

# Los *Laboulbeniales*, un grupo enigmático de hongos parásitos de insectos

Sergio Santamaria (\*)

**Resumen:** Santamaria, S. *Los Laboulbeniales, un grupo enigmático de hongos parásitos de insectos. Lazaroa 22: 3-19 (2001).*

El grupo más amplio y diverso de hongos parásitos de insectos, con cerca de 2000 especies y 140 géneros, lo forman los *Laboulbeniales*. Los *Laboulbeniales* se definen como ectoparásitos, su cuerpo vegetativo, llamado talo, queda fuera del hospedante, en el cual sólo penetran a través de un haustorio inconspicuo. Los posibles hospedantes de los *Laboulbeniales* deben cumplir ciertos requisitos, los más importantes son: sus adultos han de invernar, han de vivir en ambientes húmedos y sus poblaciones deben ser amplias y estables. Los hábitats más apropiados para capturar insectos con *Laboulbeniales*, de acuerdo con los datos que tenemos para la Península Ibérica, son los ripícolas (38,5 % de los *Laboulbeniales* Ibéricos conocidos), los acuáticos (14,6%) y los cavernícolas (10%). En el ámbito mundial y hasta el momento, los *Laboulbeniales* sólo se conocen como parásitos de 10 órdenes de insectos, de un total aproximado de 33. El 80% de *Laboulbeniales* viven sobre coleópteros (*Coleoptera*) y el 10% sobre dípteros (*Diptera*). En el ámbito geográfico ibérico, los carábidos (28,4%) y los estafilínidos (25,3%) son las familias de coleópteros con mayor índice de especies de *Laboulbeniales*. Está ampliamente aceptado y demostrado que los *Laboulbeniales* son hongos altamente especializados. Se reconocen dos vías fundamentales de especialización, una en cuanto a su alta especificidad por la especie de insecto parasitado, y la otra en cuanto a su preferencia para desarrollarse sólo sobre determinadas áreas del hospedante. Parece evidente que los *Laboulbeniales* forman un grupo monofilético. Sus orígenes y afinidades filogenéticas son enigmáticos. Recientemente, estudios de secuenciación de ácidos nucleicos demuestran su afinidad con *Ascomycota* miceliares del género *Pxyidiophora*.

**Abstract:** Santamaria, S. *The Laboulbeniales, an enigmatic group of fungi that parasitize insects. Lazaroa 22: 3-19 (2001).*

The *Laboulbeniales* are the largest and most diverse group of insect-parasitic fungi, with nearly 2000 species and 140 genera. They are ectoparasitic and their vegetative body, called a thallus, remains outside the host, which they only penetrate through an inconspicuous haustorium. Potential *Laboulbeniales* hosts must meet several requirements, the most important of which are that their imagoes (adults) must overwinter and inhabit wet environments and their populations must be large and stable. According to data from the Iberian Peninsula, the most suitable environments to catch insects with *Laboulbeniales* are riparian habitats (38,5% of known Iberian *Laboulbeniales*), aquatic (14,6%) and cavernicolous (10%). Worldwide, *Laboulbeniales* are currently only known to parasitize 10 orders of insects, out of an approximate total of 33. Eighty percent of *Laboulbeniales* parasitize beetles (*Coleoptera*) and 10% live on flies (*Diptera*). Within the Iberian geographical range, carabids (28,4%) and staphylinids (25,3%) are the coleopteran families with the largest number of *Laboulbeniales* species. It has been broadly accepted and demonstrated that the *Laboulbeniales* are highly specialised fungi. The two basic types of specialisation are high specificity for an insect host taxon and preference for growth in very restricted areas of the host body. It seems evident that the *Laboulbeniales* form a monophyletic group. Their origins and phylogenetic affinities are enigmatic. Recent studies of sequencing of nucleic acids demonstrate their affinity with mycelial *Ascomycota* of the genus *Pxyidiophora*.

## INTRODUCCIÓN

Con este trabajo se pretende ofrecer una introducción a la biología de un grupo de hongos ascomicetes, poco conocido y particular, el or-

den *Laboulbeniales*. Se abordan aspectos diferentes de los representantes del orden tales como: su estructura general y desarrollo, forma de vida, métodos de recolección, preparación y conservación, ecología, especificidad, posibles

\* Unitat de Botànica. Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d'Ecologia. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona. E-08193 Bellaterra. Barcelona. España. E-mail: sergi.santamaria@uab.es

relaciones filogenéticas, sistemática y principales grupos que lo integran, así como otros aspectos curiosos, pero no menos relevantes, que puedan despertar el interés del lector.

Cuando pensamos en hongos parásitos de insectos, rápidamente asociamos el término parásito con patógeno, y de esta manera los primeros que nos vienen a la memoria pueden ser los *Entomoforales* (*Zygomycota*), los *Clavicipitales* del género *Cordyceps* o algunos hifomicetos como *Verticillium*, *Metharrizium* y *Beauveria*, estos últimos reconocidos por su utilidad en el control biológico de plagas de insectos. En efecto, todos tienen consecuencias devastadoras para sus hospedantes. Sin embargo, el grupo más amplio y diverso de hongos parásitos de insectos y también de otros artrópodos, con cerca de 2000 especies y 140 géneros son los *Laboulbeniales*, casi totalmente inofensivos con sus hospedantes. A pesar de su diversidad, no han atraído la atención de demasiados micólogos. Si intentamos buscar las razones, una, tal vez la más importante, pueda ser el hábitat donde viven, sobre insectos vivos, y que por lo tanto deben recolectarse con técnicas propias, evidentemente, de entomólogos. Esto explica que éstos, los entomólogos, fueran los primeros en detectar su presencia y que incluso algunos laboulbeniólogos fueran además entomólogos.

## DESCUBRIMIENTO, LOS PRIMEROS INVESTIGADORES

Los *Laboulbeniales* son hongos de descubrimiento relativamente reciente en el mundo de la micología. Sin duda, los entomólogos debieron observar estos hongos con relativa frecuencia al examinar sus insectos, aunque la mayoría debieron considerarlos como algún tipo de malformación del exoesqueleto del insecto.

En el año 1849 se da a conocer la existencia de estos parásitos, sin que inicialmente fueran relacionados con los hongos. Tal honor recae sobre ROUGET (1850) que presenta una comunicación ante la Sociedad Entomológica de Francia el 23 de mayo de 1849 con el título «Notice sur une production parasite observée sur le *Brachinus crepitans*». Pocos días des-

pués, el 20 de julio de 1849, Ferdinand Schmidt presenta una alocución delante de los «Freuden der Naturwissenschaften» en Liubiana donde habla de unas «estructuras parecidas a montones de pelos» sobre «*Nebria stentzii*» (?*Carabus stentzii* Villa & Villa; TAVARES, 1985) formados por una «zona basal ancha y oscura con una prolongación con aspecto de pelo a un costado y una cápsula fructífera en el otro». Dicha conferencia nos viene referenciada por HAUER (1850).

La naturaleza fúngica de estas formas fue reconocida, o mejor dicho sugerida, en la publicación de ROBIN (1853), cuando Jean Pierre Montagne y el mismo Charles Robin describen el género *Laboulbenia* (nombre dedicado al entomólogo francés Alexandre Laboulbène) y dos especies (*L. rougetii* y *L. guerinii*) que colocan por aquel entonces en los pirenomicetes. Pero muchos científicos de la época eran escépticos. Incluso el gran micólogo alemán Anton DE BARY (1884) dudaba que esas cosas raras adheridas al cuerpo de los insectos fueran ni siquiera hongos, duda que por otra parte no carecía de cierto fundamento dada su extraña apariencia.

A partir de estas fechas se suceden algunas publicaciones que describen datos o eventos relacionados con estos hongos. Algunas de estas publicaciones relatan hechos cuando menos curiosos. KOLENATI (1857) describe bajo el nombre de *Arthrorhynchus* lo que él cree un representante del fílum *Acanthocephala* (gusanos intestinales con una probóscide espinosa) y que descubrió sobre dípteros *Nycteribiidae* (ectoparásitos de murciélagos). Años más tarde se demostró que se trataba de *Laboulbeniales* (BRAUER, 1870). KNOCH (1868) describe *Laboulbenia baeri* sobre moscas domésticas; la abundancia del parásito y del hospedante hizo creer a muchos científicos de la época que este parásito era el responsable de la epidemia de cólera que en aquellos momentos assolaba el centro de Europa (cf. TAVARES, 1985).

Los primeros estudios relativamente minuciosos y dotados de un cierto rigor se deben a PEYRITSCH (1871, 1873, 1875). Pero tuvo que esperarse al más grande de los investigadores del orden para asentar definitivamente las verdaderas afinidades e importancia del grupo. Roland Thaxter (1858 Newtonville, Mass. -

1932 Cambridge, Mass.), de la Universidad de Harvard, inició en el año 1890 sus estudios con los *Laboulbeniales*, que sólo finalizaron con su muerte en 1932. Sus primeras investigaciones en el grupo detallaron de forma precisa el desarrollo de muchas especies de *Laboulbeniales*, demostrando claramente la presencia de esporas en unas estructuras en forma de saco conocidas como ascos, es decir las estructuras típicas de los ascomicetes. Su obra aparece monografiada en cinco soberbios volúmenes (THAXTER, 1896; 1908; 1924; 1926; 1931), donde se recopilan e ilustran los datos aparecidos en 21 de sus publicaciones, que aparecieron entre 1890 y 1920. En total describió 103 géneros, 1260 especies y 13 variedades (cf. BENJAMIN, 1971), lo que da idea de la importancia de su trabajo. Thaxter murió cuando estaba preparando el sexto volumen de sus monografías donde, según cita BENJAMIN (1971), hubiera incluido la descripción de 200 especies nuevas.

En lo que se ha dado en llamar la era post-Thaxter (BENJAMIN, 1971) se han publicado unos 150 trabajos sobre el orden, la mayoría dedicados a estudios taxonómicos, sistemáticos o de micobiota. Dos obras, BENJAMIN (1971) y TAVARES (1985) son de obligada lectura para completar todos los aspectos relacionados con la historia de este grupo, de la que aquí hemos dado tan solo un brevísimo esbozo introductorio.

## DEFINICIÓN DEL ORDEN *LABOULBENIALES*

El orden *Laboulbeniales* constituye un grupo altamente especializado de hongos ectoparásitos productores de ascos, que crecen y fructifican sobre artrópodos vivos. Carecen de micelio en el sentido típico (es decir, formado por hifas) pero presentan lo que se podría definir como un «sistema hifal compacto» al que se denomina talo. En la última edición del «Dictionary of Fungi» (HAWKSWORTH & *al.*, 1995), Tavares utiliza el término de estroma para referirse al cuerpo vegetativo de los *Laboulbeniales*. Sin embargo todas las publicaciones posteriores que tratan de estos hongos siguen utilizando el término talo. Éste consta,

en sus formas más típicas, de cuatro elementos: receptáculo, apéndices, anteridios y peritecios. Los ascos son evanescentes, contienen habitualmente 4 ascósporas hialinas, fusiformes y monoseptadas (por lo tanto bicelulares), y están recubiertas de una vaina mucilaginosa (Fig. 2a «as»). Extraen los nutrientes a través de un haustorio. Se trata de hongos microscópicos monoicos o dioicos en los que la longitud de su talo oscila desde las 50 µm hasta poco más de 1 mm, y su tamaño medio es de unas 200 µm.

## MORFOLOGÍA

*Receptáculo*.—El concepto de receptáculo fue definido por THAXTER (1896) como «todas las células derivadas de la célula inferior de la espora, con la excepción de aquellas partes que entran a formar parte del peritecio». Según este concepto se deben delimitar, en el hongo adulto, las células originadas de una u otra célula de la ascóspora. Para ello debemos localizar el septo primario (el que correspondería al septo original de la ascóspora) lo cual no siempre es fácil. En general el septo primario destaca sobre los demás por ser más grueso, oscuro o presentar algún tipo de constricción (Fig. 1a «sp»). Lamentablemente esto no siempre es evidente, sobre todo en formas con los apéndices muy ramificados (Figs. 1b, 1e).

