot **Trichomycetes**, per primera vegada, per designar aquests organismes, fent referència al seu aspecte pelut (prefix trich-, del grec “τριχ”, cabell) (DUBOSCQ et al., 1948).

La concepció dels tricomícets que existia en aquell moment era força diferent a l'actual (veure FIG. 16). El mot “Trichomycètes” passà a substituir el d'Eccrinides. Aquest darrer mot, havia designat primer Eccrinales i Amoebidiales, i després havia assimilat tots el tàxons que s'anaven descobrint, de manera que calgué diferenciar entre Eccrinides *sensu lato* (= tricomícets) i Eccrinides *sensu stricto* (= Eccrinales + Amoebidiales). Així mateix la



FIG. 18. Mapa de la distribució coneguda de tricomícets. Cada punt representa una o diverses localitats mostrejades. A partir de LICHTWARDT (1996).

concepció interna de les Eccrinals i les Harpel·lals presentava diferències, destacant la inclusió de les Palavasciaceae en les Harpel·lals.

L'any 1950, Manier va fer un compendi reunint tots els coneixements de l'època sobre els fongs intestinals (MANIER, 1950). En aquesta obra s'hi publica una esquema de la sistemàtica del grup entesa segons els criteris de l'autora (FIG. 17). MANIER (1955b) torna sobre la sistemàtica i fa alguns canvis tant en Eccrinals com en Harpel·lals (FIG.19).

Després d'aquest extens treball, l'autora va publicar una sèrie d'articles amb diferents col·legues tractant aspectes biològics i esdevingué l'investigadora més influent d'Europa sobre el tema, fins que es retirà l'any 1981, no sense abans fer una obra completa dels tricomícets de França (MANIER, 1970b). El 1960, Whisler va fer el primer aïllament d'*Amoebidium parasiticum*, iniciant l'experimentació *in vitro* (WHISLER, 1960, 1961, 1962). A partir d'aquesta època, investigadors d'USA començaren a prendre el relleu i R.W. Lichtwardt, amb els seus col·laboradors Cafaro, Farr, Horn, White, Williams, entre d'altres,

descriviren diversos tàxons nous per la ciència i avançaren en l'estudi de les tècniques de cultiu dels tricomicets.

Ja cap a l'any 1960, la taxonomia dels tricomicets començava a ésser confusa per la quantitat de "noms" publicats, alguns d'ells il·legítims segons el CINB ("Codi Internacional de Nomenclatura Botànica", GREUTER et al., 2000), mal definits o sinonimitzables.

