



Universidad  
de Alcalá

Programa de Doctorado en Ciencias (D411), especialidad Micología

PhD program in Science (D411), specialization in Mycology

**CONTRIBUCIÓN TAXONÓMICA Y MOLECULAR  
AL ESTUDIO DE LA MYXOBIOTA NIVAL  
IBÉRICA**

**TAXONOMIC AND MOLECULAR  
CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE  
IBERIAN NIVICOLOUS MYXOBIOTA**

Ángela López Villalba





Universidad  
de Alcalá

Programa de Doctorado en Ciencias (D411), especialidad Micología

PhD program in Science (D411), specialization in Mycology

**CONTRIBUCIÓN TAXONÓMICA Y MOLECULAR  
AL ESTUDIO DE LA MYXOBIOTA NIVAL  
IBÉRICA**

**TAXONOMIC AND MOLECULAR  
CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE  
IBERIAN NIVICOLOUS MYXOBIOTA**

Ángela López Villalba

Director: Dr. Gabriel Moreno Horcajada

Subdirector: Dr. José Luis García Manjón

Alcalá de Henares, 2021



## AGRADECIMIENTOS

Siempre los primeros, gracias a quienes han sido mis cimientos, mis muros de carga y mis pilares. Mariángeles y Jose, esta tesis no habría sido posible sin vosotros y vuestra constante presencia y apoyo (en todos y cada uno de los sentidos).

A Miguel, mi ingeniero inventor de «cacharritos», confesor, apaciguador y, lo más importante, el más leal y divertido compañero de aventuras que me hubiera podido imaginar. Un pedacito de ti queda también en esta tesis.

A Gabriel Moreno, director de la presente tesis, por todo lo que me ha enseñado en mis inicios a la investigación, por permitirme darme cuenta de lo que disfruto con la docencia, y por los buenos e innumerables ratos de campo.

A Martin Schnittler, por abrirme las puertas de su laboratorio y de la universidad de Greifswald; la mitad de esta tesis no habría sido posible sin su ayuda. Danke schön!

A José Luis G. Manjón, codirector de la presente tesis, por el esfuerzo empleado en intentar volver a poner en marcha el laboratorio molecular.

A Anja Klahr, por un lado, por sus explicaciones y paciencia ante cada una de mis preguntas. Por el otro, por los buenos momentos y las risas compartidas.

A Antonio Sánchez y Aurelio Castillo, por las «zorreras» que montábamos los cuatro en el «cuchitril», por el viaje extra a Sierra Nevada, y por todos los buenos ratos que hemos pasado.

A Oleg Shchepin, por enseñarme a manejarme en el laboratorio y ayudarme a perder el miedo a explotarlo todo, por sus observaciones a la presente tesis y por las aventuras vividas. ¡Muchas spasibas!

A Paco Moreno, por llevarme a Sierra Nevada por primera vez y enseñarme los bonitos rincones (y bichitos) de esas montañas.

A Manuela Bog, por ser la mejor anfitriona posible, tanto a mi llegada a Alemania (con cuarentena incluida) como a la universidad de Greifswald. Y, por supuesto, ¡por las mini clases de alemán!

A Javi Rejos, por volverse loco conmigo y buscar por todos los rincones cada vez que necesitaba encontrar alguna muestra.

A Maho Inoue, que me ha ayudado a capear y conciliar la vida de Assistant Professor y la de los últimos meses de doctorado. Arigato!

A Carlos Lado, por llevarme por primera vez a los Alpes franceses a buscar myxos y por la despedida de Francia con la increíble vista del Mont Blanc.

A Marianne Meyer, por organizar las mejores reuniones de «myxoadictos» cada año y compartir su gran conocimiento de estos «bichos», por las ingentes muestras enviadas y por sus consejos y sugerencias para encaminar esta tesis. Merci beaucoup!

A María Martha Dios, por una amistad que traspasa «El Charco» y su interés creciente por los myxos.

A los profesores y técnicos de la universidad de Alcalá, y a los estudiantes de grado, máster y doctorado de la universidad de Greifswald, por hacer este camino más ameno y por la ayuda brindada.

A Paco y Chiqui, por abrirme las puertas de su casa, su cocina y, lo más importante, su corazón. Gracias por los buenos ratos y las risas que hemos disfrutado juntos.

A Fermín Pancorbo, por las agradables comidas en sus visitas a Alcalá, sus siempre amables palabras, y los contactos que me ha facilitado a lo largo de los años.

A Ángel Pueblas, del Gabinete de Fotografía de la Universidad de Alcalá, por la dedicación en su trabajo, juntando todas mis fotos para obtener las maravillosas planchas ofrecidas en esta tesis.

A todas aquellas personas que me han cedido, regalado o enviado muestras: Jorge Hernanz, Giovanni Manavella, Ita Paz, Aimé Roy, Reneé Skrzypczak, Mikel Tapia, Thomas Giannakis, John Robinson, Estelle Richard y François Hairie.

Y, obviamente, a todas las personas que se han preocupado (y preocupan) por mí, además de brindarme momentos inolvidables y escucharme hablar de estos bichitos que me fascinan en (tal vez) demasiadas ocasiones: mi familia, María, Patry, Eva, Fer, Nele, David...

Por más que lo haya querido evitar, en los agradecimientos siempre se queda alguien en el tintero. Si me lo he dejado, ¡mil gracias a ti también!

«Through dangers untold and hardships unnumbered I have  
fought my way here to the castle beyond the Goblin City»

-Sarah, *Labyrinth* (1986)-



# Taxonomic and molecular contribution to the study of the Iberian nivicolous Myxobiota

## Introduction

*Myxomycetes* are an order of protozoa (*Amoebozoa*) that have been studied by mycologists since their discovery. This is due to the similarity of their fructifications with those of fungi. There is an ecological group of *Myxomycetes*, the so-called nivicolous *Myxomycetes*, that fruits at the edge of melting snow during spring and summer. This doctoral thesis includes three different study approaches regarding these organisms. Firstly, it is a taxonomic contribution to the knowledge of nivicolous *Myxomycetes* in the Iberian Peninsula, including definitions, comments, and macro- and micrographs of each species studied. The second part is a compendium of their distribution in the study area, where old and new records are included. Finally, the third part consists of a deep molecular study of the genus *Lamproderma*, focused on the species with maculated peridium. The hypotheses for the molecular work were that maculated *Lamproderma* were not a monophyletic group and that the species *Lamproderma macrosporum* was not a species on its own.

## Materials and methods

A total number of 1153 specimens of nivicolous *Myxomycetes* have been studied. They have been deposited in the herbarium of the University of Alcalá. One semipermanent slide has been made for each specimen, using ethanol and Hoyer's medium, as well as tweezers and entomology needles. Scanning electron microscopy (SEM) preparations have also been made for the detailed study of sporal ornamentation, performing the critical point technique and metallization of the samples. Photographs of all species have been taken to illustrate their descriptions. For the species distribution study, a total of 25 papers where nivicolous *Myxomycetes* appear have been reviewed. Then, one map per species has been developed, including the old and the new records. Regarding the molecular study, *Lamproderma* specimens have been gathered from different herbaria and collecting areas, including nivicolous and non-nivicolous species, as well as species with maculated and non-maculated peridium. The number of readable sequences was 328 for the molecular marker SSU, and 190 for EF-1 $\alpha$ .

## Conclusions

Among the 1153 samples studied, 57 nivicolous and 13 non-nivicolous species have been identified. A detailed description of the nivicolous ones has been made, and a plate for each of them has been created. Concerning the nivicolous *Myxomycetes*, five species and one variety new to science have been published, in addition to six new non-nivicolous species. The number of new records of nivicolous *Myxomycetes* for the next territories are – Spain (3), Pyrenees of Huesca (9), Pyrenees (4), sierra de Ayllón (2), Sierra Nevada (15), and Sistema Central (9). Molecularly it has been found that maculated *Lamproderma* do not create a monophyletic group and that *Lamproderma macrosporum* is, indeed, an independent species. Additionally, it has been confirmed that there are 7 species of maculated *Lamproderma*, and the trees obtained have supported the theories about the polyphyly of the nivicolous lifestyle, as well as the possibility of endemism in *Myxomycetes*.



# ÍNDICE

<b>Introducción.....</b>	<b>1</b>
<i>Myxomycetes</i> .....	3
<i>Myxomycetes</i> nivales .....	9
Biología molecular en <i>Myxomycetes</i> .....	13
<b>Material y métodos.....</b>	<b>17</b>
Estudio taxonómico.....	19
Recolección de muestras .....	19
Estudio macroscópico.....	19
Estudio microscópico – Microscopía óptica.....	20
Estudio microscópico – Microscopía electrónica de barrido.....	21
Estudio molecular.....	23
Extracción de ADN – protocolo inicial .....	23
Extracción de ADN – protocolo Quick n’ Cheap.....	24
Amplificación – protocolo inicial.....	25
Amplificación – protocolo Quick n’ Cheap.....	26
Purificación y secuenciación – protocolo inicial.....	28
Purificación y secuenciación – protocolo Quick n’ Cheap.....	28
Análisis de los resultados .....	30
<b>Resultados .....</b>	<b>33</b>
Estudio taxonómico.....	35
Tratamiento sistemático.....	35
Consideraciones previas .....	36
Descripción y observaciones .....	38
Estudio corológico.....	153
Estudio molecular.....	183
<b>Conclusiones .....</b>	<b>189</b>
<b>Conclusions .....</b>	<b>193</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>197</b>
<b>Artículos publicados.....</b>	<b>209</b>
Artículos relacionados con la tesis .....	211
<i>Lepidoderma echinosporum</i> G. Moreno, Á. López-Villalba & S.L. Stephenson sp. nov. ....	211
Notes on four taxa of nivicolous <i>Myxomycetes</i> from northwestern India .....	213
First records of nivicolous <i>Myxomycetes</i> for Teide National Park, Tenerife, Canary Islands .....	221
Revision of the nivicolous species of the genus <i>Lepidoderma</i> .....	231
<i>Lepidoderma cristatosporum</i> , a new species of myxomycete from Australia	271

Some nivicolous species of <i>Lamproderma</i> and <i>Meriderma</i> from the Himalayan Mountains of northwestern India.....	277
<i>Lamproderma gadarramicum</i> sp. nov. A new nivicolous myxomycete from Spain.....	287
Some nivicolous <i>Myxomycetes</i> from Colorado and New Mexico (USA) sent by Ted Stampfer .....	295
Molecular phylogeny of <i>Lepidoderma</i> de Bary and its influence on inter- and infrageneric classification of <i>Didymiaceae</i> .....	307
Revision of the genus <i>Lepidoderma</i> de Bary ( <i>Didymiaceae</i> , <i>Myxomycetes</i> ) using molecular phylogenetic approach.....	309
Artículos no relacionados con la tesis .....	311
Critical revision of some <i>Myxomycetes</i> deposited in the Buenos Aires herbaria BAFC, BA and the Tucuman Herbarium LIL. IV .....	311
Notes on some <i>Myxomycetes</i> from Crimea (Ukraine).....	323
A new species of <i>Hemitrichia</i> in succulent plants.....	339
<i>Comatricha parvula</i> sp. nov. and other <i>Myxomycetes</i> recorded from Extremadura (Spain) and adjacent areas .....	345
Critical revision of some <i>Myxomycetes</i> in the Argentinian herbaria BAFC and LIL – 5.....	373
New myxomycete records from the Canary Islands.....	397
A new species of <i>Diderma</i> and two interesting collections for Europe.....	409
A new species of <i>Didymium</i> from Spain .....	417
Two new corticolous myxomycete species from Spain .....	425

## **Introducción**



## *Myxomycetes*

El nombre *Myxomycetes* proviene de la unión de dos términos griegos, «μύξα – mýxa» y «μυκέτες – mykétes». El primero significa mucílago y el segundo, hongo. Esto se debe a que una de las fases del ciclo de vida de estos organismos es fácilmente visible y reconocible: el plasmodio, que es una masa mucilaginosa que reptaba sobre un sustrato, normalmente vegetal. Este es el motivo de que se les haya brindado un mismo nombre común en distintos idiomas: hongos mucilagosos (español), «slime molds» (inglés), o «Schleimpilze» (alemán).

La primera referencia bibliográfica de este grupo de organismos data de mediados del siglo XVII (Pankow 1654), y se trata de una ilustración de lo que se presupone la especie *Lycogala epidendrum* (Ilustración 1). A pesar del tiempo transcurrido, los *Myxomycetes* continúan siendo grandes desconocidos, lo cual puede deberse a que no cuentan con individuos patógenos ni de interés económico conocidos hasta el momento. Los estudios que se han llevado a cabo son principalmente taxonómicos, como se observará en la presente tesis.

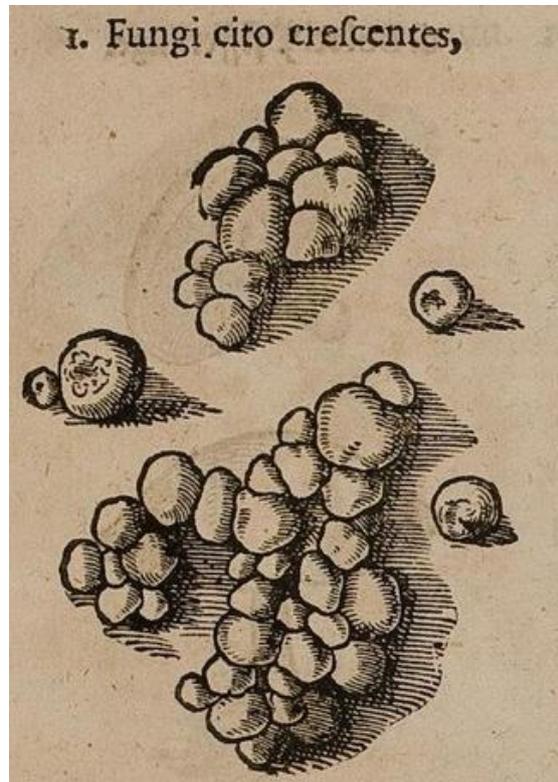


Ilustración 1. Primera aparición de un myxomycete en la literatura (Pankow 1654).

Aunque los *Myxomycetes* incluyan la palabra «hongo» tanto en su nombre científico como en el común, estos organismos no pertenecen al reino *Fungi*. En los primeros tratados en los que aparecen fueron tratados como hongos debido a que desarrollan cuerpos fructíferos o esporocarpos de tamaño variable y, en muchas ocasiones, apreciables a simple vista. Estos esporocarpos portan esporas, al igual que los hongos, motivo por el cual se identificaron como tales. A lo largo del presente párrafo se van a relatar algunos de los hitos, junto a sus autores, acaecidos a lo largo de la historia de la clasificación de los *Myxomycetes*. El primero en realizar una clasificación general de los seres vivos, y uno de los primeros en encasillar a los *Myxomycetes* dentro de los hongos, fue Linneo (1758). Fueron identificados como *Gasteromycetes* hasta casi un siglo después, cuando Link (1833) publicó su clasificación de los hongos. El término *Myxomycetes* aparece por primera vez en la literatura en esta obra, donde se separaron de los *Gasteromycetes* y ocuparon la posición paralela de suborden. Curiosamente, Wallroth publicó en el mismo año (1833) una clasificación de la flora criptogámica alemana donde también utilizaba el término *Myxomycetes* (Ing & Stephenson 2017). Este autor ha sido menos reconocido que el primero. Pero fue de Bary (1860a, 1860b) el encargado de separarlos definitivamente de los hongos tras estudiar su ciclo de vida. Este autor propuso el nuevo término *Mycetozoa* («animales fúngicos») debido a que, aun aceptando su parecido con los hongos, estos organismos parecían más cercanos a los animales. Pero el

uso tradicional de *Myxomycetes* se ha extendido hasta la actualidad, desechándose por la mayoría de taxónomos los términos *Mycetozoa* y *Myxogastrea* (Cavalier-Smith 1993).

Actualmente, los micólogos siguen siendo los encargados de estudiar y clasificar los *Myxomycetes*, a pesar de que se haya corroborado molecularmente que pertenecen al reino *Protista*, filo *Amoebozoa* (Adl *et al.* 2012, Ruggiero *et al.* 2015). Esto se debe, por un lado, a que los *Myxomycetes* han sido estudiados tradicionalmente por micólogos, como se ha comentado previamente; pero, por otro lado, se debe a que estos se encuentran bajo el amparo del *International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants* (2018).

Los trabajos más importantes y detallados que han puesto su foco en los *Myxomycetes* han sido, fundamentalmente, taxonómicos. Entre las monografías europeas y americanas más relevantes se encuentran, ordenadas de manera cronológica: Rostafinski (1875), Masee (1892), Lister (1894), Lister & Lister (1925), Macbride & Martin (1934), Martin & Alexopoulos (1969), Nannenga-Bremekamp (1991), Poulain *et al.* (2011). También son de especial relevancia las dos ediciones del libro de Rojas & Stephenson (2017, 2021), donde se ha condensado todo el conocimiento que se posee hasta el momento de este grupo de organismos, tratando temas que van desde la historia, la taxonomía (clásica y molecular) y técnicas para su estudio, hasta las posibles utilidades biotecnológicas y educativas de los *Myxomycetes*.

El ciclo de vida de los *Myxomycetes* y sus diferentes y variables fases han sido los responsables de los continuos cambios de lugar en la jerarquía taxonómica. El ciclo es complejo y característico, encontrándose dividido en cuatro fases: espora, ameba, plasmodio y fructificación.

- Esporas: estructuras de reproducción y resistencia que son transportadas por el viento y que, cuando encuentran las condiciones adecuadas, germinan, liberando las amebas. Las esporas tienen gran importancia taxonómica debido a la variabilidad en su tamaño y ornamentación.
- Amebas: emergen de las esporas y pueden desarrollar flagelos, si el medio es muy húmedo, o no desarrollarlos cuando el medio tiene menor grado de humedad. En el primer caso se denominan células flageladas; en el segundo, mixamebas. Las amebas se alimentan de bacterias, esporas y otros microorganismos edáficos hasta que ocurren ciertas condiciones ambientales todavía no descubiertas, momento en el que la ameba divide su núcleo por mitosis y sin dividir su citoplasma (ciclo apomítico) o encuentra otra mixameba compatible con la que fusiona tanto su citoplasma como su núcleo (ciclo heterotálico). El resultado final, en cualquiera de los dos casos, es la formación del plasmodio.
- Plasmodio: sincitio variable en tamaño, desde microscópico hasta visible a simple vista, que adopta colores que varían desde el blanco y el negro, hasta verde, amarillo o rojo. Por su interior circulan libremente núcleos y nutrientes gracias a corrientes pulsátiles que mantienen una misma dirección que cambia a lo largo del día. El plasmodio tiene una gran capacidad de movimiento, siendo su principal función la de alimentarse. Esta fase se mantiene en movimiento hasta que se dan las condiciones

ambientales que desencadenan el proceso de fructificación, todavía hoy desconocidas, aunque se han estudiado distintos posibles desencadenantes, como son la luz (Gray 1938, Rakoczy 1962) y el pH (Wrigley de Basanta 2004). Hay tres tipos de plasmodios:

- Protoplasmodio: es el de menor tamaño, microscópico, transparente y similar a las amebas. Este tipo de plasmodio da lugar a una única fructificación.
- Afanoplasmodio: de tamaño y complejidad intermedios, este plasmodio puede ser desde microscópico hasta macroscópico, presenta venas de distinto grosor con las que estudia su entorno. Este tipo de plasmodio da lugar a varias fructificaciones.
- Faneroplasmodio: es el más conocido, debido a que puede verse a simple vista y a sus llamativos colores. Posee un frente de avance en la parte anterior, se divide en venas de diámetro variable y, además, posee una cubierta mucilaginosa de la cual carecen los anteriores. Este tipo de plasmodio da lugar a varias fructificaciones.
- Fructificaciones o esporocarpos: son las estructuras acelulares que albergan las esporas en su interior. Los esporocarpos se clasifican de menor a mayor complejidad en 4 tipos distintos:
  - Etalio: es el tipo de fructificación que alcanza mayor tamaño [en algunas especies, más de medio metro (Keller *et al.* 2017)] y, aparentemente, el más moderno (Leontyev *et al.* 2019). Puede definirse como una agrupación de fructificaciones en la cual no se distinguen los esporocarpos individuales.
  - Pseudoetalio: se trata de un etalio en el que los esporocarpos individuales pueden distinguirse a pesar de encontrarse íntimamente unidos.
  - Plasmodiocarpo: es el primer tipo de esporocarpo individual, y adopta formas vermiformes y sinuosas que, en ocasiones, imitan la forma del plasmodio, de ahí su nombre.
  - Esporangio: fructificación individual, sentada o estipitada (con pie), que adopta formas diversas. Se trata del tipo de fructificación ancestral (Leontyev *et al.* 2019).

Además de las cuatro fases principales recién definidas, pueden encontrarse formas intermedias de resistencia que se originan cuando las condiciones ambientales son desfavorables. Estas son los quistes que crean las amebas y los esclerocios que crean los plasmodios. Cuando las condiciones vuelven a ser favorables para el desarrollo, las formas de resistencia retoman en ocasiones el ciclo de vida, pudiendo llegar a completarlo (Gray & Alexopoulos 1968).

Como se ha comentado en la definición de las amebas, el ciclo de vida puede ser apomítico o heterotálico, en función de si solo se encuentran involucrados en él organismos diploides (*Ilustración 2*) o de si existe alternancia de organismos haploides y diploides (*Ilustración 3*), respectivamente. Los diagramas que se adjuntan a continuación han sido tomados de Keller *et al.* (2017).

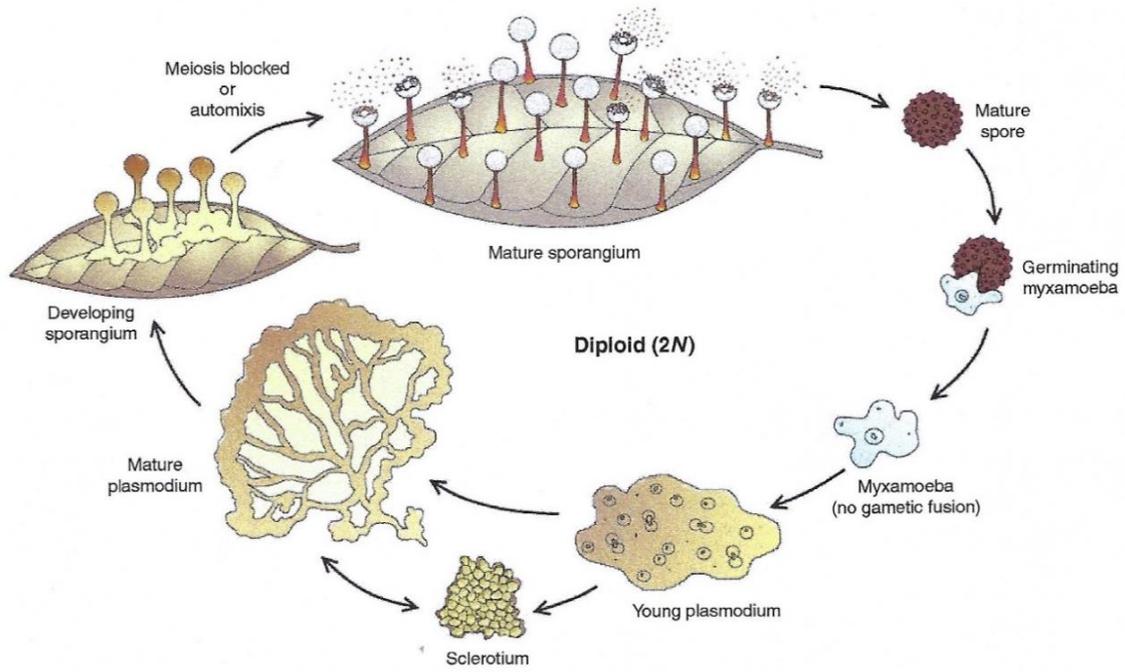


Ilustración 2. Ciclo de vida apomítico.

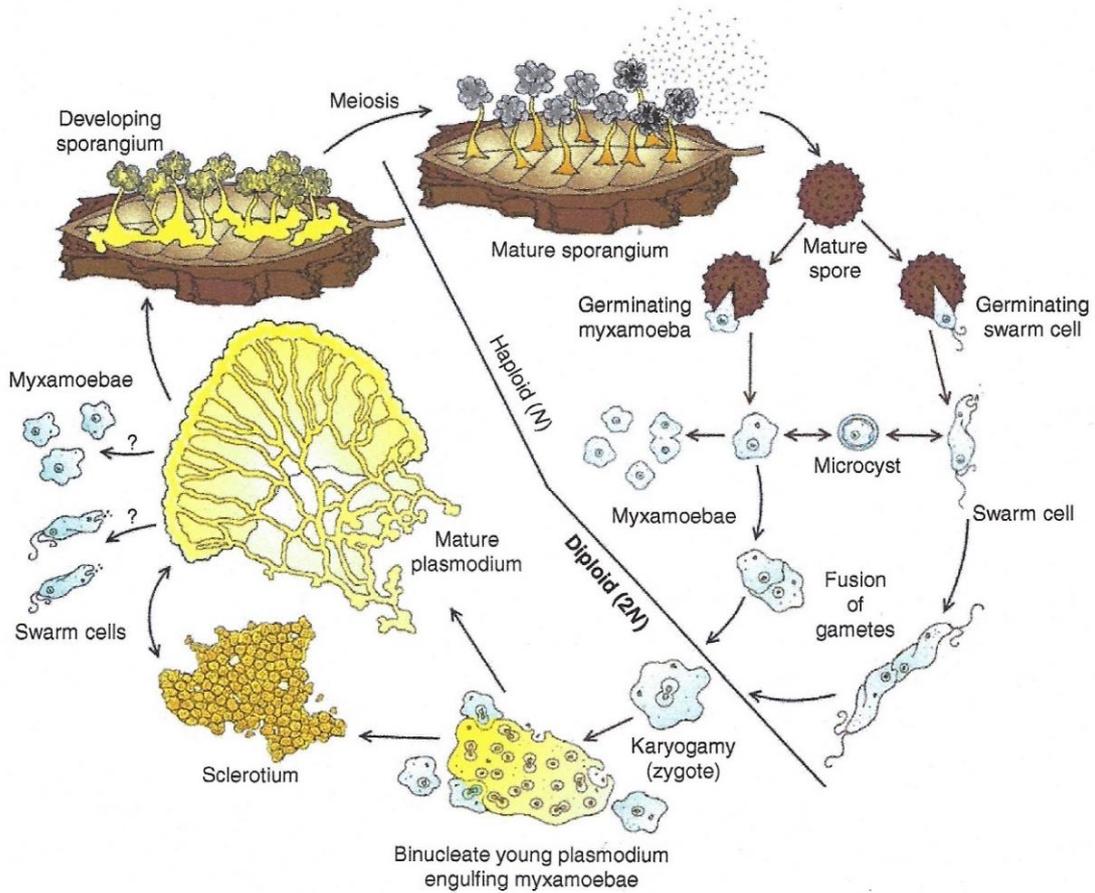
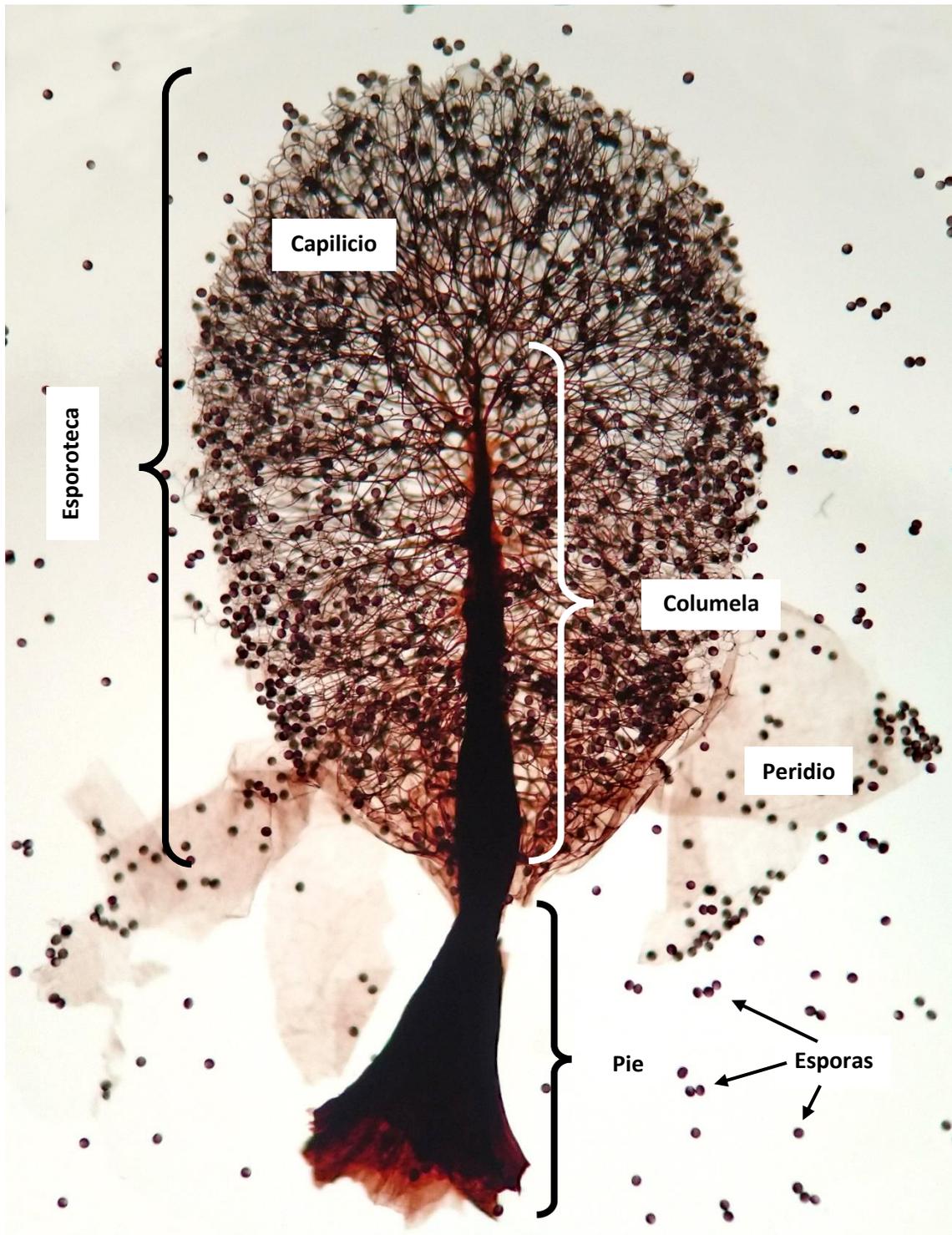


Ilustración 3. Ciclo de vida heterotálico. Tras un exhaustivo estudio de este diagrama, cabría contemplar los siguientes cambios que mejoren su comprensión: sustituir las «N» mayúsculas por «n» minúsculas en lo que a dotación cromosómica se refiere (n y 2n) y sustituir binucleate young plasmodium por young plasmodium with zygotes.

La identificación de las distintas especies se realiza estudiando las características de los esporocarpos. Esto es una rareza entre los protozoos, pero, debido a la similitud entre los cuerpos fructíferos de los *Myxomycetes* y los hongos más pequeños pero visibles a simple vista, los micólogos han centrado el estudio taxonómico en este elemento del ciclo de vida. Las partes que componen los esporocarpos más complejos son, de inferior a superior y de fuera hacia dentro (*Ilustración 4*):

- Hipotalo: puede estar presente o no. Son los restos vestigiales del plasmodio, que pueden quedar como base de un único esporocarpo o ser comunes a una colonia.
- Pie: puede estar presente o no. Es una estructura vertical que eleva la esporoteca, lo que ayuda a la dispersión de las esporas.
- Esporoteca: estructura dentro de la cual se forman las esporas y que protege a las mismas, compuesta por la unión del peridio, el capilicio y la (pseudo)columela.
- Peridio: puede estar presente o no. Es la capa externa que cubre la esporoteca, protegiendo las esporas y el resto de los elementos internos. Puede tratarse desde una estructura simple y membranosa, hasta triple y endurecida. En el caso de los etalios y pseudoetalios recibe el nombre de córtex.
- Capilicio: presente en la mayoría de los géneros. Se trata de estructuras filamentosas o cristalinas que se encuentran en el interior de la esporoteca, sustentando las esporas.
- (Pseudo)columela: puede estar presente o no. Es una continuación del pie que se introduce en la esporoteca, ayudando a que esta se mantenga erecta, y de la cual emergen los filamentos del capilicio.  
Se denomina pseudocolumela si es de carbonato cálcico (pudiendo adoptar formas redondeadas a cilíndricas), o columela si no aparece carbonato cálcico en su composición.
- Esporas: estructuras de resistencia y reproducción. Taxonómicamente son muy importantes, ya que tanto su tamaño como su ornamentación se utilizan como elementos clave en la identificación de los *Myxomycetes*. El tamaño medio oscila entre 10-13  $\mu\text{m}$  de diámetro, pudiendo encontrarse en los extremos medidas de 3 y 25  $\mu\text{m}$  de diám.  
En lo que respecta a la ornamentación, hay pocas especies que tengan esporas completamente lisas. La ornamentación puede consistir en verrugas, espínulas, espinas, crestas de verrugas o espinas, y retículos completos o incompletos con paredes de elevación variable. Se piensa que estas estructuras ayudan a su dispersión al otorgarles hidrofobicidad (Hoppe & Schwippert 2014), aunque todavía no se han realizado estudios al respecto en la dispersión a larga distancia (Schnittler *et al.* 2017).



*Ilustración 4. Esporangio de Lamproderma ovoideum Mehl. visto en luz transmitida. En él pueden verse las partes descritas en el texto y que componen los cuerpos fructíferos más complejos de los Myxomycetes.*

## *Myxomycetes* nivales

El grupo ecológico formado por los *Myxomycetes* nivales fue denominado como tal a principios del siglo XX por el botánico suizo Charles Meylan (1908). Debido a su modernidad, se trata de un grupo más escasamente estudiado, si cabe, que el de los *Myxomycetes* en general. Meylan realizó una gran contribución taxonómica, llegando a describir 5 géneros, 36 especies y 49 variedades (Kowalski 1975b), manteniéndose como válidos un elevado número de ellos en la actualidad. Sus estudios estuvieron centrados en las regiones del Jura y de los Alpes, por lo que una gran mayoría de sus recolecciones y descripciones fueron de *Myxomycetes* nivales.

Ya avanzado el siglo, el botánico estadounidense Donald T. Kowalski tomó el legado de Meylan. Estudió, redescubrió y, en ocasiones, criticó algunas de las especies creadas por el suizo, llegando a sinonimizar algunas de ellas a lo largo de su obra, tras estudiar minuciosamente el herbario de Meylan. Kowalski también contribuyó al conocimiento de los *Myxomycetes* nivales con la descripción de nuevas especies y la creación de claves dicotómicas y monografías (Kowalski 1970, 1971, 1975a).

Finalmente, a caballo entre los siglos XX y XXI, los franceses Marianne Meyer, Jean Bozonnet y Michel Poulain han sido los encargados de describir un gran número de especies nivales procedentes, en su mayoría, de los Alpes franceses. También los botánicos Martin Schnittler y Yuri K. Novozhilov han contribuido, junto a sus equipos (Oleg Shchepin, Nikki Dagamac, Jan Woyzichovski, Ilya Pridhodko, Matilde Borg Dahl y un largo etcétera), al conocimiento de la myxobiota nival de Rusia (Novozhilov *et al.* 2013, Schnittler *et al.* 2015, Erastova *et al.* 2017) y de Alemania (Borg Dahl *et al.* 2018). Además, forman uno de los grupos punteros en biología molecular de *Myxomycetes*, tema del que se hablará en el siguiente apartado.

En España, el primer artículo en el que apareció el término «quionófilo» acompañando a *Myxomycetes* fue en 1986 (Gràcia 1986). Dicho adjetivo ha cambiado a lo largo del tiempo, pasando de quionófilos a nivícolas y, finalmente, a nivales. Por otro lado, y coincidiendo con la conclusión de Ronikier & Ronikier (2009), el adjetivo «nival» no es intercambiable con «alpino», que ha sido utilizado por diversos autores en un sentido amplio y de manera errónea al encuadrar a los *Myxomycetes* nivales en un cinturón montano en el que apenas aparecen.

Los macizos más muestreados de España son la sierra de Guadarrama (Sánchez *et al.* 2002, Sánchez & Moreno 2014, Moreno *et al.* 2019b), Sierra Nevada (Moreno *et al.* 2003a, 2012) y Pirineos (Lado & Ronikier 2008, 2009). Otros estudios se han llevado a cabo en Gúdar y Javalambre (Oltra 2008, Oltra & Singer 2011), el Teide (Moreno *et al.* 2018a), y la sierra de Gredos (Lado *et al.* 2005). La contribución taxonómica de Harald Singer durante la realización de sus tesis, en colaboración con Gabriel Moreno, Antonio Sánchez, Aurelio Castillo y Carlos Illana, es también de especial importancia. En muchas de sus publicaciones se llevaron a cabo revisiones de los tipos en las que se obtuvieron imágenes de microscopía electrónica de barrido (Moreno *et al.* 2004a, 2005, Singer *et al.* 2004, 2005a, 2005b, 2005c), lo cual permitió delimitar mejor las especies, además de enmendar errores de determinación y sinonimias.

En lo que respecta a la relevancia de la presente tesis, esta se hace notable cuando se piensa en la situación a la que se enfrentan las zonas de alta montaña en España. Aquí, a diferencia de otros países europeos, el único lugar en el que se acumula la nieve son las cumbres de las montañas. Las precipitaciones en forma de nieve son cada vez más escasas, tardías, y se están dando en cotas cada vez mayores. Estas circunstancias condicionan la existencia de especies montanas y nivales, haciéndolas migrar a cotas más altas, lo que puede desencadenar su extinción al no encontrar las condiciones bióticas y abióticas necesarias para su correcto desarrollo (Kohler *et al.* 2014).

Un elevado número de investigadores centran sus estudios en las respuestas de las fanerógamas de alta montaña y la modelización de las mismas (Christmas *et al.* 2016, Rumpf *et al.* 2019, Inouye 2020), pero esto no se está dando con otros organismos como los *Myxomycetes*. Hasta el momento, solamente se ha publicado un artículo centrado en las repercusiones del cambio climático sobre todos los grupos de *Myxomycetes* (Kryvomaz & Stephenson 2017) y se han dedicado unos párrafos en el capítulo escrito por Rojas & Kryvomaz (2017). A esto se suma, en muchas ocasiones, la dificultad de encontrar los cuerpos fructíferos, ya que no todos los años se dan las condiciones idóneas para su aparición (Borg Dahl *et al.* 2018). Por todo ello, considero necesario contar con elementos que documenten la myxobiota nival existente para que, en un futuro próximo, comiencen a tenerse en cuenta estos datos y se actúe en consecuencia, evitando que la extinción masiva de especies montanas y nivales continúe de manera exponencial.

Las observaciones llevadas a cabo durante los distintos años de muestreo apoyan las hipótesis desarrolladas y fundamentadas de Schnittler *et al.* (2015), siendo las siguientes condiciones las ideales para la aparición de *Myxomycetes* nivales:

- Existencia de una capa de nieve de, al menos, 30 cm de profundidad.
- Permanencia de dicha capa de nieve durante, al menos, 2-3 meses.
- Ausencia de heladas previas a la acumulación de la nieve.
- Primavera templadas en las que la temperatura aumente de manera gradual.

Cuando todas estas circunstancias se cumplen, se pueden dar las condiciones microclimáticas que hacen posible el desarrollo del plasmodio y de las fructificaciones durante el deshielo. Los dos primeros factores contribuyen a que se cumpla el tercero, ya que, si la temperatura del suelo (donde se encuentran las esporas y las myxamebas) cae por debajo de 0 °C, es muy probable que no haya fructificaciones la siguiente primavera. Finalmente, el último factor contribuye a que la nieve vaya derritiéndose poco a poco, formando una estructura abovedada (similar a un iglú), bajo la que tanto la temperatura como la humedad del suelo aumentan gradualmente.

Aunque se han llevado a cabo varios estudios en los que se han conseguido obtener algunas de las fases del ciclo de vida de los *Myxomycetes* nivales (Shchepin *et al.* 2014, Wrigley de Basanta & Estrada-Torres 2017) o, incluso, se ha completado el ciclo (Yajima *et al.* 2018), no se ha conseguido establecer un método universal de cultivo de estos organismos. Por lo tanto, son los estudios ecológicos *in situ*, como los de Lado (2004) y Schnittler *et al.* (2015), los que sirven de punto de partida para conocer los factores que influyen en la formación de esporocarpos. Estos estudios indican que deben darse las

condiciones mencionadas anteriormente durante el invierno para poder encontrar recolecciones abundantes la siguiente primavera.

Respecto a las fructificaciones de los *Myxomycetes* nivales, pueden aparecer desde aisladas hasta formando grandes colonias que tapizan el sustrato sobre el que se encuentran. En algunos casos llegan a expandirse sobre varios metros (Keller *et al.* 2020). Los sustratos son variables, tratándose normalmente de distintos elementos vegetales tales como ramas, hojas, acículas, troncos o musgos que hayan quedado enterrados bajo la nieve, ya sea vivos o muertos. Pero pueden llegar a desarrollarse, incluso, sobre rocas (*Ilustración 5*).



*Ilustración 5. Ejemplares de Meriderma sp. recolectados sobre una roca (Alpes franceses).*

Es habitual, sobre todo en los Alpes y no tanto en la península ibérica, encontrar varias especies que han fructificado sobre un mismo sustrato (*Ilustración 6*). En especies muy similares macroscópicamente, esto puede llevar a confusión.



Ilustración 6. Esporangios estipitados de *Lamproderma* sp. (negruzcos) y esporangios sentados de *Diderma* sp. (blancos) creciendo, no solamente juntos, sino mezclados sobre el mismo sustrato (Alpes franceses).

Las fructificaciones de los *Myxomycetes* nivales suelen ser esporocarpos de gran porte en comparación con las especies no nivales, ya que alcanzan los 2-3 mm de altura o de diámetro, siendo visibles a simple vista. Pero también pueden encontrarse especies nivales muy pequeñas, como *Licea nivicola* Kuhnt, de 0,5-0,8 mm de diám. (Kuhnt 2017). Los descubrimientos de las especies de pequeño porte suelen ocurrir porque estas se encuentran acompañando a las de mayor tamaño, objeto de la recolección principal.

La mayoría de las especies nivales pertenecen al grupo de esporas oscuras, aunque también hay representantes del grupo de esporas claras. Esto parece ser debido a que la melanina que albergan las esporas oscuras protege el material genético de la radiación solar a la que se ven sometidas (Stephenson *et al.* 2007). Además, las esporas de este grupo ecológico de *Myxomycetes* suelen alcanzar tamaños mayores a la media comentada en el apartado anterior, y existe una gran cantidad de lo que se conoce como variedades macrospóricas. Se barajan diversas hipótesis para explicar este fenómeno. Dos de las más plausibles, además de diferentes, son la posible presencia de más de una copia de material genético y la posible formación de aberraciones durante la maduración por condiciones microclimáticas desfavorables (Woyzichovski *et al.* 2021).

## Biología molecular en *Myxomycetes*

Los estudios de biología molecular permiten obtener árboles filogenéticos. Para ello es necesaria la extracción y amplificación del ADN, con una secuenciación posterior, además de una edición de las secuencias y un análisis estadístico final, a través del cual se construyen los árboles.

El término «clasificación filogenética» existe desde mediados del siglo XIX, mencionado por primera vez por Ernst Haeckel (Haeckel 1866) como resultado de su interpretación de la teoría de la evolución postulada por Charles Darwin (Darwin 1859) a principios del mismo siglo (Leontyev & Schnittler 2017). La base de los estudios filogenéticos actuales se asentó a mediados del siglo XX, con el libro *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* (Hennig 1950). Willi Hennig, entomólogo alemán, estableció que la taxonomía debía fundamentarse en las relaciones evolutivas o filogenéticas, basadas en la morfología comparada y no en los caracteres morfológicos compartidos por las especies (Ronquist 2012). Aunque actualmente algunos autores continúan pensando como Hennig y priman los resultados moleculares sobre los demás, estos deberían considerarse una herramienta adicional que opere junto al resto de las metodologías tradicionales de clasificación. De lo contrario, la taxonomía perderá sus raíces, no pudiendo llegar a identificar posibles errores derivados del uso exclusivo de los caracteres moleculares.

Los estudios filogenéticos basados en técnicas moleculares se expandieron rápidamente a través de los distintos grupos de organismos. Pero no fue hasta casi entrado el siglo XXI cuando comenzaron a aplicarse estas técnicas en el estudio de los *Myxomycetes*. Fue la bióloga estadounidense Sandra Baldauf la primera en escribir acerca del origen y la evolución de los *Myxomycetes* (Baldauf & Doolittle 1997). A partir de ahí, los artículos fueron multiplicándose y el conocimiento sobre estos microorganismos, incrementándose. En la actualidad hay dos movimientos principales de estudios moleculares de *Myxomycetes*: uno se centra en su posición global y en la clasificación de los taxones superiores, mientras que el otro pretende esclarecer el orden de grupos más pequeños y manejables.

Los estudios de la posición global de los *Myxomycetes* han variado a lo largo del tiempo, cambiando incluso la circunscripción del término «*Myxomycetes*». En primer lugar, se desarrollaron estudios complejos que incluían diversos grupos de protozoos. Ejemplos de ello son los llevados a cabo por la mencionada Sandra L. Baldauf (Baldauf 1999, 2003), el conocido protozoólogo canadiense Thomas Cavalier-Smith (Cavalier-Smith 1993, 1998, Cavalier-Smith *et al.* 2015, Ruggiero *et al.* 2015) y la protozoóloga Anna Maria Fiore-Donno (Fiore-Donno *et al.* 2005, 2010, Bondarenko *et al.* 2019). Es destacable que los dos primeros han centrado sus estudios en los protozoos, dedicando su esfuerzo a un mejor conocimiento de los mal denominados «seres inferiores». Fiore-Donno, además de este tipo de estudios a gran escala de los protozoos, también ha enfocado en muchas ocasiones su trabajo en el grupo de los *Myxomycetes*. Los tres investigadores son partidarios de cambiar el término *Myxomycetes* a *Mycetozoa*, preferido por los zoólogos y protozoólogos. En la presente tesis, como ya se ha comentado previamente, se les seguirá denominando *Myxomycetes*, al seguirse el *International code*

of *Nomenclature for algae, fungi and plants* (2018), que los recoge y ampara bajo su normativa.

Por su parte, entre aquellos estudios filogenéticos globales, pero enfocados únicamente en la clase *Myxomycetes*, cabe destacar los llevados a cabo por Fiore-Donno *et al.* (2005, 2013), Hoppe & Kutschera (2010), Stephenson (2011), Moreno *et al.* (2017), Leontyev *et al.* (2019) y Cainelli *et al.* (2020). Algunos de ellos han tratado la clase al completo, mientras que otros han llevado a cabo estudios enfocados en los distintos órdenes.

Respecto a la corriente de estudios moleculares que tratan los taxones inferiores de los *Myxomycetes*, sus publicaciones han aparecido de manera más tardía, siendo por ello los más recientes. Cabe destacar los llevados a cabo por Nandipati *et al.* (2012), Erastova *et al.* (2013), Leontyev *et al.* (2015), Shchepin *et al.* (2016) y Janik *et al.* (2021). Gracias a ellos se están desvelando errores cometidos en la determinación clásica, basada únicamente en los caracteres morfológicos de los esporocarpos. Por este motivo, y como ya se ha comentado, se considera necesaria la combinación de las técnicas moleculares con la observación de caracteres morfológicos. Solo de esta manera se podrán encontrar los caracteres morfológicos relevantes, gracias a la guía de la evolución en términos moleculares. Es posible que, tras la combinación de ambos resultados, puedan establecerse nuevos caracteres morfológicos que tengan mayor relevancia y permitan una separación más efectiva y natural de las especies (Leontyev *et al.* 2019); e, incluso, caracteres que no tengan que ver con la morfología de los esporocarpos, sino con el plasmodio, el sustrato sobre el que se encuentran o el lugar geográfico.

Una parte de los trabajos enfocados en grupos más pequeños de *Myxomycetes* trabaja con los denominados «barcodes» (códigos de barras en castellano). Estos son cortas secuencias de material genético (entre 500-600 pares de bases) que permiten determinar las especies de forma rápida y eficaz. Esta técnica ha sido utilizada y ha encontrado genes útiles en diversos grupos, como son las plantas, los animales y los hongos (<https://ibol.org/>). En el caso de los microorganismos y, más concretamente, de los *Myxomycetes*, todavía no se ha encontrado un gen universal que funcione para todos los grupos, por lo que se está trabajando en paralelo con tres marcadores moleculares:

- SSU (del inglés *Small SubUnit*): se trata del gen nuclear que codifica la subunidad menor del ribosoma y que cuenta con múltiples copias.
- EF-1 $\alpha$  (del inglés *Elongation Factor-1 $\alpha$* ): se trata de un gen nuclear de copia única.
- COI (del inglés *Cytochrome C Oxidase subunit I*): se trata de un gen mitocondrial con múltiples copias.

La estrategia actual con los *Myxomycetes* es secuenciar las muestras que se recolectan y que se encuentran en buen estado con el mayor número de marcadores moleculares. Con ello, es posible crear una base de datos de «barcodes» con los que verificar si los fragmentos de ADN que se obtienen son útiles y universales, además de poder identificar y tener un banco de datos útil con el que trabajar y sobre el que guiarse.

Finalmente, en lo que respecta a los *Myxomycetes* nivales, no se ha llevado a cabo ningún estudio molecular centrado exclusivamente en ellos, debido a que pertenecen a un

gran número de géneros y especies diferentes. Por ello, en la presente tesis, se pretende abarcar un grupo reducido de ellos. Concretamente, el grupo de las *Lamproderma* Rostaf. maculadas, que poseen manchas o máculas oscuras en el peridio, por lo que son fácilmente reconocibles. La presencia de estas máculas puede ser un carácter ancestral (homología) o un carácter surgido de manera independiente en la evolución (analogía). La hipótesis de partida es que el grupo se ha creado de manera artificial, por lo que las máculas en el peridio serían un carácter análogo. Esta hipótesis se ha fundado y se encuentra respaldada, hasta el momento, por los estudios filogenéticos de Fiore-Donno *et al.* (2012) y Leontyev *et al.* (2019). Pero debía corroborarse mediante un estudio exhaustivo del género, como el realizado en la presente tesis.

El estudio de este grupo de especies es más interesante, si cabe, debido a que se trata de un grupo reducido que cuenta actualmente con 5 morfoespecies (*Lamproderma acanthosporum* Kowalski, *L. echinosporum* Meyl., *L. maculatum* Kowalski, *L. pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain y *L. yamamotoi* Tamayama, Poulain & Mar. Mey.) y una variedad (*Lamproderma maculatum* var. *macrosporum* Mar. Mey. & Poulain) nivales, además de otras 2 especies no nivales (*Lamproderma gulielmae* Meyl. y *L. puncticulatum* Härk.). Entonces, la segunda hipótesis propuesta para este grupo de especies es que la recientemente creada *Lamproderma macrosporum* (Mar. Mey. & Poulain) Kuhnt, antigua variedad macrospórica de *Lamproderma maculatum*, no es una especie independiente. Esto se sustenta en los datos morfológicos observados a lo largo de la presente tesis, ya que la única diferencia relevante encontrada entre ambas especies es el diámetro esporal, como sostienen Moreno *et al.* (2002) y Poulain *et al.* (2011).

El término morfoespecie utilizado en el párrafo anterior destaca que se trata de especies que pueden separarse a partir de sus caracteres morfológicos. Por otro lado, se encuentran los términos «bioespecie» y «ribotipo». Las bioespecies se diferencian entre sí porque crean grupos reproductivos independientes dentro de una misma morfoespecie, mientras que los ribotipos son cada una de las distintas secuencias ribosomales únicas que aparecen dentro de una misma morfoespecie. Entonces, de manera potencial, se pueden encontrar un elevado número de ribotipos y bioespecies dentro de una misma morfoespecie (Dagamac *et al.* 2017). Los datos obtenidos en la presente tesis pueden así cimentar futuras investigaciones en las que se lleve a cabo un estudio morfológico minucioso con el que conseguir discernir, a través de caracteres macro- y microscópicos, los distintos ribotipos o, incluso, bioespecies.



## **Material y métodos**



## Estudio taxonómico

### *Recolección de muestras*

Los *Myxomycetes* nivales, como se ha comentado previamente, fructifican sobre un amplio abanico de sustratos. Aunque las colonias que forman se aprecian normalmente a simple vista, hay algunas especies que tienen pequeño tamaño y que aparecen de manera aislada, como *Dianema* sp. o *Diacheopsis* sp. Por ello, en el campo siempre se debe contar con un cuentahílos; además, esta herramienta permite realizar una aproximación preliminar a los géneros de las muestras recolectadas.

Los cuerpos fructíferos se buscan normalmente en los microhábitats propicios para su desarrollo, que suelen ser los bordes de la nieve fundente o sus aledaños. Es interesante estudiar todos los sustratos con detenimiento e, incluso, recolectar materia vegetal aparentemente sin fructificaciones. Posteriormente, en el laboratorio y con el estereomicroscopio, es posible encontrar representantes de géneros que no alcanzan el milímetro de diámetro (*Licea* sp.), un tamaño demasiado pequeño para el cuentahílos.

Los sustratos sobre los que se encuentran fructificaciones se cortan con tijeras de podar o navaja y se introducen en cajas de plástico con compartimentos para su transporte. Se consideran muestras independientes aquellas que distan entre sí 20-25 cm (Novozhilov *et al.* 2013, Schnittler *et al.* 2015), debido a que seguramente se hayan desarrollado a partir de distintos plasmodios. Cuando la cantidad de sustrato es elevada, los compartimentos se llenan por completo, evitando que los especímenes se deterioren. En ocasiones, cuando el sustrato no es lo suficientemente grande para llenar todo el compartimento, se pueden utilizar pañuelos de papel u hojas secas para amortiguar posibles golpes accidentales durante su transporte y manipulación.

Otra metodología de recolección, poco utilizada durante la presente tesis, pero que cada vez más myxomycetólogos siguen, consiste en llevar las cajitas de herbario (tamaño de una caja de cerillas) al campo y pegar *in situ* las muestras recolectadas. La fijación puede realizarse a la propia caja o a una cartulina recortada previamente. Para ello es necesario portar en la mochila tanto las cajas como pinzas, cola o pegamento y la cartulina, en el caso de utilizarla. Por ello, esta metodología es más incómoda y lenta, aunque en ocasiones se ha utilizado para la recolección de material delicado. Por otro lado, también es una manera de evitar la contaminación cruzada.

Los datos de geolocalización de las muestras se han obtenido y almacenado en la aplicación ZamiaDroid, desarrollada por la Universidad de Barcelona (Martí-Pino & Font 2010).

### *Estudio macroscópico*

Una vez en el laboratorio, las cajas con compartimentos se dejan abiertas durante la noche a temperatura ambiente, para que tanto las muestras como sus sustratos se sequen. A continuación, se realiza una primera criba del material bajo el estereomicroscopio o lupa binocular. Las muestras desarrolladas correctamente se pegan en cartulinas con un tamaño adaptado a la caja de herbario, mientras que las esclerotizadas se desechan. Cuando los especímenes están preparados y separados, se anotan los datos de recolección (aproximación a género o especie, fecha, recolectores, localización,

coordinadas, altitud y hábitat) y el número de herbario tanto en la tapa de la caja como en una base de datos.

Al día siguiente, cuando la cola se ha secado, se desinfectan las muestras. Con ello se evita que hongos o insectos las destruyan e infecten otras. Se introducen entonces todas las cajas en un congelador a -20 °C durante un periodo de 4-7 días. En el pasado, algunos investigadores realizaban las tareas de desinfección introduciendo las muestras en el microondas (Schnittler, comunicación personal). Esto está causando en la actualidad grandes problemas debido a la destrucción del ADN, haciendo imposible su estudio con técnicas moleculares.

Tras la preparación y desinfección de los especímenes se procede al estudio macroscópico de los mismos. Este se lleva a cabo observando los esporocarpos al estereomicroscopio, utensilio que ayuda a realizar una descripción detallada de los datos relativos tanto a la morfología de los esporocarpos (tipo de fructificación, medidas, colores y disposición de los distintos componentes, aspecto externo e interno) como de su disposición con respecto a otros esporocarpos (solitarios, agregados, gregarios) y el tipo de fructificación (esporangio, plasmodiocarpo, etalio o pseudoetalio).

El estereomicroscopio que se ha utilizado para el estudio macroscópico ha sido un Motic® SFC-11C-N2GG. Las imágenes se han obtenido con el teléfono Sony Xperia® XA2 acoplado al ocular gracias a una plataforma fabricada manualmente y se han apilado posteriormente con el software Helicon Focus 7 (Kozub *et al.* 2000).

### ***Estudio microscópico – Microscopía óptica***

Para las preparaciones de microscopía óptica se ha utilizado medio de Hoyer. Este compuesto permite realizar preparaciones semipermanentes, que pueden guardarse en el herbario junto a la muestra y ser reutilizadas a lo largo de cientos de años. Para preparar 300 g de medio de Hoyer se necesitan: 50 ml de agua destilada, 30 g de goma arábiga en polvo, 200 g de hidrato de cloral y 20 g de glicerina (Moreno *et al.* 2001).

Se trabaja siempre al estereomicroscopio. En primer lugar, se observa la muestra y se eligen uno o dos esporocarpos bien desarrollados. Esta cualidad se aprecia cuando, al golpear ligeramente un esporocarpo con un alfiler entomológico, se liberan esporas. Si la muestra es abundante, es recomendable escoger 2 o 3 cuerpos fructíferos, ya que así se podrá observar la variación intraespecífica.

Una vez elegidos los especímenes, se separan del sustrato raspándolo con la ayuda de unas pinzas de relojero. A continuación, se depositan en el portaobjetos, donde previamente se ha añadido una gota de etanol al 90-95%. El etanol ayuda a quitar la posible grasa que tengan los especímenes y a separar tanto las esporas como las distintas partes de los esporocarpos. Para separar las distintas partes que componen el esporocarpo y las esporas, es muy útil dar golpes ligeros con dos alfileres entomológicos al esporocarpo. Tras esto, se deja evaporar el etanol y se añade una gota de medio de Hoyer. Inmediatamente después, para evitar que el medio se seque, se coloca el cubreobjetos de tal manera que no se creen burbujas que dificulten el estudio de los especímenes. Entonces, la preparación se calienta a la llama de un quemador de alcohol durante unos segundos, evitando que el Hoyer llegue a ebullición. Con este paso se favorece la

recuperación de las esporas y se fuerza la evaporación del agua del medio de Hoyer, con lo que se reduce el tiempo de espera para su estudio. Finalmente, se añade una etiqueta al portaobjetos que indique el número de herbario, evitando así futuras equivocaciones cuando se manejan numerosas muestras a la vez.

En algunos casos, fundamentalmente con las especies pertenecientes al orden *Trichiales*, las muestras se han teñido para poder estudiar la ornamentación del capilicio y las esporas, ya que el color pálido de algunas especies se confunde con el suave color amarillento que da el Hoyer a las preparaciones. Para ello se ha utilizado acuarela líquida roja Ecoline<sup>®</sup> 311. Tras la evaporación del etanol, se vierten una o dos gotas sobre la muestra con ayuda de las pinzas, se dejan secar y, finalmente, se añade el Hoyer. La ventaja de esta tinta es que no precipita, como ocurre con otros colorantes de laboratorio. Esto evita la formación de artefactos.

Las preparaciones tardan en secarse entre una semana y un mes, en función del método utilizado para realizarlas y las condiciones ambientales del lugar de estudio. Una vez secas, pueden estudiarse al microscopio óptico. Las anotaciones de interés que se toman en la luz transmitida son tanto el color y las medidas de los distintos componentes del esporocarpo, como el color, dimensión y ornamentación de las esporas. Las medidas esporales se han obtenido tras la medición de 25 de ellas con el objetivo de inmersión 100×, teniendo en cuenta la altura de la ornamentación.

El microscopio utilizado para el estudio microscópico ha sido un Nikon<sup>®</sup> Eclipse e100. Las imágenes se han obtenido con el teléfono Sony Xperia<sup>®</sup> XA2 acoplado al ocular gracias a una plataforma fabricada manualmente. Las imágenes obtenidas se han apilado posteriormente con el software Helicon Focus 7 (Kozub *et al.* 2000).

Para la determinación de las especies se han utilizado las siguientes obras especializadas en *Myxomycetes*: Lister & Lister (1925); Martin & Alexopoulos (1969); Nannenga-Bremekamp (1991); Neubert *et al.* (1993, 1995, 2000); Poulain, Meyer & Bozonnet (2011). También se han utilizado artículos monográficos que centran su estudio en géneros e incluso en grupos concretos de especies dentro de un mismo género; estos artículos son necesarios debido a la dificultad de la identificación de las especies. Dichos géneros son *Diacheopsis* (Kowalski, 1975; Meyer & Poulain, 1998), *Dianema* (Kowalski 1967, Poulain *et al.* 2000, Moreno *et al.* 2011), *Lamproderma* (Meylan, 1931; Dennison, 1945; Kowalski, 1968, 1970; Bozonnet, Meyer & Poulain, 1995; Moreno *et al.*, 2002; Poulain & Meyer, 2005; Tamayama, Poulain & Meyer, 2018) y *Lepidoderma* (Kowalski, 1971; Poulain, Meyer & Bozonnet, 2002; Moreno *et al.*, 2018).

### ***Estudio microscópico – Microscopía electrónica de barrido***

El escaso conocimiento de los *Myxomycetes* nivales dificulta en muchas ocasiones la determinación de las especies. Una herramienta que ha resultado ser verdaderamente útil para realizar la separación de algunas de ellas es la microscopía electrónica de barrido. Esto se debe a que la ornamentación esporal suele variar de unas especies a otras. Aunque hay excepciones, como son los géneros *Lepidoderma* (Moreno *et al.* 2018b) y *Comatricha* (Moreno *et al.* 2004b), este carácter morfológico ha resultado verdaderamente útil para diferenciar especies de los géneros *Lamproderma* (Moreno *et al.* 2002) y *Meriderma*

(Poulain, Meyer & Bozonnet, 2011; Janik & Ronikier, 2016). La nomenclatura utilizada para los distintos tipos de ornamentación es la descrita por Rammeloo (1974, 1975).

Para el montaje de las preparaciones al microscopio electrónico hay que tener en cuenta la misma precaución que para la microscopía óptica: el esporocarpo a elegir debe estar bien desarrollado para que las esporas se separen fácilmente y recuperen su forma original tras ser tratadas. En primer lugar, se recortan cuadrados de  $3 \times 3$  cm de papel de filtro Whatman n.º 1 y se doblan por la mitad. En el doblado se deposita el esporocarpo, que se aplasta abriendo y cerrando el papel por la mitad reiteradamente. A continuación, se doblan los bordes del papel hasta formar un paquetito en cuyo centro queda el esporocarpo. Para cerrarlo, se grapa. Una vez se tiene una colección de muestras empaquetadas e identificadas con lapicero, se introducen en hidróxido de amonio durante 30 min ( $\text{NH}_4\text{OH}$  28-30%, rehidratación), etanol durante 2 h ( $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH}$  90%, deshidratación) y, finalmente, en 1,2-dimetoximetano durante, al menos, 2 h ( $\text{C}_3\text{H}_8\text{O}_2$ , fijación) (Leontyev *et al.* 2014). El siguiente paso se conoce como punto crítico, que consiste en la deshidratación total de la muestra para que pueda ser metalizada posteriormente. Para ello es necesario introducir los paquetes en acetona pura, que es desplazada con  $\text{CO}_2$  líquido y este, finalmente, es totalmente eliminado por vaporización al exponer las muestras a temperaturas de 30-40 °C (Singer 2007). El punto crítico se realizó con el equipo de instrumentación formado por Polaron® CPD-7501 y E-3000 (Quorum Technologies).

Una vez las muestras están totalmente desecadas, se recorta el papel de filtro, eligiendo la zona en la que se observen más esporas. Una cinta adhesiva de doble cara de carbono especial para microscopía electrónica se adhiere, por un lado, al fragmento de papel recortado y, por el otro, al portaobjetos. Los esporangios de ciertos géneros también tienen relevancia taxonómica, por lo que es interesante recortar el área de papel de filtro donde se encuentran y pegarlos al adhesivo de carbono. Los portaobjetos con la muestra se introducen en el metalizador, que recubre lo que se desea observar con una capa de oro-platino de 30 nm de grosor. La metalización se llevó a cabo, indistintamente, en un Polaron® SC7640 o E5400 (Quorum Technologies).

Finalmente, las muestras a estudiar se introducen en la cámara de vacío del microscopio electrónico de barrido (MEB, SEM en inglés «Scanning Electronic Microscope»). El microscopio utilizado para la visualización de las muestras durante la presente tesis ha sido un Zeiss® DSM-950. Su funcionamiento consiste en dirigir un haz de electrones hacia la muestra. Cuando el haz incide sobre ella, la metalización hace que los electrones reboten hacia un receptor que transmite y traduce la información recibida a una imagen visible por el investigador. De esta manera, puede buscarse mediante una pantalla y un panel de mandos una zona adecuada de la muestra. Estas zonas son aquellas en las que las esporas están bien desarrolladas (sin áreas carentes ornamentación) y recuperadas (hinchadas).

En muchas ocasiones pueden encontrarse esporas con formas u ornamentación aberrantes, o ambas. Las esporas que se visualizan en el MEB pueden estar colapsadas (con forma de grano de café) y/o con una ornamentación que no coincide con lo esperado e, incluso, unida en forma de crestas o de retículo incompleto (observación personal). La explicación más usual es que el esporocarpo escogido no se había desarrollado

correctamente o estaba inmaduro. En el caso de que las esporas parezcan tener una ornamentación bien desarrollada, pero forma aberrante, es posible que, o bien el esporocarpio no haya madurado de manera adecuada o que no se haya llevado a cabo la técnica de punto crítico. Cuando esta no se lleva a cabo, es muy difícil encontrar esporas que hayan recuperado su forma globosa o subglobosa original.

Aunque la observación de otros componentes de los cuerpos fructíferos parezca quedar relegada, también tienen relevancia taxonómica. Algunos elementos interesantes de observar al MEB son los filamentos o eláteres que componen el capilicio, las posibles escamas o cristales de carbonato cálcico que recubren el peridio, y la consistencia del pie. Un ejemplo de resultado provechoso en la observación de los filamentos del capilicio puede encontrarse en la separación de las dos variedades de *Lepidoderma carestianum* (Moreno *et al.* 2018b).

## Estudio molecular

### *Extracción de ADN – protocolo inicial*

Antes de la extracción del ADN, debe llevarse a cabo la homogeneización de las muestras. Para ello se han utilizado dos métodos distintos: automatizado y manual. En cualquiera de los casos, se toman entre 3 y 5 esporocarpos para obtener una cantidad elevada de ADN. En la homogeneización automatizada se introducen los esporocarpos en tubos con tapón de rosca sobre una cama de esferas de cristal y arena de playa previamente esterilizadas. A continuación, los tubos se introducen en un homogeneizador; en este caso fue BeadBlaster<sup>®</sup> 24 (Benchmark). El protocolo seguido por el homogeneizador comprende 2 tiempos de agitación de 30 s cada uno, con un intervalo de reposo entre ambos de 10 s.

Por otro lado, la homogeneización manual consiste en introducir los esporocarpos en un Eppendorf<sup>®</sup> de 2 ml sobre una cama de arena de playa previamente esterilizada. La medida de arena es una cucharada de una microespátula-cuchara de laboratorio. Entonces, con la ayuda de un micropistilo, se muelen los esporocarpos hasta obtener un polvo gris (Anja Klahr, comunicación personal) en el caso de los *Myxomycetes* de esporas oscuras.

A continuación, se lleva a cabo la extracción propiamente dicha. Para ello se han utilizado, de nuevo, dos métodos: automatizado y manual. El método automatizado requiere de un robot de extracción, el KingFisher Flex<sup>®</sup> (Thermo Fisher Scientific). En su interior se colocan 7 placas con 96 pocillos y una placa de puntas. Cada una de las placas contiene los siguientes compuestos del kit Mag-Bind<sup>®</sup> Plant DNA DS (Omega), que se mezclan, siguiendo el orden escrito, con las muestras homogeneizadas:

1. 500 µl tampón RBB + 20 µl perlas magnéticas.
2. 500 µl tampón CSPW1.
3. 500 µl tampón CSPW2.
4. 500 µl tampón de lavado SPM (paso 1).
5. 500 µl tampón de lavado SPM (paso 2).
6. 500 µl agua.
7. 100 µl tampón de elución.
8. Puntas.

El robot tiene memoria para almacenar distintos protocolos, además de la capacidad para crear nuevos protocolos y modificar los ya existentes. En este caso se siguió el protocolo del kit, siguiendo el paso alternativo de eliminación de etanol (del paso 24 del protocolo se salta a los pasos 26-30).

La extracción manual se llevó a cabo con el kit E.Z.N.A.<sup>®</sup> Plant DNA (Omega). Para ello se siguió la práctica totalidad de los pasos establecidos en el protocolo, a excepción de las siguientes modificaciones:

1. En el paso 3 se utilizan 700 µl de tampón P1.
2. En el paso 4 la incubación a 65 °C se realiza durante 30 min.
3. Tras el paso 12 se realiza una incubación a 65 °C durante 1 min, y después se deja enfriar durante otro minuto para añadir la ribonucleasa A (RNasa A).
4. En el paso 26 se utiliza el volumen mínimo indicado, 50 µl de tampón de elución.
5. En el paso 27, se deja reposar el tiempo máximo indicado, 5 min, y se añade otro tiempo de incubación a 65 °C durante 2 min.
6. El paso 29 se suprime.

El paso final de la extracción de ADN es, en cualquier caso, almacenar el producto extraído en congelador a -20 °C si el material genético no se va a utilizar inmediatamente, o almacenarlo en nevera a 3-5 °C si se va a utilizar en las próximas 24 horas.

### ***Extracción de ADN – protocolo Quick n' Cheap***

En el año 2021, gracias a un nuevo y mejorado protocolo denominado Quick n' Cheap (Schnittler *et al.* 2020), se hizo posible tomar un mínimo de 400 esporas hasta un máximo de un esporangio completo de pequeño tamaño. Con este nuevo procedimiento se evita el muestreo destructivo. Otras ventajas de este método son una mayor rapidez y un menor costo en la homogeneización y extracción de ADN.

En primer lugar, debe tomarse la muestra. Para ello, se utilizan tiras de 8 tubos para PCR de 0,2 ml de la marca JoJo<sup>®</sup> (Nest<sup>®</sup>, JoJo Life Science UG). En el caso de utilizar un esporangio completo, se obtiene con ayuda de unas pinzas de punta fina, mientras que, para obtener simplemente esporas, se utiliza un punzón con cuya punta se perfora o roza la esporoteca del espécimen elegido, y posteriormente se frota con las paredes del tubo para desprender las esporas. Cada una de las muestras se introduce en un tubo que se rotula (de A1-A12 hasta H1-H12) y su posición se anota en una base de datos.

La homogeneización de la muestra se lleva a cabo introduciendo una bola de acero de 1,8 mm de diám. (Kugel Winnie) en cada tubo y depositando estos en nevera (4-8 °C) durante 30 min para su incubación. Tras este paso, se introducen los tubos con la muestra y la bola de acero en unas gradillas especiales para el homogeneizador Retsch<sup>®</sup> mm 301 (Retsch, Alemania), que las agita a razón de 30 golpes/segundo durante 90 segundos.

A continuación, tiene lugar la extracción propiamente dicha. Se añaden en cada tubo 40 µl del tampón de lisis KCl 0,05 M (también denominado tampón fosfato salino KCl) (Triton<sup>®</sup> X, Alfa Aesar by Thermo Fisher Scientific, Alemania) y 1 µl de proteinasa K 20 mg/ml (Carl Roth, Alemania). Esta mezcla se incubó en el termociclador a 55 °C

durante 25 min seguido de 97 °C durante 7 min. La función de los reactivos utilizados es inactivar las proteínas que emergen de las esporas tras su ruptura, evitando la acción de las ADNasas y ARNasas, además de estabilizar el medio al que salen los ácidos nucleicos.

### ***Amplificación – protocolo inicial***

La amplificación o reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés «Polymerase Chain Reaction») sirve para incrementar el número de fragmentos deseados de material genético para su posterior secuenciación y realización de árboles filogenéticos.

Los genes utilizados para el análisis filogenético han sido el SSU y EF-1 $\alpha$ . Estos se han utilizado en un gran número de estudios filogenéticos previos, en los que se ha podido comprobar su buen funcionamiento en lo que respecta a los *Myxomycetes* de esporas oscuras. Los cebadores o «primers» utilizados y sus secuencias se encuentran recogidos en la *Tabla 1*. Gracias a ellos se consigue amplificar la fracción del genoma que se encuentra entre ambos.

*Tabla 1. Primers utilizados y sus secuencias.*

<b>Marcador molecular</b>	<b>«Primer» o cebador</b>	<b>Secuencia</b>
<b>SSU</b>	S1 («forward»)	AACCTGGTTGATCCTGCC
	SU19R («reverse»)	GACTTGTCCTCTAATTGTTACTCG
<b>EF-1<math>\alpha</math></b>	PB1F («forward»)	ACCCGTGAGCACGCTCTCCT
	PB1R («reverse»)	CGCACATGGGCTTGGAGGGG

Previamente a la PCR, las muestras deben prepararse. Para ello, se prepara una solución conocida como «mastermix». Para ello, se pipetea los siguientes compuestos por muestra:

1. 5,65  $\mu$ l de agua destilada.
2. 1,25  $\mu$ l de tampón BD 10x.
3. 0,75  $\mu$ l de cloruro de magnesio (MgCl<sub>2</sub>) 25 mM.
4. 0,50  $\mu$ l de los «primers forward» y «reverse» del gen deseado.
5. 0,25  $\mu$ l de dNTP mix 10 mM (contiene dATP, dCTP, dGTP y dTTP).
6. 0,10  $\mu$ l de Taq polimerasa (TaqPol).

Normalmente se trabaja con más de una muestra, por lo que se multiplica el volumen a utilizar por la cantidad de muestras a analizar. El paso final antes de la amplificación es añadir en un Eppendorf<sup>®</sup> 9  $\mu$ l de «mastermix» y 1  $\mu$ l del ADN de la muestra que se quiere amplificar.

Para la PCR se han utilizado, independientemente, cualquiera de los siguientes termocicladores: Mastercycler<sup>®</sup> (Eppendorf) y LabCycler<sup>®</sup> (SensoQuest).

Los ciclos de la PCR para cada uno de los genes a amplificar fueron:

- SSU:
  1. Desnaturalización inicial a 95 °C durante 12 min.
  2. Desnaturalización a 95 °C durante 45 s.

3. Anillamiento a 57 °C durante 50 s.
  4. Extensión a 72 °C durante 50 s.
  5. Repetición de los pasos 2-4, 35 veces.
  6. Extensión final a 72 °C durante 6 min.
  7. Mantener a 10 °C durante tiempo indefinido.
- EF-1 $\alpha$ :
    1. Desnaturalización inicial a 95 °C durante 13 min.
    2. Desnaturalización a 95 °C durante 30 s.
    3. Anillamiento a 65,4 °C durante 1 min 05 s.
    4. Extensión a 72 °C durante 1 min.
    5. Repetición de los pasos 2-4, 39 veces.
    6. Extensión final a 72 °C durante 5 min.
    7. Mantener a 10 °C durante tiempo indefinido.

El paso de desnaturalización inicial es más prolongado en este caso debido a que se utilizó una polimerasa «hot start» (Axon Labor Technik, Alemania), conocida en español como polimerasa de arranque en caliente, que necesita un mayor tiempo de activación.

Finalmente, los resultados de la amplificación se comprueban en un gel de agarosa al 1,2% teñido con GelRed<sup>®</sup> (Biotium) o MidoriGreen<sup>®</sup> (Nippon Genetics), el cual se ha visualizado en el sistema de documentación de gel Dark Hood DH-40 (Biostep, Alemania). En los casos en que no se reveló presencia de ADN en alguna de las muestras, la PCR se repitió modificando los volúmenes iniciales de agua y ADN. El volumen de agua fue entonces de 4,65  $\mu$ l y el de ADN, 2  $\mu$ l. De esta manera se aumenta la concentración de ácido nucleico y la polimerasa tiene más material con el que trabajar, pudiendo ofrecer un resultado positivo.

#### ***Amplificación – protocolo Quick n' Cheap***

Este nuevo protocolo altera ligeramente los volúmenes de algunos reactivos para la PCR, además de los tiempos de la misma. Aunque los protocolos varíen, los «primers» utilizados han sido los mismos (*Tabla 1*).

El «mastermix» del protocolo Quick n' Cheap cuenta con los siguientes reactivos y volúmenes por muestra, añadidos en el orden indicado:

1. 3,96  $\mu$ l de agua destilada.
2. 1  $\mu$ l de tampón BD 10x sin cloruro de magnesio.
3. 1,2  $\mu$ l de cloruro de magnesio (MgCl<sub>2</sub>) 25 mM.
4. 0,2  $\mu$ l de dNTP mix 10 mM (contiene dATP, dCTP, dGTP y dTTP).
5. 0,25  $\mu$ l de los «primers forward» y «reverse» 10  $\mu$ M del gen deseado.
6. 0,14  $\mu$ l de Taq polimerasa 5 U/ $\mu$ l (MolTaq – Molzym<sup>®</sup>, Alemania).

Se añaden a cada tubo 7  $\mu$ l de «mastermix» y 3  $\mu$ l del sobrenadante obtenido en la homogeneización y extracción del ADN.

Para la PCR se ha utilizado el termociclador Mastercycler<sup>®</sup> (Eppendorf), y los ciclos para cada uno de los genes a amplificar fueron:

- SSU:

1. Desnaturalización inicial a 95 °C durante 2 min.
  2. Desnaturalización a 95 °C durante 30 s.
  3. Anillamiento a 56,5 °C durante 30 s.
  4. Extensión a 72 °C durante 1 min.
  5. Repetición de los pasos 2-4, 39 veces.
  6. Extensión final a 72 °C durante 5 min.
  7. Mantener a 15 °C durante tiempo indefinido.
- EF-1 $\alpha$ :
    1. Desnaturalización inicial a 95 °C durante 2 min.
    2. Desnaturalización a 95 °C durante 30 s.
    3. Anillamiento a 65 °C durante 30 s.
    4. Extensión a 72 °C durante 1 min.
    5. Repetición de los pasos 2-4, 39 veces.
    6. Extensión final a 72 °C durante 5 min.
    7. Mantener a 15 °C durante tiempo indefinido.

En los casos en que el gel de agarosa no presentó bandas de ADN, se repitió el proceso utilizando el kit AccuStart™ II PCR ToughMix® (2x) (Quantabio, Quanta BioSciences®, EE. UU.). Este kit posee una mayor precisión a la hora de unirse al ADN cuando el material genético se ha obtenido en crudo, como es el caso, al haberse pipeteado directamente de la suspensión esporal, por lo que es posible que algunos de los compuestos liberados por las esporas inhiban la PCR.

Al igual que en los casos anteriores, se calcula el volumen de cada reactivo en función del número de muestras. Para una muestra, los volúmenes y orden utilizados son los siguientes:

1. 1,5  $\mu$ l de agua destilada.
2. 5  $\mu$ l de AccuStart™ II PCR ToughMix (2x).
3. 0,25  $\mu$ l de los «primers forward» y «reverse» del gen deseado.

Se añaden a cada tubo 7  $\mu$ l de «mastermix» y 3  $\mu$ l del sobrenadante obtenido en la homogeneización y extracción del ADN.

A continuación, los pasos seguidos por el termociclador son los siguientes:

- SSU:
  1. Desnaturalización inicial a 94 °C durante 2 min.
  2. Desnaturalización a 94 °C durante 30 s.
  3. Anillamiento a 56,5 °C durante 30 s.
  4. Extensión a 72 °C durante 2 min.
  5. Repetición de los pasos 2-4, 35 veces.
  6. Extensión final a 72 °C durante 5 min.
  7. Mantener a 15 °C durante tiempo indefinido.
- EF-1 $\alpha$ :
  1. Desnaturalización inicial a 94 °C durante 2 min.
  2. Desnaturalización a 94 °C durante 30 s.
  3. Anillamiento a 65 °C durante 30 s.
  4. Extensión a 72 °C durante 2 min.

5. Repetición de los pasos 2-4, 35 veces.
6. Extensión final a 72 °C durante 5 min.
7. Mantener a 15 °C durante tiempo indefinido.

En las muestras obtenidas con el protocolo Quick n' Cheap, independientemente del kit de PCR utilizado, los resultados del gel de agarosa se han comprobado con bromuro de etidio. Para ello, se prepara el gel de agarosa al 1,6-1,8% mezclando 2,8-3 g de agarosa en polvo y 180 ml de tampón TAE 1x. Se cargan los pocillos y se deja correr el gel durante 1 h bajo las siguientes condiciones: 100 V y 314 mA. Posteriormente, se introduce el gel en una cubeta de bromuro de etidio entre 30 min y 1 h, se enjuaga en una cubeta con agua durante 5-10 min y, finalmente, se visualizan los resultados. En este caso, se han visualizado en el sistema de documentación Dark Hood DH-30/32 (Biostep, Alemania).

### ***Purificación y secuenciación – protocolo inicial***

La purificación es necesaria para la correcta secuenciación de las muestras, y se ha llevado a cabo con una mezcla de exonucleasa I 20 U/ $\mu$ l y fosfatasa alcalina termosensible 1 U/ $\mu$ l (ambas de Thermo Scientific<sup>TM</sup>, Termo Fisher Scientific<sup>®</sup>, EE. UU.), comúnmente denominada ExoI/FastAP o EAP. La exonucleasa se encarga de degradar los «primers» sobrantes, mientras que la fosfatasa desfosforila los dNTP que no se han unido a la cadena de ADN amplificado.

La concentración de EAP utilizada fue 1:5, obtenida de una solución de stock de 500  $\mu$ l que se preparó añadiendo los siguientes compuestos:

1. 100  $\mu$ l de FastAP.
2. 50  $\mu$ l de Exo1.
3. 50  $\mu$ l de tampón FastAP.
4. 50  $\mu$ l de tampón Exo1.
5. 250  $\mu$ l de agua destilada.

El volumen de producto de la PCR tras la electroforesis son 5  $\mu$ l, a los que se añaden 1,2  $\mu$ l de EAP. Tras ello, las muestras se incuban en el termociclador durante 1 h a 37 °C y durante 15 min a 85 °C.

Finalmente, las muestras tratadas con el protocolo inicial fueron enviadas a Macrogen Europe (Amsterdam, Países Bajos) para su secuenciación. Para ello, se preparan en una placa con 96 pocillos, en cada uno de los cuales se añaden los 5  $\mu$ l del producto de la PCR y 5  $\mu$ l de uno de los «primers» (ya sea el «forward» o el «reverse») del gen de interés a una concentración de 5-10 pmol/ $\mu$ l.

### ***Purificación y secuenciación – protocolo Quick n' Cheap***

Cuando las muestras se han secuenciado en la universidad de Greifswald (instituto de Zoología y museo ornitológico) tras seguir el protocolo Quick n' Cheap, el procedimiento de purificación y secuenciación ha sido más largo.

En primer lugar, se añaden a cada tubo con el producto de PCR 1,2  $\mu$ l de EAP 1:2. Esto se debe a que, al incrementar la concentración de este compuesto, la definición de los cromatogramas mejora considerablemente. Para ello, se dispone de una solución de

stock de EAP obtenida al mezclar 50  $\mu\text{l}$  de ExoI con 100  $\mu\text{l}$  de FastAP. Las marcas y concentraciones de los reactivos utilizados son las mismas que en el apartado anterior.

A continuación, se incuban las muestras en el termociclador en las mismas condiciones ya mencionadas (1 h a 37 °C y 15 min a 85 °C).

Tras el proceso de purificación, se lleva a cabo una medición fotométrica de las muestras, para lo que se ha utilizado el espectrofotómetro NanoDrop™ Lite (VWR™, Thermo Fisher Scientific, Alemania). De entre todas las muestras, se eligen aquellas que exhiban bandas más brillantes en el gel de electroforesis y se toma 1  $\mu\text{l}$  de muestra que se deposita en el cabezal del NanoDrop. La medición se repite 2-3 veces y, posteriormente, se realiza la media y se calcula la concentración de ADN en ng/ $\mu\text{l}$ . La concentración adecuada para el proceso de secuenciación debe ser de 20 ng/ $\mu\text{l}$ , para lo cual se diluye la muestra añadiéndole agua de grado HPLC (del inglés «High Performance Liquid Chromatography») a aquellas muestras que superen dicha concentración. En el caso de que las bandas en el gel de agarosa fueran muy poco brillantes, se toman puras; es decir, sin diluir.

El siguiente paso es la reacción de secuenciación, que consiste en una segunda PCR en la que se incorporan dNTP con un marcador fluorescente en el extremo 5' que finaliza el proceso de elongación de la polimerasa. Esto da lugar a cadenas de ADN de distinta longitud. Para ello, se preparó un «mastermix» que contaba, para cada muestra, con los siguientes reactivos y añadidos en el siguiente orden:

1. 4,86  $\mu\text{l}$  de agua destilada.
2. 1,5  $\mu\text{l}$  de tampón 5x Sequencing-Buffer.
3. 0,25  $\mu\text{l}$  de Big Dye Terminator Ready Reaction Mix.
4. 0,25  $\mu\text{l}$  de Half Big Dye Terminator Ready Reaction Mix.
5. 0,64  $\mu\text{l}$  del «reverse primer» del gen deseado, 10  $\mu\text{M}$ .

A continuación, se añaden 7,5  $\mu\text{l}$  de «mastermix» junto a 2,5  $\mu\text{l}$  del ADN previamente purificado en tubos nuevos y se introducen las muestras en el termociclador, donde serán sometidas a los siguientes ciclos de temperaturas:

- SSU:
  1. Desnaturalización inicial a 96 °C durante 1 min.
  2. Desnaturalización a 96 °C durante 10 s.
  3. Anillamiento a 56 °C durante 5 s.
  4. Extensión a 60 °C durante 4 min.
  5. Repetición de los pasos 2-4, 24 veces.
  6. Mantener a 15 °C durante tiempo indefinido.
- EF-1 $\alpha$ :
  1. Desnaturalización inicial a 96 °C durante 1 min.
  2. Desnaturalización a 96 °C durante 10 s.
  3. Anillamiento a 65 °C durante 5 s.
  4. Extensión a 60 °C durante 4 min.
  5. Repetición de los pasos 2-4, 24 veces.
  6. Mantener a 15 °C durante tiempo indefinido.

Por último, debe purificarse el producto para la secuenciación. Para ello, se añaden 30 µl de etanol 96% en cada tubo y se centrifugan a 3700 rpm durante 25 min. Posteriormente, se decanta el etanol 96% y se añaden 100 µl de etanol 70% a cada tubo. Se repiten a continuación la centrifugación en las mismas condiciones y la decantación del etanol. Finalmente, se añaden 18 µl de agua destilada a cada tubo, se agitan y se dejan incubar a temperatura ambiente y a oscuras durante 15 min. Este procedimiento se repite 3 veces y, con él, se consigue resuspender el ADN. El último paso es traspasar los 18 µl de muestra a una placa de secuenciación de 96 pocillos (Sarstedt, Alemania), que puede guardarse en el congelador (-21 °C) si no se van a secuenciar inmediatamente, o en la nevera (3-5 °C) si se van a secuenciar en un plazo de 24 horas.

### **Análisis de los resultados**

Se han obtenido un total de 263 nuevas secuencias del género *Lamproderma* para el gen SSU y 191 para el EF-1 $\alpha$ . Las muestras provienen tanto del herbario AH como de otros herbarios y colecciones privadas (Tabla 2). Los cromatogramas obtenidos como resultado de la extracción y secuenciación de ADN se han editado con el visualizador de cromatogramas Chromas (McCarthy 1998), para después realizar un primer alineamiento de las secuencias con el software libre BioEdit (Hall 2017). A continuación, se ha realizado el alineamiento completo en el servidor online MAFFT versión 7.487 (Katoh & Standley 2013), seleccionando el método E-INS-I para el gen SSU y el G-INS-I para el EF1 $\alpha$ , manteniendo para el resto de opciones las dadas por defecto. Por último, se comprueban y editan manualmente de nuevo los alineamientos resultantes.

Tabla 2. Herbarios de los cuales se han tomado muestras para secuenciar, ordenados alfabéticamente.

<b>Abreviación del herbario</b>	<b>Herbario</b>	<b>Propietario</b>
<b>AH</b>	Alcalá de Henares	Universidad de Alcalá
<b>BW</b>	Bernard Woerly	Bernard Woerly
<b>IC</b>	Aurelia Paz	Aurelia Paz
<b>M</b>	Múnich	Jardín Botánico de Múnich
<b>MM</b>	Marianne Meyer	Marianne Meyer
<b>SC</b>	Martin Schnittler	Universidad de Greifswald
<b>Skr</b>	Renée Skrzypczak	Renée Skrzypczak

Los árboles filogenéticos se han creado a través del método estadístico de máxima verosimilitud (ML del inglés «Maximum Likelihood») utilizando el servidor online IQ-TREE, desarrollado por Trifinopoulos *et al.* (2016). Se han utilizado las opciones que da el servidor por defecto, con la excepción de la heterogeneidad de tasas de sustitución, en la cual se ha activado la modalidad de estimación libre, marcándose la opción «Yes [+R]».

En primer lugar, se ha realizado un árbol del género *Lamproderma* con las 852 secuencias del marcador molecular SSU, de las cuales 262 fueron obtenidas durante la presente tesis y 552 se descargaron de la base de datos de GenBank (Benson *et al.* 2013). En este primer árbol se ha utilizado el género *Meriderma* como «outgroup» o grupo externo (38 secuencias nuevas obtenidas durante la presente tesis) para enraizarlo. Se han analizado para la creación de este árbol un total de 737 posiciones de nucleótidos y el modelo de sustitución utilizado ha sido el SYM+R3. En el resto de los árboles, el género

escogido inicialmente como «outgroup», *Meriderma*, se ha sustituido por *Diderma*, el cual tiene menor complejidad.

A continuación, se ha realizado un segundo árbol con el mismo marcador en el que se han eliminado aquellas especies y secuencias que no ofrecían información relevante. También se han eliminado entradas con secuencias exactas, dejando exclusivamente una secuencia por ribotipo. Esto ofrece árboles manejables y fáciles de interpretar. El número total de secuencias de este árbol son 165 (46 nuevas obtenidas durante la presente tesis, 104 de *Lamproderma* descargadas de GenBank y 15 de *Diderma* descargadas de GenBank). Se han analizado para este árbol 744 posiciones de nucleótidos y se ha utilizado el modelo de sustitución SYM+R4.

El siguiente paso es contrastar los resultados del árbol obtenido con el gen SSU con el árbol del marcador molecular EF-1 $\alpha$ . Para la creación del árbol completo y preliminar del gen EF-1 $\alpha$  se han utilizado un total de 180 secuencias, de las cuales 147 se han obtenido durante la realización de la presente tesis; mientras que 8 secuencias de *Lamproderma* y 25 secuencias de *Diderma* se han descargado de la base de datos de GenBank. Se han analizado entonces 567 posiciones de nucleótidos y se ha creado el árbol con el modelo de sustitución TN+F+I+G4. A continuación, se han cribado las secuencias utilizadas, dejando solo aquellas variantes únicas y obteniendo así un árbol con 51 secuencias (33 nuevas obtenidas durante la presente tesis, 5 de *Lamproderma* descargadas de GenBank y 13 de *Diderma* descargadas de GenBank). Para la creación de este árbol se analizaron 567 posiciones de nucleótidos bajo el modelo de sustitución TN+F+I+G4.

La última tanda de árboles creados corresponde a la concatenación de los dos genes utilizados previamente. Para ello, en primer lugar, se buscan aquellos ejemplares con secuencias legibles de ambos genes. El factor limitante es el marcador EF-1 $\alpha$ , del cual se obtuvieron un menor número de secuencias útiles en la presente tesis, además de que el número de secuencias de *Myxomycetes* disponibles en GenBank para este gen tampoco es elevado. Después se concatenan ambas secuencias, una a continuación de la otra, y se crea un archivo de texto de la partición, en el que se indican las posiciones nucleotídicas que ocupan ambos genes. A pesar de las adversidades con el gen EF-1 $\alpha$ , se realizó un árbol preliminar con 171 secuencias concatenadas, de las cuales 159 fueron obtenidas durante la presente tesis, y se descargaron de GenBank 4 secuencias de *Lamproderma* y 8 de *Diderma*. Para la creación de este árbol se han analizado un total de 1177 posiciones de nucleótidos y se han utilizado dos modelos de sustitución distintos, uno para cada marcador molecular. El TNe+I+G4 fue el elegido para el marcador molecular SSU, mientras que el modelo de sustitución TN+F+I+G4 fue el que mejor se adaptó al EF-1 $\alpha$ .

Finalmente, se ha realizado una criba de las secuencias concatenadas que fueran idénticas, dejando solo las secuencias únicas y eliminando las repetidas. Se ha creado así un árbol reducido que cuenta únicamente con las distintas secuencias únicas de cada una de las morfoespecies. En este árbol se han utilizado 57 secuencias, 47 de ellas nuevas y obtenidas durante la presente tesis, mientras que se han descargado de GenBank 4 secuencias de *Lamproderma* y 6 de *Diderma*. Se han analizado un total de

1176 posiciones de nucleótidos bajo los mismos modelos de sustitución utilizados en el párrafo anterior.

Los árboles se han analizado y preeditado con el servidor online iTOL, desarrollado por Letunic & Bork (2019), y han sido editados posteriormente con el software libre Inkscape (Inkscape Project 2021).

## **Resultados**



## Estudio taxonómico

### *Tratamiento sistemático*

El tratamiento sistemático que se sigue en la presente tesis es el propuesto por Leontyev *et al.* (2019). La razón de ello es que se trata del primer estudio que ha combinado estudios moleculares con los conocimientos taxonómicos y sistemáticos tradicionales. Como ya se ha comentado, la nomenclatura de los *Myxomycetes* está regida por el *International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants* (2018). Por este motivo, el rango de superorden propuesto por Leontyev *et al.* (2019) se ha obviado, ya que es un taxón no reconocido en este Código, aunque sí lo es en el de nomenclatura zoológica.

De acuerdo con el artículo comentado en el párrafo anterior, el filo *Eumycetozoa* agrupa las clases *Dictyosteliomycetes*, *Ceratiomyxomycetes* y *Myxomycetes*. Dentro de esta última, la clasificación hasta el rango de género es la siguiente:

- ❖ Subclase *Lucisporomycetidae*:
  - Orden *Cribrariales*:
    - Familia *Cribrariaceae*:
      - Géneros: *Cribraria*, *Lindbladia*, *Licaethalium* cf.
  - Orden *Reticulariales*:
    - Familia *Reticulariaceae*:
      - Géneros: *Alwisia*, *Lycogala*, *Reticularia*, *Tubifera*.
  - Orden *Liceales*:
    - Familia *Liceaceae*:
      - Géneros: *Licea* (cf. si incluye *Listerella*).
  - Orden *Trichiales*:
    - Familia *Dianemataceae*:
      - Géneros: *Calomyxa*, *Dianema*, *Dictydiaethalium* *Prototrichia*.
    - Familia *Trichiaceae*:
      - Géneros: *Hemitrichia*, *Arcyria* (cf. si incluye *Arcyodes*), *Perichaena*, *Trichia* (cf. si incluye *Cornuvia*, *Metatrichia*, *Oligonema*).
- ❖ Subclase *Columellomycetidae*:
  - Orden *Echinosteliales*:
    - Familia *Echinosteliaceae*:
      - Géneros: *Barbeyella*, *Echinostelium* (cf. si incluye *Semimorula*).
  - Orden *Clastodermatales*:
    - Familia *Clastodermataceae*:
      - Géneros: *Clastoderma*.
  - Orden *Meridermatales*:
    - Familia *Meridermataceae*:
      - Géneros: *Meriderma* (cf. si incluye *Collaria*).
  - Orden *Stemonitidales*:
    - Familia *Stemonitidaceae*:
      - Géneros: *Macbrideola*, *Stemonitis*, *Symphytocarpus*.

- Familia *Amaurochaetaceae*: *Comatricha*, *Stemonaria*, *Stemonitopsis*, *Amaurochaete*, *Brefeldia*, *Enerthenema*, *Paradiacheopsis*.
- Orden *Physarales*:
  - Familia *Lamprodermataceae*:
    - Géneros: *Lamproderma* (cf. si incluye *Colloderma*, *Elaeomyxa*, *Diacheopsis*).
  - Familia *Didymiaceae*:
    - Géneros: *Diderma*, *Didymium*, *Lepidoderma*, *Mucilago*.
  - Familia *Physaraceae*:
    - Géneros: *Craterium*, *Leocarpus*, *Fuligo*, *Physarum* (cf. si incluye *Badhamia*, *Physarella*, *Physarina*, *Kelleromyxa*).

En algunos géneros puede verse que se han añadido uno o varios géneros entre paréntesis precedidos de «cf. si incluye». Esto se debe a que los estudios moleculares dan lugar a lo que se conoce como complejos de especies, que se resolverán cuando futuros estudios moleculares se centren únicamente en esas especies o géneros. Por otro lado, el género *Licaethalium* cf. está pendiente de revalidación.

Los autores no pudieron obtener información molecular de algunos géneros porque no tuvieron acceso a muestras de *Arcyriatella*, *Calonema*, *Minakatella* y *Trichioides*, pertenecientes a la subclase *Lucisporomycetidae*; y tampoco de *Diachea*, *Echinosteliopsis*, *Leptoderma*, *Paradiachea*, *Protophysarum*, *Trabrooksia* y *Willkommangea*, pertenecientes a la subclase *Columellomycetidae*.

### ***Consideraciones previas***

Los taxones que aparecen en el apartado «Descripción y observaciones» se han ordenado alfabéticamente por género y especie. Siguiendo a Lado (2005-2021), se indican, en cada uno de los taxones, protólogo y basiónimo, posibles sinonimias y nombre abreviado de los autores.

Dentro de cada taxón se indica el material estudiado, apartado que recoge los datos de todas las recolecciones realizadas y estudiadas de cada taxón. Los datos que se incluyen se encuentran en el siguiente orden: localidad, hábitat, fecha, recolector y número de herbario.

- Localidad: se indica el lugar de recolección, comenzando por el país hasta llegar al nivel de municipio, pueblo o paraje natural. A continuación, y siempre y cuando se dispusiera de esta información, se han añadido las coordenadas y la altitud de recolección.
- Hábitat: se indica el tipo de sustrato sobre el que se encuentra la muestra (hojas, acículas, ramas, corteza, roca, etc.). Cuando ha sido posible, se ha identificado la planta.
- Fecha: establecida en el formato dd/mm/aaaa de recolección.
- Recolector: se indica el nombre completo del o de los recolectores.
- Número de herbario: se indica el número de herbario de la Universidad de Alcalá (acrónimo AH) bajo el cual se conserva la muestra.

El orden establecido para el material estudiado es, en primer lugar, alfabético, dependiendo del país y de la comunidad (departamento en Francia o región en Italia). A continuación, la separación se ha realizado en función de la fecha de recolección. Finalmente, cuando se han recolectado numerosas muestras en el mismo lugar y fecha, estas se han agrupado en función del sustrato sobre el que se encontraron.

Por último, cabe indicar que se han utilizado las abreviaturas MEB (microscopio electrónico de barrido) y diám. (diámetro).

**Descripción y observaciones**

***Arcyria versicolor* W. Phillips, Grevillea 5: 115 (1877) Ilustración 7**  
 = *Arcyria vitellina* W. Phillips, Grevillea 5: 115 (1877).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Valdesquí, entre la carretera (calle Angostura) y el arroyo de las Guarramillas, 1830 m, sobre madera y corteza de *Pinus sylvestris*, 24/5/2018, leg. Ángela López Villalba, Juan Ramón Díaz Carlavilla & Gabriel Moreno, AH 50094; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre madera, 9/5/1997, leg. Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30004.

Esporangios sentados a cortamente estipitados, de aislados a formando pequeños grupos, de  $1-4 \times 0,5-1,5$  mm. Peridio evanescente en el tercio superior, dando lugar a un cálculo en los  $\frac{2}{3}$  inferiores, que abre de forma circuncésil a irregular, de color mostaza a oliváceo, iridiscente y hialino, ornamentado en la cara interior por espínulas. Pie, si presente, aparece como una continuación adelgazada del cálculo, de hasta 1 mm. Capilicio filamentososo, abundante, congestionado, formado por eláteres de  $6-8 \mu\text{m}$  de diám., de color mostaza a la lupa, amarillo hialino en luz transmitida, ornamentados con espinas curvas y numerosas, de  $1-1,5 \mu\text{m}$  de longitud, con tendencia a unirse por un retículo incompleto; además, presentan engrosamientos globosos a ovalados y ramificaciones expandidas. Esporas de mostaza a pardo-verdosas en masa, amarillo-hialinas en luz transmitida,  $8-10 \mu\text{m}$  de diám., con las verrugas y grupos de verrugas típicos del género.

Comentarios – *Arcyria versicolor*, especie poco habitual que, cuando se encuentra, suele ser sobre madera que ha estado cubierta previamente por nieve. Aunque hay recogidas ciertas citas que no mencionan el componente nival, como es el caso de Oltra & Lado (2015) y Oltra & Castillo (2004), además de las curiosas citas recogidas por Lado & Wrigley de Basanta (2008) en ambientes neotropicales.

Es complicado confundir esta especie con otras del género *Arcyria* F.H. Wigg. debido a su tamaño, coloración y ecología. Pero, precisamente por sus caracteres morfológicos, podría confundirse con algún integrante de los géneros *Trichia* Haller o *Hemitrichia* Rostaf. Estos dos últimos géneros poseen un capilicio formado por eláteres ornamentados con una espiral, sus esporas en masa adoptan un color amarillo brillante, y la ornamentación esporal es distinta a la del género *Arcyria*.



Ilustración 7. *Arcyria versicolor*, AH 50094, a. Esporangios a la lupa, b. Filamento del capilicio y esporas en luz transmitida, c. Detalle de la ornamentación del cálculo.

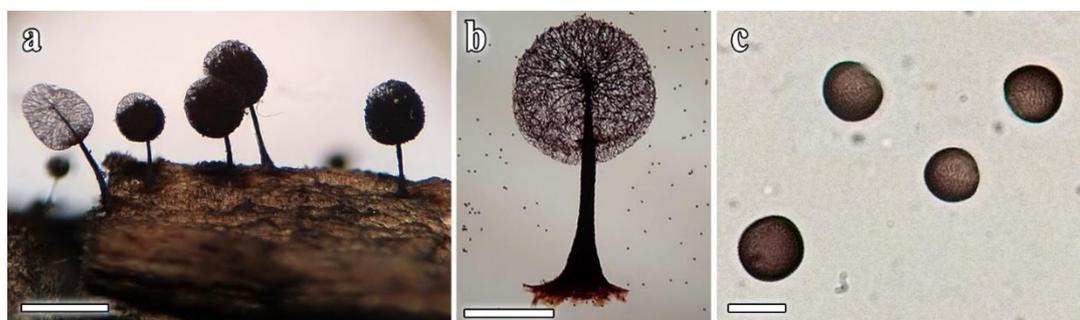
Escalas: a = 1 mm, b-c =  $10 \mu\text{m}$ .

***Comatricha calderaensis* P. Price, G. Moreno & A. Castillo, in Moreno, Castillo & Price, Bol. Soc. Micol. Madrid 32: 106 (2008) *Ilustración 8***

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Barranco de San Juan, Monachil, 2550 m, N 37°5'19,65" O 3°22'48,74", sobre tablón de madera, 4/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50244; Madrid, Puerto de Cotos, sobre corteza de *Pinus* sp., 30/3/2005, *leg.* Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50787 junto a *Comatricha pseudoalpina* y *Lamproderma maculatum*; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera de *Pinus* sp., 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55565; Puerto de Navacerrada BM, sobre madera industrial, 9/7/2009, *leg.* Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50764; Puerto de Navacerrada VC, 2100 m, sobre madera industrial, 8/5/2011, *leg.* Antonio Sánchez, AH 45943; Valdesquí, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55675; Valdesquí, entre la carretera (calle Angostura) y el arroyo de las Guarramillas, 1830 m, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 24/5/2018, *leg.* Ángela López Villalba, Juan Ramón Díaz Carlavilla & Gabriel Moreno, AH 50099; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, *leg.* Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50341; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, *leg.* Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50329 junto a *Comatricha ellae*; *ibidem*, AH 50280; *ibidem*, AH 50306; *ibidem*, AH 50324; *ibidem*, AH 50330; *ibidem*, AH 50335; entre las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 27/6/2018, *leg.* Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50383 junto a *Licea* sp.; *idem*, AH 50387 junto a *Licea* sp.; *ibidem*, AH 50388 junto a *Licea* sp.; *ibidem*, AH 50393 junto a *Licea* sp.; *ibidem*, AH 50394 junto a *Licea* sp.; *ibidem*, AH 50368 junto a *Comatricha nigricapillitia*; *ibidem*, AH 50367; *ibidem*, AH 50369; *ibidem*, AH 50384; *ibidem*, AH 50391.

Esporangios estipitados, de 1-2 mm de altura, que crecen desde aislados hasta formando grupos con numerosas fructificaciones separadas unas de otras. Esporoteca subglobosa a ovoide, que alcanza la mitad de la altura del esporangio. Peridio evanescente, que queda únicamente en la base de la esporoteca a modo de collar. Pie de hasta ½ de la altura total, negruzco a la lupa, pardo rojizo en luz transmitida, con tendencia cónica en la base, que es fibrosa. Capilicio filamentoso, abundante, negruzco a la lupa, pardo oscuro en luz transmitida, anastomosado en la mitad inferior y abriéndose hacia el ápice de la esporoteca, con las terminaciones puntiagudas y concoloras al resto del capilicio, formado por filamentos de 1-2  $\mu\text{m}$  de diám. ornamentados ocasionalmente con cortas espinas. Columela que alcanza el tercio superior de la esporoteca, concolora con el pie, que se ramifica tanto a lo largo como en el ápice, dando lugar en este último a 2-5 ramas principales. Esporas pardas en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-13  $\mu\text{m}$  de diám., regularmente espinulosas.

Comentarios – *Comatricha calderaensis* se caracteriza por sus esporocarpos estipitados de gran tamaño (hasta 2 mm), con esporotecas alargadas y pardas cuando conservan las esporas, además de por las 2-6 ramas principales del capilicio que surgen del ápice de la columela.



*Ilustración 8. Comatricha calderaensis*, AH 50335, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, c. Esporas.

Escalas: a = 1 mm, b = 500  $\mu\text{m}$ , c = 10  $\mu\text{m}$ .

***Comatricha nigricapillitia* (Nann.-Bremek. & Bozonnet) A. Castillo, G. Moreno & Illana, in Castillo, Moreno, Illana & Lago, Mycol. Res. 101(11): 1331 (1997)**

Ilustración 9

- = *Collaria nigricapillitia* (Nann.-Bremek. & Bozonnet) Lado, Cuad. Trab. Fl. Micol. Iber. 16: 19 (2001).
- ≡ *Lamproderma nigricapillitium* Nann.-Bremek. & Bozonnet, in Nannenga-Bremekamp, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C. 92(4): 510 (1989).
- = *Collaria chionophila* Lado, Anales Jard. Bot. Madrid 50(1): 9 (1992).
- = *Comatricha chionophila* (Lado) G. Moreno, in Illana, Moreno & Castillo, Cryptog. Mycol. 14(4): 243 (1993).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Navacerrada, 1975 m, sobre raíz de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 18/5/2000, leg. Antonio Sánchez, AH 25848 junto a *Prototrichia schroeteri*; idem, 1925 m, sobre madera, 18/5/2000, leg. Antonio Sánchez, AH 25856; Puerto de Navacerrada, 1950 m, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 5/6/2004, leg. Antonio Sánchez, AH 55739; Puerto de Cotos, sobre madera de *Pinus* sp., 30/3/2005, leg. Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50799; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera de *Pinus* sp., 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55605 junto a *Comatricha ellae*; ibidem, AH 55611 junto a *Comatricha ellae*; ibidem, AH 55616 junto a *Comatricha ellae* y *Licea* sp.; ibidem, AH 55617 junto a *Licea* sp y *Comatricha ellae*; ibidem, AH 55625 junto a *Comatricha ellae* y *Licea* sp.; ibidem, AH 55600; idem, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55563; Puerto de Navacerrada BM, sobre restos leñosos, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50757; idem, sobre madera industrial, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50766; Valdesquí, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55682 junto a *Comatricha* sp. y *Lamproderma pulveratum*; ibidem, AH 55677; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, sobre madera *Cytisus oromediterraneus*, 17/7/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55706 junto a *Dianema leptotrichum*; ibidem, AH 55723 junto a *Licea* sp. y *Lamproderma ovoideum*; ibidem, AH 55711 junto a *Comatricha nigricapillitia* y *Comatricha ellae*; ibidem, AH 55713; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50344; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50282 junto a *Licea* sp; ibidem, AH 50281; ibidem, AH 50318; idem, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50368 junto a *Comatricha calderaensis*; ibidem, AH 50372 junto a *Licea* sp.; ibidem, AH 50360; ibidem, AH 50361; ibidem, AH 50379; ibidem, AH 50382; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre tablón de madera, 21/7/2018, leg. Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50527; Segovia, carretera Navacerrada-Cotos km 44, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21778; ibidem, AH 21850; Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre madera, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50820 junto a *Enerthenema* sp., *Licea* sp. y *Comatricha* sp.; ibidem, AH 50823 junto a *Comatricha* sp.; ibidem, AH 50816; ibidem, AH 55501.

Esporangios estipitados, de 1-1,5 mm de altura. Esporoteca globosa, negruzca, de 0,8-1,2 mm de diám. Peridio normalmente evanescente, que queda en la base de la esporoteca a modo de collar pardo-rojizo de pequeño tamaño y en las puntas de los filamentos del capilicio. Pie corto, robusto, de 0,25-0,4 mm de altura (hasta 1/3 de la altura del esporangio), negro, con la base ensanchada y fibrosa. Capilicio filamentososo, formado por filamentos de 1-3 µm de diám., que emergen tanto a lo largo de la columela como del ápice, anastomosado, con abundantes espinas y apéndices, además de terminaciones irregulares. Columela concolora con el pie, que alcanza entre la mitad y el tercio superior de la esporoteca, donde termina truncada. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-11 µm de diám., espinulosas.

Comentarios – *Comatricha nigricapillitia* es una especie fácil de identificar macroscópicamente debido a sus esporangios robustos, con una esporoteca patente y negra, que bajo el microscopio posee abundantes espinas y apéndices en los filamentos del capilicio.

Un detalle de esta especie es la existencia de dos especies o variedades no publicadas, una con las esporas en masa pardo oscuras y otra con las esporas en masa completamente negras. Esta variación se ha confirmado molecularmente por Fiore-Donno *et al.* (2008), aunque todavía queda pendiente su publicación, tras un estudio más profundo de cómo delimitar ambos taxones.

*Comatricha nigricapillitia* puede confundirse fácilmente con las especies nivales del género *Enerthenema* Bowman en las que no aparezca el disco apical típico del género. Ambas especies de *Enerthenema* se diferencian de *C. nigricapillitia* en que su capilicio no está anastomosado, sino que cuelga del disco apical que forma la columela en su ápice. Además, *E. melanospermum* T. Macbr. & G.W. Martin se diferencia de *C. nigricapillitia* en su mayor tamaño esporal (12-14  $\mu\text{m}$  de diám.). Es interesante señalar que, en el trabajo de Fiore-Donno *et al.* (2008) comentado en el párrafo anterior, los estudios moleculares revelaron que los ejemplares pardos de *C. nigricapillitia* conforman el clado hermano del género *Enerthenema*, mientras que los ejemplares negros se sitúan más cercanos al resto de especies de *Comatricha* Preuss.