El receptáculo consta de tres células denominadas con números romanos (I, II y III) o de sus derivadas (Figs. 1a-d, 1i, 2e). La célula I es la basal (Figs. 1a, 1b, 1d), raramente se subdivide; su base se modifica en lo que conocemos como uña o pié (Fig. 1a «u»), que corresponde al punto de unión del talo con la cutícula del hospedante. La uña es negruzca (salvo contadas excepciones) y representa una unión sólida pero elástica. A través de la uña transcurre un canal que conecta con el haustorio. La célula II es la suprabasal, se subdivide muy a menudo en un número variable de células, desde unas pocas hasta centenares según el taxon, en forma de cadena de células superpuestas (Fig. 1c «In») o, gracias a la aparición de septos verticales, en forma de lámina (Fig. 1d, 1k) o estructuras de aspecto pseudoparenquimático

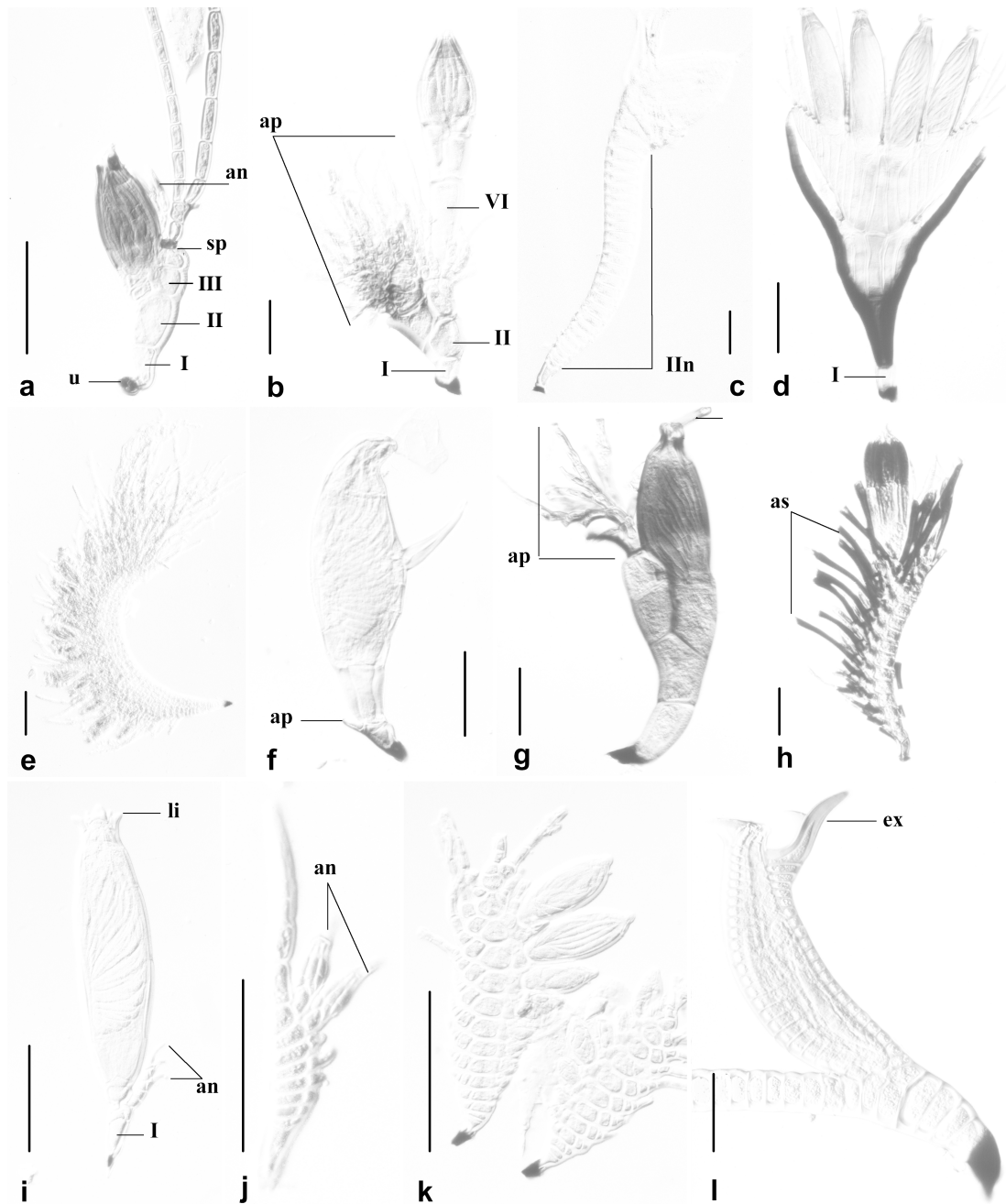
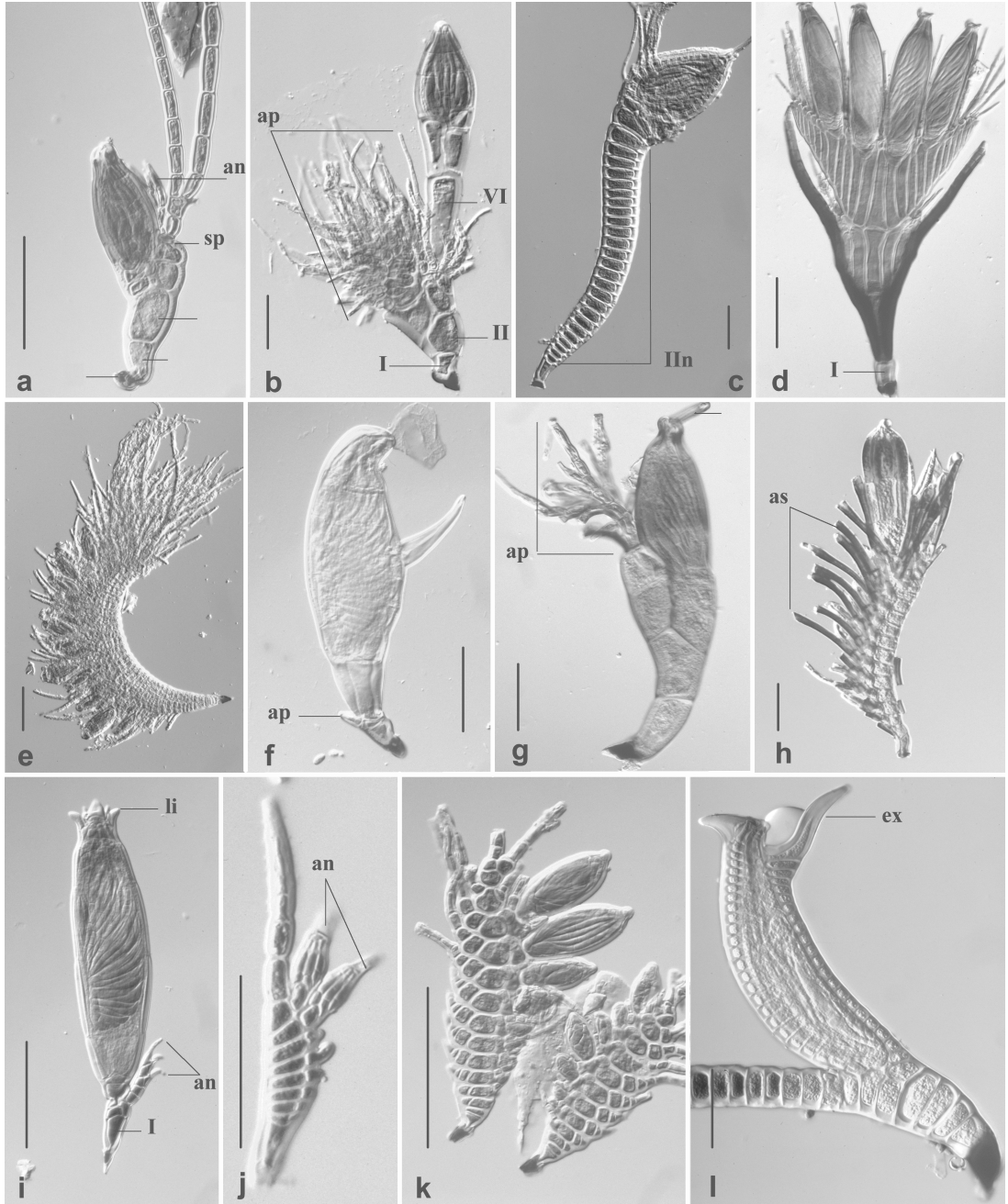
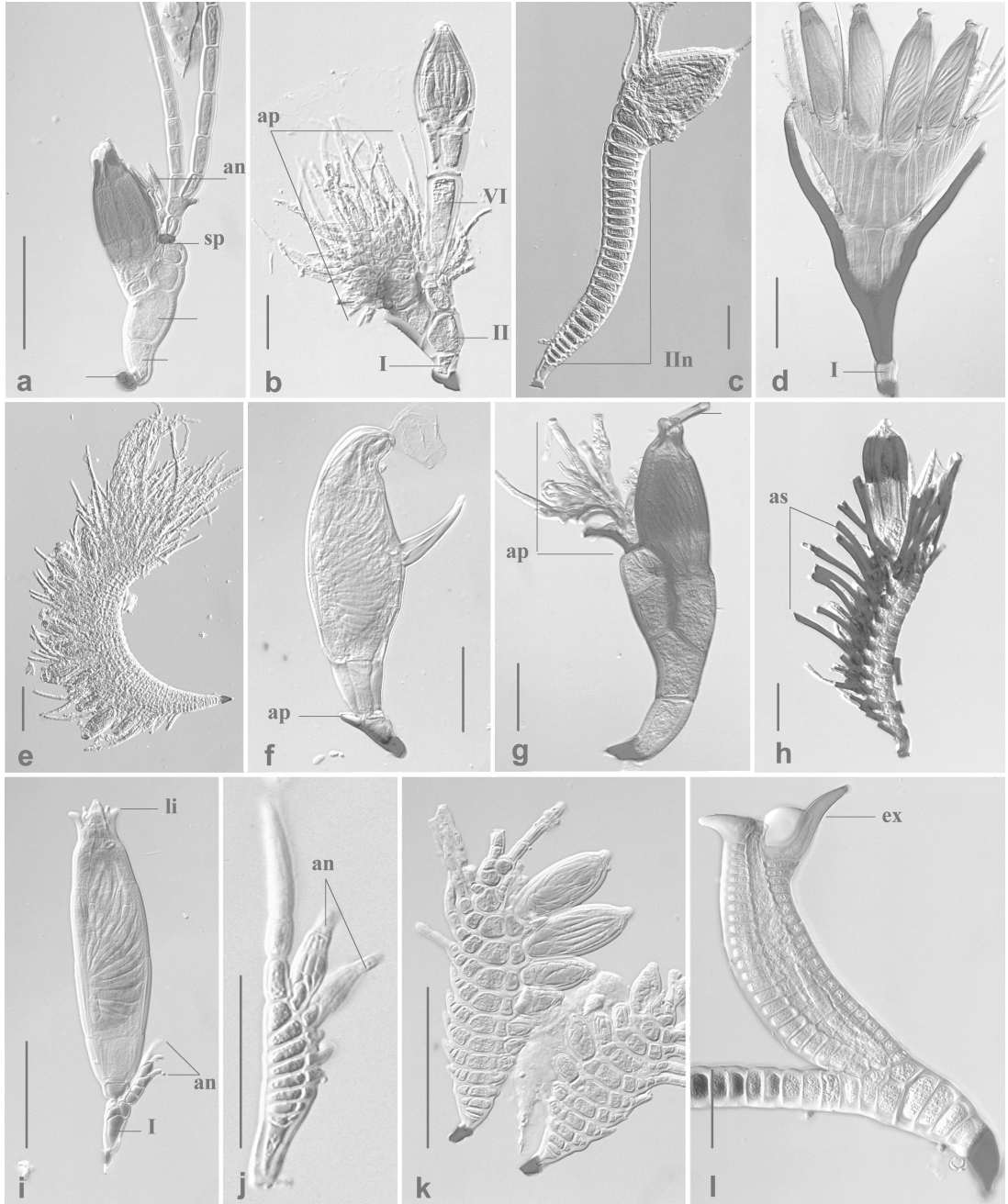
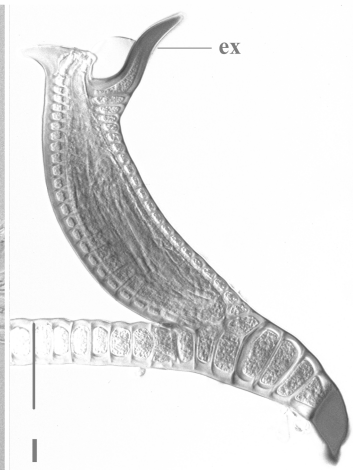
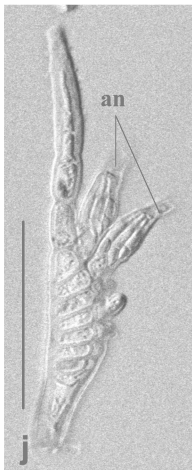
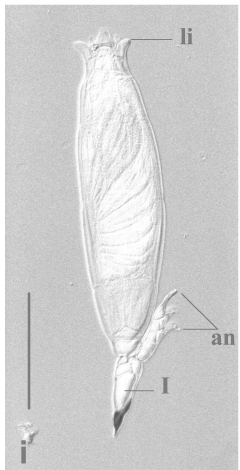
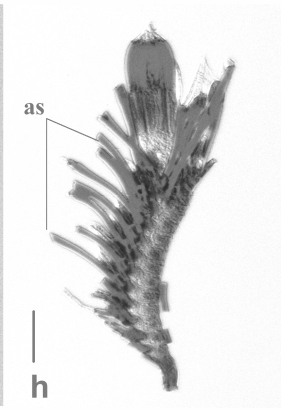
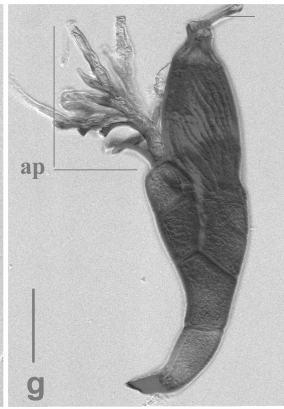
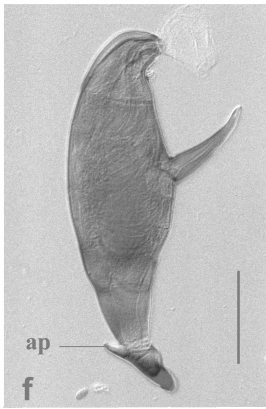
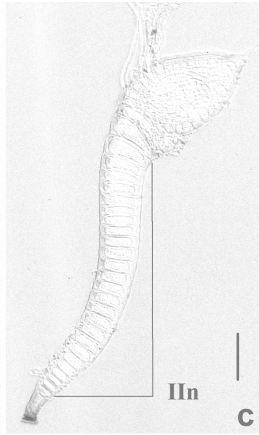
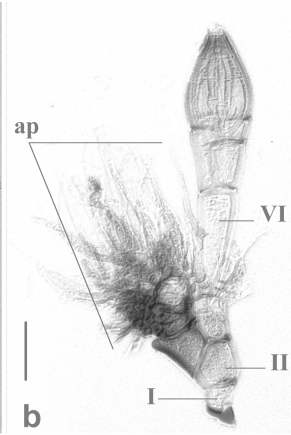
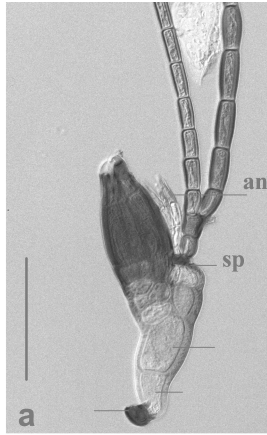