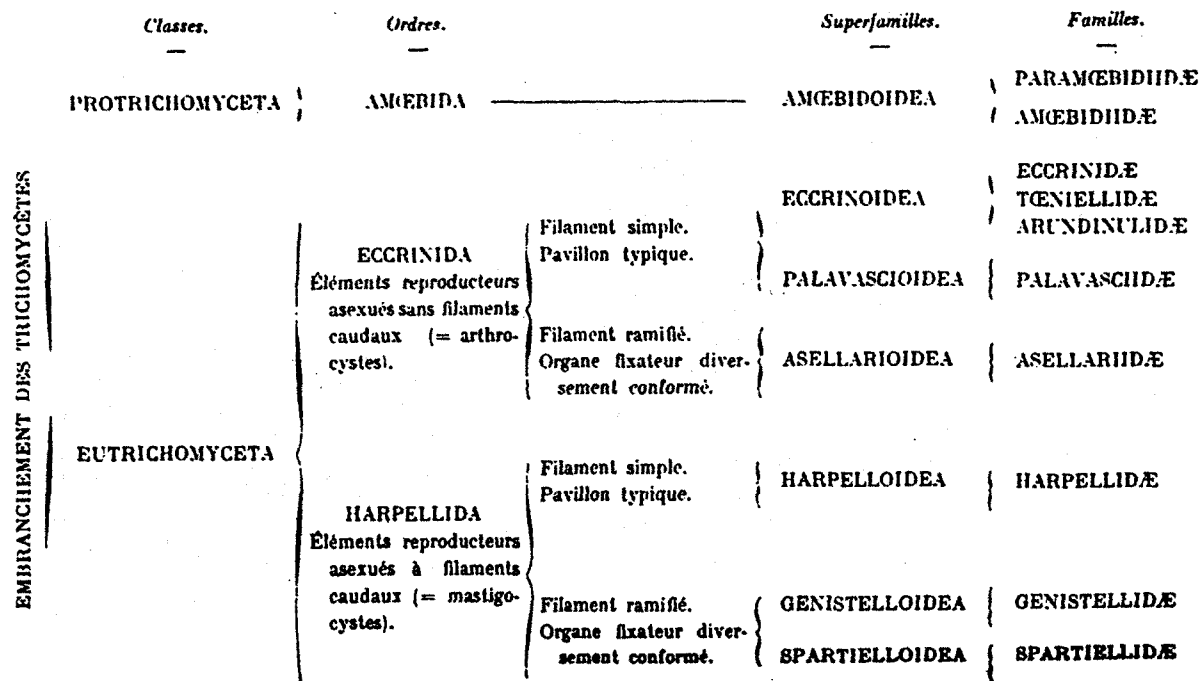


FIG. 19. Concepció sistemàtica dels tricomicets segons MANIER (1955b). Aquesta publicació ja presenta una organització molt similar a la que proposà LICHTWARDT (1973a), destacant-hi la presència de dues superfamílies dintre les actuals Legeriomycetaceae i, sobretot, la separació d'Eutricomicets i Protricomicets, aquests darrers incloent les Amoebidials, en una mostra de les evidències que ja en aquell temps apuntaven cap a la necessitat de segregat aquest ordre. Les Eccrinals s'organitzen com en l'actualitat, si bé encara hi manca la família de les Parataeniellaceae.

MANIER i LICHTWARDT intentaren posar ordre publicant una revisió del grup, el 1968. L'any 1970b, MANIER publicà un article extens sobre els tricomicets de França, que esdevingué durant anys la referència més important sobre la taxonomia del grup. En anys posteriors l'equip del Dr. Lichtwardt segueix fent una recerca molt activa, i l'any 1986 surt publicada una extensa i detallada monografia (LICHTWARDT, 1986), on hi ha cabuda per presentar tots els àmbits d'estudi d'aquests organismes, incloent una revisió taxonòmica amb tots els tricomicets coneguts en el moment de la seva publicació. Actualment la filogènia i la taxonomia del grup està sotmesa a una profunda revisió, amb l'aplicació de tècniques moleculars que estan canviant el panorama sistemàtic, com ja hem comentat anteriorment. La primera monografia de l'any 1986 és publicada i revisada periòdicament en la pàgina web oficial del grup de tricomicetòlegs de la Universitat de Kansas (LICHTWARDT et al., 2001a).

2 OBJECTIUS

2 OBJECTIUS

Com ja és sabut, el nivell de coneixement que es té sobre els diferents organismes vius és molt heterogeni. Els fongs, conjuntament amb els insectes, malgrat ésser els més nombrosos són els que menys es coneixen (WILSON, 1994). Segons ROSSMAN (1994), els fongs es divideixen en tres categories: ben coneguts, coneguts i poc coneguts. Dins dels poc coneguts (claus només a nivell de gènere i moltes espècies encara per descriure) hi trobem la Div. Zygomycota. TELLERIA (2002), en tractar la riquesa fúngica de la Península Ibèrica, utilitza un sistema equivalent al de Rossman i divideix els fongs ibèrics en quatre categories: ben coneguts (es coneixen més del 70 % dels gèneres acceptats a la P.I.), coneguts (entre el 40 i el 69 %), poc coneguts (menys del 40 %), i gens coneguts (sense dades). En el llistat ni tan sols consten els ordres dels tricomícets, el que fa entendre del seu desconeixement, malgrat que altres ordres molt més rars sí que hi apareixen llistats (e.g. Spathulosporales, Triblidiales, Cryotomycococcales, etc.).