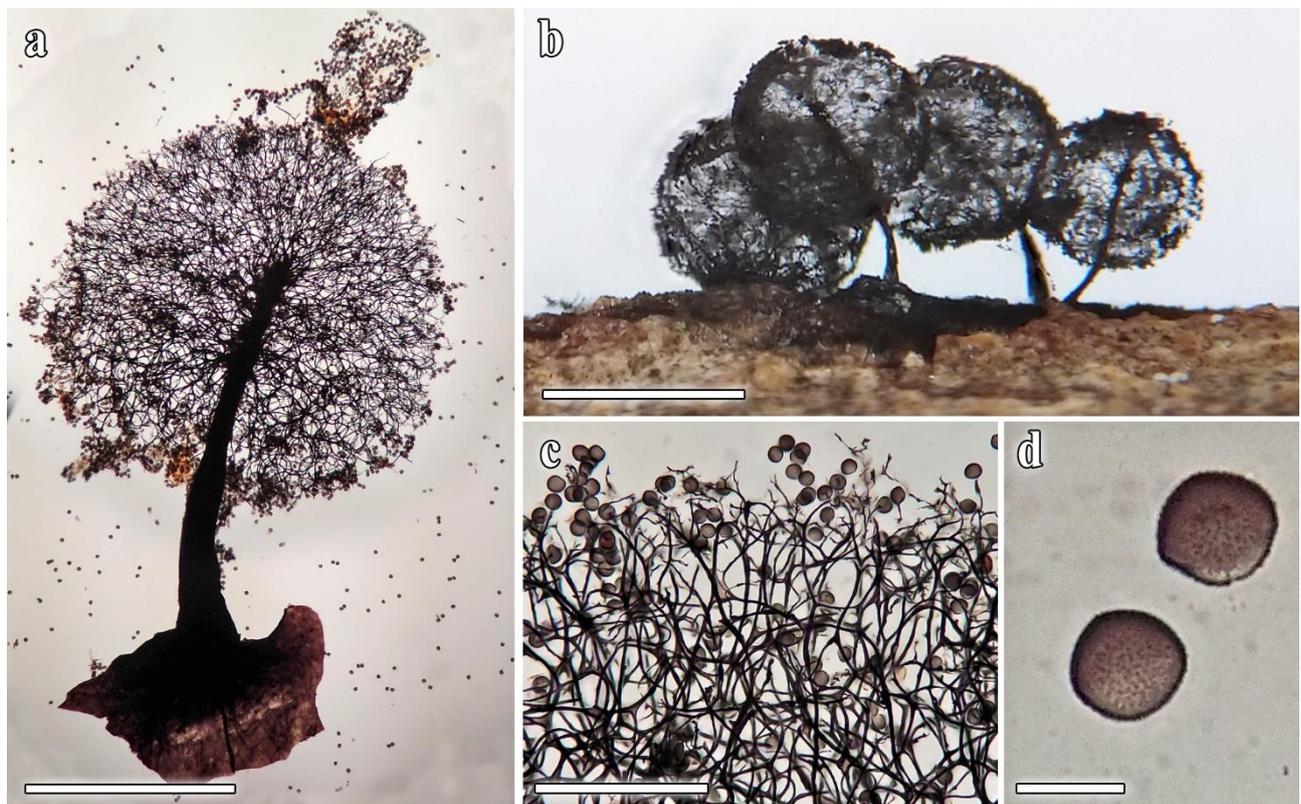


Ilustración 9. *Comatricha nigricapillitia*, AH 50361, a. Esporangio en luz transmitida, b. Esporangios a la lupa, c. Detalle de los filamentos del capilicio y sus ápices en luz transmitida, d. Esporas.  
Escala: a = 500  $\mu\text{m}$ , b = 1 mm, c = 100  $\mu\text{m}$ , d = 10  $\mu\text{m}$ .

***Comatricha pseudoalpina* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez & Illana, Bol. Soc. Micol. Madrid 28: 24 (2004)**

*Ilustración 10*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre madera de *Pinus sylvestris*, 1/5/2018, *leg.* Paco Moreno, AH 50275; Madrid, Puerto de Cotos, sobre corteza de *Pinus* sp., 30/3/2005, *leg.* Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50787 junto a *Lamproderma maculatum* y *Comatricha calderaensis*; *idem*, sobre madera de *Pinus* sp., 30/3/2005, *leg.* Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50793 junto a *Enerthenema intermedium*; *idem*, sobre madera y corteza de *Pinus* sp., 30/3/2005, *leg.* Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50791; *idem*, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 30/3/2005, *leg.* Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50801; *ibidem*, AH 50802; *idem*, sobre restos de *Pinus sylvestris*, 30/3/2005, *leg.* Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50796; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera de *Pinus* sp., 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55542 junto a *Enerthenema intermedium*; *ibidem*, AH 55566; *idem*, sobre corteza y madera de *Pinus* sp., 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55552; *idem*, sobre restos leñosos, 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55575; Puerto de Cotos, 1870 m, sobre madera y corteza de *Pinus sylvestris*, 10/4/2010, *leg.* Antonio Sánchez, AH 44117; Segovia, Puerto de Cotos, sobre restos leñosos, 28/3/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50776; Navacerrada, sobre restos leñosos, 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55524; Puerto de Cotos, sobre corteza de *Pinus sylvestris*, 24/4/2010, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48759; *ibidem*, AH 48765; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre madera, 9/5/1997, *leg.* Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30006.

Esporangios cortamente estipitados, de 2-3 mm de altura. Esporoteca cilíndrica a obpiriforme, negruzca, de 1,5-2 mm, con el ápice normalmente más ancho que la base. Peridio normalmente evanescente, aunque no completamente, ya que queda tanto en la base de la esporoteca a modo de collar o hasta de cálculo, como en forma de parches argéteos por toda la esporoteca. Pie corto, de 0,3-0,75 mm de altura ( $\frac{1}{4}$  a  $\frac{1}{5}$  de la altura total), negro, con la base ensanchada y fibrosa. Capilicio filamentososo, formado por filamentos de 1-2  $\mu\text{m}$  de diám., que emergen tanto a lo largo de la columela como del ápice, anastomosado en la mitad basal y abierto en la apical, en ocasiones con espinas periféricas, y las terminaciones puntiagudas y pardo-claras. Columela concolora con el pie, que alcanza prácticamente el ápice de la esporoteca. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 9-11  $\mu\text{m}$  de diám., densamente espinulosas.

Comentarios – *Comatricha pseudoalpina* se caracteriza por los esporangios de gran tamaño, pudiendo llegar en ocasiones a los 4 mm de altura (Moreno *et al.* 2010), esporoteca cilíndrica a obpiriforme, con restos de peridio argéteos, y pie corto.

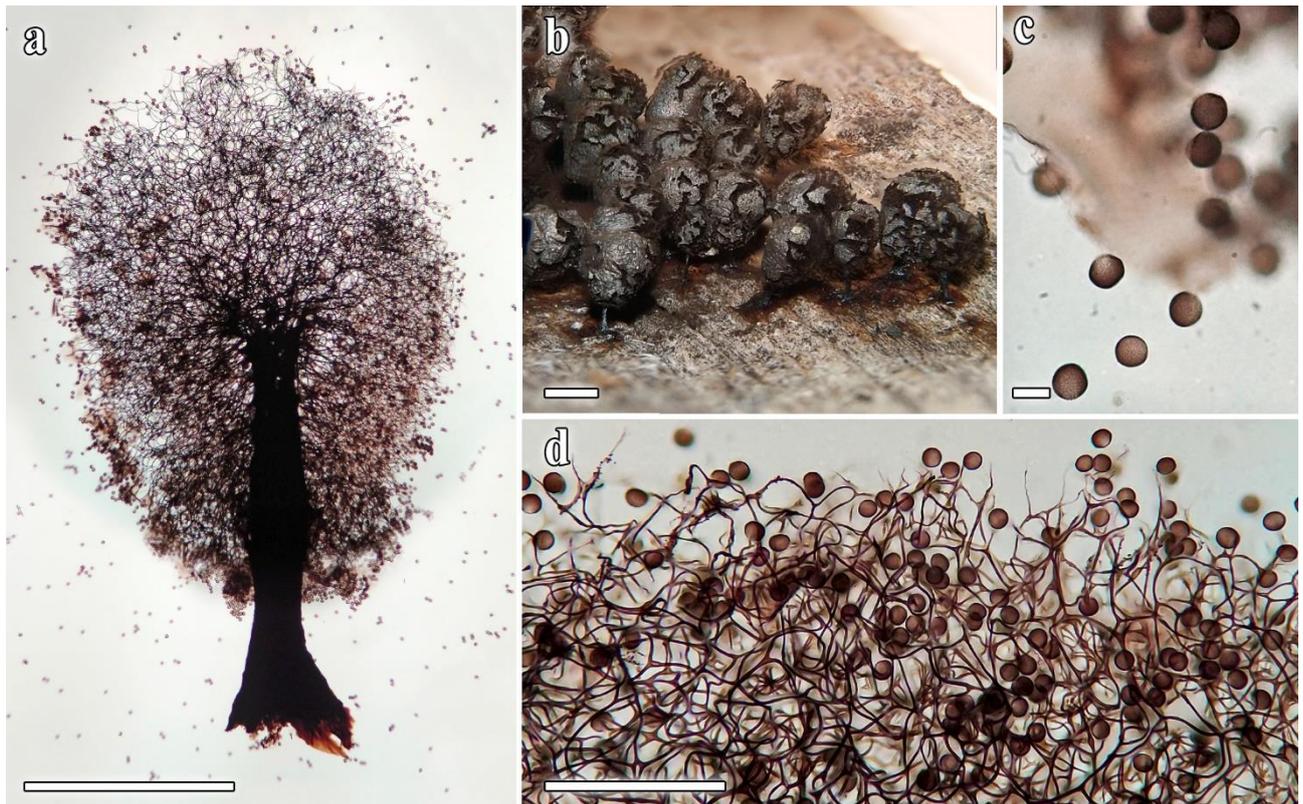


Ilustración 10. *Comatricha pseudoalpina*, AH 50802, a. Esporangio en luz transmitida, b. Esporangios a la lupa, c. Esporas en luz transmitida, d. Detalle de los filamentos del capilicio y sus ápices.  
Escala: a = 500  $\mu$ m, b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m, d = 100  $\mu$ m.

***Comatricha sinuatocolumellata* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez & Illana,  
Bol. Soc. Micol. Madrid 28: 26 (2004)**

Ilustración 11

= *Comatricha alpina* Kowalski *sensu* Kowalski, Madroño 22(3): 152 (1973).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Segovia, Puerto de Cotos, sobre madera de *Pinus* sp., 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50779; Navacerrada, sobre restos leñosos, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50812 junto a *Comatricha ellae*; ibidem, AH 50821 junto a *Comatricha* sp.; ibidem, AH 50825 junto a *Comatricha ellae*.

Esporangios estipitados, de 2-3,5 mm de altura. Esporoteca cilíndrica con tendencia cónica, parduzca. Peridio totalmente evanescente. Pie de 0,5-0,75 mm de altura ( $\frac{1}{3}$  a  $\frac{1}{4}$  de la altura total), negro, con la base ensanchada y fibrosa. Capilicio filamentososo, formado por filamentos lisos, ondulados, de 1-2 mm de diám., que emergen a lo largo de la columela, anastomosado en el interior de la esporoteca y en la periferia, abierto en ambos sitios hacia el ápice. Columela concolora con el pie, que alcanza prácticamente el ápice de la columela, donde se dobla y retuerce de manera sinuosa, lo que le otorga su nombre. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 9-11  $\mu\text{m}$  de diám., espinulosas.

Comentarios – *Comatricha sinuatocolumellata* es inconfundible por la forma curva y, en ocasiones, retorcida que adopta la columela en la parte superior, además de por el tamaño de hasta 4 mm de altura de sus esporangios (Moreno *et al.* 2010) y la forma cónica que adoptan sus esporotecas.



Ilustración 11. *Comatricha sinuatocolumellata*, AH 50825, a. Esporangio en luz transmitida, b. Esporangios a la lupa, c. Esporas y terminaciones del capilicio en luz transmitida.

Escalas: a = 500  $\mu\text{m}$ , b = 1 mm, c = 10  $\mu\text{m}$ .

***Dianema leptotrichum* A. Sánchez, G. Moreno & A. Castillo, in Moreno, Sánchez & Castillo, Bol. Soc. Micol. Madrid 35: 113 (2011) Ilustración 12**

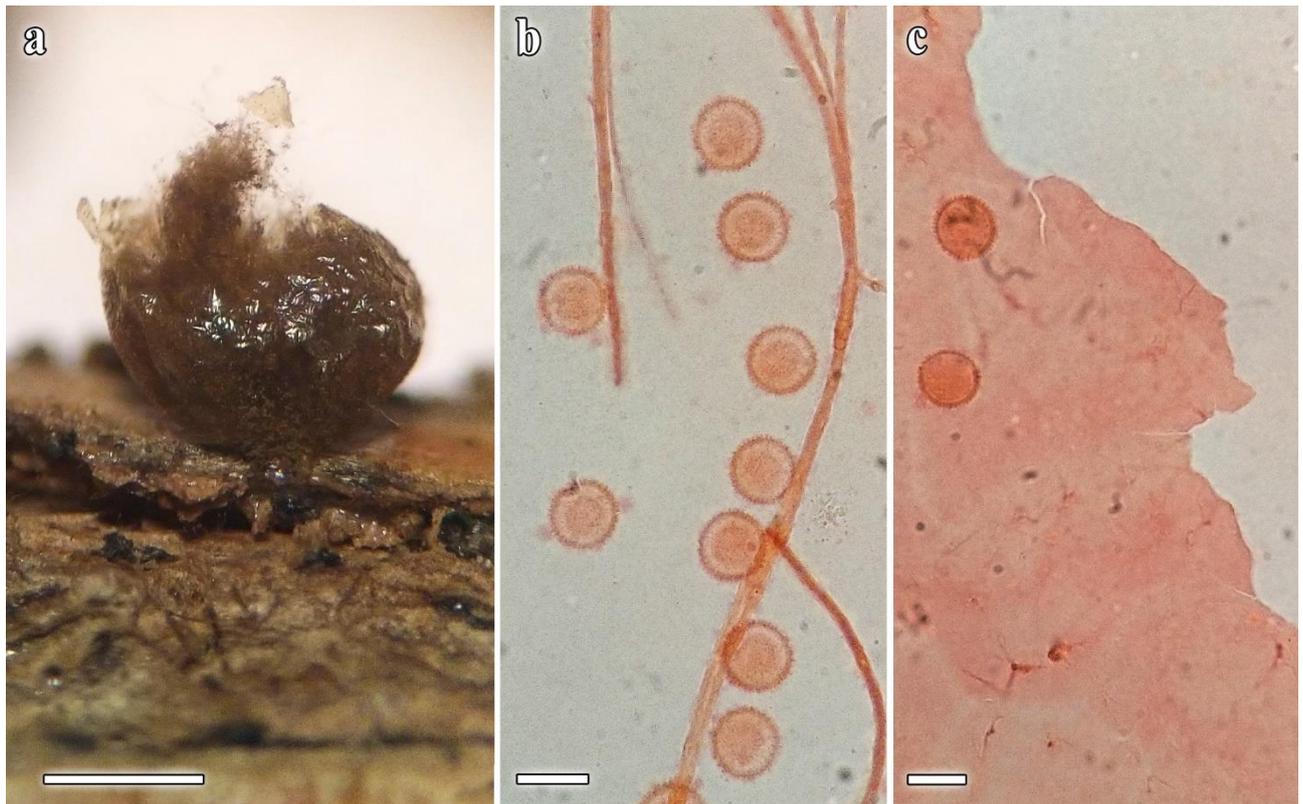
MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Navacerrada VC, sobre tallos de *Cytisus oromediterraneus*, 24/6/2013, leg. Gabriel Moreno & Antonio Sánchez, AH 55728; idem, 25/7/2013, leg. Antonio Sánchez, AH 44143; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, sobre madera *Cytisus oromediterraneus*, 17/7/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55706 junto a *Comatricha nigricapillitia*; ibidem, AH 55707; ibidem, AH 55708; ibidem, AH 55717; ibidem, AH 55724; Puerto de Navacerrada B, 2200 m, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 10/8/2013, leg. Antonio Sánchez, AH 44171; Segovia, Puerto de Navacerrada, 2000 m, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 24/6/2013, leg. Antonio Sánchez, AH 44144 junto a *Lamproderma maculatum*, idem, 1925 m, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 2/5/2014, leg. Antonio Sánchez, AH 44169.

Esporangios sentados, aislados a formando pequeños grupos. Esporoteca globosa a subglobosa, de 0,5-2 mm de diám., con colores que varían del oliváceo al parduzco, iridiscente. Peridio membranoso, simple, amarillo hialino en luz transmitida, sin sustancias de desecho. Capilicio formado por filamentos flexuosos, de 1-2(-3)  $\mu\text{m}$  de diám. que adelgazan hacia la periferia, amarillo-hialinos, ocasionalmente bifurcados, lisos, raramente con algún nódulo interno o ensanchamiento, que conectan la base con el ápice de la esporoteca. Esporas oliváceas en masa, amarillo-hialinas en luz transmitida, 10-13  $\mu\text{m}$  de diám., con espinas abundantes que se hacen patentes al teñirse con Ecolina®.

Comentarios – *Dianema leptotrichum* se caracteriza por sus esporocarpos oliváceos a parduzcos, iridiscentes, y el capilicio fino (1-2  $\mu\text{m}$  de diám.) y flexuoso. Al MEB, la ornamentación esporal está formada por abundantes báculos con distribución irregular (Moreno *et al.* 2011).

La especie nival más cercana es *Dianema nivale* (Meyl.) G. Lister, la cual posee un capilicio filamentoso que alcanza un diámetro de hasta 6  $\mu\text{m}$  de diám. en la parte basal de la esporoteca, que adelgaza hacia la periferia (Moreno *et al.* 2011). Además, las esporas son de menor tamaño, llegando a alcanzar 11  $\mu\text{m}$  de diám.

*Dianema leptotrichum* también podría confundirse con *Dianema harveyi* Rex, especie no nival. Esta suele tener colores más anaranjados o parduzcos, su capilicio es rígido, ramificado, vertical, y da lugar a expansiones membranosas en contacto con el peridio; sus esporas son algo más pequeñas, de 9-11  $\mu\text{m}$  de diám. (Poulain *et al.* 2000).



*Ilustración 12. Dianema leptotrichum, AH 55708, a. Esporangio a la lupa, b. Esporas y filamentos del capilicio en luz transmitida, c. Detalle del peridio simple y sin sustancias de desecho, y esporas.*  
*Escalas: a = 1 mm, b-c = 10  $\mu$ m.*

***Dianema nivale* (Meyl.) G. Lister, in Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 3, 254 (1925)** *Ilustración 13*

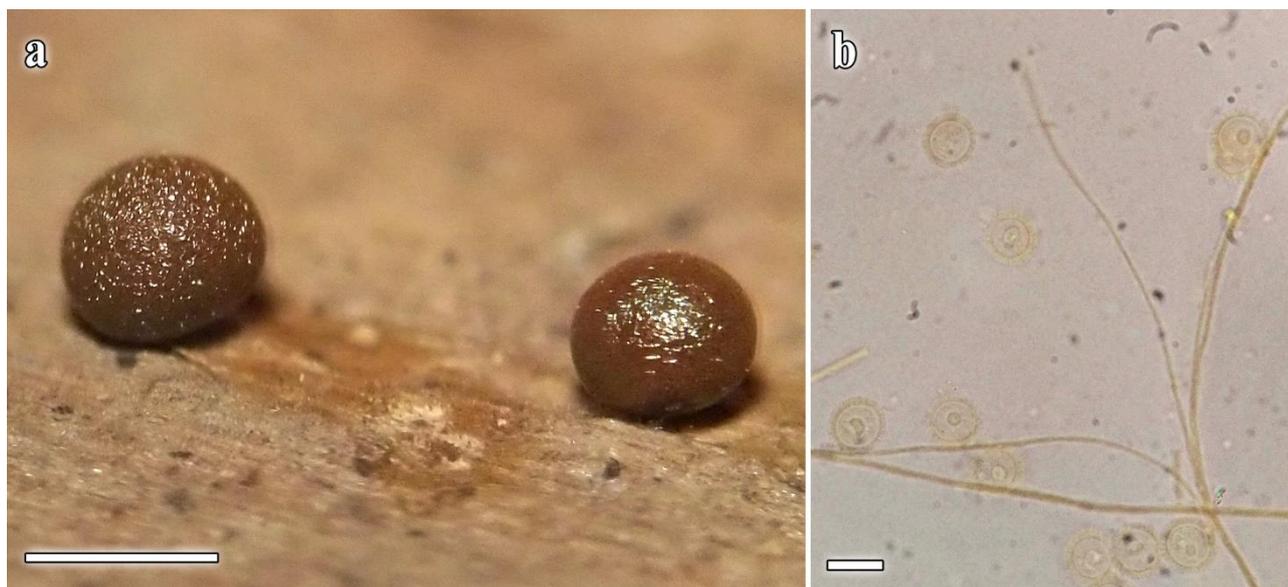
≡ *Lamprodermopsis nivalis* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 46:56 (1910)

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, sobre madera, 19/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55626; Madrid, entre las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50359 junto a *Meriderma* sp.; ibidem, AH 50373.

Esporangios sentados, aislados a formando pequeños grupos. Esporoteca globosa a subglobosa, de 0,75-1,25 mm de diám., con colores pardo-anaranjados a pardocobrizos, con reflejos iridiscentes verdosos. Peridio membranoso, simple, amarillo hialino en luz transmitida, sin sustancias de desecho. Capilicio formado por filamentos flexuosos, de (2-)3-5  $\mu\text{m}$  de diám. amarillo-hialinos, que adelgazan y se ramifican hacia la periferia, lisos, que conectan la base con el ápice de la esporoteca. Esporas anaranjadas en masa, amarillo-hialinas en luz transmitida, 9-10,5  $\mu\text{m}$  de diám., con espinas prácticamente inapreciables si la preparación no se ha teñido.

Comentarios – *Dianema nivale* se caracteriza por sus esporocarpos anaranjados, iridiscentes, y el capilicio de hasta 6  $\mu\text{m}$  en la base de la esporoteca.

Las diferencias entre *Dianema nivale* y otras especies cercanas pueden encontrarse bajo el epígrafe de *Dianema leptotrichum* A. Sánchez, G. Moreno & A. Castillo.



*Ilustración 13. Dianema nivale, AH 55626, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas y filamentos del capilicio en luz transmitida.*

*Escalas: a = 1 mm, b = 10  $\mu\text{m}$ .*

***Diderma alpinum* (Meyl.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 51: 261 (1917)***Ilustración 14*

- ≡ *Diderma globosum* var. *alpinum* Meyl., Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève 15-16: 310 (1913).
- = *Diderma microcarpum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 55: 240 (1924).
- = *Diderma alpinum* var. *macrosporum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 58: 319 (1935).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre madera de *Pinus sylvestris*, 1/5/2018, leg. Paco Moreno, AH 50274; idem, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50120; Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Erica australis* y *Calluna vulgaris*, 5/4/2003, leg. Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48773; Pico del Lobo, sobre pajitas, 10/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50440; Huesca, Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre *Calluna vulgaris*, 18/4/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50452; Puerto de Somport, Jaca, sobre restos herbáceos, 18/4/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50453; Humedal Portalet, Sallent de Gállego, sobre restos herbáceos, 19/4/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50457; Bujaruelo, sobre acículas de *Pinus* y restos herbáceos, 1/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50426; Ibón de los Asnos, Panticosa, sobre pajitas, 7/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50462; Puerto de Somport, Jaca, sobre restos herbáceos y *Calluna vulgaris*, 5/4/2015, leg. Jorge Hernanz, AH 50434; Madrid, Puerto de Cotos, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 30/3/2005, leg. Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50792; ibidem, AH 50795; ibidem, AH 50803; ibidem, AH 50804; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre acículas de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55553; idem, sobre madera de *Rosaceae*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55555; idem, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55597; Puerto de Navacerrada BM, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50752; idem, sobre tallos de *Cytisus* sp., 2/6/2010, leg. Gabriel Moreno & Antonio Sánchez, AH 48770; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 17/7/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55714; ibidem, AH 55716; ibidem, AH 55726; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre restos de *Pinus* sp., 1/5/2014, leg. Antonio Sánchez, AH 50809; idem, sobre restos de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 1/5/2014, leg. Antonio Sánchez, AH 50810; Valdesquí, entre la carretera (calle Angostura) y el arroyo de las Guarramillas, 1830 m, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 24/5/2018, leg. Ángela López Villalba, Juan Ramón Díaz Carlavilla & Gabriel Moreno, AH 50103 junto a *Meriderma* sp.; idem, sobre corteza de *Pinus sylvestris*, 24/5/2018, leg. Ángela López Villalba, Juan Ramón Díaz Carlavilla & Gabriel Moreno, AH 50101; ibidem, AH 50105; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50296 junto a *Diderma niveum*; ibidem, AH 50284; ibidem, AH 50316; ibidem, AH 50331; ibidem, AH 50334; idem, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50385; ibidem, AH 50389; Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre ramitas y restos de *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50826 junto a *Lamproderma aeneum*; ibidem, AH 50835; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre restos leñosos, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48825 junto a *Lamproderma piriforme*; idem, sobre corteza, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48832 junto a *Lamproderma sauteri* y *Lamproderma ovoideum*; idem, sobre restos vegetales, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48820; ibidem, AH 50043; idem, sobre hojarasca, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48824; ITALIA, Piamonte, Cuneo, Pratolungo-Roviera, 1570 m, N 44°14'26,05" E 7°10'31,55", sobre *Vaccinium myrtillus* brotando, 2/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50584.

Esporangios sentados, de 1-2 mm de diám., en la mayoría de las ocasiones densamente agrupados, a veces con un breve hipotalo blanquecino común a toda la colonia. Peridio doble, formado por una membrana interna grisácea y una cubierta externa blanca formada por cristales globulares de carbonato cálcico. Capilicio filamentosos, que emerge radialmente de la pseudocolumela, formado por filamentos de 1-2 µm de diám., canescentes a la lupa y pardo claros en luz transmitida, ramificados, normalmente lisos, en ocasiones con algún nódulo y expansiones membranosas. Pseudocolumela y base del esporangio anaranjados. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 11-13 µm de diám., densamente espinulosas.

Comentarios – *Diderma alpinum* se caracteriza y diferencia del resto de integrantes nivales del complejo *Diderma niveum* (Moreno *et al.* 2003b) por su capilicio formado por filamentos delgados (1-2 µm de diám.) y su pseudocolumela pardo-anaranjada clara y no muy prominente, concolora con la base del esporangio.

*Diderma europaeum* (Buyck) Kuhnt se diferencia por su capilicio blanquecino a la lupa, prácticamente hialino en luz transmitida, y la pseudocolumela blanca.

*D. meyeræ* H. Singer, G. Moreno, Illana & A. Sánchez se diferencia por la ornamentación esporal, constituida por gruesas verrugas que en ocasiones se unen formando cortas crestas, además de por la membrana interna del peridio, que es iridiscente y está moteada con carbonato cálcico blanco, y por la pseudocolumela anaranjada, prominente y con abultamientos.

*D. niveum* (Rostaf.) E. Sheld. se diferencia de *Diderma alpinum* por su capilicio formado por filamentos gruesos (2-3  $\mu\text{m}$  de diám.), oscuros, con abundantes nódulos y ensanchados en ocasiones en las puntas, además de por la pseudocolumela prominente y de color ladrillo.

La última especie dentro del complejo *Diderma niveum* es *Diderma microcarpum* Meyl. Ciertos autores admiten su existencia, pero en la presente tesis se considera un sinónimo o, en su defecto, una variedad que desarrolla esporangios de pequeño tamaño (0,3-1 mm de diám.) (Kowalski 1975b), no reconociéndose su validez como especie. La controversia existe desde su creación y perdura en la actualidad, dando lugar a dos grupos de investigadores: los que la reconocen (Neubert *et al.* 1995, Poulain *et al.* 2011), y los que no (Moreno *et al.* 2003b, Lado 2005). Parece ser que el debate va a verse esclarecido a través de los estudios moleculares del complejo *Diderma niveum*, que revelan, no solo la validez de *D. microcarpum*, sino también la existencia de un mayor número de especies dentro del mismo (Novozhilov *et al.* 2013).

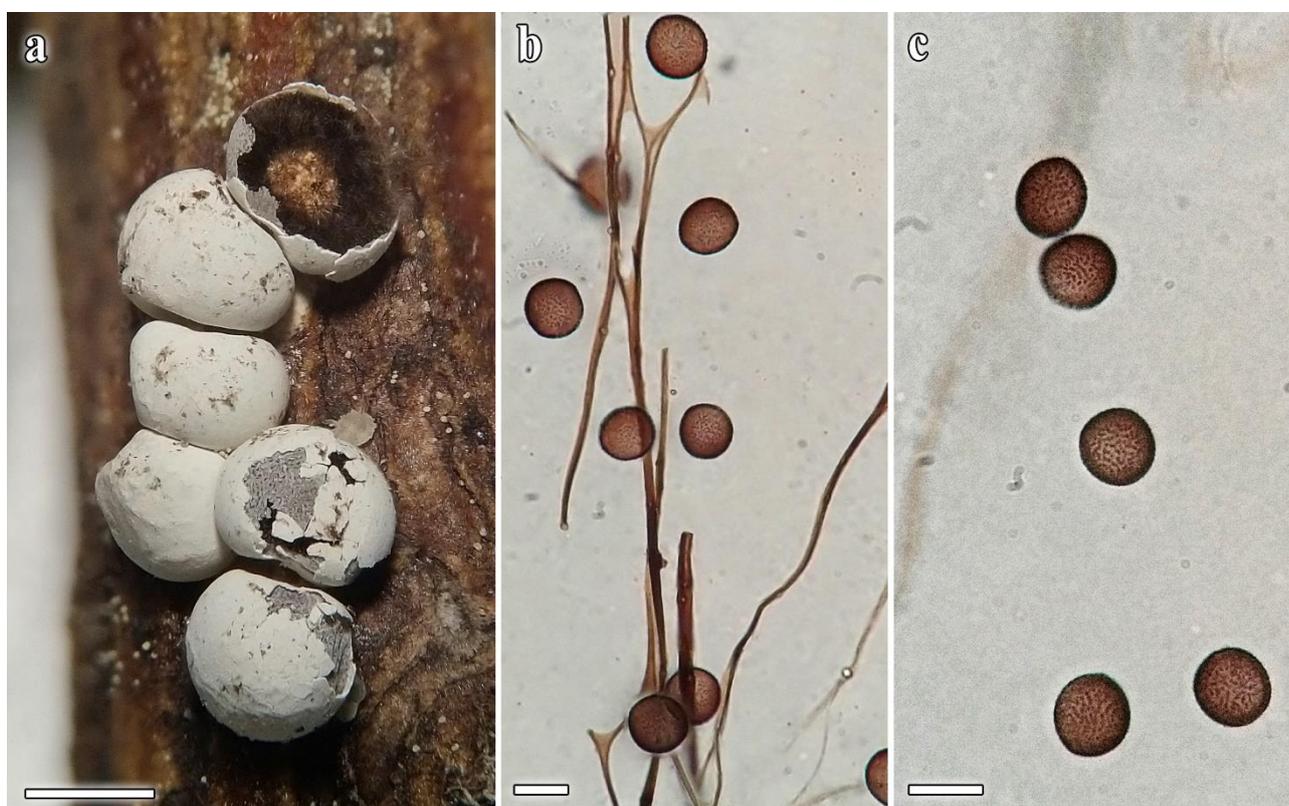


Ilustración 14. *Diderma alpinum*, AH 50792, a. Esporangios a la lupa, b. Filamentos del capilicio y esporas en luz transmitida, c. Esporas.

Escalas: a = 1 mm, b-c = 10  $\mu\text{m}$ .

***Diderma europaeum* (Buyck) Kuhnt, Ber. Bayer. Bot. Ges. 87: 111 (2017)****Ilustración 15**

≡ *Diderma globosum* var. *europaeum* Buyck, Bull. Jard. Bot. Belg. 58(1-2): 199 (1988).

MATERIAL ESTUDIADO: **ESPAÑA**, Granada, Sierra Nevada, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 19/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55648; ibidem, AH 55656; ibidem, AH 55657; entrada parque (bar), sobre madera, 20/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55634 junto a *Didymium* sp. y *Didymium dubium*; idem, sobre ramita, 20/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55649; ibidem, AH 55650; ibidem, AH 55651; ibidem, AH 55653; Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre restos vegetales bajo *Pinus sylvestris*, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50248; Huesca, Humedal Portalet, Sallent de Gállego, sobre estróbilos, 19/4/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50454; Benasque, 1550 m, N 42°39'59,24" E 0°35'0,56", sobre restos vegetales, 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50081; Llanos del Hospital, Benasque, 1700 m, N 42°40'56,87" E 0°36'14,87", sobre restos *Juniperus* sp. y *Cytisus* sp., 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50083 junto a *Lepidoderma*; Bosque del Pacino, Sallent de Gállego, 1600 m, N 42°45'32,40" O 0°21'17,38", sobre ramas, 28/4/2018, leg. Jorge Hernanz, AH 50419 junto a *Lamproderma ovoideum*; ibidem, AH 50420 junto a *Lamproderma ovoideum*; ibidem, AH 50424; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55549; idem, sobre madera de *Rosaceae*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55559; Cabeza de Hierro, sobre ramita de *Pinus sylvestris*, 13/5/2013, leg. Antonio Sánchez, AH 55696; Valdesquí, entre la carretera (calle Angostura) y el arroyo de las Guarramillas, 1830 m, sobre ramas vivas de *Rubus* sp., 24/5/2018, leg. Ángela López Villalba, Juan Ramón Díaz Carlavilla & Gabriel Moreno, AH 50108 junto a *Lamproderma* sp.; Segovia, Puerto de Cotos, sobre restos leñosos, 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50777; Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55512 junto a *Lamproderma ovoideum*; idem, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50811; idem, sobre restos leñosos, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50813; **FRANCIA**, Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, estación de esquí Gavarnie-Gèdre, PN Pirineos, 2016 m, N 42°43,18'12" O 0°2,48'30", sobre restos vegetales, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50683; Barrage des Gloriettes, 1950 m, sobre restos helecho, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50724; Circo de Gavarnie, PN Pirineos, 1870 m, N 42°42,25'07" O 0°0,38'38,83", sobre ramitas, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50690; ibidem, AH 50719; ibidem, AH 50721; idem, sobre ramitas y tallitos, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50707; ibidem, AH 50726; idem, sobre hojas y ramitas, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50703 junto a *Physarum vernum*; ibidem, AH 50720; idem, *Hepatica triloba*, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50700; Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre tallos vivos y restos vegetales, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50037; idem, sobre restos vegetales, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50039; Rognaix, 1135 m, N 45°34'38,36" E 6°25'58,01", sobre restos vegetales, 19/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50073; idem, sobre restos leñosos, 19/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50070 junto a *Lamproderma splendens* y *Meriderma* sp.; ibidem, AH 50072; idem, sobre restos leñosos y musgos, 19/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50071; **ITALIA**, Piamonte, Cuneo, cerca de Pietraporzio, 1450 m, N 44°19'45,61" E 7°01'32,30", sobre ramita de planta brotando, 1/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50575; ibidem, AH 50579; ibidem, AH 50592; idem, sobre restos vegetales leñosos, 1/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50586; San Bernolfo, 1500 m, N 44°15'35,29" E 7°03'00,18", sobre planta brotando, 1/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50565; Pratalungo-Roviera, 1570 m, N 44°14'26,05" E 7°10'31,55", sobre restos vegetales leñosos, 2/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50571.

Esporangios sentados, en ocasiones formando plasmodiocarpos, de 1-2 mm de diám., o 2-3 × 0,75-1,25 mm, en grandes grupos desde algo dispersos hasta aglomerados. Peridio doble, compuesto por una membrana interna grisácea y una cubierta externa blanca formada por cristales globulares de carbonato cálcico. Capilicio filamentosos, que emerge radialmente desde la pseudocolumela, formado por filamentos blanquecinos a la lupa y hialinos a pardo claros en luz transmitida, de 1-3 µm de diám., bifurcado, ocasionalmente ramificado de manera perpendicular. Pseudocolumela blanca. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-12 µm de diám., espinulosas.

Comentarios – *Diderma europaeum* se distingue de los demás componentes del complejo *Diderma niveum* (Moreno *et al.* 2003b) por su pseudocolumela blanca. Además, el capilicio de esta especie es el más claro y fino de todos.

Las diferencias con *Diderma alpinum* (Meyl.) Meyl., la más parecida macro- y microscópicamente, pueden encontrarse bajo su respectivo epígrafe.

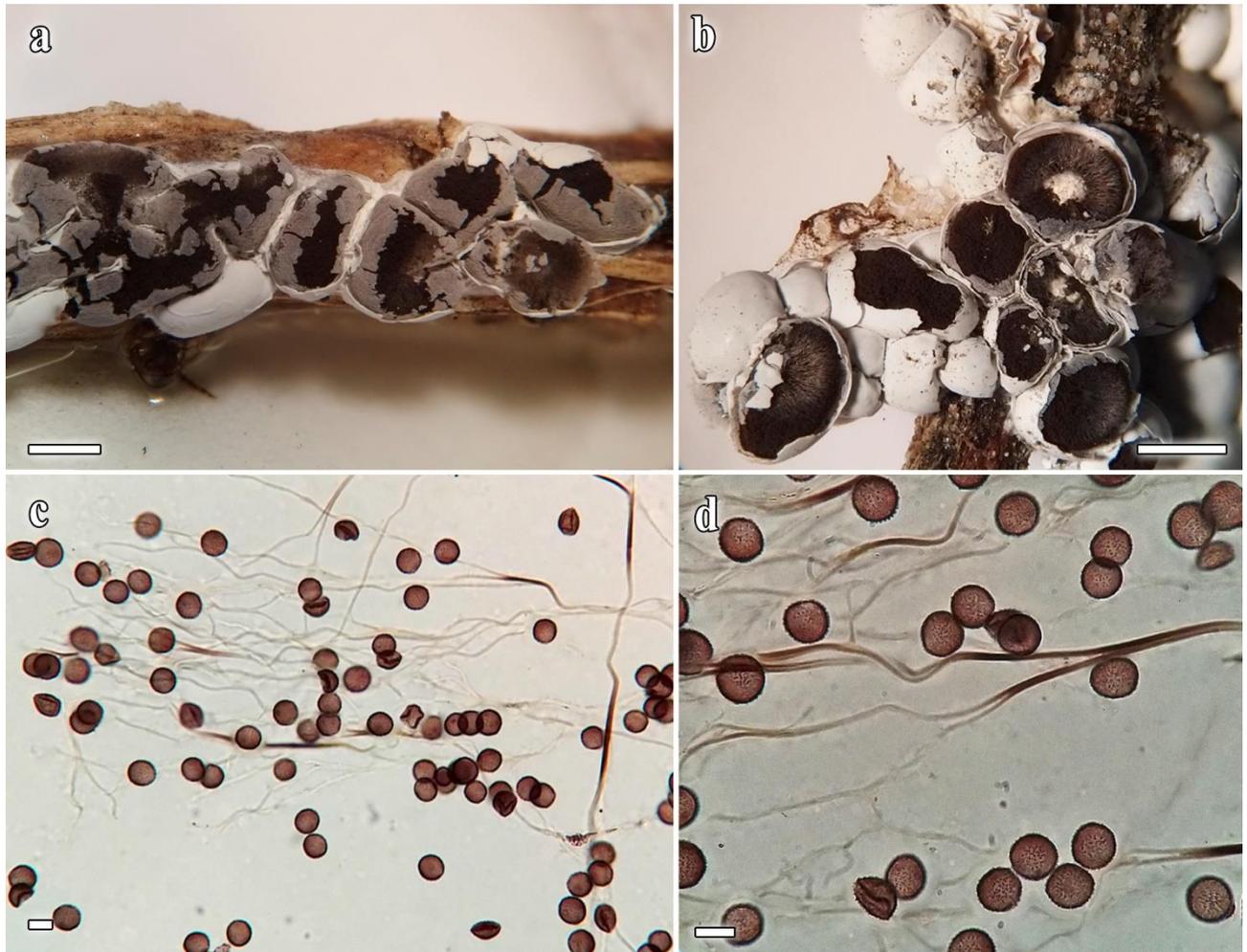


Ilustración 15. *Diderma europaeum*, AH 55651, a. Cortos plasmodiocarpos a la lupa, b. Esporangios con detalle del interior de la esporoteca, c. Esporas y filamentos del capilicio en luz transmitida, d. Detalle de las esporas y de los filamentos del capilicio.

Escalas: a-b = 1 mm, c-d = 10  $\mu$ m.

***Diderma fallax* (Rostaf.) E. Sheld., Minnesota Bot. Stud. 1: 477 (1895)**

Ilustración 16

= *Chondrioderma fallax* Rostaf., Sluzowce monogr. 171 (1874).= *Chondrioderma lyallii* Masee, Monogr. Myxogastr. 201 (1892).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, zona alta del Barranco de San Juan, cerca de la Virgen de las Nieves, 2590 m, N 37°05'25,46" O 3°22'55,78", sobre restos vegetales, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50128; Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre flor seca de compuesta, 12/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50632; Huesca, Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre pajitas, 19/4/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50450; pista a Ibón de los Asnos, Hoz de Jaca, sobre restos vegetales, 16/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50466; Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre restos vegetales, 31/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50473; Ibón de los Asnos, Panticosa, sobre restos vegetales, 20/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50459; Plana Fonda, Bielsa, sobre restos vegetales, 2/5/2015, leg. Jorge Hernanz & Alberto, AH 50432 junto a *Diderma meyeriae*; FRANCIA, Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, Circo de Gavarnie, PN Pirineos, 1870 m, N 42°42,25'07" O 0°0,38'38,83", sobre ramitas, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50706; ITALIA, Piamonte, Cuneo, Vallone dell Ischiator, sobre ramitas caídas, 30/4/2019, leg. John Robinson, AH 50562.

Esporangios sentados, que crecen en grupos grandes y, muchas veces, densos, en ocasiones con un hipotalo común a toda la colonia que los levanta a modo de pie de hasta 0,5 mm. Esporoteca globosa, de 1-2 mm de diám., de color blanquecino a crema-anaranjado. Peridio doble formado por una membrana interna grisácea por fuera e iridiscente por dentro, pardo-hialina en luz transmitida, y una gruesa cubierta externa blanquecina a anaranjada formada por cristales globulares de carbonato cálcico, que rompe en teselas cuyo centro suele adoptar un color más oscuro, alcanzando tonos parduzcos. Capilicio que emerge radialmente de la pseudocolumela, formado por filamentos de 2-3(-4) µm de diám., pardo-oscuros, bifurcado, en ocasiones con ramificaciones transversales, con nódulos, y terminaciones puntiagudas. Pseudocolumela muy patente, en forma de maza, desde amarillo pajiza hasta anaranjada, formada por cristales globulares de carbonato cálcico. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 14-16 µm de diám., espinosas.

Comentarios – *Diderma fallax* se caracteriza por sus esporotecas globosas con el peridio dividido en teselas y las esporas espinosas de gran tamaño (14-16 µm de diám.).

Es una especie que se ha confundido en muchas ocasiones con *Lepidoderma peyerimhoffii* Maire & Pinoy y *Lepidoderma nevadense* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo. Las dos especies de *Lepidoderma* de Bary ex Rostaf. se diferencian de *Diderma fallax* por poseer peridio triple, cristales de carbonato cálcico amorfos, nunca globulares, además de por adoptar tonos pardo-rojizos a pardo-amarillentos en el peridio externo. De manera individual, *L. peyerimhoffii* tiene un capilicio filamentososo recto y rígido. *L. nevadense* tiene un capilicio flexuoso y anastomosado, que forma una densa red; además, sus esporas son verrugosas.

A pesar de que *Diderma fallax* posee los típicos cristales globulares de carbonato cálcico del género *Diderma* Pers., los estudios moleculares demuestran que esta especie forma un clado independiente dentro del género *Lepidoderma*; concretamente, hermano de *L. peyerimhoffii* (Prikladnik y colaboradores, comunicación personal). Este podría ser el motivo de la confusión en su identificación a lo largo de los años, además de explicar los cambios de género de ambas especies por parte de distintos autores. Por este motivo, se está realizando una revisión molecular y morfológica en profundidad del género *Lepidoderma* de Bary junto con *Diderma* Pers. y *Didymium* Schrad. (resultados

preliminares en Prikhodko *et al.* 2020), a través de la cual esclarecer sus relaciones filogenéticas e, incluso, proponer nuevos géneros que se aproximen a la clasificación natural de estos clados.

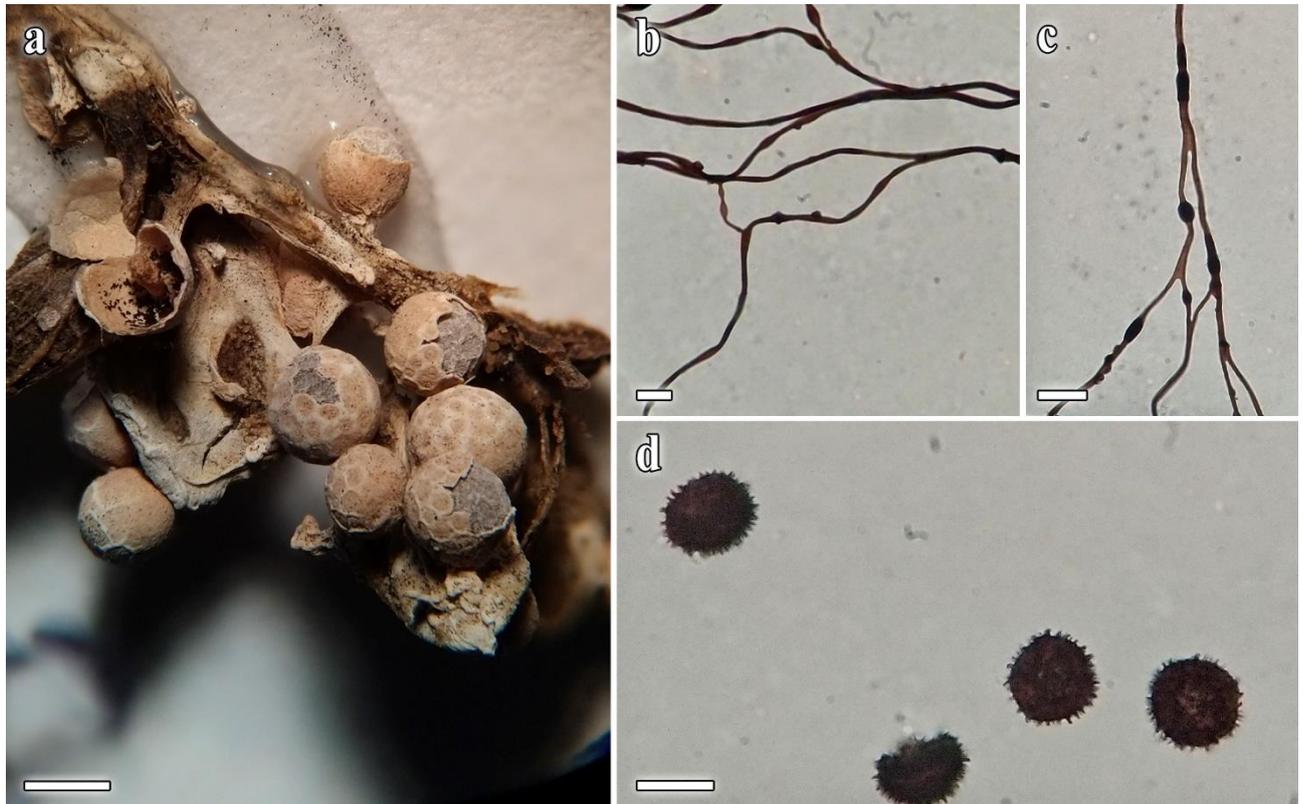


Ilustración 16. *Diderma fallax*, AH 50450 (b, d) y AH 50473 (a, c), a. Esporangios a la lupa, b. Filamentos del capilicio en luz transmitida, c. Nódulos de distinta forma y grosor en los filamentos del capilicio, d. Esporas.  
Escala: a = 1 mm, b-d = 10  $\mu$ m.

***Diderma meyerae* H. Singer, G. Moreno, Illana & A. Sánchez, in Moreno, Singer, Illana & Sánchez, Cryptog. Mycol. 24(1): 53 (2003) *Ilustración 17***

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Mojón del Trigo, 2760 m, sobre ramitas y tallitos, 19/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55658; Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre restos herbáceos, 12/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50615; ibidem, AH 50616; ibidem, AH 50621; ibidem, AH 50633; Cauchiles, camino del Mulhacén, 3150 m, N 37°03'01,70" O 3°22'10,63", sobre herbáceas, 13/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Gabriel Moreno, Antonio Sánchez, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50648; Huesca, Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre ramitas, 15/6/2013, leg. Jorge Hernanz, AH 50427; Plana Fonda, Bielsa, sobre restos herbáceos, 2/5/2015, leg. Jorge Hernanz & Alberto, AH 50432 junto a *Diderma fallax*; ibidem, AH 50435; ibidem, AH 50436; pista a Ibón de los Asnos, Hoz de Jaca, sobre restos vegetales, 16/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50465; Circo de Iserías, Canfranc, sobre acículas de *Pinus* sp., 17/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50492; Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre restos vegetales, 31/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50474; Ibón de los Asnos, Panticosa, sobre ramitas, 7/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50436; estación invernal de Astún, Jaca, sobre restos vegetales y musgo, 8/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50489; Tuca Blanca, Candanchú, Aísa, sobre restos herbáceos, 21/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50478; ibidem, AH 50479; ibidem, 50480; Llanos del Hospital, Benasque, 1700 m, N 42°40'56,87" E 0°36'14,87", sobre acículas de *Pinus* sp., 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50085; idem, sobre restos vegetales, 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50087; Benasque, 1550 m, N 42°39'59,24" E 0°35'0,56", sobre pajitas y musgo, 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50079; Madrid, Puerto de Navacerrada BM, sobre pajitas, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50760; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre corteza y acículas de *Pinus* sp., 1/5/2014, leg. Antonio Sánchez, AH 50808; Segovia, Puerto de Cotos, sobre restos de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50770; Navacerrada, sobre restos vegetales, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50818 junto a *Physarum vernum*; idem, sobre pajitas, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50832 junto a *Physarum vernum*; ibidem, AH 55509; idem, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50817; FRANCIA, Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, Barrage des Gloriettes, 1950 m, sobre pajitas, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50618; estación de esquí Gavarnie-Gèdre, PN Pirineos, 2016 m, N 42°43,18'12" O 0°2,48'30", sobre pajitas, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50691; ibidem, AH 50705; idem, sobre *Festuca* sp., 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50697; ITALIA, Piamonte, Cuneo, cerca de la Cascata del Pisciai, 1860 m, N 44°17'31,96" E 7°02'20,44", sobre restos herbáceos, 30/4/2019, leg. Giovanni Manavella & Ángela López Villalba, AH 50567; Pratolungo-Roviera, 1570 m, N 44°14'26,05" E 7°10'31,55", sobre tallos de *Vaccinium myrtillus* vivo, 2/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50572.

Esporangios sentados, creciendo en grupos grandes y, normalmente, densos. Esporoteca globosa, de 1-2 mm de diám., blanquecina. Peridio doble, formado por una membrana interna hialina e iridiscente cubierta por un moteado blanquecino de carbonato cálcico, y una cubierta externa blanca a cremosa formada por cristales globulares de carbonato cálcico. Capilicio filamentosos que emerge radialmente desde la pseudocolumela, formado por filamentos de 1-3 µm de diám., pardo-oscuros, ocasionalmente ramificados, que adelgazan y se aclaran hacia la periferia. Pseudocolumela patente, anaranjada a pardo-anaranjada, rugosa, formada por cristales globulares de carbonato cálcico. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-12 µm de diám., verrugosas; al MEB se confirma la ornamentación y, además, deja en evidencia que las verrugas son gruesas y que, en ocasiones, se unen para formar cortas crestas.

Comentarios – *Diderma meyerae* se diferencia del resto de integrantes del complejo *Diderma niveum* (Moreno *et al.* 2003b) por sus esporas con gruesas verrugas que, en ocasiones, forman cortas crestas. Además, el peridio interno no suele estar completamente cubierto de carbonato cálcico, sino solo por parches blanquecinos, por lo que puede verse que es hialino e iridiscente, y la pseudocolumela es prominente, anaranjada y rugosa.

*Diderma meyeræ* ha resultado ser una especie de amplia distribución, habiéndose citado originalmente en España (Moreno *et al.* 2003b), y posteriormente en Alemania (Kuhnt 2009), Francia (Poulain *et al.* 2011), Reino Unido (Ing 2003), Rusia (Novozhilov *et al.* 2013) o Noruega (Johannesen & Vetlesen 2020).

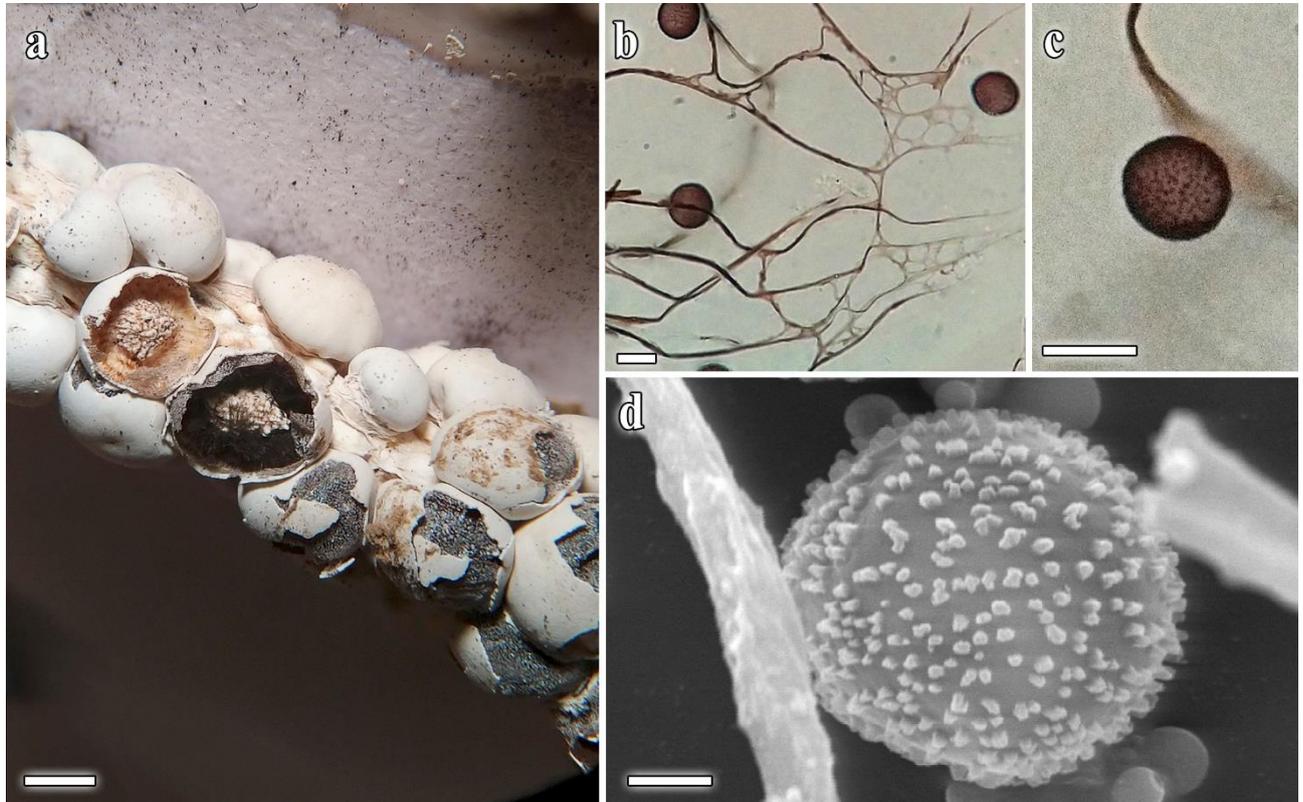


Ilustración 17. *Diderma meyeræ*, AH 50079 (a-c) y AH 50087 (d), a. Esporangios a la lupa, b. Esporas y filamentos del capilicio en luz transmitida, c. Detalle de la ornamentación esporal, d. Espora al MEB, junto a filamentos del capilicio (a la izquierda de la espora) y glóbulos de carbonato cálcico del peridio (detrás de la espora).

Escalas: a = 1 mm, b-c = 10 µm, d = 2 µm.

***Diderma niveum* (Rostaf.) E. Sheld., Minnesota Bot. Stud. 1: 477 (1895)**

## Ilustración 18

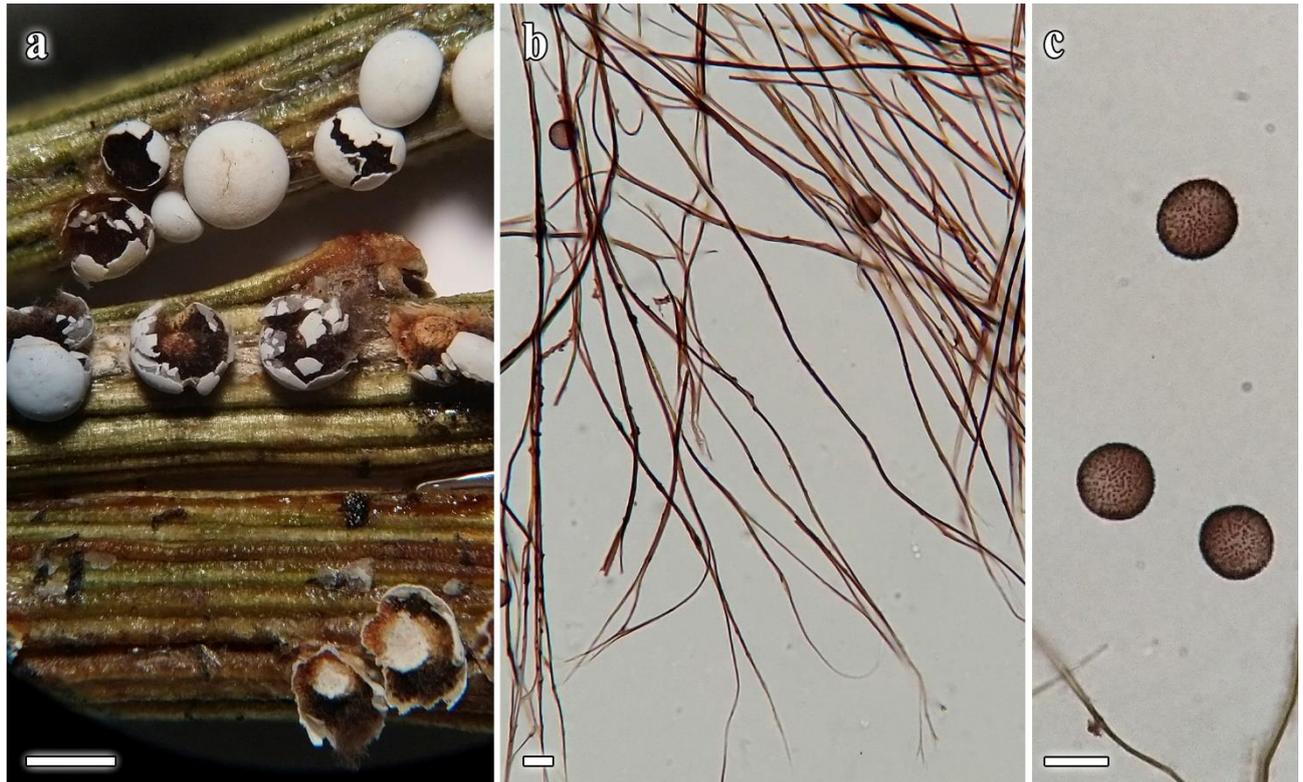
- ≡ *Chondrioderma niveum* Rostaf., Sluzowce monogr. 170 (1874).
- ≡ *Chondrioderma physaroides* Rostaf., Sluzowce monogr. 170 (1874).
- ≡ *Diderma albescens* W. Phillips, Grevillea 5: 114 (1877).
- ≡ *Diderma subcaeruleum* Kowalski, Mycologia 60(3): 598 (1968).
- ≡ *Diderma cristatosporum* A. Sánchez, G. Moreno & Illana, Persoonia 17(4): 643 (2002).

MATERIAL ESTUDIADO: **ESPAÑA**, Granada, Sierra Nevada, Mojón del Trigo, 2760 m, sobre ramitas, 19/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55652 junto a *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum*; ibidem, AH 55654; Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 5/4/2003, leg. Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48771; ibidem, AH 48772; Pico del Lobo, sobre *Cytisus* sp., 10/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50441; Madrid, Puerto de Cotos, sobre ramas y acúculas de *Pinus sylvestris*, 24/3/1997, leg. Carlos Illana & Begoña Fransesch, AH 50732; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre restos *Cytisus oromediterraneus*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55538; idem, sobre restos leñosos, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55561; idem, sobre restos de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55568; ibidem, AH 55571; ibidem, AH 55573; ibidem, AH 55574; ibidem, AH 55585; idem, sobre corteza y acúculas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55586; Puerto de Navacerrada BM, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50745; ibidem, AH 50749; Valdesquí, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55693; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre restos leñosos, 1/5/2014, leg. Antonio Sánchez, AH 50805; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50345; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50296 junto a *Diderma alpinum*; ibidem, AH 50292; Segovia, Puerto de Cotos, sobre madera de *Pinus* sp., 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50778; idem, sobre piña de *Pinus* sp., 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50781; idem, sobre tallos y ramas de *Cytisus* sp., 24/4/2010, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48767; **FRANCIA**, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre ramitas de leñosa, 9/5/1997, leg. Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30010; Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, Barrage des Gloriettes, 1950 m, sobre pajitas, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50689; **ITALIA**, Piamonte, Cuneo, San Bernolfo, 1500 m, N 44°15'35,29" E 7°03'00,18", sobre tallos de *Vaccinium myrtillus* vivo, 1/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50576.

Esporangios sentados, blanquecinos, de 0,5-1,5 mm de diám. Peridio doble, formado por una membrana interna grisácea y una cubierta externa blanca de cristales de carbonato cálcico globular. Capilicio filamentosos, oscuro y rígido a la lupa, formado por filamentos gruesos, pardo-oscuros, de 2-4 µm de diám., de prácticamente lisos a cubiertos por nódulos irregulares y concoloros con el resto del filamento, terminados ocasionalmente en expansiones membranosas más claras. Pseudocolumela patente, de un fuerte color ladrillo. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 11-13 µm de diám., espinulosas.

Comentarios – *Diderma niveum* fue la primera especie del complejo *Diderma niveum* (Moreno *et al.* 2003b) en definirse, motivo por el que da nombre a dicho grupo. Las características básicas que se deben tener en cuenta para diferenciar esta especie de las demás son el color ladrillo de la pseudocolumela y los filamentos del capilicio oscuros, gruesos y rígidos.

Las diferencias con las demás especies nivales [*Diderma alpinum* (Meyl.) Meyl., *D. europaeum* (Buyck) Kuhnt y *D. meyeriae* H. Singer, G. Moreno, Illana & A. Sánchez] se han comentado bajo sus epígrafes correspondientes.



*Ilustración 18. Diderma niveum, AH 50749, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas y filamentos del capilicio en luz transmitida, c. Esporas.*  
*Escalas: a = 1 mm, b-c = 10  $\mu$ m.*

***Didymium dubium* Rostaf., Sluzowce monogr. 152 (1874)**

Ilustración 19

MATERIAL ESTUDIADO: **ESPAÑA**, Granada, Sierra Nevada, entrada parque (bar), sobre madera, 20/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55634 junto a *Diderma europaeum* y *Didymium* sp.; ibidem, AH 55627; ibidem, AH 55628; zona alta del Barranco de San Juan, cerca de la Virgen de las Nieves, 2591 m, N 37°05'25,46" O 3°22'55,78", sobre restos de *Helianthemum pannosum*, 3/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50129; Barranco de San Juan, Monachil, 2550 m, N 37°5'19,65" O 3°22'48,74", sobre ramita, 4/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50242; Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre ramitas de *Helianthemum pannosum*, borde de la charca, 4/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50261; Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre pajitas, 12/6/2019, *leg.* Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50620; Cauchiles, camino del Mulhacén, 3150 m, N 37°03'01,70" O 3°22'10,63", sobre restos vegetales, 13/6/2019, *leg.* Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Gabriel Moreno, Antonio Sánchez, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50642; ibidem, AH 50643; idem, sobre restos de *Carduus carlinoides* subsp. *hispanicus* cf., 9/7/2019, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Ángela López Villalba, AH 50659; ibidem, AH 50660; ibidem, AH 50662; ibidem, AH 50678; ibidem, AH 50669; camino a la Laguna de las Yeguas, 3150 m, N 37°02'64,90" O 3°22'25,02", sobre restos de *Carduus carlinoides* subsp. *hispanicus* cf., 10/7/2019, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Ángela López Villalba, AH 50675 junto a *Didymium nivicola*; Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 5/4/2003, *leg.* Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48775 junto a *Physarum vernum*; ibidem, AH 48774; Pico del Lobo, sobre caña, 9/5/2015, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50442; Huesca, Puerto de Somport, Jaca, sobre ramitas, 18/4/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50451 junto a *Lamproderma* sp.; Humedal Portalet, Sallent de Gállego, sobre ramita, 19/4/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50455; Bosque del Pacino, Sallent de Gállego, 1600 m, N 42°45'32,40" O 0°21'17,38", sobre ramita, 28/4/2018, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50423; Madrid, Puerto de Cotos, sobre restos leñosos, 30/3/2005, *leg.* Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50798; Puerto de Navacerrada BM, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/7/2009, *leg.* Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50746; ibidem, AH 50750; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, *leg.* Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50347 junto a *Licea* sp.; ibidem, AH 50286; ibidem, AH 50303; carretera Puerto de Navacerrada a la Bola del Mundo, 2240 m, N 40°47'06,45" O 3°59'20,33", sobre *Cirsium* sp. seco, 27/6/2018, *leg.* Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50396; entre las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 27/6/2018, *leg.* Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50378 junto a *Lamproderma* sp.; ibidem, AH 50363; idem, sobre *Senecio pyrenaicus*, 27/6/2018, *leg.* Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50354; ibidem, AH 50380; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre *Senecio pyrenaicus*, 21/7/2018, *leg.* Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50545; Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50829; **FRANCIA**, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre Hoja, 9/5/1997, *leg.* Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30014; La Léchère, Grand Nâves, 1400 m, N 45°33'28,60" E 6°31'17,58", sobre restos leñosos, 18/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50061; Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, estación de esquí Gavarnie-Gèdre, PN Pirineos, 2016 m, N 42°43,18'12" O 0°2,48'30", sobre pajitas, 9/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50701 junto a *Lamproderma ovoideum*; idem, sobre restos vegetales, 9/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50710; Circo de Gavarnie, PN Pirineos, 1870 m, N 42°42,25'07" O 0°0,38'38,83", sobre ramitas, 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50681; **ITALIA**, Piamonte, Cuneo, cerca de la Cascata del Pisciai, 1860 m, N 44°17'31,96" E 7°02'20,44", sobre restos vegetales, 30/4/2019, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50569 junto a *Lepidoderma caestianum* var. *pseudocarestianum*; San Bernolfo, 1500 m, N 44°15'35,29" E 7°03'00,18", sobre restos vegetales, 1/5/2019, *leg.* Aimé Roy & Ángela López Villalba, AH 50573.

Plasmodiocarpos apreciables a simple vista, aplanados y expandidos sobre el sustrato, de hasta 20 mm × 7 mm. Peridio doble formado por una membrana hialina e iridiscente, y una cubierta externa blanco-grisácea formada por cristales de carbonato cálcico que forman drusas y cuyos bordes van desde puntiagudos hasta romos, de 13-25 µm de diám. Capilicio filamentosos, pardo rojizo a la lupa, pardo en luz transmitida, formado por filamentos de 1-2 µm de diám., de rígidos a algo ondulados, en ocasiones con áreas de apariencia espiralada, desde lisos hasta con abundantes nódulos y apéndices, con los extremos hialinos y expandidos. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-12 µm de diám., espinulosas; al MEB se revela un retículo fino y de baja altura que une los báculos.

Comentarios – *Didymium dubium* es una especie dudosa, como indica su epíteto específico, debido a que muchos investigadores la han encontrado en condiciones no nivales, pero con las mismas características macro y microscópicas. Por otro lado, hay especímenes que poseen un gran número de filamentos del capilicio con forma espiral, por lo que se ha designado la forma *D. dubium* f. *spiralis* ad int. (Poulain *et al.* 2011), y también existe una amplia variación entre aquellos ejemplares que tienen abundantes apéndices en los filamentos, y otros que carecen totalmente de ellos. El principal problema que existe es que la ornamentación y las medidas esporales son idénticas en todos los especímenes estudiados. Por el momento se conocen, al menos, dos genotipos distintos de *D. dubium* (Novozhilov *et al.* 2013), pero hacen falta más estudios moleculares para conocer cuántos componen este complejo de especies.

*Didymium dubium* puede ser confundido con las especies nivales *Didymium decipiens* Meyl., *D. nivicola* Meyl. Y *D. pseudonivicola*. Janik, A. Ronikier & Lado. Las esporas de *D. decipiens* tienen mayor diámetro [14-16  $\mu\text{m}$  de diám. (Meylan 1935)] y su capilicio está formado por filamentos gruesos con aspecto similar al del género *Trichia*, debido a que poseen una espiral marcada (Kuhnt 2009). *Didymium nivicola* se caracteriza por sus esporas de color pardo-violáceo oscuro, con tendencia poligonal y gruesas verrugas; además, el peridio de *D. nivicola* suele desprenderse de la membrana interna de manera flocosa. Finalmente, *D. pseudonivicola* es una especie de reciente creación que se diferencia de *D. dubium* por los mismos motivos que *D. nivicola*. Además, esta nueva especie solamente se ha encontrado, por el momento, en los Andes (Janik *et al.* 2021).

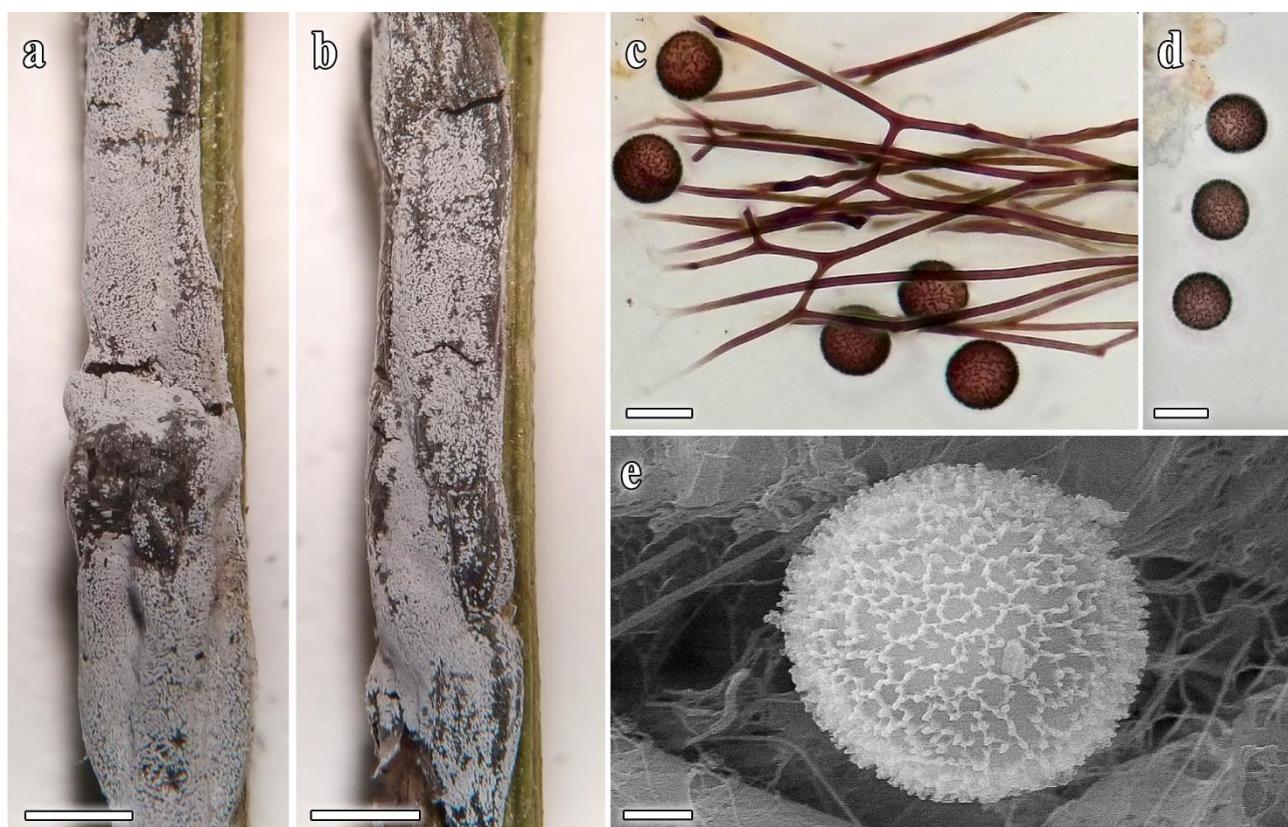


Ilustración 19. *Didymium dubium*, AH 50363 (a-b) y AH 50642 (c-e), a-b. Detalles del peridio de un plasmodiocarpo a la lupa, c. Esporas y filamentos del capilicio junto a los ápices hialinos en luz transmitida, d. Esporas, e. Espora al MEB.

Escalas: a-b = 1 mm, c-d = 10  $\mu\text{m}$ , e = 2  $\mu\text{m}$ .

***Didymium nivicola* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 40 (1929)***Ilustración 20*

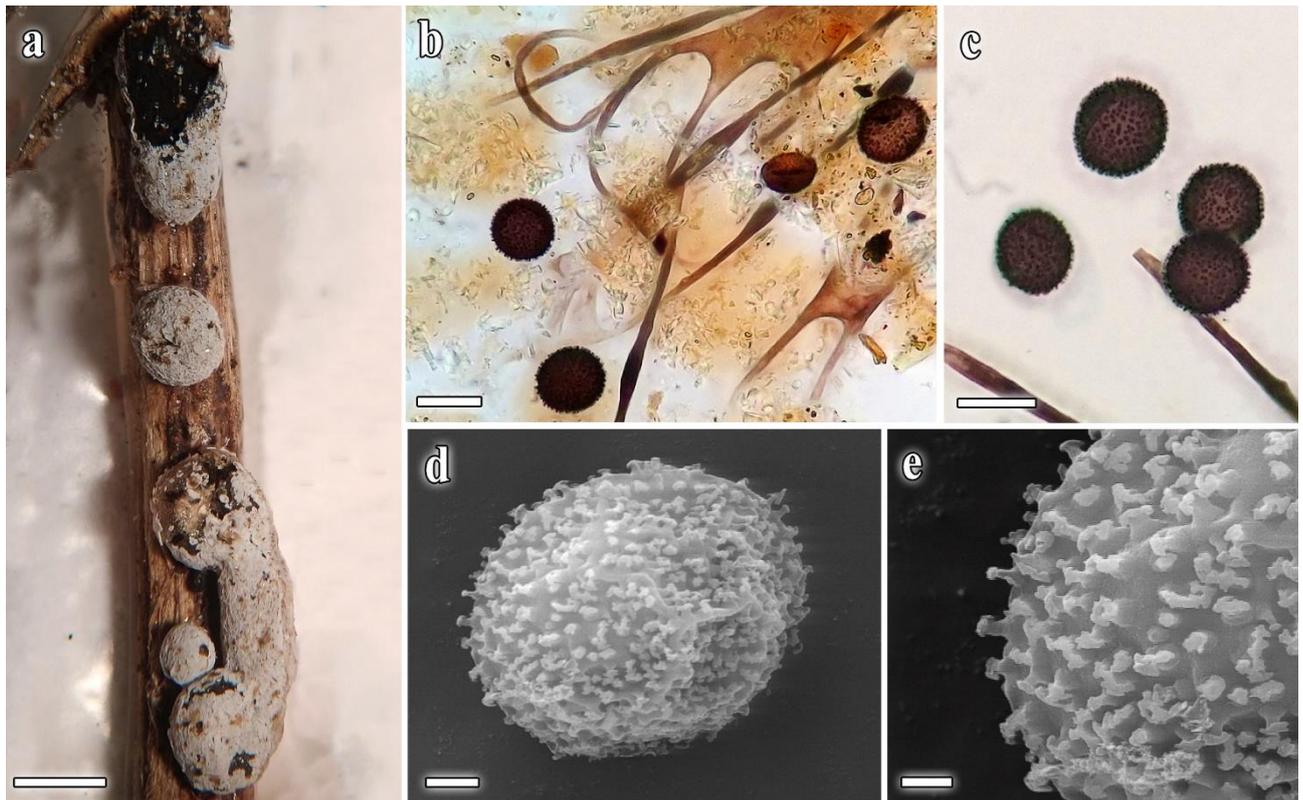
= *Didymium wilczekii* f. *pulverulenta* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 53: 454 (1921).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Cauchiles, camino del Mulhacén, 3150 m, N 37°03'01,70" O 3°22'10,63", sobre ramitas, 13/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Gabriel Moreno, Antonio Sánchez, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50625; camino a la Laguna de las Yeguas, 3150 m, N 37°02'64,90" O 3°22'25,02", sobre restos de *Carduus carlinoides* subsp. *hispanicus*, 10/7/2019, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Ángela López Villalba, AH 50675 junto a *Didymium dubium*; ibidem, AH 50672; ibidem, AH 50673; ibidem, AH 50674; ibidem, AH 50676; ibidem, AH 50677; camino del Mulhacén, 3150 m, N 37°03'01,70" O 3°22'10,63", sobre antigua baliza de madera, 9/7/2019, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Ángela López Villalba, AH 50653; idem, sobre roca, 9/7/2019, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Ángela López Villalba, AH 50654; ibidem, AH 50655; ibidem, AH 50679; sobre restos de *Carduus carlinoides* subsp. *hispanicus*, 9/7/2019, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Ángela López Villalba, AH 50656; ibidem, AH 50657; ibidem, AH 50658; ibidem, AH 50661; ibidem, AH 50663; ibidem, AH 50664; ibidem, AH 50665; ibidem, AH 50666; ibidem, AH 50667; ibidem, AH 50670; idem, sobre restos leñosos, 9/7/2019, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Ángela López Villalba, AH 50671.

Esporangios sentados a cortos plasmodiocarpos que aparecen como resultado de la unión de varios esporangios (2-5), de 0,5-1 mm de diám. o 1,5-5 × 0,5-1,5 mm, respectivamente. Peridio doble formado por una membrana interna hialina a la lupa y con motas pardas en luz transmitida; y una capa externa blanquecina a grisáceo-clara, en ocasiones con manchas pardas, formada por cristales de carbonato cálcico en drusas amorfas de extremos normalmente romos. Esta capa externa del peridio suele aparecer en forma de copos que se desprenden fácilmente. Capilicio filamentosos, pardo rojizo, formado por filamentos rígidos, en ocasiones con tramos ondulados, de 1-3,5 µm de diám., ramificados, con los extremos hialinos y con forma de embudo en ocasiones, además de con alguna expansión membranosa ocasional. Esporas negras en masa, pardo-violáceas muy oscuras en luz transmitida, globosas a subglobosas aunque con una tendencia poligonal, de 12-14 µm de diám., con espínulas numerosas, gruesas y patentes.

Comentarios – *Didymium nivicola* es fácilmente reconocible por sus esporas tan oscuras y su tendencia poligonal, además de por su peridio externo floco y la presencia mayoritaria de esporangios, junto con algunos plasmodiocarpos.

*Didymium decipiens* Meyl. se diferencia de *D. nivicola* por sus esporas de gran tamaño [16-18(-19) µm de diám. (Kuhnt 2009)], su tendencia plasmodiocárpica, y el capilicio grueso similar al del género *Trichia* Haller, de color claro. Las diferencias con *Didymium dubium* se han comentado bajo su epígrafe correspondiente. *Didymium pseudonivicola* Janik, A. Ronikier & Lado solamente se ha encontrado en los Andes hasta el momento, y se diferencia de *D. nivicola* por sus esporas más claras, esporocarpos casi siempre plasmodiocárpicos, de mayor tamaño (pudiendo alcanzar los 10 mm), y por el capilicio más claro y delicado (Janik *et al.* 2021).



*Ilustración 20. Didymium nivicola, AH 50666, a. Esporangios y plasmodiocarpos a la lupa, b. Cristales y manchas pardas del peridio, filamentos del capificio y esporas en luz transmitida, c. Detalle de la ornamentación esporal, d. Espora al MEB, e. Detalle de la ornamentación esporal.*  
*Escalas: a = 1 mm, b-c = 10  $\mu$ m, d = 2  $\mu$ m, e = 1  $\mu$ m.*

***Enerthenema intermedium* Nann.-Bremek. & R.L. Critchf., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C. 91(4): 415 (1988)**

*Ilustración 21*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre madera de *Pinus sylvestris*, 1/5/2018, leg. Paco Moreno, AH 50269; idem, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50114; idem, 5/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50264 junto a *Meriderma* sp.; Madrid, Puerto de Cotos, sobre madera de *Pinus* sp., 30/3/2005, leg. Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50793 junto a *Comatricha pseudoalpina*; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera de *Pinus* sp., 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55598; ibidem, AH 55599; idem, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55542 junto a *Comatricha pseudoalpina*; ibidem, AH 55557; ibidem, AH 55593; Valdesquí, sobre madera de *Pinus* sp., 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55685; Segovia, carretera Navacerrada-Cotos km 44, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21869 junto a *Licea minima*.

Esporangios estipitados, de 1-1,5 mm de altura. Esporoteca que mantiene una forma globosa a lenticular cuando las esporas todavía se encuentran en ella, de 1-1,5 mm de diám. o 1-1,5 × 0,5-1 mm, negruzca a pardo-negruzca. Peridio evanescente. Pie negro brillante a la lupa, pardo-negruzco en luz transmitida, de hasta 0,25 mm de altura. Capilicio filamentosos, formado por abundantes filamentos de 1-3 µm de diám., irregulares, poco ramificados, con ensanchamientos y apéndices, que cuelgan del disco apical. Columela concolora con el pie, que alcanza el ápice de la esporoteca, donde crea una expansión membranosa o disco apical infundibuliforme, negro brillante a la lupa, pardo oscuro en luz transmitida, de 0,25-0,5 mm de diám. Esporas negruzcas en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 9-11,5 µm de diám., verrugosas.

Comentarios – *Enerthenema intermedium* se caracteriza por sus esporangios pardo-negruzcos que portan disco apical, brillante y bien visible a la lupa. Además, sus esporas son verrugosas, de 9-11,5 µm de diám.

La única diferencia encontrada entre *Enerthenema intermedium* y *E. melanospermum* T. Macbr. & G.W. Martin es el diámetro esporal. En la primera las esporas miden 9-11,5 µm de diám., y en la segunda, 11-13 µm de diám. También en ocasiones se ha señalado la presencia de restos de peridio en forma de collar en *Enerthenema melanospermum*, ausentes en *E. intermedium* (Nannenga-Bremekamp 1991). Por este motivo, es muy probable que lo recolectado en España se haya determinado en muchas ocasiones como *E. melanospermum*, la especie más expandida y conocida, cuando realmente se trataba de *E. intermedium*.

Algunos autores señalan que otra diferencia notable de *Enerthenema intermedium* es que el capilicio emerge tanto del disco apical como a lo largo de la columela (Kuhnt 2014, Liu & Chang 2014).

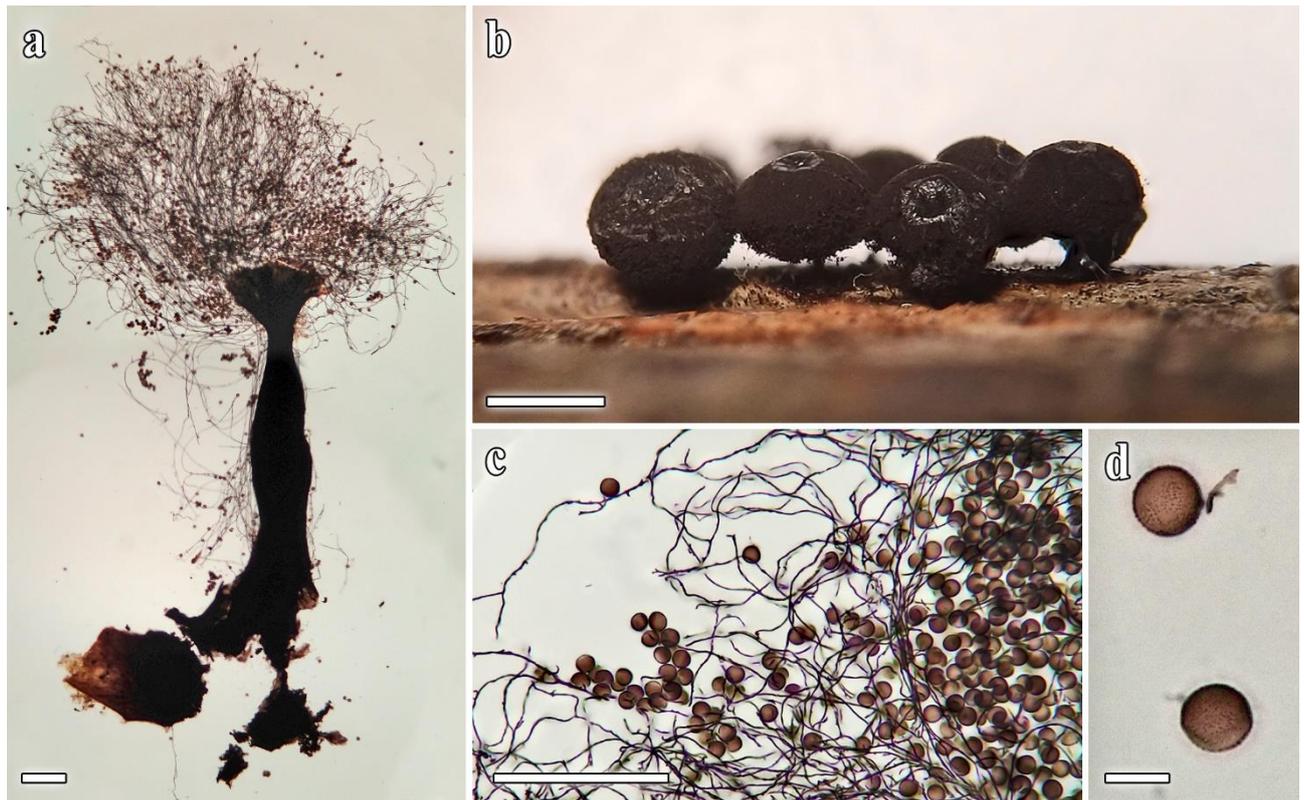


Ilustración 21. *Enerthenema intermedium*, AH 55593, a. Esporangio en luz transmitida, b. Esporangios a la lupa, c. Esporas y filamentos del capilicio en luz transmitida, d. Detalle de la ornamentación esporal.  
Escala: a, c = 100  $\mu$ m b = 1 mm, d = 10  $\mu$ m.

***Enerthenema melanospermum* T. Macbr. & G.W. Martin, in Martin, J. Wash.  
Acad. Sci. 22(4): 91 (1932)**

Ilustración 22

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Cotos, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 30/3/2005, leg. Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50800; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50353; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 21/7/2018, leg. Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50523 junto a *Prototrichia schroeteri*; Segovia, Puerto de Cotos, sobre madera de *Pinus* sp., 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50784; ITALIA, Piamonte, Cuneo, Pratolungo-Roviera, 1570 m, N 44°14'26,05" E 7°10'31,55", sobre *Alnus incana* caído, 2/5/2019, leg. Giovanni Manavella, AH 50574.

Esporangios sentados a cortamente estipitados, de 1-1,5 mm de altura. Esporoteca que mantiene la forma globosa cuando las esporas todavía se encuentran en ella, de 1-1,5 mm de diám., negra. Peridio evanescente que puede verse en forma de collar en la base de la esporoteca. Pie negro a la lupa, pardo-negrucos en luz transmitida, de hasta 0,5 mm de altura. Capilicio filamentosos, formado por filamentos de 1-3  $\mu\text{m}$  de diám., irregulares, normalmente sin ramificaciones o ramificados únicamente en la periferia, con ensanchamientos y apéndices, que cuelgan del disco apical. Columela concolora con el pie, que alcanza la parte superior de la esporoteca, donde crea una expansión membranosa o disco apical infundibuliforme, negro brillante a la lupa, pardo oscuro en luz transmitida, de 0,25-0,5 mm de diám. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 11-13  $\mu\text{m}$  de diám., verrugosas.

Comentarios – *Enerthenema melanospermum* se caracteriza por sus esporangios estipitados, negruzcos, que portan un disco apical en la parte superior de la esporoteca, además de por los filamentos irregulares, con apéndices y poco ramificados del capilicio, y por las esporas verrugosas de 11-13  $\mu\text{m}$  de diám.

Las diferencias entre *Enerthenema melanospermum* y *E. intermedium* Nann.-Bremek. & R.L. Critchf. se han comentado en su respectivo epígrafe.

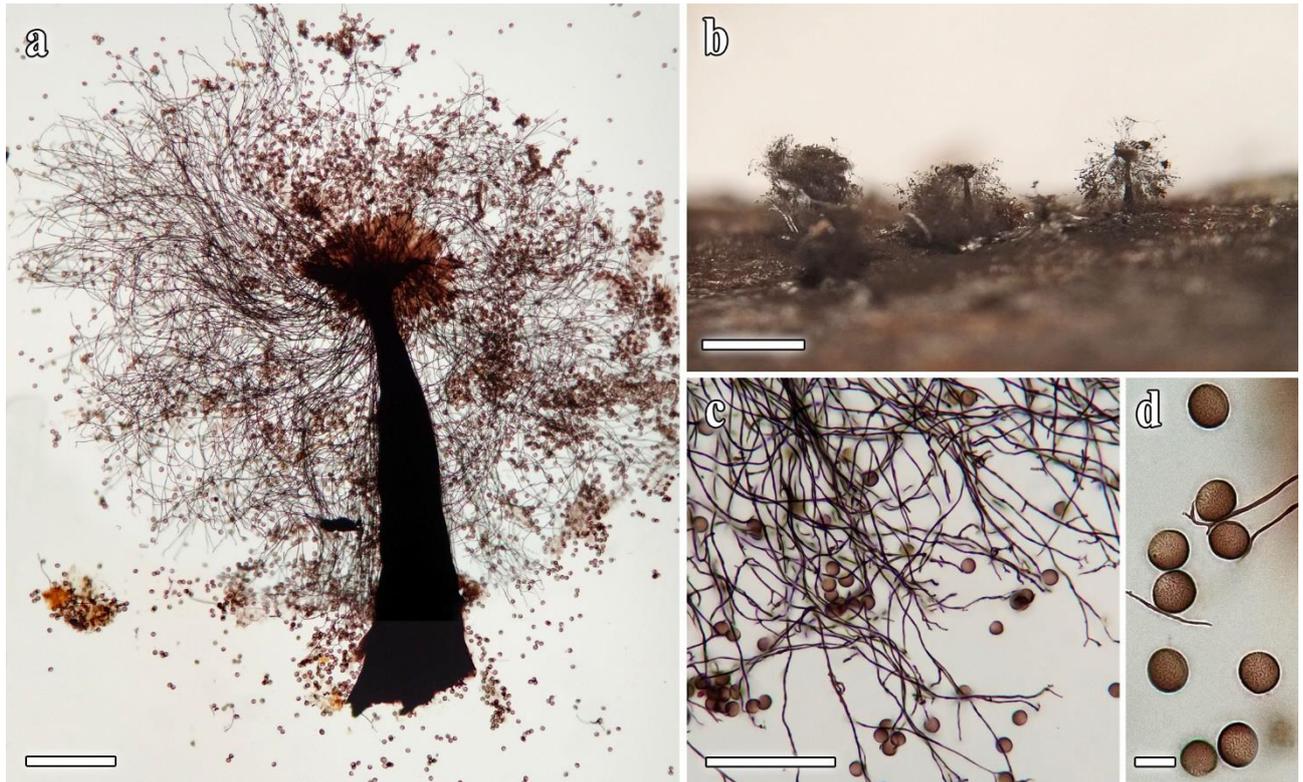


Ilustración 22. *Enerthenema melanospermum*, AH 50800, a. Esporangio en luz transmitida, b. Esporangios a la lupa, c. Esporas y filamentos del capilicio en luz transmitida, d. Esporas.  
Escala: a, c = 100  $\mu$ m, b = 1 mm, d = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma aeneum* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet,  
Soc. Hist. Nat. Pays Montbéliard 2002: 49 (2002)**

Ilustración 23

= *Lamproderma sauteri* var. *brunnescens* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 56: 325 (1927).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre ramitas y restos de *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50826 junto a *Didyma alpinum*; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Rognaix, 1135 m, N 45°34'38,36" E 6°25'58,01", sobre restos leñosos, 19/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50065; ibidem, AH 50066; ibidem, AH 50069; Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, Circo de Gavarnie, PN Pirineos, 1870 m, N 42°42,25'07" O 0°0,38'38,83", sobre ramas de *Alnus* sp., 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50704 junto a *Lamproderma ovoideoechinulatum*; idem, sobre ramas, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50718.

Esporangios cortamente estipitados, de 1-1,5 mm de altura, formando grupos no congestos. Esporoteca globosa a subglobosa, ocasionalmente algo ovoide, de 0,5-1,25 mm de diám., que adopta tonos dorados o bronceados hasta azules o violáceos iridiscentes. Peridio membranoso, pardo hialino en la parte superior y con la base pardo-rojiza en luz transmitida. Pie de hasta 0,3 mm de altura, negruzco a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, donde se divide en su ápice, concolora con el pie. Capilicio filamentosos, pardo, que adelgaza y se ramifica hacia la periferia, con las terminaciones puntiagudas y hialinas. Esporas negras en masa, pardas y con una zona más clara en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-12 µm de diám., verrugosas.

Comentarios – Cuando los esporangios de *Lamproderma aeneum* son típicos, se caracterizan por presentar un peridio dorado a bronceado a la lupa, con esporas pardo-claras y pequeñas (10-12 µm de diám.) ornamentadas con verrugas.

En muchas ocasiones, esta especie no se presenta en sus formas típicas, pudiendo confundirse con otras. Lo más usual es confundirla con las formas globosas de *Lamproderma ovoideum* Meyl., debido a que adoptan los mismos tonos en el peridio; pero esta última se diferencia por sus esporas de mayor tamaño (13-15 µm de diám.), más oscuras, y con espínulas finas repartidas de manera regular. Además, el capilicio se origina a lo largo de toda la columela a través de expansiones membranosas.

Otras especies similares son *Lamproderma pulveratum* Mar. Mey. & Poulain, *Lamproderma sauteri* Rostaf., *Lamproderma splendens* Meyl. y *Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain. *L. pulveratum* se caracteriza por sus esporas pardas, muy claras, ornamentadas con verrugas gruesas y patentes que destacan sobre el fondo claro; además, no presenta nunca tonos dorados ni bronce, y el peridio está cubierto por cristales blancos y aciculares de carbonato cálcico. *L. sauteri* tiene esporotecas de colores azulado y violáceo iridiscentes, el pie suele alcanzar la mitad de la altura del esporangio, y las esporas, que miden 12-14 µm de diám., son espinulosas. *L. splendens* posee un pie más largo (hasta la mitad de la altura total), nunca presenta tonos dorados ni bronce, el capilicio en su totalidad tiene tonos pardo-claros, y las esporas son más grandes (12-14 µm de diám.). Finalmente, *L. splendidissimum* se caracteriza por sus esporotecas, que presentan tonos azules y violetas iridiscentes muy brillantes y llamativos, el capilicio es más claro en los bordes, llegando a ser canescente a la lupa, y las esporas, además de medir 10-13 µm de diám., tienen espínulas más gruesas que se unen ocasionalmente en cortas crestas.

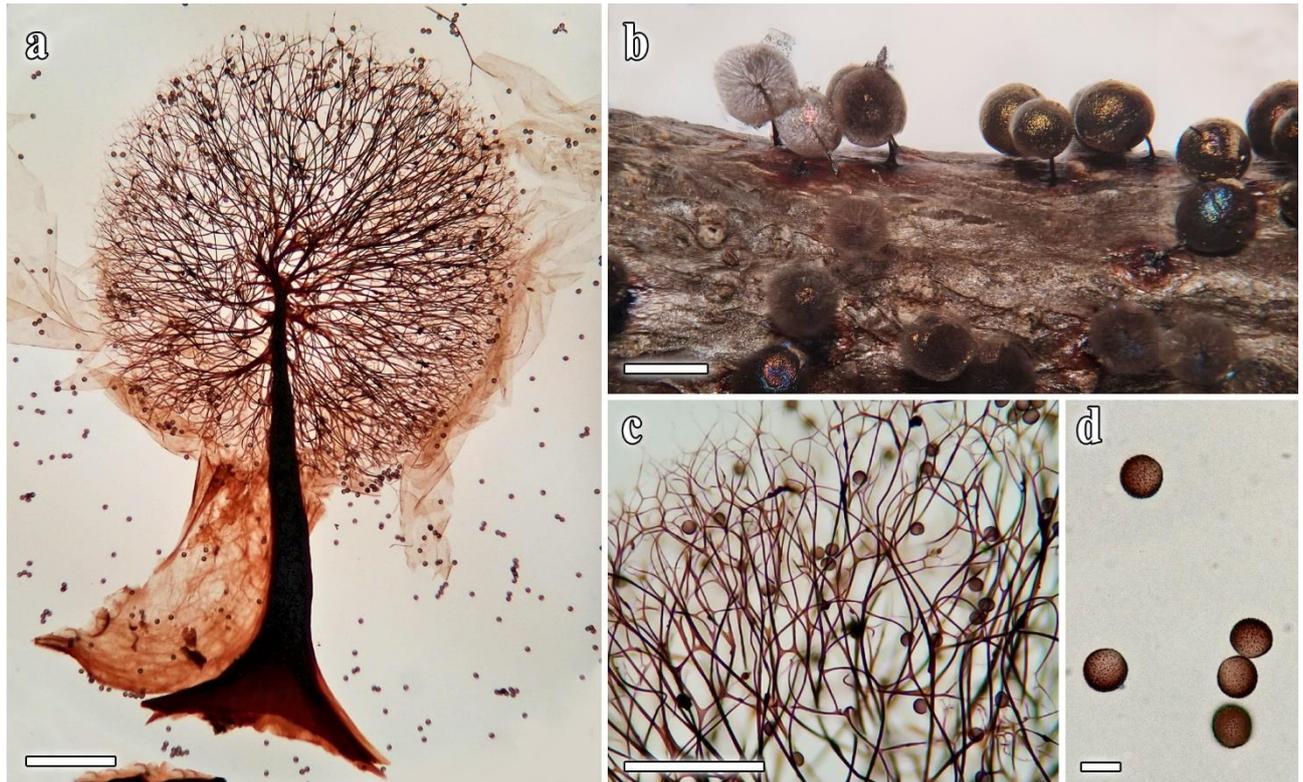


Ilustración 23. *Lamproderma aeneum*, AH 50718 (b) y AH 50826 (a, c-d), a. Esporangio en luz transmitida, b. Esporangios a la lupa, c. Filamentos del capilio y esporas en luz transmitida, d. Esporas.  
Escala: a, c = 100  $\mu$ m, b = 1 mm, d = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma cucumer* (Meyl.) Nowotny & H. Neubert, in Neubert, Nowotny & Baumann, Myxomyceten 3: 156 (2000)**

Ilustración 24

≡ *Lamproderma ovoideum* var. *cucumer* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 371 (1932).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, entrada parque (bar), sobre ramitas, 20/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55638 junto a *Meriderma cribrarioides*; ibidem, AH 55641; Madrid, Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre *Senecio pyrenaicus*, 21/7/2018, leg. Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50546; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre ramitas, 17/4/2018, leg. Marianne Meyer & Ángela López Villalba, AH 50600; Esserts-Blay, 1100 m, sobre ramitas, 9/5/1997, leg. Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30011 junto a *Meriderma echinulatum*.

Esporangios muy cortamente estipitados, de 1-2 mm de altura, creciendo en grandes grupos. Esporoteca elongada, de 0,75-1,5 × 0,5-1 mm, negruzca con ligeros destellos iridiscentes. Peridio membranoso, en luz transmitida pardo claro hialino en la parte superior y pardo oscuro en la base. Pie muy corto, de hasta 0,5 mm de altura, negruzco a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, cónico. Capilicio filamentososo que emerge a lo largo de la columela en forma de expansiones membranosas, que adelgaza progresivamente hacia la periferia, pardo oscuro, con las terminaciones puntiagudas y hialinas, formado por filamentos de 1-3 µm de diám. Columela que alcanza el tercio superior de la esporoteca, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardo-violáceas y con una zona más clara en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-12 µm de diám., con espínulas casi imperceptibles y regularmente distribuidas.

Comentarios – *Lamproderma cucumer* puede distinguirse fácilmente, además de por su porte llamativamente alargado, por su pie corto y cónico, las expansiones membranosas del capilicio y las esporas de pequeño tamaño (hasta 12 µm de diám.) ornamentadas con finas espínulas de distribución regular.

Las especies de *Lamproderma* Rostaf. con esporoteca ovoide pueden distinguirse por la ornamentación y el tamaño esporal. *Lamproderma ovoideoechinulatum* Mar. Mey. & Poulain se diferencia fundamentalmente por sus esporas, cuya ornamentación es espinosa e irregular y su tamaño es mayor (12-15 µm de diám.). *Lamproderma ovoideum* Meyl. era considerada la variedad tipo y *L. cucumer*, una variedad suya; pero se trata de dos especies independientes, caracterizándose *L. ovoideum* por sus esporotecas con tendencia ovoide en vez de cilíndrica, y sus esporas de mayor tamaño (12-15 µm diám.). Finalmente, *Lamproderma piriforme* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain se distingue porque puede llegar a desarrollar esporas ovoides, de gran tamaño (hasta 18 µm de diám.), y su ornamentación está distribuida de manera irregular.

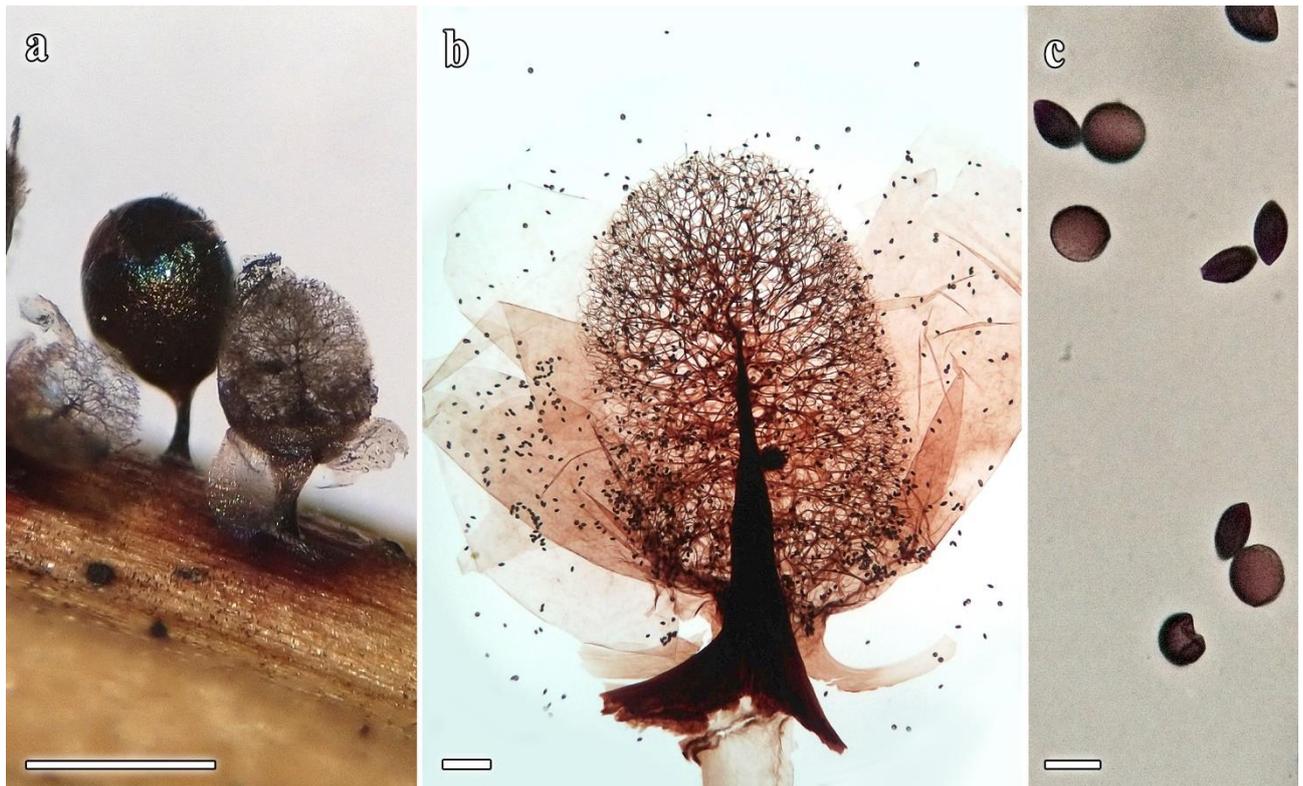


Ilustración 24. *Lamproderma cucumer*, AH 55641, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, c. Esporas.

Escalas: a = 2 mm, b = 100  $\mu$ m, c = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma echinosporum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 55: 241 (1924)***Ilustración 25*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Hoya de San Juan, sobre ramita de *Pinus sylvestris* o *Pinus uncinata*, 18/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55645; Mojón del Trigo, 2760 m, sobre ramitas, 19/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55640; ibidem, AH 55642; Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Pinus sylvestris*, 5/4/2003, *leg.* Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48794 junto a *Meriderma echinulatum*; idem, sobre ramas de *Pinus sylvestris*, 5/4/2003, *leg.* Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48784 junto a *Meriderma* sp.; idem, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 5/4/2003, *leg.* Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48783; ibidem, AH 48789; ibidem, AH 48790; ibidem, AH 48793; ibidem, AH 50113; Huesca, Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre Musgo, 31/5/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50469; Madrid, Rascafría, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 18/4/1996, *leg.* Marcos Lizárraga, AH 22216 junto a *Meriderma aggregatum*; Puerto de Navacerrada, sobre *Retama sphaerocarpa*, 29/5/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 55732; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera y acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55545; idem, sobre acículas de *Pinus* sp., 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55547; idem, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55694; idem, sobre corteza de *Pinus* sp., 1/5/2014, *leg.* Antonio Sánchez, AH 50806; Segovia, carretera Navacerrada-Cotos km 44, sobre tallos de *Cytisus scoparius*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21765; idem, sobre tallos de *Cytisus oromediterraneus*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21801; ibidem, AH 21858; idem, sobre tallos de *Cytisus scoparius*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21828; Puerto de Cotos, sobre ramita, 28/3/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50783; Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50827; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre ramitas, 17/4/2018, *leg.* Marianne Meyer & Ángela López Villalba, AH 50601; Rognaix, 1135 m, N 45°34'38,36" E 6°25'58,01", sobre restos leñosos, 19/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50064 junto a *Lamproderma* sp.; ITALIA, Piamonte, Cuneo, San Bernolfo, 1500 m, N 44°15'35,29" E 7°03'00,18", sobre planta brotando, 1/5/2019, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50561 junto a *Physarum alpestre*; ibidem, AH 50566; idem, sobre ramitas de *Larix decidua*, 1/5/2019, *leg.* Aimé Roy & Ángela López Villalba, AH 50578; idem, sobre tallos de *Vaccinium myrtillus* vivo, 1/5/2019, *leg.* Ita Paz, AH 50588.

Esporangios sentados a cortamente estipitados, de 1-2 mm de altura, agrupados. Esporoteca globosa a ligeramente ovoide, de 0,75-1,25 mm de diám., argétea oscura, iridiscente, con máculas negras, sin cristales aciculares de carbonato cálcico. Peridio membranoso, en luz transmitida hialino en la parte superior y pardo-rojizo en la base, con las máculas visibles como zonas pardo-oscuros irregulares en la mitad superior. Pie de hasta 0,5 mm de altura, negruzco a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Columela que alcanza el tercio superior de la esporoteca, dividiéndose en el tercio superior y en el ápice, concolora con el pie. Capilicio formado por filamentos pardo-oscuros, de 1-3  $\mu\text{m}$  de diám., que adelgazan hacia la periferia, donde pueden verse nódulos ocasionalmente, terminaciones puntiagudas y pardo-hialinas. Esporas negras en masa, pardo-violáceas con un área clara en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 12-15(-16)  $\mu\text{m}$  de diám., con espinas distribuidas irregularmente.

Comentarios – *Lamproderma echinosporum* se caracteriza por sus esporocarpos cortamente estipitados a aparentemente sentados, el peridio maculado y sin cristales, y las esporas de gran tamaño (12-15  $\mu\text{m}$  de diám.), con espinas repartidas de manera irregular.

El grupo de las *Lamproderma* maculadas está constituido por especies que, en su mayoría, se distinguen fácilmente unas de otras. Además, en la presente tesis se ha realizado un estudio molecular centrado en este complejo de especies. *Lamproderma acanthosporum* Kowalski es una especie que ha aparecido en contadas ocasiones desde su descripción, fundamentalmente en Norteamérica y los Alpes franceses. Según su autor, la especie se caracteriza por sus esporangios sentados, argéteo-azulados, y esporas de

gran tamaño (18-20  $\mu\text{m}$  de diám.) con espinas gruesas, patentes (de hasta 2  $\mu\text{m}$  de longitud) e irregularmente repartidas (Kowalski 1968). Un detalle característico que no se menciona en la descripción original son sus máculas, muy patentes, que le otorgan al peridio un aspecto reticulado.

*Lamproderma maculatum* Kowalski es la especie más cercana macroscópicamente a *L. echinosporum*, debido a que las medidas de sus esporangios son muy similares, a que en ocasiones *L. maculatum* tiene un pie muy corto, y a que el peridio de ambas especies adopta tonos parecidos, negruzcos con reflejos iridiscentes, además de presentar máculas. La diferencia radica en que las esporas de *L. maculatum* están ornamentadas con espínulas cortas, poco patentes y repartidas de manera regular.

*Lamproderma macrosporum* (Mar. Mey. & Poulain) Kuhnt, taxón elevado a nivel de especie recientemente (Kuhnt 2017) y confirmado molecularmente en la presente tesis, tiene grandes esporas (15-18  $\mu\text{m}$  de diám.) ornamentadas con cortas espínulas, poco patentes y regularmente distribuidas.

*Lamproderma pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain es una especie poco citada que se caracteriza por sus esporangios estipitados, cuyos pies llegan a medir la mitad de la altura total, con esporotecas subglobosas a ovoides; el peridio adopta tonos oscuros hasta bronceados o dorados, y el capilicio tiene aspecto cano a la lupa tras la caída de las esporas, lo cual se debe a que los filamentos forman una red periférica hialina. Otra diferencia fundamental radica en sus esporas de tamaño relativamente pequeño [11-13  $\mu\text{m}$  de diám. (Bozonnet *et al.* 1995)] y su ornamentación, con verrugas regularmente repartidas.



Ilustración 25. *Lamproderma echinosporum*, AH 55545, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, con el peridio abierto y moteado a su alrededor, c. Esporas.

Escalas: a-b = 1 mm, c = 10  $\mu\text{m}$ .

***Lamproderma macrosporum* (Mar. Mey. & Poulain) Kuhnt, Ber. Bayer. Bot. Ges. 87: 105 (2017)**

*Ilustración 26*

≡ *Lamproderma maculatum* var. *macrosporum* Mar. Mey. & Poulain, in Bozonnet, Meyer & Poulain, Doc. Mycol. 24(96): 4 (1995).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Jardín Botánico del Albergue, Sierra Nevada, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre pajitas, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50246; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera y acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55621 junto a *Meriderma aggregatum* y *Meriderma spinulosporum*; idem, sobre madera y acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55614; idem, sobre madera de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55602; idem, sobre restos *Cytisus oromediterraneus*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55537 junto a *Meriderma spinulosporum* f. *intermedium*; idem, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55592; ibidem, AH 55572; idem, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55570; Cabeza de Hierro, sobre ramita, acícula y corteza de *Pinus sylvestris*, 13/5/2013, leg. Antonio Sánchez, AH 55700.

Esporangios cortamente estipitados a prácticamente sentados, de 1-2 mm de altura, desde aislados hasta formando grupos. Esporoteca globosa a ovoide, de 0,5-1,25 mm de diám., argétea oscura a negruzca con máculas negras y con cristales aciculares, blanquecinos y dispersos de carbonato cálcico. Peridio membranoso, en luz transmitida hialino en la parte superior y pardo-rojizo en la base, con máculas pardo-oscuros irregulares. Pie de 0,3-1 mm de altura, negruzco a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, donde se divide en su ápice, concolora con el pie. Capilicio filamentoso, pardo oscuro con las terminaciones puntiagudas, con filamentos de 1-2 µm de diám. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 15-18 µm de diám., con espínulas distribuidas de manera regular.

Comentarios – *Lamproderma macrosporum* se caracteriza por sus esporas de gran tamaño (15-18 µm de diám), con espínulas regularmente distribuidas, y las máculas en el peridio.

Previamente se trataba de una variedad macrospórica de *Lamproderma maculatum* Kowalski, pero recientemente se elevó al nivel de especie. *L. maculatum* se caracteriza por el menor tamaño esporal (12-15 µm de diám.), la presencia de cristales aciculares en el peridio, y un pie algo más largo (de hasta 1,25 mm de altura).

Hasta el momento de llevar a cabo los estudios moleculares, se había tratado a esta especie como variedad, debido a que es muy complicado encontrar diferencias morfológicas significativas entre las dos especies comentadas en el párrafo anterior. Pero los árboles filogenéticos realizados con distintos marcadores genéticos respaldan que se trata de una especie independiente. El cambio a nivel de especie lo llevó a cabo Kuhnt (2017), apoyándose en los resultados moleculares obtenidos en primer lugar por Kamono *et al.* (2013).

Las características que permiten diferenciar las distintas especies de *Lamproderma* Rostaf. maculadas pueden encontrarse bajo el epígrafe de *Lamproderma echinosporum* Meyl.