Figura 1.—Morfología de los *Laboulbeniales*. a, *Laboulbenia cristata* Thaxt. b, *Idiomyces peyritschii* Thaxt. c, *Helodiomyces elegans* F.Picard. d, *Peyristchiella vulgata* (Thaxt.) I.I.Tav. e, *Euzodiomyces lathrobii* Thaxt. f, *Dioicomyces spiniger* Thaxt.; talo femenino. g, *Laboulbenia separata* Thaxt. h, *Rhachomyces stipitatus* Thaxt. i, *Hesperomyces coccineoloides* (Thaxt.) Thaxt. j, *Dimeromyces strongylii* Thaxt., talo masculino. k, *Euphoriomyces liodivorus* (Huggert) I.I.Tav. l, *Ceratomyces pyrenaicus* Santam. Escalas: 50 µm; I=célula basal del receptáculo; II=célula suprabasal del receptáculo; IIn=células del receptáculo resultantes de la división de la célula II; VI=célula pie o pedicelar del peritecio; an=anteriorio; ap=apéndice primario; as=apéndices secundarios; ex=excrecencia; li=lóbulo o lígula; sp=septo primario; u=uña.







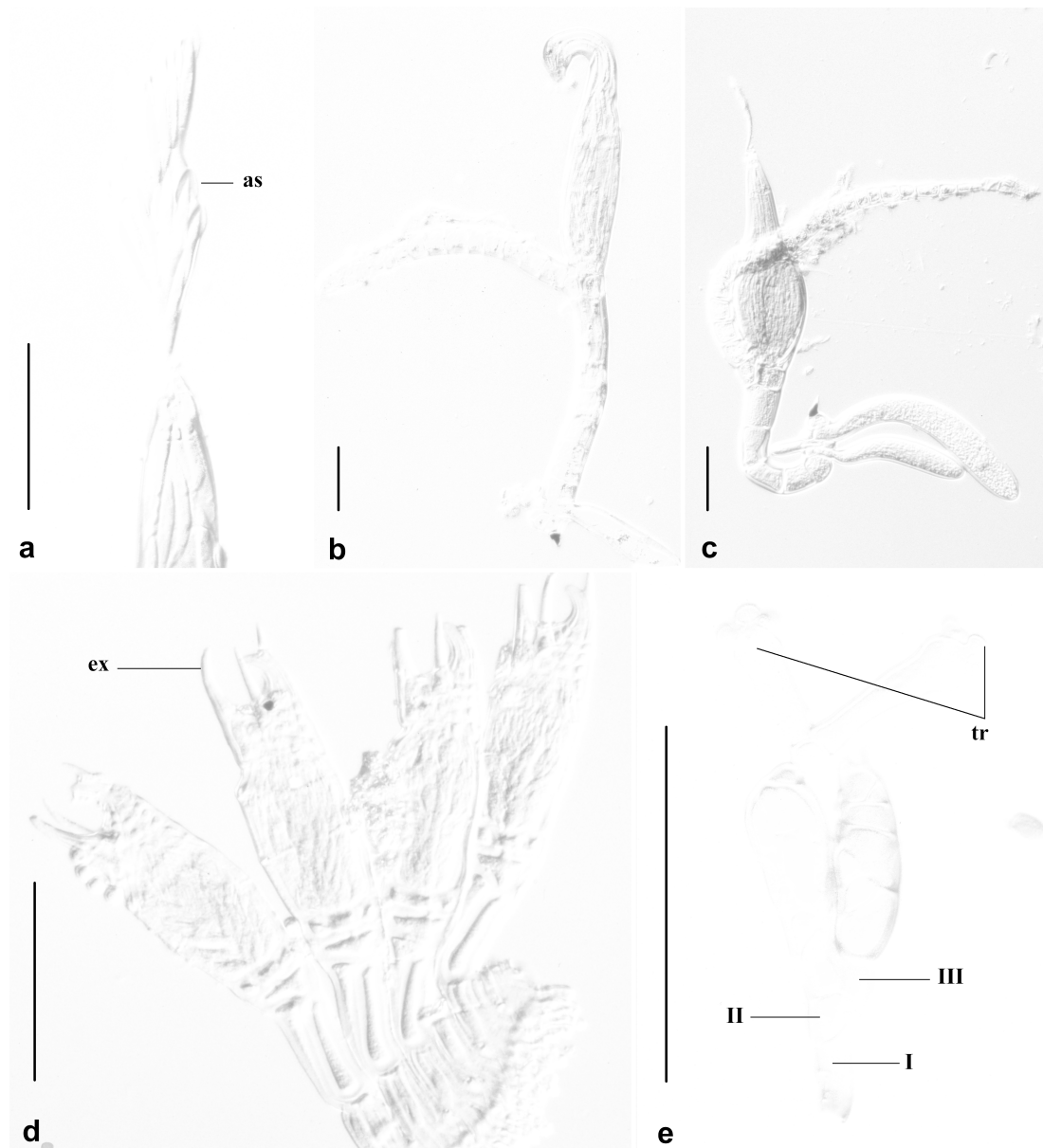
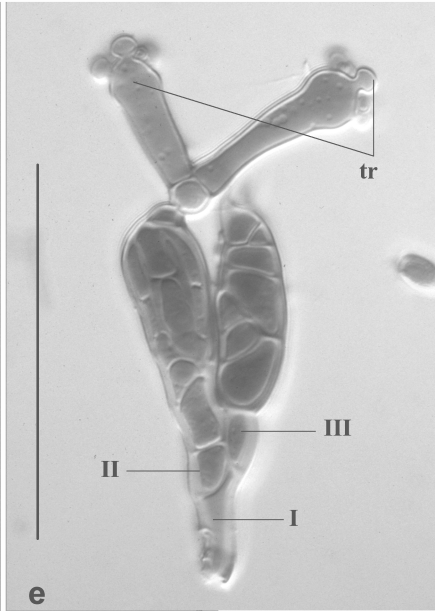
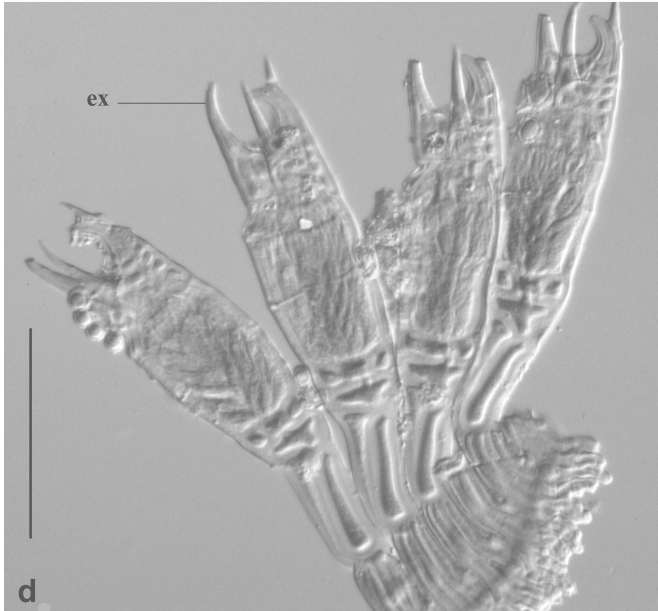
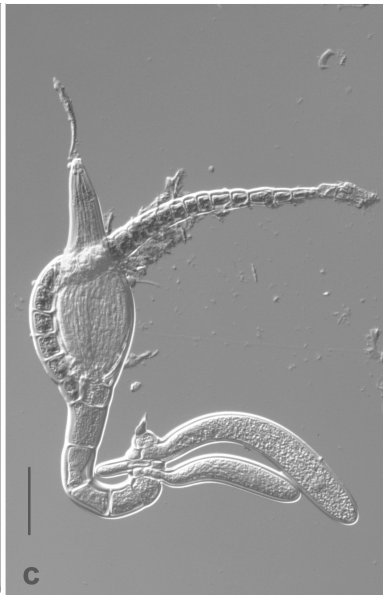
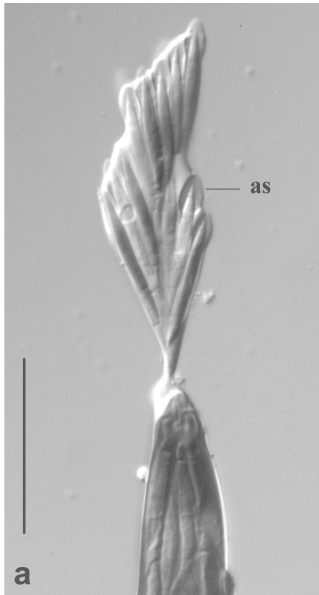
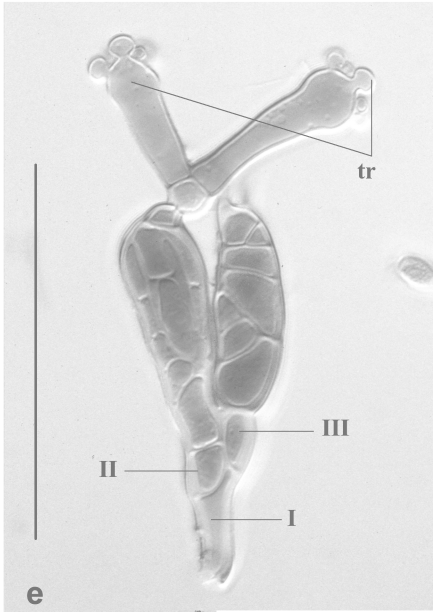
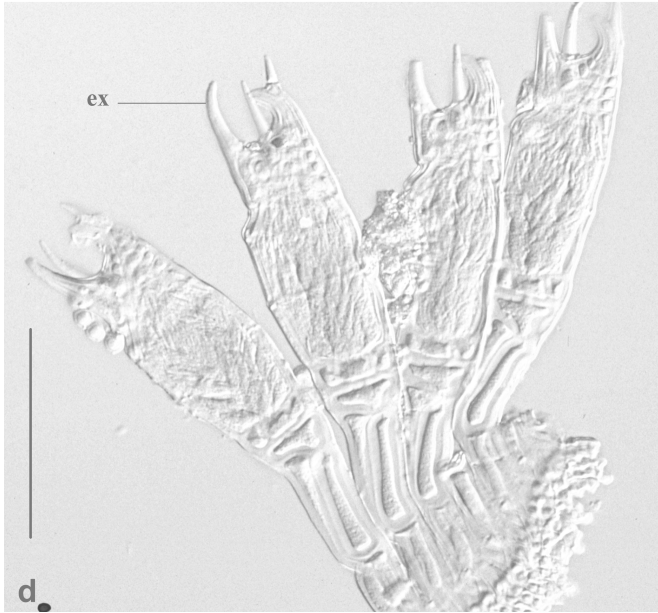
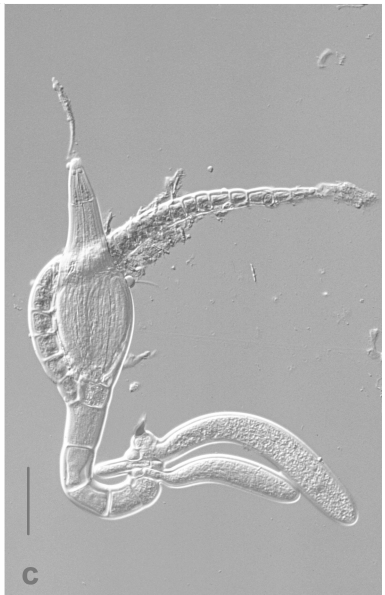
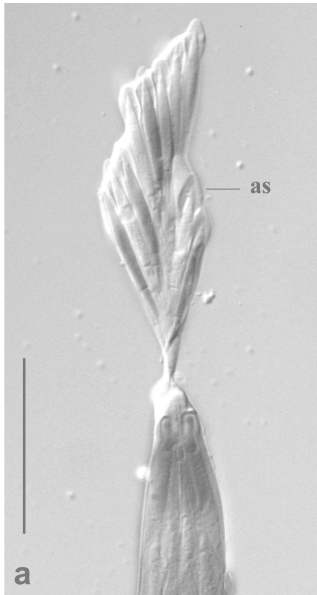
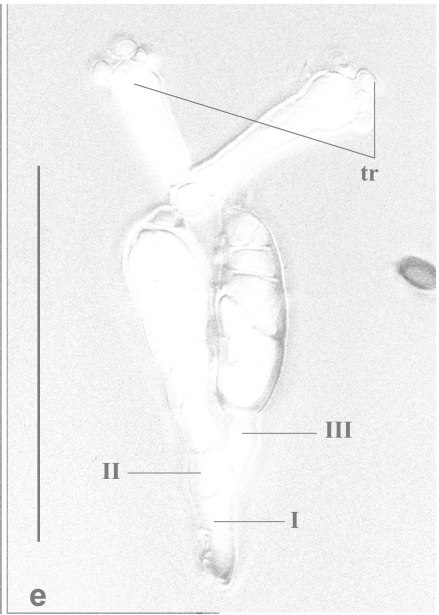
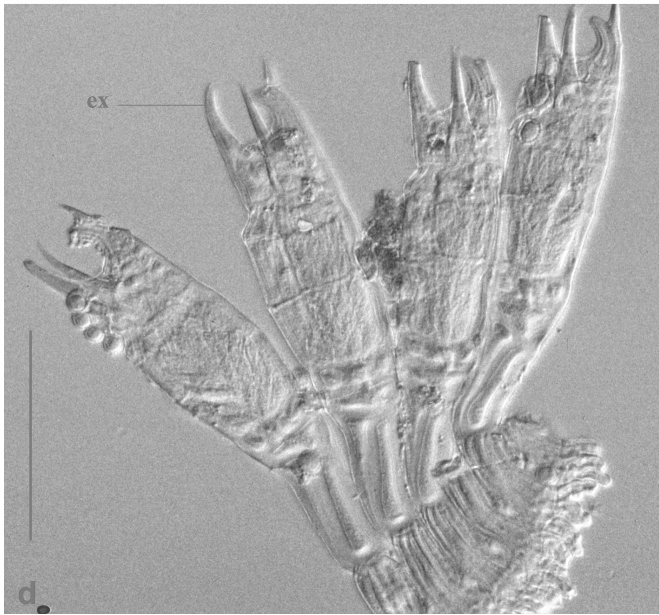
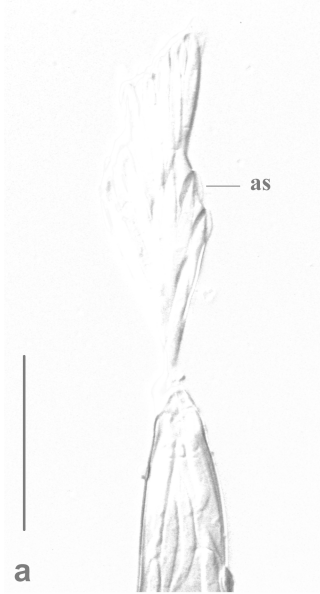