Vist tot això, queda clar que el propòsit d'aquest treball és el d'ampliar el coneixement que es té sobre els **tricomícets** que viuen dins de l'àmbit geogràfic de la Península Ibèrica i illes Balears, per conèixer la seva diversitat i estudiar-ne el màxim d'aspectes biològics que ens ajudin a la seva classificació. Els objectius fonamentals són els mateixos que van ésser proposats pel projecte "Flora Micològica Ibèrica" el 1988 (TELLERIA, 2002), projecte que ara es troba en la seva cinquena fase (MCYT projecte no. REN2002-04068-C02-02 de "Flora Micològica Ibèrica V" per al subprojecte de Barcelona), i al qual està associada la beca FPI que ens ha permès la realització d'aquest treball.

L'objectiu final del projecte "Flora Micològica Ibèrica", coordinat des del "Real Jardín Botánico" (CSIC) a Madrid, és la realització, edició i publicació d'una flora crítica que permeti la determinació dels fongs que fructifiquen i creixen en la Península Ibèrica i illes Balears (TELLERÍA, 2002). Cenyint els nostres objectius als que es deriven d'un treball d'aquestes característiques, l'obtenció de material fúngic a partir dels hostes mostrejats, per a un posterior tractament taxonòmic, serà la columna vertebral de tot el treball.

Tot i que l'àmbit geogràfic d'estudi és d'entrada extens, per raons de proximitat i degut als resultats obtinguts, un alt percentatge de les localitats mostrejades incloses en l'elaboració d'aquest treball se centren en la geografia catalana, si bé s'ha intentat que hi hagi representades diverses comunitats ibèriques (FIG. 37).

A nivell ecològic, l'objectiu que ens proposem és identificar l'hoste on hi creix cada espècie. El tipus de substrat i, en general, l'hàbitat on viu l'hoste, no serà de gran rellevància per a l'inquilí. És difícil establir amb precisió les relacions hoste-fong, i determinar quins paràmetres fisiològics i/o metabòlics poden veure's alterats per la presència del tricomiset. Es requereix una metodologia complexa que no pretenem abordar en aquest estudi preliminar.

Un altre dels objectius a assolir és la confecció d'una clau dicotòmica per a la identificació dels gèneres i espècies trobades. Per a cada espècie incorporarem una descripció detallada i il·lustrada amb dibuixos i fotografies, informació de/ls hoste/s, material estudiat, corologia, comentaris sobre la seva capacitat de creixement en cultius axènics, i un apartat d'observacions.

Esquemàticament resumiríem d'aquesta manera els objectius proposats:

- Recol·lecció de material, intentant abraçar la major quantitat possible d'hostes potencials i diversitat d'ambients.
- Identificació i estudi de les espècies de tricomisets trobades.
- Identificació dels hostes.
- Descripció de les espècies trobades i revisió de la taxonomia de les ja conegudes, amb l'ajut, si es pot, de material tipus de les espècies en qüestió o afins.
- Caracterització de l'ecologia de cada espècie de tricomiset i hoste.
- Estudiar la capacitat de creixement *in vitro* de les espècies trobades: cultius axènics.
- Obtenció de material gràfic: fotografies i dibuixos, que permetin una millor caracterització de les espècies trobades.
- Estudis micromorfològics amb tècniques de microscòpia electrònica d'escandallatge, quan sigui possible i d'acord amb el material disponible.
- Estudis filogenètics, basats en la seqüenciació d'àcids nucleics ribosòmics (18S rDNA), de tàxons especialment seleccionats (gènere *Orphella*).