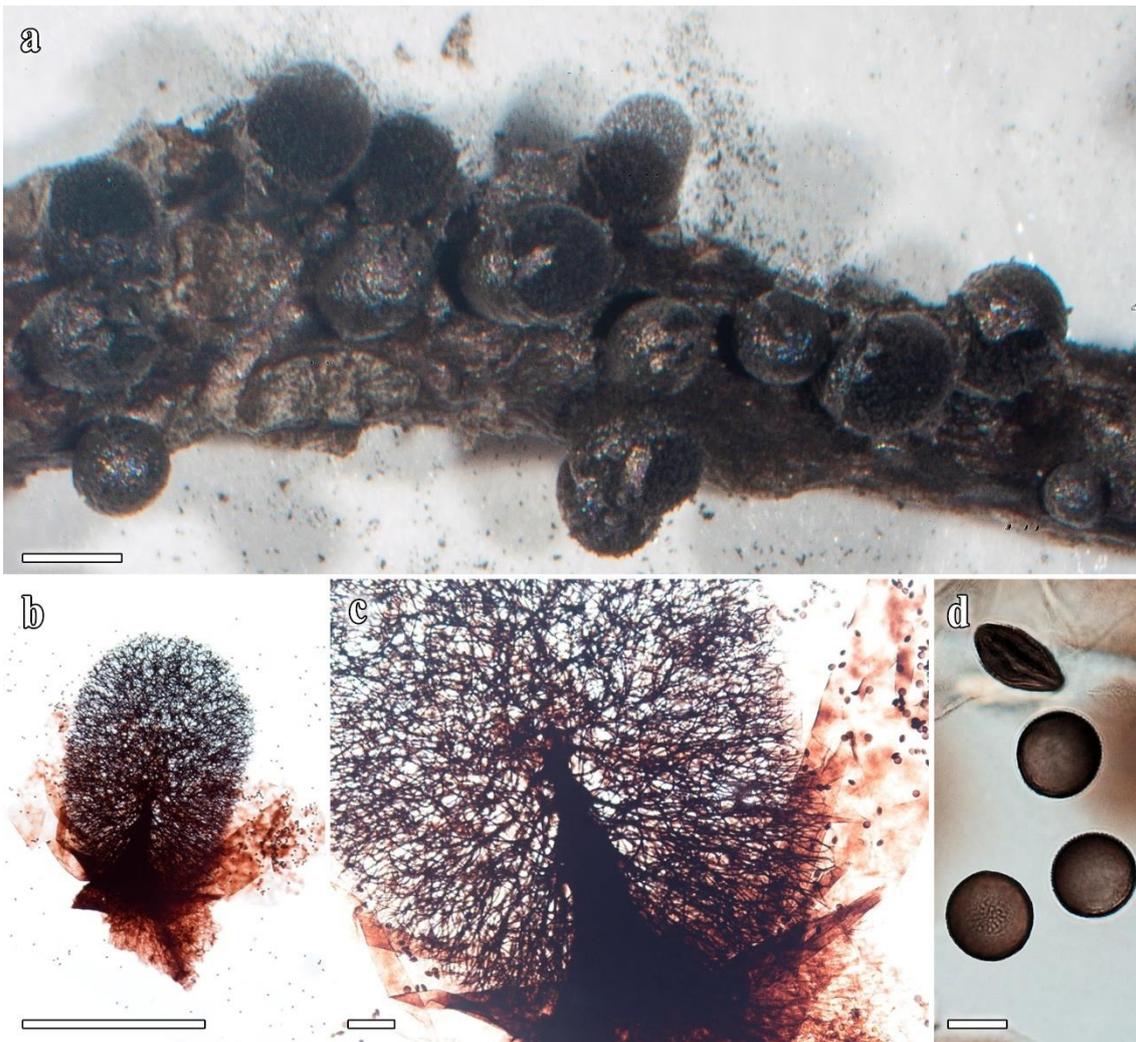


Ilustración 26. *Lamproderma macrosporum*, AH 55700, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio con el peridio moteado y abierto en luz transmitida, c. Detalle del ápice de la columela, el peridio y el capilicio, d. Esporas.

Escalas: a, b = 1 mm, c = 100  $\mu$ m, d = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma maculatum* Kowalski, Mycologia 62(4): 654 (1970)***Ilustración 27*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre madera de *Pinus sylvestris*, 3/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50118; ibidem, AH 50119; idem, sobre corteza de *Pinus sylvestris*, 3/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50117; Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre ramitas, 4/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50253 junto a *Meriderma* sp.; idem, sobre corteza y madera de ramitas de *Pinus sylvestris*, pinar de la derecha, 4/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50249 junto a *Meriderma* sp. y *Lepidoderma chaillatii*; idem, sobre restos de piña de *Pinus sylvestris*, pinar de la izquierda, 4/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50250; idem, sobre ramitas de *Pinus sylvestris*, pinar de la izquierda, 4/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50252; Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Pinus sylvestris*, 5/4/2003, *leg.* Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48787; ibidem, AH 48792; ibidem, AH 50680; Madrid, Puerto de Cotos, sobre corteza de *Pinus* sp., 30/3/2005, *leg.* Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50787 junto a *Comatricha calderaensis* y *Comatricha pseudoalpina*; ibidem, AH 50789; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55601; idem, sobre madera y corteza de *Pinus* sp., 2/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55607; idem, sobre madera de *Pinus* sp., 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55569; Puerto de Navacerrada BM, sobre restos leñosos, 9/7/2009, *leg.* Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50754; idem, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/7/2009, *leg.* Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50762; Valdesquí, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55679; ibidem, AH 55690; Cabeza de Hierro, sobre restos vegetales, 13/5/2013, *leg.* Antonio Sánchez, AH 55698; idem, sobre acículas de *Pinus sylvestris*, 13/5/2013, *leg.* Antonio Sánchez, AH 55701; Puerto de Navacerrada, 1900 m, sobre corteza de ramita de *Pinus sylvestris*, 16/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, AH 48800; Puerto de Navacerrada VC, 2170 m, sobre rama de *Cytisus oromediterraneus*, 7/7/2013, *leg.* Antonio Sánchez, AH 55731; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 17/7/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55712; ibidem, AH 55715; ibidem, AH 55721; ibidem, AH 55725; Valdesquí, entre la carretera (calle Angostura) y el arroyo de las Guarramillas, 1830 m, sobre corteza y madera de *Pinus sylvestris*, 24/5/2018, *leg.* Ángela López Villalba, Juan Ramón Díaz Carlavilla & Gabriel Moreno, AH 50104 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 50093; ibidem, AH 50095; ibidem, AH 50097; ibidem, ibidem, AH 50096; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, *leg.* Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50339; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, *leg.* Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50311 junto a *Meriderma spinulosporum* f. *intermedium*; ibidem, AH 50377 junto a *Meriderma* sp.; ibidem, AH 50293 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 50298 junto a *Lepidoderma granuliferum*; ibidem, AH 50299 junto a *Meriderma spinulosporum* f. *intermedium* y *Meriderma echinulatum*; ibidem, AH 50307 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 50288; ibidem, AH 50289; ibidem, AH 50294; ibidem, AH 50310; ibidem, AH 50313; ibidem, AH 50328; ibidem, AH 50332; ibidem, AH 50333; idem, 27/6/2018, *leg.* Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50376; ibidem, AH 50381; Puerto de Navacerrada, 2100 m, sobre corteza *Cytisus oromediterraneus*, 29/6/2018, *leg.* Antonio Sánchez, AH 55733; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 21/7/2018, *leg.* Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50537 junto a *Dianema* sp.; ibidem, AH 50548 junto a *Lamproderma* sp.; ibidem, AH 50531; ibidem, AH 50536; ibidem, AH 50541; ibidem, AH 50542; ibidem, AH 50549; Segovia, carretera Navacerrada-Cotos km 44, sobre rama y tallos de *Cytisus oromediterraneus*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21824; Puerto de Cotos, sobre caña, 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48766 junto a *Lamproderma ovoideum*; Navacerrada, sobre restos vegetales, 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55532 junto a *Lamproderma* sp.; idem, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55520; Puerto de Cotos, sobre madera y corteza de *Pinus sylvestris*, 24/4/2010, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48762 junto a *Lamproderma ovoideum*; Puerto de Navacerrada, 2000 m, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 24/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, AH 44144 junto a *Dianema leptotrichum*; idem, 2025 m, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 24/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, AH 48798.

Esporangios estipitados a prácticamente sentados, de 1-2 mm de altura, desde aislados hasta formando grupos. Esporoteca globosa a subovoide, de 0,5-1,25 mm de diám., argétea oscura a negruzca, en ocasiones azulada, iridiscente, con máculas negras y con cristales aciculares, blanquecinos y dispersos de carbonato cálcico. Peridio membranoso, en luz transmitida hialino en la parte superior y pardo-rojizo en la base, con máculas pardo-oscursas irregulares. Pie de 0,3-1,25 mm de altura, negruzco a la lupa,

pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, donde se divide en su ápice, que puede verse adelgazado o truncado, concolora con el pie. Capilicio filamentosos, pardo oscuro con las terminaciones puntiagudas y hialinas, de sinuoso a rígido, con filamentos de 1-2  $\mu\text{m}$  de diám. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 13-15  $\mu\text{m}$  de diám., con cortas espínulas distribuidas de manera regular.

Comentarios – *Lamproderma maculatum* se distingue por sus esporangios de esporoteca notable, con un pie que puede alcanzar la mitad de la altura total, el peridio cubierto tanto por máculas oscuras como por cristales aciculares, y unas esporas de 13-15  $\mu\text{m}$  de diám. con espínulas cortas y distribuidas regularmente.

Como se ha comentado en el apartado anterior, correspondiente a *Lamproderma macrosporum* (Mar. Mey. & Poulain) Kuhnt, esta última se ha tratado hasta hace relativamente poco como una variedad macrospórica de *Lamproderma maculatum*. Con los estudios moleculares llevados a cabo durante la presente tesis, se puede confirmar que son especies independientes, aunque complicadas de separar morfológicamente.

Las características que permiten diferenciar las distintas especies de *Lamproderma* Rostaf. maculadas pueden encontrarse bajo el epígrafe de *Lamproderma echinosporum* Meyl.

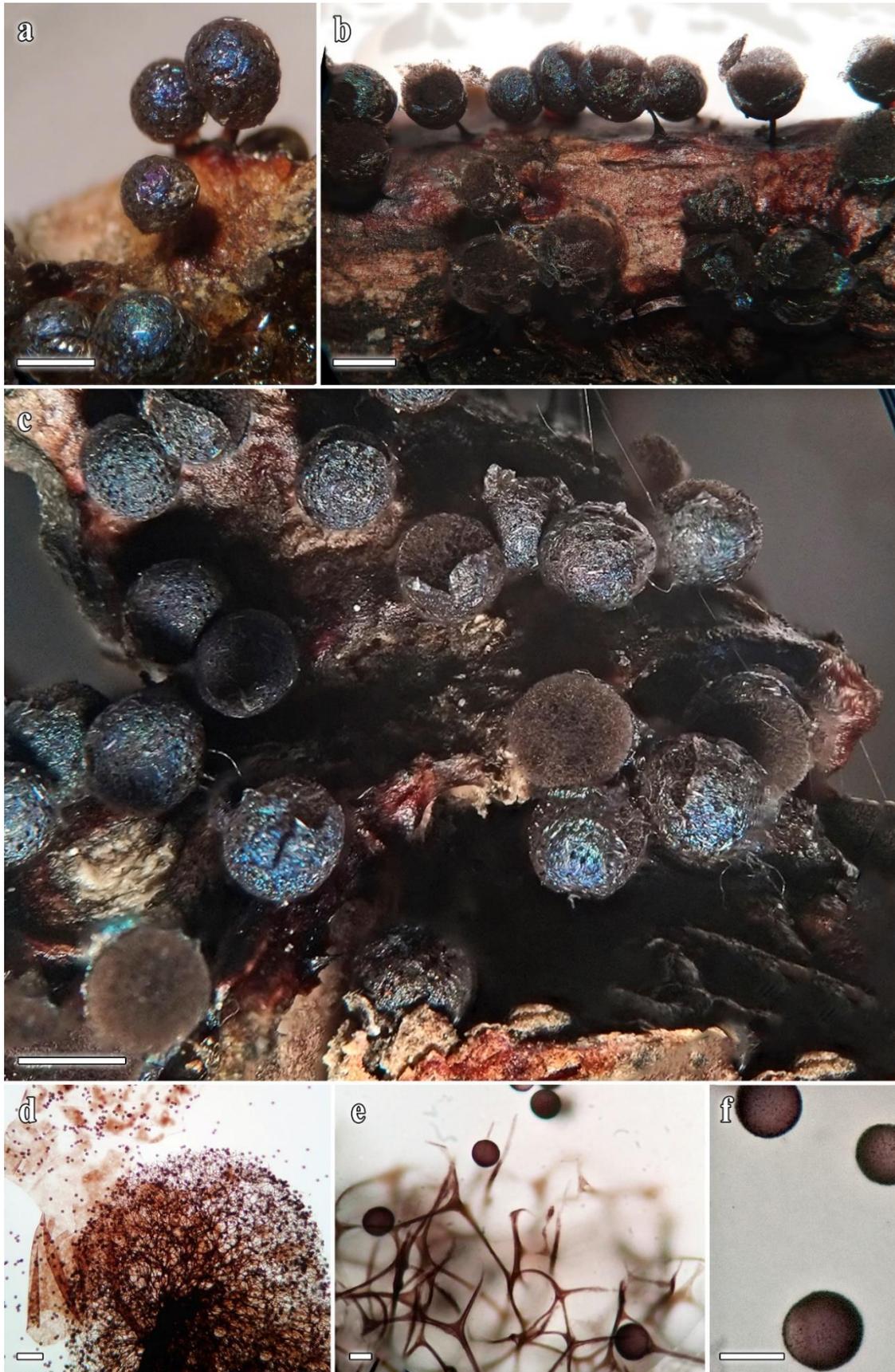


Ilustración 27. *Lamproderma maculatum*, AH 48792 (a) y AH 50252 (b-f), a. Esporangios a la lupa, con máculas y cristales aciculares en el peridio, b-c. Esporangios, d. Detalle del peridio maculado y de la esporoteca en luz transmitida, e. Filamentos del capilicio y esporas, f. Esporas.  
Escala: a-c = 1 mm, d = 100  $\mu$ m, e-f = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma ovoideoechinulatum* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain & Meyer, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 176: 17 (2005) *Ilustración 28***

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Huesca, Puerto de Somport, Jaca, sobre ramitas, 18/4/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50437; Baños de Panticosa, subida a Bachimaña por camino Los Machos, 1900 m, N 42°45'56,52" O 0°13'45,22", sobre ramita de *Pinus* sp., 12/5/2018, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50418; idem, N 42°47'07,98" O 0°13'44,68", sobre ramita de *Pinus* sp., 19/5/2018, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50431; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55609; idem, sobre restos herbáceos, 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55544; ibidem, AH 55546; Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55531 junto a *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum*; ibidem, AH 50819; idem, sobre restos herbáceos, 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55506; ibidem, AH 55511; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre ramitas de leñosa, 9/5/1997, *leg.* Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30009; Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, Circo de Gavarnie, PN Pirineos, 1870 m, N 42°42,25'07" O 0°0,38'38,83", sobre ramas de *Alnus* sp., 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50704 junto a *Lamproderma aeneum*; idem, sobre ramas, 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50687; idem, sobre ramas de *Fagus sylvatica*, 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50692; idem, sobre ramas de *Rhododendron* sp., 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50709; idem, sobre ramas de *Rubus* sp., 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50717.

Esporangios estipitados, de 1-1,5 mm de altura, que crecen en grupos con abundantes fructificaciones. Esporoteca de obovoide a obpiriforme, de 0,75-1,75 × 0,5-1,25 mm, negruzca y con destellos iridiscentes azulados y violáceos. Peridio membranoso, en luz transmitida pardo claro hialino en la parte superior y pardo oscuro en la base. Pie de hasta 0,3 mm de altura (1/4 a 1/3 de la altura total), negruzco a la lupa, pardo rojizo oscuro en luz transmitida, con tendencia cónica. Capilicio filamentoso que emerge a lo largo de la columela, pardo oscuro, con las terminaciones puntiagudas y hialinas, formado por filamentos de 1-2 µm de diám. Columela que alcanza el tercio superior de la esporoteca, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 13-15 µm de diám., con espinas irregulares tanto en distribución como en grosor.

Comentarios – *Lamproderma ovoideoechinulatum* se caracteriza por sus esporangios cortamente estipitados, con esporotecas obovoides a obpiriformes, con esporas de 13-15 µm de diám. ornamentadas con espinas irregulares tanto en grosor como en distribución.

La especie más cercana macroscópicamente es *Lamproderma ovoideum* Meyl., que se diferencia por sus esporas ornamentadas con espínulas bajas y tenues distribuidas regularmente, además de por la morfología ovoide y regular de la esporoteca. Otra especie con la que también podría confundirse es *Lamproderma piriforme* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, pero esta se caracteriza por sus esporas de gran tamaño, llegando a alcanzar los 18 µm de diám.

Existe una variedad de espora pequeña, *Lamproderma ovoideoechinulatum* var. *microsporum* Mar. Mey. & Poulain, que se diferencia por su menor tamaño esporal, de 11-13 µm en diám.



*Ilustración 28. Lamproderma ovoideoechinulatum*, AH 50108, a. Esporangios a la lupa, b. Detalle de un esporangio con el peridio abierto, lo que permite observar el interior de la esporoteca, c. Ápices de los filamentos capilicio y esporas en luz transmitida.

Escalas: a-b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m.

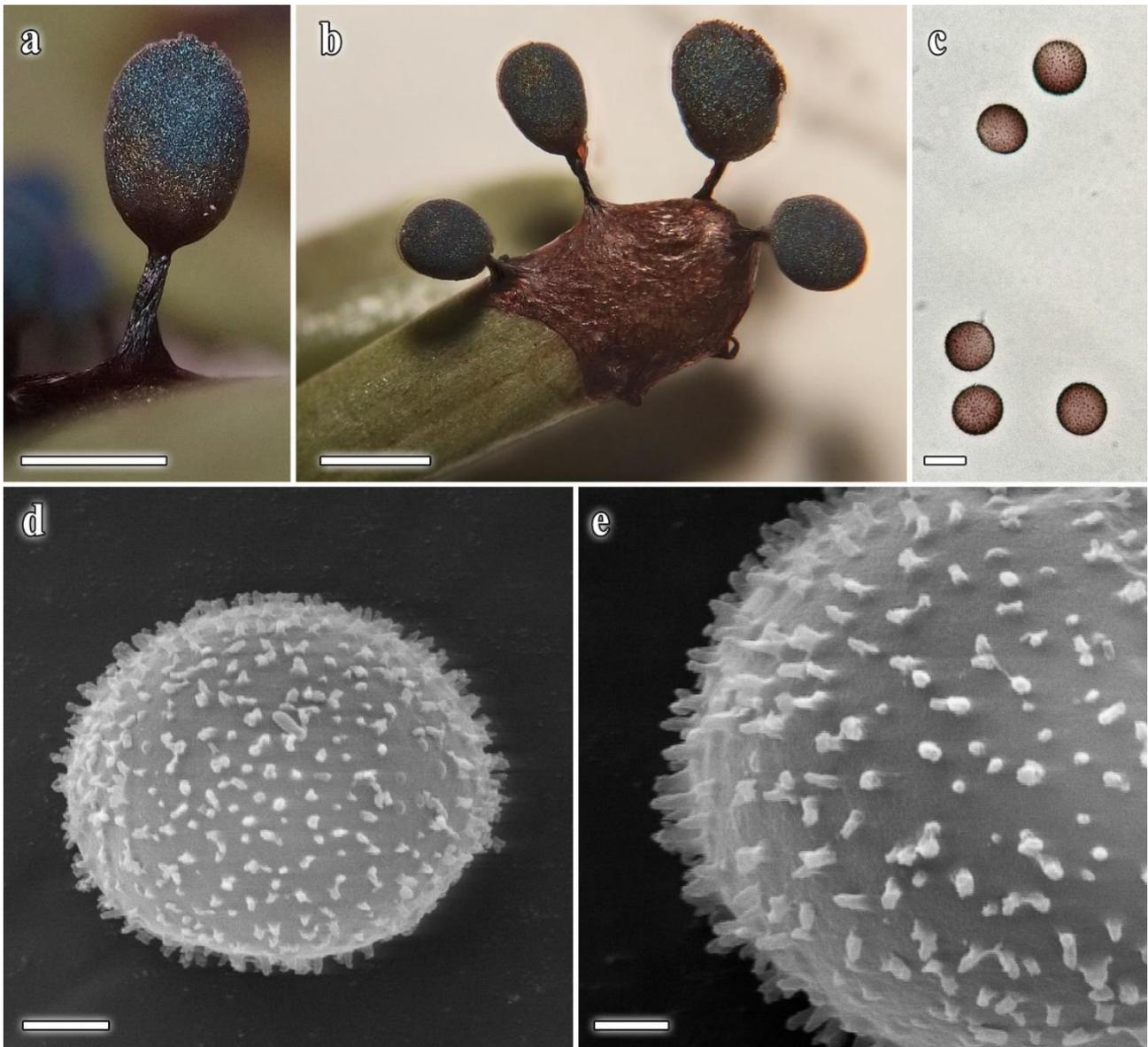
***Lamproderma ovoideochinulatum* var. *microsporum* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain & Meyer, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 176:17 (2005) Ilustración 29**

MATERIAL ESTUDIADO: ITALIA, Piemonte, Cuneo, Pratolungo-Roviera, 1570 m, N 44°14'26,05" E 7°10'31,55", sobre *Abies alba* vivo, 2/5/2019, leg. Estelle Richard & François Hairie, AH 50591.

Esporangios estipitados, de 1-2 mm de altura, que crecen en grupos con abundantes fructificaciones. Esporoteca obovoide, elongada, de 1-1,5 × 0,5-1 mm, negruzca y con destellos iridiscentes azulados y violáceos. Peridio membranoso, en luz transmitida pardo claro hialino en la parte superior y pardo oscuro en la base. Pie de 0,5-0,8 mm de altura, negruzco a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, con tendencia a ensancharse hacia la base. Capilicio filamentosos que emerge a lo largo de la columela, pardo oscuro, con las terminaciones puntiagudas y hialinas, formado por filamentos de 1-3 µm de diám. Columela que alcanza el tercio superior de la esporoteca, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 11-13 µm de diám., con espinas irregulares tanto en distribución como en grosor.

Comentarios – *Lamproderma ovoideochinulatum* var. *microsporum* se caracteriza por sus esporas relativamente pequeñas (11-13 µm de diám.) y ornamentadas con espinas irregularmente distribuidas.

Las diferencias de esta especie con otras similares se han comentado bajo el epígrafe de la variedad tipo.



*Ilustración 29. Lamproderma ovoideochinulatum var. microsporum, AH 50591, a. Detalle de un esporangio a la lupa, b. Esporangios con un hipotalo común que cubre totalmente el sustrato, c. Esporas en luz transmitida, d. Espora al MEB, e. Detalle de la ornamentación esporal.*  
*Escalas: a-b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m, d = 2  $\mu$ m, e = 1  $\mu$ m.*

***Lamproderma ovoideum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 370 (1932)****Ilustración 30**≡ *Lamproderma carestiae* var. *ovoides* (Meyl.) Kowalski, Mycologia 67(3): 470 (1975).

MATERIAL ESTUDIADO: **ESPAÑA**, Granada, Sierra Nevada, pinar a la derecha del Albergue, 2510 m, N 37°05'41,9" O 3°23'10,4", sobre *Cytisus galianoi* en borde de pinar de *Pinus sylvestris*, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50126 junto a *Meriderma* sp.; Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre ramitas de *Helianthemum pannosum*, borde de la charca, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50258 junto a *Lepidoderma nevadense* y *Meriderma cribrarioides*; ibidem, AH 50259 junto a *Lamproderma* sp. y *Meriderma* sp.; idem, sobre ramitas de *Pinus sylvestris*, pinar de la derecha, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50251; idem, sobre cardo, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50256; **Huesca**, Candanchú, Aísa, sobre restos herbáceos, 25/4/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50485; Benasque, 1550 m, N 42°39'59,24" E 0°35'0,56", sobre restos vegetales, 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50078; pinar al lado del barranco de Remuñe, Llanos del Hospital, Benasque, 1700 m, N 42°40'44,57" E 0°36'0,15", sobre caña, 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50089; Bosque del Pacino, Sallent de Gállego, 1600 m, N 42°45'32,40" O 0°21'17,38", sobre rama, 28/4/2018, leg. Jorge Hernanz, AH 50419 junto a *Diderma europaeum*; ibidem, AH 50420 junto a *Diderma europaeum*; ibidem, AH 50421; idem, sobre restos vegetales, 28/4/2018, leg. Jorge Hernanz, AH 50422; Bujaruelo, subido a Puerto Torla, 1800 m, N 42°41'57,45" O 0°06'01,40", sobre ramita, 4/5/2019, leg. Jorge Hernanz, AH 50652; **Madrid**, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre ramitas de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55541; Puerto de Navacerrada BM, sobre restos leñosos, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50747; idem, sobre madera de *Pinus* sp., 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50767; idem, sobre tallos de *Cytisus* sp., 2/6/2010, leg. Gabriel Moreno & Antonio Sánchez, AH 48760; idem, sobre ramitas, 18/6/2010, leg. Gabriel Moreno, Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & David W. Mitchell, AH 55729; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 17/7/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55723 junto a *Comatricha nigricapillitia* y *Licea* sp.; entre las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Senecio pyrenaicus*, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50356; idem, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50364; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre ramitas, 21/7/2018, leg. Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50522; **Segovia**, Puerto de Cotos, sobre caña, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48766 junto a *Lamproderma maculatum*; Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus* y acículas de *Pinus* sp., 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50831 junto a *Lamproderma pulchellum*; idem, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55512 junto a *Diderma europaeum*; ibidem, AH 55535 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 50814; ibidem, AH 55502; ibidem, AH 55503; AH 55504; ibidem, AH 50824; ibidem, AH 55508; ibidem, AH 55529; ibidem, AH 55533; ibidem, AH 55534; ibidem, AH 55522; idem, sobre restos vegetales, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50822; idem, sobre restos leñosos, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50830; idem, sobre restos herbáceos, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55510; ibidem, AH 55530; Puerto de Cotos, sobre madera y corteza de *Pinus sylvestris*, 24/4/2010, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48762 junto a *Lamproderma maculatum*; **FRANCIA**, **Auvernia-Ródano-Alpes**, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre ramitas, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50038 junto a *Meriderma* sp.; idem, sobre planta brotando, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48819 junto a *Meriderma* sp.; idem, sobre corteza, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48832 junto a *Lamproderma sauteri* y *Diderma alpinum*; idem, sobre hojarasca, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48821; idem, sobre restos leñosos, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48823; ibidem, AH 48827; idem, sobre restos helecho, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50042; idem, sobre restos vegetales, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48826; ibidem, AH 48830; ibidem, AH 50075; La Léchère, Grand Nâves, 1325 m, N 45°33'20,85" E 6°31'20,23", sobre corteza, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50045; idem, leg. Giovanni Manavella, AH 50055; idem, sobre restos leñosos, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50047; ibidem, AH 50052; idem, sobre *Rosaceae*, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50053; idem, sobre ramas brotando, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50059; idem, 1400 m, N 45°33'28,60" E 6°31'17,58", sobre restos leñosos, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50048; ibidem, AH 50051; ibidem, AH 50057; idem, 1370 m, N 45°33'28,90" E 6°31'25,94", sobre ramas brotando, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50054; idem, sobre restos vegetales, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50058; Rognaix, 1135 m, N 45°34'38,36" E 6°25'58,01", sobre caña, 19/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50068 junto a *Lamproderma* sp.; **Occitania**, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, estación de esquí Gavarnie-Gèdre, PN Pirineos, 2016 m, N 42°43,18'12" O 0°2,48'30", sobre pajitas, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50701 junto a *Didymium dubium*; ibidem, AH 50695 junto a *Physarum albescens*; ibidem, AH 50713 junto a *Physarum albescens*; ibidem, AH 50682; ibidem, AH 50684; ibidem, AH 50686; ibidem, AH 50694; ibidem, AH 50698; idem, sobre tallos de *Asteraceae*, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50688; idem, sobre flores de compuesta, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50702; idem, sobre ramas, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50711; idem, sobre caña, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50714; Circo de Gavarnie, PN Pirineos, 1870 m, N 42°42,25'07" O 0°0,38'38,83",

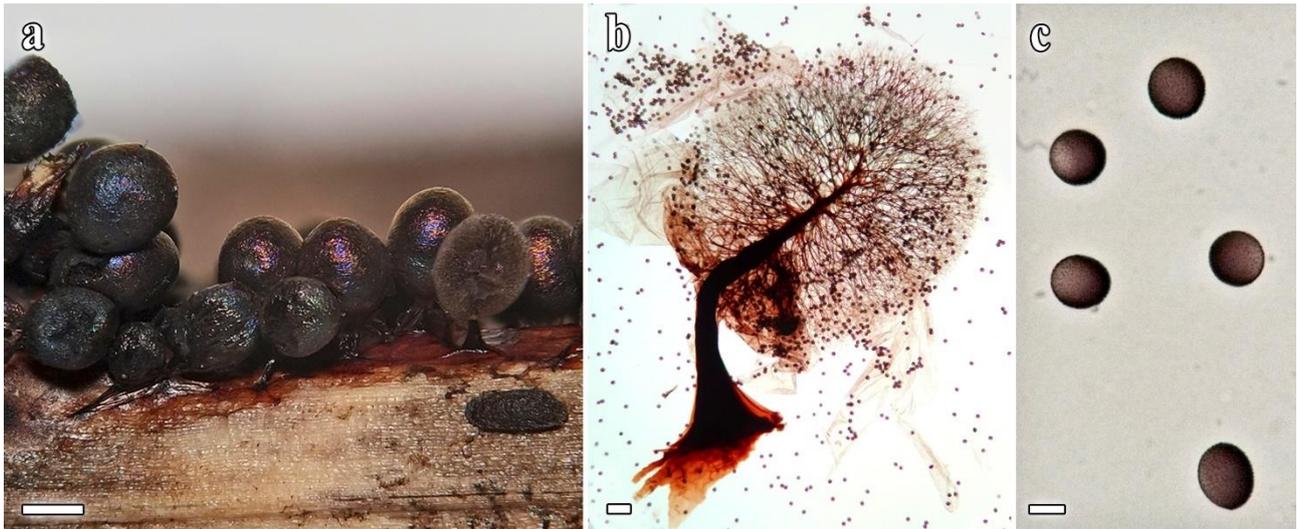
sobre *Alnus*, 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50712; *idem*, sobre ramas de *Rubus* sp., 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50715; *idem*, sobre restos vegetales, 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50722; *idem*, sobre rama, 10/5/2017, *leg.* Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50723.

Esporangios cortamente estipitados, de 1-1,5 mm de altura, creciendo en grandes grupos y, en muchas ocasiones, congestos. Esporoteca ovoide, de 1-1,5 × 0,5-1 mm, negruzca con destellos iridiscentes que varían desde el azulado hasta el dorado o bronceado. Peridio membranoso, en luz transmitida pardo claro hialino en la parte superior y pardo oscuro en la base. Pie corto, de hasta 0,5 mm de altura, negruzco a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, cónico. Capilicio filamentosos, que emerge a lo largo de la columela en forma de expansiones membranosas que adelgazan progresivamente hacia la periferia, pardo-rojizo oscuro, con las terminaciones puntiagudas, formado por filamentos de 1-2 µm de diám. Columela que alcanza el tercio superior de la esporoteca, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardo-violáceas con una zona clara en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 13-15(16) µm de diám., con espínulas poco patentes y regularmente distribuidas.

Comentarios – *Lamproderma ovoideum* puede distinguirse fácilmente, además de por su porte ovoide, por su pie corto y cónico, y por la ornamentación característica de las esporas, formada por finas espínulas regularmente distribuidas.

El grupo constituido por las *Lamproderma* Rostaf. de esporoteca ovoide puede distinguirse por la ornamentación y el tamaño esporal. Las diferencias con *L. cucumer* (Meyl.) Nowotny & H. Neubert y *L. ovoideoechinulatum* Mar. Mey. & Poulain se han indicado bajo sus respectivos epígrafes. *Lamproderma piriforme* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, que en ocasiones puede desarrollar esporotecas con tendencia ovoide, se diferencia de *L. ovoideum* por sus esporas de mayor tamaño (hasta 18 µm de diám.) y por su ornamentación, distribuida de manera irregular.

En ocasiones, la esporoteca de *Lamproderma ovoideum* no es ovoide sino globosa o subglobosa, por lo que puede confundirse con otras especies del género. Las más cercanas morfológicamente son *Lamproderma aeneum* Mar. Mey. & Poulain y *Lamproderma sauteri* Rostaf., debido a las características de sus esporotecas y a la ornamentación esporal distribuida regularmente. Las diferencias entre *L. aeneum* y *L. ovoideum* se han comentado previamente bajo el epígrafe de la primera especie. Por su parte, *L. sauteri* puede diferenciarse por su capilicio, formado por filamentos más claros, que le dan apariencia canescente a la lupa, y que emergen radialmente del ápice de la columela, además de no contar con expansiones membranosas.



*Ilustración 30. Lamproderma ovoideum, AH 50824, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, c. Esporas.*

*Escalas: a = 1 mm, b = 100  $\mu$ m, c = 10  $\mu$ m*

***Lamproderma piriforme* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain & Meyer,  
Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 176:16 (2005) Ilustración 31**

≡ *Lamproderma sauteri* var. *piriforme* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 56:71 (1925).

= *Lamproderma ovoideum* var. *piriforme* (Meyl.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57:370  
(1932).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Navacerrada TB, 1975 m, sobre restos de *Gentiana lutea*, 10/6/2007, leg. Antonio Sánchez, AH 44159 junto a *Trichia sordida* var. *sordidooides*; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre *Senecio pyrenaicus*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55558; idem, sobre restos leñosos, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55579; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre restos leñosos, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48825 junto a *Diderma alpinum*; Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, estación de esquí Gavarnie-Gèdre, PN Pirineos, 2016 m, N 42°43,18'12" O 0°2,48'30", sobre restos vegetales, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50685 junto a *Physarum albescens*.

Esporangios estipitados a cortamente estipitados, de 1-2 mm de altura, en grupos dispersos a congestos. Esporoteca ovoide a obpiriforme, de 0,75-1,5 × 0,5-1 mm, negruzca con tonos iridiscentes azulados o violáceos que se hacen más patentes cuando los ejemplares no se han desarrollado adecuadamente. Peridio membranoso, en luz transmitida pardo hialino en la mitad superior y pardo oscuro en la mitad inferior, quedando muchas veces únicamente a modo de copa. Pie de 0,5-1 mm de altura (½ a ⅓ de la altura total), negruzco a la lupa, pardo-rojizo en luz transmitida. Capilicio filamentososo, que emerge a lo largo de la columela, pardo oscuro, con las terminaciones puntiagudas y hialinas, formado por filamentos de 1-2 µm de diám. Columela que alcanza de la mitad al tercio superior de la esporoteca, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardo-violáceas con un área clara en luz transmitida, globosas a algo ovoides, de 16-18 µm de diám., con espínulas.

Comentarios –*Lamproderma piriforme* se diferencia de las demás especies de *Lamproderma* Rostaf. con esporotecas ovoides por sus grandes esporas, que llegan a alcanzar 16-18 µm de diám.

En función de cómo se hayan desarrollado las fructificaciones, es fácil confundir *Lamproderma piriforme* con *Lamproderma ovoideum* Meyl. y *Lamproderma ovoideochinulatum* Mar. Mey. & Poulain. Las diferencias con ambas se han comentado bajo sus respectivos epígrafes.

En origen, esta especie fue identificada como una variedad macrospórica de *Lamproderma sauteri* Rostaf. Pero esta última se diferencia por sus esporotecas globosas a subglobosas, por el capilicio con tonos pardo-claros y ramificado radialmente del ápice de la columela, la cual alcanza la mitad de la esporoteca, y por sus esporas de 12-14 µm de diám.

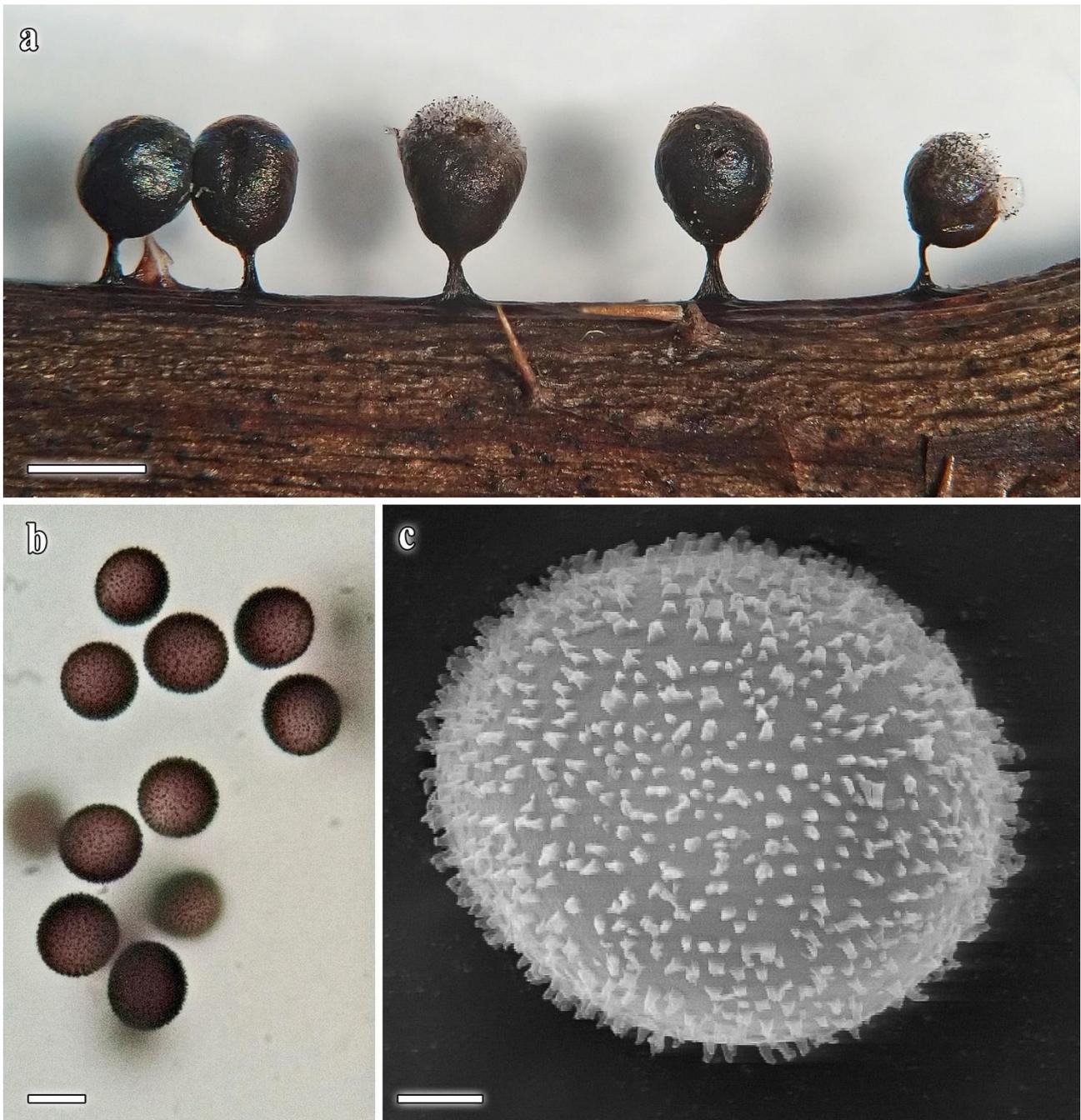


Ilustración 31. *Lamproderma piriforme*, AH 48825, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas en luz transmitida, c. Espora al MEB.

Escalas: a = 1 mm, b = 10  $\mu$ m, c = 2  $\mu$ m.

***Lamproderma pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain, in Bozonnet, Meyer & Poulain, Doc. Mycol. 24(96): 7 (1995)**

Ilustración 32

MATERIAL ESTUDIADO: FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Léchère, Grand Nâves, 1325 m, N 45°33'20,85" E 6°31'20,23", sobre restos vegetales, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50056 junto a *Meriderma spinulosporum*; idem, 1370 m, N 45°33'28,90" E 6°31'25,94", sobre restos vegetales, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50046; Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, Circo de Gavarnie, PN Pirineos, 1870 m, N 42°42,25'07" O 0°0,38'38,83", sobre ramitas, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50716.

Esporangios estipitados, de 1-2 mm de altura, agrupados. Esporoteca subovoide a ovoide, raramente subglobosa, de 0,75-1,5 × 0,5-1,25 mm, que varía desde tonos oscuros hasta bronceados o dorados, iridiscente, con máculas poco apreciables, en ocasiones con cristales aciculares, blanquecinos y dispersos de carbonato cálcico. Peridio membranoso, en luz transmitida hialino en la parte superior y pardo-rojizo claro en la base, con máculas pardo-claras irregulares. Pie de 0,5-1,25 mm de altura, negruzco a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, donde se divide en su ápice, concolora con el pie. Capilicio filamentosos, pardo-claro a pardo-rosado, con las terminaciones puntiagudas, hialinas y anastomosadas, sinuoso, con filamentos de 1-2 µm de diám. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 11-13 µm de diám., densamente verrugosas.

Comentarios – *Lamproderma pseudomaculatum* se distingue por sus esporangios de esporoteca notable, con colores que varían desde el azul iridiscente hasta el dorado, cristales aciculares blanquecinos sobre el peridio, pie que alcanza la mitad de la altura del esporocarpo, y esporas de 11-13 µm de diám., densamente verrugosas.

Las diferencias entre *Lamproderma pseudomaculatum* y el resto de las especies maculadas se han comentado bajo sus respectivos epígrafes.

Dos datos interesantes sobre esta especie tienen que ver con su distribución y con su identificación. En lo que respecta a su distribución, todas las muestras estudiadas de esta especie se han recolectado, única y exclusivamente, en Francia. Molecularmente se ha constatado que aquellas recolectadas en España o Alemania e identificadas como *Lamproderma pseudomaculatum*, han resultado ser *Lamproderma maculatum* Kowalski. Esto puede sugerir la existencia de especies endémicas.

Por otro lado, en lo que respecta a su identificación, las diferencias, aunque claras en los especímenes más típicos, son realmente sutiles en la mayoría de los casos y muestras estudiadas. Por lo tanto, en muchas ocasiones se ha dudado de la independencia de esta especie. Los estudios moleculares llevados a cabo en la presente tesis han confirmado que se trata de una especie por sí misma, formando un clado hermano, pero bien diferenciado, de *Lamproderma maculatum* Kowalski.

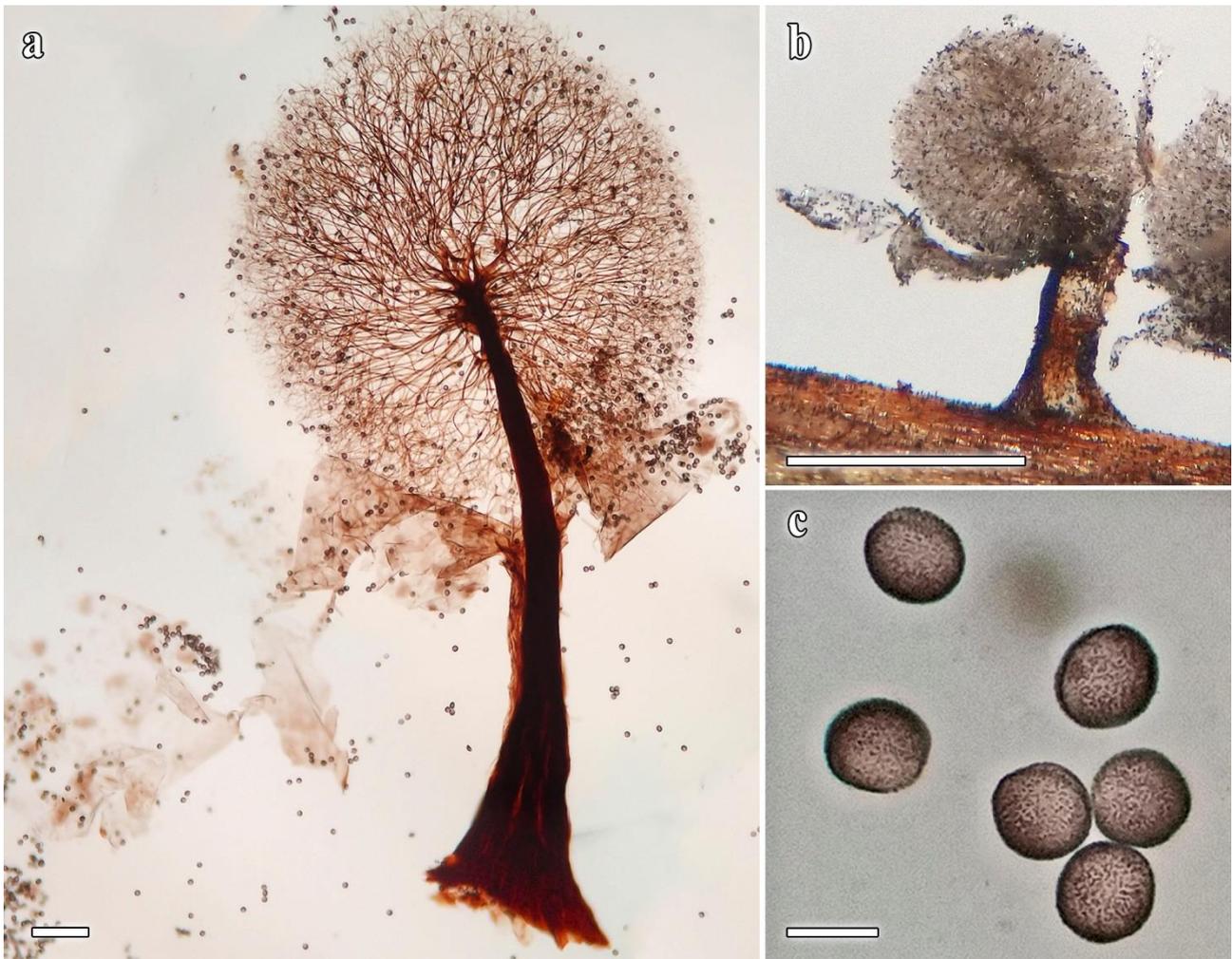


Ilustración 32. *Lamproderma pseudomaculatum*, MM 14346 (paratipo), a. Esporangio en luz transmitida en el que se aprecian las tenues máculas del peridio, b. Esporangio a la lupa, c. Esporas en luz transmitida.  
Escala: a = 100  $\mu$ m, b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma pulchellum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 369 (1932)**

*Ilustración 33*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus* y acículas de *Pinus* sp., 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50831 junto a *Lamproderma ovoideum*; ITALIA, Piamonte, Cuneo, sobre restos vegetales, 29/4/2019, leg. John Robinson, AH 50598; ibidem, AH 50597.

Esporangios sentados, formando grupos congestos a dispersos. Esporoteca subglobosa, de 0,75-1,25 mm de diám., negruzca con reflejos iridiscentes azulados a verdosos. Peridio membranoso, con la base pardo-rojiza hialina y el resto, pardo-claro hialino. Pie, si presente, que alcanza los 0,1 mm de altura. Capilicio filamentoso, que emerge a lo largo de la columela y de su ápice, ondulado, pardo-rojizo en luz transmitida, de 0,5-3  $\mu\text{m}$  de diám., con ramas amplias que adelgazan hacia la periferia, dándole un aspecto canescente a la lupa; también cuenta con alguna expansión membranosa en las cercanías de la columela. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, roma, pardo-rojiza oscura. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras con una zona más clara en luz transmitida, de 12-14  $\mu\text{m}$  de diám., con verrugas abundantes, poco patentes y regularmente repartidas.

Comentarios – *Lamproderma pulchellum* se caracteriza por sus esporangios sentados, con tonos azulados a verdosos, y sus esporas de 12-14  $\mu\text{m}$  con verrugas.

Las especies más cercanas morfológicamente a esta especie son *Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain y *Lamproderma spinulosporum* Mar. Mey., Nowotny & Poulain. *L. splendidissimum* se diferencia por poseer un corto pie, por portar en numerosas ocasiones cristales de carbonato cálcico sobre el peridio, y por sus esporas más pequeñas, de 10-12  $\mu\text{m}$  de diám., ornamentadas con espínulas cortas que en ocasiones se unen en cortas crestas. En cuanto a *Lamproderma spinulosporum*, la diferencia más notable es la ornamentación esporal, formada por espinas de distribución irregular. Además, el color de esta especie suele variar entre el azul y el violáceo iridiscentes, en ocasiones incluso dorado, pero nunca adopta tonos verdosos.

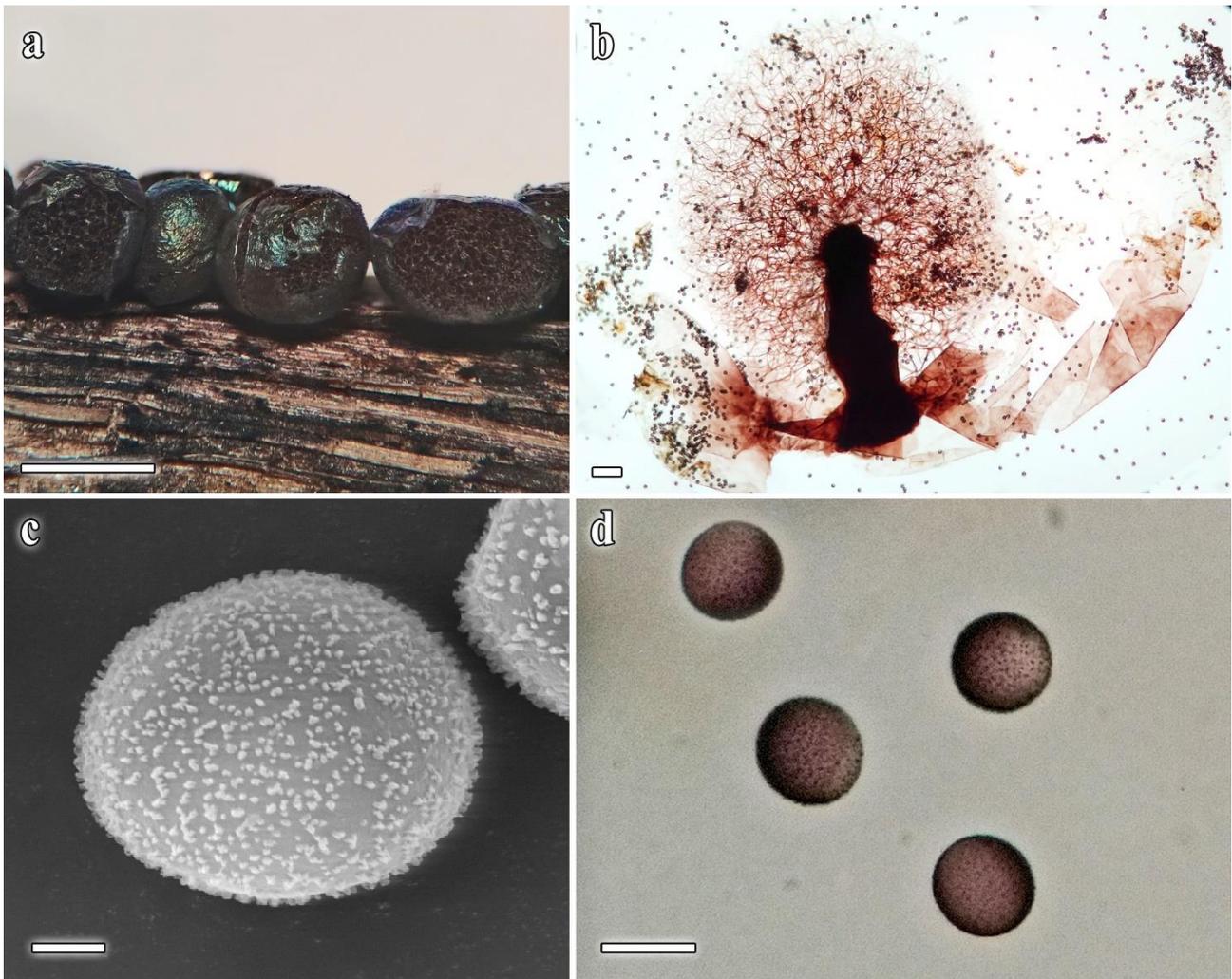


Ilustración 33. *Lamproderma pulchellum*, AH 50597, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, c. Espora al MEB, d. Esporas en luz transmitida.  
Escala: a = 1 mm, b = 100  $\mu$ m, c = 2  $\mu$ m, d = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma pulveratum* Mar. Mey. & Poulain, in Bozonnet, Meyer & Poulain, Soc.Hist. Nat. Pays Montbéliard 1991: 54 (1991) *Ilustración 34***

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Huesca, Candanchú, Aísa, sobre restos herbáceos, 25/4/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50486; Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre pajitas, 31/5/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50470; estación invernal de Astún, Jaca, sobre restos vegetales, 8/6/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50487; Baños de Panticosa, subida a Bachimaña por camino Los Machos, 1900 m, N 42°47'07,98" O 0°13'44,68", sobre acículas de *Pinus* sp., 19/5/2018, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50429; Ibón de los Asnos, Panticosa, 2100 m, N 42°41'39,13" O 0°15'33,54", sobre restos vegetales, 1/6/2019, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50649; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera y acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55615; ibidem, AH 55618; idem, sobre corteza de *Pinus* sp., 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55578; ibidem, AH 55589; Valdesquí, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55682 junto a *Comaricaria nigricapillitia* y *Comaricaria* sp.; ibidem, AH 55674; idem, sobre madera, 11/5/2013, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55691.

Esporangios estipitados a sentados, de 0,5-1,5 mm de altura, en grupos numerosos, de espaciados a congestos. Esporoteca globosa, de 0,5-1,25 mm de diám., con tonos intensos que van de azul a violeta, iridiscentes. Peridio membranoso, en luz transmitida pardo claro hialino, cubierto por cristales blancos y aciculares de carbonato cálcico. Pie corto, de hasta 0,3 mm de altura, cónico, negruzco a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Capilicio filamentosos, que emerge radialmente del ápice de la columela, pardo claro con terminaciones puntiagudas y hialinas, formado por filamentos de 1-2 µm de diám. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, donde se trunca y ramifica, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardo claras en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 8-10(-11) µm de diám., con verrugas gruesas y patentes.

Comentarios – *Lamproderma pulveratum* se distingue fácilmente por los cristales aciculares que se reparten sobre su peridio y por las esporas características, en las que destacan las verrugas, muy gruesas y oscuras, sobre el fondo pardo claro.

Especies cercanas con las que puede confundirse *Lamproderma pulveratum* son *Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain y *Lamproderma spinulosporum* Mar. Mey., Nowotny & Poulain, por su porte sentado y sus colores azulados y violetas iridiscentes. *L. splendidissimum* se diferencia por sus esporas más oscuras, de mayor tamaño (10-12 µm de diám.) y con abundantes espínulas finas y bajas. Por su parte, las esporas de *L. spinulosporum* son más oscuras, alcanzan un tamaño de hasta 14 µm de diám., y portan espinas repartidas de manera irregular.

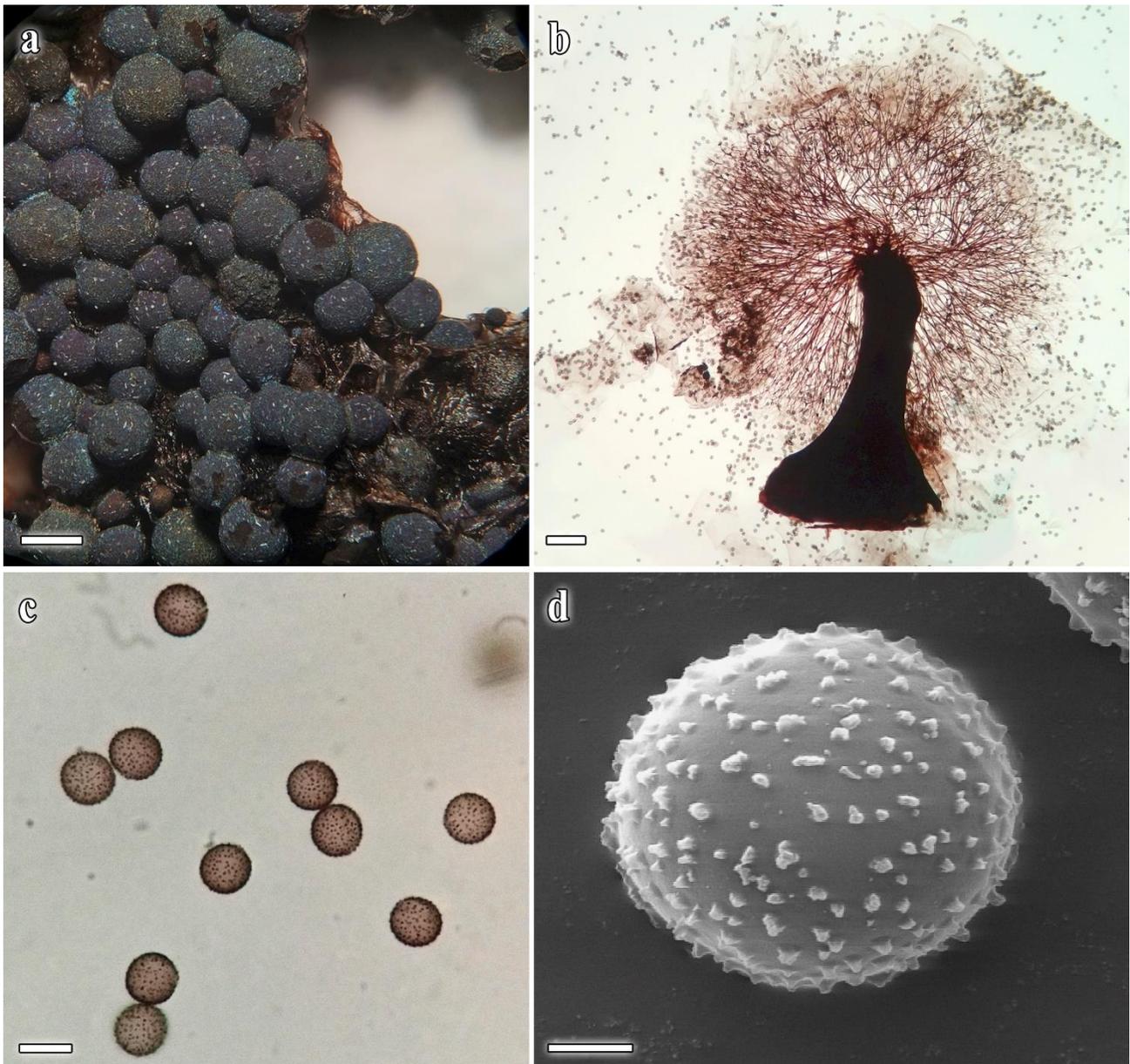


Ilustración 34. *Lamproderma pulveratum*, AH 50486 (b-d) y 50487 (a). a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, c. Esporas, d. Espora al MEB.

Escalas: a = 1 mm, b = 100  $\mu$ m, c = 10  $\mu$ m, d = 2  $\mu$ m.

***Lamproderma retirugisporum* G. Moreno, H. Singer, Illana & A. Sánchez, in Singer, Moreno, Illana & Sánchez, Oesterr. Z. Pilzk. 12: 14 (2003) Ilustración 35**

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Navacerrada TB, 2100 m, sobre tallos de *Senecio pyrenaicus*, 7/6/1999, leg. Antonio Sánchez, AH 19380 junto a *Didymium* sp. y *Lepidoderma granuliferum*; Puerto de Navacerrada BM, sobre pajitas, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50748; entre las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50366 junto a *Meriderma* sp.; Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55521 junto a *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum*; ibidem, AH 50833; ibidem, AH 55513; ibidem, AH 55528; idem, sobre madera, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55515.

Esporangios sentados a cortamente estipitados, de 0,5-1,75 mm de altura, que crecen desde aislados hasta formando densos grupos. Esporoteca globosa a subglobosa, de 0,5-1,5 mm de diám., negruzca, en ocasiones con tonos iridiscentes que varían del verdoso al azulado e, incluso, al violáceo. Peridio membranoso, en luz transmitida pardohialino en la parte superior y pardo rojizo en la base. Pie de hasta 0,3 mm de altura, negruzco a la lupa y pardo-rojizo en luz transmitida. Capilicio pardo claro a anaranjado, con terminaciones puntiagudas y hialinas con pequeños nódulos irregulares, formado por filamentos de 1-3  $\mu\text{m}$  de diám. que emergen del tercio superior de la columela y de su ápice. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras en luz transmitida, globosas a subglobosas, en ocasiones con tendencia ovoide, de 12-15(-16)  $\mu\text{m}$  de diám., con un retículo completo de pared continua que se eleva hasta 1,5  $\mu\text{m}$ .

Comentarios – *Lamproderma retirugisporum* se caracteriza por sus esporas oscuras ornamentadas con un retículo completo de pared que se eleva hasta los 1,5  $\mu\text{m}$  y que carece de oquedades.

Es una especie que durante largo tiempo estuvo confundida con *Meriderma cribrarioides* (Fr.) Mar. Mey. & Poulain. Esto se debe a que ambas poseen esporas reticuladas, pero *M. cribrarioides* se distingue por tener las terminaciones del capilicio en forma de embudo [carácter morfológico que diferencia a este género de *Lamproderma* Rostaf. (Poulain *et al.* 2011)] y porque la pared del retículo esporal no es continua, sino que posee oquedades que recuerdan a las de un acueducto.

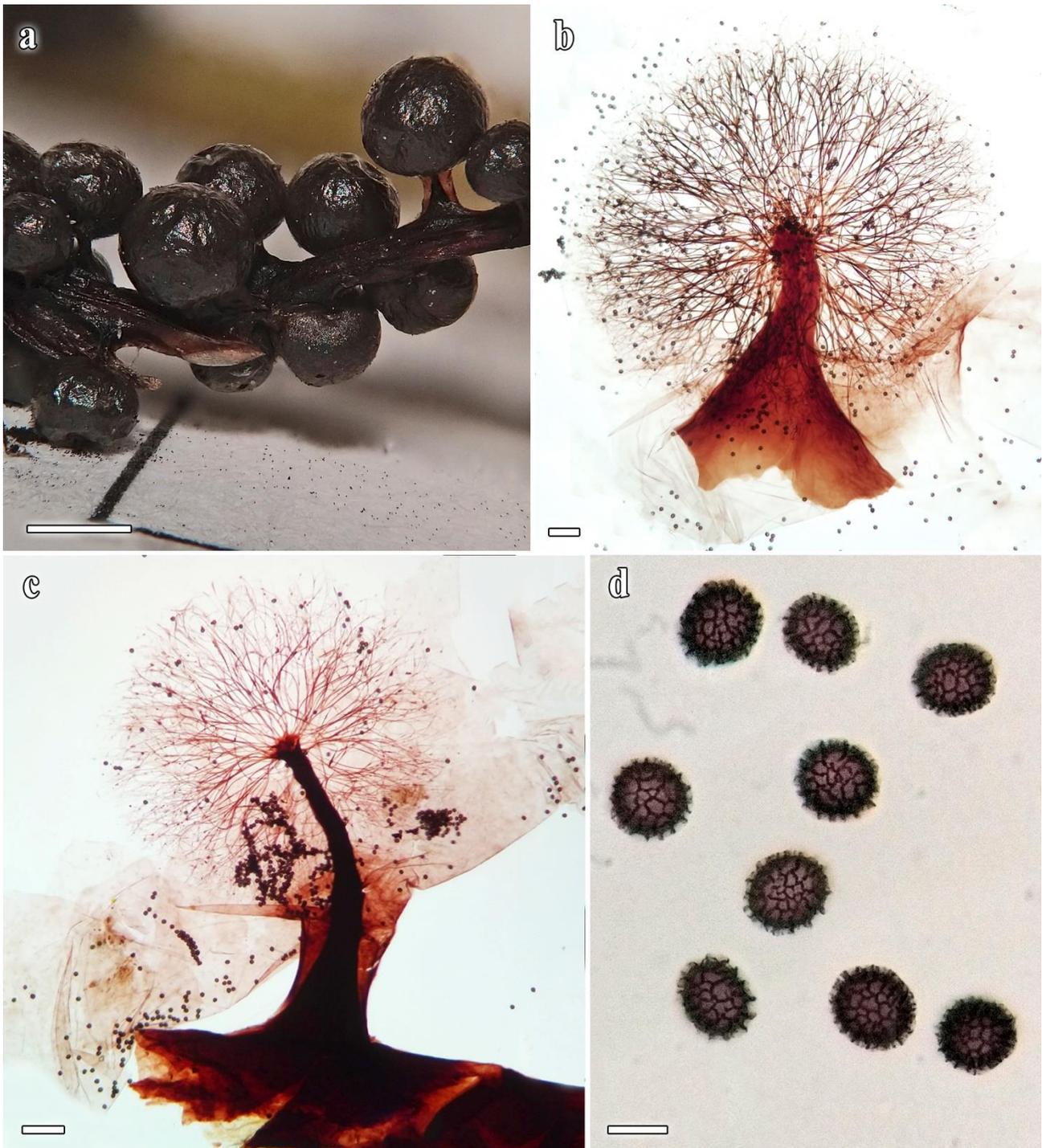


Ilustración 35. *Lamproderma retirugisporum*, AH 50366 (a, c-d) y AH 55515 (b), a. Esporangios a la lupa, b-c. Esporangios en luz transmitida en los que se aprecia su variabilidad, d. Esporas.  
Escala: a = 1 mm, b-c = 100  $\mu$ m, d = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma sauteri* Rostaf., Sluzowce monogr. 205 (1874) Ilustración 36**

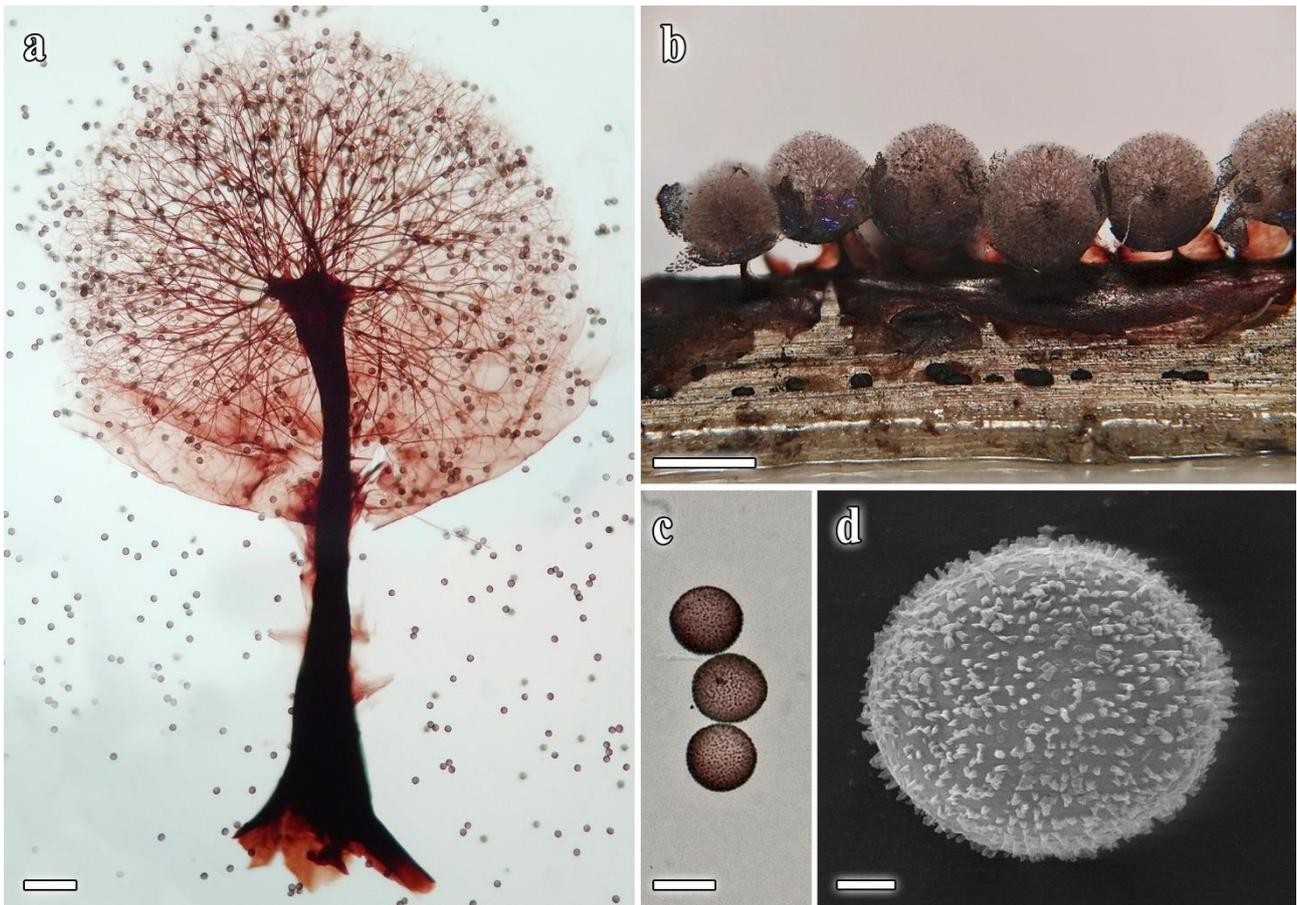
- ≡ *Lamproderma violaceum* var. *sauteri* (Rostaf.) Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 1, 129 (1894).
- = *Lamproderma robustum* Ellis & Everh., Bull. Washburn Lab. Nat.Hist. 1: 5 (1884).
- = *Lamproderma ovoideum* f. *globosum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 367 (1932).

MATERIAL ESTUDIADO: FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre corteza, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48832 junto a *Diderma alpinum* y *Lamproderma ovoideum*; idem, sobre hojarasca, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48833; ITALIA, Piamonte, Cuneo, cerca de la Cascata del Pisciai, 1860 m, N 44°17'31,96" E 7°02'20,44", sobre restos vegetales, 30/4/2019, leg. Giovanni Manavella & Ángela López Villalba, AH 50587.

Esporangios estipitados, normalmente aislados, de 1,5-2 mm. Esporoteca globosa a subglobosa, en ocasiones con tendencia ovoide, con tonos azulados y violáceos iridiscentes, de 1-1,5 mm de diám. Pie que alcanza la mitad de la altura total (hasta 0,7 mm de altura), negruzco a la lupa, pardo rojizo oscuro en luz transmitida. Peridio membranoso, en luz transmitida pardo claro hialino en la parte superior y pardo más oscuro y hialino en la parte inferior, quedando a modo de copa que cubre únicamente la mitad inferior. Capilicio formado por filamentos de 1-2  $\mu\text{m}$  de diám., pardo-claros, en ocasiones anaranjados o rojizos, adelgazando hacia la periferia, con los extremos hialinos y con tendencia a anastomosarse. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, ramificándose de manera radial en el ápice, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 12-14(-15)  $\mu\text{m}$  de diám., espinulosas.

Comentarios – *Lamproderma sauteri* es complicada de distinguir debido a las especies semejantes, las formas intermedias entre ellas, y la gran cantidad de variedades que posee. Como norma general, para diferenciar el complejo de especies de *L. sauteri*, destacan las esporas de 12-14  $\mu\text{m}$  de diám. y el capilicio, que adopta tonos más claros que en otras especies y que emerge radialmente desde el ápice de la columela.

Las diferencias con *Lamproderma aeneum* Mar. Mey. & Poulain, *Lamproderma ovoideum* Meyl. y *Lamproderma piriforme* (Meyl.) Mar. Mey. ya se han comentado bajo sus respectivos epígrafes. Otra especie que puede confundirse con *Lamproderma sauteri* es *Lamproderma splendens* Meyl., que se diferencia por sus esporas de 10-12  $\mu\text{m}$  de diám. con cortas espínulas, además de por sus esporotecas, que suelen adoptar tonos parduzcos.



*Ilustración 36. Lamproderma sauteri, AH 48833, a. Esporangio en luz transmitida, b. Esporangios a la lupa, c. Esporas en luz transmitida, d. Espora al MEB.*  
*Escalas: a = 100  $\mu$ m, b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m, d = 2  $\mu$ m.*

***Lamproderma spinulosporum* Mar. Mey., Nowotny & Poulain, Bull. Féd. Mycol. Dauphiné-Savoie 132: 34 (1994)** *Ilustración 37*

MATERIAL ESTUDIADO: ITALIA, Piamonte, Cuneo, sobre musgo, 29/4/2019, leg. John Robinson, AH 50568; idem, sobre ramitas brotando, 29/4/2019, leg. John Robinson, AH 50596; idem, sobre ramitas, 29/4/2019, leg. John Robinson, AH 50593; ibidem, AH 50594; idem, sobre tallos de *Vaccinum myrtillus* vivo, 29/4/2019, leg. John Robinson, AH 50570; San Bernolfo, 1500 m, N 44°15'35,29" E 7°03'00,18", sobre tallos de *Vaccinum myrtillus* vivo, 1/5/2019, leg. John Robinson, AH 50564; idem, sobre ramitas de planta brotando, 1/5/2019, leg. Aimé Roy & Ángela López Villalba, AH 50582.

Esporangios que a la lupa parecen sentados, en ocasiones con un corto pie que puede observarse al microscopio, de 0,5-1,5 mm de altura. Esporoteca subglobosa a obpiriforme, azul a violeta iridiscente, en ocasiones con tonos bronce o dorados, de 0,5-1,5 × 0,5-1 mm. Pie cónico, que termina en la línea del peridio. Peridio membranoso, en luz transmitida, pardo hialino en la parte superior y pardo oscuro en la base. Capilicio formado por filamentos de 1-2,5 µm de diám., sinuosos, que emergen a lo largo de toda la columela, pardos a pardo-rojizos oscuros, adelgazados, hialinos y anastomosados hacia la periferia. Columela pardo-rojiza oscura, que alcanza la mitad de la esporoteca. Esporas negras en masa, pardo-violáceas con una zona clara en luz transmitida, de (11-)12-14 µm de diám., con espinas de distribución y grosor irregular, que en ocasiones se unen formando cortas crestas.

Comentarios – *Lamproderma spinulosporum* se caracteriza por sus esporangios sentados y esporas espinosas. Es de destacar que esta especie no se ha encontrado en la Península a lo largo de los años de desarrollo de la presente tesis, habiendo sido posible su recolección y estudio únicamente en los Alpes italianos.

Especies con las que *Lamproderma spinulosporum* puede confundirse son *Lamproderma aeneum* Mar. Mey. & Poulain, *Lamproderma pulveratum* Mar. Mey. & Poulain y *Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain. Las diferencias con las dos primeras se han comentado bajo sus correspondientes epígrafes. Por su parte, *L. splendidissimum* se diferencia por sus esporotecas globosas, capilicio pardo-rojizo claro, la presencia de cristales blancos y circulares de carbonato cálcico sobre el peridio, y las esporas, que alcanzan menor tamaño (10-12 µm de diám.) y están ornamentadas con espínulas.

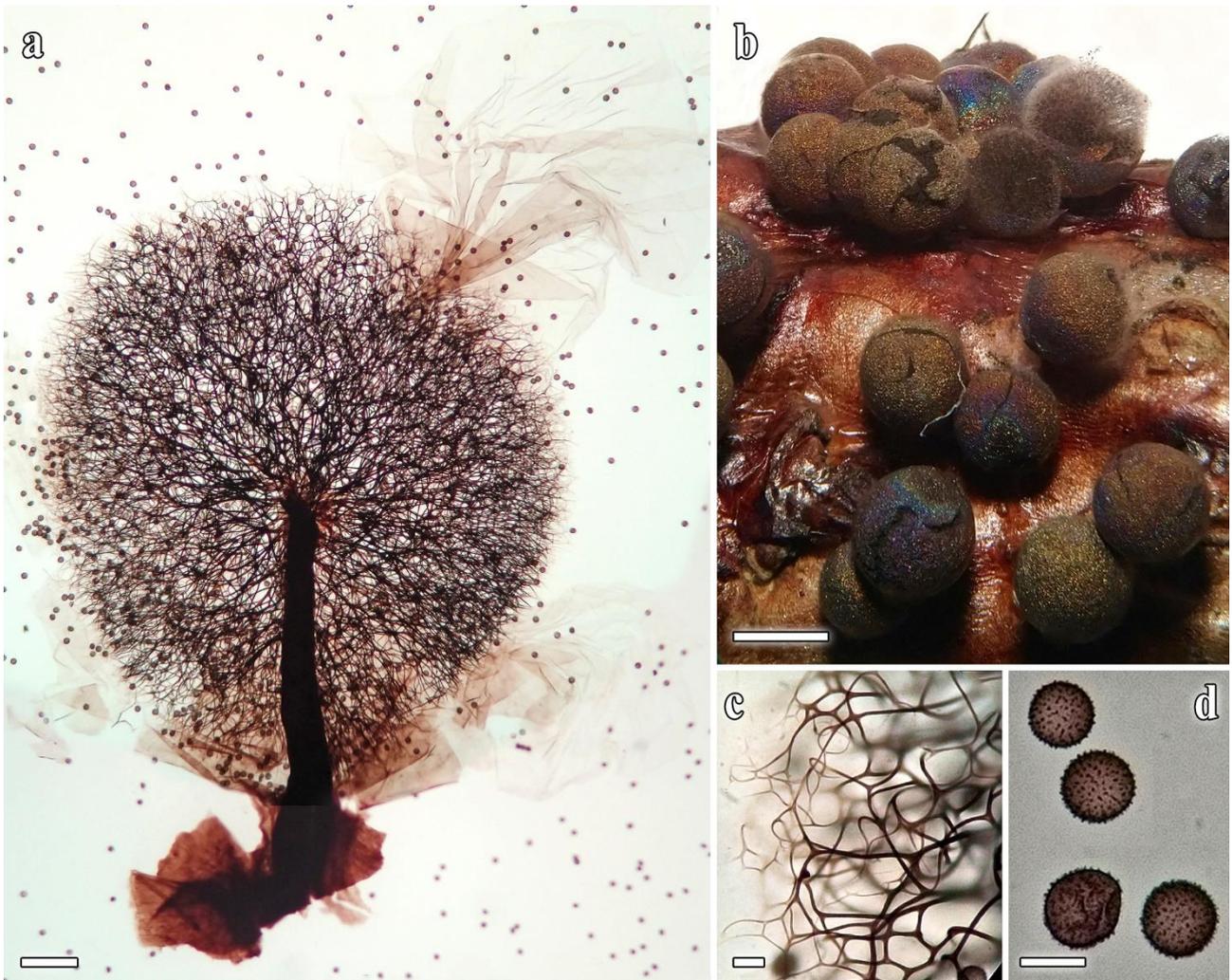


Ilustración 37. *Lamproderma spinulosporum*, AH 50582, a. Esporangio en luz transmitida, b. Esporangios a la lupa, c. Filamentos del capilicio junto a sus ápices en luz transmitida, d. Esporas.  
Escala: a = 100  $\mu$ m, b = 1 mm, c-d = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma splendens* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 44 (1929)**

*Ilustración 38*

- = *Lamproderma sauteri* var. *brunnescens* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 56: 325 (1927).
- = *Lamproderma splendens* var. *leucotrichum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 367 (1932).
- = *Lamproderma splendens* f. *gracile* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 367 (1932).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55606 junto a *Meriderma spinulosporum* f. *intermedium*; idem, sobre restos leñosos, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55604; idem, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55543; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Rognaix, 1135 m, N 45°34'38,36" E 6°25'58,01", sobre restos leñosos, 19/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50070 junto a *Meriderma* sp. y *Diderma europaeum*; ibidem, AH 50062; ibidem, AH 50063; ITALIA, Piamonte, Cuneo, sobre ramitas brotando, 29/4/2019, leg. John Robinson, AH 50595.

Esporangios estipitados a cortamente estipitados, en grupos, de 1,5-2 mm de altura. Esporoteca globosa a subglobosa, con tonos normalmente parduzcos, en ocasiones con alguna iridiscencia azulada o violácea, de 0,75-1,25 mm de diám. Pie de hasta 1,3 mm de altura, negro a la lupa, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Peridio membranoso, en luz transmitida pardo-rojizo hialino en la parte superior y pardo-rojizo más oscuro en la base. Capilicio formado por filamentos de 1-2  $\mu\text{m}$  de diám., pardo-rojizos claros, que adelgazan hacia la periferia, con los extremos hialinos. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, donde se ramifica de manera radial, concolora con el pie. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-12  $\mu\text{m}$  de diám., con espínulas cortas y poco patentes que al MEB resultan ser báculos.

Comentarios – *Lamproderma splendens* es aceptada por unos autores y rechazada por otros. Las características más destacables de esta especie son los tonos parduzcos del peridio, el color pardo rojizo claro del capilicio y las esporas de 10-12  $\mu\text{m}$  de diám. con cortas espínulas.

La especie con la que más fácilmente puede confundirse es *Lamproderma sauteri* Rostaf., debido, en parte, a que se trataba de una de las variedades que se crearon dentro de este complejo de especies y que, posteriormente, fue separada y elevada a nivel de especie. Las diferencias con *L. sauteri* se han comentado bajo su correspondiente epígrafe.

Otra especie con la que puede confundirse, y que algunos autores han optado por sinonimizar, es *Lamproderma arcyrioides* (Sommerf.) Rostaf. En esta tesis se consideran especies independientes, debido a que *L. arcyrioides* no es estrictamente nival y a que, además, posee cristales blancos y aciculares esparcidos sobre el peridio, el capilicio forma una red de filamentos blanquecinos a la lupa y hialinos en luz transmitida, y las esporas tienen mayor tamaño [12-16  $\mu\text{m}$  de diám. (Moreno *et al.* 2019a)] y son de color pardo-violáceo.

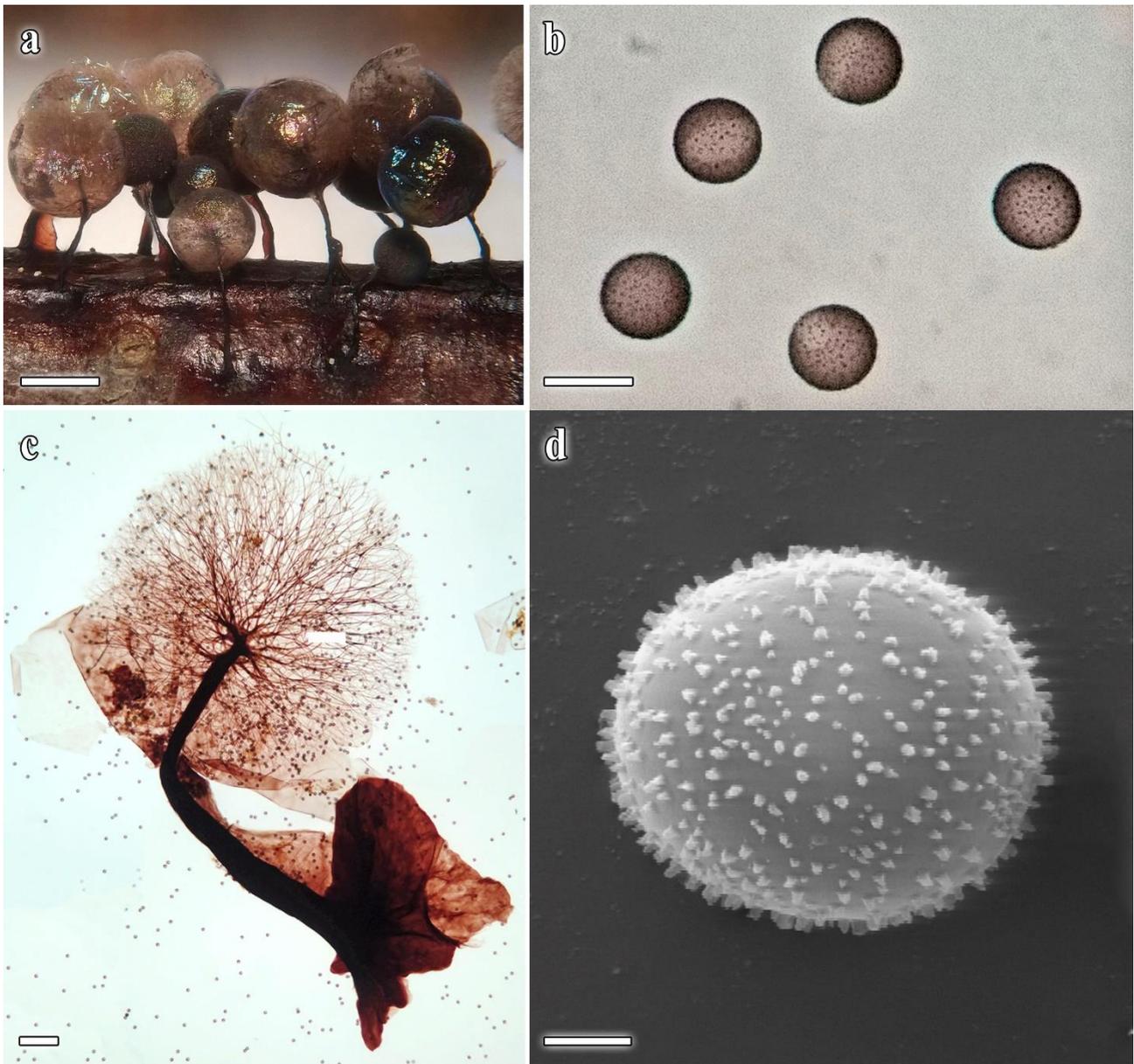


Ilustración 38. *Lamproderma splendens*, AH 50595, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas en luz transmitida, c. Esporangio, d. Espora al MEB.  
Escala: a = 1 mm, b = 10  $\mu$ m, c = 100  $\mu$ m, d = 2  $\mu$ m.

***Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 213: 5 (2014) Ilustración 39**

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre ramitas de *Pinus sylvestris*, 1/5/2018, leg. Paco Moreno, AH 50276; pinar a la derecha del Albergue, 2510 m, N 37°05'41,9" O 3°23'10,4", sobre *Cytisus* sp. en borde de pinar, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50127; Madrid, Puerto de Cotos, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 30/3/2005, leg. Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50788; idem, sobre restos vegetales, 30/3/2005, leg. Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50790; Segovia, carretera Navacerrada-Cotos km 44, sobre ramitas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21786.

Esporangios cortamente estipitados, normalmente agrupados, de 0,75-1,5 mm de altura. Esporoteca globosa a subglobosa, con tonos azulados y violáceos iridiscentes muy vivos, de 1-1,5 mm de diám., con cristales blancos y redondeados de carbonato cálcico. Pie, si visible a la lupa, de hasta 0,3 mm de altura, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Peridio membranoso, hialino en luz transmitida. Capilicio formado por filamentos de 1-2  $\mu\text{m}$  de diám., pardo-rojizos, que adelgazan hacia la periferia y con los extremos hialinos. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, donde se trunca y ramifica de manera radial. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10-12  $\mu\text{m}$  de diám., con espínulas que en ocasiones se unen en cortas crestas.

Comentarios – *Lamproderma splendidissimum* se caracteriza, fundamentalmente, por el característico y vivo color azul de sus esporotecas, además de por su pie corto y las esporas de pequeño tamaño (10-12  $\mu\text{m}$  de diám.) y ornamentadas con cortas espínulas que en ocasiones se unen formando cortas crestas

Las diferencias entre esta especie y *Lamproderma pulchellum* Meyl., *Lamproderma pulveratum* Mar. Mey. & Poulain y *Lamproderma splendens* Meyl. se han comentado previamente bajo sus respectivos epígrafes. Por otro lado, esta especie posee una variedad macrospórica, *Lamproderma splendidissimum* var. *macrosporum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain, de la que únicamente se diferencia por las esporas de mayor tamaño, que miden 13-15  $\mu\text{m}$  de diám.

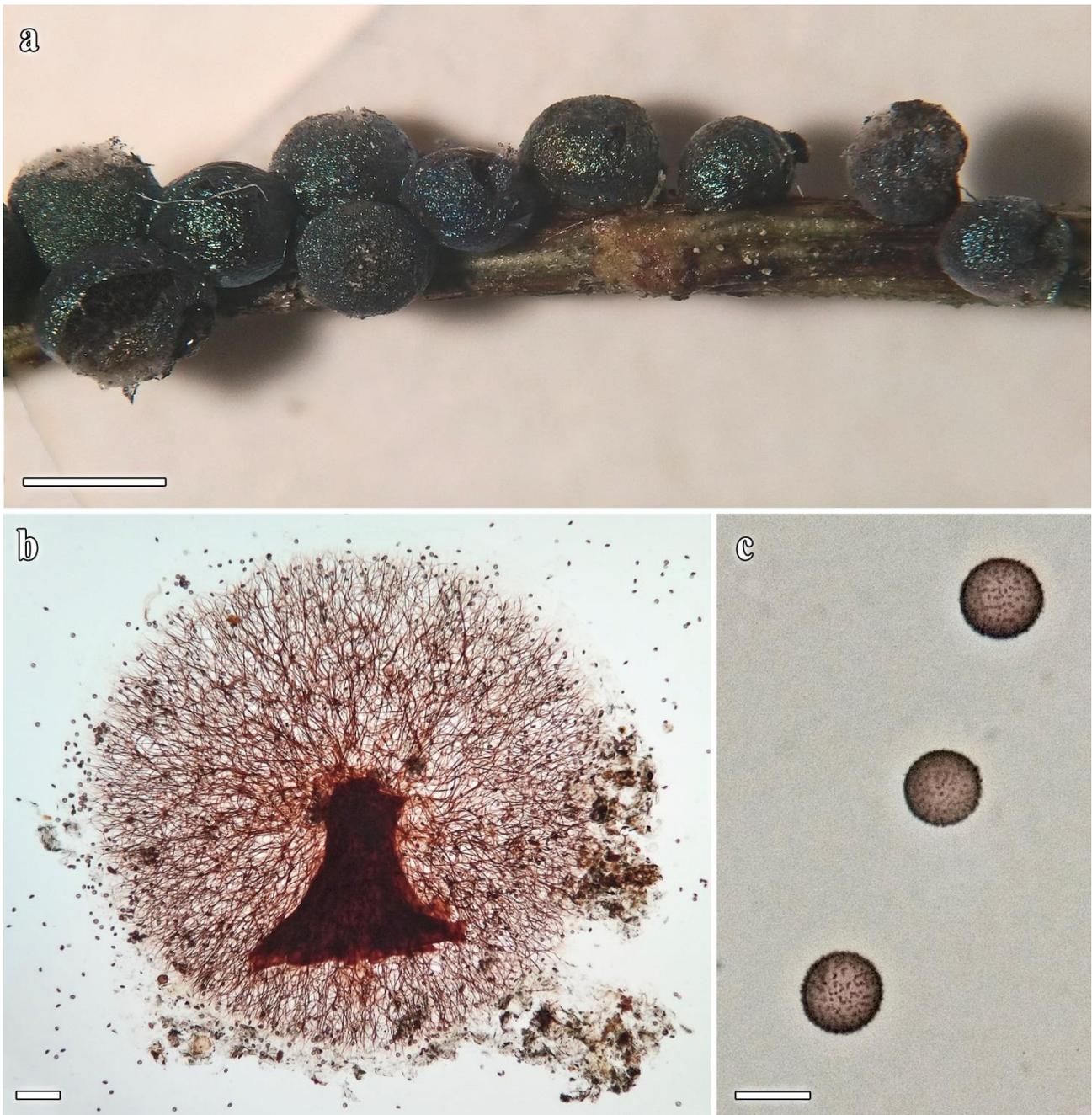


Ilustración 39. *Lamproderma splendidissimum*, AH 50788, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, c. Esporas.

Escalas: a = 1 mm, b = 100  $\mu$ m, c = 10  $\mu$ m.

***Lamproderma splendidissimum* var. *macrosporum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 213:6 (2014)**  
*Ilustración 40*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Huesca, Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre ramitas, 19/4/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50449.

Esporangios cortamente estipitados, normalmente agrupados, de 0,75-1,5 mm de altura. Esporoteca globosa a subglobosa, con tonos azulados y violáceos iridiscentes muy vivos, de 1-1,5 mm de diám., con cristales blancos y redondeados de carbonato cálcico. Pie, si visible a la lupa, de hasta 0,3 mm de altura, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida. Peridio membranoso, hialino en luz transmitida. Capilicio formado por filamentos de 1-2  $\mu\text{m}$  de diám., pardo-rojizos, que adelgazan hacia la periferia y con los extremos hialinos. Columela que alcanza la mitad de la esporoteca, donde se trunca y ramifica de manera radial. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 13-15  $\mu\text{m}$  de diám., con espínulas que en ocasiones se unen en cortas crestas.

Comentarios – *Lamproderma splendidissimum* var. *macrosporum* se caracteriza y diferencia de su variedad tipo únicamente por sus esporas de mayor tamaño, de 13-15  $\mu\text{m}$  de diám.

Las diferencias entre esta y otras especies se han comentado bajo sus respectivos epígrafes. Las especies similares, tanto a esta variedad como a la variedad tipo, pueden encontrarse bajo el epígrafe de *Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain.

Tras analizar las diferencias morfológicas de esta variedad macrospórica con las de su variedad tipo, se ha llegado a la conclusión de que este grupo de *Lamproderma* Rostaf. con colores azules muy llamativos en el peridio debe ser estudiado molecularmente, como se ha hecho en la presente tesis con los integrantes maculados del género. Esto se debe a que se han encontrado diferencias morfológicas que, seguramente, lleven a la creación de especies independientes que hasta el momento han sido tratadas como variedades, formas o complejos de especies.

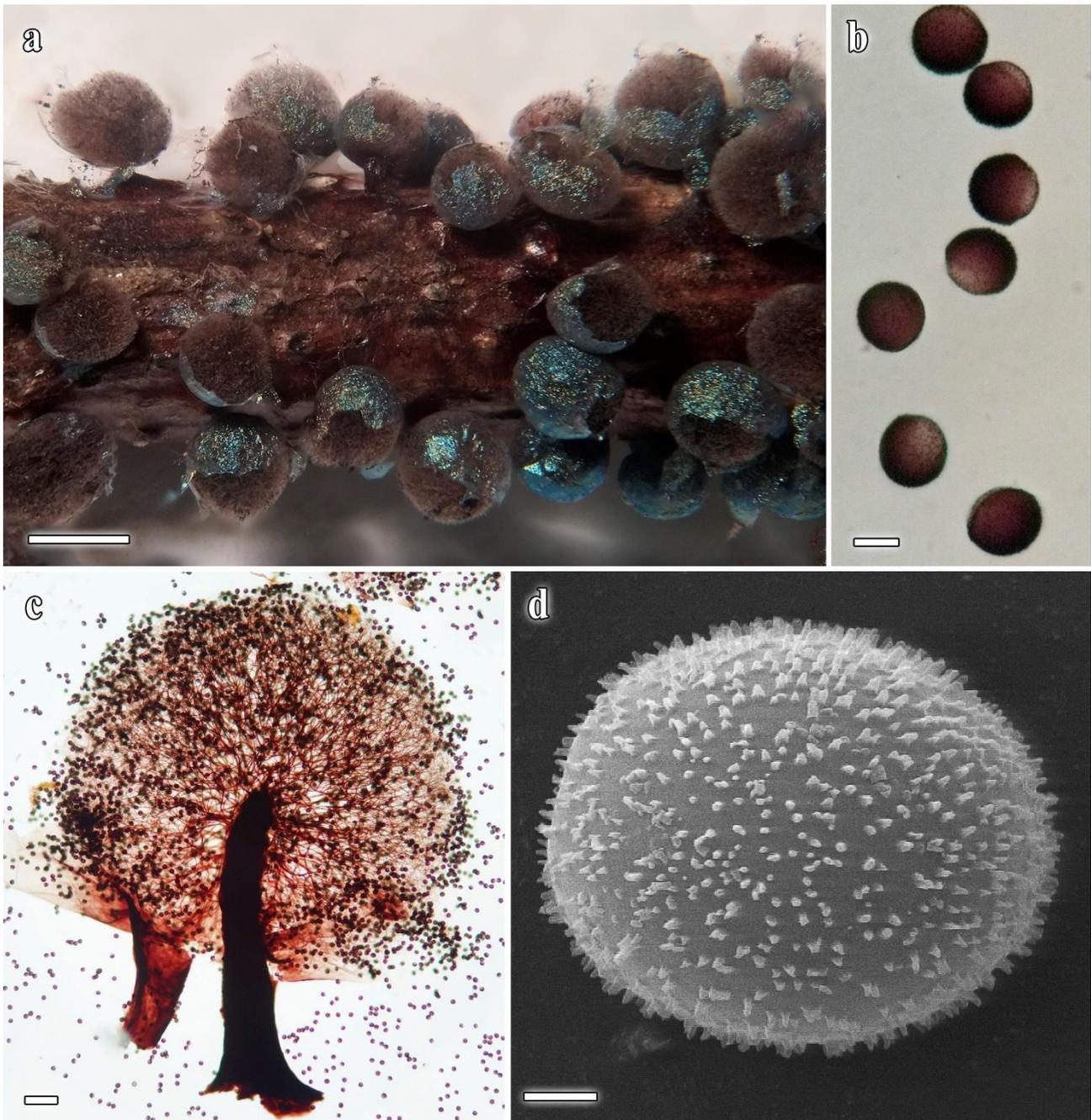


Ilustración 40. *Lamproderma splendidissimum* var. *macrosporum*, AH 50276, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas en luz transmitida, c. Esporangio, d. Espora al MEB.  
Escala: a = 1 mm, b = 10  $\mu$ m, c = 100  $\mu$ m, d = 2  $\mu$ m.

***Lepidoderma carestianum* (Rabenh.) Rostaf., Sluzowce monogr. 188 (1874)**

*Ilustración 41*

- ≡ *Reticularia carestiana* Rabenh., Fung. Eur. exs. No. 436 (1862).
- = *Amaurochaete minor* Sacc. & Ellis, in Saccardo, *Michelia* 2: 566 (1882).
- = *Lepidoderma carestianum* var. *flavescens* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 44: 292 (1908).
- = *Lepidoderma carestianum* f. *roseum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 46: 50 (1910).
- = *Lepidoderma carestianum* f. *brunnescens* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 55: 241 (1924).
- = *Lepidoderma carestianum* f. *pulverulenta* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 56: 321 (1927).

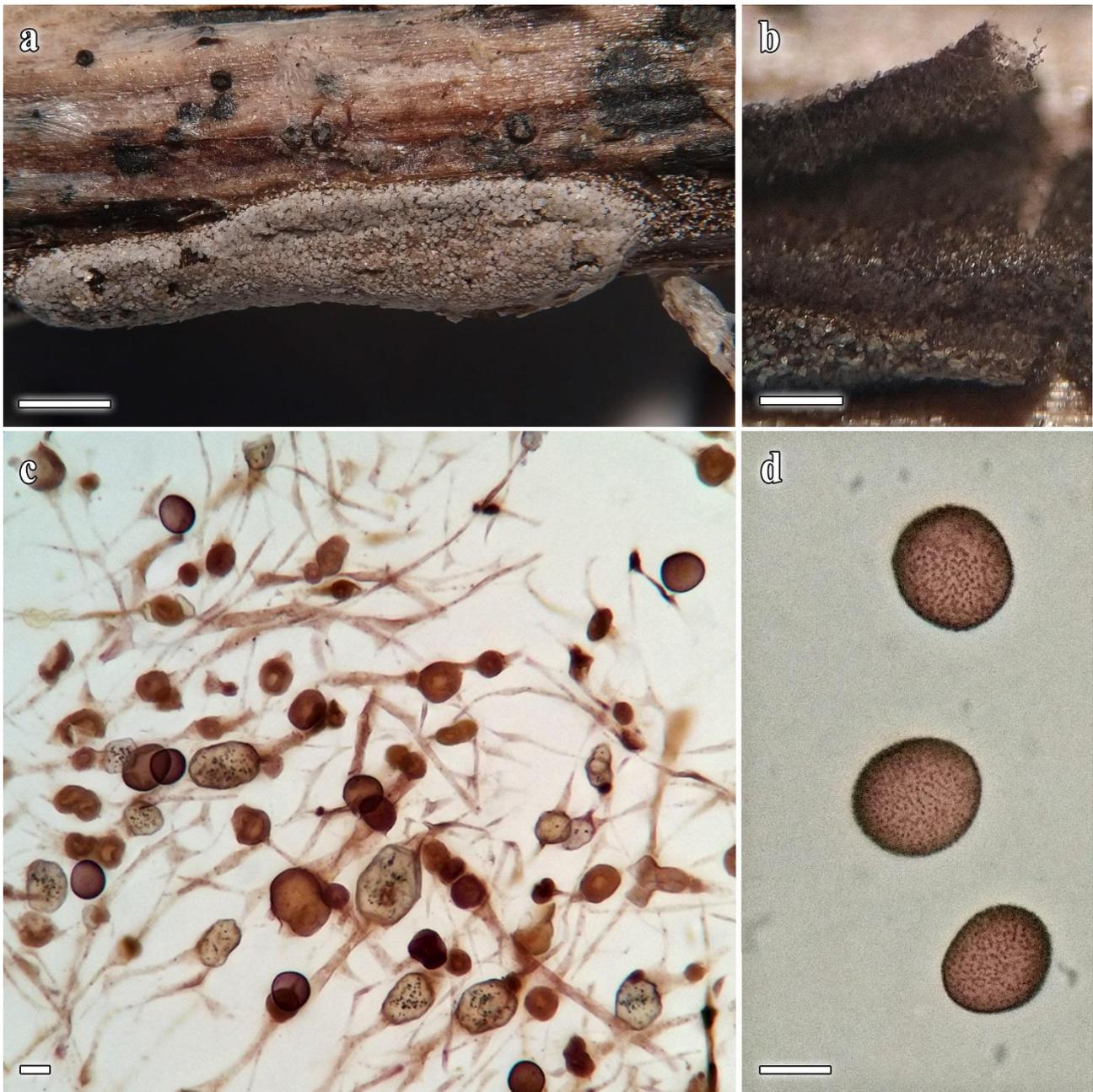
MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Segovia, Puerto de Navacerrada, 2150 m, sobre tallos de *Senecio pyrenaicus*, 7/6/2007, leg. Antonio Sánchez, AH 44164 junto a *Trichia alpina*.

Plasmodiocarpos elongados, poco o nada ramificados, de 7-15 × 1-3 mm. Peridio simple formado por una membrana pardo-oscura a la lupa y pardo-hialina en luz transmitida, cubierta por placas independientes de carbonato cálcico, amorfas, de blanquecinas a grisáceo-amarillentas. Capilicio abundante, formado por filamentos pardo-violáceos de 1-3(-4) μm de diám., con terminaciones hialinas desde romas hasta infundibuliformes, con zonas ensanchadas que pueden alcanzar los 5 μm de diám., con abundantes nódulos cristalinos y amorfos, de 13-30(-40) × 10-20(-30) μm, visibles bajo el estereomicroscopio. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, subglobosas a ovoides, de 14,5-20 × 15-18 μm de diám., con espínulas finas, cortas y numerosas.

Comentarios – *Lepidoderma carestianum* es fácilmente reconocible por sus plasmodiocarpos notables y alargados, que adoptan tonos pardos, y cuyo peridio se encuentra cubierto por cristales de carbonato cálcico amorfos y de blanquecinas a grisáceos.

Recientemente se ha creado una nueva variedad de *Lepidoderma carestianum* (Moreno *et al.* 2018b), denominada *L. carestianum* var. *pseudocarestianum* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo. La diferencia fundamental radica en el capilicio, que está formado por filamentos prácticamente sin nódulos y con zonas ensanchadas de menores dimensiones (de hasta 30 × 10 μm).

*Lepidoderma carestianum* ha sido confundida en ocasiones con *Lepidoderma granuliferum* (W. Phillips) R.E. Fr. La diferencia entre ambas especies se encuentra, de nuevo, en el capilicio. En *L. granuliferum* el capilicio crea una intrincada red de filamentos finos y cortos que conectan los abundantes nódulos cristalinos y amorfos, lo que les otorga aspecto asteriforme.



*Ilustración 41. Lepidoderma carestianum*, AH 44164, a. Plasmodiocarpo a la lupa, b. Detalle de los filamentos del capilicio, en los que se aprecian los nódulos, c. Filamentos del capilicio en luz transmitida, con los característicos nódulos y ensanchamientos, junto a algunas esporas, d. Esporas.

Escalas: a = 1 mm, b = 0,25 mm, c-d = 10  $\mu$ m.

***Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Villalba & A. Castillo, Bol. Soc. Micol. Madrid 42: 51 (2018)**

*Ilustración 42*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Mojón del Trigo, 2760 m, sobre ramitas, 19/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55652 junto a *Diderma niveum*; Barranco de San Juan, Monachil, 2550 m, N 37°5'19,65" O 3°22'48,74", sobre restos leñosos, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50136; idem, 2560 m, N 37°5'21,34" O 3°22'54,55", sobre ramitas, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50237; ibidem, AH 50239; Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre ramitas, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50255; idem, sobre ramitas de *Helianthemum pannosum*, borde de la charca, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50262; Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre ramitas, 12/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50635; ibidem, AH 50636; idem, sobre restos vegetales, 12/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50637; Guadalajara, Pico del Lobo, sobre caña, 9/5/2015, leg. Jorge Hernanz, AH 50443; Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50834 junto a *Didymium* sp.; ibidem, AH 55521 junto a *Lamproderma retirugisporum*; ibidem, AH 55531 junto a *Lamproderma ovoideoechinulatum*; idem, sobre pajita, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50828; idem, sobre restos herbáceos, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55517; **ITALIA**, Piamonte, Cuneo, cerca de la Cascata del Pisciai, 1860 m, N 44°17'31,96" E 7°02'20,44", sobre restos vegetales, 30/4/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50569 junto a *Didymium dubium*.

Plasmodiocarpos elongados, poco o nada ramificados, de hasta 5-10 × 1-2,5 mm. Peridio simple formado por una membrana interna pardo-oscura a la lupa y pardo-hialina en luz transmitida, cubierta por placas independientes de carbonato cálcico, amorfas y blanquecinas a grisáceo-amarillentas. Capilicio abundante formado por filamentos pardo-violáceos de 1-3 µm de diám., con escasos nódulos que llegan a medir de 5-30 × 2-10 µm y con terminaciones hialinas adelgazadas, ya sean puntiagudas o romas, junto a algunas pardo-hialinas en forma de embudo. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, subglobosas a ovoides, de 14-18 × 13-15(-16) µm de diám., con espínulas finas, cortas y numerosas.

Comentarios – *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* se caracteriza por sus plasmodiocarpos parduzcos cubiertos de placas de carbonato cálcico amorfas y blanquecinas, además de por los filamentos del capilicio hialinos, rectos y sin nódulos.

Las diferencias entre esta especie y su variedad tipo se encuentran bajo el epígrafe de *Lepidoderma carestianum* (Rabenh) Rostaf.

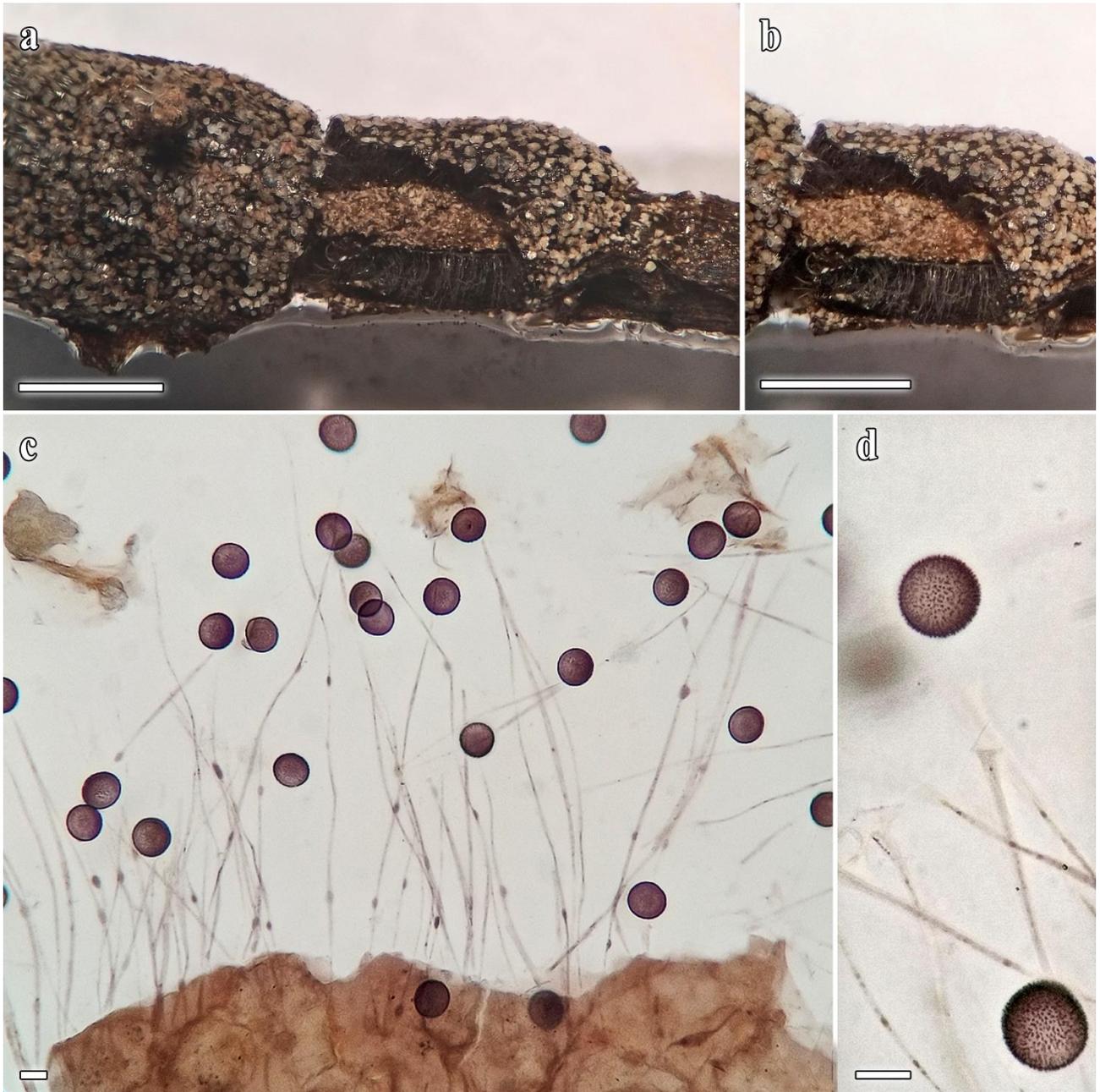


Ilustración 42. *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum*, AH 50255, a. Plasmodiocarpo a la lupa, b. Detalle de los filamentos lisos y pálidos del capilicio, c. Filamentos del capilicio en luz transmitida, d. Esporas y ápices de los filamentos del capilicio hialinos y en forma de embudo.

Escalas: a-b = 1 mm, c-d = 10  $\mu$ m.

***Lepidoderma chailletii* Rostaf., Sluzowce monogr. 189 (1874) Ilustración 43**

= *Lepidoderma didermoides* Kowalski, Mycologia 63(3): 503 (1971).

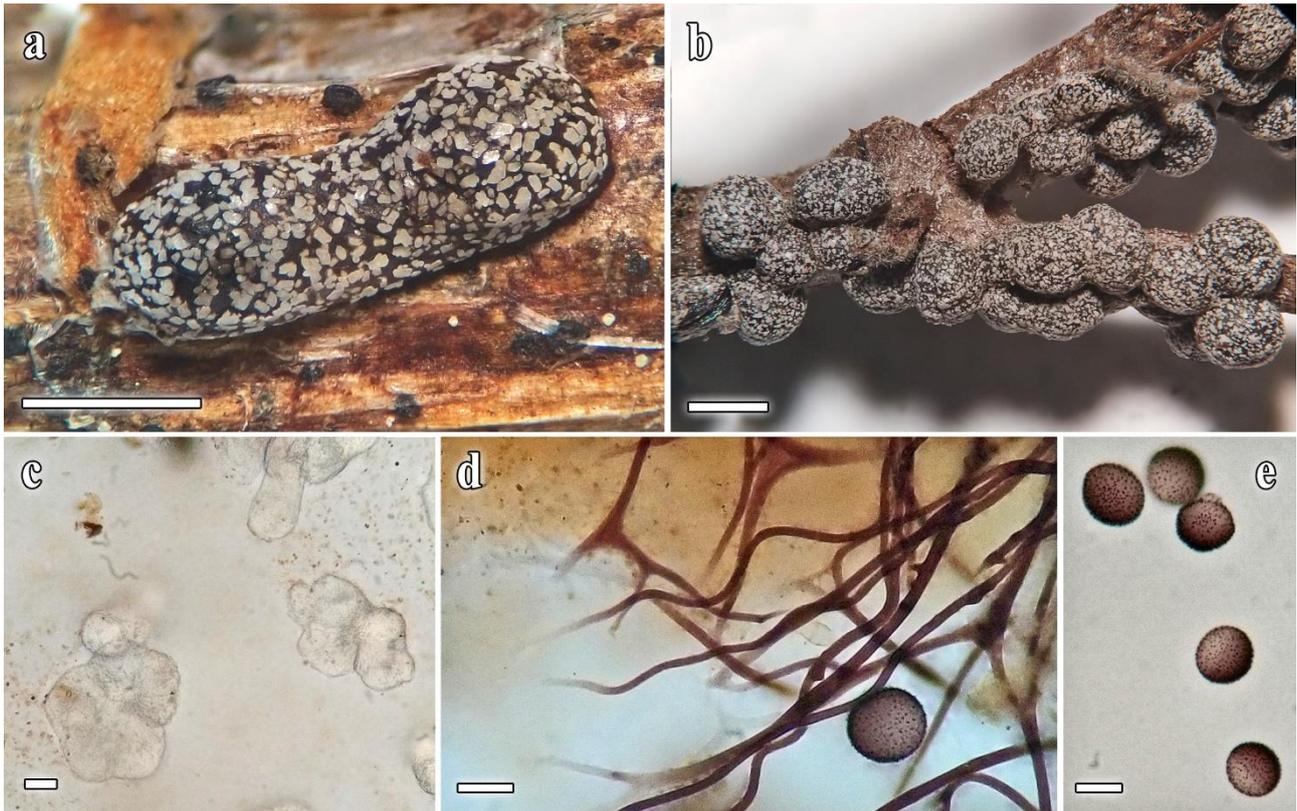
= *Diacheopsis spinosifila* M.L. Farr & R.L. Crichtf., in Farr, Int. J. Mycol. Lichenol. 3(2-3): 206 (1988).