Figura 2.- Morfología de los *Laboulbeniales*. a, *Neohaplomyces medonalis* R.K.Benj., ápice del peritecio con ascósporas (as) recién expulsadas. b-c, *Hydrophilomyces coneglianensis* Speg., en sus formas de crecimiento sobre machos (b) y sobre las hembras (c) de *Laccobius*. d, *Herpomyces tricuspidadatus*. e, *Acompsomyces brunneolus* Thaxt., talo joven con tricógina (tr). Escalas: 50  $\mu$ m; I=célula basal del receptáculo; II=célula suprabasal del receptáculo; III=tercera célula del receptáculo, base del apéndice primario; ex=excrecencia.









(Fig. 1e). La célula III se encuentra bajo el septo primario y pocas veces se subdivide (Fig. 2e «III»).

*Apéndices.*—La célula superior de la ascóspora en germinación forma lo que se conoce como apéndice primario (Figs. 1b, 1f, 1g «ap»). Éste puede estar reducido a una (Fig. 1f «ap») o dos células o ramificarse y desarrollarse enormemente (Figs. 1b, 1g «ap»). Los apéndices que tienen su origen en la célula inferior de la ascóspora (por lo tanto, formados a partir del receptáculo) se denominan apéndices secundarios (Fig. 1h «as»). En todo caso los apéndices son la única parte del talo de los *Laboulbeniales* que, por ser filamentosos, conservan un cierto aspecto de hifa.

*Anteridios.*—Los anteridios son los gametangios masculinos de los *Laboulbeniales*. Podemos encontrar uno o muchos sobre el mismo talo. Habitualmente se encuentran sobre los apéndices aunque no es raro encontrarlos directamente sobre el receptáculo. La mayoría de géneros presentan anteridios simples, con formación endógena de aplanogametos masculinos (espermacios). Este tipo de anteridios se ha denominado fialíde por TAVARES (1985), ya que la formación de espermacios sigue una génesis fialídica. También se han designado bajo el nombre de espermogonios (SANTAMARIA, 1991). Estos anteridios tienen forma de botella, con un vientre y un cuello estrecho de longitud variable (Figs. 1a, 1i «an»). Los espermacios pueden verse con relativa facilidad cuando, una vez formados, han quedado retenidos en el interior del canal del cuello. Los anteridios llamados compuestos, se denominan así porque están constituidos por anteridios simples agrupados en el interior de urnas dotadas de un poro (Fig. 1j «an»); en este caso los espermacios son liberados a una cámara previa antes de salir a través del mencionado orificio.

*Peritecios.*—El ascoma de los *Laboulbeniales* es del tipo peritecial (con vientre, cuello y ostíolo), pero con diferencias sustanciales respecto a los típicos peritecios de los antiguos pirenomicetes. El número de peritecios por talo

oscila desde uno a muchos, dependiendo del género. Invariablemente, el peritecio surge directamente del receptáculo (a excepción del género *Herpomyces* que constituye un suborden particular; TAVARES, 1966; Fig. 2d). Típicamente, el peritecio está constituido por una serie de células basales y pedicelares (VI, VII, m, n y n'), por un procarpo y todas sus células derivadas, y por una pared de cuatro hileras verticales de células (con la única excepción de *Aporomyces*, con 5 hileras; BENJAMIN, 1989). Las pequeñas variaciones en la estructura y distintas pautas de desarrollo del peritecio son características esenciales en la taxonomía y sistemática del grupo.

La zona apical del peritecio de los *Laboulbeniales* presenta una segunda capa, interna, de células parietales. El ápice del peritecio puede estar provisto de lóbulos o excrecencias (Figs. 1i «li»; 1l, 2d «ex») más o menos conspicuas que, al parecer, actúan de gatillo en la descarga de las ascósporas (THAXTER, 1924) cuando rozan contra algún elemento sólido (por ejemplo por el contacto con otro insecto). En el interior del peritecio maduro encontramos los ascos, del tipo prototunicado (evanescentes) y que contienen de 4 a 8 ascósporas. No existen elementos del hamatecio (tejido interascal).

## DESARROLLO

El desarrollo del talo de los *Laboulbeniales* se rige por unas pautas perfectamente ordenadas y establecidas genéticamente. TAVARES (1985) demostró la importancia que la ontogenia tiene en la sistemática del orden, con variaciones importantes en los subórdenes y familias del grupo (véase más adelante en el apartado de sistemática de *Laboulbeniales*).

Para ilustrar el desarrollo del talo de los *Laboulbeniales* escogemos el de la familia *Laboulbeniaceae*, la familia más común. El esquema seguido es concretamente el de *Laboulbenia flagellata* Peyr. adaptando las observaciones y figuras de TAVARES (1985) con las personales del autor.