MATERIAL ESTUDIADO: **ESPAÑA**, Granada, Sierra Nevada, pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre ramitas de *Pinus sylvestris*, 1/5/2018, leg. Paco Moreno, AH 50277; pinar a la derecha del Albergue, 2510 m, N 37°05'41,9" O 3°23'10,4", sobre piña de *Pinus sylvestris*, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50125; pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre ramitas de *Pinus sylvestris*, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50115; Barranco de San Juan, Monachil, 2560 m, N 37°5'21,34" O 3°22'54,55", sobre ramitas de *Helianthemum pannosum*, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50134; Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre corteza y madera de ramitas de *Pinus sylvestris*, pinar de la derecha, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50249 junto a *Lamproderma maculatum* y *Meriderma* sp.; Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre ramita, 12/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50623; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55562; idem, sobre restos vegetales, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55567; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50314; idem, sobre *Senecio pyrenaicus*, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50355; Segovia, Puerto de Navacerrada, 1960 m, sobre restos Festuca, 11/5/2003, leg. Antonio Sánchez, AH 55730; **FRANCIA**, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre ramitas de leñosa, 9/5/1997, leg. Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30008; La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre tallos vivos, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48835; idem, sobre rama brotando, 17/4/2018, leg. Marianne Meyer, AH 50041; Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, estación de esquí Gavarnie-Gèdre, PN Pirineos, 2016 m, N 42°43,18'12" O 0°2,48'30", sobre pajitas, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50699 junto a *Physarum albescens*; ibidem, AH 50727; **ITALIA**, Piamonte, Cuneo, San Bernolfo, sobre tallos de *Vaccinium myrtillus* vivo, 2/5/2019, leg. John Robinson & Marianne Meyer, AH 50581.

Esporangios a cortos plasmodiocarpas, de 0,75-1 mm de diám. o 1-2,5 × 0,5-1,5 mm. Peridio simple, formado por una membrana parda hasta negruzca, en ocasiones iridiscente, cubierta por placas independientes de carbonato cálcico, amorfas y blanco-grisáceas que le dan un color característico. Capilicio formado por filamentos lisos, pardos en luz transmitida, de 1-3 µm de diám., desde rígidos hasta ondulados, con las terminaciones puntiagudas y hialinas, libres en algunos especímenes y formando un retículo exterior en otros. Esporas negras en masa, pardo-violáceas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 12-14(-16) µm de diám., espinulosas.

Comentarios – *Lepidoderma chailletii* se caracteriza por sus esporocarpos grisáceos que colonizan grandes áreas de sustrato.

Se trata de una especie de morfología variable dentro de la cual se han encontrado cuatro ribotipos distintos, que se han nombrado como clados A–D (Prihodko y colaboradores, comunicación personal). Trabajando en colaboración con estos investigadores, se han establecido caracteres distintivos para el clado C. Estos son esporas espinulosas y capilicio que forma una red periférica; además, hasta el momento, el clado C ha sido encontrado únicamente en España. Aunque estos resultados previos han quedado plasmados en Prihodko *et al.* (2020), todavía se está trabajando en el artículo científico a publicar donde se comentan y discuten los datos obtenidos de manera detallada.



*Ilustración 43. Lepidoderma chailletii*, AH 50277 (a) y AH 50355 (b-e), a. Plasmodiocarpo, b. Esporocarpos a la lupa, donde pueden apreciarse tanto plasmodiocarpos cortos como esporangios c. Cristales amorfos de carbonato cálcico del peridio en luz transmitida, d. Filamentos del capilicio junto a sus ápices y espora, e. Esporas.  
Escala: a-b = 1 mm, c = 5  $\mu$ m, d-e = 10  $\mu$ m.

***Lepidoderma granuliferum* (W. Phillips) R.E. Fr., Ark. Bot. 6(7): 3 (1906)**

Ilustración 44

- ≡ *Didymium granuliferum* W. Phillips, Grevillea 5: 114 (1877).
- = *Badhamia granulifera* (W. Phillips) Masee, Monogr. Myxogastr. 321 (1892).
- = *Lepidoderma carestianum* var. *granuliferum* (W. Phillips) G. Lister, in Schinz, Mitt. Naturwiss. Ges. Winterthur 6: 63 (1906).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Cotos, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 30/3/2005, leg. Antonio Sánchez, Harald Singer & Gabriel Moreno, AH 50794; Puerto de Navacerrada BM, sobre tallos de *Cytisus* sp., 2/6/2010, leg. Gabriel Moreno & Antonio Sánchez, AH 48769; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50298 junto a *Lamproderma maculatum*; ibidem, AH 50290; ibidem, AH 50315; ibidem, AH 50357; ibidem, AH 50358; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre ramitas, 21/7/2018, leg. Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50539 junto a *Lamproderma* sp.

Plasmodiocarpos sentados, elongados, que adoptan formas sinuosas e incluso cerradas sobre sí mismas, de 5-20 × 0,75-2 mm. Peridio doble formado por una membrana interna parduzca a pardo-bronceada, en ocasiones iridiscente, cubierta por una costra de placas de carbonato cálcico unidas, amorfas y de color crema; cuando los esporocarpos no han madurado completamente, el aspecto del peridio es simple, ya que las placas de carbonato no se unen formando una costra, sino que permanecen independientes. Capilicio formado por cristales de carbonato cálcico con forma irregular y hialinos, adoptando formas diversas de hasta 45 × 35 μm, cubiertos por una membrana pardo-clara que se expande en diversas direcciones, en una forma que recuerda a las patas palmeadas de los ánades o estrellada, quedando finos filamentos de 9-15 × 1-3 μm entre ellos; esto le da un aspecto de red intrincada, con las terminaciones hialinas y puntiagudas. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras con una zona clara en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 14-17 μm de diám., densa y finamente espinulosas.

Comentarios – *Lepidoderma granuliferum* se caracteriza por su capilicio, que da nombre a su epíteto específico por los gránulos con formas estrelladas que crean una red tridimensional. Este carácter puede verse, incluso, bajo el estereomicroscopio.

La única especie con la que podría confundirse sería *Lepidoderma carestianum* (Rabenh.) Rostaf., debido a los gránulos de carbonato cálcico que ambas exhiben en su capilicio. Las diferencias se han comentado bajo el epígrafe de *L. carestianum*.

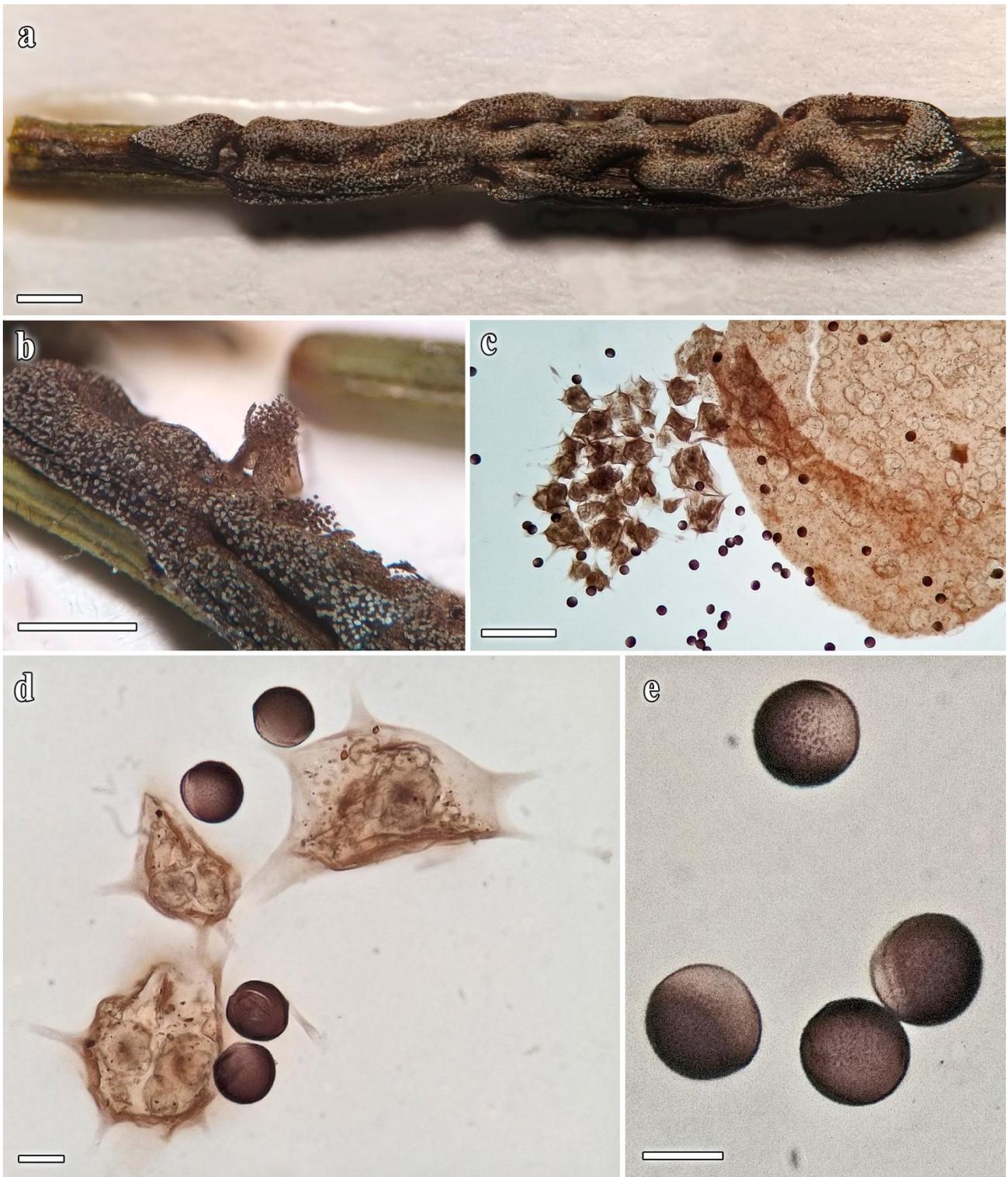


Ilustración 44. *Lepidoderma granuliferum*, AH 50290, a. Plasmodiocarpo a la lupa, b. Detalle de un plasmodiocarpo abierto del que emergen los nódulos con forma de estrella del capilicio, c. Esporas, nódulos del capilicio y peridio en luz transmitida, d. Detalle de los nódulos y esporas, e. Esporas.

Escalas: a-b = 1 mm, c = 100  $\mu$ m, d-e = 10  $\mu$ m

***Lepidoderma nevadense* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo, Bol. Soc. Micol. Madrid 42: 67 (2018)**

*Ilustración 45*

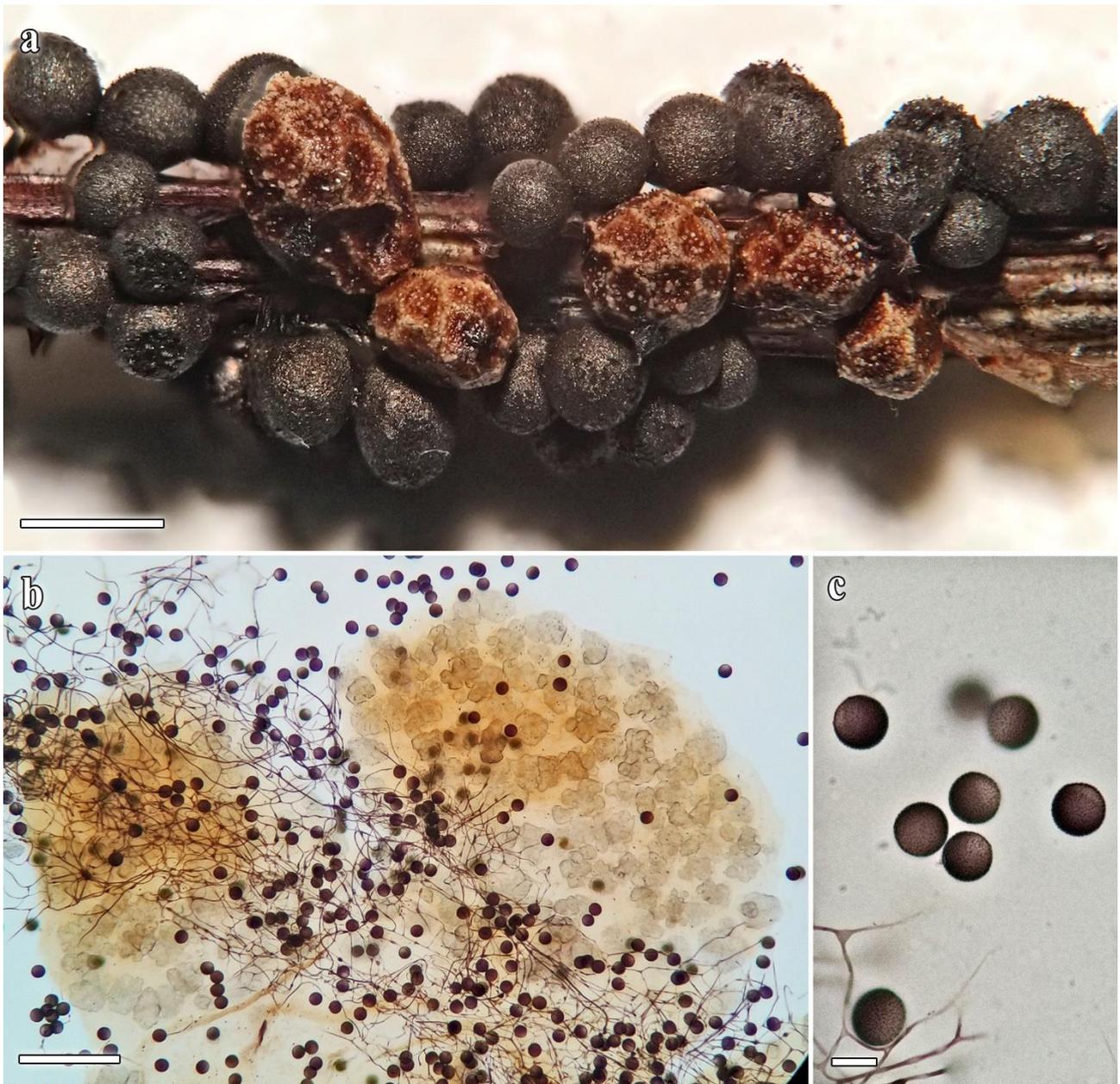
MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre ramitas de *Helianthemum pannosum*, borde de la charca, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50258 junto a *Lamproderma ovoideum* y *Meriderma cribrarioides*; Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre ramitas, 12/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50629.

Esporangios sentados, en ocasiones elevados sobre una prolongación del hipotalo, en grupos dispersos a congestos. Esporoteca globosa a ovoide, de 0,75-1,5 × 0,5-1,2 mm, que rompe en teselas irregulares en la mitad superior y de manera estrellada en la inferior, dejando el interior al descubierto; las teselas son pardo-rojizas a pardo-amarillentas en su zona central y de color crema en los bordes. Peridio triple formado por una membrana interna hialina e iridiscente, capa intermedia formando una costra de placas blanquecinas e irregulares de carbonato cálcico, y capa externa formando una costra de placas de carbonato cálcico, pardo-rojizas a pardo-amarillentas, unidas y cubiertas en ocasiones por otras placas independientes, irregulares y blanquecinas, también de carbonato cálcico. Pie que en ocasiones aparece como una prolongación del hipotalo, de hasta 1 mm de longitud, parduzco. Pseudocolumela normalmente presente, desde anaranjada a cremosa, cilíndrica a mazuda. Capilicio formado por filamentos lisos, ramificados y anastomosados, de 1-2 µm de diám., pardo violáceos, más claros y delgados hacia la periferia, formando una red que obliga a sacar el capilicio completo si se tira del mismo con unas pinzas. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras con una zona clara en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 11,5-14,5 µm de diám., densa y regularmente verrugosas.

Comentarios – *Lepidoderma nevadense* se caracteriza por sus esporangios individuales de tamaño relativamente grande, por su capilicio formando una densa red y por las esporas verrugosas.

Esta especie, de reciente creación (Moreno *et al.* 2018b), ha sido confundida ampliamente con *Lepidoderma peyerimhoffii* Maire & Pinoy y *Diderma fallax* (Rostaf.) E. Sheld., debido al gran parecido macroscópico que poseen las tres. *L. peyerimhoffii* se diferencia porque su capilicio no forma una red, sino que está formado por filamentos normalmente rígidos, individuales y muy poco ramificados, y sus esporas son espinosas. Las diferencias con *D. fallax* han sido comentadas bajo su respectivo epígrafe.

Hasta el momento, *Lepidoderma nevadense* se ha recolectado, exclusivamente, en Sierra Nevada (Moreno *et al.* 2018b). Esto apoya, de nuevo, la posibilidad de que existan especies endémicas de *Myxomycetes*.



*Ilustración 45. Lepidoderma nevadense, AH 50258, a. Esporangios rodeados de Meriderma cribrarioides a la lupa, b. Filamentos del capilicio, peridio donde se aprecian los cristales amorfos de carbonato cálcico y esporas en luz transmitida, c. Esporas.*

*Escalas: a = 1 mm, b = 100  $\mu$ m, c = 10  $\mu$ m.*

***Lepidoderma peyerimhoffii* Maire & Pinoy, in Maire, Patouillard & Pinoy, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 17(1): 40 (1926) *Ilustración 46***

≡ *Diderma peyerimhoffii* (Maire & Pinoy) H. Neubert, Nowotny & K. Baumann, Myxomyceten 3: 378 (2000).

= *Diderma trevelyanii* var. *nivale* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 50: 8 (1914).

= *Diderma nivale* (Meyl.) Nowotny, H. Neubert & K. Baumann, in Neubert, Nowotny & Baumann, Carolea 49: 24 (1991).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Hoya de la Mora, sobre cardo, 1/5/2018, leg. Paco Moreno, AH 50271; Barranco de San Juan, Monachil, 2560 m, N 37°5'21,34" O 3°22'54,55", sobre caña y hojas de cardo, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50133; idem, sobre ramita y hojas de *Helianthemum pannosum*, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50132; Huesca, Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre restos vegetales, 23/6/2013, leg. Jorge Hernanz, AH 50425; Circo de Iserías, Canfranc, sobre restos vegetales, 17/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50490; Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre ramitas, 31/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50472; idem, sobre caña y restos vegetales, 31/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50477; estación invernal de Astún, Jaca, sobre ramitas, 1/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50481; idem, sobre restos vegetales, 1/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50482; Ibón de los Asnos, Panticosa, sobre restos vegetales, 20/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50458; Plana Fonda, Bielsa, sobre restos vegetales, 2/5/2015, leg. Jorge Hernanz & Alberto, AH 50433; Ibón de los Asnos, Panticosa, 2100 m, N 42°41'39,13" O 0°15'33,54", sobre ramitas, 1/6/2019, leg. Jorge Hernanz, AH 50651; idem, 15/6/2019, leg. Jorge Hernanz, AH 50650.

Esporangios sentados, en raras ocasiones formando cortos plasmodiocarpas como resultado de la unión de dos o más esporangios, de 1-2,5 mm de diám. o de hasta 2-3 × 0,5-1 mm que crecen en grupos que varían desde dispersos a más o menos congestos. Esporoteca globosa a subglobosa, que rompe de manera irregular, a modo de teselas, en la parte superior. Peridio triple formado por una membrana interna hialina e iridiscente, capa intermedia formando una costra de placas blanquecinas e irregulares de carbonato cálcico, y capa externa formando una costra de placas de carbonato cálcico, pardo-rojizas a pardo-amarillentas, unidas y cubiertas en ocasiones por otras placas independientes, irregulares y blanquecinas, también de carbonato cálcico. Pseudocolumela pardo-anaranjada a crema, desde alargada hasta con forma de maza, ocupando gran parte de la esporoteca. Capilicio formado por filamentos lisos, rígidos, de 1-2 μm de diám., pardo-violáceos oscuros, ramificados hacia la periferia a través de filamentos perpendiculares, en ocasiones con nódulos de 5-15 × 3-4 μm, con terminaciones puntiagudas más claras. Esporas negras en masa, pardo-violáceas con una zona clara en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 12-15(-16) μm de diám., espinosas.

Comentarios – *Lepidoderma peyerimhoffii* se caracteriza por sus esporocarpos pardos que se rompen en la parte superior en forma de teselas de bordes blanco-cremas, en los que se suelen apreciar las tres capas del peridio y los cristales de carbonato cálcico amorfos típicos del género. Otros caracteres típicos de la especie son la pseudocolumela anaranjada y en forma de maza, el capilicio rígido y las esporas espinosas.

Esta especie ha sido confundida habitualmente con *Diderma fallax* (Rostaf.) E. Sheld. y *Lepidoderma nevadense* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Meyl., López-Vill. & A. Castillo. Un análisis detallado de las diferencias con ambas especies puede encontrarse bajo sus respectivos epígrafes.

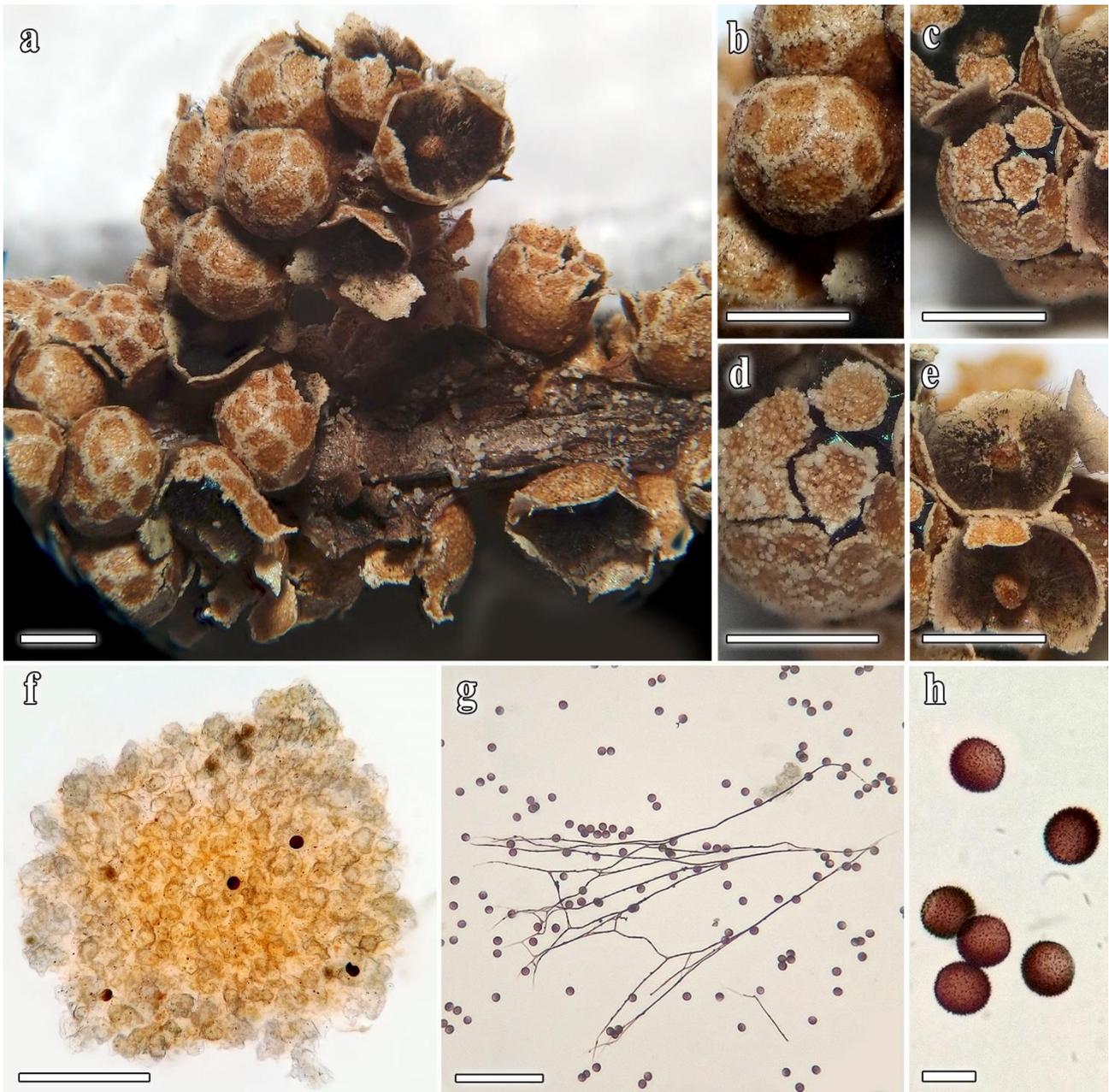


Ilustración 46. *Lepidoderma peyerimhoffii*, AH 50481, a. Esporangios a la lupa, b-e. Detalles del proceso de ruptura de los esporocarpos junto a las vistas lateral y cenital de la pseudocolumela (e), f. Peridio en luz transmitida, g. Filamentos del capilicio y esporas, h. Esporas.  
Escala: a-e = 1 mm, f-g = 100  $\mu$ m, h = 10  $\mu$ m.

***Meriderma aggregatum* ad int.***Ilustración 47*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Erica australis*, 5/4/2003, leg. Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48785; ibidem, AH 48788; ibidem, AH 48786; Madrid, Rascafría, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 18/4/1996, leg. Marcos Lizárraga, AH 22216 junto a *Lamproderma echinosporum*; ibidem, AH 22219; ibidem, AH 22231; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55612 junto a *Meriderma spinulosporum* f. *intermedium*; ibidem, AH 55610; ibidem, AH 55623; ibidem, AH 55624; ibidem, AH 55621 junto a *Lamproderma macrosporum* y *Meriderma spinulosporum*; idem, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55554; Segovia, carretera Navacerrada-Cotos km 44, sobre tallos de *Cytisus* sp., 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21818 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 21814; ibidem, AH 21759; idem, sobre tallos de *Cytisus oromediterraneus*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21808; ibidem, AH 21817; ibidem, AH 21842; ibidem, AH 21851; ibidem, AH 21852; ibidem, AH 21861; ibidem, AH 21864; ibidem, AH 21866; ibidem, AH 21868; idem, sobre madera y acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21764 junto a *Meriderma spinulosporum*; idem, sobre madera de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21807; ibidem, AH 21867; idem, sobre ramitas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21775 junto a *Meriderma spinulosporum*; idem, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21766 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 21776 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 21780 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 21796 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 21799 junto a *Meriderma spinulosporum*; ibidem, AH 21774; ibidem, AH 21793; ibidem, AH 21806; ibidem, AH 21816; ibidem, AH 21843; ibidem, AH 21847; ibidem, AH 21855; ibidem, AH 21857; ibidem, AH 21863; Puerto de Cotos, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48755 junto a *Meriderma echinulatum*; ibidem, AH 50772; idem, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50769.

Esporangios sentados y muy densamente agrupados, siendo en ocasiones muy complicado estudiarlos individualmente. Esporoteca desde globosa hasta ovoide u obovoide, negruzca, de 1-1,5 × 0,75-1 mm. Peridio membranoso, pardo hialino, iridiscente, fugaz, que queda adherido únicamente en forma de expansiones membranosas en las terminaciones del capilicio y, en ocasiones, en forma de copa en la base de la esporoteca. Capilicio formado por filamentos de 1-2 µm de diám., ondulados, pardo-oscuros a pardo-rojizos, que emergen a lo largo de la columela y de su punta, con terminaciones en forma de embudo al que, usualmente, queda adherido un fragmento de peridio. Columela pardo-rojiza oscura, que alcanza el tercio superior de la esporoteca, con forma cónica en la base, ensanchada y densamente ramificada en la parte superior. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de (11-)12-15 µm de diám., con espinas de grosor irregular que en ocasiones se unen en forma de cortas crestas.

Comentarios – *Meriderma aggregatum* se distingue fácilmente por su forma de crecer, prácticamente amontonada, siendo muy típico encontrarla en el centro peninsular creciendo en el doblez interior de las acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*. En luz transmitida puede apreciarse la variabilidad del grosor de las espinas que ornamentan las esporas y que se unen, en ocasiones, en cortas crestas.

Esta especie podría confundirse, únicamente, con su variedad macrospórica. Esta es *Meriderma aggregatum* var. *macrosporum* ad int. y se diferencia por el mayor tamaño esporal, que puede llegar a alcanzar los 18-20 µm de diám.



Ilustración 47. *Meriderma aggregatum*, AH 48785, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas en luz transmitida, c. Filamento del capilicio junto a su ápice infundibuliforme típico del género al MEB, d. Espora.  
Escala: a = 1 mm, b = 10  $\mu$ m, c-d = 2  $\mu$ m.

***Meriderma aggregatum* var. *macrosporum* ad int.**

Ilustración 48

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55581; Valdesquí, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55671; ibidem, AH 55672; ibidem, AH 55680; ibidem, AH 55692; idem, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55678; Segovia, carretera Navacerrada-Cotos km 44, sobre tallos de *Cytisus* sp., 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21820; ibidem, AH 21835; idem, sobre tallos de *Cytisus oromediterraneus*, 4/6/1996, leg. Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21822; ibidem, AH 21829; ibidem, AH 21832; ibidem, AH 21840; ibidem, AH 21841; Puerto de Cotos, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50782.

Esporangios sentados y muy densamente agrupados, siendo en ocasiones muy complicado estudiarlos individualmente. Esporoteca desde globosa hasta ovoide u obovoide, negruzca, de  $1-1,2 \times 0,5-1$  mm. Peridio membranoso, pardo hialino, iridiscente, fugaz, que queda adherido únicamente en forma de expansiones membranosas en las terminaciones del capilicio y, en ocasiones, en forma de copa en la base de la esporoteca. Capilicio formado por filamentos de  $1-2 \mu\text{m}$  de diám., ondulados, pardo-oscuros a pardo rojizos, que emergen a lo largo de la columela y de su punta, con terminaciones en forma de embudo al que, usualmente, queda adherido un fragmento de peridio. Columela pardo-rojiza oscura, que alcanza el tercio superior de la esporoteca, con forma cónica en la base, ensanchada y densamente ramificada en la parte superior. Esporas negras en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de  $16-18(-20) \mu\text{m}$  de diám., con espinas de grosor irregular que en ocasiones se unen en forma de cortas crestas.

Comentarios – *Meriderma aggregatum* var. *macrosporum* se caracteriza por sus esporocarpos agrupados muy densamente, y sus esporas que portan espinas de grosor variable.

Las diferencias con su variedad tipo, *Meriderma aggregatum* ad int., han sido comentadas bajo su respectivo epígrafe.



Ilustración 48. *Meriderma aggregatum* var. *macrosporum*, AH 50680 (a, b) y 50782 (c), a. Esporangios a la lupa, b. Esporas, filamentos del capilicio y sus ápices infundibuliformes, típicos del género, en luz transmitida, c. Espora al MEB.

Escalas: a = 1 mm, b = 10  $\mu$ m, c = 2  $\mu$ m.

***Meriderma carestiae* (Ces. & De Not.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011)** *Ilustración 49*

- ≡ *Stemonitis carestiae* Ces. & De Not., Erb. Critt. Ital. Series II No. 888 (1879)  
 = *Lamproderma violaceum* var. *carestiae* (Ces. & De Not.) Lister, Monogr. mycetoza, ed. 1, 130 (1894)  
 = *Lamproderma atrosporum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 46: 51 (1910), *pro parte*  
 = *Lamproderma sauteri* var. *carestiae* (Ces. & De Not.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 51:264 (1917)  
 = *Lamproderma carestiae* (Ces. & De Not.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57:368 (1932)  
 = *Lamproderma cribrarioides* var. *carestiae* (Ces. & De Not.) G. Moreno & H. Singer, in Sánchez, Moreno, Illana & Singer, Bol. Soc. Micol. Madrid 31:182 (2007)

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre madera de *Pinus sylvestris*, 5/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50266; Huesca, Candanchú, Aísa, sobre pajitas, 4/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50448; ibidem, AH 50447; Ibón de los Asnos, Panticosa, sobre pajitas, 7/6/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50461; Madrid, Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50336; ibidem, AH 50342; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre planta brotando, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48819 junto a *Lamproderma ovoideum*; idem, sobre ramitas, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50038 junto a *Lamproderma ovoideum*; idem, sobre restos leñosos, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50040.

Esporangios estipitados, de 1-2 mm de altura, que crecen en grupos dispersos. Esporoteca subglobosa a obovoide, en ocasiones obpiriforme, negruzca a argétea, de hasta 1 mm de diám. o de 1-1,5 × 0,5-1 mm. Peridio membranoso, pardo hialino en luz transmitida, iridiscente, fugaz, que queda adherido únicamente en forma de expansiones membranosas en las terminaciones del capilicio y, en ocasiones, en forma de copa en la base de la esporoteca. Pie negruzco, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, de 0,2-0,8 mm de altura, ensanchado en la base. Capilicio formado por filamentos de 1-3 µm de diám., rectos a ligeramente ondulados, en ocasiones con expansiones membranosas, pardo-oscuros a pardo-rojizos, que emergen a lo largo de la columela y de su punta, con terminaciones en forma de embudo al que, usualmente, queda adherido un fragmento de peridio. Columela pardo-oscuro, robusta, que alcanza el tercio superior de la esporoteca, ensanchada y densamente ramificada en la parte superior. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras con una zona clara en luz transmitida, de 12-15 µm de diám., con un retículo incompleto.

Comentarios – *Meriderma carestiae* se caracteriza por sus esporas ornamentadas con un retículo incompleto.

Las especies más cercanas son *Meriderma echinulatum* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain y *Meriderma spinulosporum* ad int. junto a sus respectivas variantes macrospóricas, además de *Meriderma cribrarioides* (Fr.) Mar. Mey. & Poulain. Las variedades de *M. echinulatum* se diferencian gracias a sus esporas con espinas que llegan a alcanzar 1 µm de altura y que se unen formando crestas largas que no llegan a formar un retículo. Por su parte, las variedades de *M. spinulosporum* se diferencian en que sus espínulas se unen en cortas crestas. Finalmente, *M. cribrarioides* se diferencia porque posee esporas ornamentadas con un retículo completo de pared elevada y, en ocasiones, no completa, formando arcos que recuerdan a los de un acueducto.

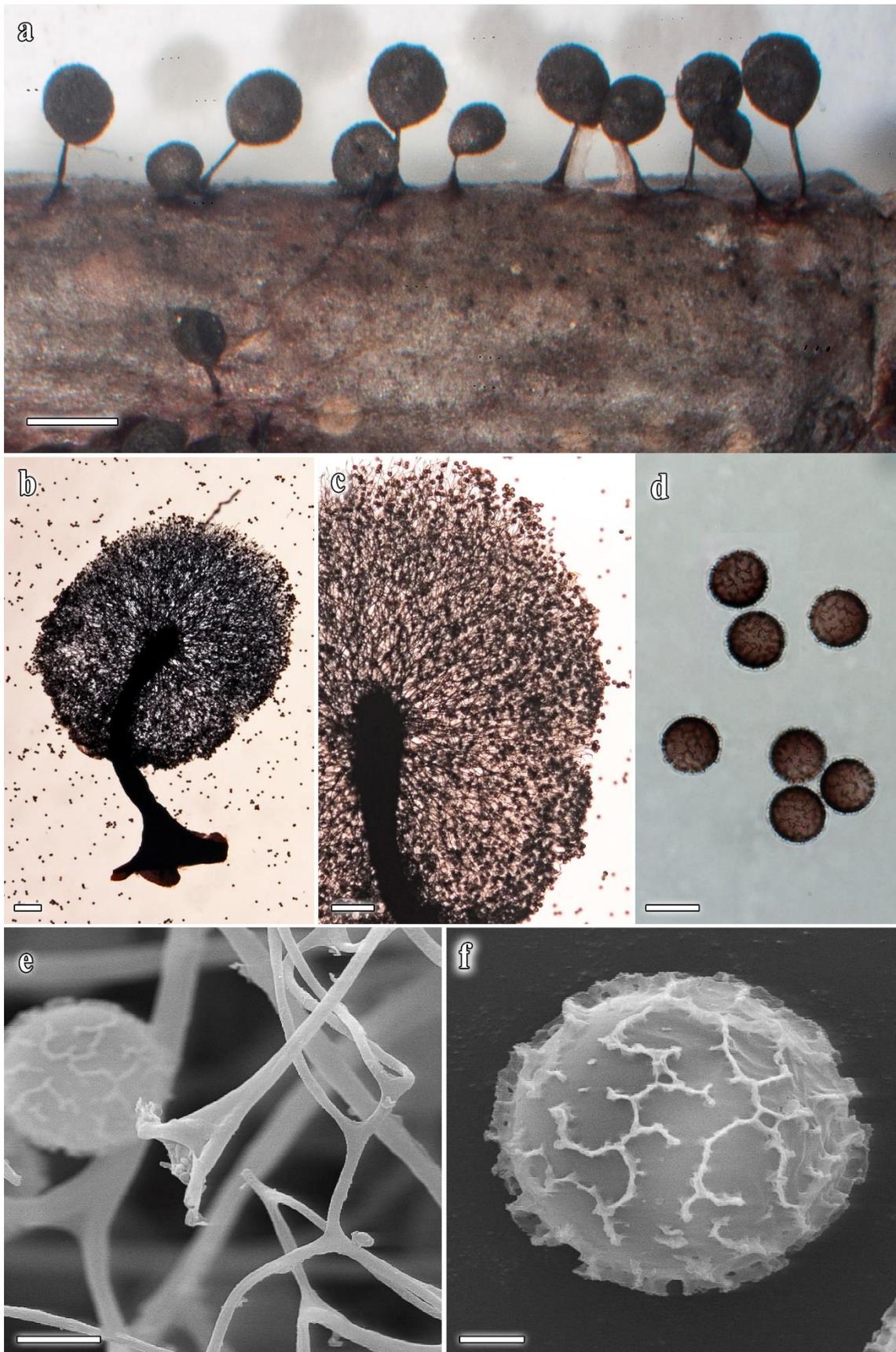


Ilustración 49. *Meriderma carestiae*, AH 48819, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, c. Detalle del ápice de la columela y del capilicio, d. Esporas, e. Filamentos del capilicio y ápice infundibuliforme típico del género al MEB, f. Espora.

Escalas: a = 1 mm, b-c = 100  $\mu$ m, d = 10  $\mu$ m, e = 5  $\mu$ m, f = 2  $\mu$ m.

***Meriderma cribrarioides* (Fr.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011)** *Ilustración 50*

- ≡ *Stemonitis cribrarioides* Fr., Syst. mycol. 3(1): 163 (1829).
- ≡ *Lamproderma cribrarioides* (Fr.) R.E. Fr., Svensk Bot. Tidskr. 4: 259 (1911).
- = *Lamproderma atrosporum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 46: 51 (1910).
- ≡ *Lamproderma cribrarioides* var. *atrosporum* (Meyl.) G. Moreno, H. Singer, Illana & A. Sánchez, in Singer, Moreno, Illana & Sánchez, Oesterr. Z. Pilzk. 12: 18 (2003).
- = *Lamproderma atrosporum* f. *subcylindricum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 368 (1932).
- = *Lamproderma atrosporum* var. *pseudocribrarioides* Mar. Mey, G. Moreno, A. Sánchez, H. Singer & Illana, in Moreno, Sánchez, Singer, Illana & Castillo, Fungi non Delineati 19: 22 (2002).

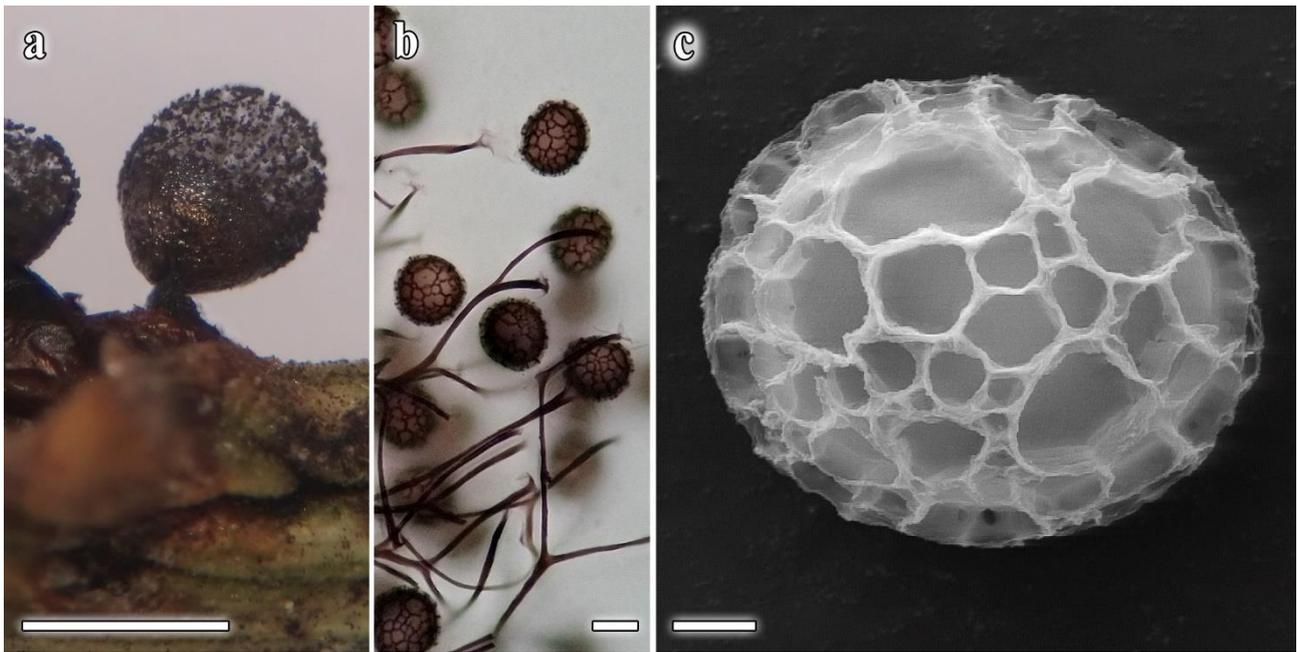
MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, entrada parque (bar), sobre ramitas, 20/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55638 junto a *Lamproderma cucumer*; ibidem, AH 55639; idem, sobre pajitas, 20/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55637; idem, sobre caña, 20/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55646; ibidem, AH 55647; Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre ramitas de *Helianthemum pannosum*, borde de la charca, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50258 junto a *Lamproderma ovoideum* y *Lepidoderma nevadense*; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55603; idem, sobre corteza ramita de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55590; Valdesquí, sobre *Cytisus* sp., 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55695.

Esporangios estipitados, de 1-2 mm de altura, agrupados. Esporoteca desde globosa hasta obovoide, en ocasiones obpiriforme si conserva el peridio, negruzca a bronceada, de 0,75-1,5 × 0,5-1 mm. Peridio membranoso, pardo hialino, iridiscente, fugaz, que queda adherido únicamente en forma de expansiones membranosas en las terminaciones del capilicio y, en ocasiones, en forma de copa en la base de la esporoteca. Pie negruzco, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, de 0,2-0,7 mm de altura, ensanchado en la base. Capilicio formado por filamentos de 1-2,5 µm de diám., ondulados, ramificados, en ocasiones con expansiones membranosas, pardo-oscuros a pardo-rojizos, que emergen a lo largo de la columela y de su punta, con terminaciones en forma de embudo al que, usualmente, queda adherido un fragmento de peridio. Columela pardo-oscuro, que se ramifica tanto a lo largo como en su ápice, el cual alcanza la mitad de la esporoteca. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras en luz transmitida, globosas a subglobosas de (12-)13-16 µm de diám., con un retículo de malla irregular cuyas paredes alcanzan 1 µm de altura y que pueden ser sólidas o poseer alguna oquedad, lo que le da aspecto de acueducto.

Comentarios – *Meriderma cribrarioides* se caracteriza por sus esporas reticuladas y las terminaciones del capilicio en forma de embudo.

Esta especie ha sido confundida ampliamente con *Lamproderma retirugisporum* G. Moreno, H. Singer, Illana & A. Sánchez, debido a que *Meriderma* Mar. Mey. & Poulain estaba integrado en *Lamproderma* Rostaf. Las diferencias entre estas dos especies pueden encontrarse bajo el epígrafe de *L. retirugisporum*.

Las diferencias con otros integrantes del género *Meriderma* Mar. Mey. & Poulain, pueden encontrarse bajo el epígrafe de *Meriderma carestiae* (Ces. & De Not.) Mar. Mey. & Poulain.



*Ilustración 50. Meriderma cribrarioides, AH 55695, a. Esporangio a la lupa, b. Esporas, filamentos del capilicio y sus ápices infundibuliformes, típicos del género, en luz transmitida, c. Espora al MEB.*  
*Escalas: a = 1 mm, b = 10  $\mu$ m, c = 2  $\mu$ m.*

***Meriderma echinulatum* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011)**

*Ilustración 51*

≡ *Lamproderma atosporum* var. *echinulatum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 368 (1932).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Pinus sylvestris*, 5/4/2003, leg. Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48794 junto a *Lamproderma echinosporum*; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre restos leñosos, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55560 junto a *Physarum albescens*; idem, sobre corteza ramita de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55583; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50299 junto a *Lamproderma maculatum* y *Meriderma spinulosporum* f. *intermedium*; idem, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50362; ibidem, AH 50370; ibidem, AH 50371; ibidem, AH 50386; Segovia, Puerto de Cotos, sobre ramas y acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 28/3/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48755 junto a *Meriderma aggregatum*; idem, 1875 m, sobre corteza de *Pinus sylvestris*, 12/5/2016, leg. Antonio Sánchez, AH 48799; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre ramitas, 9/5/1997, leg. Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30011 junto a *Lamproderma cucumer*; ITALIA, Piamonte, Cuneo, Pratolungo-Roviera, 1570 m, N 44°14'26,05" E 7°10'31,55", sobre ramitas de Rosaceae brotando, 2/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50583.

Esporangios estipitados, de 1,5-2,5 mm de altura, agrupados. Esporoteca subglobosa a obovoide, negruzca a argétea, de hasta 1,25 mm de diám. o de 1-1,5 × 0,75-1 mm. Peridio membranoso, pardo hialino en luz transmitida, iridiscente, fugaz, que queda adherido únicamente en forma de expansiones membranosas en las terminaciones del capilicio y, en ocasiones, en forma de copa en la base de la esporoteca. Pie negruzco, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, de 0,5-1 mm de altura, ensanchado en la base. Capilicio formado por filamentos de 0,5-2 µm de diám., rectos a ligeramente ondulados, en ocasiones con expansiones membranosas, pardo-oscuros a pardo-rojizos, que emergen a lo largo de la columela y de su punta, con terminaciones en forma de embudo al que, usualmente, queda adherido un fragmento de peridio. Columela pardo-oscuro, que alcanza el tercio superior de la esporoteca, densamente ramificada en la parte superior. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras con una zona clara en luz transmitida, de 12-14,5 µm de diám., con espinas de hasta 1 µm de altura que suelen unirse en crestas alargadas que no llegan a formar un retículo.

Comentarios – *Meriderma echinulatum* se caracteriza por sus esporas, que portan espinas que pueden llegar a alcanzar 1 µm de altura [como se indica en Moreno *et al.* (2002), donde *M. echinulatum* aparece como *Lamproderma atosporum* AH18570 y como *L. atosporum* var. *echinulatum* lectotipo] y que se unen formando largas crestas, que no forman un retículo.

Esta especie se diferencia de *Meriderma spinulosporum* ad int. y sus variedades macrospóricas en que la ornamentación esporal de estas variedades está formada por espínulas que se unen en cortas crestas. Además, el diámetro esporal solamente coincide con el de la variedad tipo.

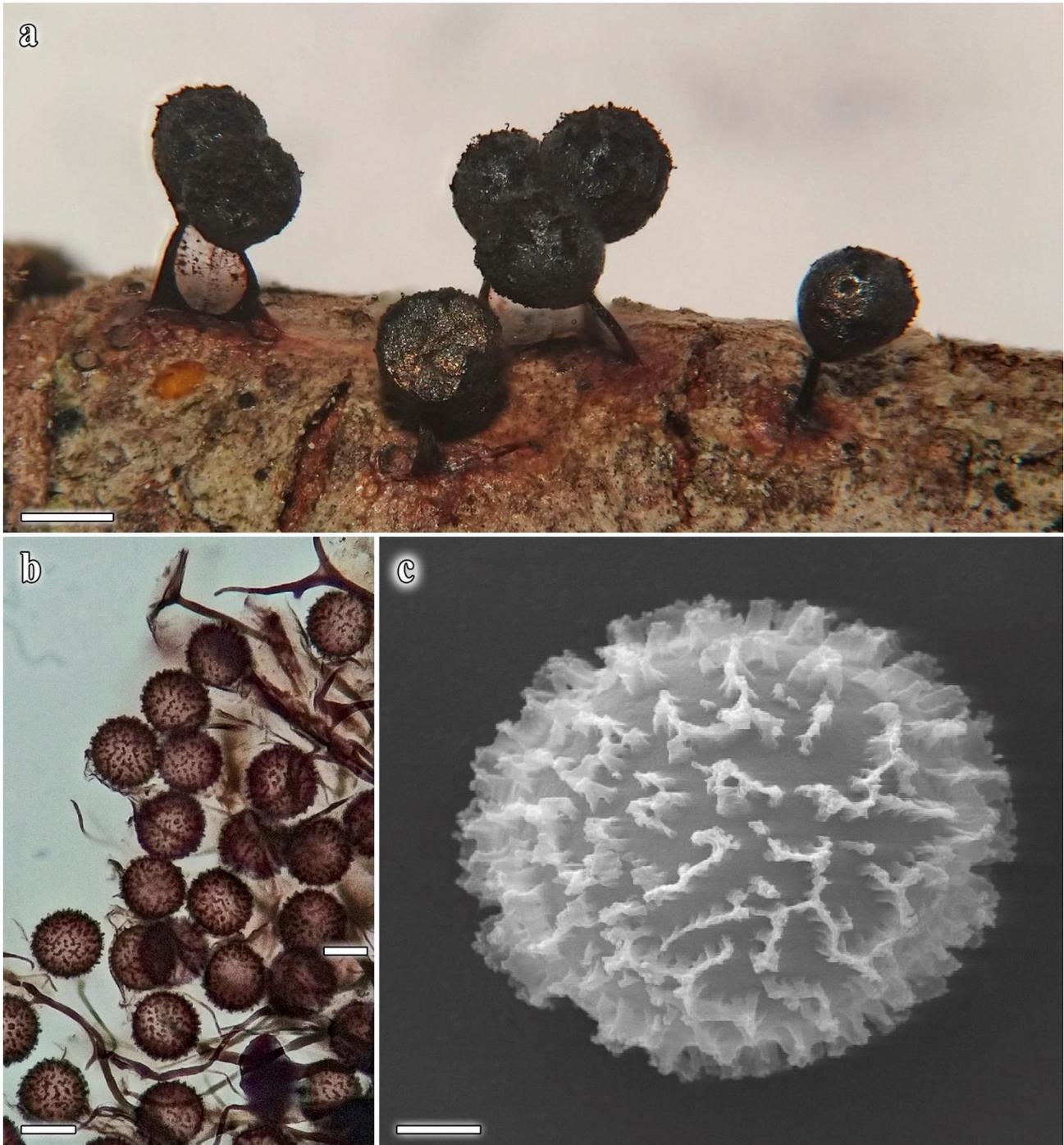


Ilustración 51. *Meriderma echinulatum*, AH 48799 (b-c) y AH 55583 (a), a. Esporangios a la lupa, b. Esporas, filamentos del capilicio y sus ápices infundibuliformes, típicos del género, en luz transmitida, c. Espora al MEB. Escalas: a = 1 mm, b = 10  $\mu$ m, c = 2  $\mu$ m.

***Meriderma echinulatum* var. *macrosporum* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011) *Ilustración 52***

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50349; ibidem, AH 50351.

Esporangios estipitados, de 1,5-2 mm de altura, agrupados. Esporoteca subglobosa a obovoide, negruzca a argétea, de hasta 1 mm de diám. o de 1-1,25 × 0,5-1 mm. Peridio membranoso, pardo hialino en luz transmitida, iridiscente, fugaz, que queda adherido únicamente en forma de expansiones membranosas en las terminaciones del capilicio y, en ocasiones, en forma de copa en la base de la esporoteca. Pie negruzco, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, de 0,25-0,75(-1) mm de altura, ensanchado en la base. Capilicio formado por filamentos de 1-3 μm de diám., rectos a ligeramente ondulados, en ocasiones con expansiones membranosas, pardo-oscuros a pardo-rojizos, que emergen a lo largo de la columela y de su punta, con terminaciones en forma de embudo al que, usualmente, queda adherido un fragmento de peridio. Columela pardo-oscuro, que alcanza el tercio superior de la esporoteca, densamente ramificada en la parte superior. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras con una zona clara en luz transmitida, de 16-18(-20) μm de diám., con espinas de hasta 1 μm de altura que suelen unirse en crestas alargadas.

Comentarios –*Meriderma echinulatum* var. *macrosporum* se caracteriza por sus esporas con espinas que se unen en crestas y su diámetro, que alcanza los 18 μm de diám.

Las diferencias con la variedad tipo se han comentado bajo su respectivo epígrafe. Por otro lado, esta variedad se distingue de las variedades macrospóricas de *Meriderma spinulosporum* ad int. por su ornamentación espinulosa y sus crestas largas. En lo que respecta a sus medidas, *Meriderma echinulatum* var. *macrosporum* solapa con ambas, ya que las esporas de *Meriderma spinulosporum* var. *intermedium* ad int. miden 14-17 μm de diám. (Poulain *et al.* 2011), y las de *Meriderma spinulosporum* var. *gigasporum* ad int., 17-23 μm de diám. (Janik & Ronikier 2016).



Ilustración 52. *Meriderma echinulatum* var. *macrosporum*, AH 50351, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas, filamentos del capilicio y sus ápices infundibuliformes, típicas del género, en luz transmitida, c. Esporas.  
Escala: a = 1 mm, b-c = 10  $\mu$ m.

***Meriderma spinulosporum* ad int.***Ilustración 53*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Hoya de la Mora, 2500 m, sobre Trocito de madera, 18/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55643; Hoya de San Juan, 2500 m, sobre ramita de *Pinus uncinata*, 20/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55644; Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Pinus sylvestris*, 5/4/2003, *leg.* Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48791; Huesca, Baños de Panticosa, senda de los Machos, 1900 m, N 42°45'56,52" O 0°13'45,22", sobre ramitas, 12/5/2018, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50417; idem, subida a Bachimaña por camino Los Machos, 1900 m, N 42°47'07,98" O 0°13'44,68", sobre ramita de *Pinus* sp., 19/5/2018, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50430; Sierra de las Cutas, Buesa, Broto, 2020 m, N 42°37'50,08" O 0°04'25,60", sobre ramas, 2/6/2018, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50428; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera y acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55621 junto a *Lamproderma macrosporum* y *Meriderma aggregatum*; ibidem, AH 55613; idem, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55577; Puerto de Navacerrada BM, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/7/2009, *leg.* Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50744; ibidem, AH 50751; ibidem, AH 50758; idem, sobre madera, 2/6/2010, *leg.* Gabriel Moreno & Antonio Sánchez, AH 48758; idem, sobre tallos y ramas de *Cytisus* sp., 18/6/2010, *leg.* Gabriel Moreno, Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & David W. Mitchell, AH 48757; Puerto de Navacerrada VC, 2170 m, sobre rama de *Cytisus oromediterraneus*, 7/7/2013, *leg.* Antonio Sánchez, AH 55734; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 17/7/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55718; ibidem, AH 55719; ibidem, AH 55720; Valdesquí, entre la carretera (calle Angostura) y el arroyo de las Guarramillas, 1830 m, sobre corteza de ramitas de *Pinus sylvestris*, 24/5/2018, *leg.* Ángela López Villalba, Juan Ramón Díaz Carlavilla & Gabriel Moreno, AH 50104 junto a *Lamproderma maculatum*; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, *leg.* Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50338; ibidem, AH 50348; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, *leg.* Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50293 junto a *Lamproderma maculatum*; ibidem, AH 50307 junto a *Lamproderma maculatum*; ibidem, AH 50317; ibidem, AH 50321; ibidem, AH 50325; Segovia, carretera Navacerrada-Cotos km 44, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21764 junto a *Meriderma aggregatum*; ibidem, AH 21796 junto a *Meriderma aggregatum*; idem, sobre ramita de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21775 junto a *Meriderma aggregatum*; ibidem, AH 21780 junto a *Meriderma aggregatum*; ibidem, AH 21777; ibidem, AH 21815; ibidem, AH 21839; idem, sobre madera y acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21799 junto a *Meriderma aggregatum*; ibidem, AH 21766 junto a *Meriderma aggregatum*; ibidem, AH 21769; ibidem, AH 21789; idem, sobre ramas de *Pinus sylvestris*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21776 junto a *Meriderma aggregatum*; ibidem, AH 21818 junto a *Meriderma aggregatum*; idem, sobre tallos de *Cytisus oromediterraneus*, 4/6/1996, *leg.* Gabriel Moreno, Marcos Lizárraga, Víctor M. Bandala & Leticia Montoya, AH 21760; ibidem, AH 21767; Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55535 junto a *Lamproderma ovoideum*; Navacerrada, sobre ramita de *Pinus* sp., 16/5/2009, *leg.* Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55519; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre ramita de leñosa, 9/5/1997, *leg.* Aurelio Castillo, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Carlos Illana, AH 30003; La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre pajitas, 17/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50044 junto a *Lamproderma* sp.; idem, sobre restos leñosos, 17/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 48828; La Léchère, Grand Nâves, 1325 m, N 45°33'20,85" E 6°31'20,23", sobre restos vegetales, 18/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50056 junto a *Lamproderma pseudomaculatum*; idem, 1400 m, N 45°33'28,60" E 6°31'17,58", sobre restos leñosos, 18/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50049.

Esporangios estipitados, de 1-2 mm de altura, que crecen en grupos dispersos. Esporoteca subglobosa a obovoide, en ocasiones obpiriforme, negruzca a argétea, de hasta 1 mm de diám. o de 0,75-1,25 × 0,5-1 mm. Peridio membranoso, pardo hialino en luz transmitida, iridiscente, fugaz, que queda adherido únicamente en forma de expansiones membranosas en las terminaciones del capilicio y, en ocasiones, en forma de copa en la base de la esporoteca. Pie negruzco, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, de 0,2-0,6 mm de altura, ensanchado en la base. Capilicio formado por filamentos de 1-3 µm de diám., rectos a ligeramente ondulados, en ocasiones con expansiones membranosas, pardo-oscuros a pardo-rojizos, que emergen a lo largo de la columela y de su punta, con terminaciones en forma de embudo al que, usualmente, queda adherido un fragmento de

peridio. Columela pardo-oscuro, robusta, que alcanza la mitad de la esporoteca, ensanchada y densamente ramificada en la parte superior. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras con una zona clara en luz transmitida, de 12-14(-15)  $\mu\text{m}$  de diám., con espínulas que, en ocasiones, se unen en cortas crestas.

Comentarios – *Meriderma spinulosporum* se distingue por sus esporas pardo-violáceas oscuras, ornamentadas con espínulas que se unen en cortas crestas.

Las diferencias entre esta y otras especies integrantes del género *Meriderma* Mar. Mey. & Poulain se han comentado bajo sus respectivos epígrafes.

*Meriderma spinulosporum* posee dos formas macrospóricas que aparecen de manera constante (Janik & Ronikier 2016). Estas se denominan *Meriderma spinulosporum* f. *intermedium* ad int. y *Meriderma spinulosporum* f. *gigasporum* ad int. Las diferencias radican únicamente en sus esporas de mayor tamaño, llegando a alcanzar la primera 17  $\mu\text{m}$  de diám. y, la segunda, 23  $\mu\text{m}$  de diám. (Poulain *et al.* 2011).

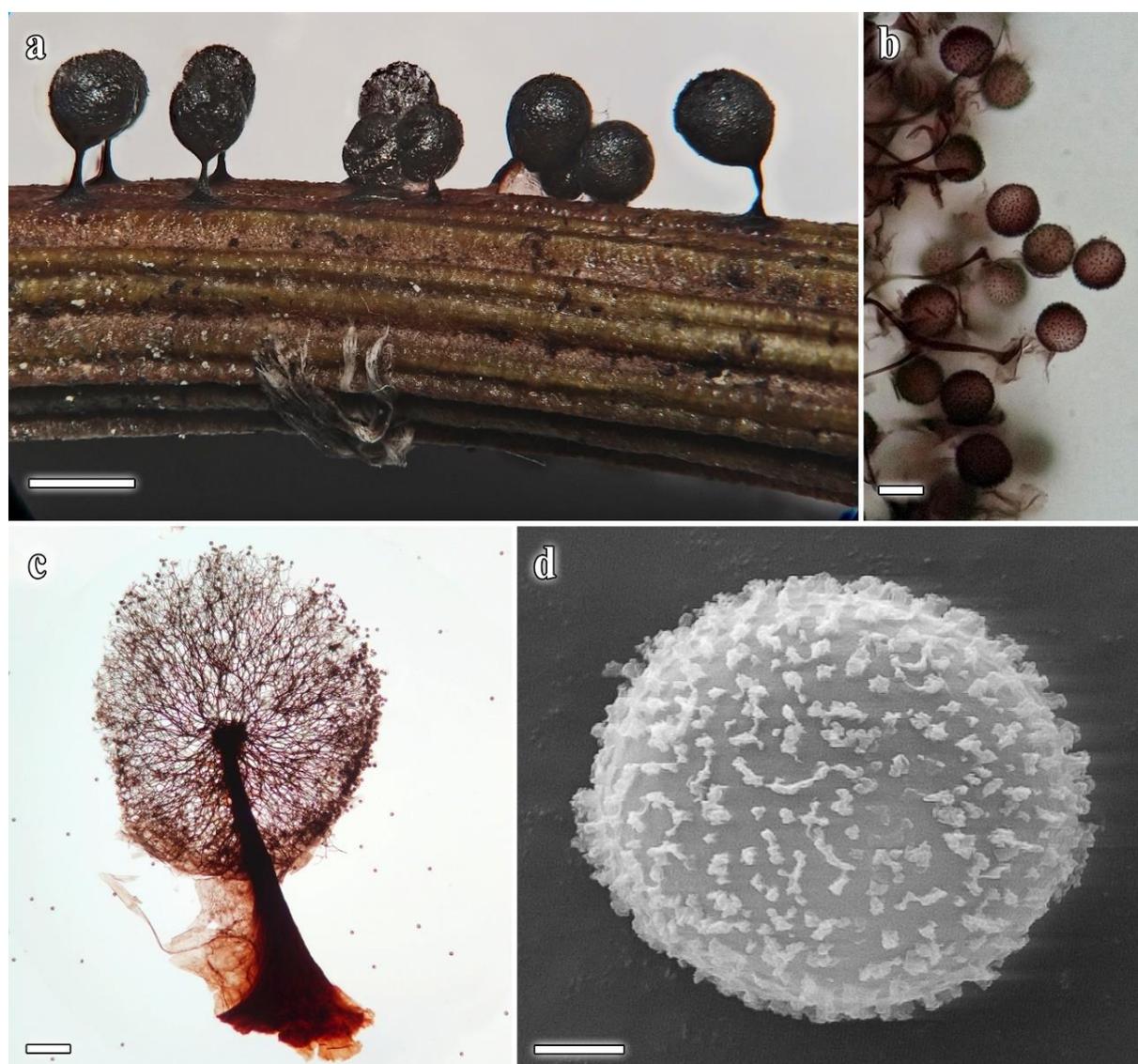


Ilustración 53. *Meriderma spinulosporum*, AH 50758, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas, filamentos del capilicio y sus ápices infundibuliformes, típicos del género, en luz transmitida, c. Esporangio, d. Espora al MEB.

Escalas: a = 1 mm, b = 10  $\mu\text{m}$ , c = 100  $\mu\text{m}$ , d = 2  $\mu\text{m}$ .

***Meriderma spinulosporum* var. *intermedium* ad int.** *Ilustración 54*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55612 junto a *Meriderma aggregatum*; idem, sobre madera de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55606 junto a *Lamproderma splendens*; idem, sobre restos *Cytisus oromediterraneus*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55537 junto a *Lamproderma macrosporum*; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50337; ibidem, AH 50340; ibidem, AH 50346; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50311 junto a *Lamproderma maculatum*; ibidem, AH 50299 junto a *Meriderma echinulatum* y *Lamproderma maculatum*; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 21/7/2018, leg. Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50524 junto a *Trichia contorta* f. *nivale*; ITALIA, Piamonte, Cuneo, San Bernolfo, 1500 m, N 44°15'35,29" E 7°03'00,18", sobre ramitas brotando, 1/5/2019, leg. Aimé Roy & Ángela López Villalba, AH 50577.

Esporangios estipitados, de 1-2 mm de altura, que crecen en grupos dispersos. Esporoteca subglobosa a obovoide, en ocasiones obpiriforme, negruzca a argéntea, de hasta 1 mm de diám. o de 0,75-1,25 × 0,5-1 mm. Peridio membranoso, pardo hialino en luz transmitida, iridiscente, fugaz, que queda adherido únicamente en forma de expansiones membranosas en las terminaciones del capilicio y, en ocasiones, en forma de copa en la base de la esporoteca. Pie negruzco, pardo-rojizo oscuro en luz transmitida, de 0,2-0,6 mm de altura, ensanchado en la base. Capilicio formado por filamentos de 1-3 µm de diám., rectos a ligeramente ondulados, en ocasiones con expansiones membranosas, pardo-oscuros a pardo-rojizos, que emergen a lo largo de la columela y de su punta, con terminaciones en forma de embudo al que, usualmente, queda adherido un fragmento de peridio. Columela pardo-oscuro, robusta, que alcanza la mitad de la esporoteca, ensanchada y densamente ramificada en la parte superior. Esporas negras en masa, pardo-violáceas oscuras con una zona clara en luz transmitida, de 16-18 µm de diám., con espínulas que ocasionalmente se unen en cortas crestas.

Comentarios – *Meriderma spinulosporum* se distingue por sus esporas pardo-violáceas oscuras, de 16-18 µm de diám., ornamentadas con espínulas que, en ocasiones, se unen en cortas crestas.

Las diferencias con otros integrantes el género *Meriderma* Mar. Mey. & Poulain ya han sido comentadas bajo sus respectivos epígrafes.

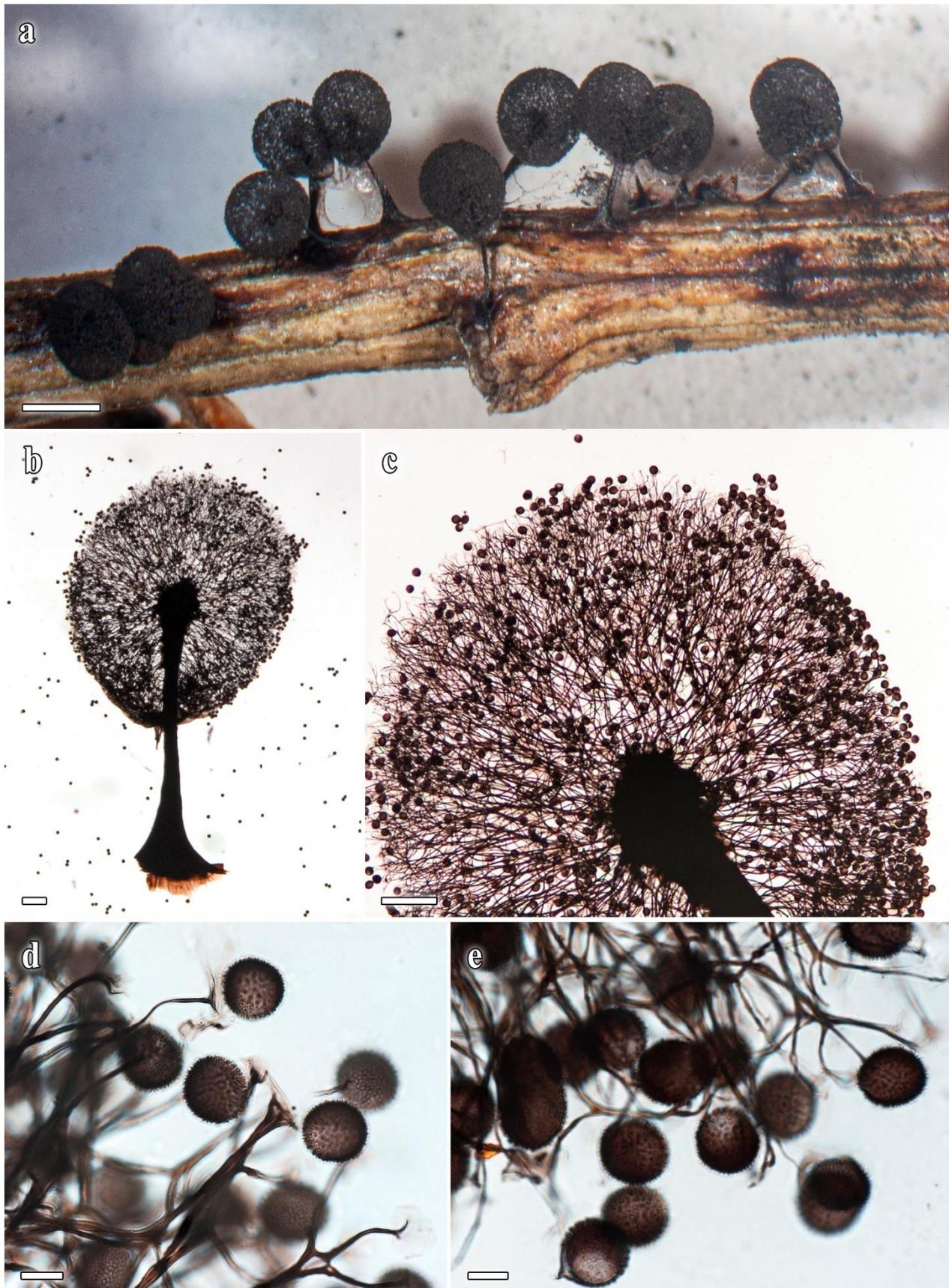


Ilustración 54. *Meriderma spinulosporum* var. *intermedium*, AH 50337, a. Esporangios a la lupa, b. Esporangio en luz transmitida, c. Detalle del ápice de la columela y del interior de la esporoteca, d-e. Esporas, filamentos del capilicio y sus ápices infundibuliformes, típicos del género.

Escalas: a = 1 mm, b-c = 100  $\mu$ m, d-e = 10  $\mu$ m.

***Physarum albescens* Ellis ex T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 2, 86 (1922)** *Ilustración 55*

- = *Leocarpus fulvus* T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 1, 82 (1899).
- = *Physarum fulvum* (T. Macbr.) G. Lister, in Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 2, 60 (1911).
- = *Physarum rubronodum* G.W. Martin, J. Wash. Acad. Sci. 38(7): 238 (1948).

MATERIAL ESTUDIADO: **ESPAÑA**, Granada, Sierra Nevada, sobre *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 19/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55659; ibidem, AH 55660; ibidem, AH 55661; ibidem, AH 55662; ibidem, AH 55663; ibidem, AH 55664; ibidem, AH 55665; ibidem, AH 55666; ibidem, AH 55667; Mojón del Trigo, 2760 m, sobre ramitas, 19/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55668; pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre acículas de *Pinus sylvestris*, 1/5/2018, leg. Paco Moreno, AH 50270; idem, sobre corteza de *Pinus sylvestris*, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50123; Barranco de San Juan, Monachil, 2560 m, N 37°5'21,34" O 3°22'54,55", sobre restos vegetales, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50238; Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre ramitas, 12/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50630; Guadalajara, Pico del Lobo, sobre *Cytisus* sp., 9/5/2015, leg. Jorge Hernanz, AH 50445; Huesca, pinar al lado del barranco de Remuñe, Llanos del Hospital, Benasque, 1700 m, N 42°40'44,57" E 0°36'0,15", sobre ramas, 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50090; Madrid, Puerto de Navacerrada, carretera de la Bola del Mundo, 2200 m, sobre pajitas, 9/3/2000, leg. Antonio Sánchez, AH 55735; idem, sobre tallos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/3/2000, leg. Antonio Sánchez, AH 26186; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55536; ibidem, AH 55550; ibidem, AH 55540; ibidem, AH 55588; idem, sobre restos de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55556; idem, sobre restos leñosos, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55560 junto a *Meriderma echinulatum*; idem, sobre restos *Cytisus oromediterraneus*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55539; idem, sobre ramitas de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55548; Puerto de Navacerrada BM, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50753; idem, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50765; idem, sobre tallos de *Cytisus* sp., 2/6/2010, leg. Gabriel Moreno & Antonio Sánchez, AH 48756; Valdesquí, sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55686; Cabeza de Hierro, sobre Tallito de *Cytisus* sp., 13/5/2013, leg. Antonio Sánchez, AH 55699; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, sobre tallos *Cytisus oromediterraneus*, 17/7/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55727; Bola del Mundo, 2230 m, N 40°47'06,24" O 3°59'06,67", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50343; ibidem, AH 50350; ibidem, AH 50352; entre Las Guarramillas y Ventisquero de la Condesa, 2250 m, N 40°47'11,37" O 3°58'36,03", sobre *Cytisus oromediterraneus*, 20/6/2018, leg. Juan Ramón Díaz Carlavilla, Ángela López Villalba, Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50283; ibidem, AH 50285; ibidem, AH 50287; ibidem, AH 50291; ibidem, AH 50295; ibidem, AH 50297; ibidem, AH 50300; ibidem, AH 50301; ibidem, AH 50302; ibidem, AH 50304; ibidem, AH 50305; ibidem, AH 50308; ibidem, AH 50309; ibidem, AH 50319; ibidem, AH 50320; ibidem, AH 50322; ibidem, AH 50326; idem, 27/6/2018, leg. Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50365; **FRANCIA**, Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, estación de esquí Gavarnie-Gèdre, PN Pirineos, 2016 m, N 42°43,18'12" O 0°2,48'30", sobre restos vegetales, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50685 junto a *Lamproderma piriforme*; idem, sobre pajitas, 9/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50695 junto a *Lamproderma ovoideum*; ibidem, AH 50713 junto a *Lamproderma ovoideum*; ibidem, AH 50693 junto a *Lamproderma* sp.; ibidem, AH 50699 junto a *Lepidoderma chailletii*; ibidem, AH 50708; **ITALIA**, Piamonte, Cuneo, sobre acículas, 30/4/2019, leg. Aimé Roy, AH 50599.

Esporangios o cortos plasmodiocarpas, sentados o sustentados por un fragmento elevado del hipotalo, que es común a toda la colonia, formando grandes grupos que en ocasiones se expanden ocultando el sustrato sobre el que se encuentran. Esporoteca globosa a obpiriforme, desde blanquecina hasta amarillenta, de 0,75-1,5 mm de diám. o 1,5-2 × 0,5-1 mm. Peridio doble formado por una membrana interna que puede ser hialina e iridiscente o gris opaca si está cubierta de carbonato cálcico, y por una costra externa de carbonato cálcico en la que pueden verse los abultamientos que calcan los nódulos internos del capilicio. Capilicio formado por filamentos de 1-5 µm de diám., rectos a ondulados, ramificados y anastomosados, en ocasiones con expansiones membranosas, desde pardos hasta hialinos, con o sin nódulos de carbonato cálcico, que suelen ser blanquecinos o amarillentos y angulosos. Esporas pardo-negruzcas en masa, pardo-

violáceas en luz transmitida, de 11-13,5  $\mu\text{m}$  de diám., con espínulas abundantes, repartidas de manera regular.

Comentarios – *Physarum albescens* puede ser reconocido a simple vista por sus esporocarpos creciendo en grandes grupos que cubren el sustrato en su totalidad, dándole un aspecto amarillento a blanco-grisáceo.

A pesar de la riqueza del género *Physarum* Pers., los representantes nivales son muy escasos, incluyendo únicamente 5 especies, de las cuales solo *Physarum albescens* cuenta con recolecciones en prácticamente todas las latitudes del hemisferio norte, así como en montañas de Australia (<https://discoverlife.org>). Es probable que esto se deba al elevado número de ribotipos de esta morfoespecie (Shchepin *et al.* 2022).



Ilustración 55. *Physarum albescens*, AH 50090 (a) y AH 50445 (b-c), a. Esporangios a la lupa, b. Filamentos del capilicio y esporas en luz transmitida, c. Esporas.  
Escala: a = 1 mm, b-c = 10  $\mu\text{m}$ .

***Physarum alpestre* Mitchel, S.W. Chapm. & M.L. Farr, Mycologia 78(1): 68 (1986)**

*Ilustración 56*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Hoya de la Mora, sobre rama de *Pinus sylvestris* o *P. uncinata*, 18/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55635; Huesca, Ibón de las Truchas, Jaca, sobre Piedra y ramita, 16/5/2014, *leg.* A. Lorenzo, AH 50460; Madrid, Puerto de Navafría, 1820 m, sobre restos de *Pinus sylvestris*, 23/3/1997, *leg.* Antonio Sánchez, AH 19205; ITALIA, Piamonte, Cuneo, cerca de la Cascata del Pisciai, 1860 m, N 44°17'31,96" E 7°02'20,44", sobre restos vegetales, 30/4/2019, *leg.* Giovanni Manavella & Ángela López Villalba, AH 50580; San Bernolfo, 1500 m, N 44°15'35,29" E 7°03'00,18", sobre planta brotando, 1/5/2019, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50561 junto a *Lamproderma echinosporum*.

Plasmodiocarpos que se pliegan sobre sí mismos, desde solitarios y de gran tamaño hasta pequeños y densamente agregados. Esporoteca desde blanco-amarillenta hasta anaranjada, de 1,5-20 × 1-5 mm. Peridio doble formado por una membrana interna que puede ser hialina e iridiscente o blanquecina a gris opaca si está cubierta de carbonato cálcico, en la que suelen calcarse los nódulos internos del capilicio; y por una costra externa de carbonato cálcico con los colores que varían desde blanco-amarillentos hasta anaranjados. Capilicio con tendencia badhamioide, en el que los filamentos son de muy cortos y hialinos hasta inexistentes, predominando en él los nódulos amarillentos y angulosos de carbonato cálcico globular de 1-2 µm de diám. Esporas negruzcas en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10,5-13 µm de diám., verrugosas.

Comentarios – *Physarum alpestre* puede distinguirse fácilmente del resto de representantes nivales del género por sus plasmodiocarpos notables y amarillo-anaranjados.

Esta especie podría confundirse con *Physarum alpinum* (Lister & G. Lister) G. Lister, que se diferencia por su tendencia esporangiada en lugar de plasmodiocárpica.

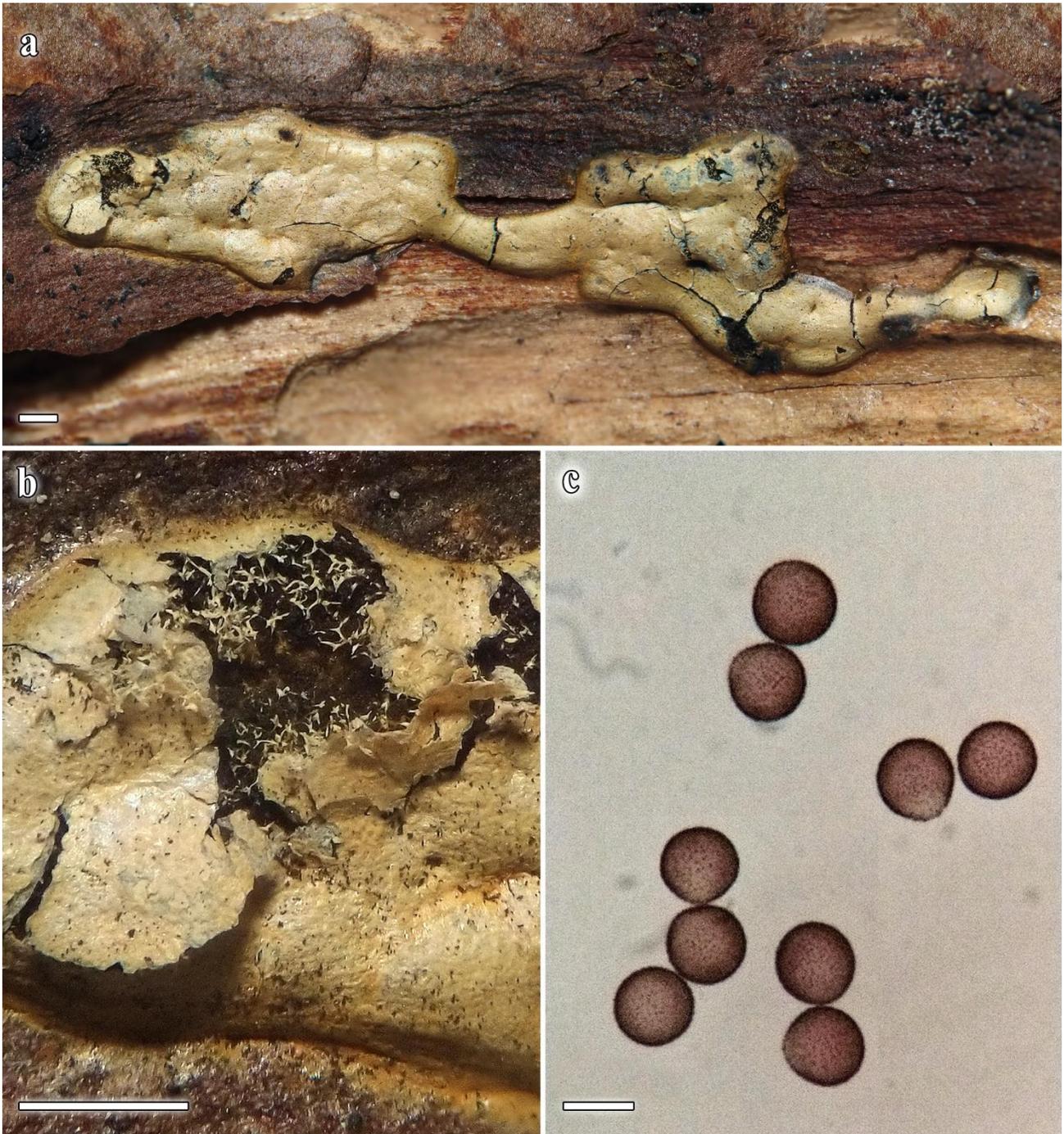


Ilustración 56. *Physarum alpestre*, AH 19205, a. Plasmodiocarpo a la lupa, b. Detalle del peridio doble y del capilicio badhamioide, c. Esporas en luz transmitida.  
Escala: a-b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m.

***Physarum alpinum* (Lister & G. Lister) G. Lister, J. Bot. 48: 73 (1910)**

*Ilustración 57*

- ≡ *Physarum virescens* var. *alpinum* Lister & G. Lister, J. Bot. 46: 216 (1908)
- = *Physarum alpinum* f. *badhamioides* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 50: 6 (1914)
- = *Physarum alpinum* f. *albescens* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 303 (1931)
- = *Physarum alpinum* var. *pallidosporeum* Illana & G. Moreno, in Illana, Moreno & Heykoop, Mycotaxon 45: 245 (1992)

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Hoya de la Mora, sobre rama de *Pinus* sp., 18/6/2013, leg. Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55636; pinar carretera A-395, Monachil, 2140 m, N 37°06'36,47" O 3°25'08,86", sobre restos vegetales en pinar de *Pinus sylvestris*, 3/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50112; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre corteza ramita de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55595.

Esporangios sentados, raramente formando cortos plasmodiocarpos como resultado de la unión de dos esporangios, densamente agrupados en colonias que van desde la veintena hasta centenares de individuos. Esporoteca de blanco-amarillenta o grisácea hasta anaranjada, de 0,5-1,25 mm de diám. o de hasta 2 × 1 mm. Peridio doble formado por una membrana interna que puede ser hialina e iridiscente o gris opaca si está cubierta de carbonato cálcico, y por una costra externa de carbonato cálcico con los colores descritos previamente, en la que se calcan los nódulos internos del capilicio. Capilicio con tendencia badhamioide, en el que predominan nódulos amarillentos o cremosos y angulosos de carbonato cálcico globular, además de filamentos hialinos que los unen. Esporas pardas en masa y en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10,5-12 µm de diám., con verrugas a cortas espínulas, gruesas.

Comentarios – *Physarum alpinum* se caracteriza por sus esporocarpos anaranjados, esporangiados, que crea colonias densamente agregadas.

La especie con la que es más fácil de confundir es *Physarum alpestre* Mitchel, S.W. Chapm. & M.L. Farr, pudiendo encontrar las diferencias entre ambas especies bajo su respectivo epígrafe.



Ilustración 57. *Physarum alpinum*, AH 50112, a. Esporangios y cortos plasmodiocarpos a la lupa, b. Detalle del peridio doble y del capilicio badhamioide, c. Esporas en luz transmitida.  
Escala: a-b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m.

***Physarum nivale* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011)**

*Ilustración 58*

≡ *Badhamia panicea* var. *nivalis* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 56: 66 (1925).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, entrada parque (bar), sobre ramita, 20/6/2013, *leg.* Antonio Sánchez, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 55669; Barranco de San Juan, Monachil, 2560 m, N 37°5'21,34" O 3°22'54,55", sobre restos vegetales, 4/6/2018, *leg.* Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50135; Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre ramitas, 12/6/2019, *leg.* Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50613; ibidem, AH 50614; Huesca, Ibón de los Asnos, Panticosa, sobre ramitas, 16/6/2013, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50439; Benasque, 1550 m, N 42°39'59,24" E 0°35'0,56", sobre restos vegetales, 21/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50077; Madrid, carretera Puerto de Navacerrada a la Bola del Mundo, 2240 m, N 40°47'06,45" O 3°59'20,33", sobre restos de Urtica, 27/6/2018, *leg.* Marcos Lizárraga, Antonio Sánchez, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50395.

Esporangios sentados, ocasionalmente formando cortos plasmodiocarpos como resultado de la unión de dos esporangios, densamente agrupados. Esporoteca globosa, blanca a grisácea, de 0,5-1,25 mm de diám. o de hasta 2 × 1 mm. Peridio doble formado por una membrana interna que puede ser hialina e iridiscente o gris opaca si está cubierta de carbonato cálcico, y por una costra externa de carbonato cálcico blanco en la que se calcan tanto los nódulos internos del capilicio como los filamentos que los unen y que en ocasiones adopta cierto brillo. Capilicio con tendencia badhamioide, formado por gruesos nódulos de carbonato cálcico blanquecino, de hasta 0,2 mm, unidos por filamentos hialinos muy cortos. Esporas negruzcas en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 10,5-13 µm de diám., verrugosas.

Comentarios – *Physarum nivale* se caracteriza por sus esporangios blancos a blanco-grisáceos claros con gruesos nódulos en el capilicio, el cual suele tener tendencia badhamioide.

La especie con la que se confunde más a menudo es *Physarum vernum* Sommerf., que se diferencia por la tendencia plasmodiocárpica de sus esporocarpos y su fino capilicio también badhamioide.

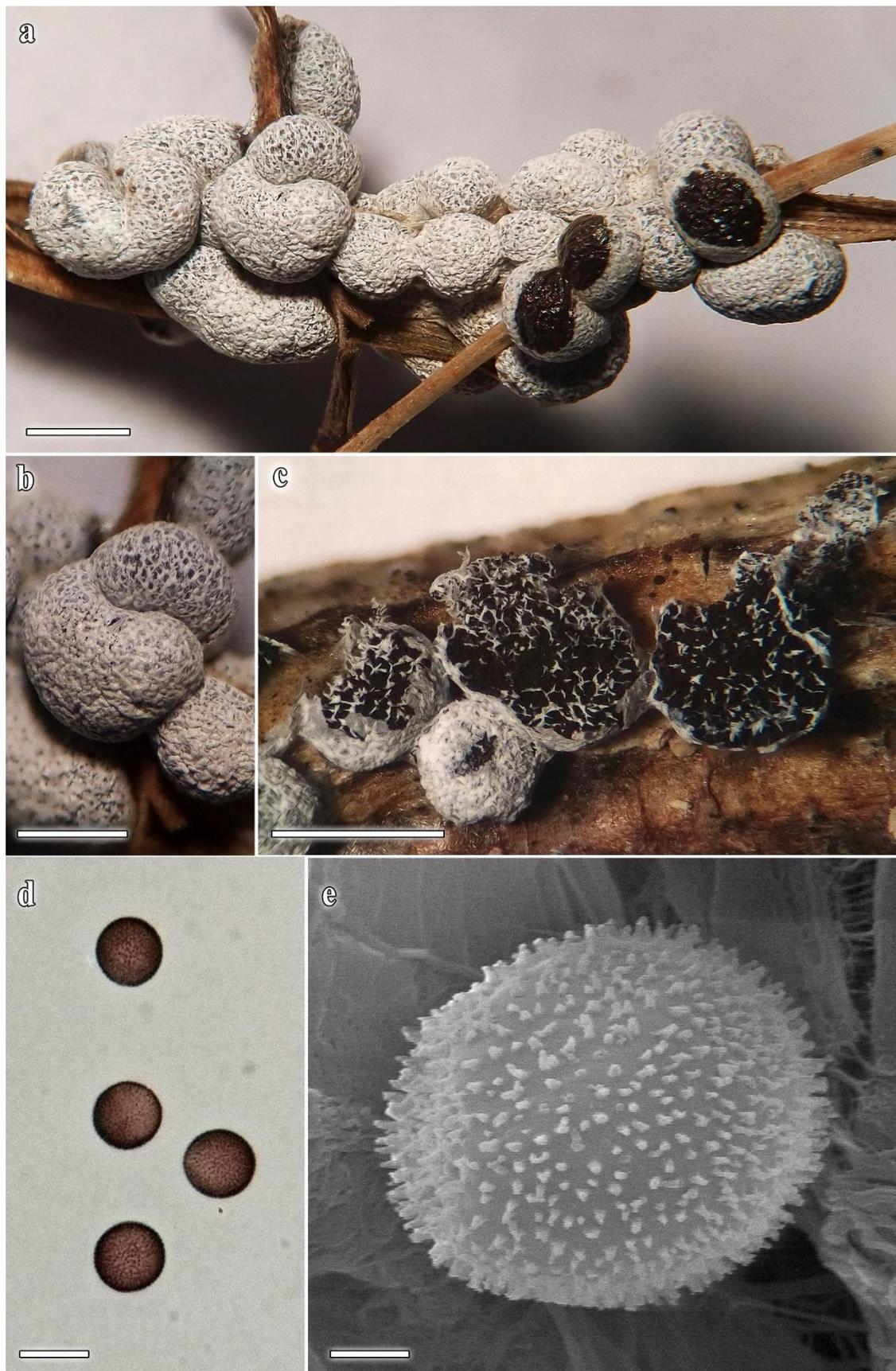


Ilustración 58. *Physarum nivale*, AH 50077 (a-b, d) y AH 50395 (c, e), a. Esporangios y cortos plasmodiocarpos a la lupa, b. Detalle del peridio, c. Detalle del capillio badhamioide, d. Esporas en luz transmitida, e. Espora al MEB. Escalas: a-c = 1 mm, d = 10  $\mu$ m, e = 2  $\mu$ m.

***Physarum vernum* Sommerf., in Fries, Syst. mycol. 3(1): 146 (1829)**

Ilustración 59

- ≡ *Badhamia verna* (Sommerf.) Rostaf., Sluzowce monogr. 145 (1874).
- = *Physarum vernum* f. *badhamioides* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 50: 5 (1914).
- = *Physarum vernum* var. *iridescens* G. Lister, in Lister, Guide Brit. Mycetozoa, ed. 4, 25 (1919).
- = *Physarum styriacum* Gottsb., Nova Hedwigia 12: 245 (1966).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Granada, Sierra Nevada, Hoya de San Juan, 2770 m, N 37°04'36,51" O 3°22'25,33", sobre ramitas, 12/6/2019, leg. Paco Moreno, Miguel Guzmán, Ángela López Villalba, Oleg Shchepin & Elizaveta Shchepina, AH 50634; Guadalajara, Puerto de la Quesera, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 5/4/2003, leg. Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48775 junto a *Didymium dubium*; ibidem, AH 48777; ibidem, AH 48779; ibidem, AH 48780; idem, sobre *Pinus sylvestris*, 5/4/2003, leg. Miguel Oltra, Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 48776; ibidem, AH 48778 ibidem, AH 48781; ibidem, AH 48782; Pico del Lobo, sobre caña y ramitas, 9/5/2015, leg. Jorge Hernanz, AH 50444; Huesca, pista a Ibón de los Asnos, Hoz de Jaca, sobre restos herbáceos, 16/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50467; Benasque, 1550 m, N 42°39'59,24" E 0°35'0,56", sobre restos vegetales, 21/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50080; Madrid, Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre restos de *Cytisus oromediterraneus*, 1/5/2014, leg. Antonio Sánchez, AH 50807; Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre restos vegetales, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50818 junto a *Diderma meyeriae*; idem, sobre pajitas y restos de *Senecio pyrenaicus*, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55518; idem, sobre pajitas, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55526; ibidem, AH 50832 junto a *Diderma meyeriae*; **FRANCIA**, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre restos helecho y herbáceas, 17/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 48822; Rognaix, 1135 m, N 45°34'38,36" E 6°25'58,01", sobre restos vegetales, 19/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50074; Occitania, Altos Pirineos, Gavarnie-Gèdre, Circo de Gavarnie, PN Pirineos, 1870 m, N 42°42,25'07" O 0°0,38'38,83", sobre tallitos y hojas de gramínea, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50703 junto a *Diderma europaeum*; idem, sobre ramitas y hoja de *Betula pendula*, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50696; idem, sobre tallitos, 10/5/2017, leg. Antonio Sánchez & Aurelio Castillo, AH 50725; **ITALIA**, Piamonte, Cuneo, cerca de Pietraporzio, 1450 m, N 44°19'45,61" E 7°01'32,30", sobre restos vegetales, 1/5/2019, leg. Ángela López Villalba, AH 50585; Pratolungo-Roviera, 1570 m, N 44°14'26,05" E 7°10'31,55", sobre restos vegetales, 2/5/2019, leg. Giovanni Manavella & Ángela López Villalba, AH 50590.

Plasmodiocarpos elongados, sinuosos, en ocasiones doblados sobre sí mismos, agrupados densamente en grupos numerosos. Esporoteca desde blanca hasta grisácea, de 2-10 × 0,5-2,5 mm. Peridio doble formado por una membrana interna normalmente grisácea y opaca por estar cubierta de carbonato cálcico y, en raras ocasiones, hialina e iridiscente; y por una costra externa de carbonato cálcico blanco que parece lisa a simple vista, pero a la lupa pueden apreciarse pequeños abultamientos que calcan los nódulos internos del capilicio. Pseudocolumela presente ocasionalmente como resultado de la fusión de los nódulos del capilicio, alargada y blanquecina. Capilicio con tendencia badhamioide, muy fino, formado por nódulos de carbonato cálcico blanquecino, de hasta 0,07 mm, unidos por filamentos cortos y hialinos. Esporas negruzcas en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 11-13(-14) µm de diám., verrugosas y con grupos de verrugas más patentes.

Comentarios – *Physarum vernum* se caracteriza por sus plasmodiocarpos blanquecinos con un fino capilicio de apariencia badhamioide.

Las diferencias con *Physarum nivale* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, la especie morfológicamente más parecida, se han comentado bajo el epígrafe de dicha especie. Por otro lado, *Physarum vernum* posee una variedad microspórica, *P. vernum* var. *parvisporum* (H. Singer, G. Moreno & Illana) Oltra & H. Singer, que se diferencia, únicamente, por sus esporas de pequeño tamaño (9-11 µm de diám.).

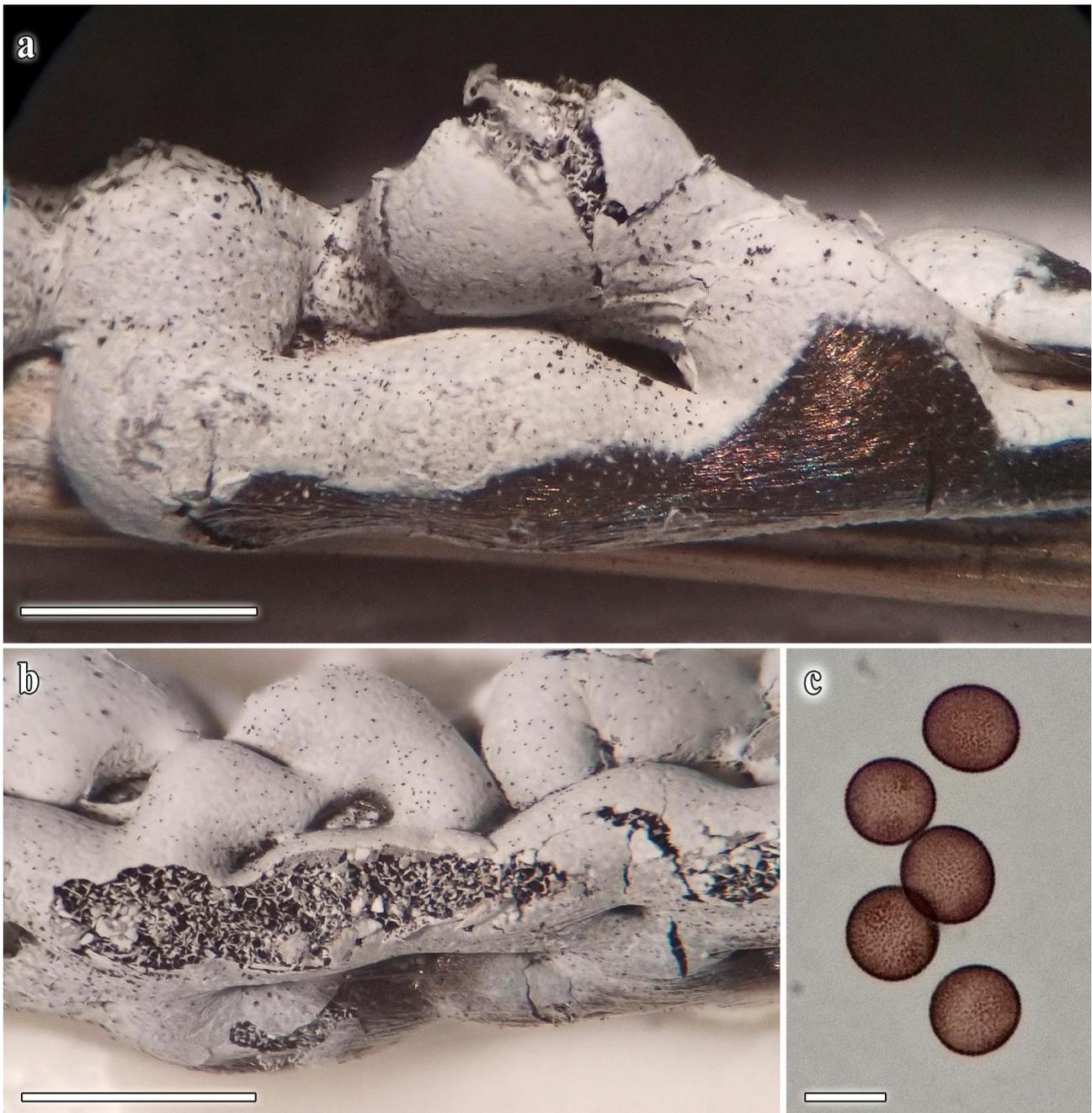


Ilustración 59. *Physarum verum*, AH 50467 (b-c) y AH 55518 (a), a. Detalle del peridio doble de un plasmodiocarpo a la lupa, b. Formas sinuosas de un plasmodiocarpo y detalle del capilicio badhamioide, c. Esporas en luz transmitida.

Escalas: a-b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m.

***Physarum vernum* var. *parvisporum* (H. Singer, G. Moreno & Illana) Oltra & H. Singer, Butll. Soc. Micol. Valenciana 16: 61 (2012) *Ilustración 60***

= *Physarum vernum* f. *parvisporum* H. Singer, G. Moreno & Illana, Oesterr. Z. Pilzk. 13: 88 (2004).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Huesca, Humedal Portalet, Sallent de Gállego, sobre restos vegetales, 19/4/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50456; ibidem, AH 50504; Circo de Iserías, Canfranc, sobre hoja, 17/5/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50491; Puerto de Portalet, Sallent de Gállego, sobre restos herbáceos, 31/5/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50475; estación invernal de Astún, Jaca, sobre roca, 1/6/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50483; Ibón de los Asnos, Panticosa, sobre pajitas, 7/6/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50464; estación invernal de Astún, Jaca, sobre restos herbáceos, 8/6/2014, *leg.* Jorge Hernanz, AH 50488; Benasque, 1550 m, N 42°39'59,24" E 0°35'0,56", sobre restos vegetales, 21/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50076; Llanos del Hospital, Benasque, 1700 m, N 42°40'56,87" E 0°36'14,87", sobre acículas de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 21/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50082; idem, sobre pajitas y acículas de *Pinus* sp., 21/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50084; idem, sobre restos vegetales, 21/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 50086 ibidem, AH 50088; FRANCIA, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, La Bâthie, Lachat, 1370 m, N 45°37'47,97" E 6°28'38,57", sobre restos herbáceos, 17/4/2018, *leg.* Ángela López Villalba, AH 48829.

Plasmodiocarpos elongados, sinuosos, en ocasiones doblados sobre sí mismos, agrupados densamente en grupos numerosos. Esporoteca desde blanca hasta grisácea, de 2-10 × 0,5-2,5 mm. Peridio doble formado por una membrana interna normalmente grisácea y opaca por estar cubierta de carbonato cálcico y, en raras ocasiones, hialina e iridiscente; y por una costra externa de carbonato cálcico blanco que parece lisa a simple vista, pero a la lupa pueden apreciarse pequeños abultamientos que calcan los nódulos internos del capilicio. Pseudocolumela presente ocasionalmente como resultado de la fusión de los nódulos del capilicio, alargada y blanquecina. Capilicio con tendencia badhamioide, muy fino, formado por nódulos de carbonato cálcico blanquecino, de hasta 0,07 mm, unidos por filamentos cortos y hialinos. Esporas negruzcas en masa, pardas en luz transmitida, globosas a subglobosas, de 9-11 µm de diám., verrugosas y con grupos de verrugas más patentes.

Comentarios – *Physarum vernum* var. *parvisporum* se caracteriza por sus plasmodiocarpos blanquecinos, de gran tamaño y agrupados densamente, además de por sus pequeñas esporas de 9-11 µm de diám.

Las diferencias con la variedad tipo y otras especies cercanas se han comentado bajo el epígrafe de *Physarum vernum* Sommerf.

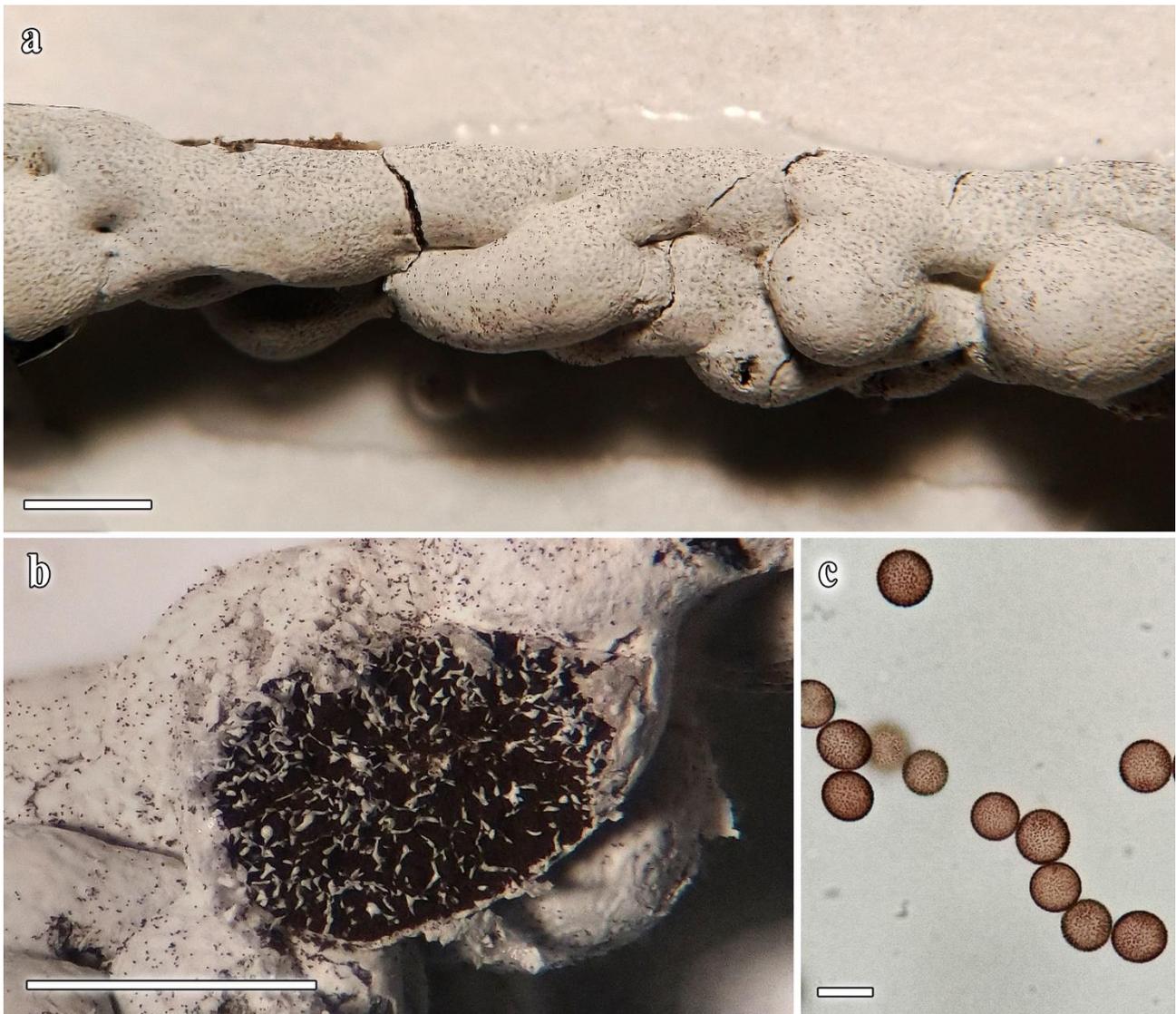


Ilustración 60. *Physarum vernum* var. *parvisporum*, AH 50475, a. Plasmodiocarpo a la lupa, b. Detalle del peridio doble y del capilicio badhamioide, c. Esporas en luz transmitida.  
Escala: a-b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m.

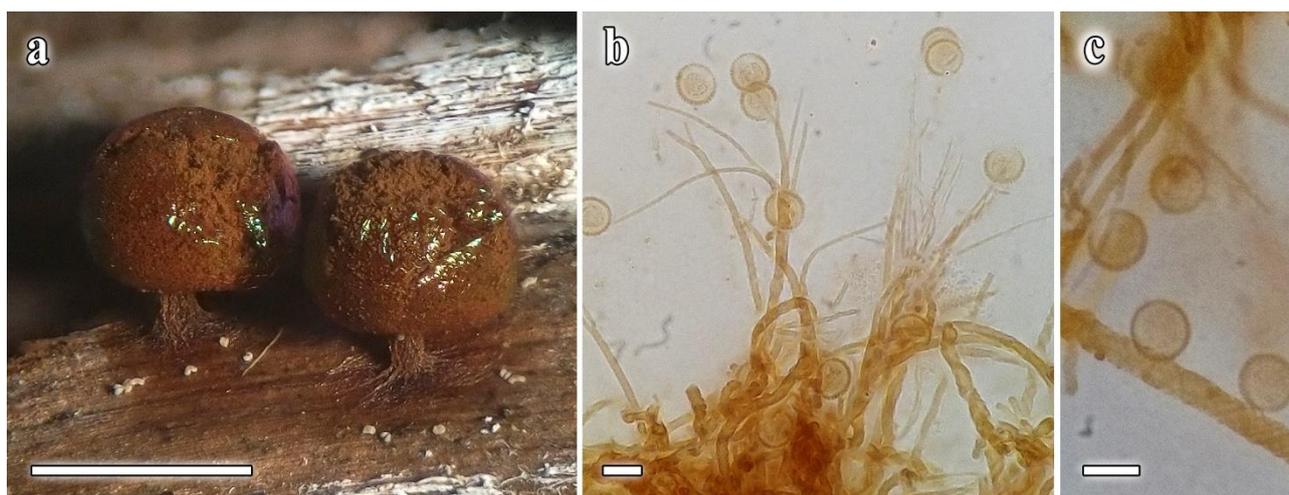
***Prototrichia schroeteri* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 53: 462 (1921)***Ilustración 61*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Navacerrada VC, 2050 m, sobre madera industrial, 10/5/2000, leg. Antonio Sánchez, AH 37790; Puerto de Navacerrada, 1975 m, sobre raíz de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 18/5/2000, leg. Antonio Sánchez, AH 25848 junto a *Comatricha nigricapillitia*; Puerto de Navacerrada BM, sobre madera de *Pinus* o manufacturada, 9/7/2009, leg. Antonio Sánchez, David W. Mitchell, Aurelio Castillo & Gabriel Moreno, AH 50763; Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 21/7/2018, leg. Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50530 ibidem, AH 50523 junto a *Enerthenema melanospermum*; Segovia, Puerto de Cotos, Navacerrada, sobre madera, 16/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 50815 junto a *Licea* sp; ibidem, AH 55514.

Esporangios estipitados, en grupos numerosos pero dispersos, de 0,75-1,5 mm de altura. Esporoteca pardo-anaranjada, globosa o subglobosa hasta lenticular, debido a que la base puede deprimirse en la unión con el pie, de 0,5-1,25 mm de diám. Peridio simple, membranoso, anaranjado, hialino e iridiscente. Pie estriado, parduzco a pardo-anaranjado, de 0,2-0,5 mm de altura. Capilicio formado por eláteres de 2-3  $\mu\text{m}$  de diám., enrollados entre sí, normalmente de dos en dos, ornamentados con una espiral apretada, con las terminaciones en forma de penacho, lisas y en ocasiones ramificadas. Esporas anaranjadas en masa, amarillo-hialinas en luz transmitida, globosas a subglobosas, en ocasiones ovoides, de 8,5-11  $\mu\text{m}$  de diám. o 10-11,5  $\times$  8-9  $\mu\text{m}$ , densamente espinosas.

Comentarios – *Prototrichia schroeteri* se caracteriza por sus esporocarpos globosos de tonos anaranjados a cobrizos con iridiscencias verdosas, además de por sus eláteres con terminaciones en penacho y las esporas espinosas.

Algunos autores no reconocen la independencia de *Prototrichia schroeteri* y la sinonimizan con *Prototrichia metallica* (Berk.) Masee. En la presente tesis se consideran especies distintas, siguiéndose el criterio de Meylan (1920), que puntúa que *P. schroeteri* es una especie estipitada de hábitat nival. También hay autores como Poulain, Meyer y Bozonnet (2011) que, aunque las definen como especies independientes, no consideran que ninguna de las dos sea nival.



*Ilustración 61. Prototrichia schroeteri*, AH 50815, a. Esporangios a la lupa, b. Esporas y eláteres en luz transmitida, con las terminaciones en forma de penacho, c. Esporas y detalle de la espiral de un eláter.

Escalas: a = 1 mm, b-c = 10  $\mu\text{m}$ .

***Trichia alpina* (R.E. Fr.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 53: 460 (1921)**

Ilustración 62

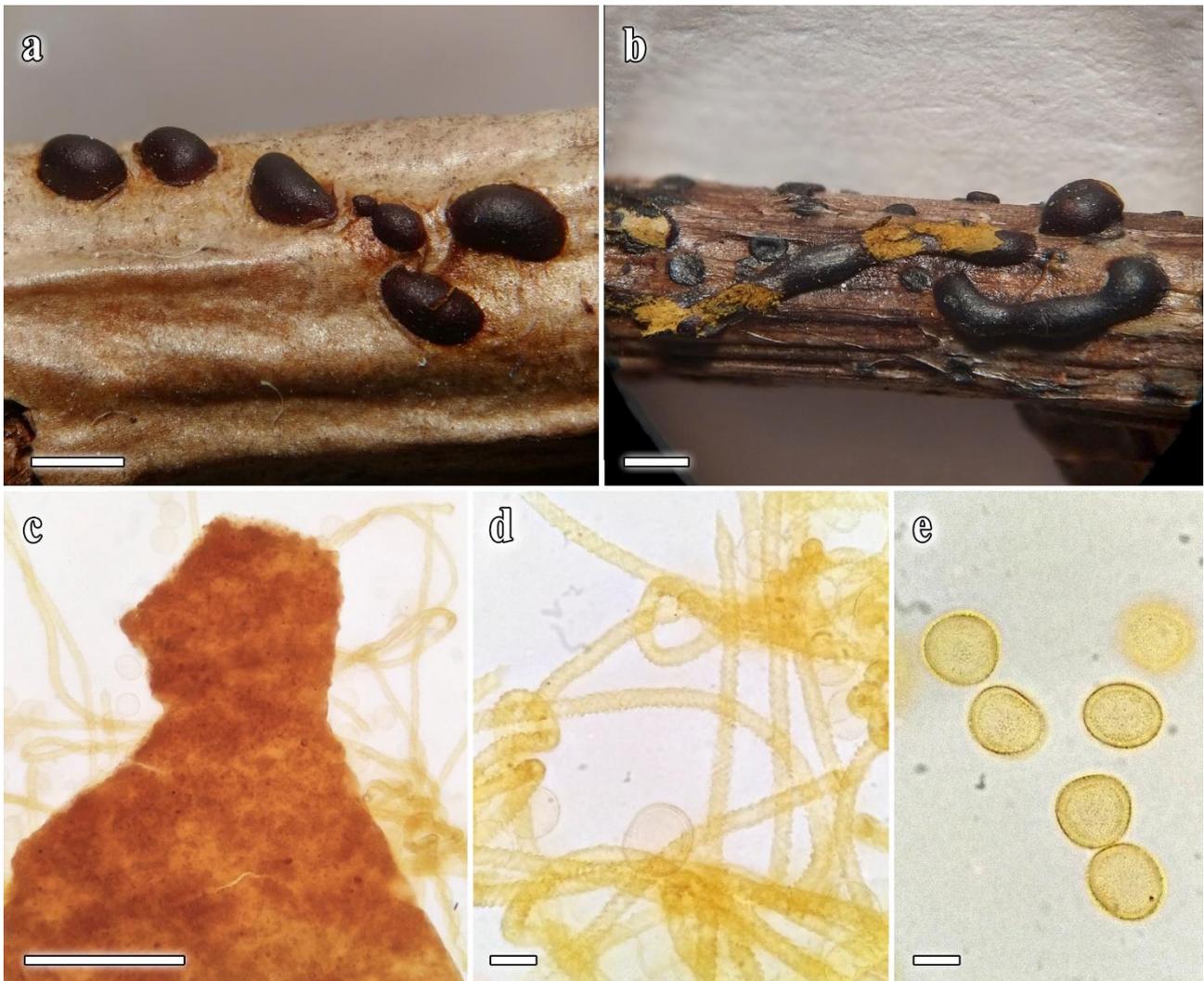
≡ *Trichia contorta* var. *alpina* R.E. Fr., Ark. Bot. 6(7): 5 (1906).= *Trichia cascadenis* H.C. Gilbert, in Peck & Gilbert, Amer. J. Bot. 19(2): 145 (1932).

MATERIAL ESTUDIADO: **ESPAÑA**, Granada, Sierra Nevada, Jardín Botánico del Albergue, 2485 m, N 37°05'45,1" O 3°23'16,3", sobre cardo, 4/6/2018, leg. Paco Moreno & Ángela López Villalba, AH 50254; Madrid, Puerto de Navacerrada, 1975 m, sobre Tallo de *Gentiana lutea*, 14/5/2006, leg. Antonio Sánchez, AH 44163; Puerto de Navacerrada VC, 2100 m, sobre Tallo de *Senecio pyrenaicus*, 21/6/2009, leg. Antonio Sánchez, AH 44161; Segovia, Puerto de Navacerrada, 2050 m, sobre tallos de *Senecio pyrenaicus*, 30/5/2007, leg. Antonio Sánchez, AH 44162; idem, 2150 m, sobre tallos de *Senecio pyrenaicus*, 7/6/2007, leg. Antonio Sánchez, AH 44164 junto a *Lepidoderma carestianum*; **FRANCIA**, Auvernia-Ródano-Alpes, Saboya, Esserts-Blay, 1100 m, sobre ramitas de *Sorbus aria*, 9/5/1997, leg. Harald Singer, AH 27183; ibidem, AH 27193; ibidem, AH 27203; Coll de la Madelaine, 2000 m, sobre ramitas, 2/6/2000, leg. Harald Singer, AH 27325; Les Arcs, sobre ramitas, 2/6/2000, leg. Harald Singer, AH 27324; Coll de la Madelaine, 1800 m, sobre ramita de *Alnus viridis*, 3/6/2000, leg. Harald Singer, AH 27278; La Léchère, Grand Nâves, 1400 m, N 45°33'28,60" E 6°31'17,58", sobre restos leñosos, 18/4/2018, leg. Ángela López Villalba, AH 50060.

Plasmodiocarpos, aislados a creando grupos dispersos, de 0,75-4 × 0,5-1 mm. Peridio doble formado por una membrana interna hialina-amarillenta que se encuentra íntimamente unida a la cubierta exterior, la cual está endurecida, tiene sustancias de desecho, y adopta colores pardo-rojizos a negruzcos. Capilicio formado por eláteres de 4,5-7(-9) µm de diám., amarillos, con una espiral apretada y lisa, que en ocasiones sobresale del margen del eláter, dándole un aspecto espinoso, no ramificados, con terminaciones libres abundantes que adoptan forma de gota, de 7-14 µm de longitud (midiéndose el área sin espiral), cuya punta en ocasiones es un apéndice alargado. Esporas amarillas en masa, amarillo-hialinas en luz transmitida, usualmente oval-irregulares, en ocasiones subglobosas, de 13-18(-20) × 13-16 µm, espinosas.

Comentarios – *Trichia alpina*, a pesar de ser una especie raramente recolectada, es muy característica, diferenciándose por sus plasmodiocarpos pequeños y oscuros que, cuando rompen, dejan al descubierto el llamativo amarillo de los eláteres y las esporas.

El hecho de que se haya recolectado tan poco puede ser debido a sus fructificaciones inconspicuas y oscuras, que dificultan su avistamiento al confundirse con el sustrato u otros organismos que crecen sobre el mismo hábitat.



*Ilustración 62. Trichia alpina, AH 27183 (a, c-d) y AH 44161 (b, e), a. Esporangios y plasmodiocarpos cortos a la lupa, b. Esporangio y plasmodiocarpos, algunos de ellos mostrando el interior amarillo de la esporoteca, c. Peridio doble mostrando las sustancias de desecho acumuladas en él en luz transmitida, d. Eláteres junto a una terminación libre y esporas, e. Esporas.*

*Escalas: a-b = 1 mm, c = 100  $\mu$ m, d-e = 10  $\mu$ m.*

***Trichia contorta* f. *nivicola* Kuhnt, Ber. Bayer. Bot. Ges. 89: 213 (2019)**

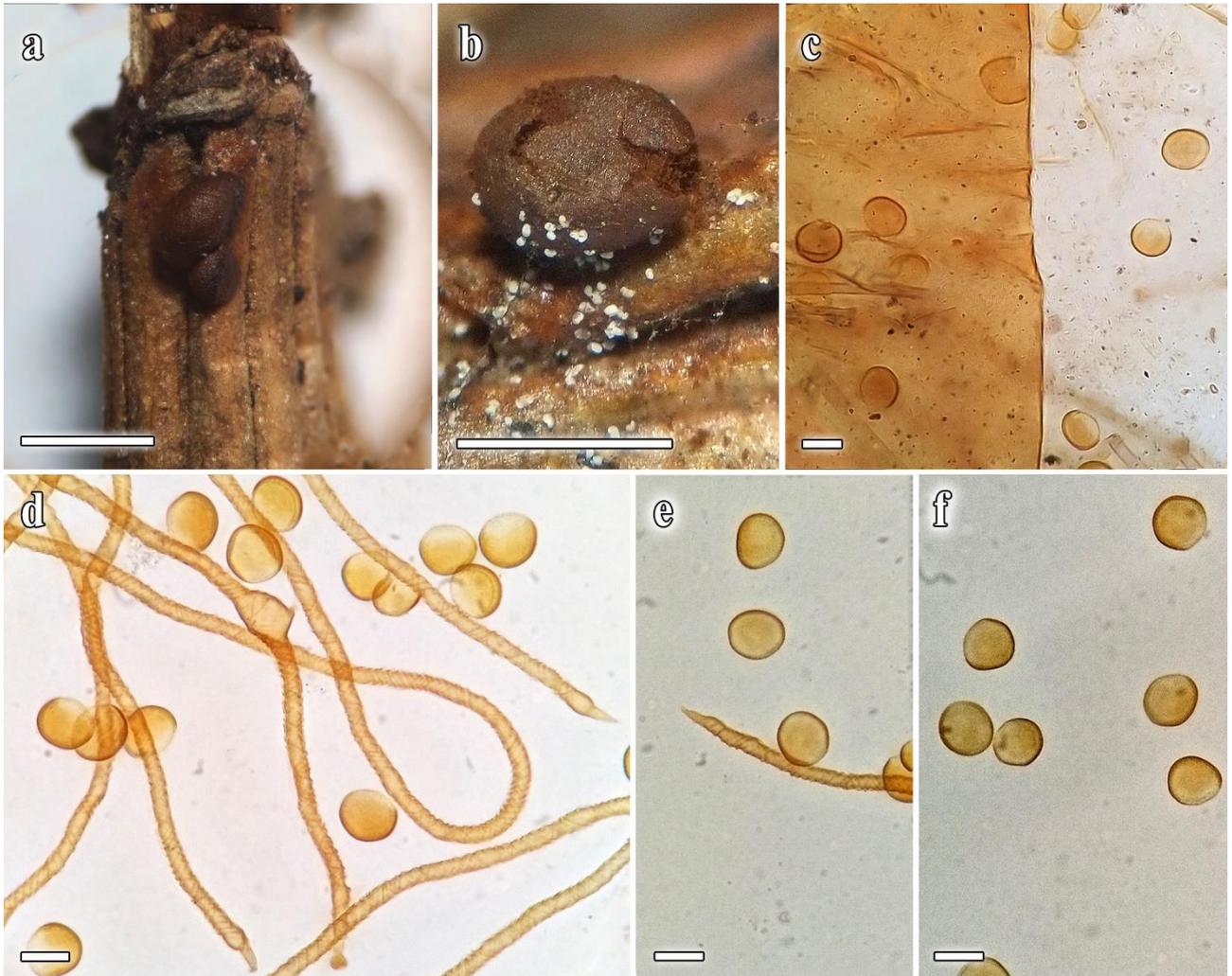
## Ilustración 63

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Ventisquero de la Condesa-Bola del Mundo, 2000 m, sobre *Cytisus oromediterraneus*, 21/7/2018, leg. Antonio Sánchez, Miguel Guzmán, Gabriel Moreno & Ángela López Villalba, AH 50524 junto a *Meriderma spinulosporum* f. *intermedium*; ibidem, AH 50543; ITALIA, Piamonte, Cuneo, cerca de la Cascata del Pisciai, 1860 m, N 44°17'31,96" E 7°02'20,44", sobre restos vegetales, 30/4/2019, leg. Giovanni Manavella & Ángela López Villalba, AH 50589.

Esporangios sentados, ocasionalmente cortos plasmodiocarpos, de aislados a agrupados, de 6,5-8,5 mm de diám. o de hasta 10 × 6 mm, pardo-oscuros a pardo-cobrizos. Peridio simple, membranoso, pardo-anaranjado hialino con pocas sustancias de desecho en luz transmitida. Capilicio formado por eláteres pardo-anaranjados de 3,5-5 µm de diám., raramente ramificados, ornamentados con una espiral apretada, en ocasiones con zonas engrosadas, alargadas, de 7-7,5 × 6-7 µm, y con numerosas terminaciones libres, elongadas, de 7,5-9 µm de longitud (midiéndose el área sin espiral). Esporas pardo-anaranjadas a pardo-anaranjadas en masa, y pardo-amarillentas con una zona clara en luz transmitida, usualmente oval-irregulares, en ocasiones subglobosas, de 11-14,5 × 10-12 µm de diám., densa e imperceptiblemente verrugosas.

Comentarios – *Trichia contorta* f. *nivicola* se caracteriza por sus plasmodiocarpos pardo-anaranjados y con esporas que tienden a ser más pequeñas (alcanzando los 14,5 µm) que las del resto de representantes nivales del género *Trichia* Haller.

Esta variedad ha sido ascendida a especie recientemente (Kuhnt 2019) pero, en la presente tesis, las diferencias morfológicas entre *Trichia contorta* (Ditmar) Rostaf. y *Trichia contorta* f. *nivicola* no se consideran suficientes para considerarse especies independientes. Simplemente se diferencian por su aparición nival o no nival, pudiendo incluso tratarse de una especie criófila en vez de verdaderamente nival. Por el momento, esta separación tampoco se ha visto respaldada por la biología molecular.



*Ilustración 63. Trichia contorta f. nivicola, AH 50543, a. Esporangio y plasmodiocarpo corto a la lupa, b. Detalle de un esporangio, c. Peridio simple, prácticamente sin partículas de desecho en luz transmitida, d. Eláteres, uno de ellos con un ensanchamiento, terminaciones libres y esporas, e. Terminación de un eláter y esporas, f. Esporas. Escalas: a-b = 1 mm, c-f = 10  $\mu$ m.*

***Trichia sordida* Johannesen, Mycotaxon 20(1): 81 (1984)** *Ilustración 64*= *Trichia contorta* var. *engadinesis* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 53: 460 (1921).= *Trichia bicolor* S.L. Stephenson & M.L. Farr, Mycologia 82(4): 513 (1990).

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Huesca, Candanchú, Aísa, sobre pajitas, 4/5/2014, leg. Jorge Hernanz, AH 50446; Madrid, Puerto de Navacerrada TB, 1925 m, sobre tallos de *Gentiana lutea*, 30/5/2007, leg. Antonio Sánchez, AH 44168; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre restos leñosos, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55620 junto a *Meriderma* sp.; Valdesquí, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55670.

Esporangios sentados a cortos plasmodiocarpos, normalmente creciendo en grupos congestos y abundantes. Esporoteca con aspecto externo moteado, con un color de fondo pardo-claro, que puede variar hasta el oliváceo o dorado, salpicado por manchas irregulares pardo-oscuras, de 0,75-1,5 mm de diám. o 1,5-2,5 × 0,5-1,25 mm. Peridio simple, pardo-anaranjado en luz transmitida, con abundantes sustancias de desecho en el tercio inferior y prácticamente libre de ellos en la parte superior. Capilicio formado por eláteres pardo-anaranjados, de 3,5-4,5 µm de diám., ocasionalmente bifurcados en la periferia, lisos, con una espiral apretada, terminaciones escasas, formadas por una punta redondeada a la que sigue un apéndice alargado, puntiagudo, de 10-15 µm de longitud, en el que se mantiene la espiral. Esporas anaranjadas en masa, amarillentas en luz transmitida, subglobosas a ovales, de 10-13 µm de diám. o 14-16 × 9,5-11,5 µm, con espínulas muy finas y densas.

Comentarios – *Trichia sordida* se caracteriza por las colonias numerosas que crea sobre el sustrato, su peridio moteado y sus eláteres lisos con escasas terminaciones libres.

*Trichia sordida* es fácilmente confundida con su variedad *Trichia sordida* var. *sordidoides* Illana & G. Moreno. La única diferencia se encuentra en los eláteres, ya que los de *T. sordida* var. *sordidoides*, en lugar de ser lisos, poseen apéndices alargados (de hasta 20 µm de longitud) a lo largo de los filamentos.

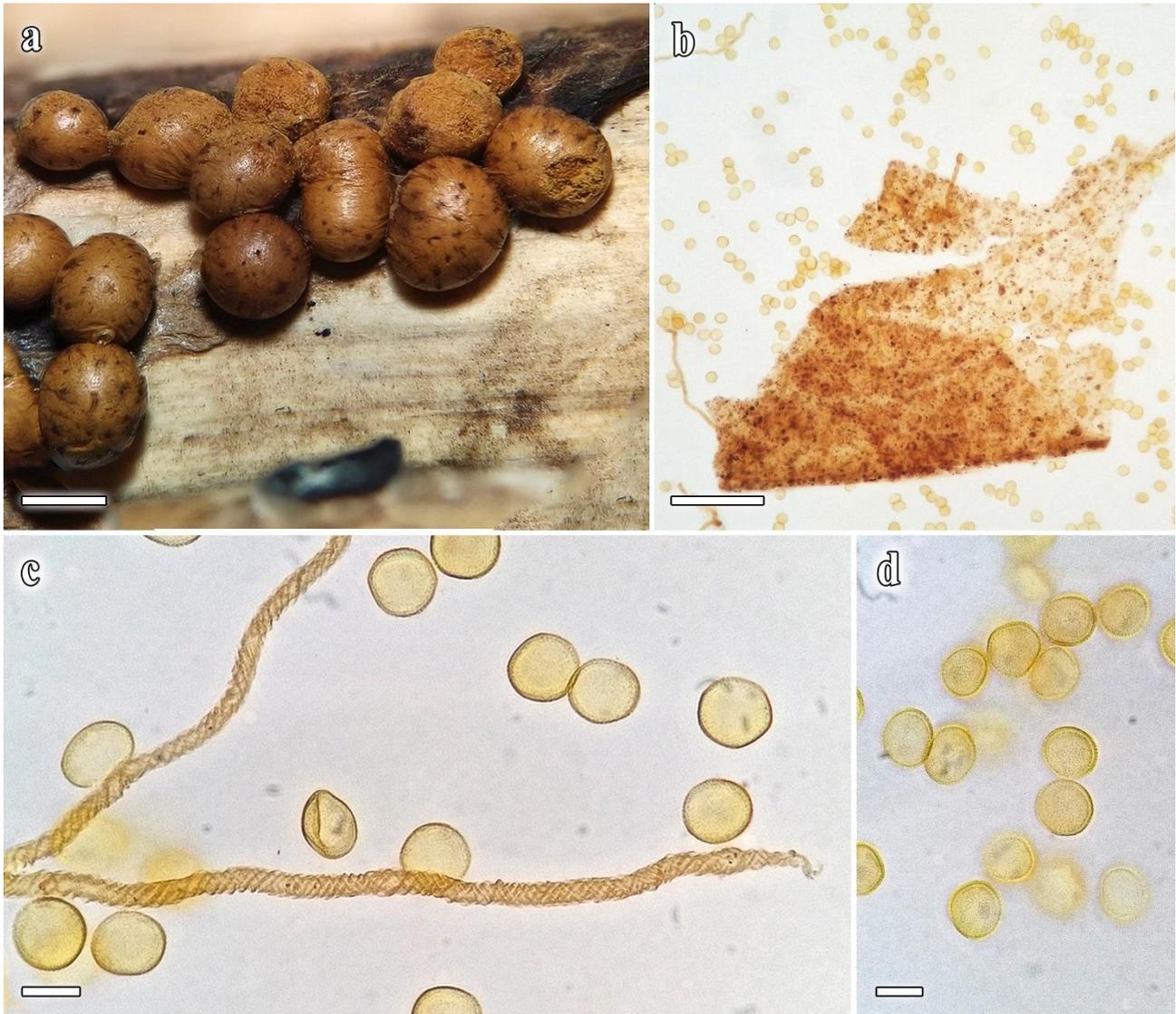


Ilustración 64. *Trichia sordida*, AH 44168, a. Esporangios y plasmodiocarpos cortos a la lupa, b. Peridio con partículas de desecho, eláteres y esporas en luz transmitida, c. Detalle de los eláteres, terminación libre y esporas, d. Esporas. Escalas: a = 1 mm, b = 100  $\mu$ m, c-d = 10  $\mu$ m.

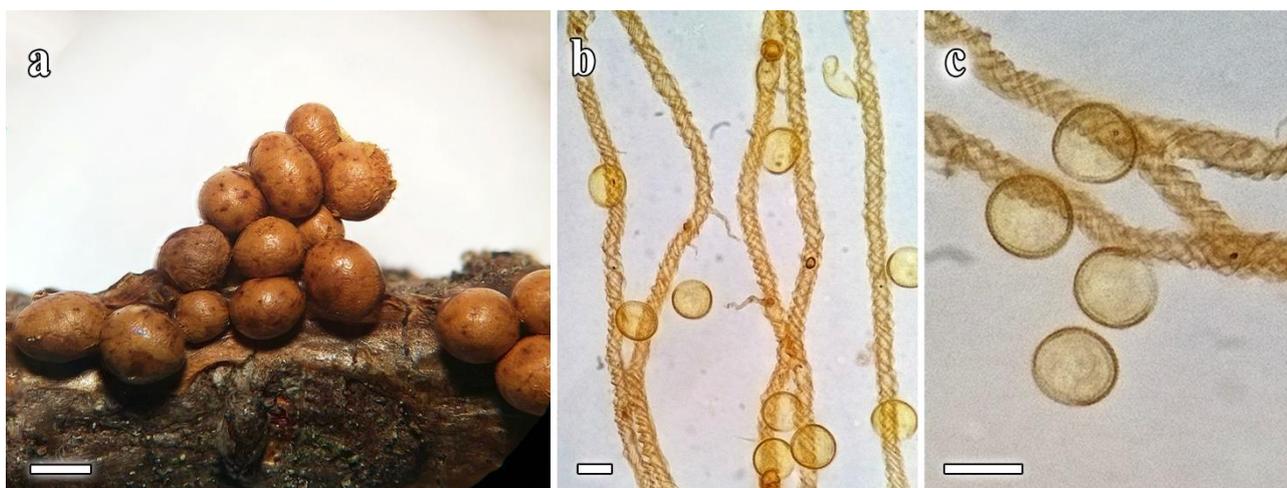
***Trichia sordida* var. *sordidoides* Illana & G. Moreno, in Illana, Moreno & Castillo, Cryptog. Mycol. 14(4): 246 (1993)** *Ilustración 65*

MATERIAL ESTUDIADO: ESPAÑA, Madrid, Puerto de Navacerrada, 1900 m, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 3/6/2004, leg. Antonio Sánchez, AH 44167; idem, 1950 m, sobre madera de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 25/4/2006, leg. Antonio Sánchez, AH 44160; Puerto de Navacerrada TB, 1975 m, sobre restos de *Gentiana lutea*, 10/6/2007, leg. Antonio Sánchez, AH 44159 junto a *Lamproderma piriforme*; Puerto de Cotos a Valdesquí, sobre madera y corteza de *Pinus* sp., 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55608; idem, sobre restos leñosos, 2/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55619; idem, sobre corteza de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55580; sobre corteza de *Pinus* sp., 9/5/2009, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55584; Puerto de Cotos, 1950 m, sobre ramita de *Juniperus communis* subsp. *alpina*, 25/4/2010, leg. Antonio Sánchez, AH 44166; Valdesquí, sobre ramitas de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55673; idem, sobre corteza de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55684; idem, sobre madera de *Pinus sylvestris*, 11/5/2013, leg. Antonio Sánchez & Gabriel Moreno, AH 55676; ibidem, AH 55687; ibidem, AH 55688; ibidem, AH 55689.

Esporangios sentados a cortos plasmodiocarpos, normalmente creciendo en grupos congestos y abundantes. Esporoteca con aspecto externo moteado, con un color de fondo pardo-claro, que puede variar hasta el oliváceo o dorado, salpicado por manchas irregulares pardo-oscuras, de 0,75-1,5 mm de diám. o 1,5-2,25 × 0,75-1,25 mm. Peridio simple, pardo-anaranjado en luz transmitida, con abundantes sustancias de desecho en el tercio inferior y prácticamente libre de ellos en la parte superior. Capilicio formado por eláteres pardo-anaranjados, de 4-6,5 µm de diám., con apéndices alargados, de 10-20 µm de longitud, con una espiral apretada, terminaciones escasas, formadas por una punta redondeada a la que sigue un apéndice alargado, puntiagudo, de 10-17 µm de longitud, en el que se mantiene la espiral. Esporas anaranjadas en masa, amarillentas en luz transmitida, subglobosas a ovales, de 11-13 µm de diám. o 13-15(-16) × 11-12,5(-15) µm, con espínulas muy finas y densas.

Comentarios – *Trichia sordida* var. *sordidoides* se caracteriza por los eláteres con apéndices alargados, que pueden llegar a alcanzar 20 µm de longitud, y sus esporangios sentados o cortos plasmodiocarpos de colores parduzcos a oliváceos, moteados de pardo oscuro.

Las diferencias con su variedad tipo se han comentado bajo su respectivo epígrafe.



*Ilustración 65. Trichia sordida* var. *sordidoides*, AH 55673, a. Esporangios y plasmodiocarpos cortos a la lupa, b. Eláteres con apéndices alargados y esporas en luz transmitida, c. Esporas y eláteres.

Escalas: a = 1 mm, b-c = 10 µm.



## Estudio corológico

En el estudio corológico no solo se han tenido en cuenta las muestras recolectadas durante la presente tesis, sino que se ha llevado a cabo un estudio histórico de los *Myxomycetes* recolectados previamente por otros investigadores. La primera cita de una especie nival en España fue realizada por Ortega y Calonge (1979), y el primer artículo centrado exclusivamente en *Myxomycetes* nivales fue escrito por Gràcia (1986).

Al haber realizado dos estudios corológicos, se han adjuntado dos mapas por especie, uno con la distribución conocida hasta el momento (a la derecha, en verde) y otro con las recolecciones realizadas en la presente tesis (a la izquierda, en rojo). De esta manera pueden distinguirse rápidamente los lugares en los que la especie no se había recolectado previamente.

En el caso del registro histórico, sobre todo con las publicaciones más antiguas, no se han tenido en cuenta algunas citas debido a la posible interpretación taxonómica de los autores, distinta de la actual. En algunos casos también se han obviado citas debido a la incongruencia percibida entre la determinación realizada y las fotografías tomadas por los autores. Para resolverla sería necesario revisar las muestras depositadas en los distintos herbarios, lo cual no es objeto de la presente tesis.

Los artículos consultados para realizar la revisión histórica han sido:

- Ortega & Calonge (1979).
- Gràcia (1986).
- Lado (1991).
- Illana *et al.* 1993).
- Vila & Llimona (1997).
- Castillo *et al.* (1997).
- Gorris *et al.* (1999).
- Sánchez *et al.* (2002).
- Moreno *et al.* (2002).
- Moreno *et al.* (2003b).
- Moreno *et al.* (2003a).
- Moreno *et al.* (2004b).
- García-Porta & Llimona (2005).
- Lado *et al.* (2005).
- Sánchez *et al.* (2007).
- Oltra (2008).
- Lado & Ronikier (2008).
- Lado & Ronikier (2009).
- Moreno *et al.* (2010).
- Ronikier *et al.* (2010).
- Moreno *et al.* (2011).
- Oltra & Singer (2011).
- Sánchez & Moreno (2014).
- Lavoise *et al.* (2015).
- Sánchez & Moreno (2016).

*Arcyria versicolor* W. Phillips, Grevillea 5: 115 (1877)

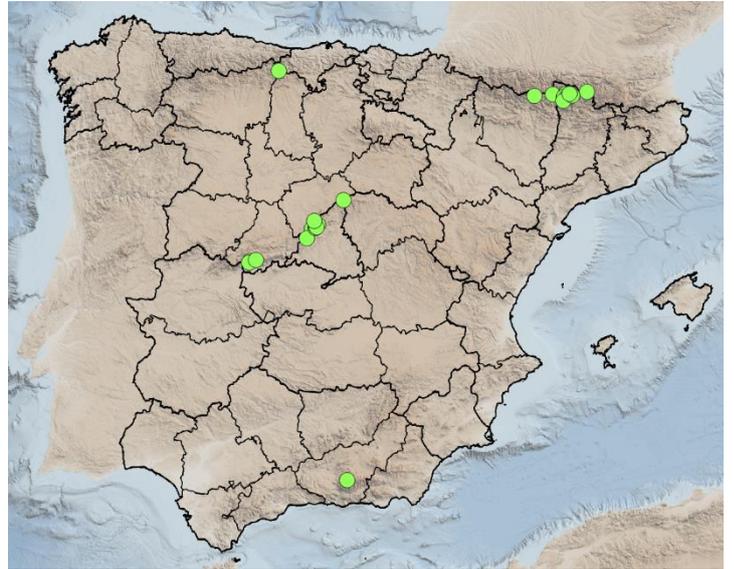


*Comatricha calderaensis* P. Price, G. Moreno & A. Castillo, in Moreno, Castillo & Price, Bol. Soc. Micol. Madrid 32: 106 (2008)



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

*Comatricha nigricapillitia* (Nann.-Bremek. & Bozonnet) A. Castillo, G. Moreno & Illana, in Castillo, Moreno, Illana & Lago, Mycol. Res. 101(11): 1331 (1997)



*Comatricha pseudoalpina* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez & Illana, Bol. Soc. Micol. Madrid 28: 24 (2004)



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

***Comatricha sinuatocolumellata* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez & Illana,  
Bol. Soc. Micol. Madrid 28: 26 (2004)**



***Dianema leptotrichum* A. Sánchez, G. Moreno & A. Castillo, in Moreno,  
Sánchez & Castillo, Bol. Soc. Micol. Madrid 35: 113 (2011)**



*Dianema nivale* (Meyl.) G. Lister, in Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 3, 254  
(1925)



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

*Diderma alpinum* (Meyl.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 51: 261 (1917)



Las recolecciones del Pirineo oscense constituyen las primeras citas de esta especie para Huesca y Aragón.

***Diderma europaeum* (Buyck) Kuhnt, Ber. Bayer. Bot. Ges. 87: 111 (2017)**



Las recolecciones del sistema Central y de Sierra Nevada constituyen las primeras citas de esta especie para los macizos montañosos, Madrid, Segovia, Castilla y León, Granada y Andalucía. Con ellas se refuta la creencia de que esta especie solo aparecía en los macizos del norte de la Península.

***Diderma fallax* (Rostaf.) E. Sheld., Minnesota Bot. Stud. 1: 477 (1895)**



*Diderma meyerae* H. Singer, G. Moreno, Illana & A. Sánchez, in Moreno, Singer, Illana & Sánchez, Cryptog. Mycol. 24(1): 53 (2003)

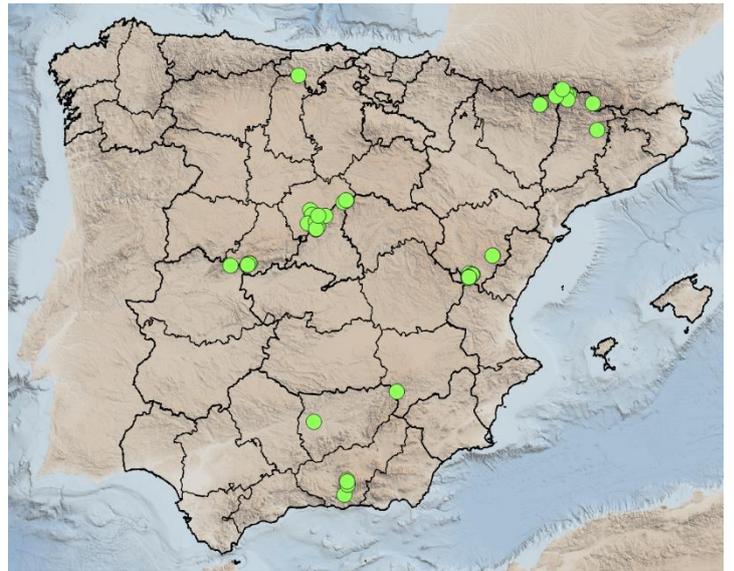


Las recolecciones de Pirineos y de Sierra Nevada constituyen nuevas citas para los macizos montañosos, Huesca, Aragón, Granada y Andalucía.

*Diderma niveum* (Rostaf.) E. Sheld., Minnesota Bot. Stud. 1: 477 (1895)



*Didymium dubium* Rostaf., Sluzowce monogr. 152 (1874)



*Didymium nivicola* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 40 (1929)



***Enerthenema intermedium* Nann.-Bremek. & R.L. Critchf., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C. 91(4): 415 (1988)**



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

***Enerthenema melanospermum* T. Macbr. & G.W. Martin, in Martin, J. Wash. Acad. Sci. 22(4): 91 (1932)**



***Lamproderma aeneum* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet,  
Soc.Hist. Nat. Pays Montbéliard 2002: 49 (2002)**



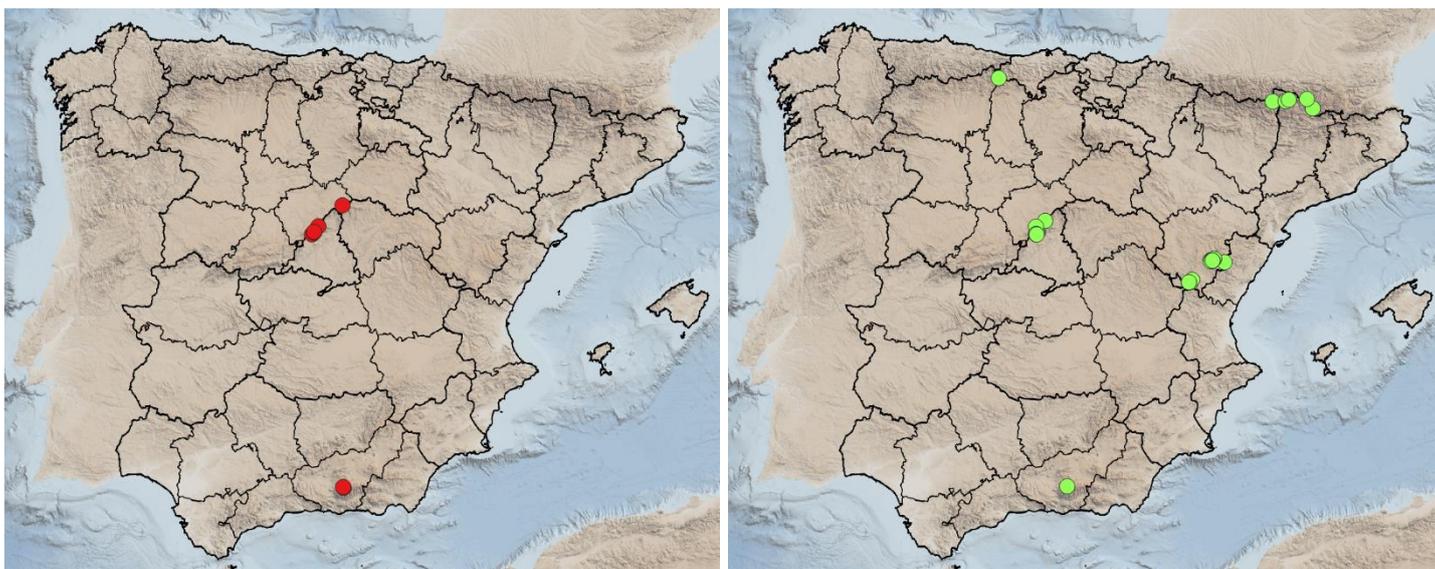
La recolección de Pirineos constituye la primera cita para Huesca y Aragón.

***Lamproderma cucumer* (Meyl.) Nowotny & H. Neubert, in Neubert, Nowotny  
& Baumann, Myxomyceten 3: 156 (2000)**



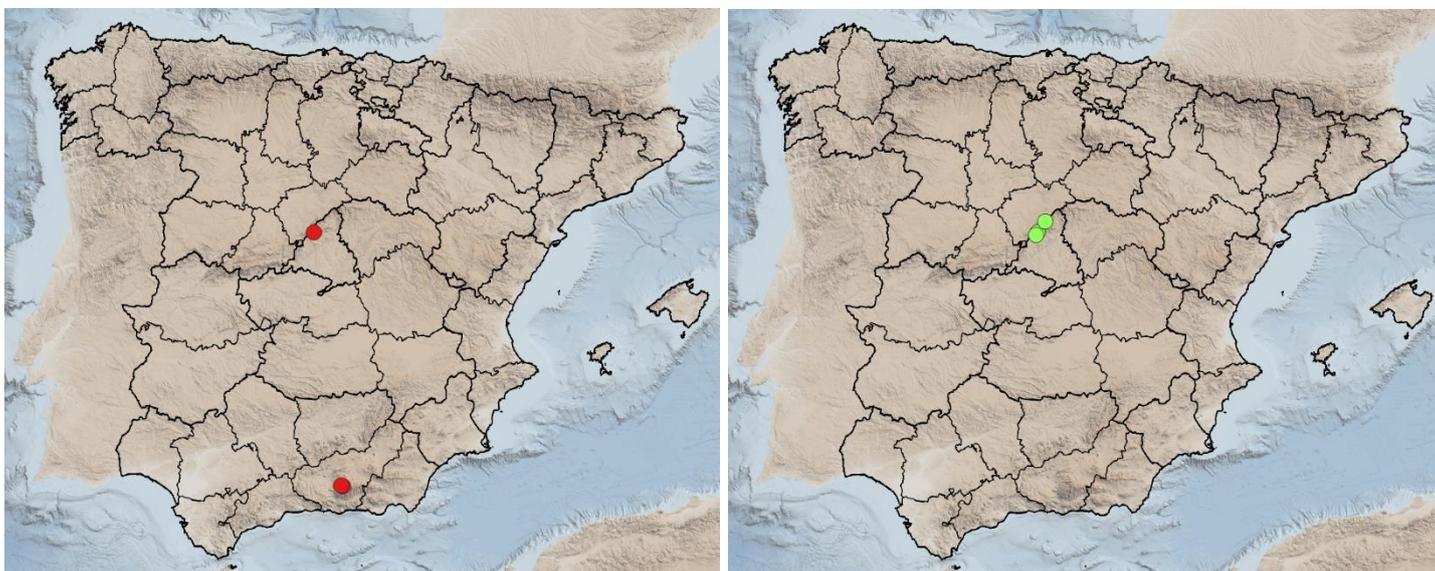
La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

***Lamproderma echinosporum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 55: 241 (1924)**



Las recolecciones del puerto de la Quesera constituyen las primeras citas de esta especie para Guadalajara y Castilla-La Mancha.

***Lamproderma macrosporum* (Mar. Mey. & Poulain) Kuhnt, Ber. Bayer. Bot. Ges. 87:105 (2017)**



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

***Lamproderma maculatum* Kowalski, Mycologia 62(4): 654 (1970)**



***Lamproderma ovoideochinulatum* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain & Meyer, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 176: 17 (2005)**



Las recolecciones de Pirineos constituyen las primeras citas de esta especie para el macizo montañoso, Huesca y Aragón.

*Lamproderma ovoideum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 370 (1932)



*Lamproderma piriforme* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain & Meyer, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 176:16 (2005)



Las recolecciones del sistema Central y de Pirineos constituyen las primeras citas de esta especie para los macizos montañosos, Madrid, Huesca y Aragón.

***Lamproderma pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain, in Bozonnet, Meyer & Poulain, Doc. Mycol. 24(96): 7 (1995)**



Es dudoso que las citas bibliográficas de Pirineos sean realmente de esta especie, ya que todas las *Lamproderma pseudomaculatum* recolectadas fuera de los Alpes franceses han resultado ser *Lamproderma maculatum* Kowalski tras el análisis de los datos moleculares. Por ello, en un futuro sería interesante localizar las muestras y secuenciarlas.

***Lamproderma pulchellum* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 369 (1932)**



La recolección del sistema Central constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Segovia y Castilla y León.

***Lamproderma pulveratum* Mar. Mey. & Poulain, in Bozonnet, Meyer & Poulain, Soc. Hist. Nat. Pays Montbéliard 1991: 54 (1991)**



***Lamproderma retirugisporum* G. Moreno, H. Singer, Illana & A. Sánchez, in Singer, Moreno, Illana & Sánchez, Oesterr. Z. Pflzk. 12: 14 (2003)**



Esta especie parece encontrarse únicamente en la franja central de los macizos montañosos peninsulares.

***Lamproderma sauteri* Rostaf., Sluzowce monogr. 205 (1874)**



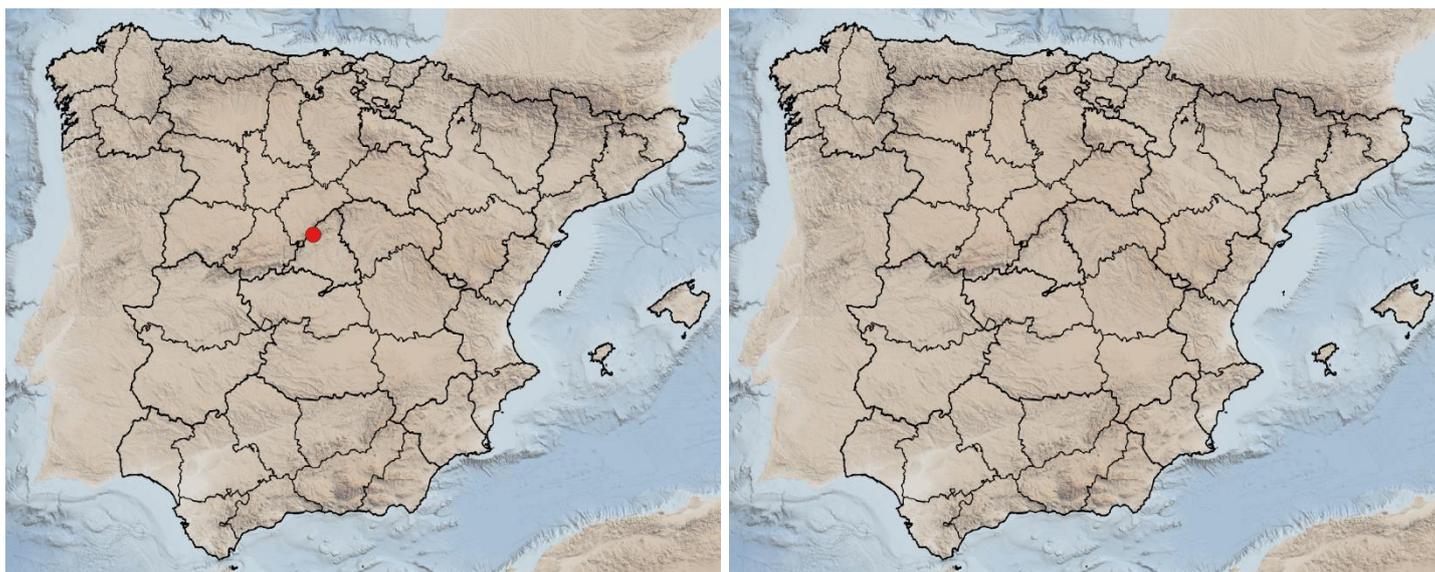
El contraste entre la cantidad de apariciones de esta especie en la literatura y durante la presente tesis podría deberse tanto a las distintas interpretaciones de la especie como a una diferencia significativa en las épocas de recolección. Sin embargo, esta especie es muy abundante en los Alpes, independientemente de que sean los franceses, italianos o alemanes (observación personal).

***Lamproderma spinulosporum* Mar. Mey., Nowotny & Poulain, Bull. Féd. Mycol. Dauphiné-Savoie 132: 34 (1994)**



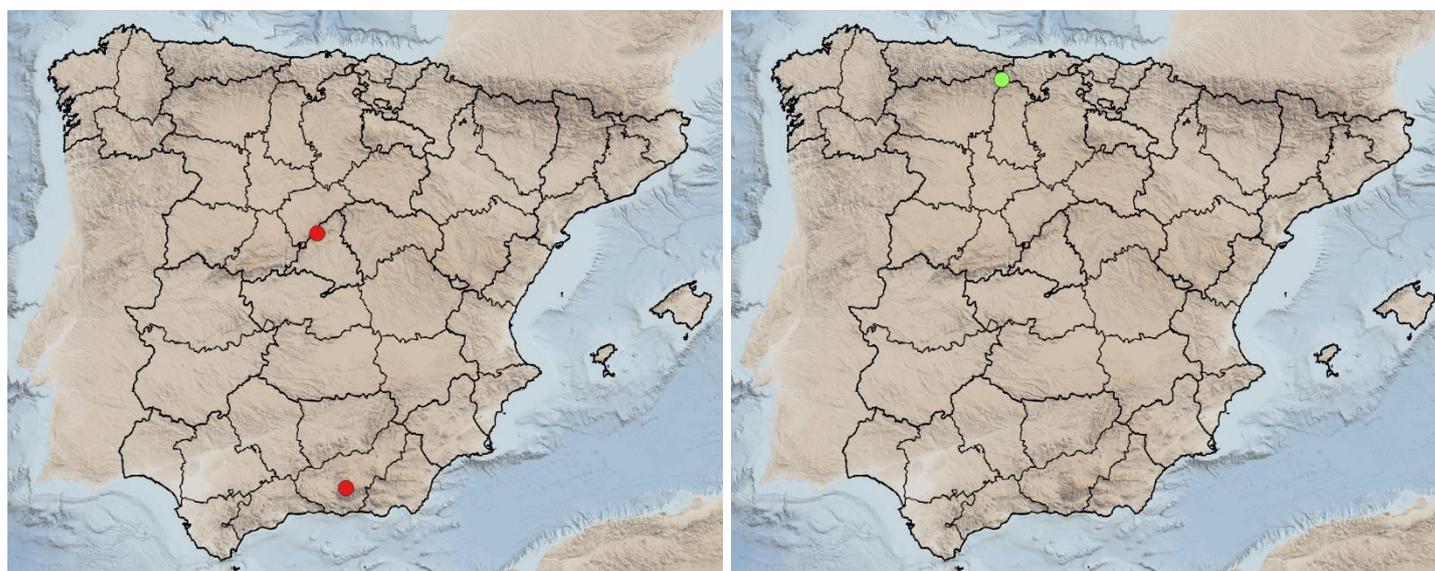
Esta especie ha sido citada raramente en la Península, habiéndose recolectado para la presente tesis única y abundantemente en los Alpes italianos.

***Lamproderma splendens* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 44 (1929)**



La recolección del sistema Central constituye la primera cita de esta especie para España, el macizo montañoso y Madrid.

***Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 213: 5 (2014)**



Las recolecciones del sistema Central y de Sierra Nevada constituyen las primeras citas de esta especie para los macizos montañosos, Madrid, Segovia, Castilla y León, Granada y Andalucía.

***Lepidoderma carestianum* (Rabenh.) Rostaf., Sluzowce monogr. 188 (1874)**

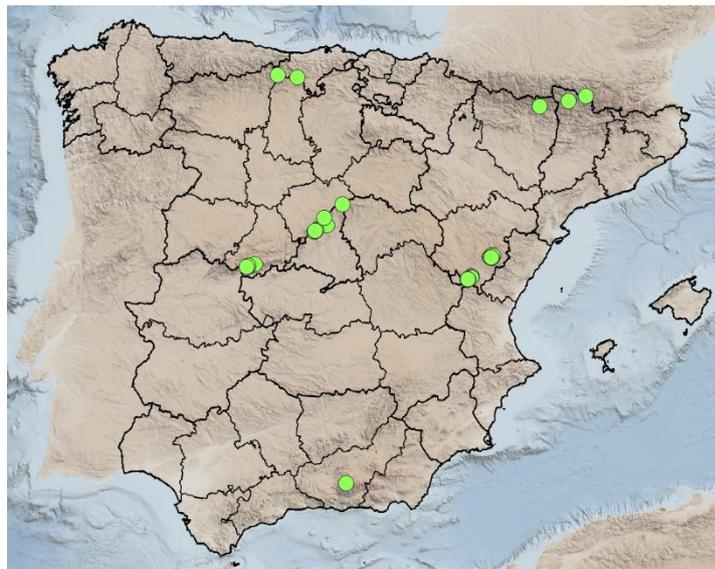


***Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Villalba & A. Castillo, Bol. Soc. Micol. Madrid 42: 51 (2018)**



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía, siendo así de las primeras citas fuera del sistema Central.

*Lepidoderma chailletii* Rostaf., Sluzowce monogr. 189 (1874)



*Lepidoderma granuliferum* (W. Phillips) R.E. Fr., Ark. Bot. 6(7): 3 (1906)



***Lepidoderma nevadense* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo, Bol. Soc. Micol. Madrid 42: 67 (2018)**

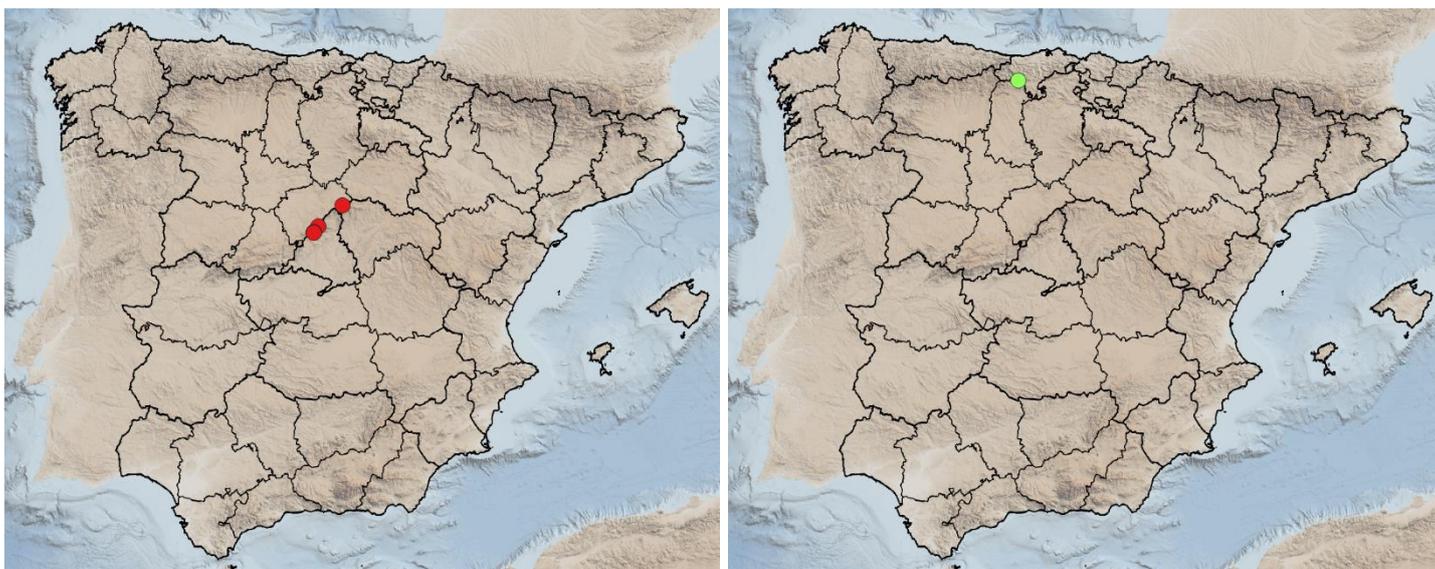


Los datos de aparición de esta especie parecen apoyar la teoría de que algunos *Myxomycetes* podrían ser endémicos.

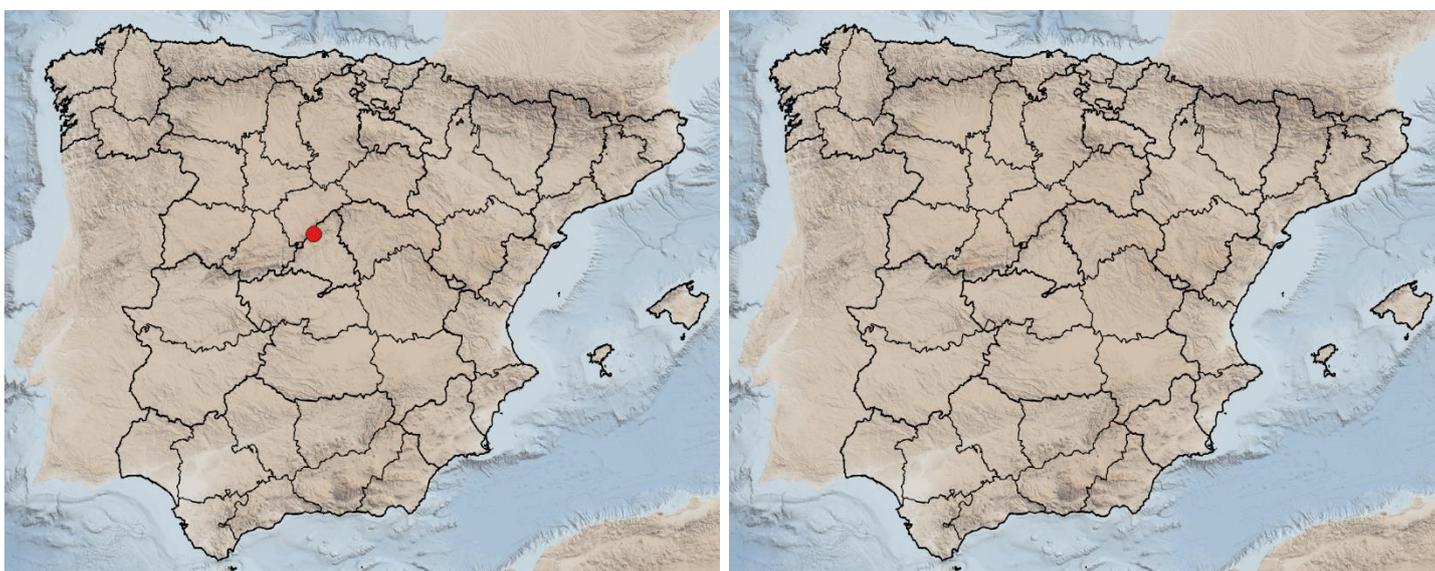
***Lepidoderma peyerimhoffii* Maire & Pinoy, in Maire, Patouillard & Pinoy, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 17(1): 40 (1926)**



Resulta peculiar la distribución de esta especie hasta la fecha, ya que se ha encontrado en los macizos orientales del norte y sur de la Península, pero no en los macizos centrales ni occidentales.

***Meriderma aggregatum* ad int.**

Las recolecciones del sistema Central constituyen las primeras citas de esta especie para el macizo montañoso, Madrid, Guadalajara, Castilla-La Mancha, Segovia y Castilla y León.

***Meriderma aggregatum* var. *macrosporum* ad int.**

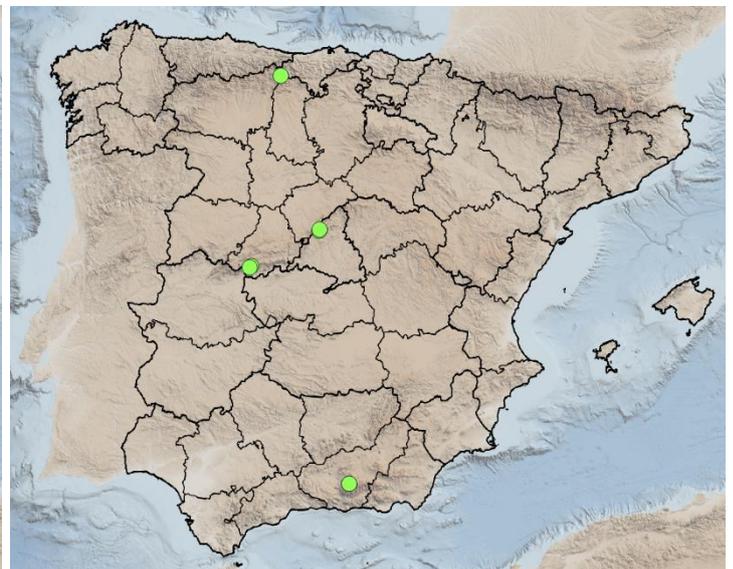
Las recolecciones del sistema Central constituyen las primeras citas de esta especie para España, el macizo montañoso, Madrid, Segovia y Castilla y León.

*Meriderma carestiae* (Ces. & De Not.) Mar. Mey & Poulain 551 (2011)



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

*Meriderma cribrarioides* (Fr.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011)



***Meriderma echinulatum* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011)**



La recolección de Guadalajara constituye la primera cita de esta especie para dicha provincia y Castilla-La Mancha.

***Meriderma echinulatum* var. *macrosporum* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011)**



***Meriderma spinulosporum* ad int.**



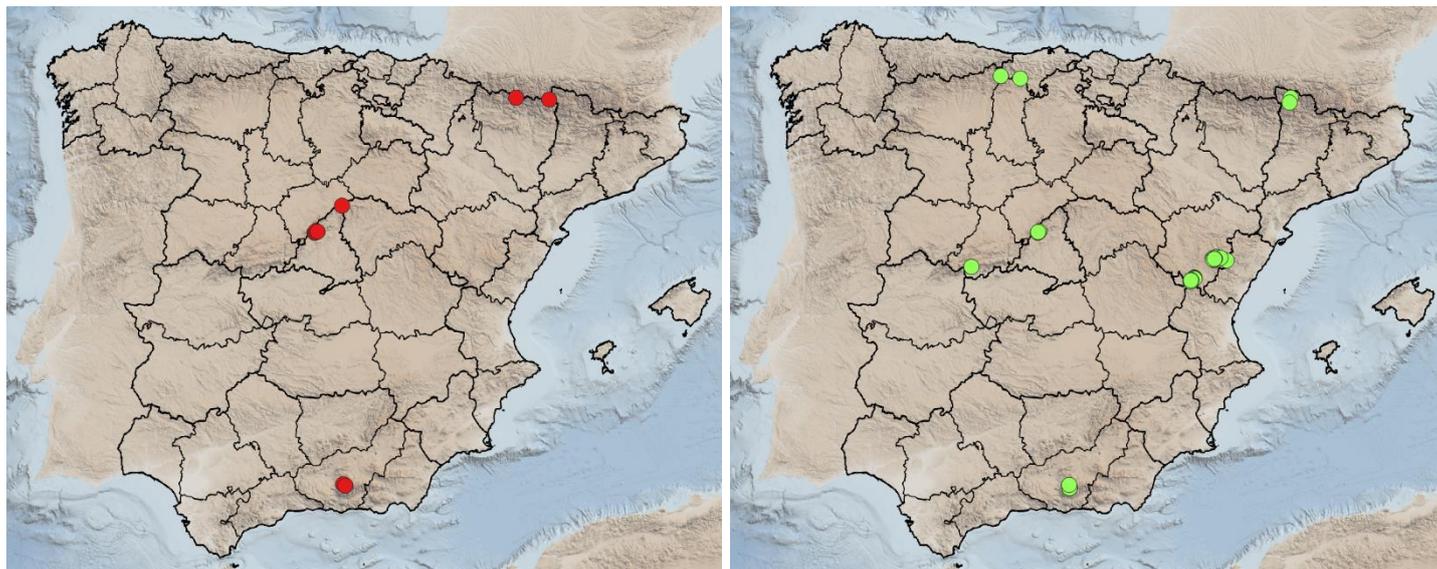
Las recolecciones de Guadalajara, Huesca y Sierra Nevada constituyen las primeras citas de esta especie para estos territorios, Castilla-La Mancha, Aragón, Granada y Andalucía. Las citas antiguas de esta especie son aquellas identificadas como *Meriderma atrosporum*.

***Meriderma spinulosporum* f. *intermedium* ad int.**



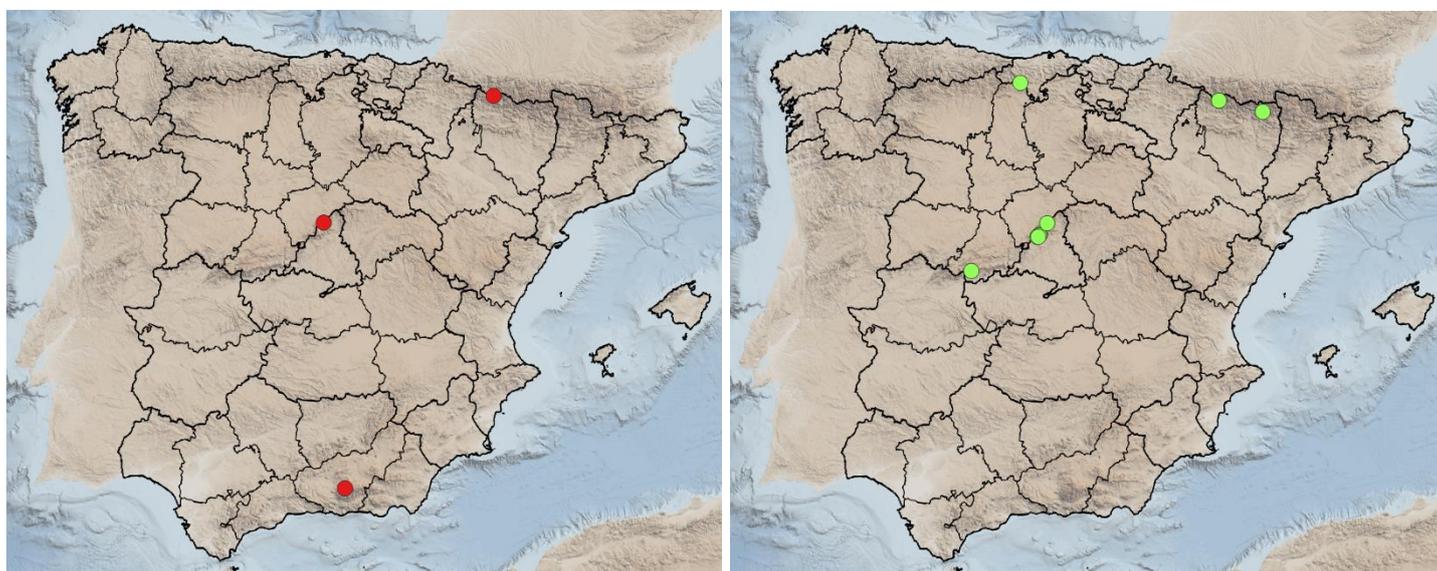
Las citas antiguas de esta especie son aquellas identificadas como *Meriderma atrosporum* var. *macrosporum*.

*Physarum albescens* Ellis ex T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 2, 86  
(1922)



Esta especie es uno de los *Myxomycetes* nivales más extendidos y conocidos. Aun así, las citas de Guadalajara son las primeras citas de la especie para la provincia y Castilla-La Mancha.

*Physarum alpestre* Mitchel, S.W. Chapm. & M.L. Farr, Mycologia 78(1): 68  
(1986)



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

*Physarum alpinum* (Lister & G. Lister) G. Lister, J. Bot. 48: 73 (1910)



*Physarum nivale* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes 551 (2011)



La presente tesis demuestra que *Physarum nivale*, raramente recolectado en la Península, tiene en realidad una amplia distribución. Todas las recolecciones constituyen las primeras citas de esta especie para el sistema Central, Madrid, Pirineos, Huesca, Aragón, Sierra Nevada, Granada y Andalucía.

*Physarum vernum* Sommerf., in Fries, Syst. mycol. 3(1): 146 (1829)



*Physarum vernum* var. *parvisporum* (H. Singer, G. Moreno & Illana) Oltra & H. Singer, Butll. Soc. Micol. Valenciana 16: 61 (2012)



Las recolecciones de Pirineos constituyen las primeras citas de esta especie para el macizo montañoso y Huesca.

***Prototrichia schroeteri* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 53: 462 (1921)**

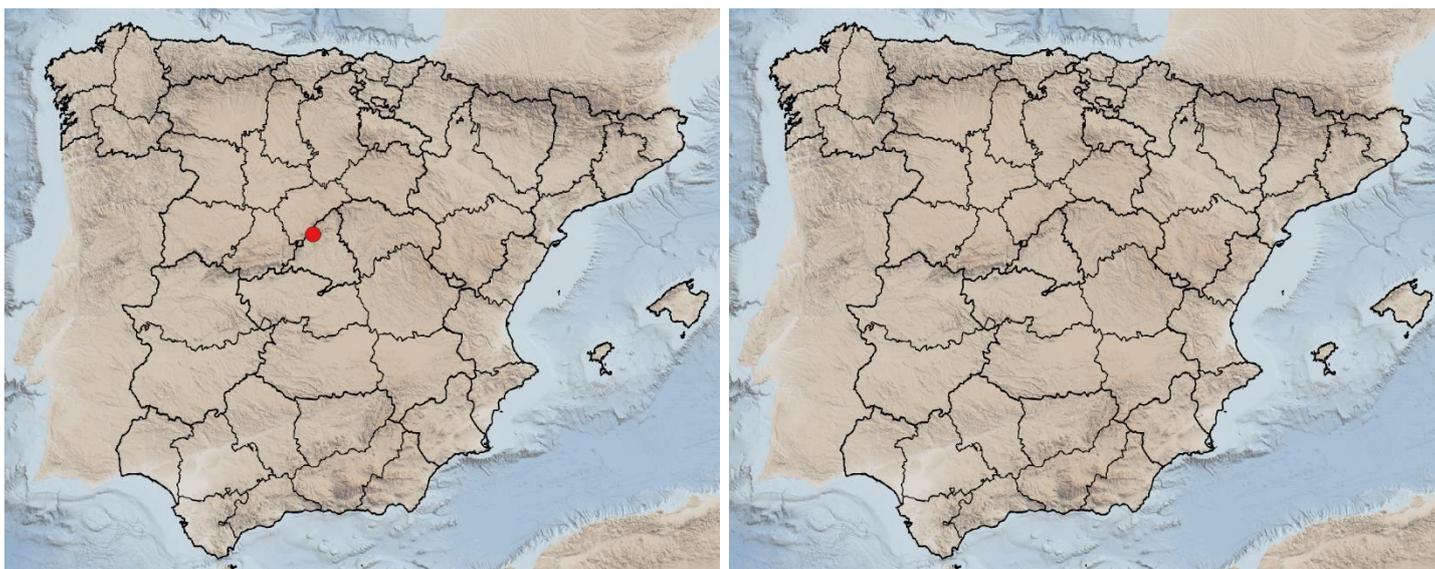


Las recolecciones del sistema Central constituyen las primeras citas de esta especie para España, el macizo montañoso, Madrid, Segovia y Castilla y León. Es posible que esta especie tenga una distribución más amplia, oculta bajo el nombre de *Prototrichia metallica*, considerada no nival en la presente tesis.

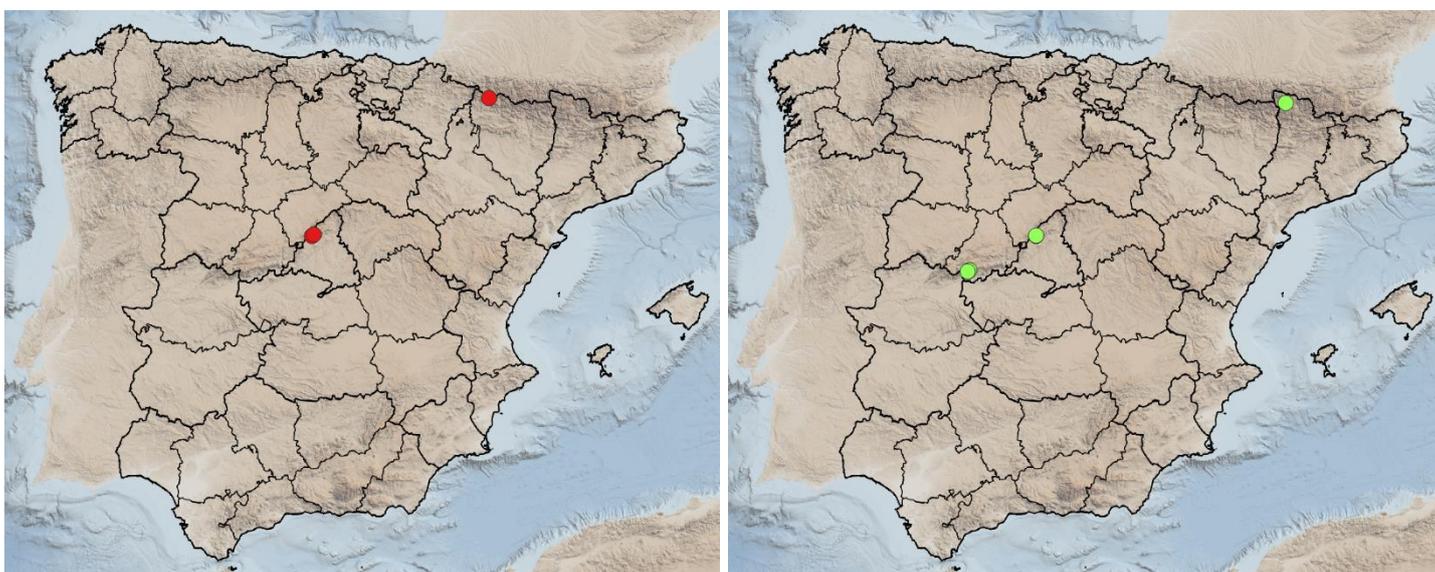
***Trichia alpina* (R.E. Fr.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 53: 460 (1921)**



La recolección de Sierra Nevada constituye la primera cita de esta especie para el macizo montañoso, Granada y Andalucía.

***Trichia nivicola* Kuhnt, Ber. Bayer. Bot. Ges. 89: 213 (2019)**

La recolección del sistema Central constituye la primera cita de esta forma nival de reciente creación para España, el macizo montañoso y Madrid.

***Trichia sordida* Johannesen, Mycotaxon 20(1): 81 (1984)**

La recolección del Pirineo oscense constituye la primera cita de esta especie para Huesca y Aragón.

***Trichia sordida* var. *sordidoides* Illana & G. Moreno, in Illana, Moreno & Castillo, Cryptog. Mycol. 14(4): 246 (1993)**



## Estudio molecular

El primer árbol que se creó durante la realización de esta tesis contaba, como ya se ha comentado, con 852 secuencias del gen SSU. Debido a su excesiva longitud, no se ha adjuntado en la presente tesis. Pero es destacable que, gracias a él, se pudieron observar las tendencias de agrupación de las distintas morfoespecies y las posibles correcciones a aplicar en las determinaciones originales.

El árbol de menor tamaño, o cribado, resultante del marcador molecular SSU (*Ilustración 66 e Ilustración 67*) permite observar que la determinación de las morfoespecies es correcta y que los caracteres morfológicos elegidos como relevantes por la taxonomía tradicional son adecuados. Los únicos casos en los que se han creado complejos de especies, en los que pueden verse distintas morfoespecies dentro de un mismo clado, son aquellos formados por *Lamproderma arcyrioides* (Sommerf.) Rostaf. y *Lamproderma pulveratum* Mar. Mey. & Poulain, y el formado por *Lamproderma ovoideum* Meyl., *Lamproderma ovoideochinulatum* Mar. Mey. & Poulain y *Lamproderma cucumer* (Meyl.) Nowotny & H. Neubert. Aunque forman clados independientes y, normalmente, bien soportados, unas morfoespecies quedan enquistadas dentro de otras. Para resolver estos casos particulares, habría que aumentar el número de secuencias de dichas especies.

Con el árbol cribado del gen SSU también se hace patente que el carácter nival de las especies no es homólogo, ya que pueden encontrarse especies nivales y no nivales procedentes de un mismo ancestro común. Esto es algo que ya se había podido constatar en los árboles resultantes de estudios previos, como los llevados a cabo por Fiore-Donno *et al.* (2012), enfocado en el género *Lamproderma* Rostaf. Pero esto también se puede apreciar en estudios moleculares dedicados a otros géneros con integrantes nivales (Cainelli *et al.* 2020, Strelow *et al.* 2020, Janik *et al.* 2021), así como en los más amplios (Fiore-Donno *et al.* 2008, 2013, Leontyev *et al.* 2019).

En lo que respecta a las hipótesis de partida, se comprueba ya con este primer árbol que el grupo formado por las *Lamproderma* maculadas es un grupo artificial, útil para la determinación de las distintas especies, pero no relevante filogenéticamente. Por otro lado, la segunda hipótesis se ve refutada, ya que se aprecia claramente la separación de *Lamproderma maculatum* Kowalski y *Lamproderma macrosporum* (Mar. Mey. & Poulain) Kuhnt. Por lo tanto, la segunda especie no es una variedad de la primera, sino una especie independiente. La posibilidad de que ambas fueran realmente especies distintas ya se comentó en Fiore-Donno *et al.* (2012), artículo que Kuhnt (2017) tomó como referencia para crear esta nueva especie, aunque serán necesarios más estudios para delimitar caracteres morfológicos relevantes que permitan discernir ambas especies fácilmente, al margen del diámetro esporal.

Los árboles completo y cribado del marcador molecular EF-1 $\alpha$ , compuestos por 176 y 51 secuencias, respectivamente, arrojaron los mismos resultados que los del SSU. Esto demuestra, una vez más, que la mayoría de las morfoespecies coinciden con los datos moleculares. Ninguno de estos árboles se presenta aquí, debido a que no ofrecen información adicional a la aportada por el SSU. El soporte aportado por los valores «bootstrap» suele ser superior al 75% para ambos marcadores genéticos. Los valores inferiores a este límite se han omitido en los árboles.

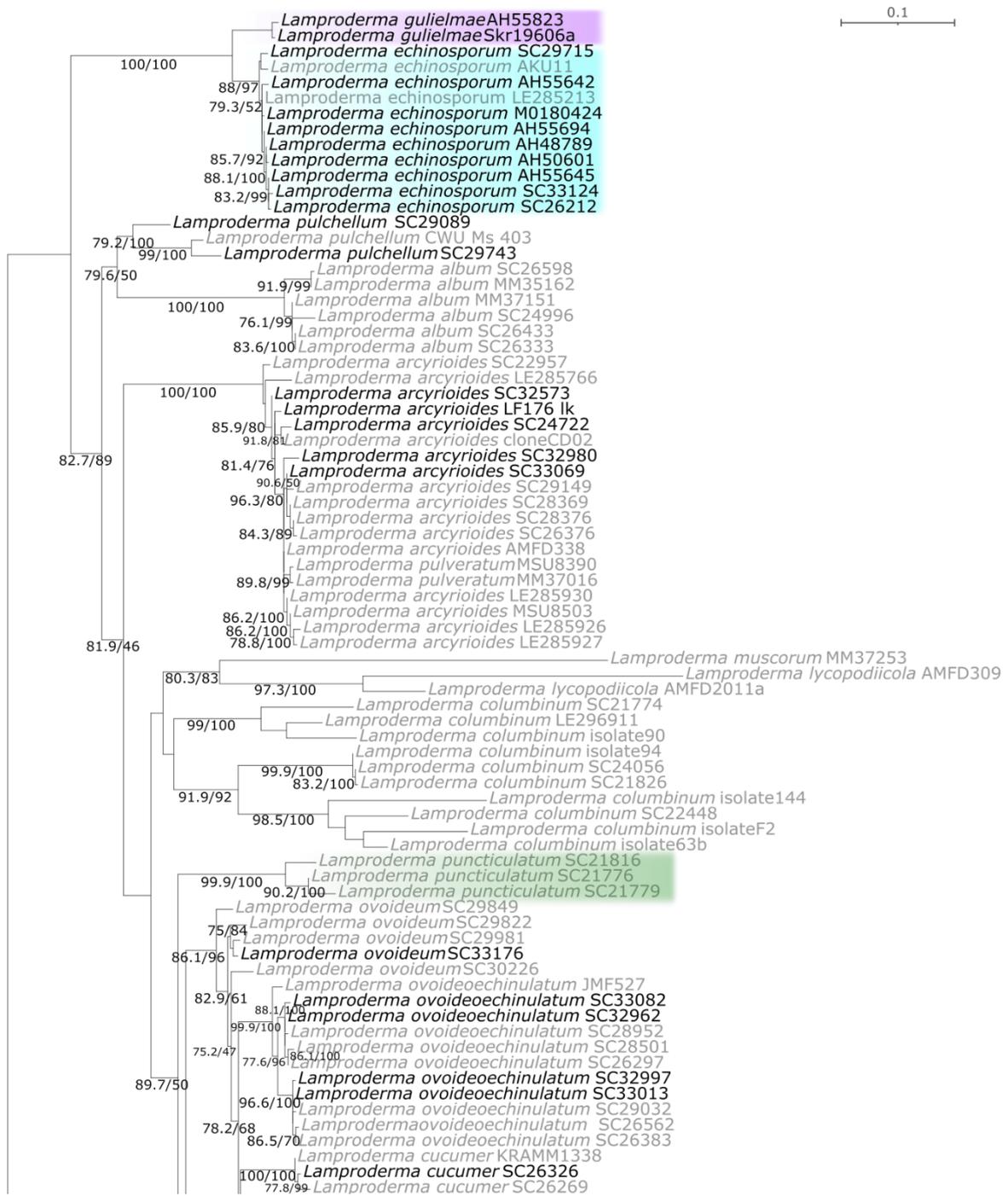


Ilustración 66. Árbol creado con el marcador SSU (1/2). Las secuencias en negro son las que se han obtenido durante la presente tesis, mientras que aquellas en gris son las que se han descargado de GenBank. Para su creación se han analizado 744 posiciones de nucleótidos y se ha utilizado el modelo de sustitución SYM+R4.

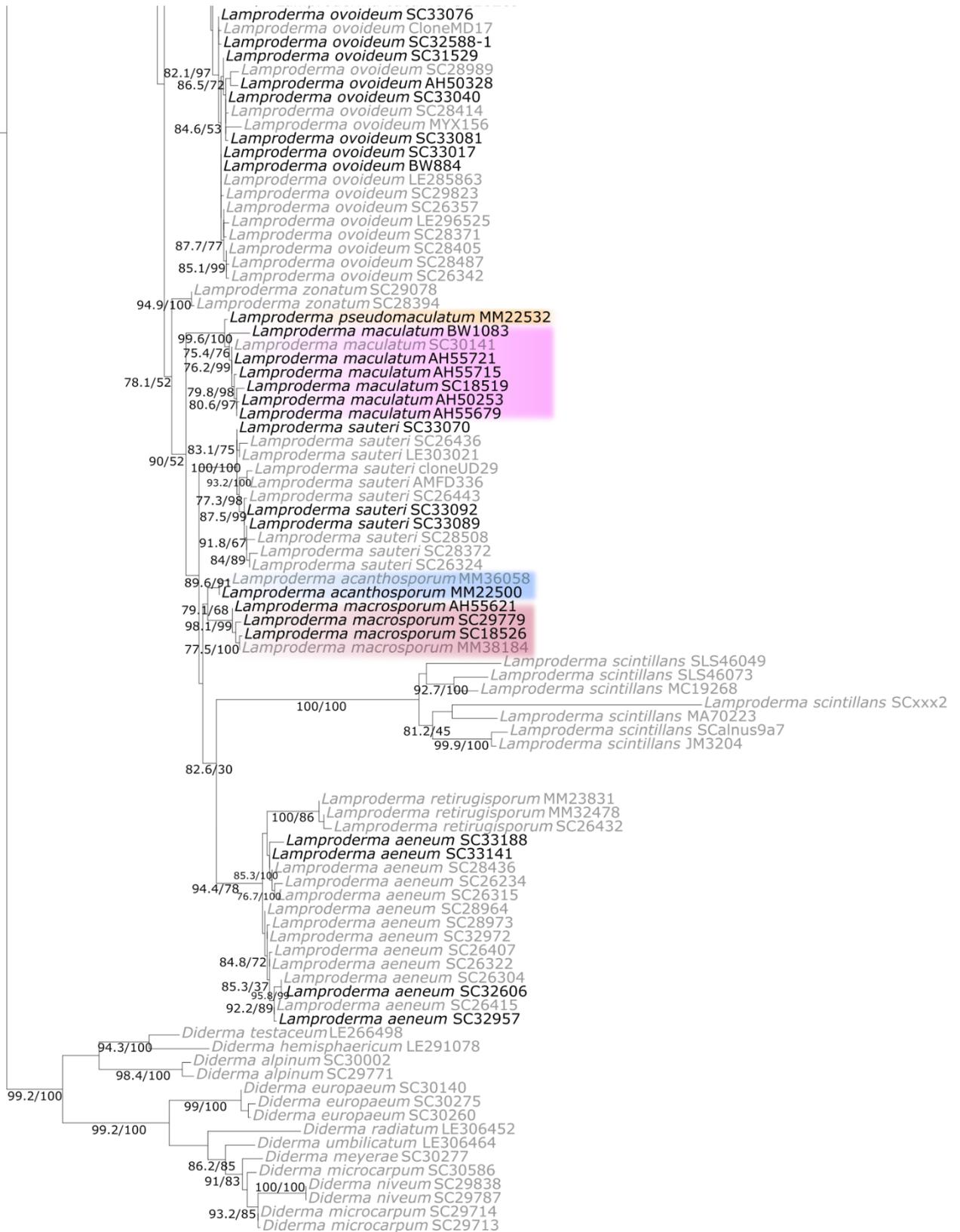


Ilustración 67. Continuación (2/2) del árbol creado con el marcador SSU.

Finalmente, los árboles creados tras la concatenación de ambos marcadores moleculares apoyan los resultados obtenidos en los casos anteriores, teniendo 171 secuencias el árbol completo y 57 secuencias el cribado (*Ilustración 68*).

Cabe destacar, además de las observaciones ya comentadas en párrafos anteriores, que parece existir endemidad, al menos, en los *Myxomycetes* nivales. Y también se ha visto apoyada la teoría de la existencia de bioespecies dentro de la misma morfoespecie. En primer lugar, la endemidad se puede apreciar con especies como *Lamproderma acanthosporum* Kowalski y *Lamproderma pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain, ya que ambas especies han sido recolectadas única y exclusivamente en los Alpes franceses. Muestras procedentes de España y de los Alpes alemanes, determinadas originalmente como *Lamproderma pseudomaculatum*, han terminado siendo, molecularmente, *Lamproderma maculatum*. Sería interesante obtener en un futuro muestras de *Lamproderma acanthosporum* procedentes de Estados Unidos, donde fue descrita originalmente, y comprobar si se trata de la misma especie o no.

En cuanto a las distintas bioespecies que aparecen dentro de una misma morfoespecie, esto se aprecia muy bien en el árbol del SSU, concretamente con la especie *Lamproderma echinosporum* Meyl. Bajo la entrada *Lamproderma echinosporum* AH55642 cabe destacar que hay otra secuencia idéntica, la AH55640. Ambas proceden de Sierra Nevada y han quedado agrupadas en todos los árboles que se han realizado hasta el momento. Por otro lado, se encuentra la entrada *Lamproderma echinosporum* SC29715, con una secuencia idéntica con el número de herbario SC29991; ambas fueron recolectadas en Kamchatka. Esto podría indicar que, además de los ribotipos más comunes que se suelen encontrar en todas las montañas (Martin Schnittler, comunicación personal), se pueden encontrar ribotipos únicos, aislados reproductivamente, que se tratarían como bioespecies.

Por desgracia, no se ha podido esclarecer la posición filogenética de la especie maculada *Lamproderma yamamotoi* Tamayama, Poulain & Mar. Mey., aun habiendo conseguido un pequeño duplicado por parte de una de sus autoras, Marianne Meyer. En un futuro, sería de gran utilidad volver a intentar secuenciar esta especie y ver qué posición ocupa dentro del género. El principal problema de esta especie es que, desde su descripción (Tamayama *et al.* 2018) hasta la actualidad, únicamente se ha encontrado en Japón. A esto se suma que el material tipo es antiguo (principios de la década de los 90), lo cual dificulta su extracción y la legibilidad de las secuencias obtenidas.

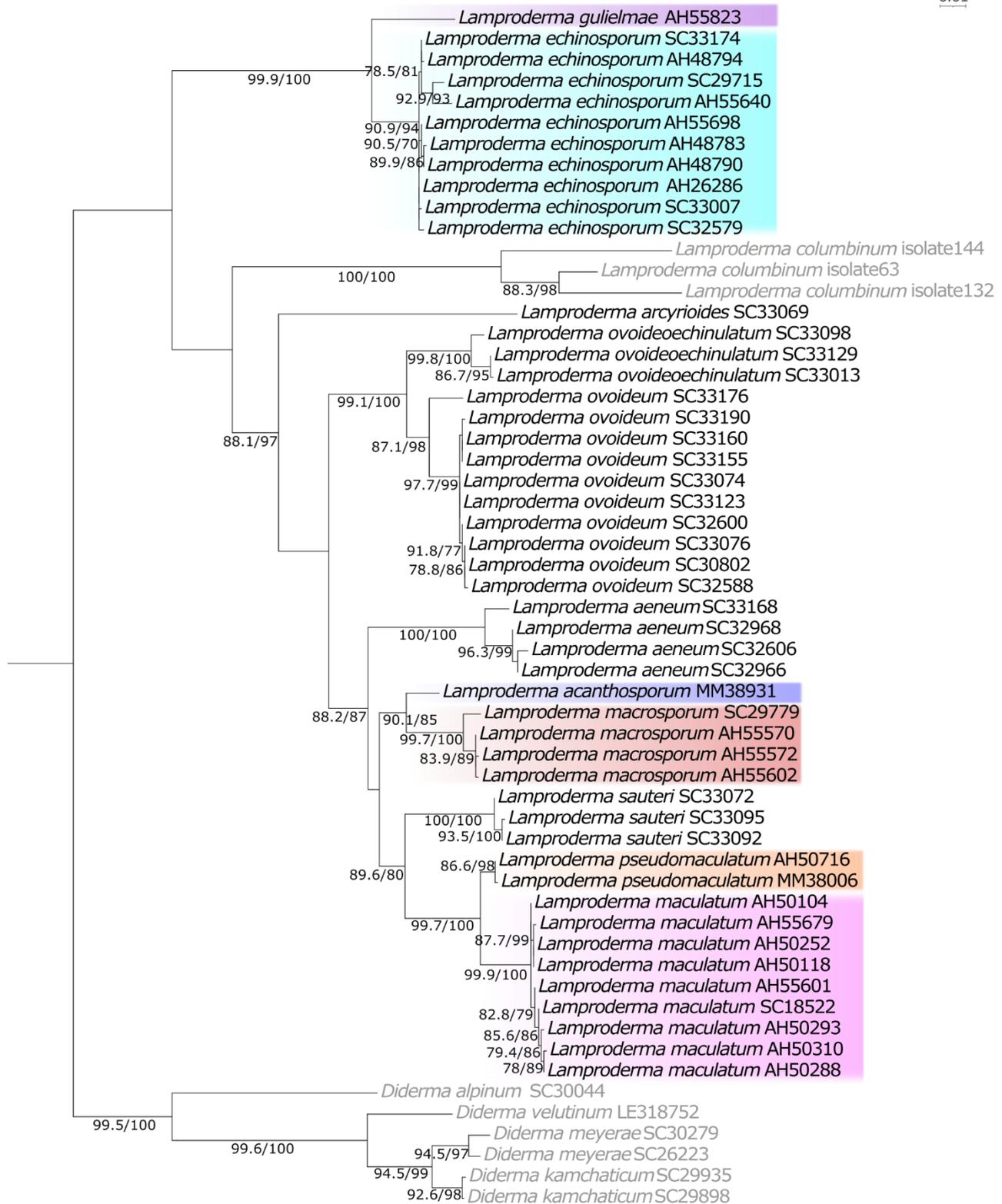


Ilustración 68. Árbol creado con los marcadores SSU y EF-1 $\alpha$ . Las secuencias en negro son las que se han obtenido durante la presente tesis, mientras que aquellas en gris son las que se han descargado de GenBank. Para su creación se han analizado 1176 posiciones de nucleótidos y se ha utilizado el modelo de sustitución TNe+I+G4 para la partición correspondiente al marcador SSU, y el modelo TN+F+I+G4 para la del EF-1 $\alpha$ .



## **Conclusiones**



Las conclusiones a las que se ha llegado tras la elaboración y redacción de la presente tesis son:

- Para la redacción de la presente tesis se han estudiado 1153 muestras, identificándose 57 especies nivales de *Myxomycetes* y 13 especies no nivales creciendo junto a ellas (no se han incluido en la tesis).  
El número real de muestras estudiadas es muy superior, pudiendo alcanzar los 2000-2500 ejemplares, ya que se ha trabajado en paralelo en la redacción de artículos científicos que no incluyen las muestras detalladas en el presente escrito debido, fundamentalmente, a no haber sido recolectadas en la península ibérica o a no tratarse de especies nivales.
- Se han publicado 5 especies y 1 variedad nivales nuevas para la ciencia:
  - *Lamproderma guadarramicum* A. Sánchez, G. Moreno, López-Vill. & A. Castillo.
  - *Lamproderma spinisporum* G. Moreno, López-Vill., A. Castillo & S.L. Stephenson.
  - *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo.
  - *Lepidoderma cristatosporum* G. Moreno, López-Vill., S.L. Stephenson & A. Castillo.
  - *Lepidoderma echinosporum* G. Moreno, López-Vill. & S.L. Stephenson.
  - *Lepidoderma nevadense* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo.
- Se han publicado 6 especies no nivales nuevas para la ciencia:
  - *Badhamia bryocrassipella* Kuhnt, J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill.
  - *Comatricha parvula* G. Moreno, López-Vill., A. Castillo & J.R. García.
  - *Diderma spinisporum* Hooff, G. Moreno & López-Vill.
  - *Didymium charoae* J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill.
  - *Hemitrichia succulenticola* G. Moreno, A.Castillo, López-Vill. & A. Sánchez.
  - *Physarum macrocephalum* J.F. Moreno, G. Moreno, López-Vill. & Kuhnt.
- Se han encontrado las siguientes nuevas citas para los territorios:
  - España (4): *Lamproderma splendens*, *Meriderma aggregatum* var. *macrosporum*, *Prototrichia schroeteri*, *Trichia nivicola*.
  - Pirineo oscense (9): *Diderma alpinum*, *Diderma meyeriae*, *Lamproderma aeneum*, *Lamproderma ovoideoechinulatum*, *Lamproderma piriforme*, *Meriderma spinulosporum*, *Physarum nivale*, *Physarum vernum* var. *parvisporum*, *Tricha sordida*.
  - Pirineos (4): *Diderma meyeriae*, *Lamproderma piriforme*, *Physarum nivale*, *Physarum vernum* var. *parvisporum*.
  - Sierra de Ayllón (2): *Meriderma echinulatum*, *Meriderma spinulosporum*.
  - Sierra Nevada (15): *Comatricha calderaensis*, *Comatricha pseudoalpina*, *Dianema nivale*, *Diderma europaeum*, *Diderma meyeriae*, *Enerthenema intermedium*, *Lamproderma cucumer*, *Lamproderma macrosporum*, *Lamproderma splendidissimum*, *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum*, *Meriderma carestiae*, *Meriderma spinulosporum*, *Physarum alpestre*, *Physarum nivale*, *Trichia alpina*.

- Sistema central (10): *Diderma europaeum*, *Lamproderma echinosporum*, *Lamproderma piriforme*, *Lamproderma pulchellum*, *Lamproderma splendens*, *Lamproderma splendidissimum*, *Meriderma aggregatum*, *Meriderma aggregatum* var. *macrosporum*, *Physarum nivale*, *Prototrichia schroeteri*.
- Se ha confirmado la existencia de, al menos, 7 especies independientes de *Lamproderma* maculadas.
- Se ha constatado que, molecularmente, el carácter nival no es monofilético.
- Se ha constatado que, molecularmente, las especies de *Lamproderma* maculadas no crean un grupo monofilético.
- Se ha confirmado la posible existencia de especies endémicas que se encuentran exclusivamente en determinados sistemas montañosos.

Los pasos que seguirán a la presente tesis son:

- Añadir las secuencias obtenidas, junto a sus datos de recolección, a la base de datos GenBank.
- Ampliar el número de especies de *Lamproderma* secuenciadas para obtener más información acerca del género.
- Secuenciar aquellos ejemplares en buen estado estudiados en la presente tesis, para poder crear una base de datos moleculares de los *Myxomycetes* ibéricos.
- Publicar una monografía sobre los componentes nivales del género *Lamproderma*, incluyendo información molecular.
- Publicar datos que no han podido incluirse en la presente tesis.

## **Conclusions**



The conclusions reached after the analysis of the results of the current PhD thesis are:

- A total number of 1153 specimens have been studied. Among them, 57 nivicolous species have been identified, as well as 13 non-nivicolous species that were excluded because they are not related to the main topic.  
The actual number of specimens studied is higher, probably reaching 2000-2500 samples. This is due to the work that has been done in parallel, writing scientific papers that included samples not collected in the Iberian Peninsula and/or non-nivicolous ones.
- 5 species and 1 variety of nivicolous *Myxomycetes* have been described as new to science:
  - *Lamproderma gadarramicum* A. Sánchez, G. Moreno, López-Vill. & A. Castillo.
  - *Lamproderma spinisporum* G. Moreno, López-Vill., A. Castillo & S.L. Stephenson.
  - *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo.
  - *Lepidoderma cristatosporum* G. Moreno, López-Vill., S.L. Stephenson & A. Castillo.
  - *Lepidoderma echinosporum* G. Moreno, López-Vill. & S.L. Stephenson.
  - *Lepidoderma nevadense* G. Moreno, A. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo.
- 6 species of non-nivicolous *Myxomycetes* have been described as new to science:
  - *Badhamia bryocrassipella* Kuhnt, J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill.
  - *Comatricha parvula* G. Moreno, López-Vill., A. Castillo & J.R. García.
  - *Diderma spinisporum* Hooff, G. Moreno & López-Vill.
  - *Didymium charoae* J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill.
  - *Hemitrichia succulenticola* G. Moreno, A. Castillo, López-Vill. & A. Sánchez.
  - *Physarum macrocephalum* J.F. Moreno, G. Moreno, López-Vill. & Kuhnt.
- The following records are new to the indicated areas:
  - Spain (4): *Lamproderma splendens*, *Meriderma aggregatum* var. *macrosporum*, *Prototrichia schroeteri*, *Trichia nivicola*.
  - Huesca Pyrenees (9): *Diderma alpinum*, *Diderma meyeriae*, *Lamproderma aeneum*, *Lamproderma ovoideoechinulatum*, *Lamproderma piriforme*, *Meriderma spinulosporum*, *Physarum nivale*, *Physarum vernum* var. *parvisporum*, *Tricha sordida*.
  - Pyrenees (4): *Diderma meyeriae*, *Lamproderma piriforme*, *Physarum nivale*, *Physarum vernum* var. *parvisporum*.
  - Sierra de Ayllón (2): *Meriderma echinulatum*, *Meriderma spinulosporum*.
  - Sierra Nevada (15): *Comatricha calderaensis*, *Comatricha pseudoalpina*, *Dianema nivale*, *Diderma europaeum*, *Diderma meyeriae*, *Enerthenema intermedium*, *Lamproderma cucumer*, *Lamproderma macrosporum*, *Lamproderma splendidissimum*, *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum*, *Meriderma carestiae*, *Meriderma spinulosporum*, *Physarum alpestre*, *Physarum nivale*, *Trichia alpina*.

- Sistema central (10): *Diderma europaeum*, *Lamproderma echinosporum*, *Lamproderma piriforme*, *Lamproderma pulchellum*, *Lamproderma splendens*, *Lamproderma splendidissimum*, *Meriderma aggregatum*, *Meriderma aggregatum* var. *macrosporum*, *Physarum nivale*, *Prototrichia schroeteri*.
- Molecular studies have confirmed the existence of, at least, 7 independent species of maculated *Lamproderma*.
- Molecular studies have confirmed the maculated *Lamproderma* do not create a monophyletic group.
- Molecular studies have confirmed the nivicolous lifestyle is not monophyletic.
- Molecular studies have suggested and supported partially the existence of endemic species o biospecies that can be found only in a specific mountain range.

The next steps that will be taken after the submission and defence of this PhD thesis are:

- Upload the sequences obtained and their collection data to the GenBank database.
- Expand the number of *Lamproderma* species sequenced, to obtain a wider knowledge about the genus.
- Sequence all the samples correctly developed that were studied during this PhD. Then it will be feasible to create a database with Iberian myxomycete molecular data.
- Publish a monography on the nivicolous *Lamproderma* species.
- Publish the data that could not be included in the current PhD thesis.

## **Bibliografía**



- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Gall, L. le, Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A. & Spiegel, F.W. 2012. The revised classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59(5): 429–493. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>
- Baldauf, S.L. 1999. A search for the origins of animals and fungi: comparing and combining molecular data. *The American Naturalist* 154(S4): S178–S188. <http://dx.doi.org/10.1086/303292>
- Baldauf, S.L. 2003. The Deep Roots of Eucaryotes. *Nature* 300: 1703–1706. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1085544>
- Baldauf, S.L. & Doolittle, W.F. 1997. Origin and evolution of the slime molds (Mycetozoa). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94(22): 12007–12012. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.94.22.12007>
- Bary, A. de. 1860a. Die Mycetozoen. Ein Beitrag zur Kenntniss der niedersten Thiere. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 10: 88–175.
- Bary, A. de. 1860b. XXV.-On the *Mycetozoa*. *The Annals and Magazine of Natural History [3rd Series]* 5(28): 233–243.
- Benson, D.A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D.J., Ostell, J. & Sayers, E.W. 2013. GenBank. *Nucleic Acids Research* 41: D36–42. <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1093/nar/gks1195>
- Bondarenko, N., Smirnov, A., Nassonova, E., Glotova, A. & Fiore-Donno, A.M. 2019. Mitochondrial genomes of Amoebozoa. *Protistology* 13(4): 179–191. <http://dx.doi.org/10.21685/1680-0826-2019-13-4-1>
- Borg Dahl, M., Shchepin, O.N., Schunk, C., Menzel, A., Novozhilov, Y.K. & Schnittler, M. 2018. A four year survey reveals a coherent pattern between occurrence of fruit bodies and soil amoebae populations for nivicolous myxomycetes. *Scientific Reports* 8(1): 11662. <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-018-30131-3>
- Bozonnet, J., Meyer, M. & Poulain, M. 1995. Les espèces nivales du genre *Lamproderma* (Myxomycètes) a périidium maculé. *Documents Mycologiques* 24(96): 1–8.
- Cainelli, R., Haan, M. de, Meyer, M., Bonkowski, M. & Fiore-Donno, A.M. 2020. Phylogeny of Physarida (Amoebozoa, Myxogastria) based on the small-subunit ribosomal RNA gene, redefinition of *Physarum pusillum* s. str. and reinstatement of *P. gravidum* Morgan. *Journal of Eukaryotic Microbiology* jeu.12783. <http://dx.doi.org/10.1111/jeu.12783>
- Castillo, A., Moreno, G., Illana, C. & Lago, J. 1997. A critical study of some Stemonitales. *Mycological Research* 101(11): 1329–1340. <http://dx.doi.org/10.1017/s0953756297004103>
- Cavalier-Smith, T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 Phyla. *Microbiological reviews* 57(4): 953–994.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73(3): 203–266. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185x.1998.tb00030.x>
- Cavalier-Smith, T., Fiore-Donno, A.M., Chao, E.E., Kudryavtsev, A., Berney, C., Snell, E.A. & Lewis, R. 2015. Multigene phylogeny resolves deep branching of Amoebozoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 83: 293–304. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.011>

- Christmas, M.J., Breed, M.F. & Lowe, A.J. 2016. Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants. *Conservation Genetics* 17(2): 305–320. <http://dx.doi.org/10.1007/s10592-015-0782-5>
- Dagamac, N.H.A., Rojas, C., Novozhilov, Y.K., Moreno, G., Schlueter, R. & Schnittler, M. 2017. Speciation in progress? A phylogeographic study among populations of *Hemitrichia serpula* (Myxomycetes). *PLoS ONE* 12(4): e0174825. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0174825>
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London.
- Dennison, M.L. 1945. The genus *Lamproderma* and its Relationships. I. *Mycologia* 37(1): 80–108. <http://dx.doi.org/10.1080/00275514.1945.12023971>
- Erastova, D.A., Novozhilov, Y.K. & Schnittler, M. 2017. Nivicolous myxomycetes of the Khibiny Mountains, Kola Peninsula, Russia. *Nova Hedwigia* 104(1–3): 85–110. [http://dx.doi.org/10.1127/nova\\_hedwigia/2015/0274](http://dx.doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2015/0274)
- Erastova, D.A., Okun, M. V., Novozhilov, Y.K. & Schnittler, M. 2013. Phylogenetic position of the enigmatic myxomycete genus *Kelleromyxa* revealed by SSU rDNA sequences. *Mycological Progress* 12(3): 599–608. <http://dx.doi.org/10.1007/s11557-013-0892-8>
- Fiore-Donno, A.M., Berney, C., Pawlowski, J. & Baldauf, S.L. 2005. Higher-Order Phylogeny of Plasmodial Slime Molds (Myxogastria) Based on Elongation Factor 1-A and Small Subunit rRNA Gene Sequences. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52(3): 201–210. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1550-7408.2005.00032.x>
- Fiore-Donno, A.M., Clissmann, F., Meyer, M., Schnittler, M. & Cavalier-Smith, T. 2013. Two-Gene Phylogeny of Bright-Spored Myxomycetes (Slime Moulds, Superorder Lucisporidia). *PLoS ONE* 8(5): e62586. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0062586>
- Fiore-Donno, A.M., Kamono, A., Chao, E.E., Fukui, M. & Cavalier-Smith, T. 2010. Invalidation of *Hyperamoeba* by Transferring its Species to Other Genera of Myxogastria. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* 57(2): 189–196. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1550-7408.2009.00466.x>
- Fiore-Donno, A.M., Kamono, A., Meyer, M., Schnittler, M., Fukui, M. & Cavalier-Smith, T. 2012. 18S rDNA Phylogeny of *Lamproderma* and Allied Genera (Stemonitales, Myxomycetes, Amoebozoa). *PLoS ONE* 7(4): e35359. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0035359>
- Fiore-Donno, A.M., Meyer, M., Baldauf, S.L. & Pawlowski, J. 2008. Evolution of dark-spored Myxomycetes (slime-molds): Molecules versus morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46(3): 878–889. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.011>
- García-Porta, M. & Llimona, X. 2005. Dades inèdites sobre els mixomicets de Catalunya. *Revista Catalana de Micologia* 27: 55–73.
- Gorris, M., Gràcia, E., Vila, J. & Llimona, X. 1999. Alguns mixomicets, principalment quionòfils, nous o poc citats als Pirineus catalans. *Revista Catalana de Micologia* 22: 23–34.
- Gràcia, E. 1986. Mixomicets quionòfils. *Collectanea Botanica* 16(2): 251–253.
- Gray, W.D. 1938. The effect of light on the fruiting of Myxomycetes. *American Journal of Botany* 25(7): 511–522. <http://dx.doi.org/10.1002/j.1537-2197.1938.tb09253.x>
- Gray, W.D. & Alexopoulos, C.J. 1968. *Biology of the Myxomycetes*. Ronald Press Co., New York.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin.

- Hall, T. 2017. BioEdit.
- Hennig, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hoppe, T. & Kutschera, U. 2010. In the shadow of Darwin: Anton de Bary's origin of myxomycetology and a molecular phylogeny of the plasmodial slime molds. *Theory in Biosciences* 129: 15–23. <http://dx.doi.org/10.1007/s12064-009-0079-7>
- Hoppe, T. & Schwippert, W.W. 2014. Hydrophobicity of myxomycete spores: an undescribed aspect of spore ornamentation. *Mycosphere* 5(4): 601–606. <http://dx.doi.org/10.5943/mycosphere/5/4/12>
- Illana, C., Moreno, G. & Castillo, A. 1993. Spanish Myxomycetes. VIII. Some nivicolous Myxomycetes from Central Spain. *Cryptogamie, Mycologie* 14(4): 241–253.
- Inchaussandague, M., Skigin, D., Carmaran, C. & Rosenfeldt, S. 2010. Structural color in Myxomycetes. *Optics Express* 18(15): 16055–16063. <http://dx.doi.org/10.1364/oe.18.016055>
- Ing, B. 2003. Snowline Myxomycetes in Britain. *Field Mycology* 4(1): 7–14. [http://dx.doi.org/10.1016/s1468-1641\(10\)60170-3](http://dx.doi.org/10.1016/s1468-1641(10)60170-3)
- Ing, B. & Stephenson, S.L. 2017. The History of the Study of Myxomycetes. Stephenson, S.L. & Rojas, C. (eds.). *Myxomycetes Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*, 41–81. Academic Press, Elsevier <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-805089-7.00002-0>
- Inkscape Project. 2021. Inkscape.
- Inouye, D.W. 2020. Effects of climate change on alpine plants and their pollinators. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1469(1): 26–37. <http://dx.doi.org/10.1111/nyas.14104>
- International code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Shenzhen Code). 2018. Koeltz Botanical Books <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.12705/code.2018>
- Janik, P. & Ronikier, A. 2016. *Meriderma* species (Myxomycetes) from the Polish Carpathians: a taxonomic revision using SEM-visualized spore ornamentation. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 85(1): 3492. <http://dx.doi.org/10.5586/asbp.3492>
- Janik, P., Szczepaniak, M., Lado, C. & Ronikier, A. 2021. *Didymium pseudonivicola*: A new myxomycete from the austral Andes emerges from broad-scale morphological and molecular analyses of *D. nivicola* collections. *Mycologia* 113(5): 1–16. <http://dx.doi.org/10.1080/00275514.2021.1961068>
- Johannesen, E.W. & Vetlesen, P. 2020. New and rare myxomycetes (Mycetozoa, Myxogastria) in Norway, including a complete checklist of Norwegian myxomycete species. *Agarica* 40: 1–138.
- Kamono, A., Meyer, M., Cavalier-Smith, T., Fukui, M. & Fiore-Donno, A.M. 2013. Exploring slime mould diversity in high-altitude forests and grasslands by environmental RNA analysis. *FEMS Microbiology Ecology* 84: 98–109. <http://dx.doi.org/10.1111/1574-6941.12042>
- Katoh, K. & Standley, D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30(4): 772–780. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- Keller, H.W., Everhart, S.E. & Kilgore, C.M. 2017. The Myxomycetes: Introduction, Basic Biology, Life Cycles, Genetics, and Reproduction. Stephenson, S.L. & Rojas, C. (eds.). *Myxomycetes Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*, 1–40. Elsevier <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-805089-7.00001-9>

- Keller, H.W., Price, R., Stone, B.G. & Forrester, E.D. 2020. *Arcyria versicolor* of western mountains, U.S.A. (*Myxomycetes: Trichiales: Trichiaceae*): a morphological and taxonomic study with observations of nivicolous species. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 14(2): 435–459. <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.17348/jbrit.v14.i2.10>
- Kohler, T., Wehrli, A. & Jurek, M., eds. 2014. Mountains and climate change: A global concern. Centre for Development and Environment (CDE), Swiss Agency for Development and Cooperation (SDC) and Geographica Bernensia, Bern, Switzerland.
- Kowalski, D.T. 1967. Observations on the Dianemaceae. *Mycologia* 59(6): 1075–1084. <http://dx.doi.org/10.2307/3757277>
- Kowalski, D.T. 1968. Observations on the genus *Lamproderma*. *Mycologia* 60(4): 756–768. <http://dx.doi.org/10.1080/00275514.1968.12018636>
- Kowalski, D.T. 1970. The species of *Lamproderma*. *Mycologia* 62(4): 621–672. <http://dx.doi.org/10.2307/3757653>
- Kowalski, D.T. 1971. The Genus *Lepidoderma*. *Mycologia* 63(3): 490–516. <http://dx.doi.org/10.2307/3757548>
- Kowalski, D.T. 1975a. The genus *Diacheopsis*. *Mycologia* 67(3): 616–628. <http://dx.doi.org/10.2307/3758397>
- Kowalski, D.T. 1975b. The Myxomycete taxa described by Charles Meylan. *Mycologia* 67(3): 448–494. <http://dx.doi.org/10.1080/00275514.1975.12019774>
- Kozub, D., Shapoval, J., Yatsenko, S., Starikh, V. & Dobarskyi, A. 2000. Helicon Focus.
- Kryvomaz, T.I. & Stephenson, S.L. 2017. Preliminary evaluation of the possible impact of climate change on myxomycetes. *Nova Hedwigia* 104(1–3): 5–30. [http://dx.doi.org/10.1127/nova\\_hedwigia/2016/0379](http://dx.doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2016/0379)
- Kuhnt, A. 2009. Nivicolous Myxomyceten aus Deutschland (unter besonderer Berücksichtigung der bayerischen Alpen). Teil IV. *Zeitschrift für Mykologie* 75(2): 189–230.
- Kuhnt, A. 2014. Bemerkenswerte “Schleimpilze” (Amoebozoa, Myxomycetes) aus Deutschland: Neu- und Wiederfunde seltener Arten. *Berichte de Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 84: 39–64.
- Kuhnt, A. 2017. Bemerkenswerte Myxomycetenfunde: Neue Arten, Neukombinationen und Nachweise seltener Arten. *Berichte de Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 87: 93–128.
- Kuhnt, A. 2019. Bemerkenswerte Myxomycetenfunde: Neue Arten, Neukombinationen und Nachweise seltener Arten, Teil 2. *Berichte de Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 89: 139–222.
- Lado, C. 1991. Catálogo comentado y síntesis corológica de los *Myxomycetes* de la península ibérica e islas Baleares (1788-1990). *Ruizia* 9: 142.
- Lado, C. 2004. Nivicolous myxomycetes of the Iberian Peninsula: considerations on species richness and ecological requirements. *Systematics and Geography of Plants* 74(1): 143–157.
- Lado, C. 2005. An online nomenclatural information system of Eumycetozoa. Madrid. Real Jardín Botánico. CSIC. <https://www.eumycetozoa.com>
- Lado, C. & Ronikier, A. 2008. Nivicolous myxomycetes from the Pyrenees: notes on taxonomy and species diversity. Part 1. Physarales and Trichiales. *Nova Hedwigia* 87(3–4): 337–360. <http://dx.doi.org/10.1127/0029-5035/2008/0087-0337>

- Lado, C. & Ronikier, A. 2009. Nivicolous myxomycetes from the Pyrenees: notes on the taxonomy and species diversity. Part 2. Stemonitales. *Nova Hedwigia* 89(1–2): 131–145. <http://dx.doi.org/10.1127/0029-5035/2009/0089-0131>
- Lado, C., Ronikier, A., Ronikier, M. & Drozdowicz, A. 2005. Nivicolous Myxomycetes from the Sierra de Gredos (Central Spain). *Nova Hedwigia* 81(3–4): 371–394. <http://dx.doi.org/10.1127/0029-5035/2005/0081-0371>
- Lado, C. & Wrigley de Basanta, D. 2008. A Review of Neotropical Myxomycetes (1828-2008). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65(2): 211–254. <http://dx.doi.org/10.3989/ajbm.2008.v65.i2.293>
- Lavoise, C., Bellido, F., Mateos-Moreno, M. & Paz, A. 2015. Myxomycetes nivícolas de la Comunidad de Cantabria. *Yesca* 27: 99–126.
- Leontyev, D. V. & Schnittler, M. 2017. The Phylogeny of Myxomycetes. Stephenson, S.L. & Rojas, C. (eds.). *Myxomycetes Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*, 83–106. Academic Press, Elsevier <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-805089-7.00003-2>
- Leontyev, D. V., Schnittler, M., Moreno, G., Stephenson, S.L., Mitchell, D.W. & Rojas, C. 2014. The genus *Alwisia* (Myxomycetes) revalidated, with two species new to science. *Mycologia* 106(5): 936–948. <http://dx.doi.org/10.3852/13-314>
- Leontyev, D. V., Schnittler, M. & Stephenson, S.L. 2015. A critical revision of the *Tubifera ferruginosa* complex. *Mycologia* 107(5): 959–985. <http://dx.doi.org/10.3852/14-271>
- Leontyev, D. V., Schnittler, M., Stephenson, S.L., Novozhilov, Y.K. & Shchepin, O.N. 2019. Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes. *Phytotaxa* 399(3): 209–238. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.399.3.5>
- Letunic, I. & Bork, P. 2019. Interactive Tree Of Life (iTOL) v4: recent updates and new developments. *Nucleic Acids Research* 47(W1): W256–W259. <http://dx.doi.org/10.1093/nar/gkz239>
- Link, J.H.F. 1833. *Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse*. Berlin.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae*. Impensis Direct. Laurentii Salvii, Stockholm.
- Lister, A. 1894. *A monograph of the Mycetozoa*. British Museum Natural History, London.
- Lister, A. & Lister, G. 1925. *A monograph of the Mycetozoa. A descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum*. British Museum Natural History, London.
- Liu, C.-H. & Chang, J.-H. 2014. Myxomycetes of Taiwan XXV. The family Stemonitaceae. *Taiwania* 59(3): 210–219. <http://dx.doi.org/10.6165/tai.2014.59.210>
- Macbride, T.H. & Martin, G.W. 1934. *The Myxomycetes*. The Macmillan Company, New York.
- Martí-Pino, D. & Font, X. 2010. *ZamiaDroid*.
- Martin, G.W. & Alexopoulos, C.J. 1969. *The Myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa.
- Massee, G. 1892. *A monograph of the Myxogastres*. Methuen & Co., London.
- McCarthy, C. 1998. *Chromas*.
- Meyer, M. & Poulain, M. 1998. *Diacheopsis kowalskii* et *Diacheopsis pauxilla* deux nouvelles espèces de myxomycètes. *Bulletin de la Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie* 150: 27–37.