Seguiremos de forma pormenorizada el desarrollo de acuerdo con la Figura 3:

1. (Figura 3a) La ascóspora tras ser expulsada del peritecio se adhiere sobre la cutícula del hospedante siempre por el mismo extremo, el que primero aparece por el ápice del peritecio y que presenta el mucílago más grueso. Esta base se oscurece y transforma en la uña, el haustorio penetra en el cuerpo del hospedante y el hongo empieza a crecer.
2. (Figura 3b) La célula inferior de la ascóspora se divide en dos; la célula basal del receptáculo (I) permanecerá indivisa hasta el fin del desarrollo.
3. (Figura 3c) La célula superior de la ascóspora se divide y empieza a crecer el apéndice primario, delimitado por el septo primario (a) de la base del talo. La célula que quedaba sobre la I se subdivide (b, c).
4. (Figura 3d) La célula c se divide en la II (célula suprabasal del receptáculo) y la d (célula inicial del peritecio). El apéndice primario continua creciendo; ya se ha formado la célula de inserción (célula basal del apéndice primario en el género *Laboulbenia*, cf. SANTAMARIA, 1998).
5. (Figura 3e) La célula d se divide en la i (formadora de las estructuras fértiles del peritecio) i la h (formadora de la base y paredes estériles del peritecio). La célula de inserción (e) forma la base de los apéndices portadores de anteridios.
6. (Figura 3f) La célula de inserción (e) se oscurece. La célula b se divide en distintas células del receptáculo (V, III-IV). La célula h se subdivide (k, j).
7. (Figura 3g) La célula III-IV se separa en las dos células correspondientes. La célula k se divide en la VI (célula pedicelar del peritecio) y la m (una de las tres células basales del peritecio). La célula j se divide en la VII (célula pedicelar secundaria del peritecio) y la n (otra célula basal del peritecio).
8. (Figura 3h) La célula i se divide en la célula carpógena (cp) y la tricógina (tr) (Figura 2e «tr»).
9. (Figura 3i) La célula VII forma la tercera célula basal del peritecio que faltaba (n'). Se inicia la formación de las células parietales del peritecio, o (a partir de la célula n) y o' (a partir de la célula m). La célula carpógena (cp) forma la célula tricofórica (tc).
10. (Figura 3j) (izquierda, enfoque anterior; derecha, enfoque posterior) Las cuatro hileras de células parietales externas del peritecio han empezado a desarrollarse plenamente (o y o'' a partir de la célula n; o'' a partir de la n'; o' a partir de la m). Las células tricofórica (tc) y carpogonial (cp) se fusionan. En algún momento de este estadio tiene lugar la fecundación.
11. (Figura 3k) (izquierda, enfoque anterior; derecha, enfoque posterior) Las células parietales siguen dividiéndose (w a partir de las o). Se inicia la formación de la capa interna de células parietales (p) a partir de la n.
12. (Figura 3l) (izquierda, enfoque anterior; derecha, enfoque posterior) Aparecen dos hileras más de células parietales internas (p) a partir de las células n' y m.
13. (Figura 3m) (izquierda, enfoque anterior; derecha, enfoque posterior) Se forma la cuarta hilera de células parietales internas (p) a partir de la célula n.
14. (Figura 3n) La capa interna de células parietales se alarga y subdivide (x). La tricógina ha degenerado.
15. (Figura 3o) (izquierda, enfoque anterior; centro, enfoque medio; derecha, enfoque posterior) El peritecio va madurando y se forman nuevas células parietales (w'). Se inicia la formación de los ascos con la aparición de la célula isc («inferior supporting cell») monocariótica formada a partir de la tc-cp (fusión de las células tricofórica y carpogonial, cf. estadio 10) dicariótica.
16. (Figura 3p) (parte interna del peritecio) La célula tc-cp se divide en la tc (tricofórica) nuevamente (después degenerará), la ssc-am (que formará los ascos) y la sisc (célula isc secundaria). A partir de la ssc-am se forman las células ascógenas (ac) dicarióticas y la ssc («superior supporting cell»). Las células ascógenas (ac) fusionarán sus núcleos para formar los ascos y las ascósporas previa meiosis.

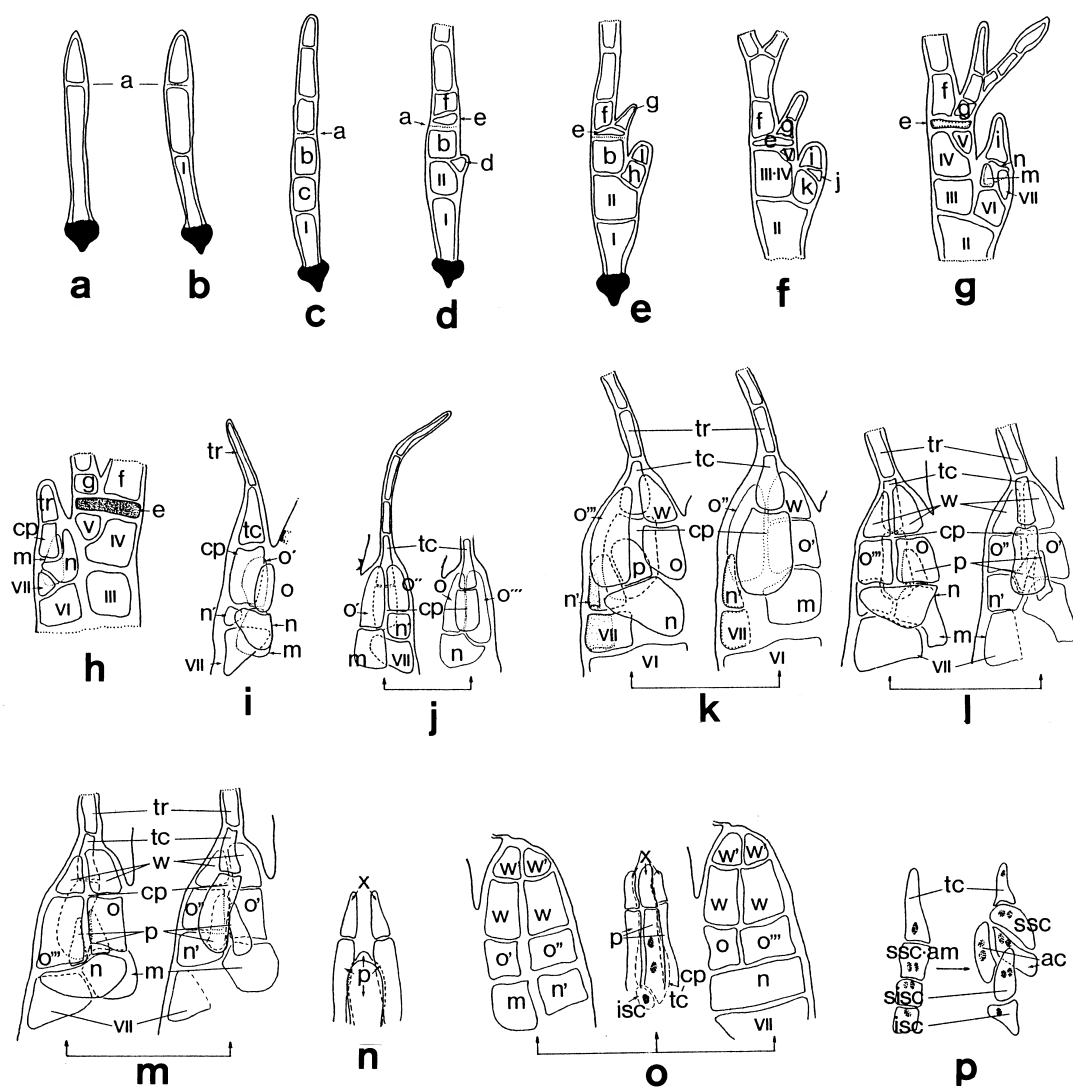


Figura 3.—Desarrollo de *Laboulbenia flagellata* Peyr. Véase explicación en el texto.

El desarrollo completo del individuo, desde la ascóspora hasta que el talo está maduro, puede conllevar entre 10 y 21 días o incluso meses, como ocurre en algunas especies cavernícolas de *Rhachomyces* (BOYER-LEFÈVRE, 1966). Se desconoce que existan fases de resistencia. Los *Laboulbeniales* son ectoparásitos obligados, que completan todo su ciclo vital sobre hospedantes vivos.

#### RECOLECCIÓN Y PREPARACIÓN DE LOS *LABOULBENIALES*

La inmensa mayoría de *Laboulbeniales* viven sobre insectos, tan solo unas pocas especies se encuentran sobre ácaros o diplópodos. Los posibles hospedantes han de ser capturados en el campo con la ayuda de aspiradores entomológicos y, posteriormente, conservados en alcohol etílico de 70° (MAJEWSKI, 1994). También podemos acudir a entomólogos que

nos proporcionen el material adecuado. Incluso podremos estudiar insectos conservados en colecciones de museos, aunque estén secos y pegados a etiquetas de cartón. Estas colecciones almacenan gran cantidad de insectos (y presumiblemente gran cantidad de parásitos), algunos son raros y difíciles de capturar por un entomólogo no especializado.

Una vez en el laboratorio, el insecto ha de ser examinado bajo los 40 y 60 aumentos de un microscopio estereoscópico. El aspecto que tiene el hongo sobre el hospedante puede ser muy variable. Puede tener forma de porra, de escama o de pelo anormalmente grueso, aunque esto depende lógicamente del género y de la especie (TAVARES, 1979; WEIR & BEAKES, 1995). El insecto parasitado se colocará entonces sobre una alfombrilla de papel humedecido con agua.

Con una mano sujetaremos al insecto mediante unas pinzas o aprisionándolo con una aguja entomológica, y con la otra mano arrancaremos el hongo completo con la ayuda de una aguja entomológica de punta muy fina. El talo del hongo será colocado junto al hospedante en el papel humedecido. Posteriormente, el hongo se trasladará a un vidrio portaobjetos donde previamente habremos trazado en el centro una fina línea con líquido de Hoyer (MAJEWSKI, 1994). Los hongos serán colocados en este líquido para que así queden dispuestos ordenadamente, en una hilera, tras el montaje. Dicho método facilita enormemente el posterior estudio al microscopio óptico. En un vidrio cubreobjetos colocaremos una gota de solución de Amann (BENJAMIN, 1971) y lo situaremos sobre la muestra. Finalmente sellaremos y etiquetaremos convenientemente la preparación (HULDÉN, 1983). De esta manera quedan conservadas las colecciones de *Laboulbeniales*, que consisten en preparaciones selladas y viales cerrados con los insectos en alcohol. Todo ello convenientemente etiquetado y numerado.

Estas técnicas están basadas en los métodos usados por distintos autores. Existen variaciones y modificaciones a estas técnicas que pueden ser consultadas en THAXTER (1896), BENJAMIN (1986) y SPEGAZZINI (1917) además de las referencias citadas a lo largo de este apartado.

## SISTEMÁTICA DEL ORDEN *LABOULBENIALES*

Según la última edición del «Dictionary of the Fungi» (HAWKSWORTH & *al.*, 1995), TAVARES, que se ocupó de la redacción de los aspectos relativos a los *Laboulbeniales*, divide el orden en cinco familias: *Ceratomycetaceae*, *Euceratomycetaceae*, *Herpomycetaceae*, *Laboulbeniaceae* y *Pyxidiophoraceae*. En su monografía, TAVARES (1985) dividía el orden en dos subórdenes: *Herpomycetinae* y *Laboulbeniinae*. Ambos subórdenes se separan, básicamente por el tipo de ontogenia peritecial. El sistema propuesto por TAVARES (1985) es el que siguen todos los estudiosos del orden. La principal diferencia entre un sistema y el otro radica en la incorporación de una nueva familia: las *Pyxidiophoraceae* sobre la base de estudios moleculares llevados a cabo por Blackwell y colaboradores (*cf.* BLACKWELL, 1994). Dadas las implicaciones del tema, lo desarrollaremos más abajo en el apartado de relaciones filogenéticas.

La inclusión de esta familia en el orden cambiaría completamente la definición del grupo que hemos ofrecido anteriormente. Las *Pyxidiophoraceae* carecen de talo (en el sentido de los *Laboulbeniales* «clásicos»); el ascoma es peritecial o raramente cleistotecial, más o menos hialino, a menudo con un cuello largo; los ascos son claviformes, sin anillo apical, evanescentes; las ascósporas son fusiformes a claviformes, con uno a tres septos, a menudo caudadas, más o menos pigmentadas; el anamorfo es del tipo *Chalara*; la mayoría son coprófilos. Es evidente que la morfología de este grupo entra en contradicción con la que presentan los típicos *Laboulbeniales*, que es tremendamente homogénea. Tal vez sería más apropiado incluir las *Pyxidiophoraceae* en un orden distinto, filogenéticamente afín con los *Laboulbeniales*.

Nosotros aceptamos y seguimos el sistema clásico propuesto por TAVARES (1985) con su división en subórdenes, familias, subfamilias, tribus y subtribus sin considerar las *Pyxidiophoraceae*. Esta clasificación está basada en distintas características ontogénicas que aparecen resumidas en SANTAMARIA (1998). Para tener una idea de la complejidad y amplitud de la

clasificación del orden *Laboulbeniales* presentamos en la Tabla 1 la referida a los géneros ibéricos.

## ECOLOGÍA

La presencia y crecimiento de *Laboulbeniales* viene indudablemente influenciada por dos elementos de su entorno: el hospedante en sí mismo y el hábitat donde éste vive. La especificidad del hospedante es un hecho incuestionable (como se verá más adelante en el apartado de especificidad). Seguramente existen factores genéticos que deben controlar la compatibilidad o incompatibilidad de un parásito hacia un determinado hospedante. Ciertamente, no todos los insectos albergan *Laboulbeniales*. Los posibles hospedantes deben poseer, a priori, una serie de cualidades o cumplir unos requisitos que los hagan susceptibles de poder ser parasitados. Según datos propuestos por HULDÉN (1983), los más importantes requisitos serían los siguientes:

1. El hospedante debe invernar en estado imago (adulto).
2. Las sucesivas generaciones de imagos deben solaparse en el tiempo.
3. Los miembros de distintas generaciones deben copular entre sí.
4. Las poblaciones de hospedantes deben ser grandes, densas y estables.
5. El hospedante debe vivir, preferiblemente, en ambiente húmedo.

El primer requisito va estrechamente ligado al segundo. La mayoría de especies de *Laboulbeniales* sólo han sido observadas sobre hospedantes adultos. Existen pocos casos documentados que nos informen de lo contrario. THAXTER (1896) cita *Laboulbenia hagenii* Thaxt. sobre adultos e individuos inmaduros de las obreras de termitas del género *Termes* recolectadas en Africa. BAUMGARTNER (1934) observa que *Rickia wasmannii* Cavara es capaz de parasitar adultos, larvas y pupas de hormigas de la especie *Myrmica laevinodis* Nylander en criaderos mantenidos en el laboratorio. Nosotros hemos observado casos parecidos; *Distolomyces forficulae* (T.Ma-

jewski) I.I.Tav. parasita las tijeretas del género *Forficula* (*Dermaptera*, *Forficulidae*) y lo hace tanto sobre los adultos como sobre las ninfas. En primavera es fácil encontrar nidos de estos insectos, con una hembra adulta cuidando a sus crías; la hembra que estaba parasitada por el hongo lo transmite a sus crías (SANTAMARIA, 1989b). En estos y otros ejemplos (BENJAMIN, 1971), los hospedantes implicados forman sociedades o grupos gregarios, en muchos casos estas observaciones están basadas en insectos criados y mantenidos bajo condiciones controladas en el laboratorio, donde parece que se dan las condiciones apropiadas para que el hongo sea capaz de atacar a cualquier miembro del grupo. Por lo tanto, la primera y segunda condición restringen bastante el tipo de hospedante que debemos buscar. De entrada, podemos descartar muchos grupos que no cumplen estos requisitos (mariposas, muchos coleópteros -escarabeidos, bupréstidos, cerambícidos-, muchos dípteros -mosquitos-, etc.), que pasan la mayor parte de su vida en forma de larva y sólo se encuentran adultos en una corta época del año, a menudo sólo los días necesarios para la cópula. Asimismo podemos descartar los artrópodos que mudan y que, por lo tanto, perderían el parásito en el momento de la ecdisis (arañas, crustáceos, etc.).

El tercer requisito es necesario para garantizar que la especie del hongo sobreviva gracias a que nuevas generaciones del hospedante adquieran el parásito a partir de individuos viejos parasitados. Podría suceder que las nuevas generaciones de adultos no fueran sexualmente maduras antes que los adultos de generaciones anteriores muriesen. En este caso la supervivencia del hongo se vería seriamente amenazada. SCHELOSKE (1969) y HULDÉN (1983) han aportado interesantes observaciones sobre este aspecto.

La densidad y estabilidad de las poblaciones de insectos es un factor más a tener en cuenta. De la misma manera que ocurre con otros parásitos, los *Laboulbeniales* son más comunes en las poblaciones densas y estables. SCHELOSKE (1969) probó que estos aspectos eran ciertos para estos hongos.

En el quinto punto interviene el hábitat. Es cierto que el hábitat es un factor importante a



Tabla 1  
Clasificación sistemática de los géneros ibéricos del orden *Laboulbeniales*.

| <i>Suborden</i>                                 | <i>Familia</i>            | <i>Subfamilia</i>                | <i>Tribu</i>              | <i>Subtribu</i>       | <i>Género</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|-------------------------------------------------|---------------------------|----------------------------------|---------------------------|-----------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>HERPOMYCETINEAE</b><br><b>LABOULBENINEAE</b> | <i>HERPOMYCETACEAE</i>    | <b><i>Ceratomycetoideae</i></b>  | <b>Ceratomyceteae</b>     | Helodiomycetinae      | <i>Herpomyces</i><br><i>Helodiomycetes</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
|                                                 | <i>CERATOMYCETACEAE</i>   |                                  |                           | Ceratomycetinae       | <i>Autoicomycetes</i><br><i>Ceratomyces</i><br><i>Eusynaptomyces</i><br><br><i>Rhynchophoromyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
|                                                 |                           |                                  | <b>Drepanomyceteae</b>    |                       | <i>Thripomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
|                                                 | <i>EUCERATOMYCETACEAE</i> |                                  |                           |                       | <i>Euceratomyces</i><br><i>Euzodiomycetes</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                                                 | <i>LABOULBENIACEAE</i>    | <b><i>Laboulbenioideae</i></b>   | <b>Coreomyceteae</b>      |                       | <i>Coreomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
|                                                 |                           |                                  | <b>Compsomyceteae</b>     | Compsomycetinae       | <i>Compsomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
|                                                 |                           |                                  | <b>Hydrophilomyceteae</b> |                       | <i>Hydrophilomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|                                                 |                           |                                  | <b>Euphoriomyceteae</b>   | Euphoriomycetinae     | <i>Euphoriomyces</i><br><i>Siemaszkoia</i><br><i>Phaulomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
|                                                 |                           |                                  | <b>Aporomyceteae</b>      |                       | <i>Aporomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
|                                                 |                           |                                  | <b>Teratomyceteae</b>     | Smeringomycetinae     | <i>Smeringomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
|                                                 |                           |                                  |                           | Teratomycetinae       | <i>Diplomyces</i><br><i>Idiomyces</i><br><i>Teratomyces</i><br><i>Symplectromyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
|                                                 |                           |                                  |                           | Rhachomycetinae       | <i>Rhachomyces</i><br><i>Cucujomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
|                                                 |                           |                                  |                           | Asaphomycetinae       | <i>Asaphomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
|                                                 |                           |                                  | <b>Laboulbeniae</b>       | Chitonomycetinae      | <i>Chitonomyces</i><br><i>Hydraemyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
|                                                 |                           |                                  |                           | Chaetarthriomycetinae | <i>Chaetarthriomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
|                                                 |                           |                                  |                           | Misgomycetinae        | <i>Misgomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
|                                                 |                           |                                  |                           | Laboulbeniinae        | <i>Botryandromyces</i><br><i>Ecteinomyces</i><br><i>Laboulbenia</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
|                                                 |                           |                                  |                           | Stigmatomycetinae     | <i>Acompsomyces</i><br><i>Arthrorhynchus</i><br><i>Corethromyces</i><br><i>Corylophomyces</i><br><i>Cryptandromyces</i><br><i>Diphymyces</i><br><i>Distolomyces</i><br><i>Hesperomyces</i><br><i>Ilyomyces</i><br><i>Parvomyces</i><br><i>Prolixandromyces</i><br><i>Rhadinomyces</i><br><i>Sphaleromyces</i><br><i>Stichomyces</i><br><i>Stigmatomyces</i><br><i>Synandromyces</i><br><i>Tavaresiella</i><br><i>Triceromyces</i><br><i>Zeugandromyces</i> |
|                                                 |                           |                                  |                           | Amorphomycetinae      | <i>Amorphomyces</i><br><i>Dioicomycetes</i><br><i>Rhizopodomycetes</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|                                                 |                           | <b><i>Peyritschelloideae</i></b> | <b>Peyritschielleae</b>   | Mimeomycetinae        | <i>Mimeomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
|                                                 |                           |                                  |                           | Peyritschelliinae     | <i>Peyritschielliella</i><br><i>Rickia</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
|                                                 |                           |                                  | <b>Dimorphomyceteae</b>   |                       | <i>Dimeromyces</i><br><i>Dimorphomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
|                                                 |                           |                                  | <b>Haplomyceteae</b>      | Haplomycetinae        | <i>Camptomyces</i><br><i>Cantharomyces</i><br><i>Eucantharomyces</i><br><i>Haplomyces</i><br><i>Neohaplomyces</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
|                                                 |                           | <b><i>Monoicomycetoideae</i></b> |                           |                       | <i>Monoicomycetes</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |

tener muy en cuenta en el momento de dirigir nuestras pesquisas. En la Tabla 2 podemos ver los porcentajes de infecciones por *Laboulbeniales* de acuerdo con el hábitat que ocupan sus hospedantes. Estos datos hacen referencia a la Península Ibérica, y están basados en 261 especies catalogadas (con datos inéditos). Como se observa, los ambientes húmedos son los más

propicios para capturar posibles hospedantes. Los ambientes ripícola y acuático juntos superan el 50% de las recolecciones efectuadas en la Península Ibérica. Merece una especial atención el ambiente cavernícola, en tercer lugar, un ambiente muy a tener en cuenta e interesante en nuestro país con un 10% de las especies recolectadas.

Tabla 2  
Porcentaje de *Laboulbeniales* que aparecen en la Península Ibérica de acuerdo con el hábitat de su hospedante.

|            |      |             |     |             |     |
|------------|------|-------------|-----|-------------|-----|
| Ripícola   | 38.5 | Humícola    | 5.4 | Florícola   | 1.9 |
| Acuático   | 14.0 | Micófilo    | 5.0 | Detritícola | 1.2 |
| Troglófilo | 10.0 | Coprófilo   | 3.1 | Parásito    | 0.4 |
| Lapidícola | 9.2  | Corticícola | 2.7 | Necrófilo   | 0.4 |
| Halófilo   | 5.8  | Mirmecófilo | 1.9 |             |     |

Como hemos dicho, el hospedante en sí es un factor decisivo para las posibilidades de ataque por parte del parásito. La importancia del grosor del tegumento del artrópodo se ha confirmado por las observaciones de muchos autores (MAJEWSKI, 1994). Ciertos grupos (coleópteros como los gorgojos -*Curculionidae*-, por ejemplo) no presentan estos hongos simplemente porque poseen un tegumento tan grueso que los hace impenetrables. Por este mismo motivo algunas especies de *Laboulbeniales* sólo pueden crecer en zonas del cuerpo con un tegumento más delgado, como las antenas (MAJEWSKI, 1994). HAMMOND (1995) sugiere que las características de la cutícula y de las propias defensas del hospedante juegan un papel importante para que una infección tenga éxito.