- Meylan, C. 1908. Contributions à la connaissance des myxomycètes du Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 44(164): 285–302.
- Meylan, C. 1920. Contribution à la connaissance des Myxomycètes de la Suisse. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 53(199): 451–463.
- Meylan, C. 1932. Les espèces nivales du genre *Lamproderma*. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 57(228): 359–373.
- Meylan, C. 1935. Recherches sur les Myxomycètes suisses en 1933-34. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 58(236): 319–320.
- Moreno, G., Illana, C., Castillo, A. & García, J.R. 2001. Myxomycetes de Extremadura. Campiña sur. Impresos Postalx, S. L.
- Moreno, G., López-Villalba, Á. & Castillo, A. 2019a. Some nivicolous *Myxomycetes* from Colorado and New Mexico (USA) sent by Ted Stampfer. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 43: 5–15.
- Moreno, G., López-Villalba, Á., Castillo, A., Romanenko, K.O. & Leontyev, D. V. 2017. Notes on some myxomycetes from Crimea (Ukraine). *Mycotaxon* 132(3): 649–663. <http://dx.doi.org/10.5248/132.649>
- Moreno, G., Sánchez, A. & Castillo, A. 2010. Tres especies nivales del género *Comatricha*. *Zizak* 7: 73–78.
- Moreno, G., Sánchez, A. & Castillo, A. 2011. *Dianema leptotrichum* sp. nov. a new nivicolous myxomycete from Spain. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 35: 109–117.
- Moreno, G., Sánchez, A. & Castillo, A. 2012. *Comatricha nivalis* sp. nov. a new nivicolous myxomycete from Spain. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 36: 73–79.
- Moreno, G., Sánchez, A., Castillo, A., Singer, H. & Illana, C. 2003a. Nivicolous myxomycetes from the Sierra Nevada National Park (Spain). *Mycotaxon* 87: 223–242.
- Moreno, G., Sánchez, A., López-Villalba, Á. & Castillo, A. 2019b. *Lamproderma gadarramicum* sp. nov. A new nivicolous myxomycete from Spain. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 43: 17–24.
- Moreno, G., Sánchez, A., López-Villalba, Á., Monje, L. & Castillo, A. 2018a. First records of nivicolous *Myxomycetes* for Teide National Park, Tenerife, Canary Islands. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 42: 11–19.
- Moreno, G., Sánchez, A., Meyer, M., López-Villalba, Á. & Castillo, A. 2018b. Revision of the nivicolous species of the genus *Lepidoderma*. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 42: 39–77.
- Moreno, G., Sánchez, A., Singer, H., Illana, C. & Castillo, A. 2002. A study on nivicolous Myxomycetes. The genus *Lamproderma*. Edizioni Candusso, Lomazzo.
- Moreno, G., Singer, H. & Illana, C. 2004a. A taxonomic review on the nivicolous myxomycete species described by Kowalski. II. *Physarales* and *Trichiales*. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 13: 61–74.
- Moreno, G., Singer, H. & Illana, C. 2005. The nivicolous myxomycetes described by MARIANNE MEYER, MICHEL POULAIN and JEAN BOZONNET 1. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 14: 1–10.
- Moreno, G., Singer, H., Illana, C. & Sánchez, A. 2003b. SEM-studies on nivicolous *Myxomycetes*. The *Diderma niveum* complex in Europe. *Cryptogamie, Mycologie* 24(1): 39–58.

- Moreno, G., Singer, H., Sánchez, A. & Illana, C. 2004b. A critical study of some Stemonitales of North American herbaria and comparison with European nivicolous collections. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 28: 21–41.
- Nandipati, S.C.R., Haugli, K., Coucheron, D.H., Haskins, E.F. & Johansen, S.D. 2012. Polyphyletic origin of the genus *Physarum* (Physarales, Myxomycetes) revealed by nuclear rDNA mini-chromosome analysis and group I intron synapomorphy. *BMC Evolutionary Biology* 12: 166. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-12-166>
- Nannenga-Bremekamp, N.E. 1991. A guide to temperate Myxomycetes. Biopress Limited, Bristol.
- Neubert, H., Nowotny, W. & Baumann, K. 1993. Die Myxomyceten. Karlheinz Baumann Verlag, Gomaringen.
- Neubert, H., Nowotny, W., Baumann, K. & Marx, H. 1995. Die Myxomyceten. Karlheinz Baumann Verlag, Gomaringen.
- Neubert, H., Nowotny, W., Baumann, K. & Marx, H. 2000. Die Myxomyceten. Karlheinz Baumann Verlag, Gomaringen.
- Novozhilov, Y.K., Schnittler, M., Erastova, D.A., Okun, M. V., Shchepin, O.N. & Heinrich, E. 2013. Diversity of nivicolous myxomycetes of the Teberda State Biosphere Reserve (Northwestern Caucasus, Russia). *Fungal Diversity* 59: 109–130. <http://dx.doi.org/10.1007/s13225-012-0199-0>
- Oltra, M. 2008. *Myxomycetes* en ambientes nivales del Macizo de Gúdar y Javalambre. I. *Butlletí Societat Micològica Valenciana* 13: 3–49.
- Oltra, M. & Castillo, A. 2004. *Myxomycetes* de Castellón II. *Butlletí Societat Micològica Valenciana* 9: 113–127.
- Oltra, M. & Lado, C. 2015. Nuevos registros de Myxomycetes ibéricos conservados en el herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA-Fungi). I. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 39: 101–127.
- Oltra, M. & Singer, H. 2011. *Myxomycetes* en ambientes nivales del macizo de Gúdar y Javalambre. II. *Butlletí Societat Micològica Valenciana* 16: 41–71.
- Ortega, A. & Calonge, F. de D. 1979. Aportación al estudio de los hongos de Andalucía. II. Myxomycetes de la provincia de Granada. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 36: 9–16.
- Pankow, T. 1654. Herbarium portatile oder Behendes Kräuter-und Gewächs-Buch. Berlin.
- Poulain, M. & Meyer, M. 2005. Les *Lamproderma* (Myxomycota, Stemonitales) du groupe ovoideum. *Bulletin de la Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie* 176: 13–30.
- Poulain, M., Meyer, M. & Bozonnet, J. 2000. *Dianema inconspicuum* Poulain, Meyer & Bozonnet, Espèce Nouvelle de Myxomycota, et les Espèces Nivales du Genre *Dianema*. *Stapfia* 73: 85–92.
- Poulain, M., Meyer, M. & Bozonnet, J. 2002. Les espèces du genre *Lepidoderma*. *Scripta Botanica Belgica* 22: 73.
- Poulain, M., Meyer, M. & Bozonnet, J. 2011. Les Myxomycètes. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie
- Prihodko, I.S., Shchepin, O.N., Moreno, G., López-Villalba, Á., Novozhilov, Y.K. & Schnittler, M. 2020. Revision of the genus *Lepidoderma* de Bary (Didymiaceae, Myxomycetes)

- using molecular phylogenetic approach. *Genes & Cells* 15(3): 198.
- Rakoczy, L. 1962. The effect of light on the fructification of the slime-mold *Physarum nudum* Macbride as influenced by the age of the culture. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 31(4): 651–665. <http://dx.doi.org/10.5586/asbp.1962.045>
- Rammeloo, J. 1974. Structure of the epispore in the *Trichiaceae* (Trichiales, Myxomycetes), as seen with the scanning electron microscope. *Bulletin de la Société Royale de Belgique* 107(2): 353–359.
- Rammeloo, J. 1975. Structure of the epispore in the Stemonitales (Myxomycetes) as seen with the scanning electron microscope. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België* 45(3/4): 301–306.
- Rojas, C. & Kryvomaz, T. 2017. Myxomycetes in the 21st Century. Stephenson, S.L. & Rojas, C. (eds.). *Myxomycetes Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*, 413–435. Academic Press, Elsevier <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-805089-7.00013-5>
- Rojas, C. & Stephenson, S.L., eds. 2017. No Title. . *Myxomycetes Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*, 454. Academic Press, Elsevier
- Rojas, C. & Stephenson, S.L., eds. 2021. No Title. . *Myxomycetes Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*, 584. Academic Press, Elsevier <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1016/c2020-0-01675-0>
- Ronikier, A., Lado, C., Meyer, M. & Wrigley de Basanta, D. 2010. Two new species of nivicolous *Lamproderma* (Myxomycetes) from the mountains of Europe and America. *Mycologia* 102(3): 718–728. <http://dx.doi.org/10.3852/09-223>
- Ronikier, A. & Ronikier, M. 2009. How “alpine” are nivicolous myxomycetes? A worldwide assessment of altitudinal distribution. *Mycologia* 101(1): 1–16. <http://dx.doi.org/10.3852/08-090>
- Ronquist, F. 2012. Sistemática: reconstruir el árbol de la vida. Vargas, P. & Zardoya, R. (eds.). *El Árbol de La Vida: Sistemática y Evolución de Los Seres Vivos*, 1–11. Cimapress, S.L.
- Rostafinski, J.T. 1875. *Śluzowce* (Mycetozoa) Monografia. Nakladem Biblioteki Kórnickiej, Paris.
- Ruggiero, M.A., Gordon, D.P., Orrell, T.M., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R.C., Cavalier-Smith, T., Guiry, M.D. & Kirk, P.M. 2015. A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE* 10(4): 60. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>
- Rumpf, S.B., Hülber, K., Wessely, J., Willner, W., Moser, D., Gattringer, A., Klöner, G., Zimmermann, N.E. & Dullinger, S. 2019. Extinction debts and colonization credits of non-forest plants in the European Alps. *Nature Communications* 10(1): 4293. <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-019-12343-x>
- Sánchez, A. & Moreno, G. 2014. *Myxomycetes* del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama I. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 38: 79–101.
- Sánchez, A. & Moreno, G. 2016. Catálogo de *Myxomycetes* de Segovia. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 40: 37–68.
- Sánchez, A., Moreno, G., Illana, C. & Singer, H. 2002. A study of nivicolous Myxomycetes in Southern Europe, Sierra de Guadarrama, Spain. *Persoonia* 18(1): 71–84.
- Sánchez, A., Moreno, G., Illana, C. & Singer, H. 2007. Myxomycetes from the Peñalara Natural Park (Madrid). *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 31: 177–186.
- Schnittler, M., Dagamac, N.H.A., Leontyev, D. V., Shchepin, O.N., Novozhilov, Y.K. & Klahr,

- A. 2020. Quick n' Cheap – A simplified workflow to barcode plasmodial slime molds (*Myxomycetes*). *Karstenia* 58(2): 385–392. <http://dx.doi.org/10.29203/ka.2020.504>
- Schnittler, M., Dagamac, N.H.A. & Novozhilov, Y.K. 2017. Biogeographical Patterns in Myxomycetes. Stephenson, S.L. & Rojas, C. (eds.). *Myxomycetes Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*, 299–331. Academic Press, Elsevier <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-805089-7.00009-3>
- Schnittler, M., Erastova, D.A., Shchepin, O.N., Heinrich, E. & Novozhilov, Y.K. 2015. Four years in the Caucasus – observations on the ecology of nivicolous myxomycetes. *Fungal Ecology* 14: 105–115. <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2015.01.003>
- Shchepin, O.N., Novozhilov, Y.K. & Schnittler, M. 2014. Nivicolous myxomycetes in agar culture: some results and open problems. *Protistology* 8(2): 53–61.
- Shchepin, O.N., Novozhilov, Y.K. & Schnittler, M. 2016. Disentangling the taxonomic structure of the *Lepidoderma chailletii-carestianum* species complex (Myxogastria, Amoebozoa): genetic and morphological aspects. *Protistology* 10(4): 117–129. <http://dx.doi.org/10.21685/1680-0826-2016-10-4-1>
- Shchepin, O.N., Novozhilov, Y.K., Woyzichovski, J., Bog, M., Prikhodko, I.S., Fedorova, N., Gmshinskiy, V.I., Borg Dahl, M., Dagamac, N.H.A., Yajima, Y. & Schnittler, M. 2022. Genetic structure of the protist *Physarum albescens* (Amoebozoa) revealed by multiple markers and genotyping by sequencing. *Molecular Ecology* 31: 372–390. <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1111/mec.16239>
- Singer, H. 2007. Contribución al estudio taxonómico y corológico de los Myxomycetes nivícolas. Universidad de Alcalá
- Singer, H., Moreno, G. & Illana, C. 2004. A SEM-study of some types of nivicolous Physarales. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 13: 75–89.
- Singer, H., Moreno, G. & Illana, C. 2005a. A taxonomic review of the nivicolous species of myxomycetes described by Kowalski. I. Order Stemonitales. *Mycological Progress* 4(1): 3–10. <http://dx.doi.org/10.1007/s11557-006-0105-9>
- Singer, H., Moreno, G. & Illana, C. 2005b. Mountainous and nivicolous myxomycetes described by CHARLES MEYLAN. A SEM-study. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 14: 11–29.
- Singer, H., Moreno, G. & Illana, C. 2005c. Revision of type material of nivicolous species of Stemonitales. *Persoonia* 18(4): 485–497.
- Stephenson, S.L. 2011. From morphological to molecular: studies of myxomycetes since the publication of the Martin and Alexopoulos (1969) monograph. *Fungal Diversity* 50: 21–34. <http://dx.doi.org/10.1007/s13225-011-0113-1>
- Stephenson, S.L., Moreno, G. & Singer, H. 2007. Notes on some nivicolous myxomycetes from Australia and New Zealand including the description of a new species of *Lamproderma*. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 16: 11–23.
- Strelow, D., Haan, M. de, Bonkowski, M. & Fiore-Donno, A.M. 2020. New insights into the phylogeny of the dark-spored Myxomycetes (Amoebozoa: Conosa: Myxogastria: Fuscisporidia) and polyphyly of the genus *Stemonitis*. *Systematics and Biodiversity* 1–9. <http://dx.doi.org/10.1080/14772000.2020.1733128>
- Tamayama, M., Poulain, M. & Meyer, M. 2018. *Lamproderma yamamotoi* (Stemonitales), une nouvelle espèce nivicole de myxomycète. *Bulletin de la Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie* 228: 27–33.

- Trifinopoulos, J., Nguyen, L.-T., Haeseler, A. von & Minh, B.Q. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research* 44(W1): W232–W235. <http://dx.doi.org/10.1093/nar/gkw256>
- Vila, J. & Llimona, X. 1997. Els fongs del Parc Nacional d'Aigüestortes i estany de Sant Maurici i àrees pròximes, segons dades recents (1991-1997). . La Investigació Al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, 137–146. Generalitat de Catalunya, Direcció General del Medi Natural
- Wallroth, K.F.W. 1833. Flora cryptogamica Germaniae. Bluff, M.J. & Fingerhuth, C.A. (eds.). Compendium Florae Germanicae Sectio II Plantae Cryptogamicae s Cellulosae, 923. J.L. Schrag, Nürnberg.
- Woyzichovski, J., Shchepin, O.N., Dagamac, N.H.A. & Schnittler, M. 2021. A workflow for low-cost automated image analysis of myxomycete spore numbers, size and shape. *PeerJ* 9: e12471. <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.7717/peerj.12471>
- Wrigley de Basanta, D. 2004. The effect of simulated acid rain on corticolous myxomycetes. *Systematics and Geography of Plants* 74(1): 175–181.
- Wrigley de Basanta, D. & Estrada-Torres, A. 2017. Techniques for Recording and Isolating Myxomycetes. Stephenson, S.L. & Rojas, C. (eds.). *Myxomycetes Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*, 333–363. Elsevier <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-805089-7.00010-x>
- Yajima, Y., Hoshino, T., Kondo, N. & Chang, Y.-C. 2018. Fruiting body formation of the nivicolous myxomycete *Badhamia alpina* in moist chamber culture. *Mycoscience* 59(4): 268–276. <http://dx.doi.org/10.1016/j.myc.2017.04.001>

## **Artículos publicados**

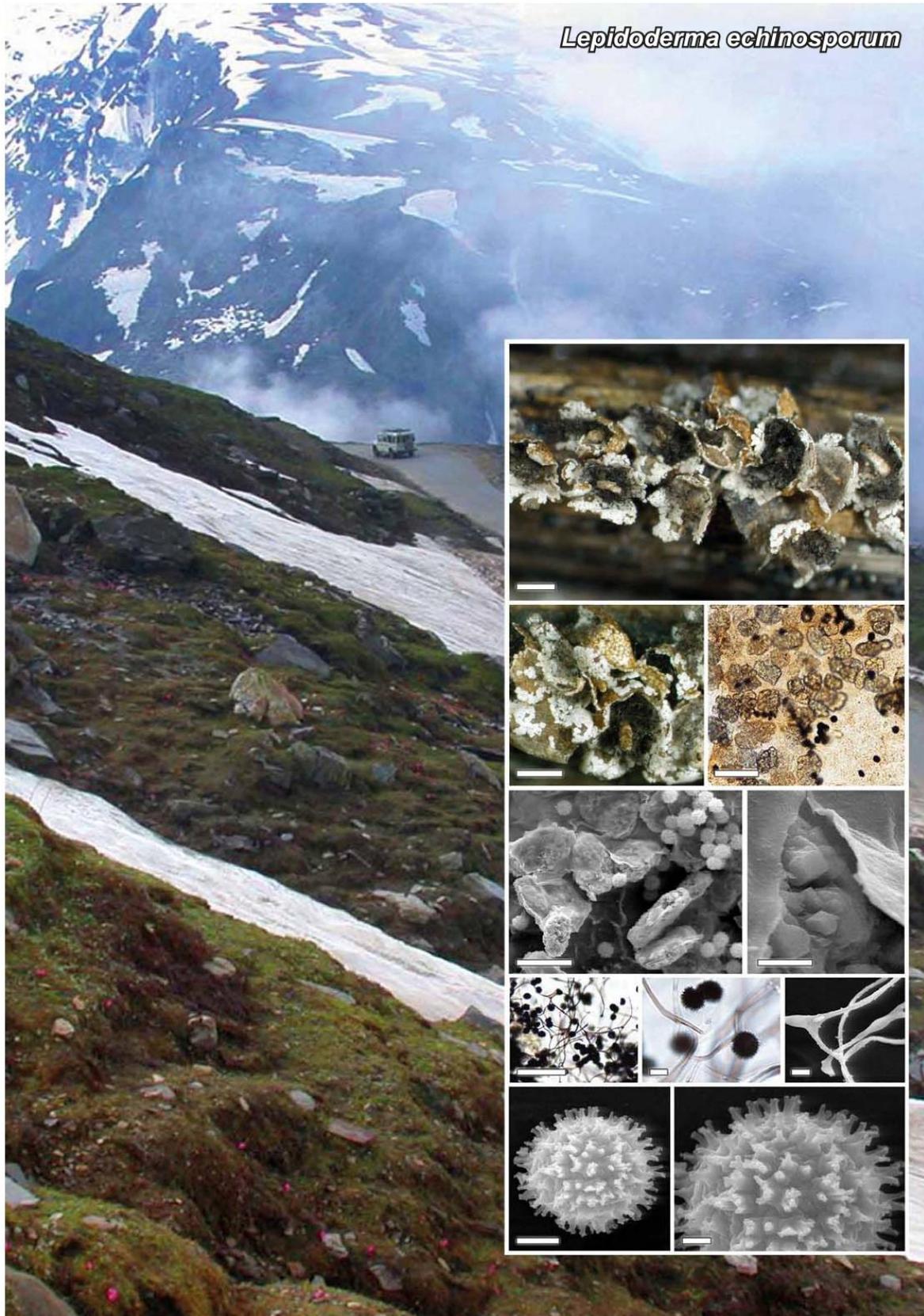


Artículos relacionados con la tesis

*Lepidoderma echinosporum* G. Moreno, Á. López-Villalba & S.L. Stephenson sp. nov.

230

Persoonia – Volume 37, 2016



Fungal Planet 471 – 21 December 2016

***Lepidoderma echinosporum*** G. Moreno, López-Villalba & S.L. Stephenson, *sp. nov.*

*Etymology.* *Echinosporum* (from Latin *echinos* = spine and *spora* = spore) refers to the conspicuous spines on the spores.

*Classification* — *Didymiaceae*, *Physarales*, *Myxomycetes*.

*Sporocarps* sessile, 1–2 mm diam and 1–1.2 mm high. *Peridium* double with apical longitudinal dehiscence, fissures forming stellate radial plates. *Outer layer* membranous, dark brown, the *inner layer* formed by small white flat and prismatic plates of calcium carbonate, which are projected as small lumps on the outer layer, these falling off after dehiscence of the sporocarps. *Columella* well developed, cylindrical, straw-coloured to brown-dark, formed by small plates of calcium carbonate, the latter similar to those of the inner layer, which occupies almost the entire interior of the sporotheca. *Hypothallus* light brown, membranous. *Capillitium* branched and arising along the columella and extending towards the inner peridium, formed by dark brown filaments, 1.5–2 mm diam. *Spores* globose to subglobose, 15–17.7(–18) × 14–17 µm, av. 16.3 × 15.4 µm,  $Q_{av} = 1.06$ , brown blackish in transmitted light, with numerous spines, the *spines* very sharp, curved, sometimes dichotomously branched at the apex. Under SEM the *spore ornamentation* is formed by large baculae, these sometimes fused into short ridges and the apices with more or less coralloid branches.

*Habitat & Distribution* — This is a nivicolous species occurring gregariously in groups of 5–30 sporocarps. It is apparently very rare in the study area.

*Typus.* INDIA, Himachal Pradesh Province, 50 km N of Manali and S of Rohtang Pass, N32°20'23.9" and E77°13'08.2", elevation 3240 m, on dead semi-woody stems near the margin of a melting snowbank along National Highway 21, 19 May 2006, S.L. Stephenson 21862 (holotype AH 46061; isotype in BPI, MycoBank MB818415).

*Additional specimens examined.* ***Lepidoderma peyerimhoffii***: SPAIN, Granada, Sierra Nevada, Cauchiles, in *Carduus carlinoides* subsp. *hispanicus* (Asteraceae), 14 Aug. 2001, A. Sánchez & M. Sánchez, AH 29293. ***Lepidoderma trevelyanii***: SPAIN, Ávila, Aveinte, in bark of *Populus* sp. (Salicaceae), 26 Mar. 1977, G. Moreno, AH 45471.

*Notes* — *Lepidoderma echinosporum* is characterised by having sporocarps with stellate dehiscence, a cylindrical columella which occupies almost the entire interior of the sporotheca, an inner layer of the peridium formed by prismatic thick plates of calcium carbonate and spores 16.3 × 15.4 µm on average, with very dark and marked prominent spines. *Lepidoderma trevelyanii* shares a similar morphology but differs in having a smaller and often globose but non-cylindrical columella and warty spores that range in diam from 11–12.5 µm. *Lepidoderma peyerimhoffii* differs by having sporocarps with a tesserae, well-marked, dehiscence with prismatic plates, the latter with whitish edges and smaller (12.0–13.5 µm diam) warty spores. *Lepidoderma takahashii* can be distinguished by its warty spores which are only 9–11.7 × 7.8–9.6 µm diam and its very small globose columella at the base of the sporotheca (Yamamoto 1998).

In order to determine if there were any morphologically similar species in Asia, the monographs of Japan (Yamamoto 1998), India (Thind 1977, Lakhnopal & Mukerji 1981) and China (Li et al. 2007) were reviewed, but no such species were noted.

*Colour illustrations.* India, 50 km N of Manali and S of Rohtang Pass, 3240 m, on dead semi-woody stems near the margin of a melting snowbank along National Highway 21, where the holotype was collected; sporocarps with a double peridium, cylindrical columella, prismatic plates of calcium carbonate, prismatic plates of calcium carbonate as observed under scanning electron microscope (SEM), detail of a prismatic plate; capillitium; spores and capillitium, capillitium observed under SEM, spore, details of the spore ornamentation (holotype AH 46061). Scale bars = 1 mm (sporocarps), 100 µm (prismatic plates under light microscope), 50 µm (prismatic plates under SEM), 5 µm (detail of prismatic plate under SEM), 100 µm (capillitium), 10 µm (spores and capillitium), 5 µm (capillitium under SEM), 5 µm (spore under SEM), 2 µm (detail of spore ornamentation under SEM).

Gabriel Moreno, Ángela López-Villalba & Aurelio Castillo, Departamento de Ciencias de la Vida (Unidad Docente de Botánica), Universidad de Alcalá, E-28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain; e-mail gabriel.moreno@uah.es, angelalv92@gmail.com & aurelio.castillo@uah.es

Steven L. Stephenson, Department of Biological Sciences, University of Arkansas, Fayetteville, Arkansas 72701, USA; e-mail: slsteph@uark.edu

*Notes on four taxa of nivicolous Myxomycetes from northwestern India***NOTES ON FOUR TAXA OF NIVICOLOUS MYXOMYCETES FROM NORTHWESTERN INDIA**G. MORENO <sup>1</sup>, Á. LÓPEZ-VILLALBA <sup>1</sup> & S.L. STEPHENSON <sup>2</sup><sup>1</sup> Departamento Ciencias de la Vida (Botánica), Universidad de Alcalá, Facultad de Ciencias, Alcalá de Henares, 28805 Madrid, Spain  
gabriel.moreno@uah.es; angelalv92@gmail.com<sup>2</sup> Department of Biological Sciences, University of Arkansas, Fayetteville, AR 72701, USA  
slsteph@uark.edu

**Summary.** MORENO, G., Á. LÓPEZ-VILLALBA & S.L. STEPHENSON (2018). Notes on four taxa of nivicolous *Myxomycetes* from northwestern India. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 42: 3–10. Four taxa of nivicolous myxomycetes not previously known to occur in the Himalayan Mountains of northwestern India are reported herein. Information is provided on these taxa (*Didymium dubium*, *Lamproderma ovoideum*, *L. ovoideum* var. *cucumer* and *Trichia alpina*), which were recorded as a result of a survey carried out in May 2006. Important morphological features are illustrated for the first three taxa, and the occurrence of nivicolous myxomycetes in the snowbank habitats of northwestern India is discussed.

**Key words:** *Amoebozoa*, *Didymium*, *Lamproderma*, myxobiota, slime moulds, taxonomy, *Trichia*.

**Resumen.** MORENO, G., Á. LÓPEZ-VILLALBA & S.L. STEPHENSON (2018). Notas acerca de cuatro taxones de *Myxomycetes* del noroeste de India. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 42: 3–10. Se citan cuatro nuevos taxones de myxomycetes nivales recogidos en las montañas del Himalaya, en el noroeste de la India. Se describen estos taxones (*Didymium dubium*, *Lamproderma ovoideum*, *L. ovoideum* var. *cucumer* y *Trichia alpina*) recogidos en una expedición en mayo de 2006. Las características morfológicas más importantes de los tres primeros se encuentran ilustradas, y se discute la presencia de myxomycetes nivales en el noroeste de India.

**Palabras clave:** *Amoebozoa*, *Didymium*, hongos mucilaginosos, *Lamproderma*, myxobiota, taxonomía, *Trichia*.

**INTRODUCTION**

A distinctive ecological assemblage of myxomycetes is associated with alpine snowbank habitats in temperate and (more rarely) boreal regions of world. In those areas where there is enough snowfall during the winter to produce accumulations of snow sufficiently large to persist until late spring and early summer, the species that make up this assemblage (which are referred to as “snowbank” or “nivicolous”

myxomycetes) can be found fruiting along the margins of melting snowbanks. For example, in the Rocky Mountains of western North America (MITCHEL & *al.*, 1980), the Alps of Europe (RONIKIER & RONIKIER, 2009), and the Snowy Mountains of southeastern Australia (STEPHENSON & SHADWICK, 2009), the myxomycetes associated with this rather special and very limited microhabitat are often relatively common (STEPHENSON, 2010). Although the majority of the records for the group are from

temperate latitudes, nivicolous myxomycetes also are known from above the Arctic Circle (ERASTOVA & *al.*, 2017), from the subantarctic islands (STEPHENSON & *al.*, 2007), and from some high-elevation areas on tropical mountains (STEPHENSON, unpub. data).

Although nivicolous myxomycetes might be expected to occur in the rather extensive montane snowbank habitats which exist in the Himalayan Mountains of northwestern India, studies of the group are limited. However, during May of 2006, one (SLS) of the coauthors of this paper had the opportunity to carry out a survey for nivicolous myxomycetes at a locality in the state of Himachal Pradesh, north of the city of Manali. Some of the species recorded in this survey have been reported in two previous papers (MORENO & *al.*, 2016, 2018). The purpose of the present paper is to provide information on four additional taxa obtained as a result of this same survey.

#### MATERIALS AND METHODS

The material considered herein is preserved in the herbarium of the Department of Plant Biology, University of Alcalá (AH) and in the herbarium of the University of Arkansas (UARK). The specimens actually subjected to detailed examination were mounted in Hoyer's medium according to MORENO & MANJÓN (2010). Spores were measured under a microscope equipped with an oil immersion lens, and the measurements included surface structures such as spines or warts. Light microscopy (LM) was carried out with a Nikon microscope equipped with an automatic photographic system (Nikon, Tokyo). Scanning electron micrographs (SEM) were obtained with the use microscope DSM-950 (Zeiss, Jena). For ultramicroscopic studies, the material to be examined was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28-30%) for 30 min, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 min, fixed for 2 h in pure ethylene glycol dimethyl ether (= 1,2-dimethoxymethane) and finally immersed in pure acetone for at least 2 h. This was followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This

technique uses very little material (e.g., one sporocarp, a portion of a sporocarp, or only a few spores).

#### TAXONOMY

*Didymium dubium* Rostaf., *Sluzowce monogr.*: 152 (1874)

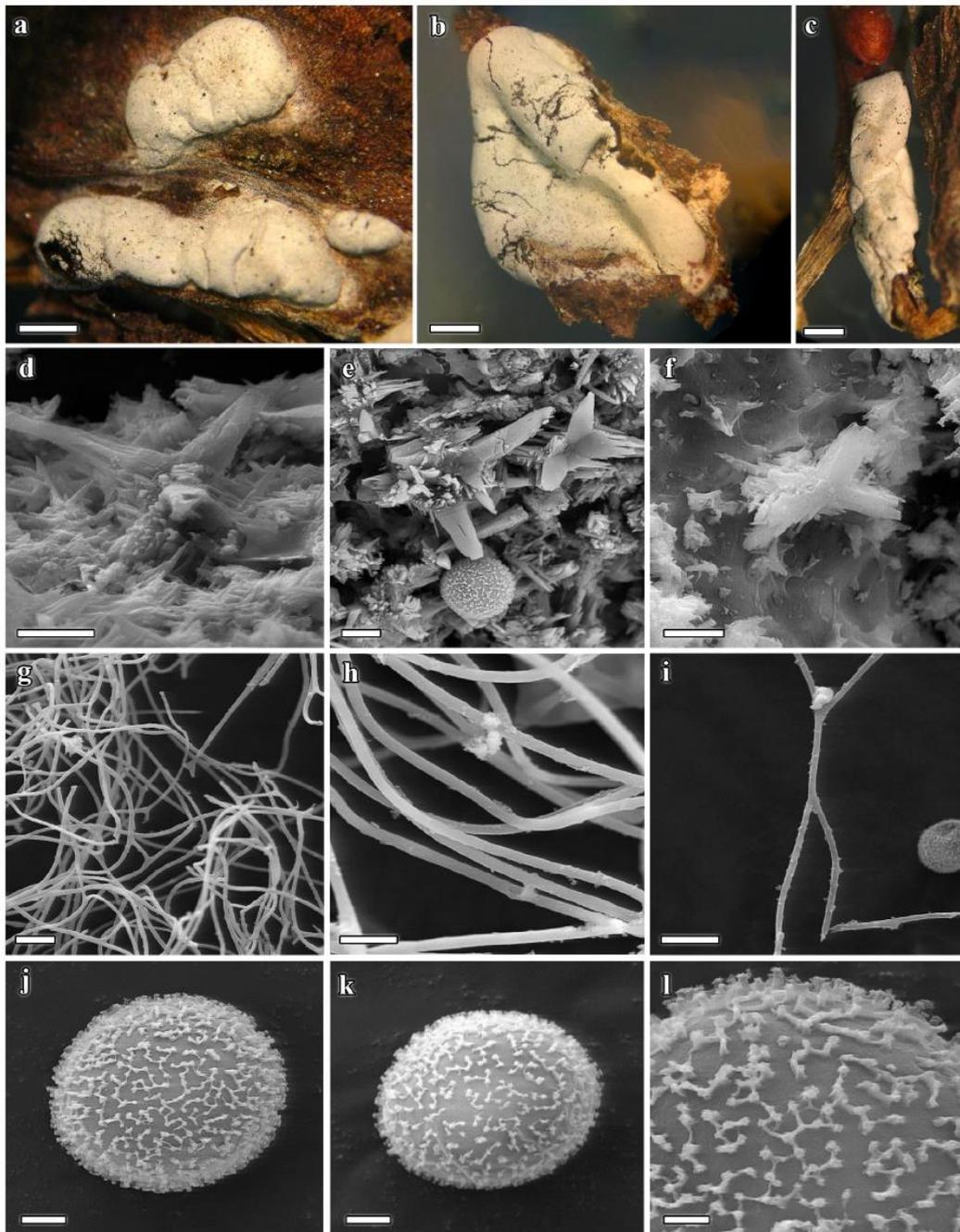
Material examined — India: Himachal Pradesh, north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 21 May 2006, *leg.* Stephenson 21263 (in AH as 46523). *Ibidem*, 21 May 2006, *leg.* Stephenson 21243. *Ibidem*, 21 May 2006, *leg.* Stephenson 21253. *Ibidem*, 22 May 2006, *leg.* Stephenson 21273.

Fructifications forming long plasmodiocarps, 0.5-7 × 1-2.5 mm. Peridium membranous, hyaline, covered with a continuous layer of white crystals of calcium carbonate assembled as visible flakes under LM. Capillitium abundant, consisting of brown, straight, and branching threads, mostly smooth or with few granules, with few expansions, and transverse to dichotomous ramifications. Pseudocolumella not always present but when present narrow, white, the capillitium emerging from it and connecting to the peridium. Spores dark brown to blackish in mass, violaceous-brown in transmitted light, globose to subglobose, 11-13 µm diam., densely verrucose with warts united by short crests.

Remarks: The SEM images generated in the present study verify the double structure of the peridium, with the inner layer membranous and the outer layer formed by sharp, stellate calcium carbonate crystals. The SEM images also show the structure and morphology of the threads of the capillitium and provide a clearer view of the crests between the baculae. The crests are lower and narrower than the baculae, and this accounts for their reticulate or subreticulate appearance under a phase contrast microscope.

The morphospecies commonly recognized as *Didymium dubium* Rostaf. probably consists of a species complex which includes both nivicolous and non-nivicolous forms. POULAIN & *al.* (2011) and MORENO & *al.* (2018) referred to this species as nivicolous, while HÄRKÖNEN

NOTES ON FOUR TAXA OF NIVICOLOUS MYXOMYCETES FROM NORTHWESTERN INDIA



**Fig. 1.** *Didymium dubium* Rostaf., Stephenson 21263. a-c. Details of the plasmodiocarps, d-e. Continuous layer of crystals of calcium on the peridium, f. Membranous layer of the peridium, g. Abundant capillitium, h. Detail of the capillitium, i. Dichotomous branches of the capillitium, j-k. Spores, i. Detail of spore ornamentation. Scale bars: a-c = 1 mm, d-f = 5  $\mu$ m, g = 10  $\mu$ m, h = 5  $\mu$ m, i = 10  $\mu$ m, j-k = 2  $\mu$ m, l = 1  $\mu$ m.

G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & S.L. STEPHENSON

(1981) and RANADE & *al.* (2012) have reported it under non-nivicolous conditions.

*Lamproderma ovoideum* Meyl., *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 57: 370 (1932) [1931]

Material examined — India: Himachal Pradesh, north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 22 May 2006, on ground litter near the edge of a melting snowbank in an alpine meadow, *leg.* Stephenson 21264 in AH 49109.

Sporocarps stalked, 1-1.5 × 0.7-1.2 mm, forming dense colonies. Sporotheca widely ovoid, rarely subglobose. Stalk black, 1/3-1/4 of the height of the sporocarp. Peridium dark violaceous under LM, pale brown under transmitted light, iridescent, smooth, without maculae, and without acicular crystals. Columella brownish-black, reaching 2/3 of the total height of the sporocarp.

Capillitium abundant, dark red-brown, branched, anastomosed, with sharp and clearer tips, main branches emerging from the entire length of the columella, with membranous, red-brown expansions. Spores black in mass, violaceous-brown under transmitted light, sometimes with a paler zone, globose to subglobose, 13-14.5 µm diam., warted. Under SEM the ornamentation of the spores consists of clustered and regularly distributed baculae, which rarely join to form short crests. This ornamentation is similar to that of the leptotype studied by MORENO & *al.* (2002).

Remarks — This species is characterized by the ovoid sporotheca, the short stalk, the abundant, dark, branched, and anastomosed capillitium which emerges from the entire length of the columella, and the large spores, normally exceeding 13 µm in diam., the latter densely warted under LM. *Lamproderma cucumer* (Meyl.) Nowotny & H. Neubert is

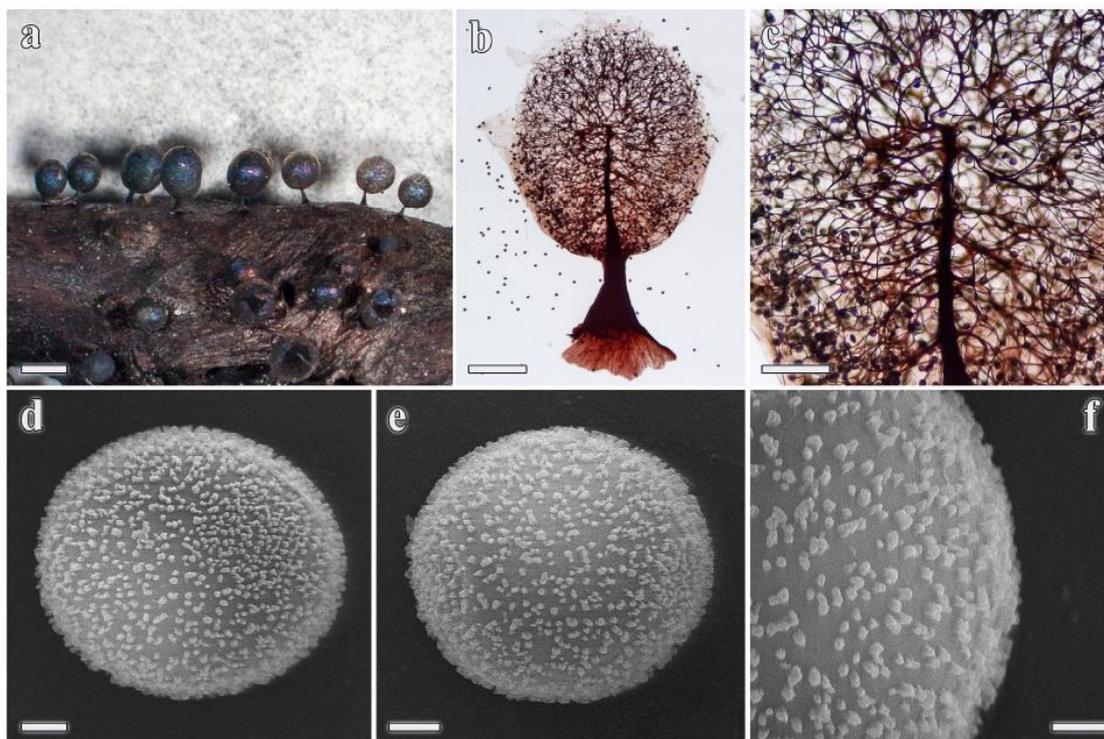


Fig. 2.- *Lamproderma ovoideum* Meyl., Stephenson 21264. a. Sporocarps, b. Sporocarp by LM, c. Details of the columella and capillitium, d-e. Spores, f. Detail of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1 mm, b = 250 µm, c = 100 µm, d-e = 2 µm, f = 1 µm.

## NOTES ON FOUR TAXA OF NIVICOLOUS MYXOMYCETES FROM NORTHWESTERN INDIA

morphologically similar species which differs mainly from *L. ovoideum* Meyl. in the smaller spores (11.5-13.5 µm in diam.). MORENO & al. (2002) were unable to identify any other macro- or microscopical differences, so they came to the conclusion that *L. cucumer* should be recognized as a variety of *L. ovoideum* Meyl.

***Lamproderma ovoideum* var. *cucumer* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 367 (1932)**

Material examined — India: Himachal Pradesh, north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 20 May 2006, on ground litter near the edge of a melting snowbank in an alpine meadow, leg. Stephenson 21274 (in AH as 49087). *Ibidem*, leg. Stephenson 21284 (in AH as 49088).

Sporocarps sessile, rarely stalked, 0.8-2 × 0.5-1.1 mm. Sporotheca ellipsoidal to ovoid. Stalk very short, black, sometimes a continuation of the hypothallus. Peridium smooth, iridescent with silvery-violaceous shades, without maculae and without crystals. Columella dark red-brown with membranous expansions from which the capillitium emerges as main branches. Capillitium dark red-brown, anastomosed, with sharp tips. Spores black in mass, violaceous-brown under transmitted light, with a paler zone, globose to subglobose, 10-12 µm diam., densely warted. Under SEM the ornamentation of the spores consists of clustered and regularly distributed baculae, which rarely join to form short crests.

Remarks — This variety is characterized by the ellipsoidal to ovoid sporotheca, the absent or very short stalk, the dark capillitium which emerges along the entire length of the columella, and spores 10-12 µm in diam., the latter densely warted under transmitted light. Specimen 21284 has membranous expansions, mainly at the apex of the columella, and a clearer capillitium, pale red-brown, abundant and thick, and the sporothecae are ovoid to shortly ellipsoidal, a description closer to that of *Lamproderma ovoideum* var. *ovoideum* Meyl.

***Trichia alpina* (R.E. Fr.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 53: 460 (1921)**

Material examined — India: Himachal Pradesh, north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 20 May 2006, on ground litter near the edge of a melting snowbank in an alpine meadow, leg. Stephenson 21185. *Ibidem*, 20 May 2006, leg. Stephenson 21189. *Ibidem*, 20 May 2006, leg. Stephenson 21204. *Ibidem*, 20 May 2006, leg. Stephenson 21210. *Ibidem*, 21 May 2006, leg. Stephenson 21215. *Ibidem*, 21 May 2006, leg. Stephenson 21216. *Ibidem*, 21 May 2006, leg. Stephenson 21217. *Ibidem*, 21 May 2006, leg. Stephenson 21222. *Ibidem*, 21 May 2006, leg. Stephenson 21255. *Ibidem*, 22 May 2006, leg. Stephenson 21270. *Ibidem*, 22 May 2006, leg. Stephenson 21270. *Ibidem*, 22 May 2006, leg. Stephenson 21272. *Ibidem*, 22 May 2006, leg. Stephenson 21296. *Ibidem*, 22 May 2006, leg. Stephenson 21297.

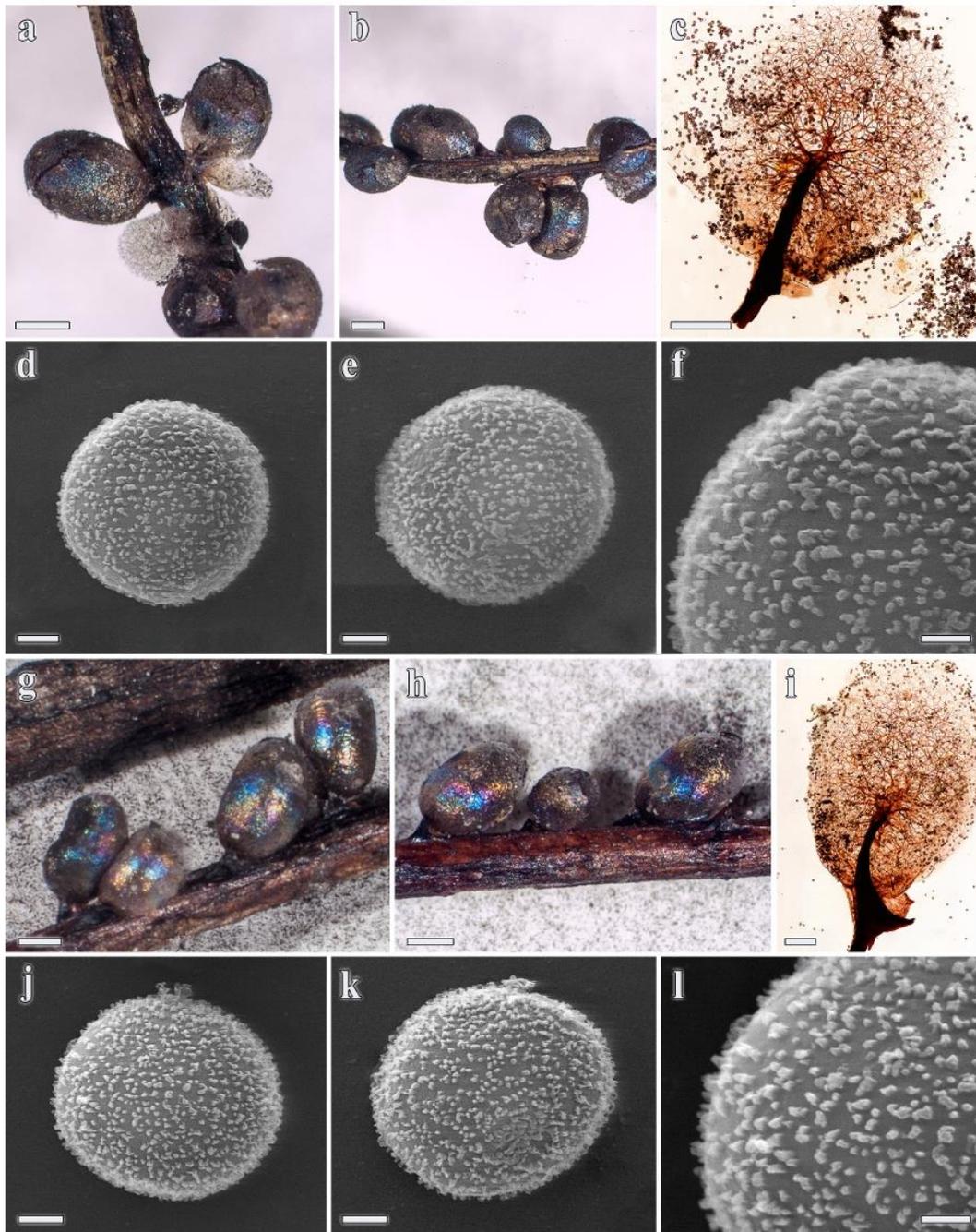
Sporocarps sessile, scattered or clustered, subglobose or forming long curved plasmodiocarps, 0.5-0.7 mm in diam., purple-black or black. Peridium double, the outer layer cartilaginous, chestnut or olive-brown, thickened externally with granular deposits, the inner layer translucent olive or yellow. Capillitium consisting of bright yellow elaters, 4-6 µm wide, marked with 2-6 regular or rugged and sometimes spinose spiral bands and with short-tapered ends. Spores dull ochraceous to dull orange in mass, pale yellow under transmitted light, globose or oval, verruculose, 13-20 µm in diam. Plasmodium orange-red.

Remarks — *Trichia alpina* appears to be one of the most commonly nivicolous myxomycetes associated with snowbank habitats in the Himalayan Mountains of northwestern India. It is the only representative of the order *Trichiales* recorded thus far from these snowbank habitats, although there are several other nivicolous members of this order [e.g., *Arcyria versicolor* W. Phillips and *Prototrichia metallica* (Berk.) Masse].

## DISCUSSION

The nivicolous myxomycetes are a fascinating group of organisms, and a number of the species

G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & S.L. STEPHENSON



**Fig. 3.-** *Lamproderma ovoideum* var. *cucumer* Meyl., Stephenson 21284, a-b. Sporocarps, c. Sporocarp by LM, d-e. Spores, f. Details of the spore ornamentation. *Lamproderma ovoideum* var. *cucumer* Meyl. Stephenson 21274, g-h. Sporocarps, i. Sporocarp by LM, j-k. Spores, l. Details of the spore ornamentation.  
Scale bars: a-b = 0,5 mm, c = 100  $\mu$ m, d-e = 2  $\mu$ m, f = 1  $\mu$ m, g-h = 0,5 mm, i = 100  $\mu$ m, j-k = 2  $\mu$ m, l = 1  $\mu$ m.

## NOTES ON FOUR TAXA OF NIVICOLOUS MYXOMYCETES FROM NORTHWESTERN INDIA

involved often produce extensive fruitings consisting of relatively robust fruiting bodies. However, because of the rather limited (both spatially and temporarily) habitat in which they occur, nivicolous myxomycetes are unlikely to be noticed in nature unless someone is actually looking for them. The survey carried out in the Himalayan Mountains in 2006 indicated that nivicolous myxomycetes are not uncommon in this region of world, although possibly less so than in other regions where the third author has collected and studied members of the group. Particularly noteworthy was the low level of abundance of members of the genus *Diderma*. Such species as *Diderma niveum* (Rostaf.) E. Sheld. are sometimes the most commonly encountered nivicolous myxomycetes in some other regions of the world (Stephenson, per. observation).

Because the survey which yielded the specimens described herein and in two earlier papers was relatively brief, encompassing only three days of active collecting. As such, it certainly was not comprehensive with respect to recording all of the species likely to be present. In this context, it would seem particularly noteworthy that two of the species now known from this region of the world (*Lamproderma spinisporum* G. Moreno, López-Vill., A. Castillo & S.L. Stephenson and *Lepidoderma echinospora* G. Moreno, López-Vill. & S.L. Stephenson) were described as new to science on the basis of material collected on the 2006 survey. Clearly, additional surveys are needed in order to document more fully the nivicolous myxomycetes associated with snowbank habitats in the Himalayan Mountains of northwestern India.

## ACKNOWLEDGEMENTS

The survey which generated the specimens considered in this paper could not have taken place without the assistance of Dr. Lal Singh of the Himalayan Research Group based in Shimla, India. We also wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J. A. Pérez (Electron Microscopy Service, University of Alcalá de

Henares) for their invaluable help with the SEM. We also thank Dr. Luis Monje and Mr. A. Pueblas (Department of Drawing and Scientific Photography, Alcalá University) for their help in the digital preparation of the photographs, and we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH Herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study.

## BIBLIOGRAPHY

- ERASTOVA, D.A., Y.K. NOVOZHILOV & M. SCHNITTLER (2017). Nivicolous myxomycetes of Khininy Mountains, Kola Peninsula, Russia. *Nova Hedwigia* 104: 1–3: 85–110. DOI: 10.1127/nova\_hedwigia/2015/0274
- HÄRKÖNEN, M. (1981). *Myxomycetes* developed on litter of common Finnish trees in moist chamber culture. *Nordic J. Bot.* 1: 791–794.
- MITCHEL, D. H., S.W. CHAPMAN & M.L. FARR (1980). Notes on Colorado fungi IV: *Myxomycetes*. *Mycotaxon* 10(2): 299–349.
- MORENO, G., A. LÓPEZ-VILLALBA, S.L. STEPHENSON & A. CASTILLO. (2016). Fungal Planet description sheets: 469–557. *Lepidoderma echinosporum* G. Moreno, López-Villalba & S.L. Stephenson, sp. nov., In Crous et al., *Persoonia* 37: 218–403, *Fungal Planet* 479: 230–231. <http://dx.doi.org/10.3767/003158516X692185>
- MORENO, G. & J.L. MANJÓN (2010). *Guía de hongos de la Península Ibérica*. Ediciones Omega. pp 1417.
- MORENO, G., A. SÁNCHEZ, Á. LÓPEZ-VILLALBA, L. MONJE & A. CASTILLO (2018). First records of nivicolous myxomycetes for Teide National Park, Tenerife, Canary Islands. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 42: 11–19.
- MORENO, G., A. SÁNCHEZ, H. SINGER, C. ILLANA & A. CASTILLO (2002). A study on nivicolous *Myxomycetes*. The genus *Lamproderma* I. *Fungi non delineati* 19: 1–66.
- MORENO, G., Á. LÓPEZ-VILLALBA, A. CASTILLO & S.L. STEPHENSON (2018). Some nivicolous species of *Lamproderma* and *Meriderma* from the Himalayan Mountains of northwestern India. *Phytotaxa* (in press).

G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & S.L. STEPHENSON

- POULAIN, M., M. MEYER & J. BOZONNET (2011). *Les Myxomycètes*. Fédération Mycologique Botanique Dauphiné-Savoie. Pressor, CH-2800 Delémont.
- RANADE, V.D., S.T. KORADE, A.V. JAGTAP & K.R. RANADIVE. (2012). Checklist of *Myxomycetes* from India. *Mycosphere* 3: 358–390.
- RONIKIER, A. & M. RONIKIER (2009). How ‘alpine’ are nivicolous myxomycetes? A worldwide assessment of altitudinal distribution. *Mycologia* 101: 1–16. DOI: 10.3852/08-090
- STEPHENSON, S.L. (2010). *The Kingdom Fungi: The Biology of Mushrooms, Molds, and Lichens*. Timber Press, Portland, Oregon.
- STEPHENSON, S.L., G.A. LAURSEN & R.D. SEPPELT (2007). *Myxomycetes* of subantarctic Macquarie Island. *Austral. J. Bot.* 55: 439–449.
- STEPHENSON, S.L. & J.D. SHADWICK (2009). Nivicolous myxomycetes from alpine areas of south-eastern Australia. *Austral. J. Bot.* 57: 116–122. DOI: 10.1071/BT09022

***First records of nivicolous Myxomycetes for Teide National Park, Tenerife, Canary Islands***

**FIRST RECORDS OF NIVICOLOUS MYXOMYCETES FOR TEIDE NATIONAL PARK, TENERIFE, CANARY ISLANDS**

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, A. LÓPEZ-VILLALBA, L. MONJE & A. CASTILLO

Dpto. Ciencias de la Vida (Botánica), Universidad de Alcalá,  
28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain.  
gabriel.moreno@uah.es; a.sanchezgarci@gmail, angelalv92@gmail.com,  
luis.monje@uah.es, aurelio.castillo@uah.es,

**Summary.** MORENO G., A. SÁNCHEZ, A. LÓPEZ-VILLALBA, L. MONJE & A. CASTILLO (2018). First records of nivicolous *Myxomycetes* for Teide National Park, Tenerife, Canary Islands. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 42: 11–19.  
*Comatricha calderaensis*, *Didymium dubium*, *D. nivicola*, and *Physarum vernum* are described herein, they are the first records of nivicolous *Myxomycetes* from the Canary Islands. Both LM and SEM microphotographs are provided to illustrate the distinguishing features of these species.

Key words: *Amoebozoa*, chorology, myxobiota, SEM, slime moulds, taxonomy.

**Resumen.** MORENO G., A. SÁNCHEZ, A. LÓPEZ-VILLALBA, L. MONJE & A. CASTILLO (2018). Primeras citas de *Myxomycetes* nivales del Parque Nacional del Teide, Tenerife, islas Canarias. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 42: 11–19.  
Se describen *Comatricha calderaensis*, *Didymium dubium*, *D. nivicola* y *Physarum vernum*, que son las primeras citas de *Myxomycetes* nivales de las islas Canarias. Se aportan microfotografías al microscopio óptico y electrónico de barrido de las características de estas especies.

Palabras clave: *Amoebozoa*, corología, hongos mucilaginosos, MEB, mixobiota, taxonomía.

## INTRODUCTION

Teide National Park is located in Tenerife (Canary Islands, Spain). The volcanic complex Teide-Pico Viejo is located at the centre of Las Cañadas and it reaches an elevation of 3,718 meters at the summit of Teide (Fig. 1). The latter is a Vesuvian stratovolcano which remains active. It is covered by endemic vegetation which fluctuates depending on the elevation, and most of the plants are pulvinate shrubs. Some examples of this shrubland and their Spanish common names according to Durbán & de la Rosa

(2005) are *Spartocytisus supranubius* (retama del Teide), *Adenocarpus viscosus* (codeso del pico), *Argyranthemum teneriffae* (margarita del Teide), *Cytisus proliferus* (escobón), *Descurainia bourgeauana* (hierba pajonera), *Echium wildpretii* (tajinaste rojo), *Erysimum scoparium* (alhelí del Teide), *Pterocephalus lasiospermus* (rosalillo de cumbre) and *Viola cheirantifolia* (violeta del Teide). These plants provide substrates which are suitable for the fructification of nivicolous myxomycetes.

Although it has snowed in the past at Teide National Park, no nivicolous species were

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, A. LÓPEZ-VILLALBA, L. MONJE & A. CASTILLO

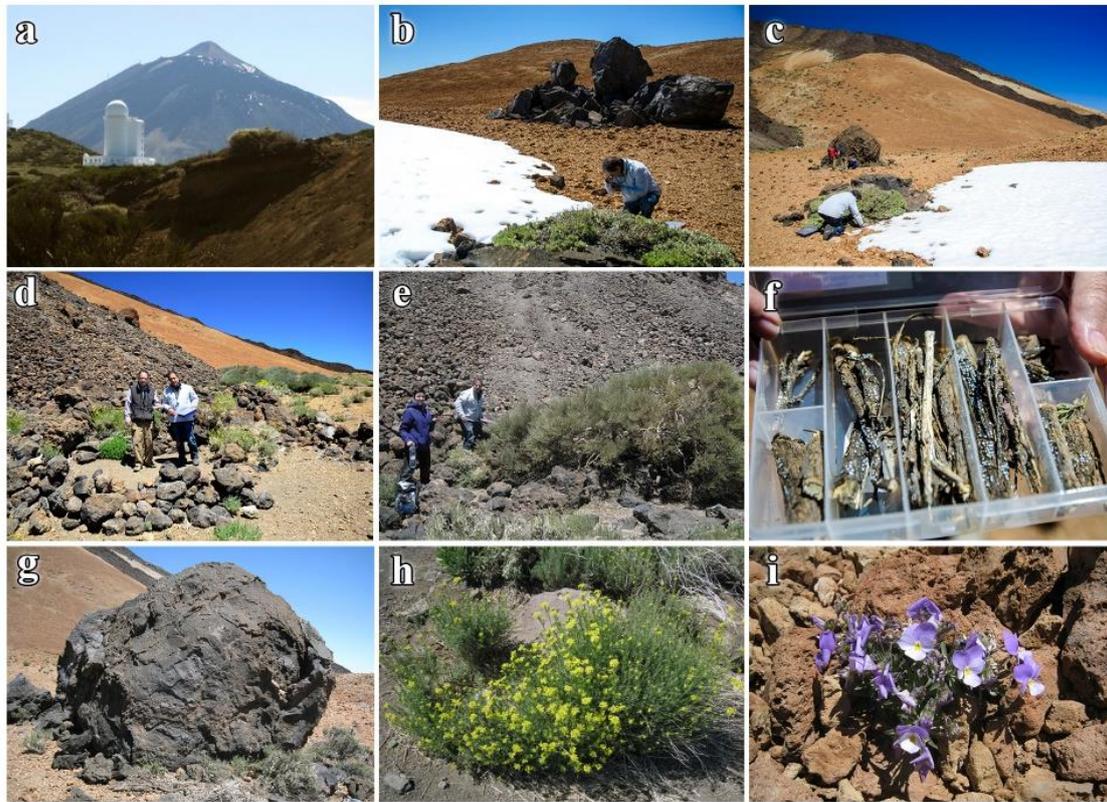


Fig. 1. a. View of Teide from the observatory; b–c. Snowbanks; d. Gabriel Moreno and Antonio Sánchez with *Descurainia bourgeauana*; e. Ángela López-Villalba and Antonio Sánchez with *Spartocytisus supramubius*; f. Box with collections of nivicolous myxomycetes; g. Volcanic bomb with *Descurainia bourgeauana*; h. *Descurainia bourgeauana*; i. *Viola cheirantifolia*.

known before those reported in the current paper. However, the snow had never before remained a long enough time to cover the vegetation and thus encourage the development of nivicolous myxomycetes; the maximum time was almost a month. The snowfall was exceptional during the winter of 2015 and the spring of 2016. One of the heaviest snowfalls was on the 20<sup>th</sup> of February, and the snow remained at least two months covering the vegetation. This point pushed us to do a survey (mycological excursions) from the 30<sup>th</sup> of April to the 2<sup>nd</sup> of March, when we visited some snowbanks near to the peak of Teide as well as other areas without snow but had been snow covered before our arrival. The results of these surveys are reported below.

Canarian myxomycetes have been catalogued by various authors, such as Champion & Beltrán-Tejera (1980), who reported 86 different species, from which 76 were new for the Canary Islands. This total provides evidence on how deficient the knowledge was about Canarian myxomycetes. Beltrán-Tejera (2001, 2004, 2009) collected 134, 157, and 173 species, respectively. Later, Beltrán-Tejera & *al.* (2010) studied the Canary Islands for 11 years (from 1994 to 2005) and obtained 63 different species, of which three were new records for the Canary Islands. Altogether, the myxobiota consisted of 176. The nivicolous species described herein are the first new additions to the Canarian myxobiota.

FIRST RECORDS OF NIVICOLOUS *MYXOMYCETES* FOR TEIDE NATIONAL PARK, TENERIFE, CANARY ISLANDS

## MATERIAL &amp; METHODS

The material was collected from areas around the peak of the Teide, Tenerife, Canary Islands, at elevations from 2.737–2.765 meters. The collectors were Antonio Sánchez, Ángela López Villalba and Gabriel Moreno. The field photographs were taken by Luis Monje.

All specimens with semi-permanent slides prepared with Hoyer's medium are deposited in the AH Herbarium (Department of Life Sciences, area of Botany), Alcalá University, Madrid.

Spores were measured, including surface structures such as spines or warts, with the use of an oil immersion lens. Light microscopy (LM) was carried out with a Nikon eclipse 80i microscope equipped with an automatic photographic system DS-5M. SEM micrographs were produced with a Zeiss DSM-950 microscope. For ultramicroscopic studies, material to be examined was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28–30%) for 30 min, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 min, fixed for 2 h in pure ethylene glycol dimethyl ether (= 1,2-dimethoxymethane) and finally immersed in pure acetone for at least 2 h. This was followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This technique allows the use of very little material (i.e., part of a single sporocarp or sometimes no more than a few spores). Terminology used to describe spore ornamentation follows that of Rammeloo (1974, 1975).

## TAXONOMY

*Comatricha calderaensis* R. Price, G. Moreno & A. Castillo, in Moreno, Castillo & Price, *Bol. Soc. Micol. Madrid* 32: 106 (2008). Fig. 2

Material examined: Spain: Tenerife, Teide National Park, 2-V-16, 28°16'15"N 16°37'6"W, 2744 m, on branches of *Spartocytisus supranubius*, AH 45494.

Sporocarps scattered or in small groups, stalked, 1–1.2–2 mm total height. Sporotheca globose to ovate, 0.5–1.0 mm wide and (0.5–)0.7–1.0 mm tall (figs. 2a–b). Peridium evanescent. The sporothecae appear black before the spores are liberated. Stalk cylindrical, widening towards the base,

equal to or shorter than the height of the sporotheca, brown, fibrous base with a clear to brown hypothallus by transmitted light. Columella reaching the middle of sporotheca, occasionally somewhat taller where it terminates into two or more main branches (fig. 2c). Capillitium dark grayish-brown, dense and sinuous, with spines, forming a complete net at the base of the sporotheca and an incomplete one at the apex of the sporotheca (figs. 2c–d). Spores globose to subglobose, 11–13(–14)  $\mu\text{m}$  in diam., black in mass, violaceous by transmitted light, with a clearer area, and uniformly verrucose. Under SEM the spore ornamentation is formed by small dense baculae, homogeneously distributed (Figs. 2e–f).

Remarks—*Comatricha calderaensis* is characterised by its large sporocarps, 1–1.2–2 mm total height, wide sporothecae of 0.5–1 mm, dense capillitium which tends to form a net at the base, more open at the apex, and with spines at the surface, and the nivicolous habitat.

*Comatricha calderaensis* has abundant capillitium which forms a sinuous network, similar to that found in the subgenus *Simuaria* Nann.-Bremek. (Nannenga-Bremekamp, 1967), different from *Paradiacheopsis solitaria* (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek. and *P. rigida* (Brândza) Nann.-Bremek., which possess a rigid and dichotomously branched capillitium.

*Comatricha calderaensis* is a species which had been confused with *C. laxa* Rostaf. The type material of the latter has been studied by Castillo & al. (1997). This species was described from material collected in Valles Caldera National Preserve (New Mexico, USA) by Moreno & al. (2008), and later it has been found in Spain—Cantabria (Lavoise & al., 2015) and Segovia (Sánchez & Moreno, 2016), as well as in France (Poulain & al., 2011).

*Didymium dubium* Rostaf., *Sluzowce monogr.* 152 (1874). Fig. 3

Material examined: Spain: Tenerife, Teide National Park, on branches of *Spartocytisus supranubius*, 2.728 m, 2-V-16, 28°16'12.6"N 16°37'2.57"W, 2728 m, AH 46071. Ibidem, on stalks of *Erysimum scoparium*, 28°16'13"N 16°36'55"W, 2724 m, AH 45955.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, A. LÓPEZ-VILLALBA, L. MONJE & A. CASTILLO

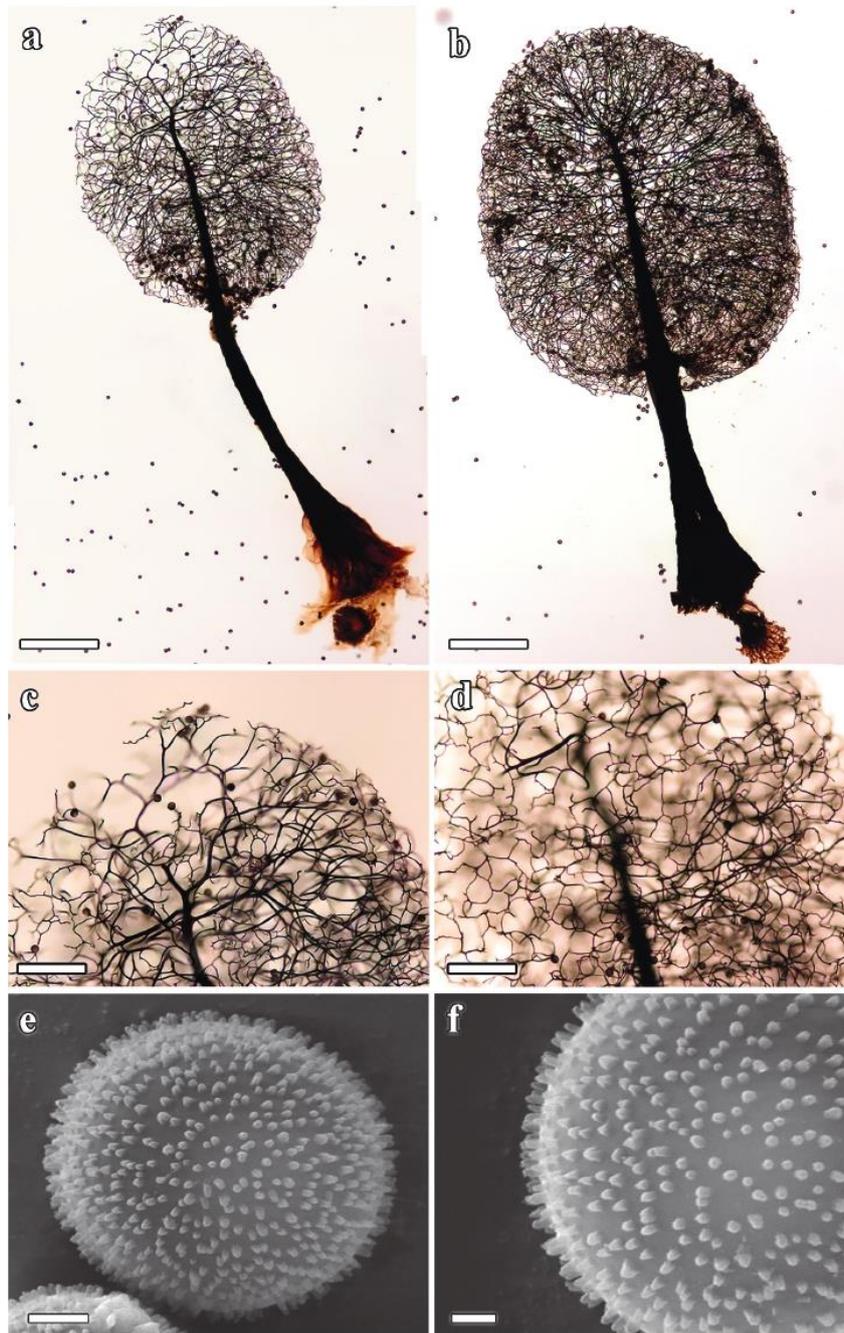


Fig. 2. *Comatrixa calderaensis* AH 45494.  
a–b. Stalked sporocarps; c. Detail at the apex of the columella; d. Detail of the network and spines of the capillitium; e. Spore ornamentation; f. Detail of spore ornamentation.  
Scale bars: a, b = 0.25  $\mu\text{m}$ ; c, d = 0.1  $\mu\text{m}$ ; e = 2  $\mu\text{m}$ ; f = 1  $\mu\text{m}$

## FIRST RECORDS OF NIVICOLOUS MYXOMYCETES FOR TEIDE NATIONAL PARK, TENERIFE, CANARY ISLANDS

Plasmodiocarpous fructifications, whitish, up to 1 cm × 3 mm (figs. 3a–b). Peridium double, inner layer membranous, hyaline, iridescent and the outer layer crustose, formed by calcium carbonate crystals. Crystals in groups, spiny to blunt apices, from 13–25 µm diam. Columella white-yellowish, barely marked. Capillitium abundant, consisting of thin and rigid, filaments (1–2 µm diam.), sinuous branched, reddish-brown, hyaline at the ends (figs. 3c–d). Spores violaceous-brown in mass, globose to subglobose to slightly oval, 12–15 µm diam., and the oval ones up to 14 × 13 µm, verrucose, the warts joined to form small crests. Under SEM, the threads of the capillitium are smooth, and the spore ornamentation is formed by baculae which tend to form a subreticulate to a reticulate pattern. (figs. 3e–f).

Remarks—*Didymium dubium* is characterised by its whitish, plasmodiocarpous fructifications, its tubular capillitium, which is smooth but sometimes has small nodules, and its large spores 12–15 µm diam., with warts which are joined to form short crests. This gives the spores a subreticulated or reticulated appearance.

*Didymium nivicola* Meyl., *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 57: 40 (1929). Fig. 4

Material examined: Spain: Tenerife, Teide National Park, on branches of *Descurainia bourgeauana*, 2.728 m, 2–V–16, 28°16'12"N 16°36'57.7"W, 2728 m, AH 45957, AH 45958, AH 45964, AH 45966, AH 45967, AH 45968, AH 45969, AH 45970, AH 45971, AH 45972. Idem, on stalks of *Spartocytisus supranubius*, 28°16'12.6"N 16°37'2.57"W, 2728 m, AH 45965.

Fructifications sessile, pulvinate or forming short plasmodiocarps, rough, greyish-white, grouped in large colonies (figs. 4a–b). Sporocarps 0.8–3 × 0.8–1.5 mm. Peridium single, membranous, iridescent, covered by stellate calcium carbonate. Crystals with a very variable diameter (8–30 µm diam.), with very marked edges. Capillitium stringy, rigid, anastomosed, dark brown (figs. 4c–d), 2–3 µm diam., with abundant and dark nodules, and dichotomous branches near at the apex. Spores dark brown by transmitted light, polyhedric, 12–15 µm diam., with strong warts.

Under SEM it is confirmed the polyhedric morphology of the spores, and its ornamentation is characteristically crested, with variable shapes and lengths of the crests (figs. 4e–f).

Remarks—*Didymium nivicola* was described as *D. nivicolium* by Meylan (1929), who said that this species is characterised by “ses spores très sombres, si opaques que ce n’est qu’avec peine qu’on peut distinguer par transparence les papilles qui les recouvrent”. Kowalski (1975) reviewed the myxomycetes described by Meylan and suggested different lectotypes for his material. Kowalski considered *D. nivicola* a good species. The lectotype was studied by Singer & al. (2005), who observed under SEM that *D. nivicola* has a characteristic spore ornamentation consisting of crests, which Meylan did not mention in his original description. This spore ornamentation matches with the Canarian material.

*Didymium nivicola* has a few citations, and it appears to occur only in the Northern Hemisphere according to <http://www.discoverlife.org>.

*Physarum vernum* Sommerf., in Fries, *Syst. mycol.* 3: 146 (1829) Fig. 5

Material examined: Spain: Tenerife, Teide National Park, on branches of *Spartocytisus supranubius*, 2.728 m, 2–V–16, 28°16'12.6"N 16°37'2.57"W, 2728 m, AH 45956, AH 45961, AH 46065, AH 46066, AH 46067, AH 46068, AH 46069, AH 46070.

Fructifications often formed by long and sinuose plasmodiocarps up to 1.2 × 0.4 mm, which leave hollow areas or rings (fig. 5a), white to greyish-white. More rarely, fructifications take the form of sessile sporocarps. Peridium single, externally grainy because of the nodules of the capillitium. Capillitium physaroid with abundant, elongated and white nodules of calcium carbonate, which sometimes give it a badhamioid appearance (fig. 5b). Spores dark violaceous-brown by transmitted light, globose to subglobose to oval, 12–15 × 13–14.5 µm diam., with a clearer area, spiny. Under SEM the spore ornamentation is formed by abundant and dense baculae wider at the base (Figs. 5c–d)

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, A. LÓPEZ-VILLALBA, L. MONJE & A. CASTILLO

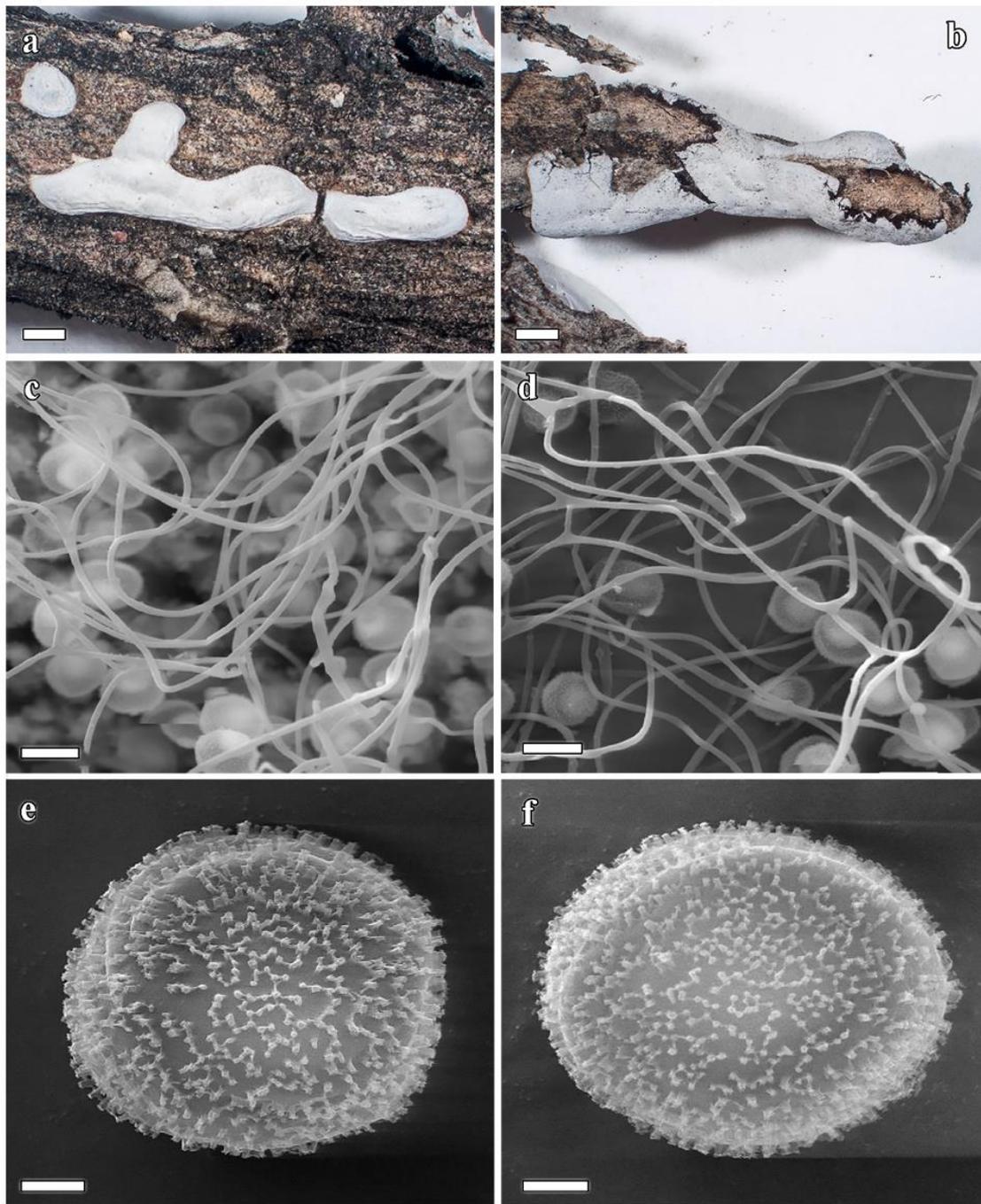


Fig. 3. *Didymium dubium* AH 45955.  
a-b. Plasmodiocarps; c-d. Detail of the capillitium; e-f. Spore ornamentation.  
Scale bars: a, b = 0.1 mm; c, d = 10  $\mu$ m; e-f = 2  $\mu$ m

FIRST RECORDS OF NIVICOLOUS *MYXOMYCETES* FOR  
TEIDE NATIONAL PARK, TENERIFE, CANARY ISLANDS

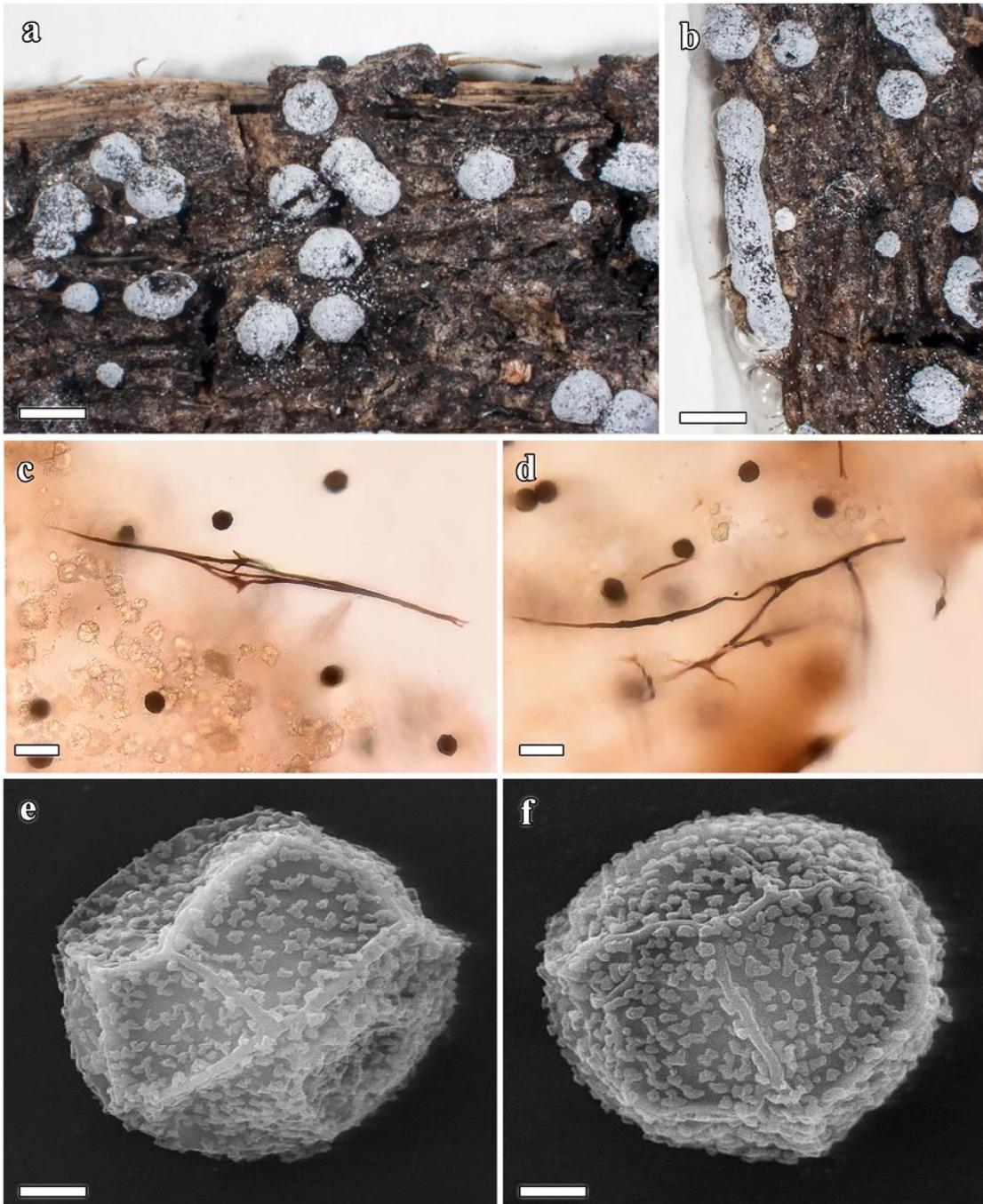


Fig. 4. *Didymium nivicola* AH 45957.  
a–b. Sporocarps and short plasmodiocarps; c–d. Detail of the capillitium; e–f. Spore ornamentation.  
Scale bars: a, b = 0.1 mm; c, d = 25  $\mu$ m; e–f = 2  $\mu$ m

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, A. LÓPEZ-VILLALBA, L. MONJE & A. CASTILLO

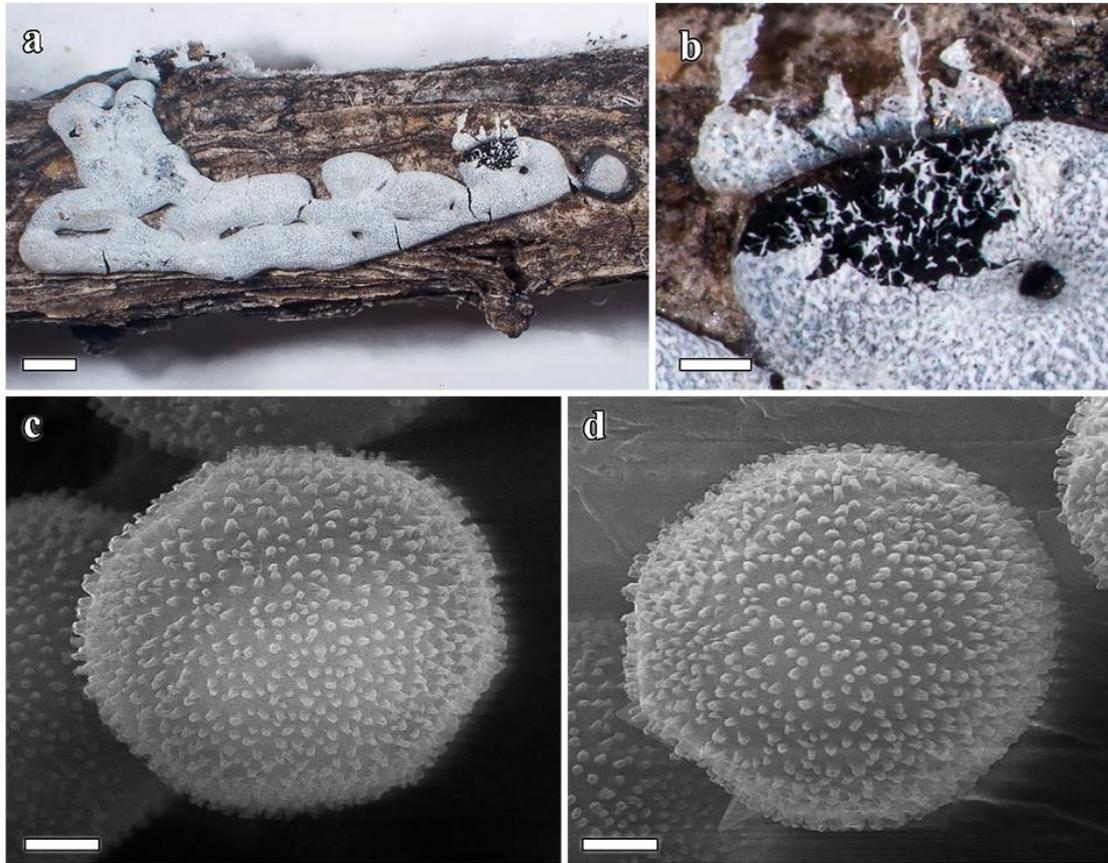


Fig. 5. *Physarum vernum* AH 45956.  
a. Plasmodiocarps; b. Detail of the capillitium; c–d. Spore ornamentation.  
Scale bars: a = 1 mm; b = 0.25 mm; c, d = 2  $\mu$ m

Remarks – *Physarum vernum* is characterised by its generally plasmodiocarpic fructifications, the stringy capillitium with abundant white nodules, large spores (12–15  $\times$  13–14.5  $\mu$ m diam.), and nivicolous habitat.

The interpretation of *Physarum vernum* has been very controversial, as indicated by Martin & Alexopoulos (1969). The different interpretation of this species has been discussed by Singer & *al.* (2004), who studied the type material of this nivicolous species. Our material matches with the nivicolous samples described by Poulain & *al.* (2011), plate 222.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez of the Electron Microscopy Service of the Alcalá University for their invaluable help with the SEM. We also thank Mr. A. Pueblas of the Department of Drawing and Scientific Photography at the Alcalá University for their help in the digital preparation of the photographs, and we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study. The authors are grateful to Dr.

FIRST RECORDS OF NIVICOLOUS *MYXOMYCETES* FOR  
TEIDE NATIONAL PARK, TENERIFE, CANARY ISLANDS

S.L. Stephenson (University of Arkansas, USA) for reviewing the manuscript and providing useful comments. Finally we want to thank “Cabildo de Tenerife, Área de Sostenibilidad, Medio Ambiente, Aguas y Seguridad” for the permission given to access, collect, and study nivicolous *Myxomycetes* at “Parque Nacional del Teide”.

## LITERATURE CITED

- Beltrán-Tejera, E. (2001). División *Myxomycota*. En: Izquierdo, I., J.L. Martín, N. Zurita & M. Arechavaleta (eds.) *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)* 2001. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente Gobierno de Canarias. p.: 29–31.
- Beltrán-Tejera, E. (2004). División *Myxomycota*. En: Izquierdo, I., J.L. Martín, N. Zurita & M. Arechavaleta (eds.) *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)* 2004. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente Gobierno de Canarias. p.: 21–24.
- Beltrán-Tejera, E. (2009). *Mycetozoa*. En Arechavaleta, M., S. Rodríguez, N. Zurita, & A. García (coord.). *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres*. Gobierno de Canarias. p.: 25–28.
- Beltrán-Tejera, E., J. Mosquera & C. Lado (2010). *Myxomycetes* diversity from arid and semiarid zones of the Canary Islands (Spain). *Mycotaxon* 113: 439–442. <http://dx.doi.org/10.5248/113.439>
- Castillo, A., G. Moreno, C. Illana & J. Lago (1997). A critical study of some *Stemonitales*. *Mycol. Res.* 101: 1329–1340. <http://dx.doi.org/10.1017/S0953756297004103>
- Champion, C.L. & E. Beltrán-Tejera (1980). Catálogo preliminar de los *Myxomycetes* de Canarias. *Vieraea* 9 (1–2): 153–182.
- Durbán, M. & J.L. de la Rosa (2005). *Guía de visita del Parque Nacional del Teide*. O.A. Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. España. 212 pp.
- Kowalski, D.T. (1975). The myxomycete taxa described by Charles Meylan. *Mycologia* 67: 448–494.
- Lavoise, C., F. Bellido-Bermejo, M. Mateos-Moreno & A. Paz (2015). *Myxomycetes* nivicolos de la Comunidad de Cantabria. *Yesca* 27: 99–126.
- Martin, G.W & C.J. Alexopoulos (1969). *The Myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa, U.S.A., 560 pp.
- Meylan, Ch. (1929). Recherches sur les Myxomycètes en 1927–28. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 57: 39–47.
- Moreno, G., A. Castillo & R. Price (2008). *Comatricha calderaensis*, a new species of nivicolous myxomycete from the Valles Caldera National Preserve, USA. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 32: 105–111.
- Nannenga-Bremekamp, N.E. (1967). Notes on *Myxomycetes* XII. A revision of the *Stemonitales*. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C.* 70: 201–216.
- Poulain, M., M. Meyer & J. Bozonnet (2011). *Les Myxomycètes*. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie. Pressor, CH–2800 Delémont.
- Rammeloo, J. (1974) Structure of the epispore in the *Trichiaceae* (*Trichiales*, *Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 107: 353–359.
- Rammeloo, J. (1975) Structure of the epispore in the *Stemonitales* (*Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. *Bull. Jard. Bot. Belgique* 45: 301–306.
- Sánchez, A. & G. Moreno (2016). Catálogo de *Myxomycetes* de Segovia. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 40: 37–68.
- Singer, H., G. Moreno & C. Illana (2004). A SEM-study of some types of nivicolous *Physarales*. *Österr. Z. Pilzk.* 13: 75–89.
- Singer, H., G. Moreno & C. Illana (2005). Mountainous and nivicolous myxomycetes describe by CHARLES MEYLAN. A SEM-study. *Österr. Z. Pilzk.* 14: 11–29. <http://www.discoverlife.org>



*Revision of the nivicolous species of the genus Lepidoderma***REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES  
OF THE GENUS *LEPIDODERMA***\* G. MORENO<sup>1</sup>, A. SÁNCHEZ<sup>1</sup>, M. MEYER<sup>2</sup>, Á. LÓPEZ-VILLALBA<sup>1</sup> & A. CASTILLO<sup>1</sup><sup>1</sup>Dpto. de Ciencias de la Vida (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Alcalá,  
28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain  
Correspondence to \*: gabriel.moreno@uah.es<sup>2</sup>Le Bayet, 73730 Rognaix, France  
marianne.meyer2@wanadoo.fr**Summary.** MORENO, G., A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO (2018). Revision of the nivicolous species of the genus *Lepidoderma*. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 42: 39–77.This work is a morphological study of the nivicolous species within the genus *Lepidoderma* and, wherever possible, the type material has been studied. Both macro- and microphotographs are provided. The ornamentation of the spores was studied under SEM with the critical point technique, so we can provide a plate with the most distinctive features of each species. They are compared with *Diderma fallax*, because the latter sometimes shows lime scales on the peridium. At the end of the paper we present a dichotomous key for the genus *Lepidoderma*, including as well the non-nivicolous species.Key words: *Amoebozoa*, myxobiota, slime moulds, taxonomy.**Resumen.** MORENO, G., A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO (2018). Revisión de las especies nivales del género *Lepidoderma*. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 42: 39–77.En este trabajo realizamos un estudio morfológico de las especies nivales del género *Lepidoderma*, y siempre que nos ha sido posible revisamos el material tipo. De todas ellas realizamos fotografías macro y microscópicas, estudiamos la ornamentación esporal al SEM con la técnica del punto crítico, y aportamos una plancha con sus caracteres más importantes. Se comparan con *Diderma fallax*, que a veces también presenta placas cristalinas en el peridio. Finalmente incorporamos una clave dicotómica de todas las especies descritas de *Lepidoderma* incluyendo las no nivales.Palabras clave: *Amoebozoa*, hongos mucilaginosos, mixobiota, taxonomía.

## INTRODUCTION

The genus *Lepidoderma* de Bary was published by ROSTAFINSKI (1873). MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) described it as “sporangiate or plasmodiocarpous. Peridium cartilaginous or membranous, covered with crystalline scales, these usually conspicuous but sometimesunited into a nearly or quite continuous crust forming a distinct outer wall, sometimes into a nearly or quite continuous crust forming a distinct outer wall, sometimes composed of rather loosely compacted crystals. Capillitium as in *Didymium*, typically limeless or in one species with large and expanded nodes which are often vesicular and may enclose clusters of lime crystals”. The pres-

ence of crystalline scales allows members of the genus to be differentiated, but sometimes these crystalline scales are also present in the genus *Diderma*, possibly because of a process of recrystallization of the calcium carbonate. However, the genus *Diderma* always shows abundant globular calcium carbonate. For example, it is common to find samples of *Diderma fallax* (Rostaf.) E. Sheld. with crystalline scales, frequently over the outer peridium. The taxonomic position of *Diderma fallax* is currently a problem, because recent molecular studies by SHCHEPIN & al. (2016) showed that it belongs to the same clade as *Lepidoderma peyerimhoffii*. These authors suggested the hypothesis that both species might represent the same unique and polymorphic species. Nevertheless, our morphological studies (and recent molecular studies [SHCHEPIN & al., not published]) suggest otherwise.

Photographic plates of all the studied species are provided. These show the most important morphological features and are useful to compare the species considered herein with other described species.

#### MATERIALS & METHODS

The studied samples were recollected mainly in France and Spain, occasionally in Austria, Germany, and Italy, and more rarely in the United States and Slovenia. The new proposed species has been recollected only in the south of Spain, in the Penibética mountain range.

All the studied material is preserved in the herbarium of the Department of Plant Biology of Alcalá de Henares (AH). The specimens were mounted in Hoyer's medium according to MORENO & MANJÓN (2010). Spores were measured under an oil immersion lens of a Nikon microscope (Nikon Eclipse 80i) equipped with an automatic photographic system (Nikon DS-5M). The measurements provided herein included the surface structures of the spores, such as spines or warts.

Scanning electron microscopy (SEM) micrographs were obtained at the University of Alcalá de Henares using a Zeiss DSM-950 device. Only a small amount of material is needed for this

type of study; only one or a small piece of a single sporocarp (most rarely two sporocarps) was taken from the sample and put into a 2 × 2 cm square of cellulose filter paper Whatman nº 1. Then the sporocarp was packed inside the paper and the latter was stapled, to avoid losing the sample. Then the sporocarp was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28–30%) for 30 minutes, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 minutes, fixed for two hours in pure ethylene glycol dimethyl ether (= 1,2-dimethoxy-methane), and finally immersed in pure acetone for at least two hours, followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium.

#### TAXONOMY

*Diderma fallax* (Rostaf.) E. Sheld., *Minnesota Bot. Stud.* 1: 477 (1895) Fig. 1a–k, Fig. 2a–l, Fig. 3a–i

≡ *Chondrioderma fallax* Rostaf., *Sluzowce monogr.* 171 (1874)

= *C. lyallii* Masee, *Monogr. Myxogastr.* 201 (1892)

= *D. lyallii* (Masee) Kuntze, *Revis. gen. pl.* 3(3): 466 (1898)

= *C. niveum* var. *lyallii* (Masee) Meyl., *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 44: 290 (1908)

= *D. niveum* subsp. *lyallii* (Masee) G. Lister, in Lister, *Monogr. myceto-zoa*, ed. 2, 105 (1911)

Material examined: **Austria:** Stanzach, Fallerschein-alpe, 1302 m, on living moss beside the snow, 12–VIII–2000, leg. H. Singer, AH 19622. Hahntennjoch, near Anhalter Hütte, 2036 m, on living grass beside snow, 12–VIII–2000, leg. H. Singer, AH 19623. **France:** Bonneval, Lachat, Savoie, 1800 m, woody debris, leg. M. Meyer, 15–V–1996, Meyer 16839 in AH 49085. Fontaine-le-Puits, Savoie, 1411 m, herbes sèches, leg. F. Meyer & M. Meyer, 20–IV–2016, Meyer 47575 duplo in AH 49084. **Germany:** Bavaria, Wettersteingebirge: Garmisch-Partenkirchen, 1876 m, litter of grasses, on the ground, shallow slope, alpine mats with *Pinus mugo* upper station Längenfelder Bahn, near upper station cableway Längenfelder Bahn, leg. M. Schnittler & M. Borg Dahl, 5–V–2015, collect. M. Schnittler 28458. Bavaria, Wettersteingebirge: Garmisch-Partenkirchen, 1690 m, open, shrubby gavelly slopes, alder, shrub pine and meadows, 725 m SSW Kreuzalm cableway (upper

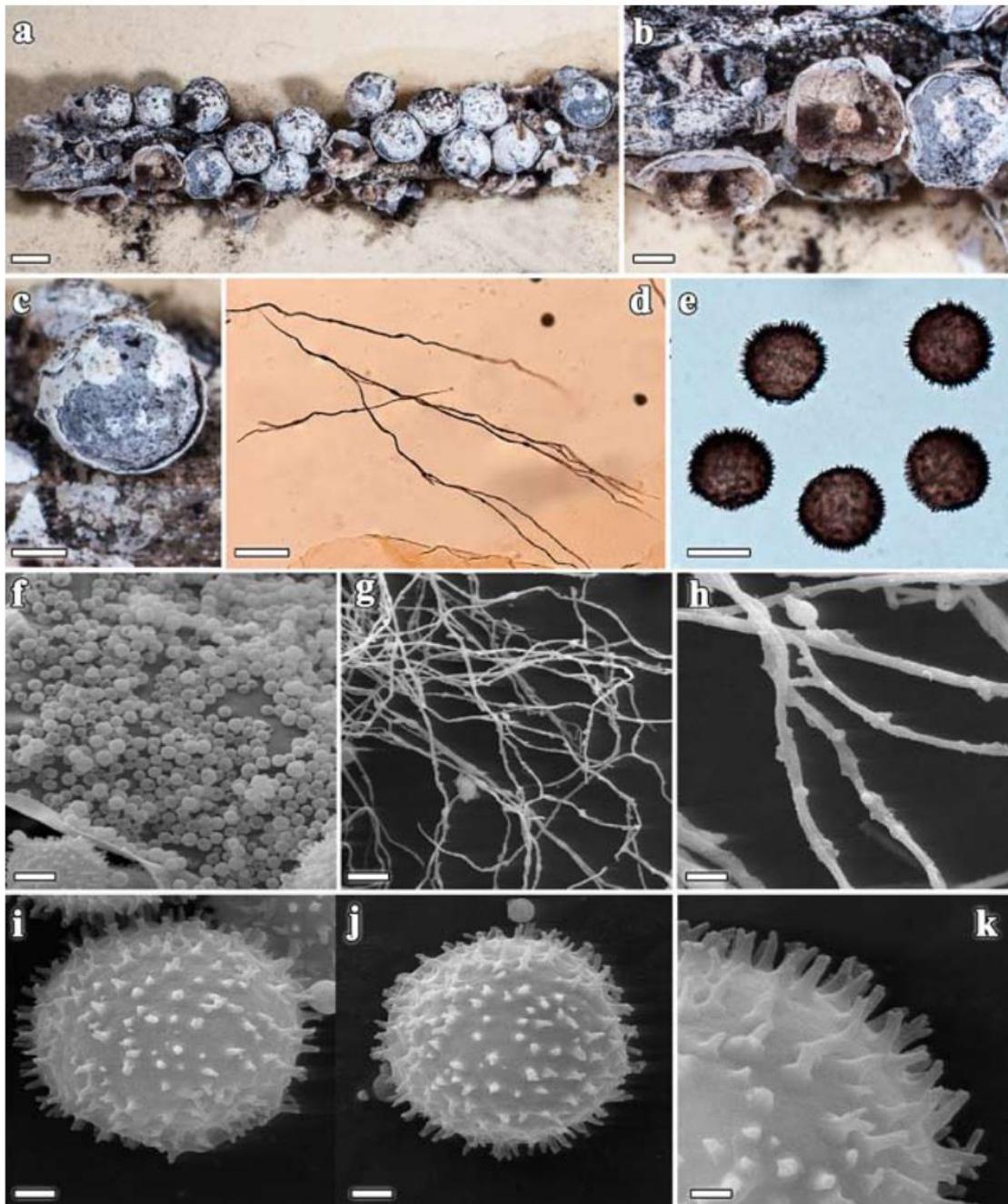
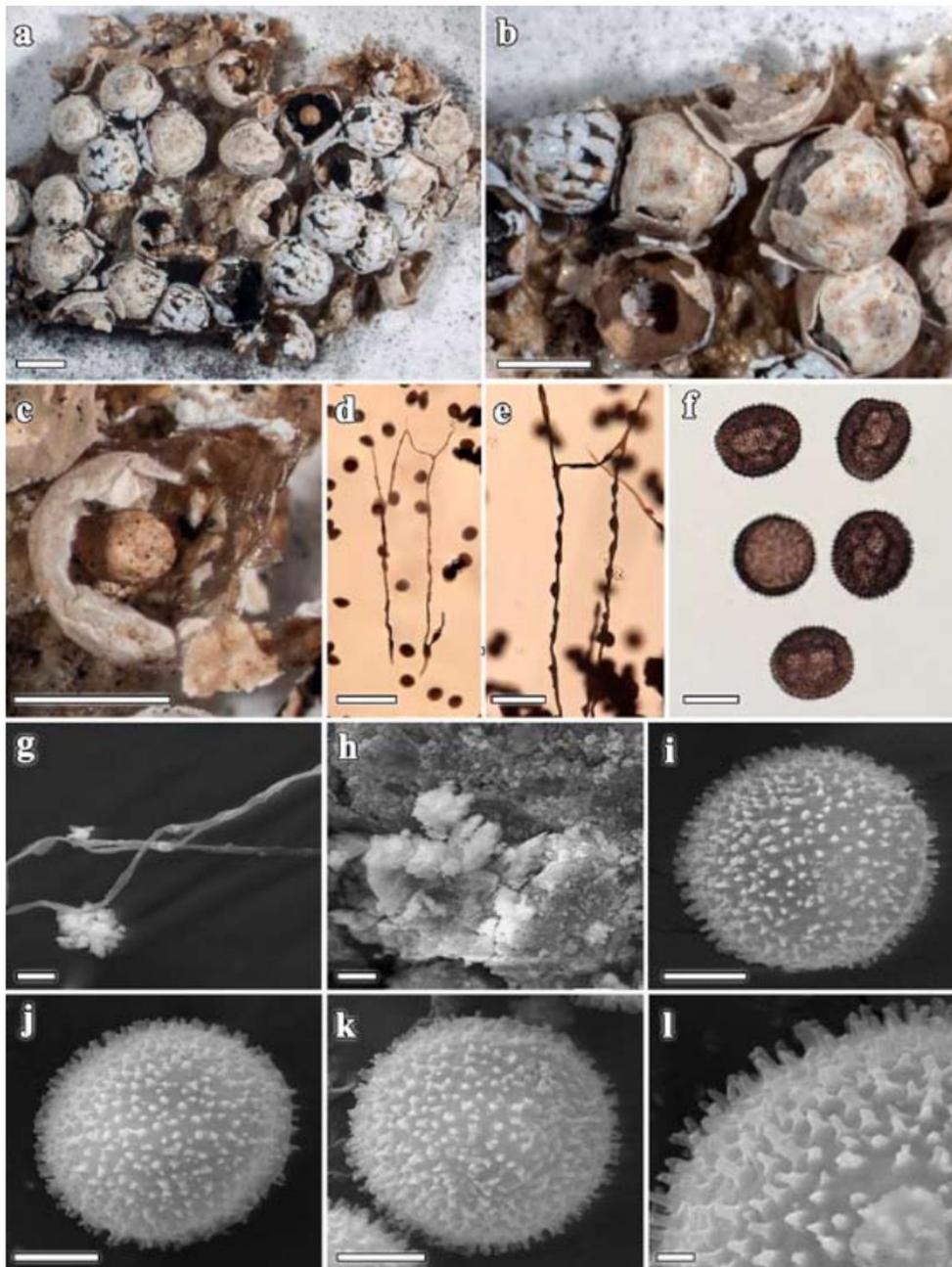
REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

Fig. 1.— *Diderma fallax* Schnittler 29242, a. Sporocarps, b. Details of the pseudocolumella and the double peridium, c. Outer and inner layers of the peridium, d. Capillitium, e. Spores, f. Outer layer of the peridium consisting of globular calcium carbonate, g. Capillitium with nodules, h. Details of the smooth and nodular capillitium, i–j. Spores, k. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1 mm, b–c = 0.25 mm, d = 100  $\mu$ m, e = 10  $\mu$ m, f, h = 5  $\mu$ m, g = 20  $\mu$ m, i–j = 2  $\mu$ m, k = 1  $\mu$ m.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO



**Fig. 2.**—*Diderma fallax* Cainelli 9052411. a. Sporocarps, b. Details of the sporocarps and the calcium carbonate recrystallizations forming scales, c. Details of the pseudocolumella and the peridium, d. Threads of the capillitium, e. Capillitium with nodules, f. Spinose spores, g. Capillitium, h. Peridium with recrystallizations of calcium carbonate forming scales and globular carbonate calcium backwards, i–k. Spores, l. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a–c = 1 mm, d = 100  $\mu$ m, e = 50  $\mu$ m, f = 10  $\mu$ m, g–h = 10  $\mu$ m, i–k = 5  $\mu$ m, l = 1  $\mu$ m.

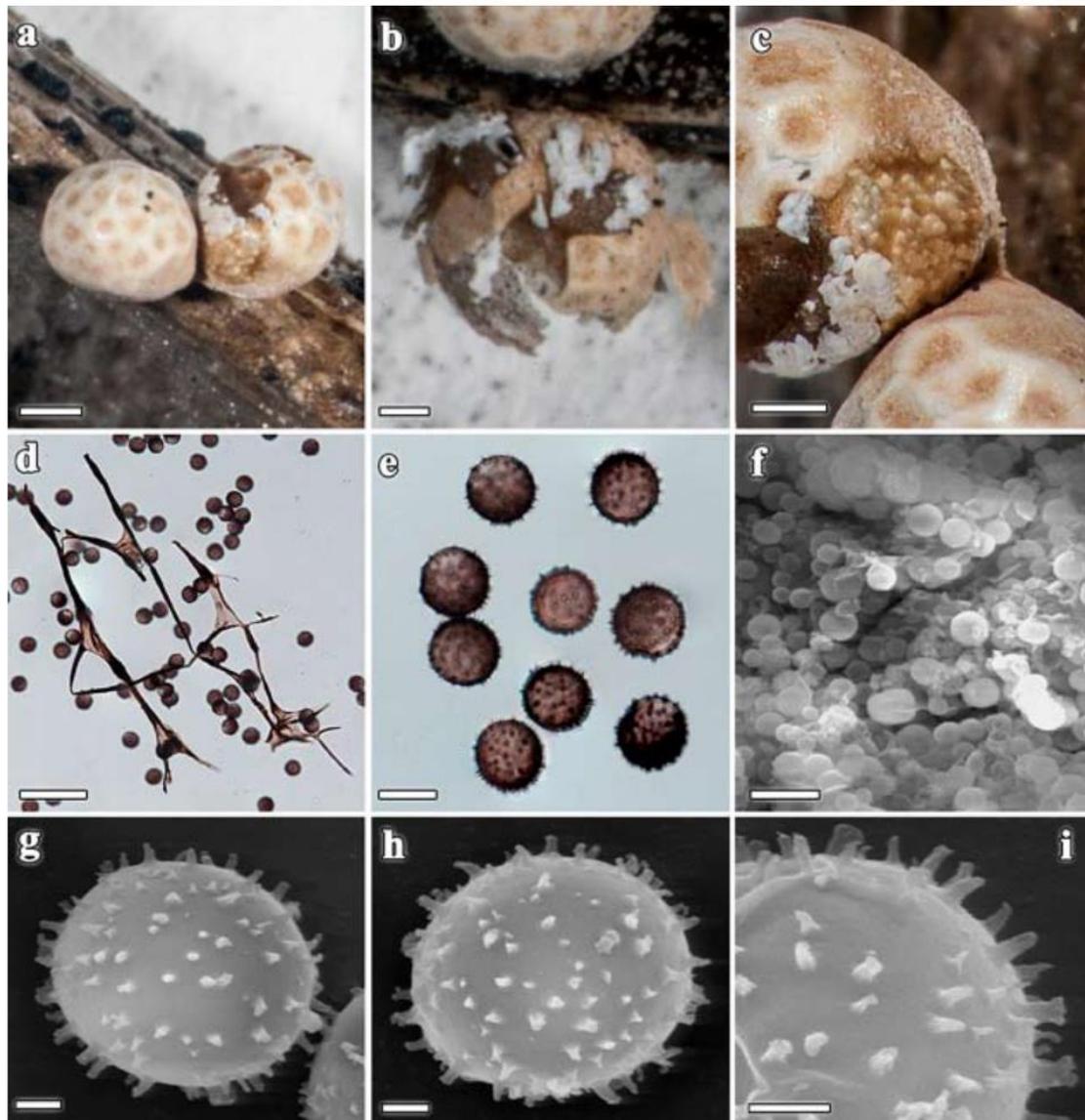
REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

Fig. 3.— *Diderma fallax* Cainelli 9051507, a. Sporocarps with the typical tessellate shape, b–c. Peridium with recrystallizations of calcium carbonate forming scales, d. Capillitium with widenings, e. Spores, f. Outer layer of the peridium consisting of globular calcium carbonate, g–h. Spores, i. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a = 0.5 mm, b–c = 0.1 mm, d = 100  $\mu$ m, e = 10  $\mu$ m, f = 5  $\mu$ m, g–h = 2  $\mu$ m, i = 1  $\mu$ m.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA &amp; A. CASTILLO

station), E–exp. slopes above the road from Kreuzeck (branch serpentine trail) to Hochalm, below a rock crest, leg. M. Schnittler & M. Borg Dahl, 8–V–2016, collect. M. Schnittler 29134. Bavaria, Wettersteingebirge: Garmisch-Partenkirchen, 1760 m, pastures with *Pinus mugo* thickets, 240 m SW Hochalm (restaurant), valley between Hochalm hill and Osterfelder Kopf, leg. M. Schnittler & M. Borg Dahl, 11–V–2016, collect. M. Schnittler 29178. Bavaria, Wettersteingebirge: Garmisch-Partenkirchen, 1870 m, dry rocky meadow in *Pinus mugo* shrubbery, 160 m SSW Laengenfelder Bahn (upper station), along the trail over the ridge, near the outlook, other side, leg. M. Borg Dahl, 3–VI–2016, collect. M. Schnittler 29239. Idem, collect. M. Schnittler 29242. **Slovenia:** Snevznik, 1700 m, 15–V–2009, leg. R. Cainelli, Cainelli 9051507 duplo in AH 49126. **Spain:** Granada, Güéjar Sierra, Dehesa de San Juan, 2583 m, leg. J.F. Moreno, 6–V–2014, JA–CUSSTA 8018. Huesca, Jaca, Hoz de Jaca, road to Ibón de los Asnos, leg. J. Hernanz, 16–V–2014, AH 50466. Huesca, Sallent de Gállego, Portalet, leg. J. Hernanz, 31–V–2014, AH 50473. Navarra, Isaba, Belagua, leg. M. Tapia, 15–VI–2018, AH 50413. **USA:** California, Montecito sequoia lodge, 2225 m, 24–V–2009, leg. R. Cainelli, Cainelli 9052411 in AH 49127.

Remarks – *Diderma fallax* is characterised by sporangiate sporocarps 1.3–2 mm in diam., occurring in groups, globose to subglobose. Peridium double, with an outer layer of globular calcium carbonate, thick, white to light straw-yellow, which breaks into polygonal plates, with the centre creamy-white to brownish. The inner layer membranous and grey-iridescent. Pseudocolumella obvious, elongated to cylindrical, with a widened apex (club-shaped), creamy to straw-yellow. Capillitium filamentous, dark, with abundant nodules, transversal unions, paler tips, and 2–3(–4) µm diam. threads. Spores dark brown in transmitted light, globose to subglobose, 14–17 µm diam., with dense and irregularly distributed spines. Under SEM the nodules of the capillitium are easy to see along the threads, and the ornamentation of the spores consists of elongated baculae 1–2 µm in length.

In some samples (Fig. 2a–b), in addition to the globular calcium carbonate of the outer peridium, recrystallizations can be observed. The shape of the scales is similar to those of the ge-

nus *Lepidoderma*. We have observed the typical globular calcium carbonate of the genus *Diderma*, which can be used as the diagnostic characteristic of the genus.

Cainelli 9051507 (Fig. 3a–i) is macroscopically similar to *Diderma fallax*, but the capillitium shows membranous expansions at the ramifications and the spore ornamentation is laxer than in the other samples and their diameter is 14–15 µm. In addition, the spores of this sample have a paler zone and the spines are only 1 µm in length. It also has recrystallizations, but SEM reveals globular calcium carbonate. It is possible that these variations are due to adverse environmental conditions while fruiting, or that it is a different taxon (variety or species). For this molecular studies would help. We doubt about the assignment of the specimen Cainelli 9502411 (Fig. 2a–l), which has spores with rather dense and faint warts. This could be something different, when looking on it with molecular tools, since our experience has shown that the spore ornamentation is quite a valuable character.

*Lepidoderma aggregatum* Kowalski, *Mycologia* 63(3): 511 (1971). Fig. 4a–i

Material examined: **USA:** Whatcom Co., Washington, 16 miles east of Glacier, 4000 ft, on living twigs, 16–VI–1968, leg. D.T. Kowalski, D.T. Kowalski 8870 type (UC).

Remarks – This species is characterised by the aggregated sporocarps, which occur in dense and scattered groups, sessile, pulviniform to applanate, 1.5–3 mm diam., with lime scales forming a whitish crust. Capillitium filamentous, threads thin, 1–2 µm diam., brownish, scarcely branched, somewhat flexuous. Spores globose to subglobose, 11–15 µm diam., spinose. Under SEM the ornamentation of the spores consists of long baculae, with an irregular distribution and the apices with few nodules, which give them a coralloid look.