A continuación nos vamos a referir a los grupos de artrópodos implicados. Los *Laboulbeniales* parasitan artrópodos *Chelicerata* y *Eutracheata* (GRABDA, 1985). De los primeros, los *Laboulbeniales* sólo parasitan representantes del orden *Acarina* (ácaros) de la división *Arachnida*. En los *Eutracheata*, los *Laboulbeniales* parasitan representantes de las divisiones *Diplopoda* e *Insecta*. La mayor parte de los *Laboulbeniales* parasitan insectos (Tab. 3). Sólo 10 del total de 33 órdenes de insectos son atacados por los

*Laboulbeniales*. De entre estos 10 órdenes de insectos, los de los coleópteros y los dípteros son los que presentan una mayor incidencia de parásitos, con el 90 % de las especies de *Laboulbeniales* conocidas, el 80 % sobre los coleópteros y el 10 % sobre los dípteros (Tab. 3). WEIR & HAMMOND (1997b) especulan que sólo un 5-7 % de las especies de coleópteros pueden considerarse aptas para actuar como hospedantes de los *Laboulbeniales* (teniendo en cuenta los factores que hemos hablado al inicio de este apartado). Para dar una idea de la importancia de los coleópteros en el mundo de los *Laboulbeniales*, los mismos autores postulan que, de acuerdo con estos datos y estimando que deben existir 2 millones de especies de coleópteros, podríamos suponer que en nuestro planeta quedarían por descubrir entre 20.000 y 50.000 especies de *Laboulbeniales*.

Ciertamente, la mayoría de *Laboulbeniales* parasitan coleópteros (Tab. 3). TAVARES (1979) lista los géneros de estos hongos en relación con las familias de coleópteros. Datos inéditos referidos a la Península Ibérica demuestran que dos familias, *Carabidae* y *Staphylinidae*, reúnen más del 50 % de especies (28,4 y 25,3 % respectivamente) de *Laboulbeniales* catalogados, lo que está de acuerdo con las observaciones de otros autores (MAJEWSKI, 1994).

Tabla 3

Número de especies de *Laboulbeniales* que aparecen en los distintos órdenes de insectos, en todo el planeta (Global), en Polonia, en el Reino Unido [WEIR & HAMMOND, 1997a] y en la Península Ibérica (Andorra, España incluidas las Islas Baleares y Portugal) [datos propios inéditos]. Nótese, que sólo se han incluido aquellos órdenes de insectos donde hasta el momento se han encontrado especies de *Laboulbeniales*.

|                           | Global      | Polonia    | Reino Unido | Península Ibérica |
|---------------------------|-------------|------------|-------------|-------------------|
| <b>Arachnida</b>          | <b>54</b>   | <b>4</b>   | <b>0</b>    | <b>0</b>          |
| <i>Acarina</i>            | 54          | 4          | 0           | 0                 |
| <b>Diplopoda</b>          | <b>6</b>    | <b>1</b>   | <b>1</b>    | <b>0</b>          |
| <i>Juloidea</i>           | 5           | 1          | 1           | 0                 |
| <i>Spirostreptoidea</i>   | 1           | 0          | 0           | 0                 |
| <b>Hexapoda (Insecta)</b> | <b>1790</b> | <b>179</b> | <b>128</b>  | <b>261</b>        |
| <i>Blattaria</i>          | 25          | 2          | 0           | 3                 |
| <i>Coleoptera</i>         | 1470        | 150        | 102         | 227               |
| <i>Dermaptera</i>         | 28          | 1          | 1           | 1                 |
| <i>Diptera</i>            | 180         | 17         | 12          | 20                |
| <i>Heteroptera</i>        | 45          | 6          | 2           | 8                 |
| <i>Hymenoptera</i>        | 4           | 0          | 1           | 2                 |
| <i>Isoptera</i>           | 7           | 0          | 0           | 0                 |
| <i>Mallophaga</i>         | 11          | 3          | 0           | 0                 |
| <i>Orthoptera</i>         | 19          | 0          | 0           | 0                 |
| <i>Thysanoptera</i>       | 1           | 0          | 0           | 0                 |

## ESPECIFICIDAD

Los biólogos se han visto siempre atraídos por la elevada especificidad de los *Laboulbeniales*, especialmente por las muy destacables adaptaciones de algunas especies para atacar un solo tipo de hospedante e incluso una parte concreta de su cuerpo.

En general, se acepta que las especies de *Laboulbeniales* poseen una muy alta especialización para atacar a un tipo muy concreto de hospedante. Algunos se sabe que sólo atacan a una especie de insecto (SANTAMARIA, 1989a), otras atacan a especies de un mismo género, hasta encontrar especies más ubicuas capaces de infectar incluso a hospedantes de familias u órdenes distintos de insectos. BLUM (1924) encontró que *Laboulbenia ecitonis* Blum crecía sobre las hormigas del género *Eciton*, sobre dos géneros de ácaros parásitos de estas hormigas y sobre un escarabajo mirmecófilo de la familia *Histeridae*.

En la mayoría de los casos la infección se adquiere por contactos directos entre los individuos. Las especies de artrópodos sociales (hormigas, termitas) o de hábitos gregarios se contagian normalmente por contactos directos, más o menos accidentales, que se suceden habitualmente en estas «sociedades tan

pobladas». En otros casos, el contacto sexual es la primera y a veces la única vía de infección.

Recientemente, algunos estudios han demostrado una tercera vía, la intervención del suelo o del entorno como intermediario (KAUR & MUKERJI, 1994; DE KESEL, 1995). Las ascósporas de algunas especies de *Laboulbeniales* pueden sobrevivir o mantener cierta viabilidad en suelos húmedos (LINDROTH, 1948; DE KESEL, 1995) y fuera de la cutícula del hospedante, durante 2 a 8 semanas, según los casos. Los artrópodos susceptibles de ser infectados que allí habitan, pueden contagiarse al desplazarse sobre estas superficies. Probablemente esta estrategia sea muy importante en ambientes ripícolas, un hábitat que hemos comprobado ser muy apropiado para el desarrollo de los *Laboulbeniales*.

La vía de transmisión de estos hongos nos introduce en otra apasionante faceta de los *Laboulbeniales*: la llamada especificidad de posición, es decir su capacidad para crecer tan sólo en áreas muy concretas del cuerpo del insecto. Ésta a menudo increíblemente elevada precisión de los *Laboulbeniales* por crecer sólo en una parte muy concreta del cuerpo del hospedante ya fue detectada por los primeros investigadores del grupo (PEYRITSCH, 1875).

Es una cuestión que ha conllevado, y conlleva, controversias entre los distintos especialistas. El hecho es que, muy a menudo, una misma especie adopta formas o morfos bastante distintos según crezca en una u otra parte del insecto.

La taxonomía del grupo se basa fundamentalmente en caracteres morfológicos. Algunos autores han descrito como especies diferentes lo que parecen ser formas de crecimiento de una misma especie. Ello parece demostrado en las especies que transmitidas sexualmente durante la cópula son inoculadas en una u otra región del cuerpo según se trate del insecto macho o hembra. SCHELOSKE (1976) lo demostró en el caso de *Hydrophilomyces coneglianensis* Speg. (Figura 2c) e *Hydrophilomyces elegans* Speg. (Figura 2b). Estudiando el comportamiento sexual de los hospedantes vio que ambas «especies» eran formas de crecimiento sexual, la primera en el ápice de los élitros de las hembras y la segunda sobre el tórax de los machos de los coleópteros acuáticos del género *Laccobius* (*Hydrophilidae*).

Lamentablemente, los datos que ofrecen las antiguas descripciones de algunas especies no permiten aclarar su valor taxonómico ya que en muchos casos, y entre otras cuestiones, no se precisa su procedencia. Hasta que no se sugirió que el suelo donde viven estos insectos podría actuar como intermediario en la transmisión de los *Laboulbeniales*, la única vía reconocida era el contacto directo entre los hospedantes. La intervención del suelo como almacén depositario de las ascósporas explicaría por qué algunas especies viven sólo en los tarsos de los hospedantes, como ocurre con *Laboulbenia curtipes* Thaxt. (SANTAMARIA, 1998)

Sin embargo, todavía hay muchos enigmas por resolver, formas que se han descrito como especies distintas deberán ser certificadas con la ayuda de la biología molecular o mediante estudios de biología de los insectos implicados que nos indiquen la vía de infección.

## FILOGENIA

A pesar de poseer una cierta diversidad morfológica y estructural, los *Laboulbeniales* forman un grupo bien definido, compacto y segu-

ramente monofilético, como parece indicar la homogeneidad en la morfología de las ascósporas (BENJAMIN, 1973), aún así sus verdaderas relaciones filogenéticas siguen siendo una incógnita o motivo de polémica.

SACHS (1874) propuso la teoría del origen de los ascomicetes a partir de un ancestro algal del grupo de las rodófitas, a través de los *Laboulbeniales*. Periódicamente, otros autores aprovecharon nuevos datos morfológicos y fisiológicos para reincidir sobre esta teoría (DENISON & CARROLL, 1966). KOHLMAYER (1973) describe el orden *Spathulosporales* que incluye ascomicetes parásitos de algas rojas (rodófitas). KOHLMAYER (1973, 1975) considera que estos hongos están estrechamente emparentados con los *Laboulbeniales*, primitivos como ellos, y discute la posibilidad de que los dos órdenes derivasen de un ancestro común relacionado con algas rojas parásitas. Según Kohlmeyer ambos órdenes poseen caracteres arcaicos comunes como son los ascos evanescentes y la presencia de anteridios y tricógina. Finalmente, KWOCK & al. (1986) demuestran definitivamente, con el uso de técnicas moleculares, que las algas rojas y los hongos no están emparentados.

Recientemente, la discusión sobre el origen de los *Laboulbeniales* se ha visto enriquecida con nuevas aportaciones. MALLOCH (1976) sugiere por primera vez que *Pyxidiophora* está relacionado con los *Laboulbeniales*. BLACKWELL & MALLOCH (1989a) investigan en detalle la biología de dos especies de *Pyxidiophora*. Las especies de este género son ascomicetes formadores de peritecios que viven en distintos substratos, a veces como micoparásitos (MALLOCH & BLACKWELL, 1993). Sus ascósporas son similares a las de los *Laboulbeniales* y son dispersadas sobre el cuerpo de pequeños artrópodos. En algunas especies estas ascósporas germinan sobre el artrópodo y forman un pequeño talo productor de filioconidios (BLACKWELL & MALLOCH, 1989a). *Thaxteriola* es el género-forma al que pertenecen estos talos, y que corresponden al anamorfo del género *Pyxidiophora* según demostraron BLACKWELL & al. (1986). Esta fase intermedia del ciclo de *Pyxidiophora*, en la que intervienen los artrópodos, posee un sorprendente parecido con los *Laboulbeniales* (SANTAMARIA, 1995) pero no son formas parásitas. Antes de conocer su relación

con *Pyxidiophora*, estas estructuras se habían incorporado a los hongos imperfectos en un grupo aparte, los *Thaxterioidae* (MAJEWSKI & WISNIEWSKI, 1978). En base a estudios detallados de dos especies de *Pyxidiophora*, BLACKWELL & MALLOCH (1989b) llegaron a la conclusión de que este género está relacionado y probablemente es un ancestro de los *Laboulbeniales*, los cuales habrían evolucionado a partir de un hongo similar a *Pyxidiophora* de ecología micoparasitaria. Sin embargo, estos estudios estaban basados en detalles morfológicos que no eran suficientes para ratificar la hipótesis. La similitud morfológica pudiera deberse a una convergencia evolutiva, seleccionada para facilitar la dispersión de las esporas a través de los artrópodos (BLACKWELL, 1994). Las evidencias moleculares a tal teoría aparecen claramente expuestas por BLACKWELL (1994).

Esta teoría ha comportado un cambio sistemático dentro del orden *Laboulbeniales* con la incorporación de una nueva familia, las *Pyxidiophoraceae*. Este tema ha sido tratado en el apartado correspondiente de este artículo.

## CONCLUSIÓN

Típicamente, los libros de texto de micología finalizan el escueto capítulo dedicado a los *Laboulbeniales*, con una sentencia acerca de su escaso valor económico o comercial. Y así parece ser, hasta ahora. No producen sustancias antibióticas (o mejor sería decir, se desconoce que lo hagan), no causan enfermedades al hombre (esto sí es categórico), no se pueden comer y no se pueden comprar ni vender.

Para un grupo tan ubicuo de organismos es una paradoja que no pueda ser utilizado para el control biológico contra algunas plagas de insectos. Es una lástima, pero su parasitismo es inocuo, inofensivo con la vida de sus hospedantes. Su vida parasitaria es muy estricta, necesitan ineludiblemente a su hospedante para sobrevivir, carecen de esporas o estructuras de resistencia y mueren junto con el hospedante.