When comparing the plates of the types of *Lepidoderma aggregatum* and *L. chailletii*, it is evident that the capillitium, the ornamentation of the spores, and the size of the spores are very similar in both species. The only difference between them are the lime scales, which always

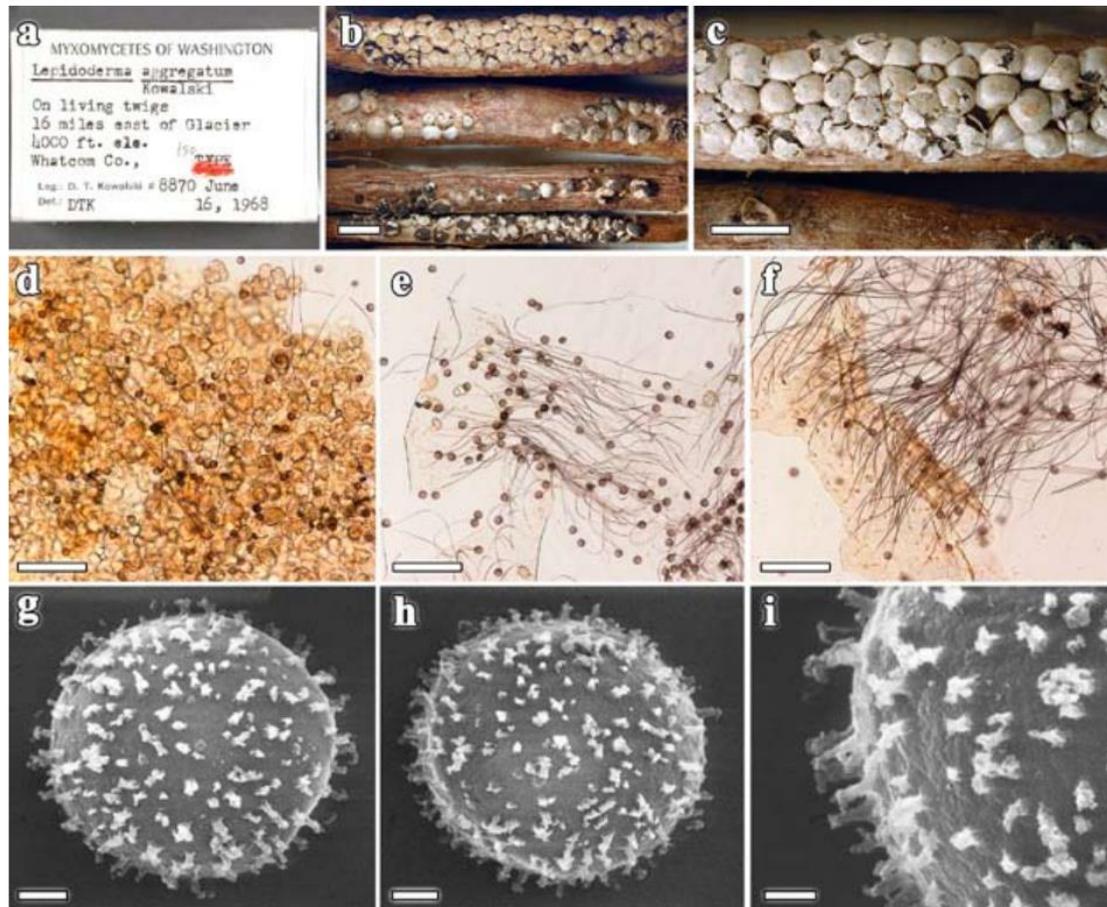
REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

Fig. 4.— *Lepidoderma aggregatum* D.T. Kowalski 8870 type, (UC), a. Original label, b. Sporocarps, c. Details of the peridium, d. Lime scales of the peridium, e. Capillitium, f. Capillitium and its connections with the peridium, g–h. Spores, i. Details of the spore ornamentation. Scale bars: b–c = 5 mm, d–f = 100  $\mu$ m, g–h = 2  $\mu$ m, i = 1  $\mu$ m.

form a continuous layer in *L. aggregatum*, while only sometimes in *L. chailletii*, as indicated below. We think it can be due to the environmental conditions when fruiting takes place, as indicated in MORENO & *al.* (2004). Recently, SHCHEPIN & *al.* (2016) indicated that the lime scales of *L. chailletii* never form a continuous layer or crust. Additionally, their molecular studies revealed that there are three different clades of *L. chailletii*, and they suggested that possibly one of those clades would enclose the American species *L. aggregatum*. To confirm this hypothesis, it is necessary to carry out molecular studies of the

type specimen or to collect samples at Kowalski's (1971) original location again (Olympic National Park, Washington, USA). Kowalski (1971) indicated that this species was very abundant, so much that he studied almost 275 collections.

As such, after studying the morphology of the type material of *Lepidoderma aggregatum* and comparing it with *L. chailletii*, and supported by the molecular results of SHCHEPIN & *al.* (2016), we conclude that *L. aggregatum* and *L. chailletii* may constitute two different sister species, but this needs to be confirmed by molecular data from the American samples.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

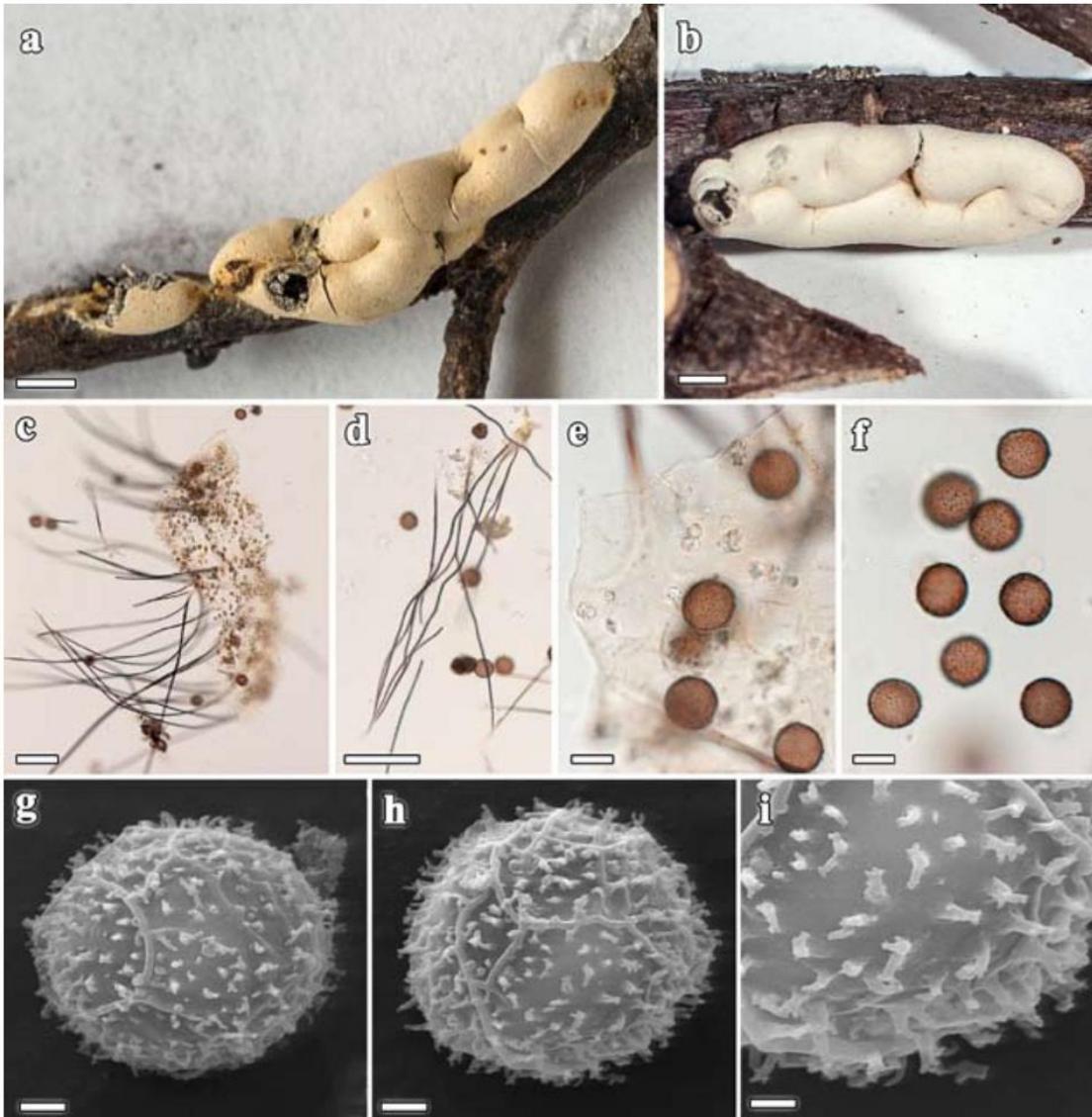


Fig. 5.— *Lepidoderma alpestroides* Meyer 16595 Isotype duplo in AH 49121, a–b. Plasmodiocarps, c. Insertion of the capillitium into the peridium, d. Capillitium, e. Inner peridium and spores, f. Spores under LM, g–h. Spores under SEM (Meyer 17476 duplo in AH 31776). i. Details of the spore ornamentation (Meyer 17476 duplo in AH 31776). Scale bars: a–b = 1mm, c–d = 50  $\mu$ m, e–f = 10  $\mu$ m, g–h = 2  $\mu$ m, i = 1  $\mu$ m.

*Lepidoderma alpestroides* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, *Bull. Mycol. Bot. Dauphiné–Savoie* 165: 9 (2002). Fig. 5a–i

Material examined: **France:** Bourg-Saint-Maurice, Les Arcs, Savoie, 1900 m, on *Vaccinium myrtillus*, 24–V–1996, Meyer 16595 Isotype in AH 49121. Bourg-Saint-Maurice, Les Arcs, Savoie, 1900 m, on living shrub, mainly

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

*Rhododendron* sp., 28-V-1997, Meyer 17476 duplo in AH 31776. Bonneval, Lachat, Savoie 1800 m, woody debris and leaves, 31-V-2001, leg. M. Meyer, Meyer 27795 in AH 49082.

Sporocarps whitish to yellowish, forming lonely to gregarious plasmodiocarps, flattened to depressed in the centre,  $3-10 \times 1.5-2.5$  mm. Peridium double, outer layer with white to straw lime scales, which form a continuous and almost smooth crust. Inner layer of the peridium membranous, hyaline, and non-iridescent. Pseudocolumella bulky, ochraceous-white, filling half of the sporocarp. Capillitium abundant, filamentous, non-reticulated, dichotomously branching, emerging from the pseudocolumella to the peridium, dark with paler tips, without or with scanty nodules. Hypothallus underdeveloped, silvery. Spores blackish in mass, dark brown in transmitted light, globose to subglobose,  $12-15 \mu\text{m}$  diam., spinose. Under SEM the ornamentation of the spores consists of spines with coralloid apex.

Remarks – This species is well characterised by its plasmodiocarpous sporocarps, the crustose

peridium formed by coalescing lime scales, the presence of a pseudocolumella, the abundant capillitium, and spinose spores  $12-15 \mu\text{m}$  in diam.

At the first glance it can be confused with members of the genus *Physarum*, but in this genus separable lime scales on the peridium do not occur (although the lime can be patchy) and the capillitium exhibits calcareous nodules connected by hyaline tubules.

Recent molecular studies carried out by SHCHEPIN & al. (2016) confirmed that *Lepidoderma alpestroides* can be considered as an independent species.

*Lepidoderma carestianum* (Rabenh.) Rostaf., *Sluzowce Monogr.*: 188 (1874). Fig. 6a–c, Fig. 7a–l, Fig. 8a–i

≡ *Reticularia carestiana* Rabenh., *Fungi Eur. Editio nova, ser. Secunda No. 436* (1862).

= *Amaurochaete minor* Sacc. & Ellis, in Saccardo, *Michelia 2*: 566 (1882).

= *Dermodium minus* (Sacc. & Ellis) Kuntze, *Revis. gen. pl.* 3(3): 465 (1898).

= *L. carestianum* f. *granulosum* Poulain & al., *ad inter., Les myxomycètes* tome 2, fig. 398 (2011).

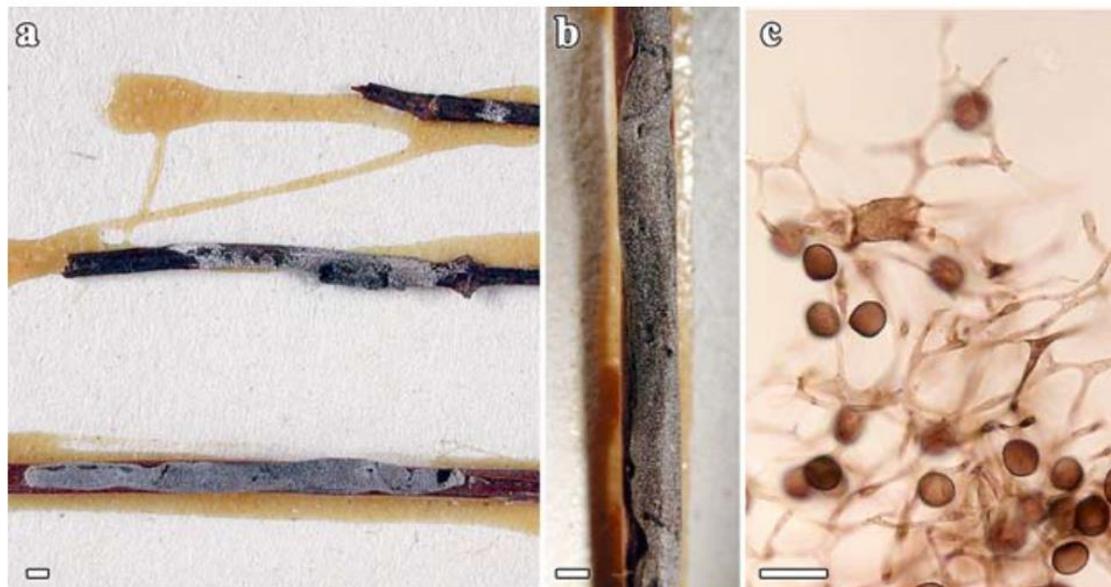
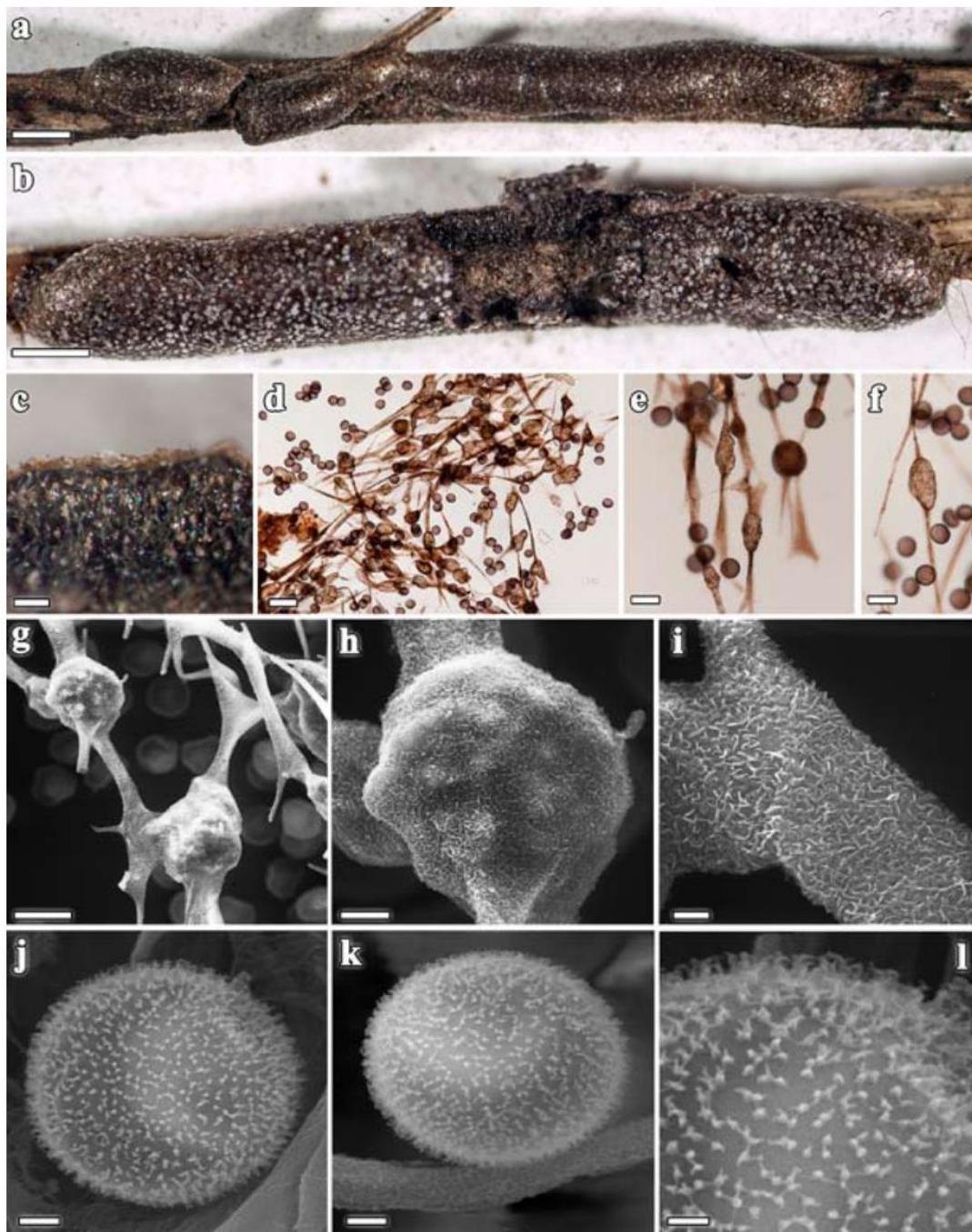


Fig. 6.– *Lepidoderma carestianum* Fungi europaei exs. No. 436, in BR as *Reticularia carestiana* lectotype, a–b. Plasmodiocarps, c. Details of the brown lime nodules. Scale bars: a–b = 1 mm, c = 20  $\mu\text{m}$ .

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO



**Fig. 7.**—*Lepidoderma carestianum* AH 19504, a–b. Plasmodiocarps, c. Details of the brown lime nodules, d. Reticulate capillitium, e–f. Details of the lime nodules, g. Capillitium with lime nodules, h–i. Typical ornamentation of the lime nodules, j–k. Spores, l. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a–b = 1 mm, c = 100  $\mu$ m, d = 20  $\mu$ m, e–f = 10  $\mu$ m, g = 20  $\mu$ m, h–i = 5  $\mu$ m, j–k = 2  $\mu$ m, l = 1  $\mu$ m.

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*



**Fig. 8.**–*Amaurochaete minor* S.J. Harkness (Ellis collection) NYBG 5607 and NYBG 5608 lectotypus, a–b. Original labels, c. Plasmodiocarps NYBG 5607, d. Plasmodiocarps NYBG 5608, e. Reticulate capillitium NYBG 5608, f. Spores under LM NYBG 5608, g–h. Spores NYBG 5608, i. Details of the spore ornamentation NYBG 5608. Scale bars: c–d = 1 cm, e = 50  $\mu$ m, f = 10  $\mu$ m, g–h = 2  $\mu$ m, i = 1  $\mu$ m.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA &amp; A. CASTILLO

Material examined: **France:** Bourg-Saint-Maurice, Les Arcs, Savoie, on woody twigs, 28-V-1994, Herb. Meyer 14542 duplo in AH 49124. Ibidem, on twigs of *Rhododendron* sp., 3-VI-2004, 2047 m, Herb. Meyer 24142, duplo in AH 46500. **Italy:** Riva, Valsesia, ramulus fruticum varium, spring 1861, leg. Ab. Carestia Rabenhorst Fungi europaei exs. No. 436, in BR as *Reticularia carestiana* (proposed as lectotype). **Spain:** Madrid, Puerto de Navacerrada, on twigs of *Cryptogramma crispera*, 1-V-1997, 2100 m, leg. A. Sánchez, AH 19504. Ibidem, Bola del Mundo, on dead twigs of *Senecio pyrenaicus*, 27-V-1999, 2150 m, leg. A. Sánchez, AH 19398. Segovia, Puerto de Navacerrada, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 30-V-2000, 1950 m, leg. A. Sánchez, AH 33547. Puerto de Navacerrada, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 3-VI-2001, 2175 m, leg. A. Sánchez, AH 28548. **USA:** Utah, S.J. Harkness, (Ellis collection), NYBG 5607 and NYBG 5608 typus, both as *Amaurochaete minor*.

Elongated plasmodiocarps, rarely branched, 20–60 × 1–5 mm, convex, sometimes flattened, white to greyish-white to red-brown. Hypothallus scanty, membranous, dark brown. Peridium simple, dark brown to blackish-brown, it can be easily seen when the lime scales are lacking; lime scales white to slightly yellow. Apical and irregular dehiscence. Pseudocolumella lacking. Capillitium filamentous, abundant, with hyaline to slightly brownish threads, 2–4 µm diam., reticulate, with plentiful to scanty lime nodules onto the threads, which are yellow to brown and elongated or globular, measuring 30–50 × 20–32 µm. Spores violaceous in mass, violaceous-brown in transmitted light, with a paler zone, globose to subglobose to ovoid, 15–20 × 14–16 µm, with clustered spines that sometimes coalesce into short crests. Under SEM not only the nodules of the capillitium, but also the threads of the capillitium are ornamented with delicate, longitudinal to sinuous crests. This character is only visible under SEM, and occurs consistently in all studied specimens. The ornamentation of the spores consists of baculae which become curved easily at the apex, and sometimes they show small union lines which gives the spore a subreticulated look.

Remarks – *Lepidoderma carestianum* is characterised by elongated and plasmodiocarpous

sporocarps, a simple peridium, filamentous and anastomosed capillitium with lime nodules, and spinose spores under LM. Under SEM the ornamentation of the capillitium and its nodules is characteristic.

The first problem noted for this species is the confusion expressed by RABENHORST (1862), because he distributed both *Lepidoderma carestianum* and *Reticularia carestiana* Rabenh., [Rabenhorst 436 *Fungi europaei* from Riva (Valsesia), spring 1862, *ad ramulos fruticum varium*, leg. Ab. Carestia] under the same name. One of the two taxa has a reticulate capillitium with lime nodules (Fig. 6a–c) and the other one has an almost non-reticulate and non-branched capillitium consisting of straight, hyaline to slightly coloured threads without lime nodules (Fig. 9a–f). Possibly this confusion has subsequently caused a wrong interpretation of the species *Lepidoderma carestianum*.

LISTER & G. LISTER (1911) sketched *Lepidoderma carestianum* from Switzerland (plate 115, figures a and d) with a reticulate capillitium and with abundant lime nodules, while they drew *L. carestianum* var. *granuliferum* from California (plate 115, figures b and c) with a reticulate capillitium and globular lime nodules covered by an asteriform membrane. They described *L. carestianum* var. *chailletii* as characterized by well-developed sporangiate sporocarps with a obvious pseudocolumella, spores 10–13 µm diam., and a filamentous and scanty branching capillitium (plate 116, figures a–d). Later, these authors considered this variety as the independent species *L. chailletii*.

The first monograph relating to the genus *Lepidoderma* was written by KOWALSKI (1971), where he recognised six different species. He studied the type material of five of these species, apart from *Lepidoderma tigrinum*. In any case, he was able to sample and study all six species, including the latter one.

Some authors, such as KOWALSKI (1971) and NEUBERT & al. (1995) considered *Lepidoderma carestianum* as a synonym of *L. chailletii*. They did not consider the different type of the sporocarps, the differences in the capillitium and in the spore ornamentation as having taxonomic

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

value. *Lepidoderma carestianum* has plasmodiocarpous sporocarps, while *L. chailletii* virtually always develops discernible sporangiate sporocarps. KOWALSKI (1971) described the capillitium of *L. carestianum* as “abundant, weakly attached to the peridium and columella, composed of straight or, more commonly, flexuose threads, threads of uniform diameter, commonly branching and anastomosing to form an intricate, wide-meshed net, dark purple-brown throughout, becoming hyaline only at the extremities, not noticeably tapering towards the tips, smooth but often bearing spherical to fusiform enlargements”. This description is applicable to the current circumscription of *L. chailletii*.

POULAIN & al. (2002) studied one of the samples designed as *typus* by Rabenhorst, from the BR herbarium. They concluded that *Lepidoderma carestianum* was a single species, typically plasmodiocarpous, and they sketched it as showing a reticulate capillitium without lime nodules. While when we studied the same material, it was found to have the characteristic lime nodules in the capillitium, although scanty. Afterwards, POULAIN & al. (2011) made a new interpretation of this species and sketched *L. carestianum* f. *granulosum ad inter.* in the plate 398, which we understand as the true *L. carestianum*.

LADO (2005–2018) followed LISTER & G. LISTER (1911) while considering as *Lepidoderma carestianum* the taxon with nodules in the capillitium. He synonymized *L. granuliferum* with *L. carestianum*, which is as well a different species, as we will show below.

SHCHEPIN & al. (2016) studied only a single specimen of *Lepidoderma granuliferum* (sc26564), which was placed within the clade of *L. carestianum*, and recommended the need to study more material to ascertain its relationship to *L. carestianum*. Their phylogeny of partial SSU sequences does not exclude the possibility that *Lepidoderma carestianum* and *L. chailletii* are two different species. We agree with this conclusion because the two taxa differ morphologically (compare plates of both species in this study).

*Lepidoderma carestianum* can be confused with other plasmodiocarpous species such as *L.*

*perforatum*, *L. neoperforatum*, and *L. granuliferum*. *Lepidoderma perforatum* and *L. neoperforatum* both show perforations in the peridium under LM. These are formed at the points where the threads of the capillitium are inserted into the peridium; both species have a dark-brown capillitium and differ in spore ornamentation (see comments to these species). *Lepidoderma granuliferum* possesses a reticulate capillitium which forms a dense net with abundant asteriform nodules, smooth under SEM, and its spores (15–18 µm in diam.) are larger than those of *L. carestianum*.

In this work, and after revising the type material of *Lepidoderma carestianum* (Fig. 6a–c), we have decided to follow the interpretation of LISTER & G. LISTER (1925) for this species. For us, they were the first authors that established a proper species circumscription.

We have checked the type of *Amaurochaete minor* (Fig. 8a–i) and it shows a reticulated capillitium, forming a dense net with abundant lime nodules, and the spores are globose to ovoid, 14–18 × 13–15 µm, so we consider this species to be a synonym of *Lepidoderma carestianum*.

The record of *Lepidoderma granuliferum* from Sierra de Guadarrama (Segovia, Spain) published by SÁNCHEZ & al. (2002) was revised and found to be *L. carestianum*. The latter species is not yet recorded for our country, so the specimens mentioned herein are the first records for Spain.

***Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum*** G. Moreno, Ant. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo var. nov. Fig. 9a–f, Fig. 10a–j

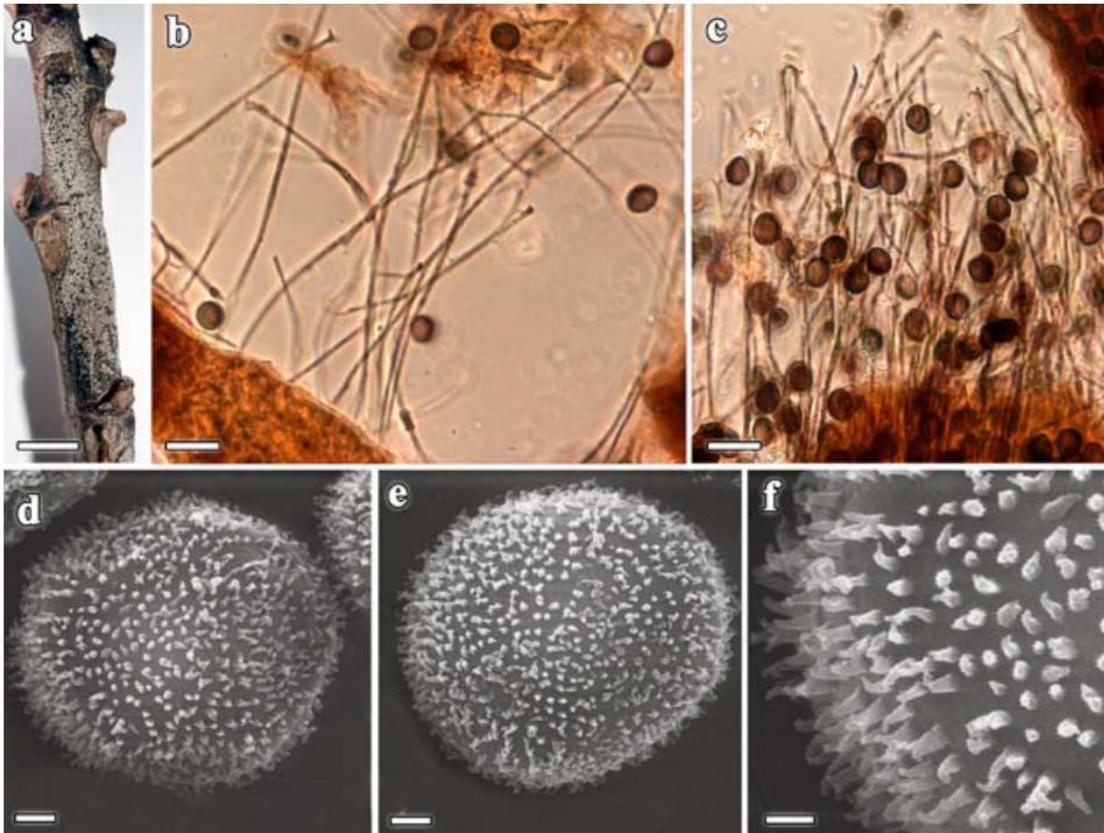
= *L. carestianum sensu* Poulain, Meyer & Bozonnet, *Les myxomycètes* tome 2, fig. 399 (2011).

Mycobank: MB 827961

Etymology: “*pseudocarestianum*” refers to its resemble to *Lepidoderma carestianum*.

*Typus. Spain:* Segovia, Riaza, Pico del Lobo, on leaves of *Festuca indigesta*, 14–V–2003, 2000 m, leg. A. Sánchez, AH 32515 Holotype

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO



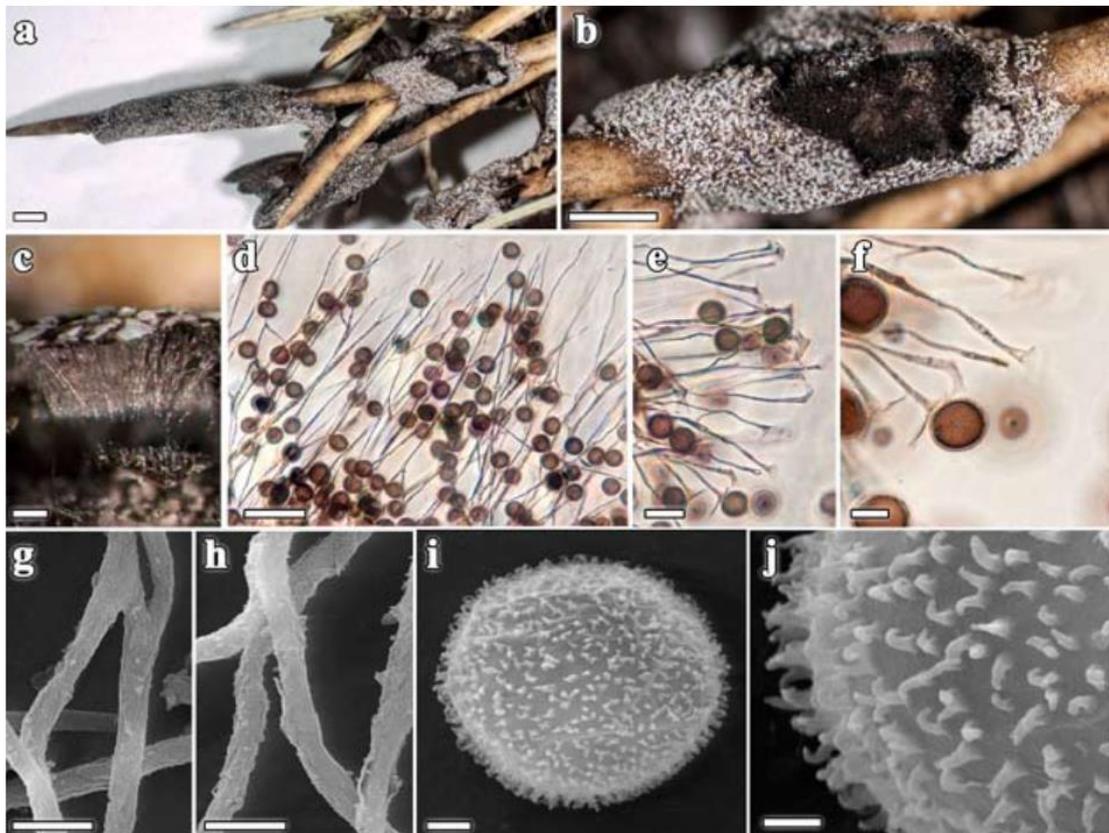
**Fig. 9.**– *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* Fungi europaei exs. No. 436, in BPI as *Reticularia carestiana*, a. Plasmodiocarp, b. Capillitium and tips of the threads without lime nodules, d–e. Spores, f. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1 mm, b–c = 20  $\mu$ m, d–e = 2  $\mu$ m, f = 1  $\mu$ m.

Material examined: **Italy:** Riva, Valsesia, *ramulus fruticum varium*, spring 1861, leg. Ab. Carestia, Rabenhorst, Fungi europaei exs. No. 436, in B, BPI and WSRL as *Reticularia carestiana*. Pian del Regina, unidentified fistulous twigs, 8–V–2004, 1500 m, Herb. M. Meyer n° 23823, duplo in AH 46501. **Spain:** Segovia, Riaza, Pico del Lobo, vegetal debris, 1950 m, AH 32530. Pto. de Navacerrada, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 30–V–2000, 1950 m, AH 33547.

Sporocarps occur as elongated plasmodiocarps, grey to coppery-brown, 5–12  $\times$  1.5–2.0 mm. Hypothallus membranous, brownish. Peridium simple, membranous to subcartilaginous, with abundant calcium carbonate lime scales, white to straw-white. Dehiscence irregular and usually apical. Capillitium abundant, hyaline to slightly brown, threads parallel, 1–3  $\mu$ m diam., sparsely

anastomosing, not forming an evident reticulum, without or (rarely) with only a few lime nodules, tips of the threads funnel-shaped or Y-shaped at the reunion with the peridium, sometimes retaining a piece of it. Spores dark brown in mass, violaceous-brown under transmitted light, globose to subglobose, seldom widely ellipsoid, 14–18  $\mu$ m diam., spinose. Under SEM the threads of the capillitium do not show nodules and they have fragile, membranous remainders. The spores are spinose with the apex typically curved.

Remarks – *Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* is characterised by the elongated, greyish-white to coppery-brown, and plasmodiocarpous sporocarps, the simple peridium, a filamentous, hyaline capillitium with threads

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

**Fig. 10.**—*Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* AH 32515 *holotypus*, a. Plasmodiocarp, b–c. Details of the crystalline scales and capillitium, d. Capillitium without lime nodules, e–f. Widened tips of the capillitium, g–h. Capillitium, i. Spore, j. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1 mm, b = 2 mm, c = 100  $\mu$ m, d = 50  $\mu$ m, e = 20  $\mu$ m, f = 10  $\mu$ m, g–h = 5  $\mu$ m, i = 2  $\mu$ m, j = 1  $\mu$ m.

rarely anastomosing, virtually without lime nodules, with funnel-shaped tips, and spinose spores. As mentioned in the comments to *L. carestianum*, the specimens distributed by RABENHORST (1862) as *Reticularia carestiana* represented two different taxa.

*Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* can be confused with other species of *Lepidoderma*, such as *L. carestianum*, *L. perforatum*, *L. neoperforatum* and *L. granuliferum*. *Lepidoderma carestianum* usually has a reticulate capillitium with abundant lime nodules with variable shapes, ranging from fusiform to globose. Under SEM both the capillitium and the lime nodules are ornamented with short crests, as indicated above.

Under LM and SEM *Lepidoderma perforatum* and *L. neoperforatum* show perforations in the peridium and the ornamentation of the spores is different (see observations in both species).

*Lepidoderma granuliferum* shows intermediate sporocarps, ranging from sessile and subglobose sporangiate forms to sinuous and short plasmodiocarps. The capillitium is filamentous, with very reticulate threads, and numerous membranous appendixes which cover the groups of the smooth and globular lime nodules. The membrane and the nodules are smooth even under SEM.

The three species *Lepidoderma carestianum*, *L. chailetii*, and *L. granuliferum* have been confused in many studies, and the reasons for this

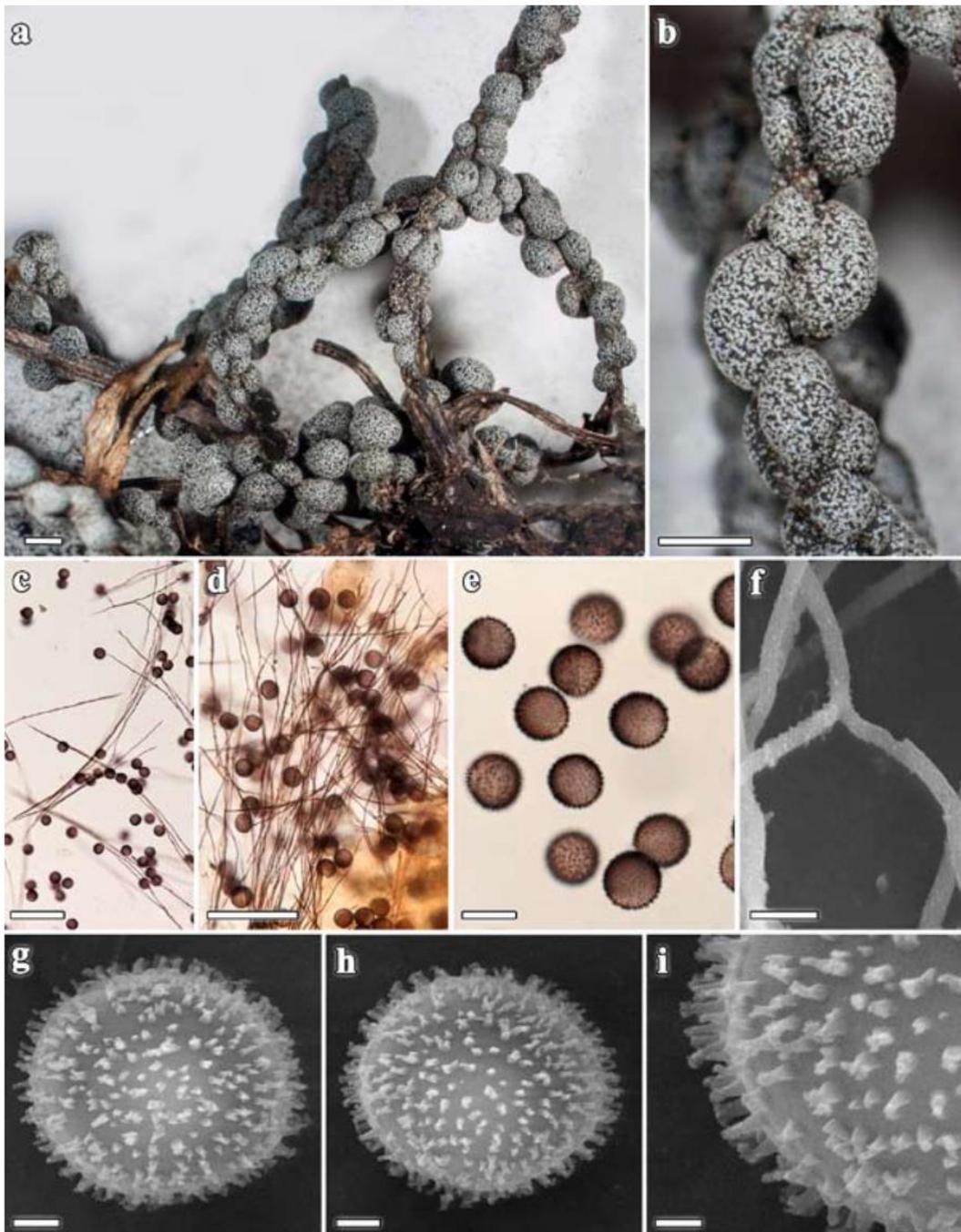
confusion are mentioned above in the remarks on *L. carestianum*.

***Lepidoderma chailletii*** Rostaf., *Sluzowce Mon.*: 189 (1874). Fig. 11 a–i, Fig. 12a–h, Fig. 13a–k

Material examined: **Spain**: Madrid, Puerto de Cotos, Valdesquí, on bark of *Pinus sylvestris*, 23–III–1997, 1775 m, leg. A. Sánchez, AH 19214. Ibidem, on branches, 23–IV–1997, 1875 m, AH 19575. Ibidem, on bark, 11–IV–1999, 1825 m, AH 19467. Ibidem, 14–IV–1999, 1850 m, AH 19393, AH 19399. Ibidem, 1925 m, AH 19474. Ibidem, 23–IV–1999, 1850 m, AH 19389. Ibidem, 25–IV–1999, 1800 m, AH 19384, AH 19465. Ibidem, 1825 m, AH 19466. Ibidem, on branches of *Juniperus communis* subsp. *nana*, 1925 m, AH 19473. Ibidem, on bark of fallen branches of *Pinus sylvestris*, 1–V–1999, 1850 m, AH 26328. Ibidem, on living branch of *Cytisus oromediterraneus*, 2–V–1999, 1900 m, AH 26324. Ibidem, on branches, 1–IV–2001, AH 33058. Puerto de Navacerrada, on *Festuca indigesta*, 16–III–2000, 2125 m, leg. A. Sánchez, AH 25650. Ibidem, 2150 m, AH 26317. Ibidem, on leaves and twigs of *Digitalis purpurea*, AH 26319. Ibidem, on twigs, 2100 m, AH 19216. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 2150 m, AH 26326. Ibidem, on twigs of *Gentiana lutea*, 8–VI–2000, 2000 m, AH 25905. Ibidem, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 2100 m, AH 25897. Ibidem, 2150 m, AH 25933. Ibidem, on twigs of *Rumex suffruticosus*, 17–VI–2000, 2150 m, AH 25520. Segovia, Pico del Lobo, Riaza, on *Festuca indigesta*, 14–V–2003, 2000 m, leg. A. Sánchez, AH 32515. Ibidem, on living branches of *Cytisus oromediterraneus*, 1925 m, AH 32516. Ibidem, 2000 m, AH 32514, AH 32517. Puerto de Navacerrada, on branches of *Cytisus oromediterraneus*, 20–IV–1997, 1925 m, leg. A. Sánchez, AH 26231, AH 33054. Ibidem, 1950 m, AH 19215. Ibidem, on twigs of *Rumex suffruticosus*, 1900 m, AH 19211. AH 19213. Ibidem, 1925 m, AH 26320. Ibidem, 25–IV–1997, 1875 m, AH 26325. Ibidem, on fronds of *Cryptogamma crispa*, 20–V–1997, 2000 m, AH 19218. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 2025 m, AH 19219. Ibidem, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 24–V–1997, 1925 m, AH 19217. Ibidem, on processed wood, 23–V–1998, 2000 m, AH 18951. Ibidem, on twigs of *Rumex suffruticosus*, 2–IV–1999, 1925 m, AH 19212. Ibidem, on living needles of *Pinus sylvestris*, 2–V–1999, 1750 m, AH 26327. Ibidem, on leaves of *Gentiana lutea*, 1950 m, AH 26322. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 1925 m, AH 33050. Ibidem, on twigs of *Digitalis purpurea*, 5–V–1999, AH 19385. Ibidem, on twigs of *Rumex suffruticosus*, 1950 m, AH 19383. Ibidem, on stems of *Poaceae*, AH 19396. Ibidem, 1975

m, AH 18390. Ibidem, on fronds of *Cryptogamma crispa*, 7–V–1999, AH 26329. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 1950 m, AH 33051. Ibidem, on *Festuca indigesta*, 9–V–1999, AH 19386. Ibidem, on leaves of *Juniperus communis* subsp. *nana*, AH 19391. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 11–V–1999, 1925 m, AH 33048. Ibidem, on fronds of *Cryptogamma crispa*, 15–V–1999, 2000 m, AH 26330. Ibidem, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 1975 m, AH 19387. Ibidem, on twigs of *Gentiana lutea*, 28–V–1999, AH 26337. Ibidem, on twig of *Gentiana lutea*, 30–V–1999, AH 19382. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 1950 m, AH 19470. Ibidem, 1975 m, AH 19381. Ibidem, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 16–III–2000, 2175 m, AH 25656. Ibidem, 17–III–2000, 2150 m, AH 25651, AH 25653. Ibidem, 2175 m, AH 25652. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 14–V–2000, 1900 m, AH 26334. Ibidem, 18–V–2000, 1925 m, AH 25954. Ibidem, 19–V–2000, AH 26335. Ibidem, 1950 m, AH 25884. Ibidem, 28–V–2000, AH 26336. Ibidem, on branches of *Juniperus communis* subsp. *nana*, 6–VI–2000, AH 28723. Ibidem, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 15–VI–2000, 2200 m, AH 25818. Ibidem, on processed wood, 10–VIII–2000, 2100 m, AH 28729. Ibidem, on fronds of *Cryptogamma crispa*, 1–IV–2001, 1975 m, AH 18931. Ibidem, on twigs of *Rubus idaeus*, 4–IV–2001, 1725 m, AH 33057. Ibidem, on living leaves of *Erica arborea*, 12–IV–2001, 1975 m, AH 33055. Ibidem, on fronds of *Cryptogamma crispa*, 18–IV–2001, AH 33053. Ibidem, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 1900 m, AH 33047. Ibidem, on twigs of *Rubus idaeus*, 23–IV–2001, AH 33056. Ibidem, on stems of *Poaceae*, AH 33049. Ibidem, on branches of *Pinus sylvestris*, 24–IV–2001, 1800 m, AH 33045. Ibidem, on branches of *Cytisus oromediterraneus*, 25–IV–2001, 1975 m, AH 33052. Ibidem, on processed wood, 25–VII–2001, 2150 m, AH 25864. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 11–V–2003, 1975 m, AH 32610. Puerto de Navafria, on branch of *Pinus sylvestris*, 22–III–1997, 1800 m, leg. A. Sánchez, AH 33046. Ibidem, on twigs of *Rubus ulmifolius*, 25–III–2001, 1675 m, AH 26401. Ibidem, 1700 m, AH 18534. Granada, Sierra Nevada, Hoya de la Mora, on stems of *Poaceae*, 11–V–2001, 2600 m, leg. A. Sánchez, AH 29047.

Sporocarps very variable in shape, reaching from sporangiate forms to short plasmodiocarps, 1–3 mm in length, in large and crowded groups, whitish to greyish-white. Peridium simple, pale brown to dark brown, covered by white to cream-white lime scales, very variable in size and shape, sometimes covering the entire perid-

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

**Fig. 11.**– *Lepidoderma chailletii* AH 19383, a. Sporocarps, b. Details of the sporocarps and the crystalline scales, c–d. Capillitium, e. Spores, f. Capillitium with a granulate cover, g–h. Spores, i. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a–b = 1 mm, c–d = 50  $\mu$ m, e = 10  $\mu$ m, g–h = 2  $\mu$ m, i = 1  $\mu$ m.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

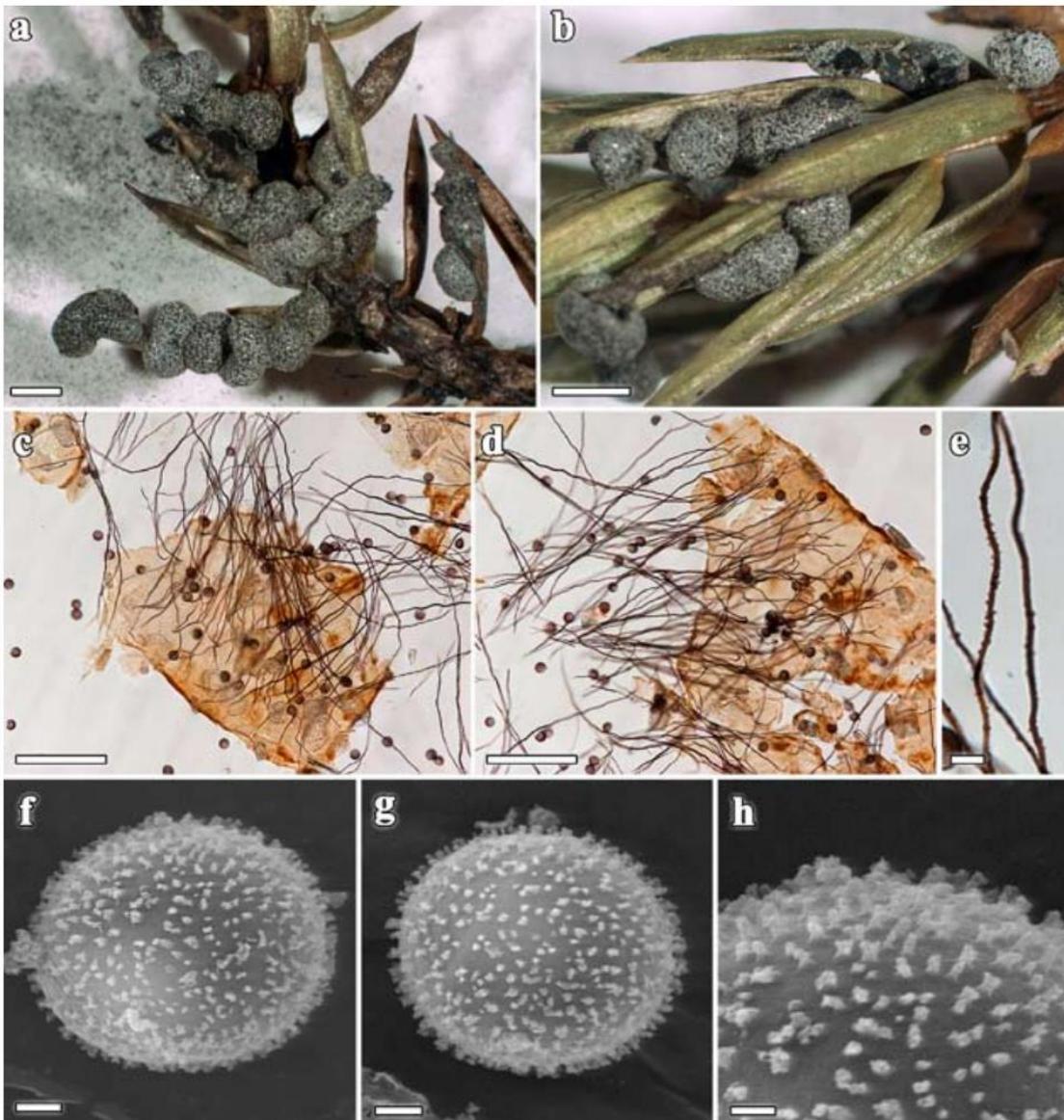
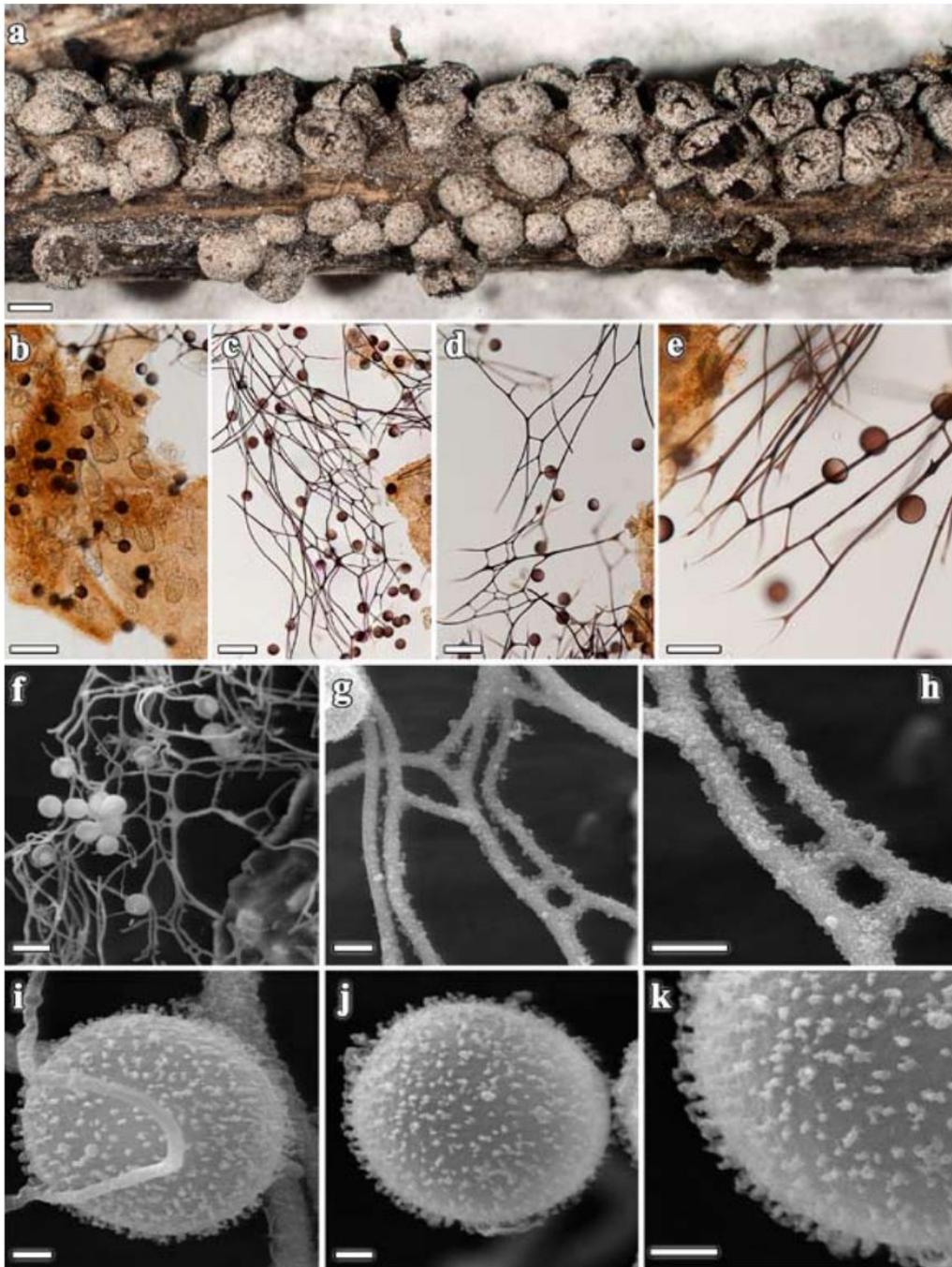


Fig. 12.— *Lepidoderma chailletii* AH 19391, a. Sporocarps, b. Details of sporocarps, c–d. Capillitium and peridium, e. Details of the capillitium with small nodules, f–g. Spore, h. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a–b = 1 mm, c–d = 100  $\mu$ m, e = 50  $\mu$ m, f–g = 2  $\mu$ m, h = 1  $\mu$ m.

ium and sometimes leaving gaps between them, which reveal the membranous layer of the peridium. Pseudocolumella pulvinulate to subglobose, whitish to yellowish, sometimes lacking.

Capillitium filamentous, brownish, paler at the tips of the threads, variable, but normally rigid, smooth, poorly branched, and barely reticulated (AH 19383, AH 19391), 1–1.5  $\mu$ m diam. Other

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

**Fig. 13.**—*Lepidoderma chaillatii* AH 25821, a. Sporocarps, b. Crystalline scales, c–d. Details of the outer reticulate capillitium, e. Tips of the capillitium, f. Capillitium reticulate at the tips, g–h. Capillitium with a granulose cover, i–j. Spores, k. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1 mm, b–d = 50  $\mu$ m, e–f = 20  $\mu$ m, g–h = 5  $\mu$ m, i–j = 2  $\mu$ m, k = 1  $\mu$ m.

samples show abundant and small nodules (AH 26320), or rarely a reticulated pattern at the tips of the threads (AH 25821). Spores globose to subglobose, 12–14  $\mu\text{m}$  diam., spinose. Under SEM, the threads of the capillitium show a cover of amorphous material which entirely covers these structures, and the ornamentation of the spores consists of irregularly distributed baculae with small nodules at the apices, which gives them a coralloid look.

Remarks – *Lepidoderma chailletii* is characterised by sporangiate to short plasmodiocarpous sporocarps, a whitish to yellowish pseudocolumella, the peridium with calcium carbonate lime scales which vary in size and shape, sometimes establishing a continuous layer and sometimes appearing isolated, the filamentous, rigid, slightly branched, dark brown capillitium with paler tips and threads of 1–1.5  $\mu\text{m}$  diam., and spinose spores, 12–14  $\mu\text{m}$  diam.

As indicated above, some authors such as KOWALSKI (1971) and NEUBERT & *al.* (1995) have misinterpreted *Lepidoderma chailletii*. Their concept merged specimens with plasmodiocarpous and sporangiate sporocarps into a single variable species, and synonymized it with *L. carestianum*. LISTER & G. LISTER (1911, 1925) considered *L. chailletii* to be an independent taxon, just like POULAIN & *al.* (2011). We agree and follow this most recent interpretation of *L. chailletii*, so we conclude that *L. chailletii* and *L. carestianum* are two different and well defined species.

In the molecular studies carried out by SHCHEPIN & *al.* (2016), specimens determined as *Lepidoderma chailletii* segregated into three different clades, which are likely to constitute different species, but these authors did not find clear morphological differences to separate them properly, so they considered them “cryptic species”. They concluded that further studies using scanning electron microscopy to visualize spore ornamentation patterns would be necessary to separate them. While studying our samples under SEM, we have not observed significant differences in the ornamentation of the spores, but we did see variations in the size of the spores and in the capillitium. Sometimes, the threads

of the capillitium are flexuous while other times they are rigid. In addition, the threads were smooth in some samples, while in others they had nodules. This variability is illustrated in the plates.

***Lepidoderma crustaceum*** Kowalski, *Mycologia* 59(1): 167 (1967). Fig. 14a–h

Material examined: USA: Butte Co., California, 4 miles E of Stirling, 4000 ft, on decaying twig, 4–VI–1966, *leg.* D.T. Kowalski, D.T. Kowalski 2643 type (MICH).

Remarks – This species is characterised by the short stalk, pale violaceous-brown sporocarps 1–1.5 mm in diam., occurring separated or in small groups, and a double peridium with lime scales forming a continuous layer. A pseudocolumella is often present. The capillitium consists of filamentous, dark brown, rigid, scarcely branched, and anastomosing threads. The spores are globose to subglobose, 11–13  $\mu\text{m}$  diam., prominently and densely spinose. Under SEM the ornamentation of the spores consists of dense baculae.

KOWALSKI (1971) commented that *Lepidoderma crustaceum* is a “extremely rare, perhaps the rarest member of the genus”. After the revision of Kowalski’s type material carried out by MORENO & *al.* (2004), the authors concluded that this was a well defined and rare species in the genus.

SHCHEPIN & *al.* (2016) could obtain only one sequence of *Lepidoderma crustaceum* from GenBank, and their study included it within the clade of *Diderma fallax* and *L. peyerimhoffii*. Their conclusion is that the sequence is taxonomically wrong determined, because the morphological differences between the species are not significant. We think that more molecular studies are needed, especially using the American material, to ascertain its taxonomic position.

***Lepidoderma didermoides*** Kowalski, *Mycologia* 63(3): 503 (1971). Fig. 15a–j, Fig. 16a–h

Material examined: USA: Whatcom Co., Washington, 18 miles east of Glacier, 4050 ft, on living twigs, 22–VI–1970, *leg.* D.T. Kowalski, D.T. Kowalski 10580 type, (UC).

Remarks – This rare species described by

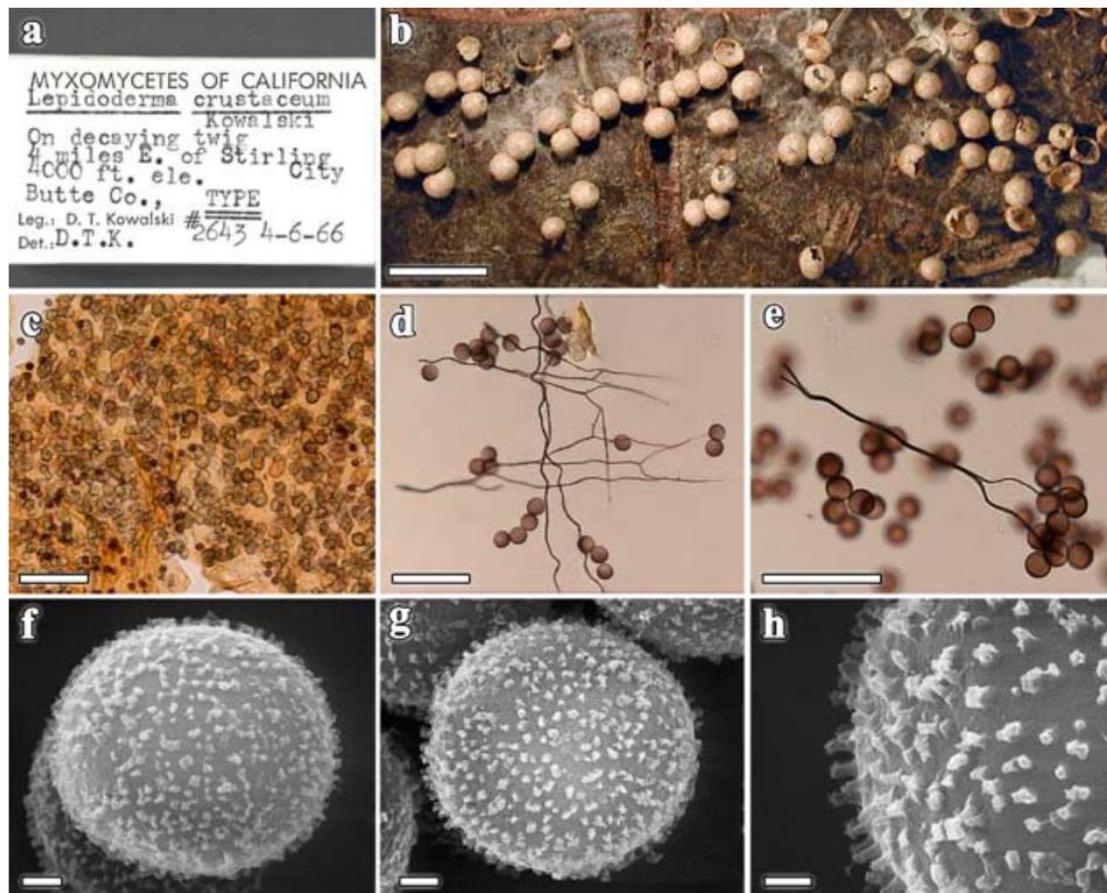
REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

Fig. 14.– *Lepidoderma crustaceum* D.T. Kowalski 2643 type (MICH). a. Original label, b. Sporocarps, c. Details of the crystalline scales of the peridium, d. Capillitium, e. Tips of the capillitium, f–g. Spores, h. Details of the spore ornamentation. Scale bars: b = 5 mm, c = 100  $\mu$ m, d–e = 50  $\mu$ m, f–g = 2  $\mu$ m, h = 1  $\mu$ m.

KOWALSKI (1971) is characterised by dispersed to grouped sporocarps which are sessile, globose to subglobose, reaching 1–1.5 mm in diam.; a simple, cartilaginous, and brownish peridium covered only sparsely with whitish lime scales; and an abundant, rigid, dark brown, anastomosed, and scantily branched capillitium, with threads around 1  $\mu$ m diam. and numerous dark nodules. Spores are globose to subglobose, 14–17  $\mu$ m diam., spinose.

*Lepidoderma didermoides* can be distinguished from *L. chailletii* by its cartilaginous peridium, few lime scales on the peridium, and

its larger spores. However, the capillitium and the ornamentation of the spores resemble those of *L. chailletii*. The presence of large spores in nivicolous myxomycetes is not unusual and may be triggered by unfavourable environmental conditions during development, which influences as well the size and shape of peridial lime scales. Consequently, we think that this is a poorly defined species, and consider it to be a synonym of *L. chailletii*, as indicated by MORENO & *al.* (2004).

After studying the type material of *Diacheopsis spinosifila* M.L. Farr & R.L. Critchf., we

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

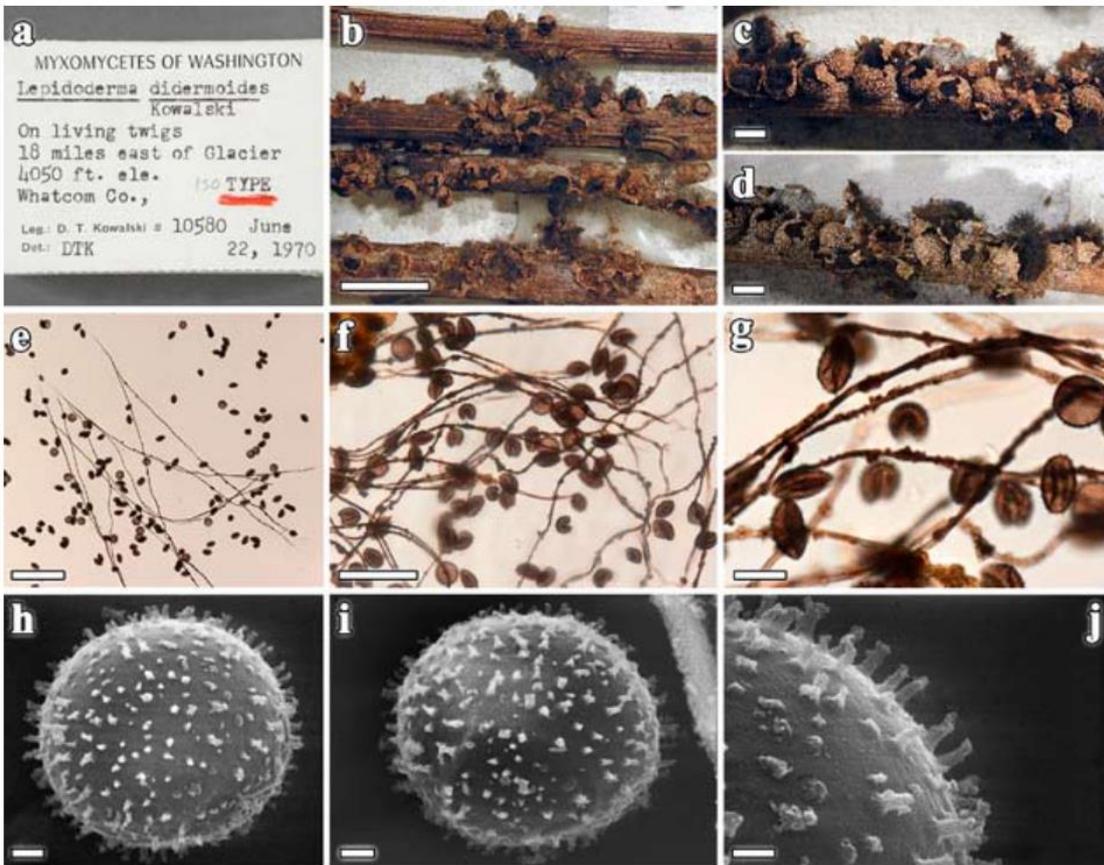


Fig. 15.—*Lepidoderma didermoides* D.T. Kowalski 10580 type (UC), a. Original label, b. Sporocarps, c. Sporocarps with few crystalline scales and capillitium, e. Capillitium, f–g. Details of the nodules of the capillitium, h–i = Spores, j = Details of the spore ornamentation. Scale bars: b = 5 mm, c–d = 1 mm, e–f = 50  $\mu$ m, g = 10  $\mu$ m, h–i = 2  $\mu$ m, j = 1  $\mu$ m.

think it is possibly a *Lepidoderma* with very few lime scales. It has been treated as a synonym of *L. didermoides* by MORENO & *al.* (2003) and, as mentioned above, *L. didermoides* has been considered a synonym of *L. chailletii* by

MORENO & *al.* (2004). In this work we agree with these previous conclusions, considering *D. spinosifila* a synonym of *L. didermoides*, and *L. didermoides* a synonym of *D. chailletii*.

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

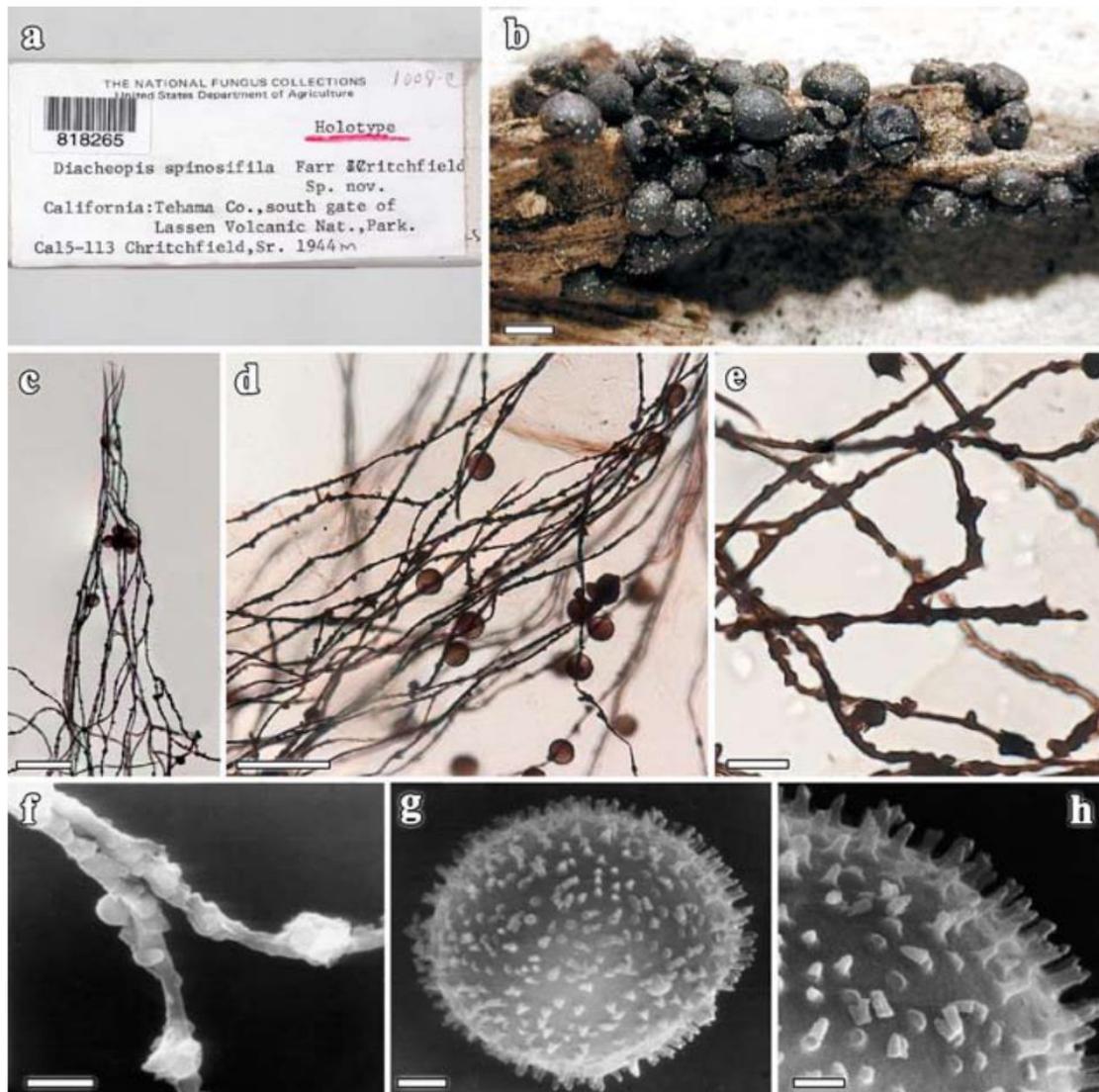


Fig. 16.– *Diacheopsis spinosifila* BPI 818265 holotypus, a. Original label, b. Sporocarps, c. Capillitium, d–e. Details of the nodules of the capillitium, f. Nodules of the capillitium, g. Spore, h. Details of the spore ornamentation. Scale bars: b = 1 mm, c–e = 50  $\mu$ m, f = 5  $\mu$ m, g = 2  $\mu$ m, h = 1  $\mu$ m.

*Lepidoderma echinosporum* G. Moreno, López-Vill. & S.L. Stephenson, in Crous & al., *Persoonia* 37: 231 (2016). Fig. 17a–l

Material examined: **India:** Himachal Pradesh Province, 50 km N of Manali and S of Rohtang Pass, 32°20'23.9" N and 77°13'08.2" E, elevation 3240 m, on dead semi-woody stems near the margin of a melting snowbank along

National Highway 21, 19 May 2006, S. L. Stephenson 21862 (holotype AH 46061, isotype in BPI).

Remarks – *Lepidoderma echinosporum* has been recently described in CROUS & al. (2016). It is characterised by sporocarps with a stellate dehiscence, a cylindrical columella which occu-

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

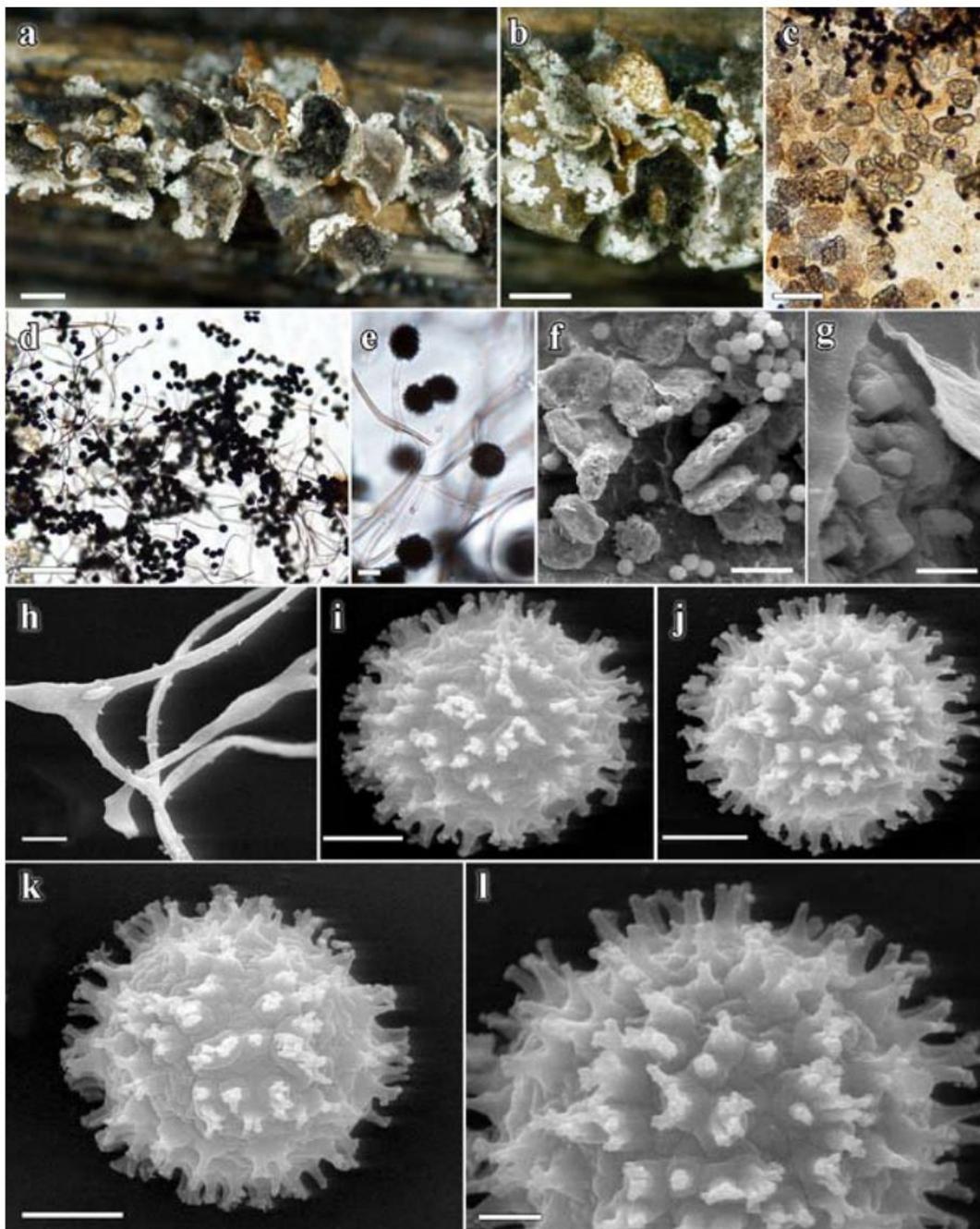


Fig. 17.— *Lepidoderma echinosporum* AH 46061 holotype, a–b. Details of the sporocarps, dehiscence, cylindric pseudocolumella, and crystalline scales, c. Crystalline scales of the peridium, d. Capillitium, e. Spores and capillitium, f. Crystalline scales of the peridium, g. Inside a crystalline scale of the peridium, h. Capillitium, i–k. Spores, l. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a–b = 1 mm, c–d = 100  $\mu$ m, e = 10  $\mu$ m, f = 50  $\mu$ m, g–k = 5  $\mu$ m, l = 2  $\mu$ m.

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

pies almost the entire sporotheca, an inner layer of the peridium formed by prismatic and thick plates of calcium carbonate, and dark spores that are globose to subglobose,  $15-17.7(-18) \times 14-17 \mu\text{m}$  in size, including the prominent spines. Under SEM the spore ornamentation consists of long baculae which sometimes are fused into short ridges and with coralloid nodules at the apices.

*Lepidoderma nevadense* is macroscopically similar but differs from *L. echinosporum* by the elastic and reticulated capillitium, which forms a dense, tight net, and smaller [ $13-14(-15) \mu\text{m}$  diam.] and warted spores.

After studying the type of *Lepidoderma peyerimhoffii*, we found it to differ from *L. echinosporum* by the darker, more rigid and more fragile capillitium, widened at the edges where threads merge into each other, and by shortly spinose spores.

***Lepidoderma granuliferum*** (W. Phillips) R.E. Fr., *Ark. Bot.* 6(7): 3 (1906). Fig. 18a-k  
 ≡ *Didymium granuliferum* W. Phillips, *Grevillea* 5: 114 (1877).  
 ≡ *Badhamia granulifera* (W. Phillips) Masee, *Monogr. Myxogastr.* 321 (1892).  
 ≡ *L. carestianum* var. *granuliferum* (W. Phillips) G. Lister, in Schinz, *Mitt. Naturwiss. Ges. Winterthur* 6: 63 (1906).

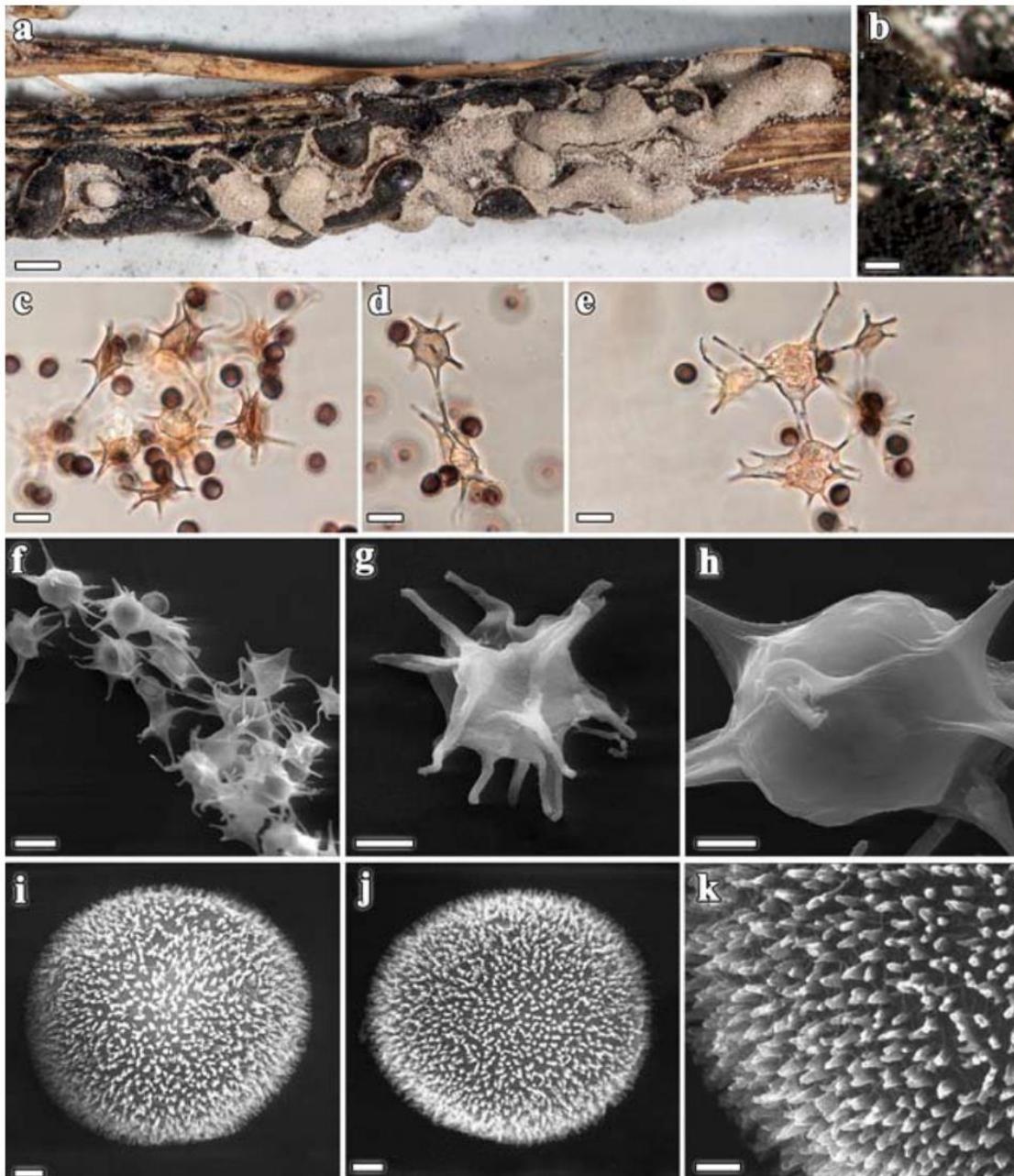
Material examined: **Spain:** Madrid, Puerto de Navacerrada, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 17-VI-1999, 2050 m, leg. A. Sánchez, AH 19388. Ibidem, on twigs of *Digitalis purpurea*, 17-III-2000, 2025 m, AH 25654. Ibidem, 18-III-2000, 2100 m, AH 32592. Ibidem, on twigs of *Gentiana lutea*, 8-VI-2000, 2175 m, AH 25928. Ibidem, on leaves of *Gentiana lutea*, 17-VI-2000, AH 25822. Ibidem, on twigs, 3-VI-2001, 2125 m, AH 28547. Ibidem, on twigs of *Digitalis purpurea*, 21-VI-2001, 2000 m, AH 26623, AH 33059. Ibidem, 30-VI-2001, 2200 m, AH 19464. Ibidem, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 2150 m, AH 28579. Ibidem, on twigs of *Digitalis purpurea*, 20-VII-2001, 2050 m, AH 26323. Ibidem, on living branches of *Cytisus oromediteraneus*, 18-V-2003, 2125 m, AH 32529. Segovia, Pico del Lobo, Riaza, on vegetal debris, 14-V-2003, 1975 m, leg. A. Sánchez, AH 32530. Ibidem, on stems of *Poaceae*, 1950 m, AH 32513. Puerto de Navacerrada, on stems of *Poaceae*,

1-V-1997, 2100 m, leg. A. Sánchez, AH 19504. Ibidem, on living branches of *Cytisus oromediteraneus*, 31-V-1998, AH 32574. Ibidem, on twigs of *Senecio pyrenaicus*, 27-V-1999, 2150 m, AH 19398. Ibidem, 7-VI-1999, 2000 m, AH 19379. Ibidem, 2050 m, AH 19311. Ibidem, 2100 m, AH 19380. Ibidem, 8-VI-2000, 2125 m, AH 25899. Ibidem, 2150 m, AH 25901. Ibidem, 11-VI-2000, 2050 m, AH 25931, AH 25935, AH 32543. Ibidem, 2075 m, AH 32575. Ibidem, on living branches of *Cytisus oromediteraneus*, 14-VI-2000, 2175 m, AH 32538. Ibidem, on fronds of *Cryptogamma crispa*, 16-III-2001, 2150 m, AH 25649. Ibidem, on twigs of *Rubus idaeus*, 23-IV-2001, 1925 m, AH 32573. Ibidem, on branches of *Cytisus oromediteraneus*, 6-VI-2001, 2100 m, AH 32564. Granada, Sierra Nevada, on processed wood, 13-VIII-2001, 2700 m, leg. A. Sánchez, AH 29292. Ibidem, Hoya de la Mora, on *Carduus carlinoides*, 14-VIII-2001, 2750 m, AH 29289. Ibidem, 2600 m, AH 29290. Ibidem, 2750 m, AH 29288, AH 29291. Ibidem, Carihuela, on vegetal debris, 5-VII-2016, 3100 m, leg. G. Moreno, A. Sánchez & L. Monje, AH 46328, AH 46329, AH 46329.

Sporocarps variable, usually sinuous plasmodiocarps but more rarely sporangiate forms in dense groups,  $5-14 \times 1-3 \text{ mm}$ , cream-white to greyish-white. Peridium double, the inner layer membranous, transparent, and iridescent; and the outer layer brown, covering the membrane as a crust of whitish to cream-white lime scales, variable in size and shape, with sometimes a few interruptions revealing the inner membranous layer of the peridium. Capillitium abundant, filamentous, threads of the capillitium pale to slightly yellow, paler at the tips, with a lot of membranous and asteriform expansions with globose lime nodules inside. Spores violaceous-brown in transmitted light, globose to subglobose,  $15-18 \mu\text{m}$  diam., with dense and short spinules. Under SEM, the asteriform expansions and the lime nodules of the threads of the capillitium are smooth, and the ornamentation of the spores consists of short baculae.

Remarks – *Lepidoderma granuliferum* is characterised by sinuous plasmodiocarps occurring in small groups, a double peridium, a filamentous capillitium with threads creating an intricate net with abundant globular nodules covered by an asteriform membrane, which is smooth under

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO



**Fig. 18.**— *Lepidoderma granuliferum* AH 29288, a. Plasmodiocarps, b. Details of the lime nodules of the capillitium, c–e. Smooth and asteriform nodules of the capillitium under LM, f. Plentiful nodules of the capillitium (AH 32592). g–h. Smooth and asteriform nodules of the capillitium under SEM (AH 32592), i–j. Spores, k. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1 mm, b = 100  $\mu$ m, c–e = 20  $\mu$ m, f = 20  $\mu$ m, g = 10  $\mu$ m, h = 5  $\mu$ m, i–j = 2  $\mu$ m, k = 1  $\mu$ m.

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

LM and SEM, and spores that are globose to subglobose, 15–18  $\mu\text{m}$  diam. and densely spinose.

KOWALSKI (1971) described and understood this species correctly. However, he included *Amaurochaete minor* Sacc. & Ellis as a synonym. For us *Lepidoderma granuliferum* and *A. minor* are different species, and we consider the latter as a synonym of *L. carestianum*, as mentioned above.

The most common mistake in the interpretation of *Lepidoderma carestianum* is to use it as a priority name for *L. granuliferum* (LADO & RONIQUIER, 2008; LADO, 2005–2018), but these two taxa represent different species. We consider them as different since *L. carestianum* has nodules in the capillitium, its threads are not as intricate as in *L. granuliferum*, and the nodules are more irregular than in *L. granuliferum*, they are along the threads, they are not covered by an asteriform membrane, and they have a subtle ornamentation consisting of thin lines or small crests visible under SEM.

LISTER & G. LISTER (1911) considered *Lepidoderma granuliferum* as a variety of *L. carestianum*. NEUBERT & al. (1995) considered *L. granuliferum* and *L. carestianum sensu* Lister as synonyms, while on the other hand they considered *L. carestianum* as the priority name of *L. chaillietii*. KOWALSKI (1971) and POULAIN & al. (2011) considered these species as independent, and we follow their point of view.

***Lepidoderma neoperforatum*** Kuhnt, *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 87: 99 (2017). Fig. 19a–j

Material examined: **Germany**, Bayern, Bayerischer Wald, Bayerisch-Eisenstein, nahe Ruckenwies, Höhe ca. 1200 m, MTB 6854/4; Fichtenwaldrand, auf anhängenden, lebenden und abgestorbenen, dünnen Ästchen von *Vaccinium myrtillus*, in Vergesellschaftung mit *Physarum albescens* Ellis ex T. Macbr. Und *Lepidoderma chaillietii* Rostaf., 4-V-2004, leg. A. Kuhnt. Holotypus: M–0046559, Botanische Staatssammlung München (M). Isotypen: M–0046560, GZU 313862, Hb. W. Nowotny (Now 13034), Hb. Mar. Meyer (MM48350), Hb. Kuhnt (HK 040504–10, duplo in AH 49122). **Norwegen**, Provinz Aust-Agder, Kommune Bykle, Hovden, Wanderpfad Richtung Hovdenuten, Höhe ca. 900m, auf anhängenden, lebenden Ästchen von *Betula* sp., 3-VI-2012, leg. A. Kuhnt, (HK 120603–24, duplo in AH 49123).

Sporocarps plasmodiocarpous, greyish-white, slightly shining or pearly. Peridium thick, double, outer peridium membranous, thin, with lime scales; inner peridium dark reddish-brown to blackish with small perforations, these 3–5  $\mu\text{m}$  in diam., these marking the points where capillitial threads touch the peridium. Capillitium abundant, threads rigid, attached to the base of the plasmodiocarp and to the inner peridium, dark brown, paler in the tips, 1–3  $\mu\text{m}$  diam., almost smooth, and sometimes with small and dark nodules. Spores dark brown to blackish in mass, brownish in transmitted light, with a paler side and with a thinner germination wall, globose to oval, 12–14.5  $\mu\text{m}$  diam. or 14–15  $\times$  12–13  $\mu\text{m}$ , spinose. Under SEM the ornamentation of the spores consists of dense and tight spines.

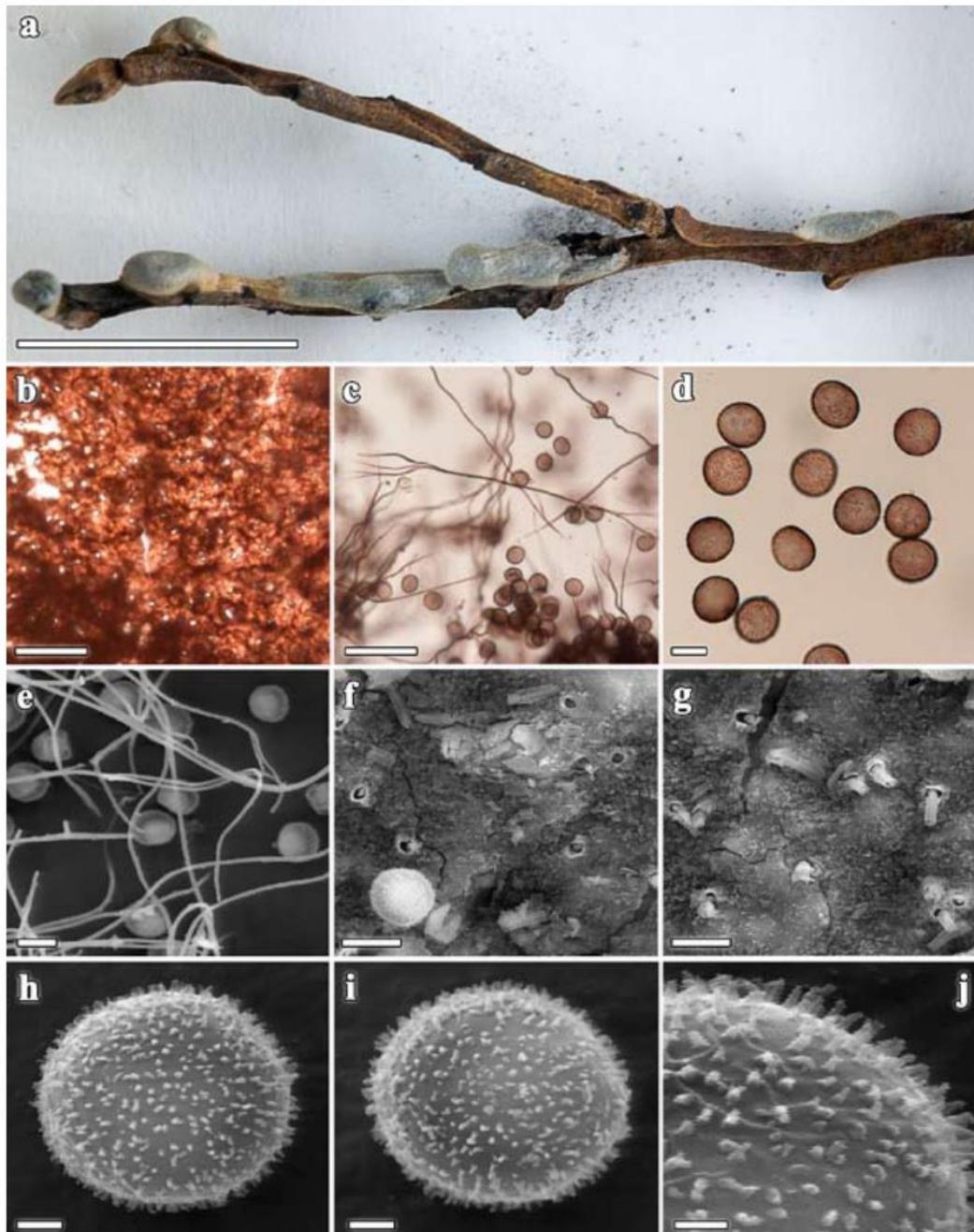
Remarks – According to KUHNT (2017) *Lepidoderma neoperforatum* is characterised by robust whitish-grey plasmodiocarps with an outer peridium consisting of small, compact, and non-crystalline calcareous lime scales that do not detach. Capillitium and spores are dark brown, and the most remarkable feature are the perforations 2.5–5  $\mu\text{m}$  in diam. that the capillitial threads leave when detaching from the peridium. Revising the isotype of this species (HK 040504–10, duplo in AH 49122) we confirmed by LM and SEM the size of these perforations.

This species can be confused with other plasmodiocarpous members of the genus *Lepidoderma* such as *L. aggregatum*, *L. carestianum* or *L. perforatum*. In their study, MORENO & al. (2004) mentioned that *L. aggregatum* does not form elongated plasmodiocarps and that the inner membranous peridium is hyaline to iridescent.

*Lepidoderma carestianum* shows scanty lime scales on the outer peridium which do not form a crust. The inner peridium is dark brown as in *L. neoperforatum* but lacks perforations.

Finally, *Lepidoderma perforatum* is macroscopically the most similar species, showing a paler, greyish to yellowish-violaceous brown inner peridium; the lime scales of the outer peridium are larger and not pearl-white. Nevertheless, the diameter of the spores and the peridial perforations of *L. perforatum* and *L. neoperforatum*

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO



**Fig. 19.**– *Lepidoderma neoperforatum* HK04504–10 isotype, a. Plasmodiocarps, b. Details of the small boreholes of the peridium, c. Capillitium, d. Spores, e. Capillitium under SEM, f. Details of the boreholes of the peridium under SEM, g. Remainers of the capillitium in the peridium, h–i. Spores, j. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1 cm, b–c = 50  $\mu$ m, d–g = 10  $\mu$ m, h–i = 2  $\mu$ m, j = 1  $\mu$ m.

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

are quite similar. Under SEM the ornamentation of the spores differs, being spinose in *L. neoperforatum* and warty with coralloid apices in *L. perforatum*. In summary, we judge the differences between these two species as difficult to comprehend. As such, molecular studies are needed to make a decision if these are indeed separate species.

***Lepidoderma nevadense*** G. Moreno, Ant. Sánchez, Mar. Mey., López-Vill. & A. Castillo, sp. nov. Fig. 20a–n

MycoBank: MB 827960

**Etymology:** Latin *nevadense*, referring to its collection in the National Park of Sierra Nevada from Spain.

**Typus. Spain:** Granada, Parque Nacional Sierra Nevada, Jardín Botánico Universitario, Albergue Universitario, 2500 m., on debris of endemic plants (herbaceous and shrubs), leg. A. Sánchez, A. Castillo & G. Moreno, 20–VI–2013, AH 46324 Holotypus, Isotypus MM 48610 and BPI.

**Other material examined: Spain:** Granada, Parque Nacional Sierra Nevada, Jardín Botánico Universitario, Albergue Universitario, 2500 m., on debris of endemic plants (herbaceous and shrubs), leg. A. Sánchez, A. Castillo & G. Moreno, 20–VI–2013, AH 46320, AH 46321, AH 46322, AH 46323, AH 46325. Ibidem, on *Helianthemum pannosum*, leg. Á. López-Villalba & J.F. Moreno, 4–VI–2018, AH 50263 (2 boxes).

Sessile sporocarps, rarely with a short and blackish stalk, in large groups. Sporotheca 1.2–2 mm diam., globose to subglobose, with plates which give it a tessellate appearance. Dehiscence apical and irregular, which sometimes leaves a star-like structure. Peridium brittle, easily destroyed after dehiscence, triple, outer peridium consisting of a reddish-brown to yellowish-brown cover of calcium carbonate scales, inner peridium consists of a white to cream-white cover of calcium carbonate scales 30–45 × 25–37 µm in size. The intermediate layer is thin, membranous, hyaline, iridescent, and in contrast to *Lepidoderma peyerimhoffii* is visible only in immature sporocarps. Pseudocolumella

cylindrical to club-shaped, not always present, cream-white. Hypothallus membranous and pale brown. Capillitium filamentous, abundant, brown, quickly falling apart when manipulated (in this aspect it resembles that of the genus *Arcyria*), reticulate, threads of the capillitium forming a dense and crowded net, 1–4 µm diam., with fusiform (8–12 × 4–6 µm), triangular (18–20 × 5–8 µm), or globose (5–7 µm) dark brown nodules. The tips of the threads of the capillitium are long, sharp, and slightly coloured. Spores dark violaceous-brown in transmitted light with a paler zone, globose to subglobose, 12–14(–15) µm diam., with small and dense warts. Under SEM the scales of the peridium are polyhedral, and globular calcium carbonate does not appear; the threads of the capillitium are smooth and reticulated; and the spores show abundant, dense, and short baculae which sometimes become attached in short crests.

**Remarks –** *Lepidoderma nevadense* is recognisable by the sessile sporocarps, with evident peridial plates and a tessellate dehiscence, the capillitium detaches totally from the sporotheca and forms a very dense net with abundant meshes; and the spores show flattened and dense warts under LM.

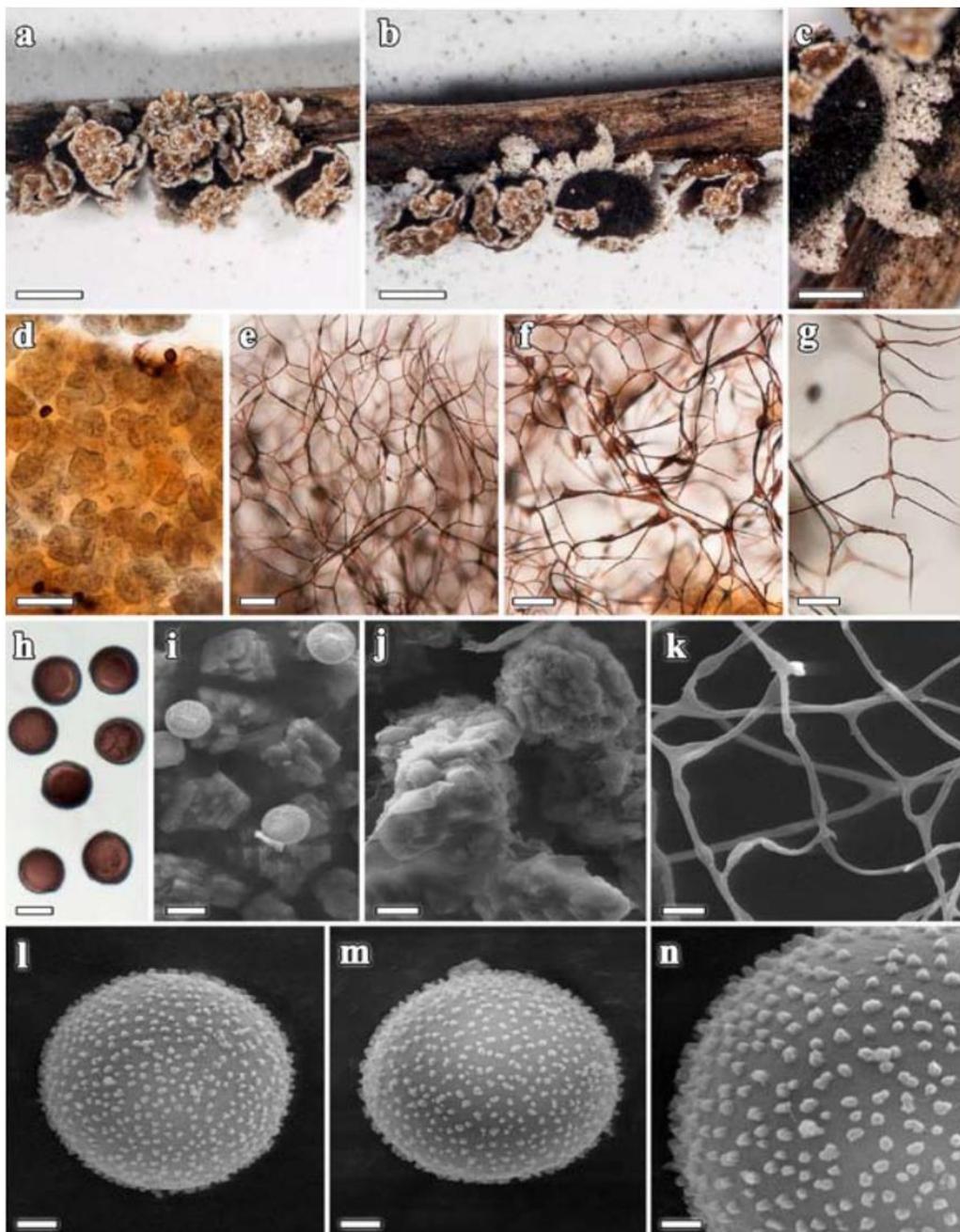
*Lepidoderma peyerimhoffii* is a closely related species which can be easily distinguished from *L. nevadense* by the filamentous and slightly reticulate capillitium, and the spinose spores. Under SEM the ornamentation of the spores consists of longer baculae.

*Lepidoderma echinosporum*, a recently described species from India (CROUSS & al., 2016) is macroscopically similar to *L. nevadense*, but *L. echinosporum* has very characteristic spores with an echinulate ornamentation.

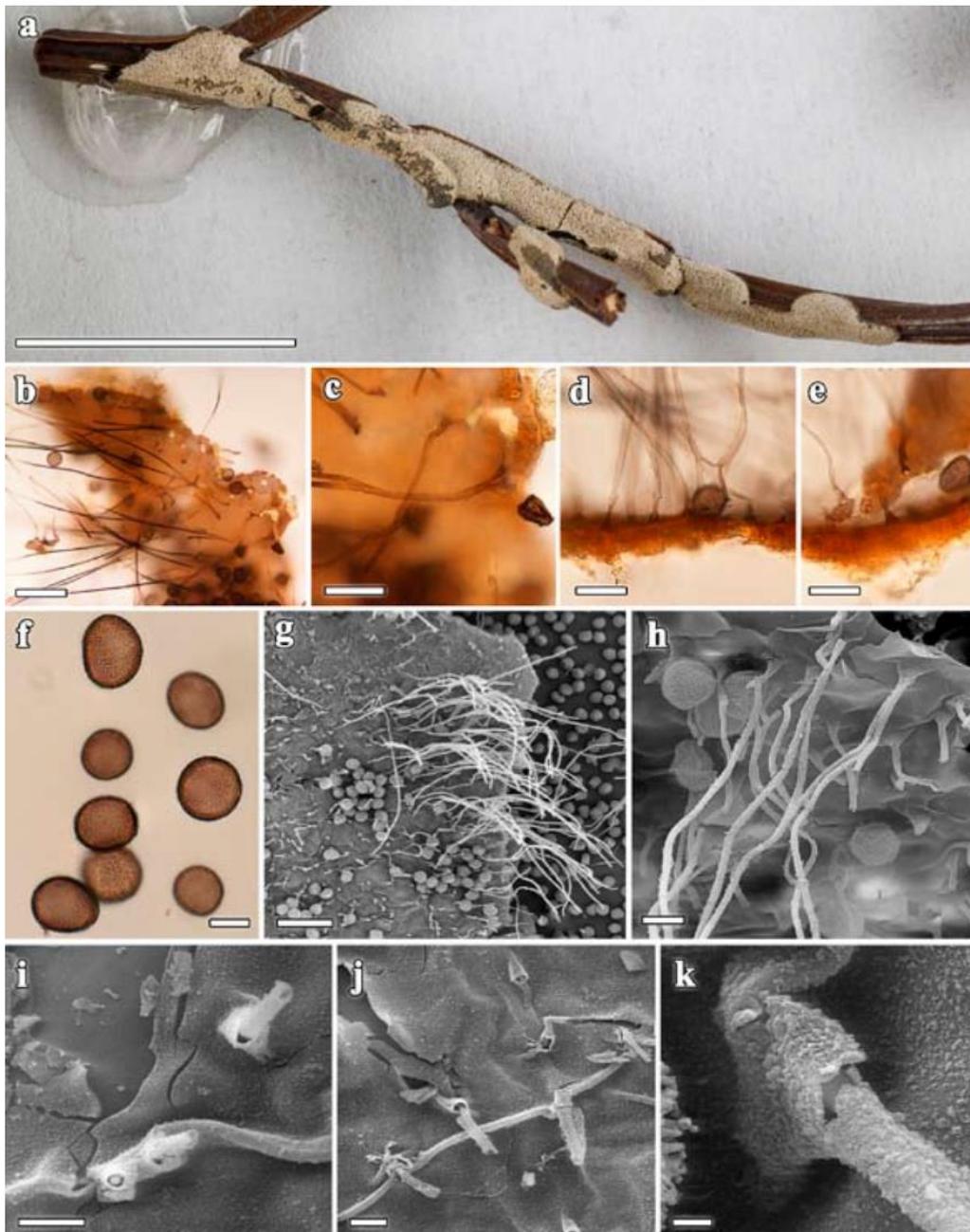
***Lepidoderma perforatum*** Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, *Bull. Mycol. Bot. Dauphiné–Savoie* 165: 6 (2002). Fig. 21a–k, Fig. 22l–q

**Material examined: France:** La Bathie, Savoie, on *Vaccinium myrtillus*, 1300 m, 22–IV–1987, leg. M. Meyer, Meyer 2696, duplo in AH 31773. La Bathie, Savoie, on twigs, 1850 m, 22–V–2000, leg. M. Meyer & al., M. Meyer 21092, duplo in AH 49083.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO



**Fig. 20.**– *Lepidoderma nevadense* AH 46324 holotypus, a. Sporocarps, b. Dehiscence of the sporocarps, c. Crystalline scales of the peridium, d. Crystalline scales of the peridium under LM, e. Reticulated capillitium, f. Nodules of the capillitium, g. Filamentous tips of the capillitium, h. Spores. i. Crystalline scales of the peridium under SEM, j. Inside a crystalline scale of the peridium, k. Reticulate capillitium, l–m. Spores, n. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a–b = 1 mm, c = 0.2 mm, d = 50  $\mu$ m, e–g = 20  $\mu$ m, h–j = 10  $\mu$ m, k = 5  $\mu$ m, l–m = 2  $\mu$ m, n = 1  $\mu$ m.

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

**Fig. 21.**– *Lepidoderma perforatum* Meyer 2696, a. Plasmodiocarps, b. Details of the small boreholes of the peridium, c. Insertion in Y-shape of the capillitium into the peridium, d. Insertion of the capillitium into the peridium, e. A tip of the capillitium uproots a piece of the peridium, f. Spores, g. Details of the peridium and the capillitium, h. Details of the insertion of the capillitium into the peridium, i–j. Peridium enclosing the tip of the capillitium, k. The capillitium is smooth under the covering peridium. Scale bars: a = 1 cm, b–e = 50  $\mu$ m, f = 10  $\mu$ m, g = 50  $\mu$ m, h = 10  $\mu$ m, i–j = 5  $\mu$ m, k = 1  $\mu$ m.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

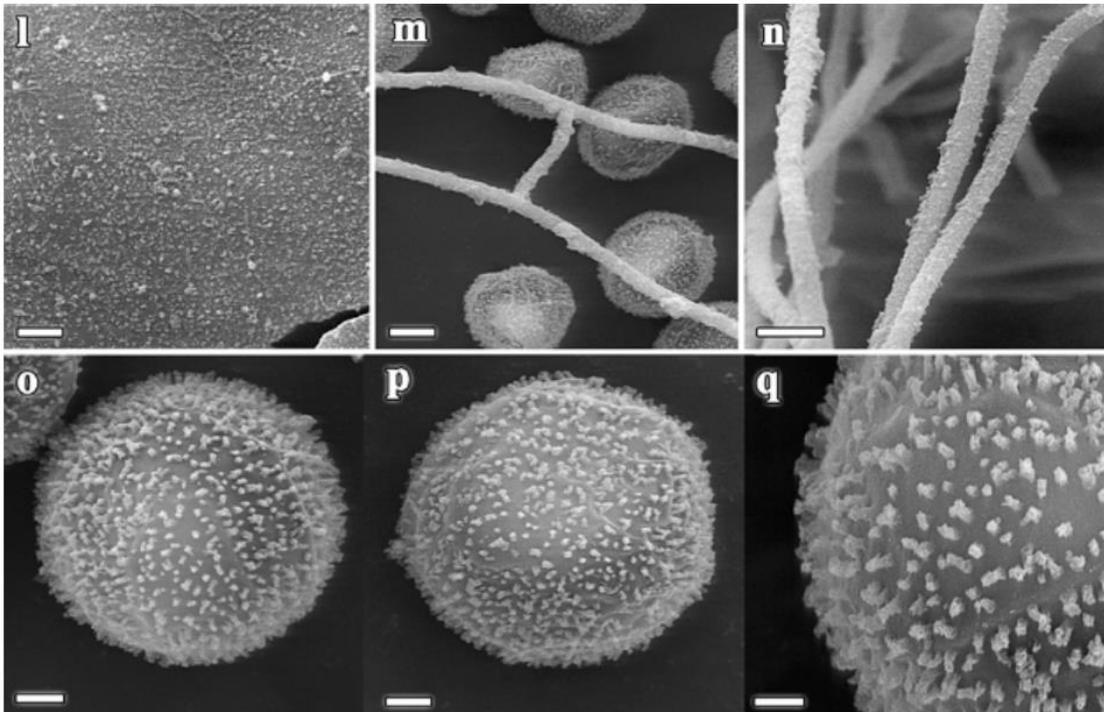


Fig. 22.—*Lepidoderma perforatum* Meyer 2696. l. Ornamentation of the inner face of the peridium, m–n. Capillitium with a granulose cover, o–p. Spores, q. Details of the spore ornamentation. Scale bars: l = 2  $\mu$ m, m–n = 5  $\mu$ m, o–p = 2  $\mu$ m, q = 1  $\mu$ m.

Sporocarps plasmodiocarpous, isolated, 10–70  $\times$  1–5 mm, yellowish-white. Peridium double, outer layer consisting of a continuous crust of white lime scales, which is supported by a hyaline membrane. Inner peridium membranous, dark grey, not iridescent. Pseudocolumella absent. Capillitium abundant, consisting of dark brown, filamentous threads 1–2  $\mu$ m in diam., not forming a reticulum, without nodules or rarely with a few dark ones, emerging from the base of the plasmodiocarp and rising towards the peridium, paler towards the tips. Tips of the threads funnel-shaped or Y-shaped at their attachment sites to the peridium, but easily detaching from the inner peridium, leaving perforations easily visible in LM (3–5  $\mu$ m diam.). Hypothallus slightly developed. Spores blackish-brown in mass, dark brown in transmitted light, globose to subglobose even ellipsoid, 13–15  $\mu$ m diam. or 13–16  $\times$  12.5–15  $\mu$ m, spinose. Under SEM

the ornamentation of the spores is warted with coralloid apices.

Remarks – *Lepidoderma perforatum* shows a spinose ornamentation by LM which is similar to the condition in *L. carestianum*, *L. granuliferum* and *L. neoperforatum*. *Lepidoderma carestianum* shows elongated or globular lime nodules on the threads of the capillitium and *L. granuliferum* has an intricate capillitium with abundant and globular nodules covered by an asteriform and smooth membrane. *Lepidoderma neoperforatum* is at least closely related to *L. perforatum*. KUHNT (2017) emphasized that both the size of the spores and the size of the perforations of the peridium are larger in *L. perforatum*. However, we have examined specimens of both species, and these two characters are very similar. Under SEM the ornamentation of the spores is different, spinose in *L. neoperforatum*, and warted with coralloid apices in *L. perforatum*.