¿Se podrían conseguir cepas virulentas por manipulación genética o por otras vías de selección? Desafortunadamente no, al menos de momento. Estudios detallados de estos hongos se han visto frustrados, pues rehusan crecer en cultivo artificial. Se han probado algunos medios de cultivo sin resultados. Las esporas germinan en medios artificiales, se dividen en unas pocas células, incluso llegan a formar las estructuras reproductoras masculinas, pero nunca van más allá, las femeninas no maduran, el talo se colapsa y muere (RICHARDS & SMITH, 1954; WHISLER, 1968). Por lo visto, estas primeras fases de crecimiento sólo requieren de la energía que la ascóspora es capaz de aportar. Nosotros mismos hemos observado ascósporas adheridas sobre la pared externa del peritecio, con la uña plenamente desarrollada.

Ya que este es uno de los pocos órdenes de hongos en el que ningún miembro ha podido ser cultivado artificialmente en todo su desarrollo, cualquier tipo de investigación genética, fisiológica o bioquímica se ve seriamente afectada. Hasta que esta barrera se rompa, los *Laboulbeniales* continuarán siendo unos parásitos extraños, respetuosos para con sus hospedantes, fascinantes, virtualmente ignorados al mismo tiempo por el insecto sobre el que viven y por los hombres.

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi agradecimiento a Víctor J. Rico por la revisión y mejora del texto final de este artículo. Este trabajo ha estado parcialmente financiado con el Proyecto DGES PB98-0538-C04-04 ("Flora Micológica Ibérica IV»).

## BIBLIOGRAFÍA

- Baumgartner, R. —1934— Quelques questions relatives aux *Laboulbeniales* (champignons sur insectes vivants) — *Mitth. Naturf. Ges. Bern.* 1933: XXXV-XXXVII.

- Benjamin, R.K. —1971— Introduction and supplement to Roland Thaxter's contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae — *Biblioth. Mycol.* 30: 1-155.
- Benjamin, R.K. —1973— Laboulbeniomycetes — In: Ainsworth, G.C. & Sussmann, A.S. (Eds.). *The Fungi, an Advanced Treatise*, Vol. IVa: 223-246. Academic Press. New York, London.
- Benjamin, R.K. —1986— Laboulbeniales on semiaquatic Hemiptera. V. Triceromyces: with a description of monoecious-dioecious dimorphism in the genus — *Aliso* 11(3): 245-278.
- Benjamin, R.K. —1989— Taxonomy and morphology of Aporomyces (Laboulbeniales) — *Aliso* 12(2): 335-367.
- Blackwell, M. —1994— Minute mycological mysteries: the influence of arthropods on the lives of fungi — *Mycologia* 86(1): 1-17.
- Blackwell, M. & Malloch, D. —1989a— Pyxidiophora: life histories and arthropod associations of two species — *Canad. J. Bot.* 67: 2552-2562.
- Blackwell, M. & Malloch, D. —1989b— Pyxidiophora (Pyxidiophoraceae): A link between the Laboulbeniales and hyphal ascomycetes — *Mem. New York Bot. Gard.* 49: 23-32.
- Blackwell, M., Perry, T.J., Bridges, J.R. & Moser, J.C. —1986— A new species of Pyxidiophora and its Thaxterioli anamorph — *Mycologia* 78(4): 605-612.
- Blum, G. —1924— Zwei neue Laboulbenien aus Brasilien — *Centralbl. Bakteriol.*, 2 Abth. 62: 300-302.
- Boyer-Lefèvre, N.H. —1966— Les Laboulbeniales des Trechinae cavernicoles pyrénéens — *Ann. Spéléol.* 21: 775-794.
- Brauer, F. —1870— Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der Insekten während des Jahres 1869 — *Arch. Naturgesch.* 36: 45-220.
- De Bary, A. —1884— Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen, und Bacterien — W. Engelmann. Leipzig.
- De Kesel, A. —1995— Relative importance of direct and indirect infection in the transmission of *Laboulbenia slackensis* (Ascomycetes, Laboulbeniales) — *Belg. J. Bot.* 128(2): 124-130.
- Denison, W.C. & Carroll, G.C. —1966— The primitive Ascomycete: a new look at an old problem — *Mycologia* 58: 249-269.
- Grabda, E. (Eds.) —1985— Zoologia, bezkregowe [Systematic Zoology, Invertebrates], 2 — Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Hammond, P.M. —1995— Described and estimated species numbers: an objective assessment of current knowledge — In: Allsopp, D., Hawksworth, D.L. & Colwell, R.R. (Eds.). *Microbial Diversity and Ecosystem Function*. Wallingford. CABI.
- Hauer, F. Von —1850— Versammlungen von Freunden der Naturwissenschaften in Laybach — *Ber. Mitth. Freunden Naturwiss.* Wien 6: 174-184.
- Hawksworth, D.L., Kirk, P.M., Sutton, B.C. & Pegler, D.N. —1995— Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi — Egham. CABI.
- Huldén, L. —1983— Laboulbeniales (Ascomycetes) of Finland and adjacent parts of the U.S.S.R. — *Karstenia* 23: 31-136.
- Kaur, S. & Mukerji, K.G. —1994— Soil in transmission of Laboulbeniales — Conference Abstract, 106. 5<sup>th</sup> International Mycological Congress: Vancouver.
- Knoch, J. —1868— Novy parazit na tele mukh» (*Laboulbenia muscae baeri*) — *Trudy pervago Syezd Russk. Estestuoisp. St. Petersburg.*: 185-186.
- Kohlmeyer, J. —1973— Spathulosporales, a new order and possible missing link between Laboulbeniales and Pyrenomyces — *Mycologia* 65: 614-647.
- Kohlmeyer, J. —1975— New clues to the possible origin of Ascomycetes — *BioScience* 25: 86-93.
- Kolenati, F.A. —1857— Epizoa der Nycteribien — *Wiener Entomol. Monatsschr.* 1: 66-69.
- Kwock, S., White, T.J. & Taylor, J.W. —1986— Evolutionary relationships between fungi, red algae, and other simple eucaryotes inferred from total DNA hybridation to a cloned basidiomycete ribosomal DNA — *Exp. Mycol.* 10: 196-204.
- Lindroth, C.H. —1948— Notes on the ecology of Laboulbeniaceae infesting carabid beetles — *Svensk Bot. Tidskr.* 42: 34-41.
- Majewski, T. —1994— The Laboulbeniales of Poland — *Polish Bot. Stud.* 7: 1-466.
- Majewski, T. & Wisniewski, J. —1978— New species of parasitic fungi occurring on mites (Acarina) — *Acta Mycol.* 14: 3-12.
- Malloch, D. —1976— Evolution of the higher fungi — *Proc. Second Int. Mycol. Congr., Tampa, Florida.* (Abstract).
- Malloch, D. & Blackwell, M. —1993— Life Histories of three undescribed species of Pyxidiophora occurring on beached marine algae — *Inoculum* 44: 48. (Abstract).
- Peyritsch, J. —1871— Über einige Pilze aus der Familie der Laboulbenien — *Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl., Abt. 1.* 64: 441-458.
- Peyritsch, J. —1873— Beiträge zur Kenntniss der Laboulbenien — *Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl., Abt. 1.* 68: 227-254.
- Peyritsch, J. —1875— Über Vorkommen und Biologie von Laboulbeniaceen — *Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl., Abt. 1.* 72: 377-385.
- Richards, A.G. & Smith, M.N. —1954— Infection of cockroaches with *Herpomyces*, Laboulbeniales. III. Experimental studies on host specificity — *Bot. Gaz.* 116: 195-198.
- Robin, C.P. —1853— Histoire Naturelle des Végétaux Parasites qui croissent sur l'homme et sur les animaux vivants — J.B. Baillière, Paris.
- Rouget, A. —1850— Notice sur une production parasite observée sur le *Brachinus crepitans* — *Ann. Soc. Entomol. France (sér. 2)* 8: 21-24.
- Sachs, J. —1874— Lehrbuch der Botanik. 4<sup>th</sup> ed — Wilhelm Engelmann. Leipzig.
- Santamaria, S. —1989a— Two new species of *Laboulbenia* (Laboulbeniales) parasitic on endogean carabid beetles — *Mycotaxon* 35(1): 163-168.
- Santamaria, S. —1989b— El orden Laboulbeniales (Fungi, Ascomycotina) en la Península Ibérica e Islas Baleares — *Ed. Espec. Soc. Catalana Micol.* 3: 1-396.
- Santamaria, S. —1991— Laboulbeniomicètides — In: Llimona, X. & al. (Eds.). *Fongs i Líquens. Història Natural dels Països Catalans Vol. 5.* pp. 111-113 — *Enciclopèdia Catalana.* Barcelona.

- Santamaria, S. —1995— Sobre alguns fongs rars recol·lectats en insectes vius — *Revista Catalana. Micol.* 18: 137-150.
- Santamaria, S. —1998— *Laboulbeniales*, I. *Laboulbenia*. — *Flora Mycologica Iberica* Vol. 4 — C.S.I.C., J.Cramer. Madrid-Berlin-Stuttgart.
- Scheloske, H.W. —1969— Beiträge zur Biologie, Ökologie und Systematik der *Laboulbeniales* (Ascomycetes) unter besonderer Berücksichtigung des Parasit-Wirt-Verhältnisses — *Parasitol. Schriftenreihe* 19: 1-176.
- Scheloske, H.W. —1976— Morphologische Anpassungen eines ektoparasitischen Pilzes (Ascomycetes, *Laboulbeniales*: *Misgomyces coneglanensis*) an Körperbau und Fortpflanzungsverhalten seines Wirtes (Coleoptera, Hydrophilidae: *Laccobius minutus*) — *Entomol. Germ.* 3: 227-241.
- Spegazzini, C. —1917— Revisión de las *Laboulbeniales* argentinas — *Anales Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires* 29: 445-688.
- Tavares, I.I. —1966— Structure and development of *Herpomyces stylopygae* (*Laboulbeniales*) — *Amer. J. Bot.* 53: 311-318.
- Tavares, I.I. —1979— The *Laboulbeniales* and their arthropod hosts — In: Batra, L.R. (Eds.) *Insect-Fungus Symbiosis, Nutrition, Mutualism, and Commensalism*: 229-258. Allanheld, Osmund & Co., Montclair, N.J. (John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto).
- Tavares, I.I. —1985— *Laboulbeniales* (Fungi, Ascomycetes) — *Mycol. Mem.* 9: 1-627.
- Thaxter, R. —1896— Contribution towards a monograph of the *Laboulbeniaceae* — *Mem. Amer. Acad. Arts* 12: 187-429.
- Thaxter, R. —1908— Contribution towards a monograph of the *Laboulbeniaceae*. Part II — *Mem. Amer. Acad. Arts* 13: 217-469.
- Thaxter, R. —1924— Contribution towards a monograph of the *Laboulbeniaceae*. Part III — *Mem. Amer. Acad. Arts* 14: 309-426.
- Thaxter, R. —1926— Contribution towards a monograph of the *Laboulbeniaceae*. Part IV — *Mem. Amer. Acad. Arts* 15: 427-580.
- Thaxter, R. —1931— Contribution towards a monograph of the *Laboulbeniaceae*. Part V — *Mem. Amer. Acad. Arts* 16: 1-435.
- Weir, A. & Beakes, G.W. —1995— An introduction to the *Laboulbeniales*: a fascinating group of entomogenous fungi — *Mycologist* 9(1): 6-10.
- Weir, A. & Hammond, P.M. —1997a— *Laboulbeniales* on beetles: host utilization patterns and species richness of the parasites — *Biodiversity and Conservation* 6: 701-719.
- Weir, A. & Hammond, P.M. —1997b— A Preliminary Assessment of Species-Richness Patterns of Tropical, Beetle-Associated *Laboulbeniales* (Ascomycetes) — In: Hyde, K. (Eds.). *Biodiversity of Tropical microfungi*. Univ. Hong Kong Press. Hong Kong.
- Whisler, H.C. —1968— Experimental studies with a new species of *Stigmatomyces* (*Laboulbeniales*) — *Mycologia* 60: 65-75.