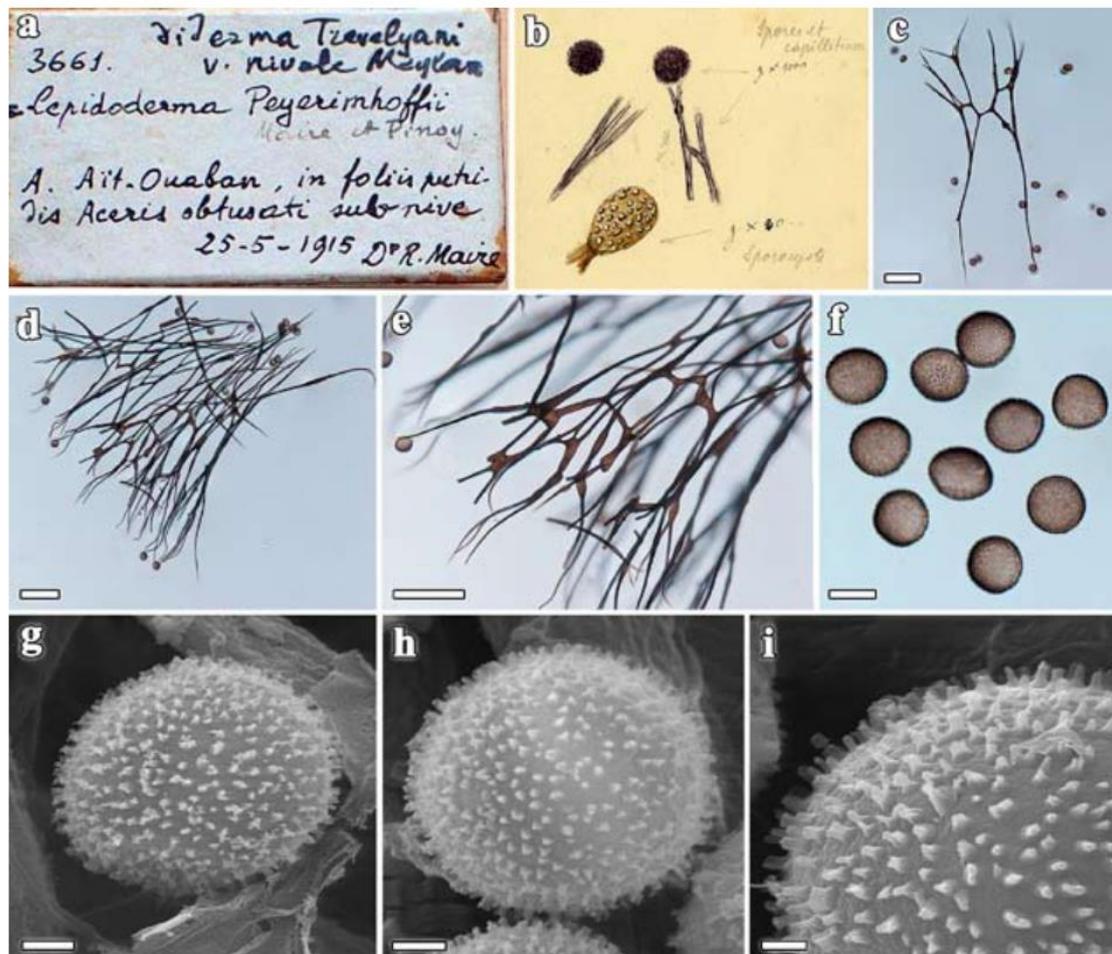
REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

Fig. 23.– *Lepidoderma peyerimhoffii* Holotype in MPU. a. Original label, b. Original colour drawing, c. One thread of the capillitium, d. Capillitium, e. Tips and nodules of the capillitium, f. Spores, g–h. Spores, i. Details of the spore ornamentation. Scale bars: c–d = 10  $\mu$ m, e = 50  $\mu$ m, f = 10  $\mu$ m, g–h = 2  $\mu$ m, i = 1  $\mu$ m.

*Lepidoderma peyerimhoffii* Maire & Pinoy in Maire, Patouillard & Pinoy, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 17:140(1926). Fig. 23a–i, Fig. 24a–k, Fig. 25a–d

≡ *Diderma peyerimhoffii* (Maire & Pinoy) H. Neubert, Nowotny & K. Baumann, *Myxomyceten* 3: 78 (2000).

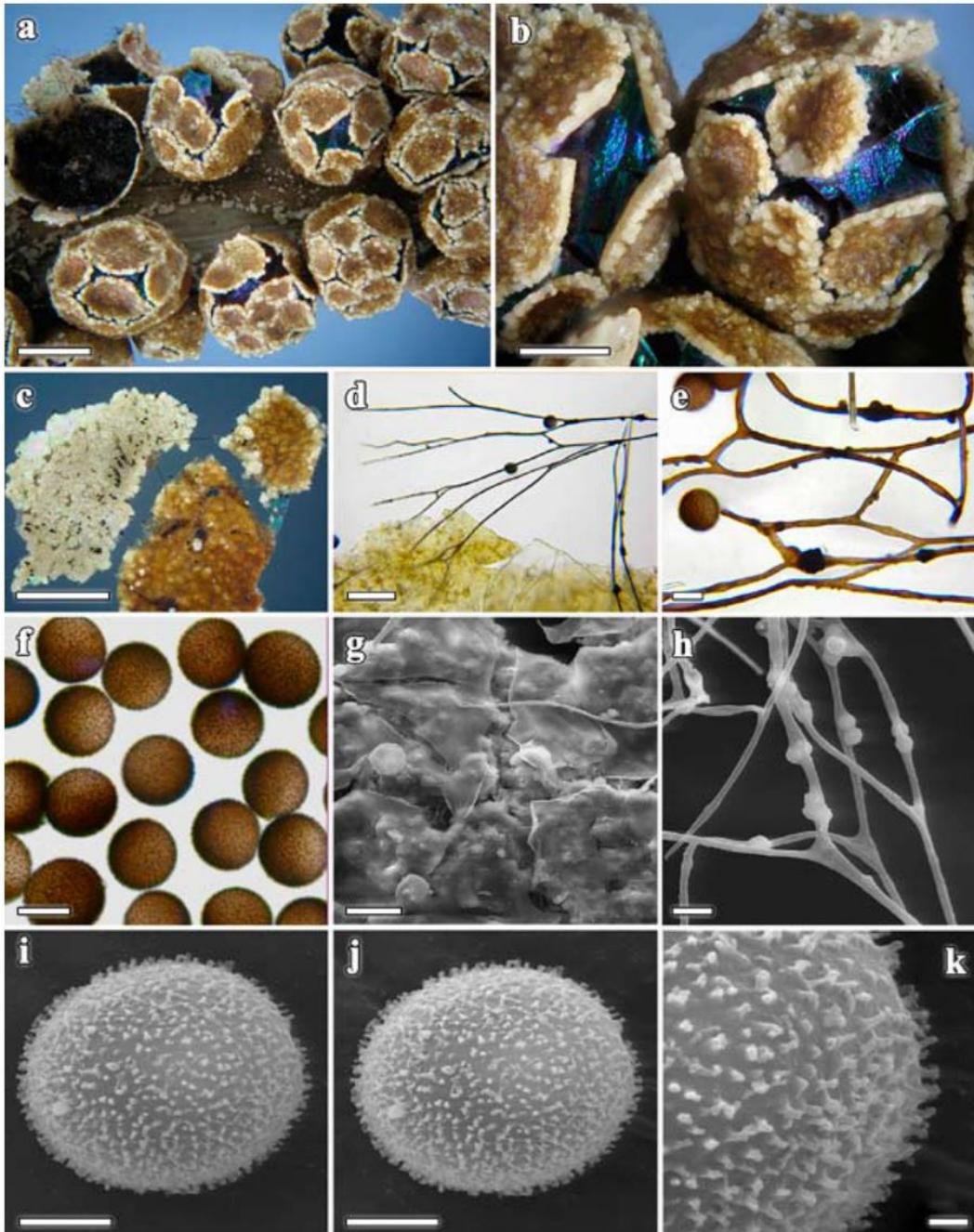
= *D. nivale* (Meyl.) Nowotny, H. Neubert & K. Baumann in Neubert, Nowotny & Baumann, *Carolinea* 49: 24 (1991).

= *Diderma trevelyanii* var. *nivale* Meyl., *Bull.*

*Soc. Vaud. Sci. Nat.* 50: 8 (1914)

Material examined: **Switzerland**: Le Chasseron, Canton Vaud, on decaying conifer needles, 1580 m, VI–1913, leg. CH. Meylan, CJB 6790 lectotype. **Algeria**: Oriental Djurdjura, Ait-Ouaban forest, on dead leaves of *Acer obtusatum* W. et K., in cliffs under snow, 25–V–1915, leg. R. Maire & De Peyerimhoff. Holotype in MPU. **Austria**: Innsbruck, near Bodensteinalm, 1661 m, on twig beside snow, 10–V–2000, leg. H. Singer, AH 19624. **France**: col de la Madeleine, Savoie, 1988 m, sur bois mort d'*Alnus viridis*, 18–VI–2006, leg. M. Meyer, Meyer 36552 duplo in

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO



**Fig. 24.**– *Lepidoderma peyerimhoffii* Cainelli 11051101, a. Sporocarps, b. Details of the triple peridium (outer and inner), c. Details of the crystalline scales of the outer peridium, d. Capillitium, e. Details of the ramification and the nodules of the capillitium, f. Spores, g. Details of the membrane of the peridium and of the crystalline scales, h. Capillitium, i–j. Spores, k. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1  $\mu$ m, b–c = 0.5 mm, d = 50  $\mu$ m, e–f = 10  $\mu$ m, g = 20  $\mu$ m, h = 10  $\mu$ m, i–j = 5  $\mu$ m, k = 1  $\mu$ m

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

Figura 25.— *Lepidoderma trevelyanii* var. *nivale* CJB 6790 lectotype, a–c. Capillitium, d. Spores. Scale bars: a–c = 50  $\mu$ m, d = 10  $\mu$ m.

AH 49074. Col de la Madeleine, Savoie, 1776 m, sur bois mort d'*Alnus viridis*, 12–VI–2008, leg. M. Meyer, Meyer 37686 duplo in AH 49073. Col de la Salette, Isère, 1635 m, herbes sèches, nivicole, 26–IV–2004, leg. M. Meyer, Meyer 23643 in duplo AH 49075. Val d' Isère, Isère, 2142 m, herbes sèches, nivicole, 4–VI–2015, leg. M. Meyer, Meyer 47410 duplo in AH 49076. Bourg-Saint-Maurice, Les Arcs, Savoie, 2022 m, *Alnus viridis* vivant, 24–IV–2017, leg. M. Meyer & F. et J. Avrit, Meyer 48200 duplo in AH 49077. La Pierre Saint–Martin, Arette Ski Resort, 26–V–2018, leg. M. Tapia, 180526–008 in AH 50405. **Germany:** Bavaria, Wettersteingebirge: Garmisch-Partenkirchen, 1690 m, open, shrubby gavelly slopes, alder, shrub pine and meadows, 725 m SSW Kreuzalm cableway (upper station), E–exp. slopes above the road from Kreuzeck (branch serpentine trail) to Hochalm, below a rock crest, leg. M. Schnittler & M. Borg Dahl, 8–V–2016, collect. M. Schnittler 29108, 29162, 29165, 29174. **Italy:** Colle dell' Agnello, Cuneo, arbustes vivants, 12–V–2011, leg. M. Meyer, Meyer 38918 duplo in AH 49078. Chianale vs. Colle dell' Agnello, 2176 m, 11–V–2011, leg. R. Cainelli, Cainelli 11051101, duplo in AH 49125. **Spain:** Granada, Parque Nacional Sierra Nevada, Cauchiles, on *Carduus carlinoides*, 2750 m, 26–VII–2001, leg. A. Sánchez, AH 30032. Ibidem, 14–VIII–2001, leg. A. Sánchez & M. Sánchez, AH 29293, AH 46502. Ibidem,

Monachil, Barranco de San Juan, 2560 m, 4–VI–2018, leg. Á. López-Villalba & J.F. Moreno, AH 50133. Huesca, Bielsa, Plana Fonda, vegetal debris, 2–V–2015, leg. J. Hernanz, AH 50433–1, AH 50433–2.

Sessile sporocarps, more rarely short stalked, grouped in extended or scattered colonies. Sporotheca 1.5–2 mm diam., globose to subglobose, with polyhedric and brownish plates which give it a tessellate appearance. Peridium triple, outer layer reddish-brown, especially towards the centre of the plate, with whitish calcium carbonate scales which are especially prominent towards the margins of a plate. Intermediate layer whitish, covered by calcium carbonate scales. Inner layer membranous, iridescent; it can be easily separated from the intermediate layer and thus can be easily observed. Dehiscence apical, tessellate, and irregular, never leaving a star-like structure. Pseudocolumella prominent, cylindrical to club-shaped, dark cream. Hypothallus brownish and membranous. Capillitium brownish, filamentous; it does not fall apart from the sporotheca, threads rigid, slightly anastomosed, bifurcated and paler towards the tips, 2–3  $\mu$ m diam., with a few glo-

bose, ellipsoid or fusiform nodules. Spores dark violaceous-brown in transmitted light, with a paler zone, globose to subglobose, variable in size depending on the collection (12–15 µm diam. or 14.5–16 µm diam.), with dense spines. Under SEM the ornamentation of the spores consists of long baculae.

Remarks – *Lepidoderma peyerimhoffii* was described by MAIRE & *al.* (1926) and it is characterised by the tessellate sporocarps, the triple peridium, the rigid, slightly anastomosed, and breakable capillitium, and the spinose spores.

We were able to study the type material of this species, and to prepare a plate with images of the capillitium, the spores under LM and SEM, and we have added to the plate of the original colour drawing done by Maire and conserved in MPU.

We noticed some differences observed in material from Germany (Bavarian Alps) sent by Martin Schnittler: Schnittler 29162 shows scales of a *Lepidoderma* and the spores are violaceous in transmitted light, with a paler zone, 12–15 µm diam., and irregularly distributed spinules; and

the capillitium is filamentous, branched, 1–2 µm diam., and pale brown. Schnittler 29165 shows the same spores as the previous specimen, and a filamentous capillitium, with some nodules, more rigid than the previous one, and transversal ramifications; the threads of 1–3 µm diam., brown with paler tips, ending in long and sharp apices. Schnittler 29174 has violaceous spores, with a paler zone, 13–15 µm diam., and irregularly distributed spines. Capillitium plentiful, threads 1–3 µm diam., brown, with paler tips, anastomosed, with small and dark nodules. Scale limes variable in size. Schnittler 29108 has violaceous spores, with the same size as the first two samples, with irregularly distributed spines. Capillitium filamentous, with darker nodules just like those indicated by POULAIN & *al.* (2011), and transversal ramifications; the threads of 1–2 µm diam., very pale brown with paler tips.

*Lepidoderma nevadense* and *L. echinosporum* are both close to *L. peyerimhoffii*. The differences between the three species are explained above, see remarks relating to *L. nevadense*.

#### KEY TO THE SPECES OF *LEPIDODERMA*

- 1.– Nivicolous species ... 2
- 1'.– Non-nivicolous species ... 13
- 2.– Plasmodiocarpic species ... 3
- 2'.– Sporangiate species ... 8
- 3.– With large nodules in the capillitium ... 4
- 3'.– Without wide nodules in the capillitium ... 5
- 4.– Capillitium asteriform with globose nodules, smooth under LM and SEM  
*Lepidoderma granuliferum*
- 4'.– Nodules variable in shape, appearing smooth under LM and short-crested under SEM  
*Lepidoderma carestianum* var. *carestianum*
- 5.– Without perforations in the peridium at the points where capillitial threads are attached to the capillitium ... 6
- 5'.– With perforations ... 7
- 6.– Yellowish plasmodiocarps with a crust of lime scales *Lepidoderma alpestroides*
- 6'.– Greyish or reddish-brown plasmodiocarps with discernible lime scales  
*Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum*
- 7.– Peridium yellowish-white with well-developed lime scales, inner peridium greyish  
*Lepidoderma perforatum*
- 7'.– Peridium pearl-white with weakly developed lime scales, inner peridium reddish-brown  
*Lepidoderma neoperforatum*

REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

- 8.– Peridium tessellate ... 9  
 8'– Peridium not tessellate ... 11  
 9.– Spores strongly spinose *Lepidoderma echinosporum*  
 9'– Spores warted or slightly spinose ... 10  
 10.– Spores slightly spinose, capillitium rigid, persistent, slightly reticulated. Spores 15–17 µm diam.  
*Lepidoderma peyerimhoffii*  
 10'– Spores warted, capillitium flexuous, easily falling apart, reticulated. Spores 13–14(–15) µm diam.  
*Lepidoderma nevadense*  
 11.– Stalked sporocarps, with violaceous shades, peridium covered by a crust of lime scales. Spores 11–13 µm diam.  
*Lepidoderma crustaceum*  
 11'– Sessile sporocarps, without violaceous shades, peridium covered by lime scales forming or not a crust. Spores 12–14(–16) µm diam. ... 12  
 12.– Peridium covered by discernible lime scales not forming a crust *Lepidoderma chailletii*  
 12'– Peridium covered by lime scales forming a crust *Lepidoderma aggregatum*  
 13.– Typically associated with bryophytes ... 14  
 13'– Other types of habitats ... 15  
 14.– Spores spinose, wide and flattened lime scales ... *Lepidoderma tigrinum*  
 14'– Spores warted, small and granulose lime scales ... *Lepidoderma crassipes*  
 14''– Spores with small crests ... *Lepidoderma cristatosporum*  
 15.– On leaves, rarely in dead wood. Sporocarps short-stalked and with a star-like dehiscence  
*Lepidoderma trevelyanii*  
 15'– On dead wood. Sporocarps with a long stalk and without a star-like dehiscence. Spores with thick scattered warts  
*Lepidoderma stipitatum*  
 15''– On dead wood. Sporocarps with a long stalk and without a star-like dehiscence. Spores spinose.  
*Lepidoderma tigrinum*

## TAXONOMIC CONCLUSIONS:

- In this work we recognise the nivicolous taxa of *Lepidoderma* listed below.
- Lepidoderma aggregatum* Kowalski, *Mycologia* 63(3): 511 (1971). *Lepidoderma crustaceum* Kowalski, *Mycologia* 59(1): 167 (1967).
- Lepidoderma alpestroides* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, *Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie* 165: 9 (2002). *Lepidoderma echinosporum* G. Moreno, López-Vill. & S.L. Stephenson, in Crous & al., *Persoonia* 37: 231 (2016).
- Lepidoderma carestianum* (Rabenh.) Rostaf., *Sluzowce Monogr.*: 188 (1874). *Lepidoderma granuliferum* (W. Philips) R.E. Fr., *Ark. Bot.* 6(7): 3 (1906).
- Lepidoderma carestianum* var. *pseudocarestianum* var. nov.  
 = *L. carestianum sensu* Poulain, Meyer & Bozonnet, *Les myxomycètes* tome 2, fig. 399 (2011). *Lepidoderma neoperforatum* Kuhnt, *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 87: 99 (2017).
- Lepidoderma nevadense* sp. nov.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, M. MEYER, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

*Lepidoderma perforatum* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, *Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie* 165: 6 (2002).

*Lepidoderma peyerimhoffii* Maire & Pinoy in Maire, Patouillard & Pinoy, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 17:140(1926).

= *Diderma trevelyanii* var. *nivale* Meyl., *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 50: 8 (1914).

= *D. nivale* (Meyl.) Nowotny, H. Neubert & K. Baumann in Neubert, Nowotny & Baumann, *Carolinea* 49: 24 (1991).

#### ACKNOWLEDGMENTS

We wish to express our gratitude to Steven L. Stephenson, Martin Schnittler, and Renato Cainelli for their revisions of the manuscript. We acknowledge Martin Schnittler and Renato Cainelli for providing some of the specimens, as well as the brilliant photos taken by Renato Cainelli. We thank Luis Monje and Ángel Pueblas of the Department of Drawing and Scientific Photography at the University of Alcalá for their help in the digital preparation of the photographs. We thank Antonio Priego and José Antonio Pérez of the Electron Microscopy Service of the University of Alcalá for their invaluable help with the SEM. Thanks are extended to Jean-Claude Malaval for the material of *Lepidoderma peyerimhoffii* conserved in the herbarium MPU, Caroline Loup, the curator responsible for the MPU herbarium and the curators of B, BR, BPI, NYBG, UC and WSRL herbarium, specially to Javier Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study. Finally, we are thankful to “Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, Dirección General de Gestión del Medio Natural y Espacios Protegidos” and “Comunidad de Madrid, Subdirección General de Espacios Protegidos, Dirección General del Medio Ambiente, Consejería de Medio Ambiente, Administración Local y Ordenación del Territorio” for the access-permission to “Parque Nacional de Sierra Nevada” and “Parque Nacional de Guadarrama”, and for the license to collect and study nivicolous *Myxomycetes*.

#### BIBLIOGRAPHY

- CROUS, P.W., M.J. WINGFIELD, T.I. BURGESS, G.E. ST. J. HARDY, C. CRANE, S. BARRETT, J.F. CANO-LIRA, J.J. LE ROUX, R. THANGAVEL, J. GUARRO, J.P.Z. SIQUEIRA, C.M., C.M. SOUZA-MOTTA, S.L. STEPHENSON, D.A. SUTTON, N. TAMAKEAW, M.T. TELLERIA, N. VALENZUELA-LOPEZ, A. VILJOEN, C.M. VISAGIE, A. VIZZINI, A.M. STCHIGEL, F. WARTCHOW, B.D., B.D. WINGFIELD, E. YURCHENKO, J.C. ZAMORA, J.Z. GROENEWALD, M.P. MARTÍN, D.S. ALFREDO, P.A. BARBER, R.W. BARRETO, I.G. BASEIA, J. CANO-CANALS, R. CHEEWANGKON, R.J. FERREIRA, J. GENÉ, C. LECHAT, G. MORENO, F. ROETS, R.G. SHIVAS, J.O. SOUSA, Y.P. TAN, N.P. WIEDERHOLD, S.E. ABELL, T. ACCIOLY, J.L. ALBIZU, J.L. ALVES, Z.I. ANTONIOLLI, N. APLIN, J. ARAÚJO, M. ARZANLOU, J.D.P. BEZERRA, J.-P. BOUCHARA, J.R. CARLAVILLA, A. CASTILLO, V.L. CASTROAGUDÍN, P.C. CERESINI, G.F. CLARIDGE, G. COELHO, P.C. CERESINI, G.F. CLARIDGE, G. COELHO, V.R.M. COIMBRA, L.A. COSTA, K.C. DA CUNHA, S.S. DA SILVA, R. DANIEL, Z.W. DE BEER, M. DUEÑAS, J. EDWARDS, P. ENWISTLE, P.O. FIUZA, J. FOURNIER, D. GARCÍA, T.B. GIBERTONI, S. GIRAUD, M. GUEVARA-SUAREZ, L.F.P. GUSMÃO, S. HAITUK, M. HEYKOOP, Y. HIROOKA, T.A. T.A. HOFMANN, J. HOUBRAKEN, D.P. HUGHES, I. KAUTMANOVÁ, O. KOPPEL, O. KOUKOL, J. T.A. HOFMANN, J. HOUBRAKEN, D.P. HUGHES, E. LARSSON, K.P.D. LATHA, D.H. LEE, D.O. LISBOA, W.S. LISBOA, Á. LÓPEZ-VILLALBA, J.L.N. MACIEL, P. MANIMOHAN, J.L. MANJÓN, S. MARINCOWITZ, T.S. MARNEY, M. MEIJER, A.N. MILLER, I. OLARIAGA, L.M. PAIVA, M. PIEPENBRING, J.C. POVEDA-MOLERO, K.N.A. RAJ, H.A. RAJA, A. ROUGERON, I. SALCEDO, R. SAMADI, T.A.B. SANTOS, K. SCARLETT,

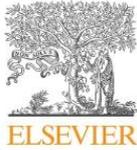
REVISION OF THE NIVICOLOUS SPECIES OF THE GENUS *LEPIDODERMA*

- K.A. SEIFERT, L.A. SHUTTLEWORTH, G.A. SILVA, M. SILVA (2016). Fungal Planet description sheets: 469–557. *Persoonia* 37: 218–403. <http://dx.doi.org/10.3767/003158516X694499>
- KOWALSKI, D.T. (1971). The genus *Lepidoderma*. *Mycologia* 59(1): 167–171.
- KUHNT, A. (2017). Bemerkenswerte Myxomycetenfunde: Neue Arten, Neukombinationen und Nachweise seltener Arten. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 87: 93–128.
- LADO, C. (2005–2018). An on line nomenclatural information system of *Eumycetozoa*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (22–6–2018).
- LADO, C. & A. RONIKIER (2008). Nivicolous myxomycetes from the Pyrenees: notes on taxonomy and species diversity. Part 1. *Physarales* and *Trichiales*. *Nova Hedwigia* 87(3–4): 337–360.
- LISTER, A. & G. LISTER (1911). *A monograph of the Mycetozoa. A descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum*. Second edition. London, Witherby & Co. 302 pp., 200 plates.
- LISTER, A. & G. LISTER (1925). *A monograph of the Mycetozoa. A descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum*. Oxford University Press 222 p.
- MAIRE, R., R. PATOULLARD & P. PINOY (1926). Myxomycètes de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 17: 38–43.
- MARTIN G.W. & C.J. ALEXOPOULOS (1969). *The Myxomycetes*. Iowa Univ. Press. 561 pp.
- MORENO, G. & J.L. MANJÓN (2010). *Guía de hongos de la Península Ibérica*. Barcelona. Ediciones Omega.
- MORENO G., C. ILLANA & H. SINGER (2003). *Diacheopsis spinosifila*, a synonymum of *Lepidoderma didermoides*. *Mycotaxon* 88: 123–128.
- MORENO G., H. SINGER & C. ILLANA (2004). A taxonomic review on the nivicolous myxomycetes species described by KOWALSKI. II. *Physarales* and *Trichiales*. *Österr. Z. Pilzk.* 13: 61–74.
- NEUBERT H., W. NOWOTNY & K. BAUMANN (1995). *Die Myxomyceten. Band II. Physarales*. Karlheinz Baumann Verlag. Gommaringen. 368 pp.
- POULAIN, M., M. MEYER & J. BOZONNET (2002). Deux espèces nouvelles de myxomycètes: *Lepidoderma alpestroides* et *Lepidoderma perforatum*. *Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie* 165: 5–18.
- POULAIN, M., M. MEYER & J. BOZONNET (2011). *Les myxomycètes tomes 1–2*. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, Sevrier, France.
- RABENHORST, L. (1862). *Fungi Europaei Exsiccati. Klotzschii Herbarii, vivi Mycologici continuation*. Editio nova. Series secunda. Centuria V. Cura Dr. L. Rabenhorst. Dresdae, Typis Caroli Heinrich.
- ROSTAFINSKI, J. (1873). *Versuch eines Systems des Mycetozoen*. Inaugural-Dissertation, Strassburg. 21 pp.
- SÁNCHEZ, A., G. MORENO, C. ILLANA & H. SINGER (2002). A study of nivicolous Myxomycetes in Southern Europe, Sierra de Guadarrama, Spain. *Persoonia* 18(1): 71–84.
- SHCHEPIN, O.N., Y.K. NOVOZHILOV & M. SCHNITTLER (2016). Disentangling the taxonomic structure of the *Lepidoderma chailletii-carestianum* species complex (*Myxogastria*, *Amoebozoa*): genetic and morphological aspects. *Protistology* 10(4): 117–129. doi:10.21685/1680-0826-2016-10-4-



**Lepidoderma cristatosporum, a new species of myxomycete from Australia**

Mycoscience xxx (2018) 1–6



Contents lists available at ScienceDirect

Mycoscience

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/myc](http://www.elsevier.com/locate/myc)**Lepidoderma cristatosporum, a new species of myxomycete from Australia**Gabriel Moreno <sup>a,\*</sup>, Ángela López-Villalba <sup>a</sup>, Steven Lee Stephenson <sup>b</sup>, Aurelio Castillo <sup>a</sup><sup>a</sup> Departamento Ciencias de la Vida (Botánica), Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, Madrid 28805, Spain<sup>b</sup> Department of Biological Sciences, University of Arkansas, Fayetteville, AR 72701, USA

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 2 December 2016  
 Received in revised form  
 19 February 2018  
 Accepted 20 February 2018  
 Available online xxx

## Keywords:

Amoebozoa  
 Macquarie island  
 Myxomycetes  
 SEM  
 Taxonomy

## ABSTRACT

A new species of myxomycete, *Lepidoderma cristatosporum*, is described from Australia. This species is represented by material collected on subantarctic Macquarie Island. Photographs of fruiting bodies and morphological features as observed under light microscopy are provided, along with micrographs of spore ornamentation as observed by scanning electron microscopy. In addition, the new species is compared with other taxa belonging to the genera *Lepidoderma* and *Diderma*, especially with the type material of *Lepidoderma crustaceum*, a very similar species, and *Diderma ochraceum* and *D. sauteri*, two species also muscicolous, for which microphotographs are provided.

© 2018 The Mycological Society of Japan. Published by Elsevier B.V. All rights reserved.

**1. Introduction**

The myxomycetes of most regions of the Southern Hemisphere are still rather poorly known, and only recently have surveys of these organisms been carried out in alpine areas of Australia and New Zealand. In the Northern Hemisphere, representatives of a distinct group of nivicolous (or "snowbank") myxomycetes are commonly found in alpine areas, where they are associated with melting snowbanks in late spring and early summer. Stephenson and Johnston (2003) reported a number of species of nivicolous myxomycetes from New Zealand, and Stephenson and Shadwick (2009) did the same for Australia. Interestingly, a few species of myxomycetes generally considered as nivicolous were listed from subantarctic Macquarie Island by Stephenson, Laursen, and Seppelt (2007a), but they were not associated with snowbank habitats. Members of the genus *Lepidoderma* are regarded as predominately nivicolous (Kowalski, 1971), but there are some exceptions, including the species described herein.

The specimens of myxomycetes collected during the course of the three surveys mentioned above included a number of examples which did not seem to match the description of any described

species. These were sent to the senior author for detailed studies, including examination with both light microscopy (LM) and scanning electron microscopy (SEM). The purpose of this paper is to report the results of these studies.

**2. Materials and methods**

The material considered herein is preserved in the herbarium of the Department of Plant Biology, University of Alcalá (AH) and in the herbarium of the University of Arkansas (UARK). The specimens actually subjected to detailed examination were mounted in Hoyer's medium according to Moreno and Manjón (2010). Spores were measured under a microscope equipped with an oil immersion lens, and the measurements included surface structures such as spines or warts. Light microscopy was carried out with a Nikon microscope equipped with an automatic photographic system (Nikon, Tokyo). SEM micrographs were obtained with the use microscope DSM-950 (Zeiss, Jena). For ultramicroscopic studies, the material to be examined was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28–30%) for 30 min, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 min, fixed for 2 h in pure ethylene glycol dimethyl ether (= 1,2-dimethoxymethane) and finally immersed in pure acetone for at least 2 h. This was followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This technique uses very little material (e.g., one sporocarp, a portion of a sporocarp or only a few spores).

\* Corresponding author.

E-mail address: [gabriel.moreno@uah.es](mailto:gabriel.moreno@uah.es) (G. Moreno).<https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.008>

1340-3540/© 2018 The Mycological Society of Japan. Published by Elsevier B.V. All rights reserved.

Please cite this article in press as: Moreno, G., et al., *Lepidoderma cristatosporum*, a new species of myxomycete from Australia, Mycoscience (2018), <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.008>

### 3. Results

#### 3.1. Taxonomy

***Lepidoderma cristatosporum*** G. Moreno, López-Villalba, S.L. Stephenson & A. Castillo, sp. nov. Figs. 1 and 2.

Mycobank no: MB819359.

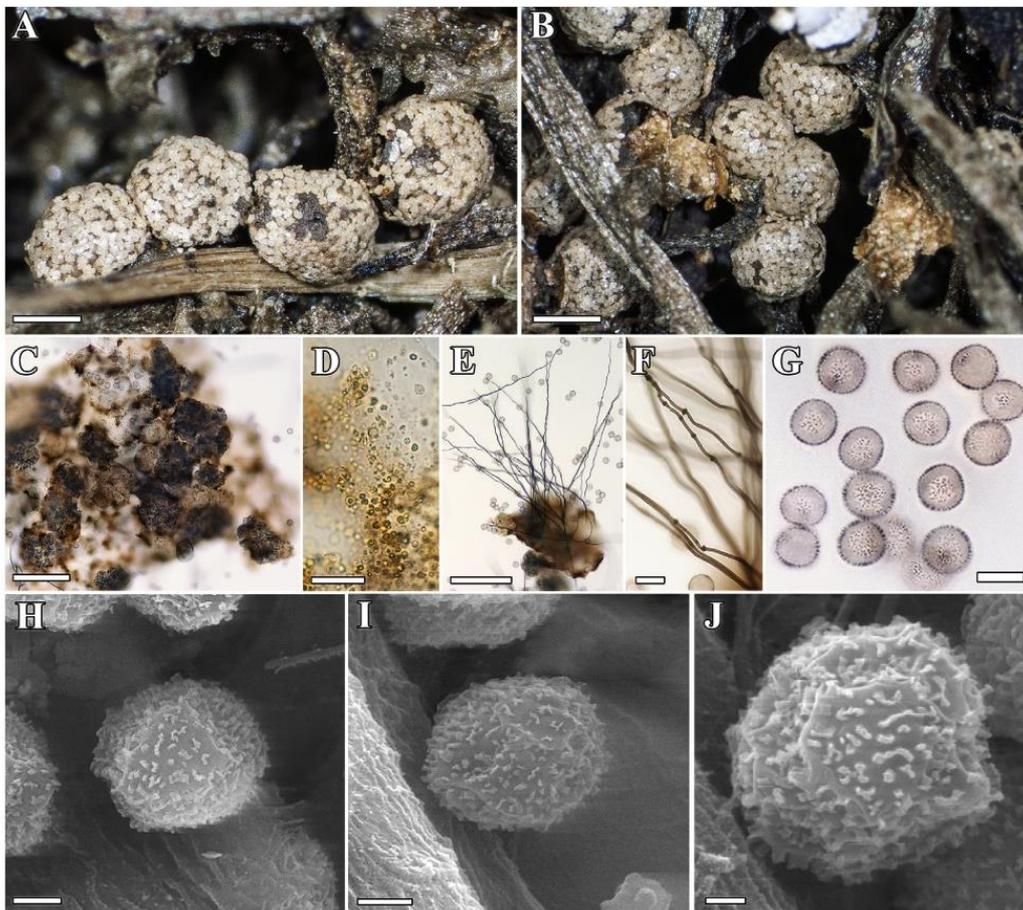
Type: AUSTRALIA, Macquarie Island, Hasselborough Bay (54°30'04" S, 158°54'29" E), on root mat and bryophytes, subantarctic herbfield, 5 Apr 1995, S.L.S. 19960, holotype in AH 46110.

*Etymology*: The epithet "*cristatosporum*" refers to the crested spore ornamentation. *Cristatus* (Latin adj. A) = adjectival prefix indicating crested, and *-sporum* (Latin nom. B) = suffix indicating spore.

*Diagnosis*: Sporocarps sessile, globose to subglobose, 1–1.5 (–2) mm diam, pulvinate, sometimes umbilicate, rarely forming short plasmodiocarps, scattered or in small clusters. Peridium double, the outer layer with prismatic plates of calcium carbonate, close together (similar to tiles on a pavement, sample S.L.S. 19976), sometimes appearing to form large plates separated from each

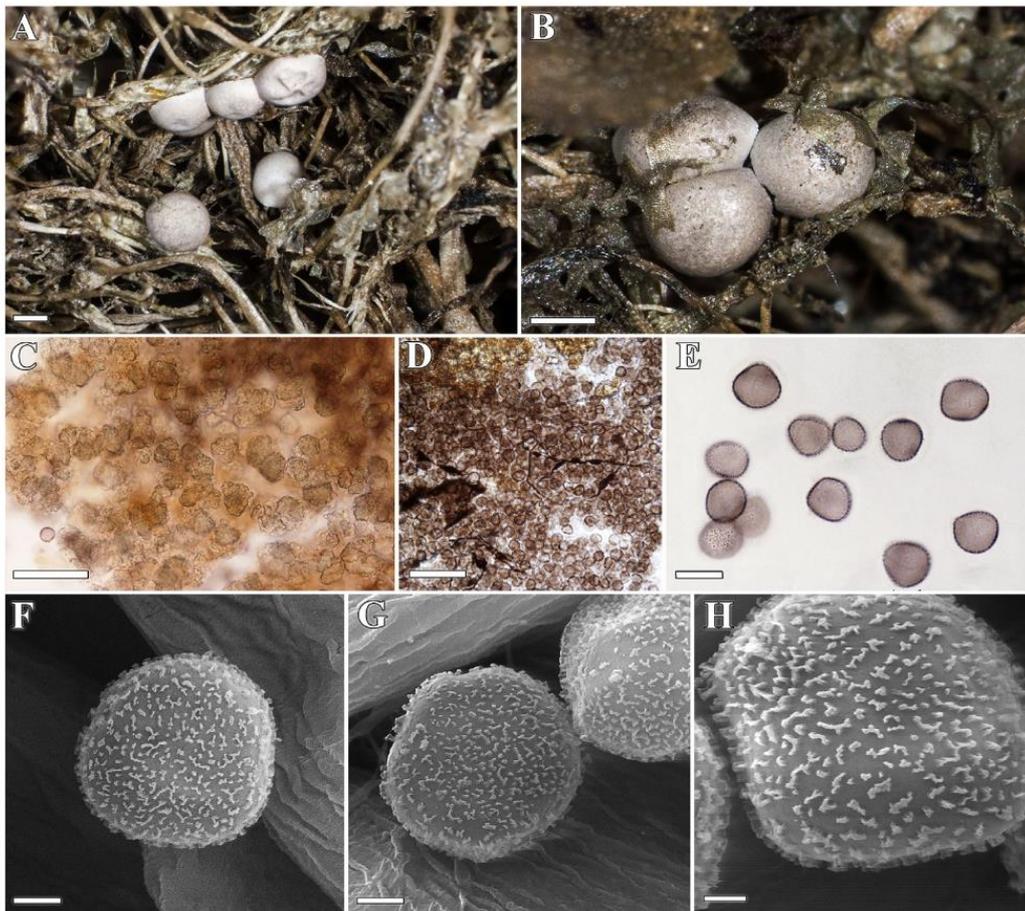
other (sample S.L.S. 19960, in AH 46110), whitish-pink to pale pink. Inner layer membranous, iridescent. Dehiscence irregular. Columella 0.1–0.2 µm diam, straw-coloured, cream to orange cream, globose to subglobose and warted. Capillitium dark, formed by elements 1–2 µm diam, these arising radially from the columella, wavy and branched, with abundant dark nodules globose to subglobose 2–2.5 µm (sample S.L.S. 19960, in AH 46110) and mainly fusiform to enlarged, 12–25 × 5–9 µm (sample S.L.S. 19976). Spores 8–12.5 (–14) × 8–12 µm diam, av. 10.5 × 10 µm,  $Q_{av} = 1.03$ –1.06 (AH 46110 and S.L.S. 7053), globose to subglobose, violet coloured in mass and purplish clear with darker areas under transmitted light, with small crests. Under SEM, the spore ornamentation is formed by low crests of different lengths, more or less sinuous, giving the overall appearance of a labyrinth. Hypothallus inconspicuous and plasmodium not observed.

Additional specimens examined: AUSTRALIA, Macquarie Island, Finch Creek Valley (54°33'47" S, 158° 54'36" E), on bryophyte mat, subantarctic herbfield, 7 Apr 1995, S.L.S. 7053 in UARK and also as a paratype, slide in AH 46111. AUSTRALIA, Macquarie Island, Finch Creek Valley (54°33'47" S, 158° 54'36" E), on bryophyte mat,



**Fig. 1.** *Lepidoderma cristatosporum* (holotype: AH 46110). A, B: Sporocarps and plates of the peridium. C: Details of the plates of the peridium as observed by LM. D: Remains of the globular calcium carbonate. E: Elements of the capillitium. F: Dark nodules on the capillitium. G: Spores as observed by LM. H, I, J: Details of the spore ornamentation as observed by SEM. Bars: A, B 0.5 mm; C–E 50 µm; F, G 10 µm; H–J 2 µm.

Please cite this article in press as: Moreno, G., et al., *Lepidoderma cristatosporum*, a new species of myxomycete from Australia, Mycoscience (2018), <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.008>



**Fig. 2.** *Lepidoderma cristatosporum* sp. nov. (paratype: S.L.S. 7053 in UARK). A, B: Sporocarps and peridium. C: Details of the plates of the peridium as observed by LM. D: Elements of the capillitium and spores as observed by LM. E: Spores as observed by LM. F, H: Details of the spore ornamentation as observed by SEM. Bars: A, B 0.5 mm; C, D 50  $\mu$ m; E 10  $\mu$ m; F, G 2  $\mu$ m; H 1  $\mu$ m.

subantarctic herbfield, 7 Apr 1995, S.L.S. 19976 in UARK, sporocarps well developed but the spores collapsed. These specimens were listed as *Lepidoderma crustaceum* Kowalski in the earlier paper by Stephenson, Moreno, and Singer (2007b). *Lepidoderma crustaceum* Kowalski: USA, 4 miles east of Stirling City, Butte Co., California, on duff, decaying leaves or twigs and branches of living shrubs near melting snow, 4000 ft elev., 4 Jun 1966, leg. D.T. Kowalski, 2643 type (BPI US 817974). *Diderma ochraceum* Hoffm.: FRANCE, Saint Paul sur Isère, "Les Rottes", on moss, 1100 m, 28 Sep 1996, leg. M. Meyer, herb. M. Meyer 16953, duplo in AH 46422. *Diderma sauteri* (Rostaf.) T. Macbr.: FRANCE, Ugine, road to Cohennoz, on moss on a stone wall, 700 m, 4 Aug 1997, leg. M. Meyer, herb. M. Meyer 18116, duplo in AH 46423.

Comments: At present the genus *Lepidoderma* de Bary includes ten species (Lado, 2005–2017). According to the concept of Poulain, Meyer, and Bozonnet (2011), we should add *Lepidoderma aggregatum* Kowalski, *L. granuliferum* (W. Phillips) R.E. Fr., and *L. peyerimhoffii* Maire & Pinoy. In addition, we also consider *Lepidoderma didermoides* Kowalski as an autonomous species just like

Neubert, Nowotny, and Baumann (1991, 1995). This would increase to 14 the total number of species described for this genus.

Some macroscopic and microscopic characteristics of the 14 previous species are compared with the new species proposed in Table 1. As already indicated, the genus includes both nivicolous and non-nivicolous species.

Ten species are associated with nivicolous (snowbank) habitats. These are *Lepidoderma aggregatum* Kowalski, *L. alpestroides* Mar. Mey. & Poulain, *L. carestianum* (Rabenh.) Rostaf., *L. chailletii* Rostaf., *L. crustaceum* Kowalski, *L. didermoides* Kowalski, *L. echinosporum* G. Moreno, López-Vill. & S.L. Stephenson, *L. granuliferum*, *L. perforatum* Mar. Mey. & Poulain and *L. peyerimhoffii*. Of these species, *Lepidoderma alpestroides*, *L. carestianum*, *L. granuliferum* and *L. perforatum* are plasmodiocarpic, a condition that differentiates them from the proposed new species, which is sporangiate. The other nivicolous species (*L. aggregatum*, *L. chailletii*, *L. crustaceum*, *L. didermoides*, *L. echinosporum* and *L. peyerimhoffii*) share this same feature.

*Lepidoderma aggregatum*, *L. chailletii*, *L. crustaceum*,

**Table 1**  
Comparative list of some features of *Lepidoderma* species.

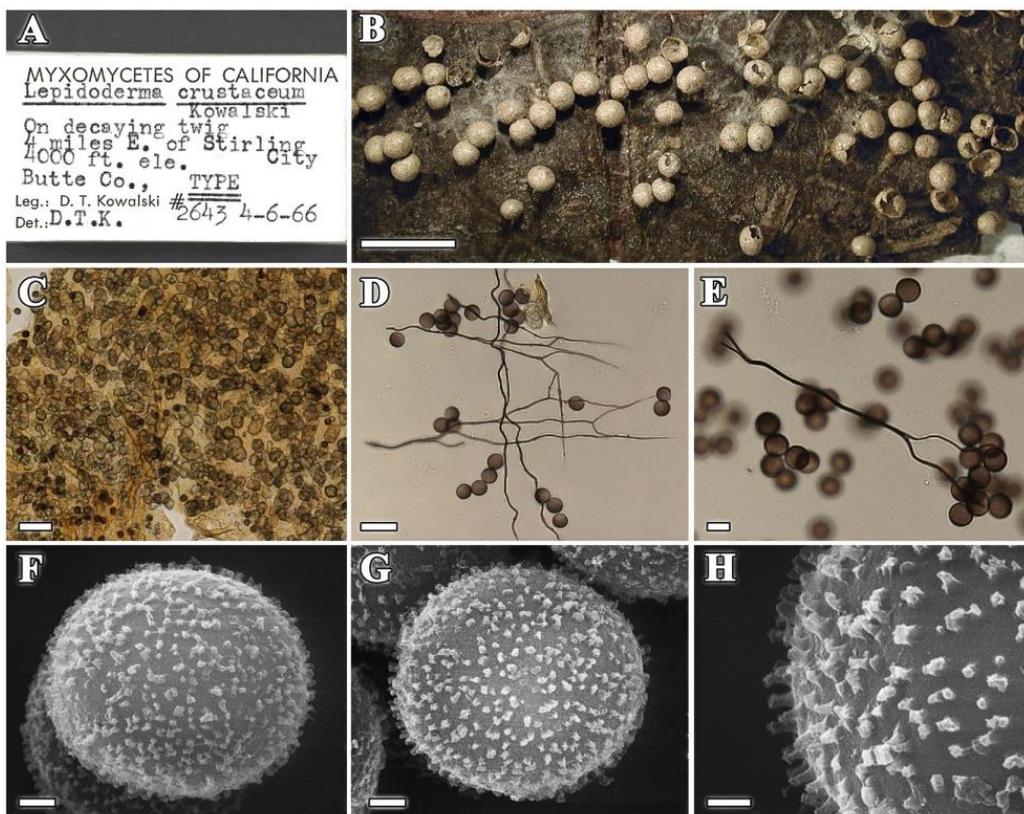
Species	Habitat	Fructifications	Dehiscence	Sporal size	(LM) Spore ornamentation
<i>L. aggregatum</i>	Nivicolous	Sporocarps sessile	Irregular	11–15 µm	Spinulose
<i>L. alpestroides</i>	Nivicolous	Plasmodiocarps	Irregular	14–16 µm	Scattered spinose
<i>L. carestianum</i>	Nivicolous	Plasmodiocarps	Irregular	14–17 µm	Minutely spinulose
<i>L. chailetii</i>	Nivicolous	Sporocarps sessile	Irregular	13–15 µm	Spinose
<i>L. crustaceum</i>	Nivicolous	Sporocarps stipitate	Irregular	11–13 µm	Spinulose
<i>L. didermoides</i>	Nivicolous	Sporocarps sessile	Irregular	14–17 µm	Densely spinose
<i>L. echinosporum</i>	Nivicolous	Sporocarps sessile	Stellate radial plates	14–17.5 µm	Strongly spinose
<i>L. granuliferum</i>	Nivicolous	Plasmodiocarps	Irregular	15–18 µm	Spinulose
<i>L. perforatum</i>	Nivicolous	Plasmodiocarps	Irregular	12.5–16 µm	Minutely spinulose
<i>L. peyerimhoffii</i>	Nivicolous	Sporocarps sessile	Polygonal plates	11–13.5 µm	Spinulose
<i>L. crassipes</i>	On mosses on wood	Sporocarps stipitate	Irregular	10.5–13 µm	Minutely warty
<i>L. cristatosporum</i> sp. nov.	On root mats/bryophytes	Sporocarps sessile	Irregular	8–12.5 µm	Small crests
<i>L. stipitatum</i>	On wood	Sporocarps stipitate	Irregular	10–11 µm	Scattered and strong warts
<i>L. tigrinum</i>	On mosses and lichens	Sporocarps stipitate	Irregular	10–13 µm	Minutely spinulose
<i>L. trevelyanii</i>	On mosses on wood	Sporocarps shortly stipitate/sessile	Stellate	11–12 µm	Warty

*L. didermoides*, *L. echinosporum* and *L. peyerimhoffii* clearly differ from the new species being proposed on the basis of their spore ornamentation, which is never crestate.

Four species share the same habitat (non-nivicolous) as the new species proposed herein. These are *Lepidoderma crassipes* Flatau, Massner & Schirmer, *L. stipitatum* Flatau, *L. tigrinum* (Schrad.)

Rostaf. and *L. trevelyanii* (Grev.) Poulain & Mar. Mey. All of them are clearly different from the new species for being stipitate and not having a crested spore ornamentation.

*Lepidoderma cristatosporum* is characterized by the cream colour of the sporotheca, the very closely adherent attached plates which form a tessellate, pavement-like layer, the cream to orange cream



**Fig. 3.** *Lepidoderma crustaceum* (holotype: BPI US 817974). A: Herbarium label box. B: Sporocarps. C: Details of the plates of the peridium as observed by LM. D, E: Elements of the capillitium and spores as observed by LM. F, G: Spores as observed by SEM. H: Details of the spore ornamentation as observed by SEM. Bars: B 0.5 mm; C 50 µm; D 25 µm; E 10 µm; F, G 2 µm; H 1 µm.

Please cite this article in press as: Moreno, G., et al., *Lepidoderma cristatosporum*, a new species of myxomycete from Australia, Mycoscience (2018), <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.008>

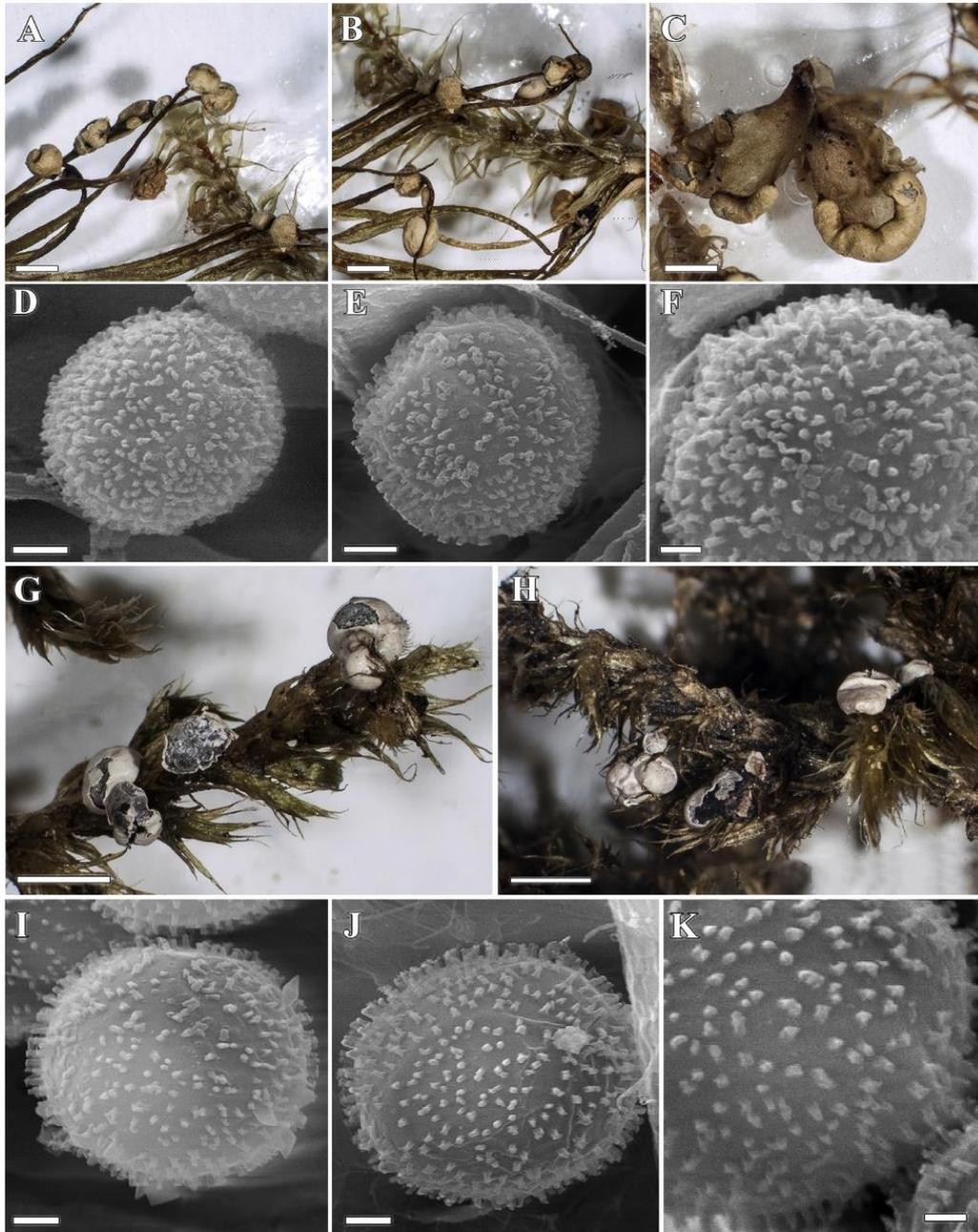


Fig. 4. *Didyma ochraceum* (Meyer, 16953). A–C: Sporocarps and plasmodiocarps. D, E: Spores as observed by SEM. F: Details of the spore ornamentation as observed by SEM. *Didyma sauteri* (Meyer, 18116). G, H: Sporocarps. I, J: Spores as observed by SEM. K: Details of the spore ornamentation as observed by SEM. Bars: A–C 1 mm; D, E 2  $\mu$ m; F 1  $\mu$ m; G, H 1 mm; I, J 2  $\mu$ m; K 1  $\mu$ m.

Please cite this article in press as: Moreno, G., et al., *Lepidoderma cristatosporum*, a new species of myxomycete from Australia, Mycoscience (2018), <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.008>

coloured columella, dark capillitium, crested spores and apparent association with bryophytes. We are not aware of any other species in the genus *Lepidoderma* which has crested spore ornamentation.

The two specimens subjected to study show a different peridium. In the holotype, the peridium plates are thick, separated from each other and do not form a continuous smooth pavement as is the case in the paratype. This is possibly due to environmental conditions (mainly humidity and temperature). We have also observed this variation of peridium morphology in various samples of *Lepidoderma chaillietii*. In spite of these differences in the peridium, the two samples share the rest of the characters, mainly the size and colour of the sporocarp, the presence of columella and its size, kind of capillitium, colour and the spore ornamentation, so we include them in the same taxon. We chose as type sample AH 46110 for having the most abundant capillitium and the most uniform spore size. The paratype (S.L.S. 7053) shows the least abundant capillitium and the most variable spore size.

Because the specimens of the new species were listed as *Lepidoderma crustaceum* Kowalski by Stephenson et al. (2007b), we have compared them with the type material of *L. crustaceum*, for which, photographs by LM and under SEM are provided (Fig. 3). The main differences between the two species are that *Lamproderma cristatosporum* shows sessile sporocarps which are sometimes grouped next to each other, while *L. crustaceum* has sporocarps with a short stalk, occasionally sessile and loosely clustered.

*Lepidoderma crustaceum* is described by Kowalski (1967) as lacking a columella, a capillitium which is dark purple-brown but becoming hyaline only at the extremities, sparsely branching and anastomosing, main threads 2–3 µm diam with few lateral connections, bearing dark, spherical to, more commonly, fusiform vesicular enlargements, threads flexuose, tapering slightly towards the ends. Spores purple-brown by transmitted light, 11–13 µm diam, densely spinulose. Under SEM the spore ornamentation is formed by irregularly distributed warts.

In contrast, *Lepidoderma cristatosporum* has a cream to orange cream coloured columella, a capillitium with thinner threads (1–2 µm diam), these arising radially from the columella. Spores smaller [8–12.5 (–14) × 8–12 µm diam], purplish clear with darker areas by transmitted light, with small crests. Under SEM the spore ornamentation is formed by low crests of different lengths. The two species also differ with respect to their distinct ecology.

Some specimens of *Diderma* sometimes display a crystallization on the outer side of peridium similar to that observed in the genus *Lepidoderma*, possibly due to environmental conditions in their development. For this reason, we have compared the proposed new species with two species of the genus *Diderma* with a similar ecology (i.e., they are found in association with bryophytes). These are *Diderma ochraceum* and *D. sauteri* (Fig. 4). *Diderma ochraceum* has darker ochraceous sporocarps, the spores are of similar size [(8.5–) 9–10.5 (–12.) µm diam], but the spore ornamentation by SEM is formed by well marked warts. *Diderma sauteri* has sporocarps that are very similar macroscopically, larger spores

(12–14 µm diam), and its spore ornamentation by SEM is formed by spines. The spore ornamentation of these two last species clearly differs from the spore ornamentation of the proposed new species.

We prefer to describe the new species in the genus *Lepidoderma* based on the presence in the peridium of prismatic plates of calcium carbonate, although globular calcium carbonate is also observed as in the genus *Diderma*. This taxonomic problem can be possibly solved only with future molecular studies.

#### Disclosure

The authors declare no conflicts of interest for this study.

#### Acknowledgements

We wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez of the Electron Microscopy Service of the University of Alcalá de Henares for their invaluable help in producing the SEM images. We also thank Luis Monje of the Department of Drawing and Scientific Photography at the Alcalá University for his help in the digital preparation of the photographs, and we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium for his assistance with the specimens examined in the present study. We also thank to M. Meyer for the sending of two samples of specimens of the genus *Diderma*. The field surveys which yielded the specimens considered in this paper were funded in part by three grants (INT–9819812, INT–9215273 and DEB–0316384) from the National Science Foundation of the United States and a grant from the Australian Biological Resources Study (ABRS) Participatory Program to SLS.

#### References

- Kowalski, D. T. (1967). Two new members of the Physarales. *Mycologia*, 59, 167–171.
- Kowalski, D. T. (1971). The genus *Lepidoderma*. *Mycologia*, 63, 490–516.
- Lado, C. (2005–2017). *An on line nomenclatural information system of Eumycetozoa*. Madrid, Spain: Real Jardín Botánico, CSIC (amprdqosemicolon) <http://www.nomen.eumycetozoa.com>. (Accessed 25 October 2017).
- Moreno, G., & Manjón, J. L. (2010). *Guía de hongos de la Península Ibérica*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Neubert, H., Nowotny, W., & Baumann, M. H. (1991). Myxomyceten aus Deutschland VII. (Mit Berücksichtigung von Vorkommen in Oberösterreich). *Carolinea*, 49, 13–26.
- Neubert, H., Nowotny, W., & Baumann, M. H. (1995). *Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Band 2. Physarales* (Karlheinz Baumann Verlag, Gomaringen).
- Poulain, M., Meyer, M., & Bozonnet, J. (2011). *Les myxomycètes*. Pressor, Delémont: Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie.
- Stephenson, S. L., & Johnston, P. R. (2003). Myxomycetes and fungi associated with alpine snowbank habitats in New Zealand. *Australian Mycologist*, 22, 20–26.
- Stephenson, S. L., Laursen, G. A., & Seppelt, R. D. (2007a). Myxomycetes of subantarctic Macquarie Island. *Australian Journal of Botany*, 55, 439–449. <https://doi.org/10.1071/BT06169>.
- Stephenson, S. L., Moreno, G., & Singer, H. (2007b). Notes on some nivicolous myxomycetes from Australia and New Zealand including the description of a new species of *Lamproderma*. *Osterreichische Zeitschrift für Pilzkunde*, 16, 11–23.
- Stephenson, S. L., & Shadwick, J. D. (2009). Nivicolous myxomycetes from alpine areas of south-eastern Australia. *Australian Journal of Botany*, 57, 116–122. <https://doi.org/10.1071/BT09022>.

## *Some nivicolous species of Lamproderma and Meriderma from the Himalayan Mountains of northwestern India*



### Article



<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.373.3.5>

### **Some nivicolous species of *Lamproderma* and *Meriderma* from the Himalayan Mountains of northwestern India**

GABRIEL MORENO<sup>1</sup>, ANGELA LÓPEZ VILLALBA<sup>1</sup>, AURELIO CASTILLO<sup>1</sup> & STEVEN L. STEPHENSON<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>*Departamento Ciencias de la Vida (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Alcalá, 28805 Alcalá de Henares, Madrid, España*

<sup>2</sup>*Department of Biological Sciences, University of Arkansas, Fayetteville, Arkansas 72701, USA*

\*Corresponding author: [ssteph@uark.edu](mailto:ssteph@uark.edu)

#### Abstract

A detailed morphological examination of 12 specimens representing seven species in the genera *Lamproderma* and *Meriderma* collected from snowbank habitats in the Himalayan Mountains in northwestern India was carried out. Two of the specimens are described herein as *Lamproderma spinisporum*, a species new to science. In addition, the material from northwestern India is compared with other similar taxa belonging to the genus *Lamproderma*. Light microscope photographs and scanning electron micrographs of the most representative morphological characters are provided.

**Keywords:** *Amoebozoa*, myxobiota, *Myxomycetes*, slime moulds, taxonomy

#### Introduction

A distinctive ecological assemblage of myxomycetes is associated with alpine snowbank habitats in temperate regions of world. In those regions where there is enough snowfall in winter to produce accumulations of snow sufficiently large to persist during until late spring and early summer, the species that make up this assemblage (which are referred to as “snowbank” or “nivicolous” myxomycetes) can be found fruiting along the margins of melting snowbanks. For example, in the Rocky Mountains of western North America (Mitchel *et al.* 1980), the Alps of Europe (Ronikier & Ronkier 2009), and the Snowy Mountains of southeastern Australia (Stephenson & Shadwick 2009), the myxomycetes associated with this rather special and very limited microhabitat are often relatively common (Stephenson 2013).

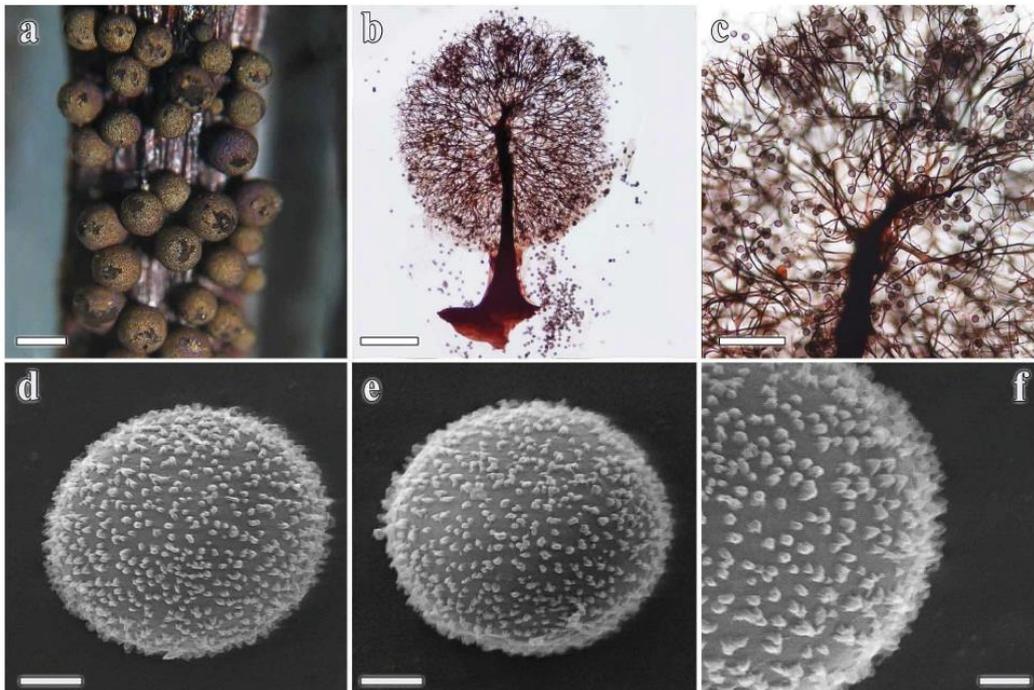
Although nivicolous myxomycetes might be expected to occur in montane snowbank habitats in the Himalayan Mountains of northwestern India, studies of the group appear to be lacking. However, during May of 2006, one (SLS) of the coauthors of this paper had the opportunity to carry out a survey for nivicolous myxomycetes at a locality in Himachal Pradesh Province, north of the city of Manali. One additional specimen had been collected from the same locality by an Indian colleague (Dr. Lal Singh, but sent to SLS) in May of 2005. As a result of this effort, a series of specimens was collected, and the latter included a number of specimens that could be referred to the genera *Lamproderma* and *Meriderma*. Members of these two genera are among the more common and conspicuous members of the assemblage of nivicolous myxomycetes found in snowbank habitats throughout the world. The purpose of this paper is to describe the species represented among the specimens collected in northwestern India, one of which is described herein as new to science.

#### Materials and methods

The material examined in the present study consists of specimens obtained as field collections obtained by coauthor Stephenson (with one specimen collected, as noted above, by an Indian colleague) and originally attributed to seven species of myxomycetes. These were sent to the first author for detailed examination. All specimens were deposited in the herbarium of the Life Sciences Department (Botany), University of Alcalá, Madrid, Spain (AH), with some duplicates retained in the herbarium of the University of Arkansas (UARK). All of the specimens were collected

at a locality (32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, elevation ca 3240 m) along National Highway 21 in Hamachal Pradesh Province, 50 km north of the city of Manali and just south of Rohtang Pass.

Spore measurements (taken under oil immersion) include surface structures such as spines or warts. Light microscopy (LM) was carried out with a Nikon eclipse 80i microscope equipped with a DS-5M automatic photographic system. Scanning electron micrographs (SEM) were generated with a Zeiss DSM-950 microscope. For ultramicroscopic studies, material was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28–30%) for 30 min, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 min, fixed for 2 h in pure ethylene glycol dimethyl ether (1,2-dimethoxymethane), and finally immersed in pure acetone for at least 2 h. This was followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This technique allows the use of very little material (i.e., a portion of a single sporocarp or sometimes no more than a few spores). To determine the size of the spores, the recommendations by Heinemann & Rammeloo (1985) were followed, and descriptions of spore ornamentation follow the terminology proposed by Rammeloo (1975).



**FIGURE 1.** *Lamproderma aeneum* Mar. Mey. & Poulain (AH 46516). a. Sporocarps, b. Sporocarp by LM (AH 46523), c. Details of the columella and capillitium (AH 46523), d–e. Spores, f. Detail of spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b = 200  $\mu$ m, c = 100  $\mu$ m, d–e = 2  $\mu$ m, f = 1  $\mu$ m.

### Taxonomy

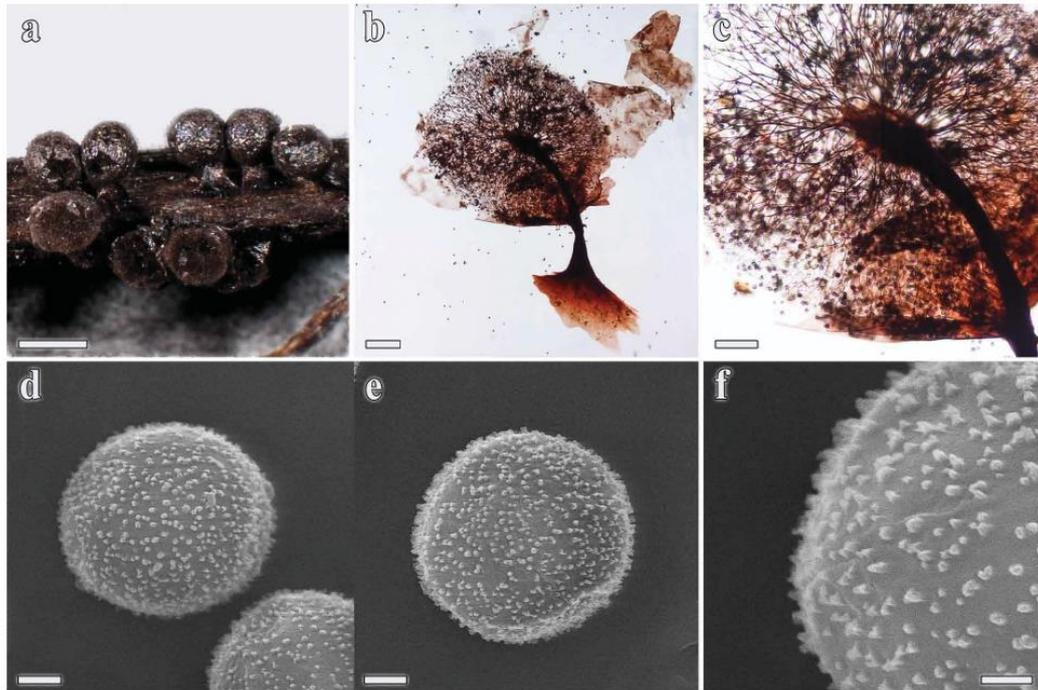
*Lamproderma aeneum* Mar. Mey. & Poulain, Soc. Hist. Nat. Pays Montbél.: 49 (2002) Fig. 1

Sporocarps 0.5–1.2 mm in diam, slightly stipitate, rarely sessile. Sporotheca globose. Stalk blackish brown, less than one third of the total height of the sporocarp. Peridium yellow-gold, more rarely bluish, iridescent, without maculae. Columella blackish brown, along which the capillitium arises, at the apex several main branches emerge more or less dichotomously. Capillitium dense, reddish brown, with pointed ends paler. Spores (9)9.3–11  $\times$  9–10.9(11)  $\mu$ m in diam, av. 10.5  $\times$  10  $\mu$ m,  $Q_{av}$  = 1–1.03–1.05, (n = 25), globose to subglobose, warted, blackish brown in mass and violet in transmitted light. Under SEM the spore ornamentation is formed by thick bacula which are densely distributed and join to form short ridges.

**Habitat:**—Nivicolous, on decaying herbaceous plants near the edge of melting snowbanks.

**Specimens examined:**—INDIA. Himachal Pradesh Province: north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 20 May 2006, *leg.* Stephenson 21203. *Ibidem*, 21 May 2006, *leg.* Stephenson 21221 in AH 46523. *Ibidem*, 21 May 2006, *leg.* Stephenson 21229 in AH 46516.

**Notes:**—This species is well characterized both macroscopically and microscopically by the golden coloration of the peridium and by its warted, relatively small (9–11  $\mu\text{m}$  in diam) spores.



**FIGURE 2.** *Lamproderma pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain (AH 46517). a. Sporocarps, b. Sporocarp and peridium by LM, c. Details of the columella and capillitium, d–e. Spores, f. Detail of spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b = 200  $\mu\text{m}$ , c = 100  $\mu\text{m}$ , d–e = 2  $\mu\text{m}$ , f = 1  $\mu\text{m}$ .

*Lamproderma pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain, in Bozonnet, Meyer & Poulain, *Docums. Mycol.* 24(96): 7 (1995) Fig. 2

Sporocarps 1.5–2 mm in height. Sporotheca globose to ovoid, 1–1.2 mm in diam. Stalk up to half the height of the sporotheca, black. Peridium membranous iridescent, with slight yellowish tones, reddish brown in LM, abundant macules present, elongated and sometimes difficult to visualize, with acicular dispersed crystals. Columella attaining one half the height of the sporotheca, dark brown. Capillitium dark brown, paler at the periphery. Spores 11–12  $\times$  (10)10.3–12  $\mu\text{m}$  in diam, av. 11.8  $\times$  11.3  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{\text{av}}$  = 1–1.04–1.1, (n = 25), globose to subglobose, blackish brown in mass, brown-violet in transmitted light, with a paler area, warted. Under SEM the spore ornamentation is formed by baculae with an irregular distribution.

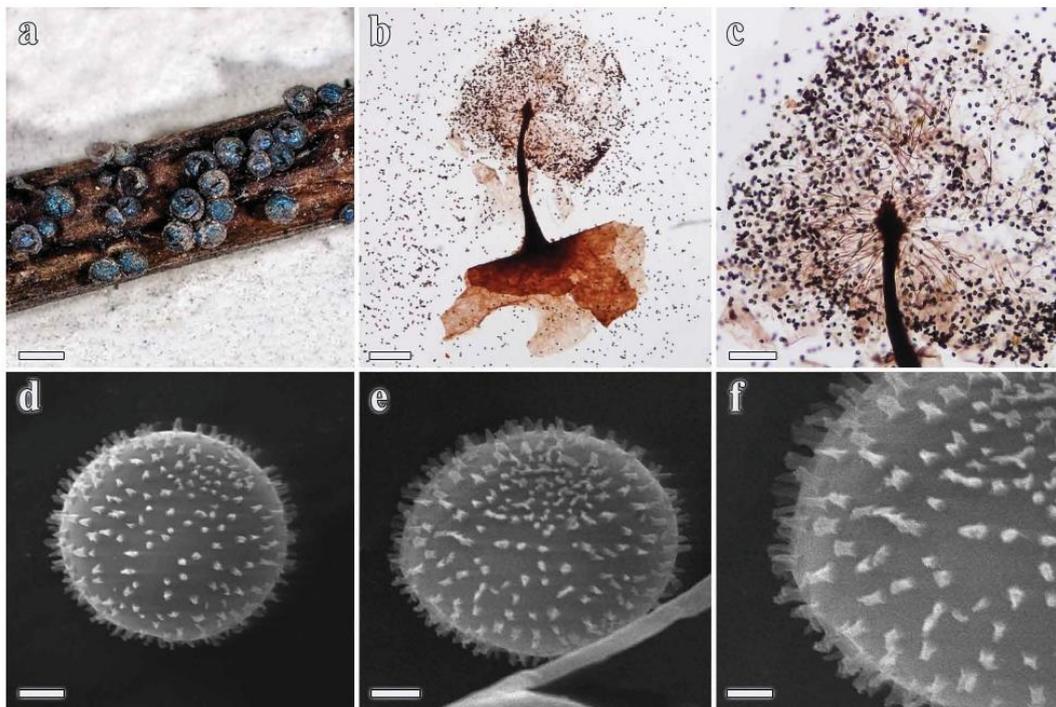
**Habitat:**—Nivicolous, on decaying herbaceous plants near the edge of melting snowbanks.

**Specimens examined:**—INDIA. Himachal Pradesh Province: north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 22 May 2006, *leg.* Stephenson 21277 in AH 46517.

**Notes:**—The distinctive features of *Lamproderma pseudomaculatum* are its stipitate sporotheca, a peridium bearing spots visible only under the microscope and warted spores 10–12  $\mu\text{m}$  in diam. *Lamproderma echinosporum* Meyl. differs by having a peridium with very marked macules and spinulose spores as observed under LM. *Lamproderma maculatum* Kowalski is characterized by a peridium with very marked macules and warted spores 12–15  $\mu\text{m}$  in diam (Moreno *et al.* 2002).

*Lamproderma sauteri* Rostaf., Sluzowce Monogr.: 205 (1874) Fig. 3

Sporocarps stalked, typically clustered and forming dense colonies, 1–1.5 mm total height. Sporotheca globose to subglobose, 0.5–1 mm in diam. Stalk dark, up to one third or one half of the height of the sporocarp. Peridium membranous, iridescent and without macules, hyaline to slightly light brown, with acicular crystals and brown in transmitted light. Columella blackish, reaching half the height of the sporotheca. Capillitium branching radially in the upper portion of the columella and with reddish brown membranous expansions, formed by light brown filaments, very narrow (1–2  $\mu\text{m}$  in diam), anastomosed, with paler pointed free ends. Hypothallus dark brown at the centre, becoming paler at the margins. Spores 11.5–12.5  $\times$  (11)11.2–12.4(12.5)  $\mu\text{m}$  in diam, av. 12.1  $\times$  11.8  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{av} = 1-1.02-1.07$  (1.08), ( $n = 25$ ), globose to subglobose, blackish in mass, dark brown-violet in transmitted light, spiny. Under SEM the spore ornamentation is formed by high baculae with irregular apices.



**FIGURE 3.** *Lamproderma sauteri* Rostaf., (AH 46518). a. Sporocarps, b. Sporocarp by LM, c. Details of the columella and capillitium, d–e. Spores, f. Detail of spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b = 200  $\mu\text{m}$ , c = 100  $\mu\text{m}$ , d–e = 2  $\mu\text{m}$ , f = 1  $\mu\text{m}$ .

**Habitat:**—Nivicolous, on decaying herbaceous plants near the edge of melting snowbanks.

**Specimens examined:**—INDIA, Himachal Pradesh Province: north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, May 2005, leg. L. Singh, Stephenson 21859 in AH 46518.

**Notes:**—This species is characterized by its stalked sporocarps, globose sporothecae with radial, light brown capillitium and spiny spores. We have not observed acicular crystals on the peridium in specimens of *Lamproderma sauteri* collected in Europe, but we have not observed other morphological differences to separate it from morphologically similar species.

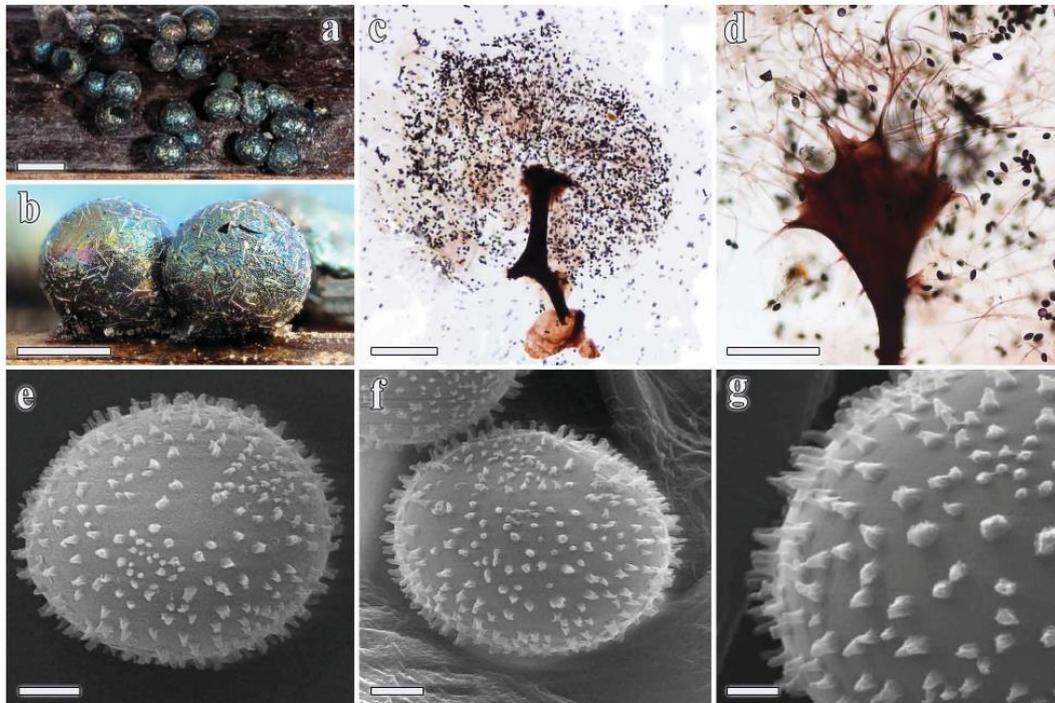
*Lamproderma zonatum* Mar. Mey. & Poulain and *L. ovoideoechinulatum* Mar. Mey. & Poulain have similar spores, but the former has sessile sporocarps and the capillitium is not radial and the latter is characterized by ovoid to ellipsoidal sporothecae, larger spores (13.5–15  $\mu\text{m}$  in diam) and a capillitium which arises along the length of the columella.

*Lamproderma spinisporum* G. Moreno, López-Vill., A. Castillo & S.L. Stephenson, *sp. nov.* Fig. 4

MycoBank MB 824266.

**Type:**—INDIA. Himachal Pradesh Province: north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 20 May 2006, *leg.* Stephenson 21197 (**Holotype** AH 46521).

Sporocarps shortly stalked or rarely sessile, scattered or in small groups. Sporotheca globose, 0.5–1.2 mm in diam. Peridium single, blue iridescent, with acicular dispersed crystals and without macules, light brown in transmitted light. Stalk blackish brown, very short (less than one third of the total height of the sporotheca), cylindrical and widening at the base. Columella blackish brown, up to one half the height of the sporotheca, usually with reddish brown membranous expansions present in the upper portion of the columella. Capillitium arising along the length of the columella, canescent to the magnifying glass, formed by branched filaments, not very dense, hyaline-cream to slightly brownish, 1–2  $\mu\text{m}$  in diam with hyaline and pointed free ends. Spores from specimen AH 46521: 11–12.5  $\times$  10.5–12  $\mu\text{m}$  in diam, av. 11.8  $\times$  11.3  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{\text{av}}$  = 1–1.04–1.09, (n = 25). Specimen AH 46525: 10.5–12.5  $\times$  (10)10.1–11.5  $\mu\text{m}$  in diam, av. 11.6  $\times$  11.2  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{\text{av}}$  = 1–1.03–1.09, (n = 25), globose to subglobose, brown-blackish in mass, brown-violet-hyaline in transmitted light, spiny with smaller groups of warts. Under SEM the spore ornamentation is the echinate type to baculate type as described by Rammeloo (1975), with an irregular distribution. Also, groups of small baculae are observed. Plasmodium unknown.



**FIGURE 4.** *Lamproderma spinisporum* *sp. nov.* (AH 46521 holotype). a. Sporocarps, b. Detail of sporocarps and peridium, c. Sporocarp by LM, d. Details of the upper portion of the columella and capillitium (AH 46525), e–f. Spores, g. Detail of spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b = 0.5 mm, c = 200  $\mu\text{m}$ , d = 50  $\mu\text{m}$ , e–f = 2  $\mu\text{m}$ , g = 1  $\mu\text{m}$ .

**Etymology:**—The epithet *spinisporum* (from Latin *spinis* = spine and *spora* = spore) refers to the conspicuous spines on the spores.

**Habitat:**—Nivicolous, on decaying herbaceous plants near the edge of melting snowbanks.

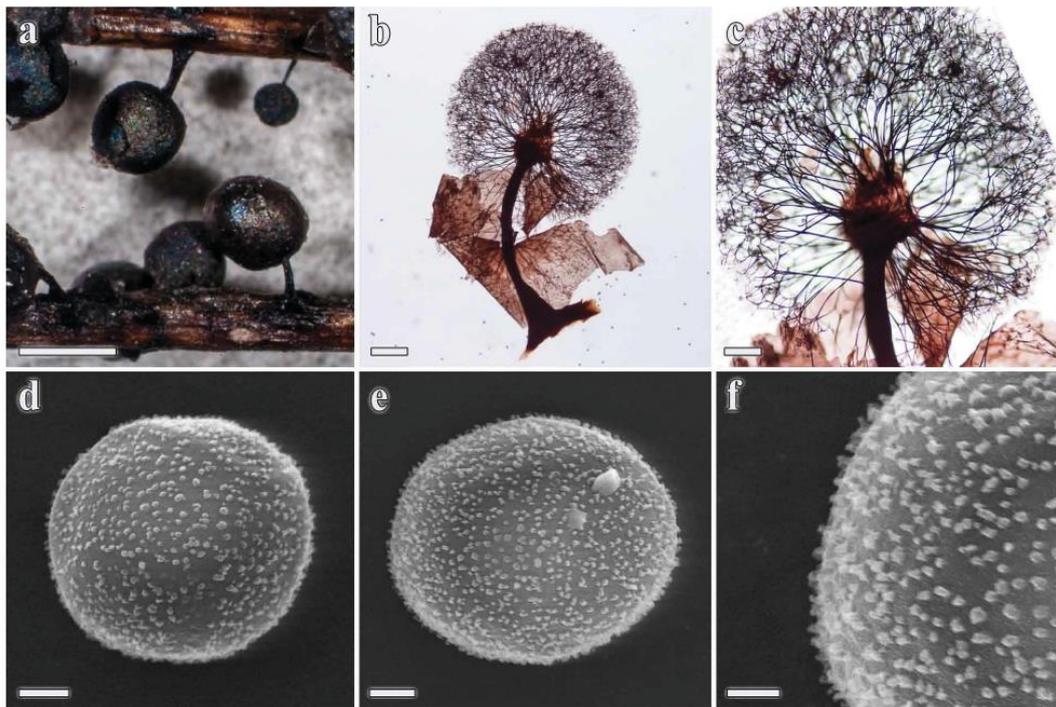
**Additional specimen examined:**—INDIA. Himachal Pradesh Province: north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 21 May 2006, *leg.* Stephenson 21241 in AH 46525

**Notes:**—The diagnostic characters of this species are the short stalked to sessile sporocarps, the blue iridescent sporothecae with acicular dispersed crystals on the peridium, a hyaline capillitium which is not very dense and spores 10–12.5  $\mu\text{m}$  in diam, with spines and smaller groups of warts.

This species can be confused with other species of *Lamproderma* such as *Lamproderma aeneum* Mar. Mey. & Poulain, which has a yellow-gold peridium without crystals, a darker capillitium and spore ornamentation formed by thicker and denser warts that are homogeneously distributed. *Lamproderma pulchellum* Meyl. also has a hyaline capillitium and the same spore size, but the spores are characterized by a denser ornamentation formed by small baculae without clusters of warts, and this species lacks elongated crystals on the peridium. *Lamproderma spinulosporum* Mar. Mey., Nowotny & Poulain shares both the spore size and the spiny ornamentation but lacks crystals in the peridium, the capillitium is darker and the spore ornamentation does not consist of groups with smaller warts. *Lamproderma arcyrroides* also has acicular crystals on the peridium but can be distinguished by its longer stalk and darker capillitium; moreover, the spores are warted. *Lamproderma pulveratum* also has a peridium covered by thick crystals and spores of a similar size, but it differs in having a spore ornamentation formed by thick warts.

*Lamproderma splendens* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 44 (1929) Fig. 5

Sporocarps gregarious, stalked, 1–1.7 × 0.8–1.3 mm. Sporotheca globose, subglobose to rarely lenticular. Stalk blackish brown to dark reddish brown and up to one half the height of the sporocarp. Peridium light brown, iridescent without macules or crystals. Columella blackish brown up to one half the height of the sporotheca, usually with membranous expansions in the upper portion. Capillitium dark reddish brown, arising from the apex of the columella, with branches more or less parallel to each other, branching and anastomosing, with paler and pointed filiform free ends. Hypothallus reddish, usually contiguous for a group of sporocarps. Spores (9)10.3–13 × (9)10.2–12.5 μm in diam, av. 11.9 × 11.6 μm,  $Q_{av} = 1-1.04-1.08(1.09)$ , (n = 25), globose to subglobose, dark brown in mass, brown-violet in transmitted light, with a paler area, thin warts densely distributed. Under SEM the spore ornamentation is formed by short baculae which are regularly distributed.



**FIGURE 5.** *Lamproderma splendens* Meyl., (AH 46519). a. Sporocarps, b. Sporocarp and peridium by LM, c. Details of the columella and capillitium, d–e. Spores, f. Detail of spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b = 200 μm, c = 100 μm, d–e = 2 μm, f = 1 μm.

**Habitat:**—Nivicolous, on decaying herbaceous plants near the edge of melting snowbanks.

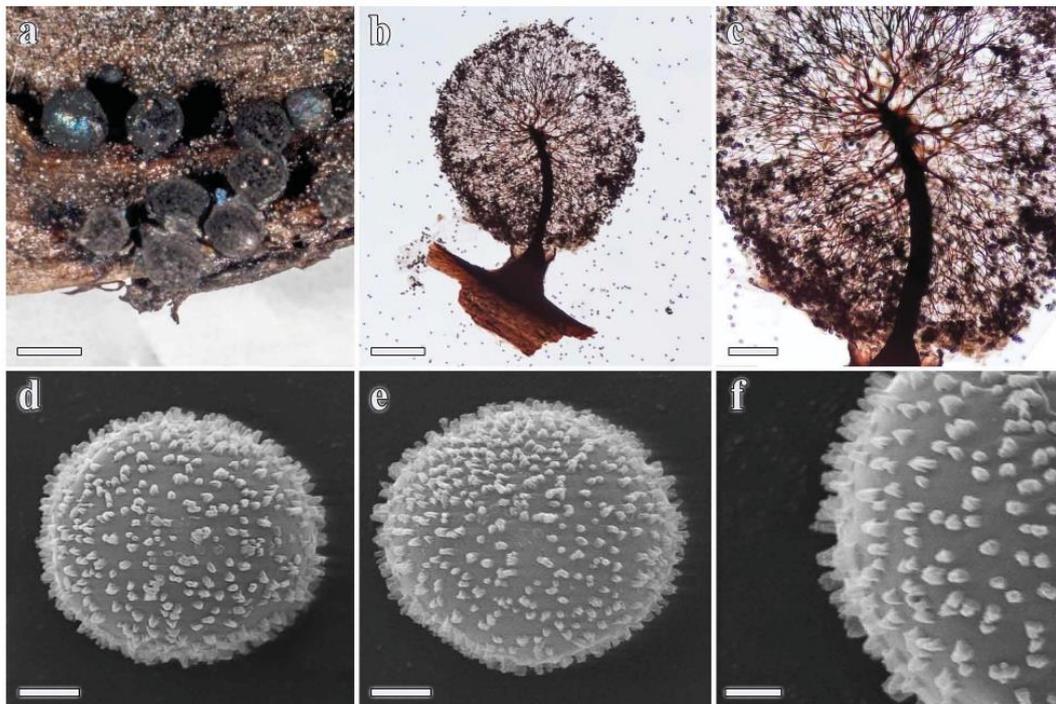
**Specimens examined:**—INDIA. Himachal Pradesh Province: north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 22 May 2006, leg. Stephenson 21285 in AH 46519.

**Notes:**—*Lamproderma splendens* is characterized by its globose to subglobose sporotheca, black stalk, radial and dense dark capillitium with paler free ends and warted spores 10–13  $\mu\text{m}$  in diam. *Lamproderma splendens* is a species difficult to differentiate because of its resemblance to *L. sauteri* Rostaf., *L. splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain and *L. pulveratum* Mar. Mey. & Poulain. *Lamproderma sauteri* is characterized by its light capillitium and spinulose spore ornamentation, whereas *L. splendidissimum* differs mainly by its short stalk, which is about one third or less than the height of the sporotheca. Other characteristics such as the size and ornamentation of the spores and the color of the capillitium are very similar (Poulain *et al.* 2014). *Lamproderma pulveratum* has a peridium covered with crystals, the capillitium is lighter, the spores smaller (10–11.5  $\mu\text{m}$  in diam) and have an ornamentation consisting of thick warts. Martin & Alexopoulos (1969) considered *Lamproderma splendens* and *L. sauteri* as synonymous species but gave preference to the name *L. sauteri*. Kowalski (1975) considered *L. splendens* a synonym of *L. arcyrroides* (Sommerf.) Rostaf. To clearly differentiate these two species, molecular studies will be necessary.

***Lamproderma splendidissimum*** Mar. Mey., Bozonnet & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie 213: 5 (2014) Fig. 6

Sporocarps sessile or short stalked, crowded. Sporotheca ovoid to subglobose, 0.5–0.7 mm in height and 0.5–1.4 mm in diam. Peridium membranous, blue iridescent, without macules. Dehiscence irregular, often with remains of the peridium persisting at the base of the sporotheca. Stalk very short (0.2–0.5 mm), blackish brown, widened at the base. Columella dark brown and up to one half the height of the sporotheca. Capillitium branched, dark brown and with paler and pointed free ends. Spores (9)9.3–11.5(12)  $\times$  9–10.9(11)  $\mu\text{m}$  in diam, av. 10.4 $\times$ 9.9  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{av}$  = 1–1.04–1.11(1.15), (n = 25), globose to subglobose, blackish brown in mass, brown-violet in transmitted light, warted to spinulose. Under SEM the spore ornamentation is formed by baculae which rarely fuse to form small crests with an irregular distribution.

**Habitat:**—Nivicolous, on decaying herbaceous plants near the edge of melting snowbanks.



**FIGURE 6.** *Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain, (AH 46524). a. Sporocarps (AH 46524), b. Sporocarp by LM (AH 46524), c. Details of the columella and capillitium (AH 46524), d–e. Spores, f. Detail of spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b = 200  $\mu\text{m}$ , c = 100  $\mu\text{m}$ , d–e = 2  $\mu\text{m}$ , f = 1  $\mu\text{m}$ .

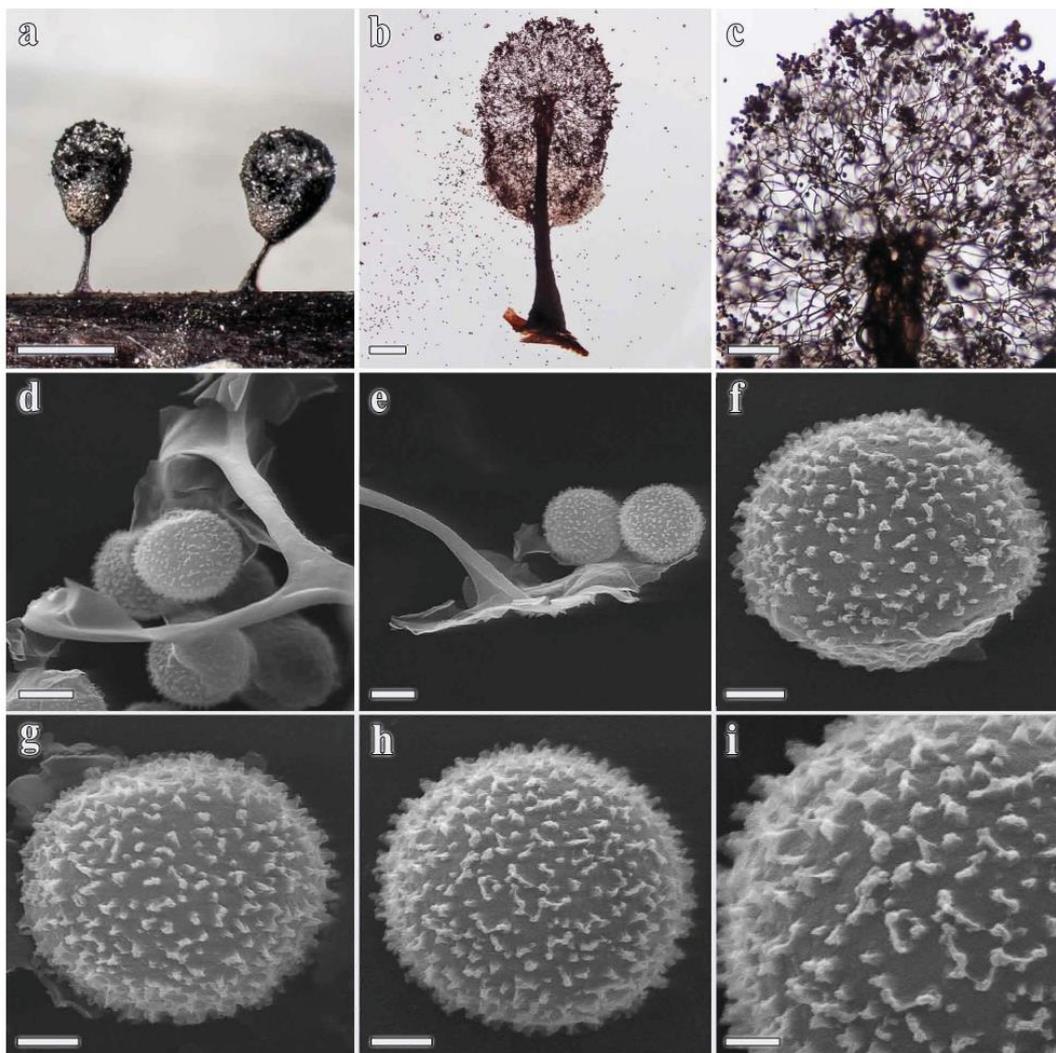
**Specimens examined:**—INDIA. Himachal Pradesh Province: north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 20 May 2006, *leg.* Stephenson 21205 in AH 46524. *Ibidem*, 20 May 2006, *leg.* Stephenson 21209 in AH 46520.

**Notes:**—*Lamproderma splendidissimum* is a recently proposed species (Poulain *et al.* 2014) which is characterized by its thick iridescent blue sporotheca, short stalk and warted to spinulose spores 10–11.5  $\mu\text{m}$  in diam. This species can be confused with *Lamproderma splendens* Meyl., but the latter has a longer stalk (generally of the same length as the diameter of the sporotheca) and is characterized by the presence of acicular crystals on the peridium and spores 9–10.5  $\mu\text{m}$  in diam. Some authors synonymize *Lamproderma splendens* with *L. arcyrioides* (Sommerf.) Rostaf. (Poulain *et al.* 2011).

*Meriderma carestiae* (Ces. & De Not.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, Myxomycètes: 551 (2011) Fig. 7

$\equiv$  *Lamproderma carestiae* (Ces. & De Not.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 368 (1932)

$\equiv$  *L. cribrarioides* var. *carestiae* (Ces. & De Not.) G. Moreno & H. Singer, in Sánchez, Moreno, Illana & Singer, Bol. Soc. Micol. Madrid 31: 182 (2007)



**FIGURE 7.** *Meriderma carestiae* (Ces. & De Not.) Mar. Mey. & Poulain, (AH 46522). a. Sporocarps, b. Sporocarp by LM, c. Details of the columella and capillitium, d. Detail of the funnel-shaped or Y-terminations of the capillitium, e. Detail of the funnel-shaped terminations with remnants of the peridium present, f–h. Spores, i. Detail of spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b = 200  $\mu\text{m}$ , c = 100  $\mu\text{m}$ , d–e = 5  $\mu\text{m}$ , f–h = 2  $\mu\text{m}$ , i = 1  $\mu\text{m}$ .

Sporocarps stalked, 1.5–2 × 0.5–1.1 mm. Sporotheca ellipsoidal to pyriform, rarely globose. Stalk blackish, up to one half the total height of the sporocarp, broad at the base. Peridium blackish, not iridescent, without macules, with irregular dehiscence that leaves small more or less circular plates visible with a hand lens. Columella blackish brown, thick, attaining up to half of the height of the sporotheca. Capillitium dark brown, dense and branched, with funnel- or Y-shaped terminations. These extremities can be clearly observed under SEM. Spores (10)10.3–12 × (10)10.2–11.5 µm in diam, av. 11.3 × 10.9 µm,  $Q_{av} = 1-1.03-1.09$ ,  $n = 25$ , globose to subglobose, blackish in mass, brown-violet in transmitted light, warted to slightly spinulose. Under SEM the spore ornamentation is formed by baculae that frequently are fused into small linear crests, sometimes sinuous but without forming a reticulum or subreticulum.

**Habitat:**—Nivicolous, on decaying herbaceous plants near the edge of melting snowbanks.

**Specimens examined:**—INDIA. Himachal Pradesh Province: north of the city of Manali, 32°20'23.9 N, 77°13'08.2 E, 3240 m, 21 May 2006, *leg.* Stephenson 21254 in AH 46522.

**Notes:**—The genus *Meriderma* Mar. Meyer & Poulain (Poulain *et al.* 2011) groups those species formerly placed in the genus *Lamproderma* in which fragments of the peridium remain attached to the extremities of the capillitium, thus appearing funnel-shaped or appearing to have Y-terminations. Previous molecular studies have indicated that these species form a clade that is different from *Lamproderma* (Fiore-Donno *et al.* 2008). This clearly monophyletic “*Meriderma*” clade is characterized by an early evanescent peridium. While drying up, the latter remains attached to the ends of the capillitium, which thus appear funnel-shaped (Fiore-Donno *et al.* 2012). Two similar species are *Meriderma cribrarioides* (Fr.) Mar. Mey. & Poulain, which differs primarily in the reticulate ornamentation of the spores, and *M. echinulatum* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain, which has spiny spores.

## Conclusions

A substantial body of data on the occurrence of nivicolous myxomycetes in mountains and lowland habitats of the Northern Hemisphere exists (Erastova *et al.* 2017), mainly with records from North America and Europe. However, the nivicolous species of myxomycetes found in the Himalayan Mountains are still poorly studied and records for the group are lacking. The records reported in this paper apparently represent the first for the Himalayan region of northern India. Due to the biogeographical interest in this region of the world, additional surveys need to be carried out, especially since the data reported herein (with the exception of the one specimen collected in 2005) were obtained for just one locality in a single field season.

The observations by SEM of the ornamentation present on the spores of species of *Lamproderma* and *Meriderma* described in this paper provide a body of information of considerable interest, since it allows comparisons to be made with the same species collected from different areas, including those on different continents. This type of information was important for use in describing the new species *Lamproderma spinisporum*.

## Acknowledgements

The survey which generated the specimens considered in this paper could not have taken place without the assistance of Dr. Lal Singh of the Himalayan Research Group based in Shimla, India. We also wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J. A. Pérez (Electron Microscopy Service, University of Alcalá de Henares) for their invaluable help with the SEM. We also thank Dr. Luis Monje and Mr. A. Pueblas (Department of Drawing and Scientific Photography, Alcalá University) for their help in the digital preparation of the photographs, and we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH Herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study. The authors are grateful to Marianne Meyer for reviewing the manuscript and providing useful comments.

## References

- Erastova, D.A., Novozhilov, Y.K. & Schnittler, M. (2017) Nivicolous myxomycetes of Khininy Mountains, Kola Peninsula, Russia. *Nova Hedwigia* 104 (1–3): 85–110.  
[https://doi.org/10.1127/nova\\_hedwigia/2015/0274](https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2015/0274)

- Fiore-Donno, A.-M., Meyer, M., Baldauf, S.L. & Pawlowski, J. (2008) Evolution of dark-spored Myxomycetes (slime molds): molecules versus morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 878–889.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.011>
- Fiore-Donno, A.-M., Kamono, A., Meyer, M., Schnittler, M., Fukui, M. & Cavalier-Smith, T. (2012) 18S rDNA Phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (Stemonitales, Myxomycetes, Amoebozoa). *PLoS ONE* 7 (4): e35359.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035359>
- Heinemann, P. & Rammeloo, J. (1985) De la mesure des spores et de son expression. *Agarica* 6 (12): 366–389.
- Kowalski, D.T. (1975) The Myxomycetes taxa described by Charles Meylan. *Mycologia* 67: 448–494.  
<https://doi.org/10.2307/3758387>
- Martin, G.W. & Alexopoulos, C.J. (1969) *The Myxomycetes*. Iowa City. University of Iowa Press.
- Mitchel, D.H., Chapman, S.W. & Farr, M.L. (1980) Notes on Colorado fungi IV: Myxomycetes. *Mycotaxon* 10 (2): 299–349.
- Moreno, G., Sánchez, A., Singer, H., Illana, C. & Castillo, A. (2002) A study on nivicolous Myxomycetes. The genus *Lamproderma* I. *Fungi non delineati* 19: 1–66.
- Poulain, M., Meyer, M. & Bozonnet, J. (2011) *Les Myxomycètes*. Fédération Mycologique Botanique Dauphiné-Savoie. Pressor, CH-2800 Delémont.
- Poulain, M., Meyer, M. & Bozonnet, J. (2014) *Lamproderma splendidissimum*, une nouvelle espèce nivicole de myxomycètes. *Bulletin Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie* 213: 5–16.
- Rammeloo, J. (1975) Structure of the epispore in the Stemonitales (Myxomycetes) as seen with the scanning electron microscope. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 45: 301–306.  
<https://doi.org/10.2307/3667483>
- Ronikier, A. & Ronikier, M. (2009) How 'alpine' are nivicolous myxomycetes? A worldwide assessment of altitudinal distribution. *Mycologia* 101: 1–16.  
<https://doi.org/10.3852/08-090>
- Stephenson, S.L. (2010) *The Kingdom Fungi: The Biology of Mushrooms, Molds, and Lichens*. Timber Press, Portland, Oregon. 272 pp.
- Stephenson, S.L. & Shadwick, J.D. (2009) Nivicolous myxomycetes from alpine areas of south-eastern Australia. *Australian Journal of Botany* 57: 116–122.  
<https://doi.org/10.1071/BT09022>

**Lamproderma guadarramicum sp. nov. A new nivicolous myxomycete from Spain****LAMPRODERMA GUADARRMICUM sp. nov.  
A NEW NIVICOLOUS MYXOMYCETE FROM SPAIN**

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, Á. LÓPEZ-VILLALBA &amp; A. CASTILLO

Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Alcalá,  
28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain.  
gabriel.moreno@uah.es; a.sanchez.garci@gmail.com;  
angelalv92@gmail.com; aurelio.castillo@uah.es

**Summary.** G. MORENO, A. SÁNCHEZ, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO (2019). *Lamproderma guadarramicum* sp. nov. A new nivicolous myxomycete from Spain. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 43: 17–24.

A new nivicolous species of *Lamproderma* is described and illustrated herein. It is compared with other species in the genera *Lamproderma* and *Comatricha*. We provide micrographs of the most important characters as observed under LM and SEM.

Key words: *Amoebozoa*, myxobiota, *Physarales*, SEM, *Stemonitidaceae*, taxonomy.

**Resumen.** G. MORENO, A. SÁNCHEZ, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO (2019). *Lamproderma guadarramicum* sp. nov. Un nuevo myxomycete nival de España. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 43: 17–24.

En este artículo se describe e ilustra una nueva especie nival de *Lamproderma*. Se compara con otras especies de los géneros *Lamproderma* y *Comatricha*. Se aportan fotografías al microscopio óptico y electrónico de barrido de los caracteres morfológicos más relevantes.

Palabras clave: *Amoebozoa*, MEB, mixobiota, *Physarales*, *Stemonitidaceae*, taxonomía.

**INTRODUCTION**

In this paper a new nivicolous species is described. It was collected at the top of Puerto de Navacerrada in Sierra de Guadarrama National Park (Spain) between 2,100–2,150 m, on the remains of manufactured wood of *Pinus* sp.

The Sierra de Guadarrama was declared as a National Park in 2013, thanks to the Law 25/2013 published in B.O.E. (Boletín Oficial del Estado, 26 June 2013). It is located in the centre of the Iberian Peninsula and covers a total area of 33,960 ha, 21,714 ha of which are in

Madrid (Comunidad de Madrid) and 12,246 ha in Segovia (Comunidad de Castilla y León). Within the National Park there are some areas previously protected, such as the Natural Park of Peñalara, the Regional Park of Cuenca Alta del Manzanares (Madrid), and the Natural Park Sierra Norte de Guadarrama (Segovia) (Fig. 1).

Data relating to the geology, vegetation, and the first records of nivicolous myxomycetes from this locality can be found in the papers of SÁNCHEZ & *al.* (2007) and SÁNCHEZ & MORENO (2014). A catalogue of the myxomy-

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

cetes from Segovia was published by SÁNCHEZ & MORENO (2016), it listed 198 taxa (183 species and 15 varieties) and also considered non-nivicolous species.

Six species new to science have been described from Sierra de Guadarrama National Park. These are *Diderma meyeræ* H. Singer & al., (MORENO & al., 2003), *Lamproderma retirugisporum* G. Moreno & al. (SINGER & al., 2003), *Comatricha sinuatocolumellata* G. Moreno & al., *C. pseudoalpina* G. Moreno & al. (MORENO & al., 2004), *Licea alpina* Ant. Sánchez & al. (MORENO & al., 2010), and *Dianema leptotrichum* Ant. Sánchez & al. (MORENO & al., 2011).

#### MATERIALS & METHODS

The slides for light microscopy (LM) were prepared in Hoyer's medium. Macroscopic photographs were made with a Nikon SM2800 microscope, micrographs were obtained with a Nikon Eclipse 2000 microscope, and scanning electronic microscopy (SEM) was carried out with a Zeiss DSM-950 microscope, after critical point drying and sputtering, following the methods described by MORENO & al. (2015).

The specimens are stored in the Herbarium Universidad de Alcalá (AH) (Alcalá de Henares, Madrid, Spain). Nomenclature follows LADO (2005–2019). Spore wall ornamentation observed by SEM is described according to the terminology proposed by RAMMELOO (1975).

#### TAXONOMY

***Lamproderma gadarramicum*** Ant. Sánchez, G. Moreno, López-Vill. & A. Castillo, *sp. nov.* (Figs. 2–4).  
Mycobank MB 831364

**Diagnosis:** This new species differs from *Lamproderma disseminatum* Kowalski by the shorter stalk, the absence of a membranous wid-

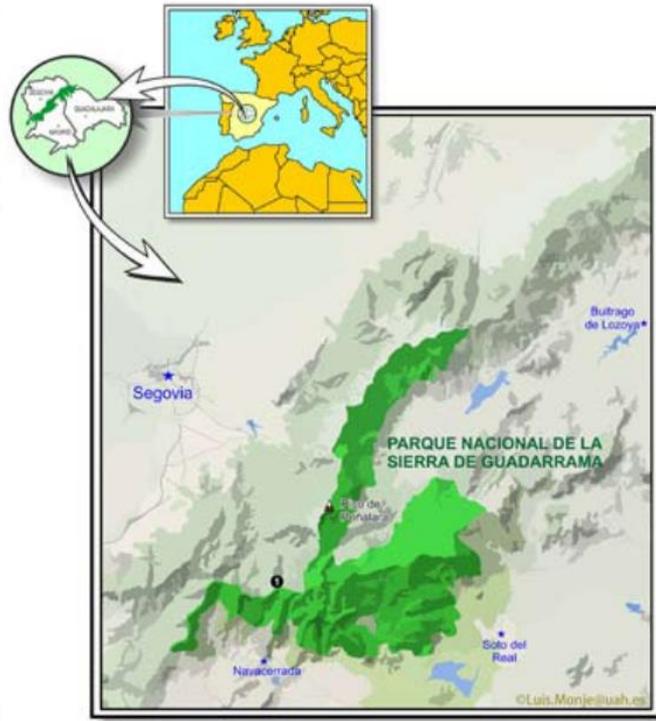
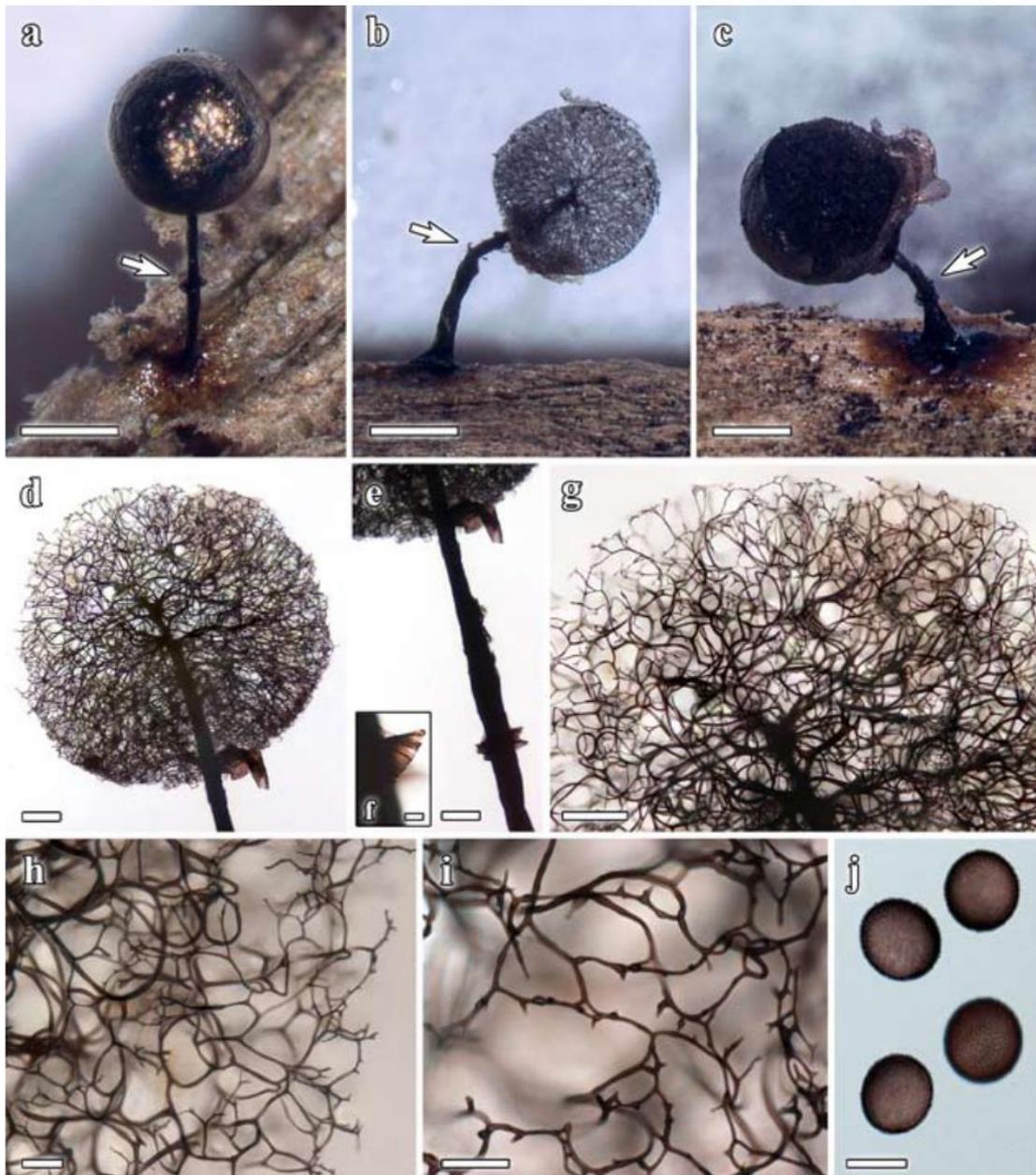


Fig. 1.- Sierra de Guadarrama National Park (Spain). 1. Puerto de Navacerrada.

ening on the stalk, and the smaller spores (10.5–12 µm in diam.). It differs from *Comatricha nivialis* G. Moreno, Ant. Sánchez & A. Castillo by the typical fibrous stalk characteristic of *Comatricha* and also lacks the membranous widening of the stalk, and has smaller spores (10–12 µm in diam.).

**Etymology:** The epithet “gadarramicum” refers to the collection area of this species, within the Sierra de Guadarrama National Park.

**MATERIAL STUDIED:** **Spain:** Segovia, Sierra de Guadarrama National Park, Puerto de Navacerrada, on the remains of manufactured wood of *Pinus* sp., 2,150 m, *leg.* A. Sánchez, 3–VI–2017, AH 49093 *Holotypus*. *Idem*, AH 49092, AH 49094, AH 49111. *Idem*, 5–VI–2017, AH 49113. *Idem*, 2,100 m AH 49095.

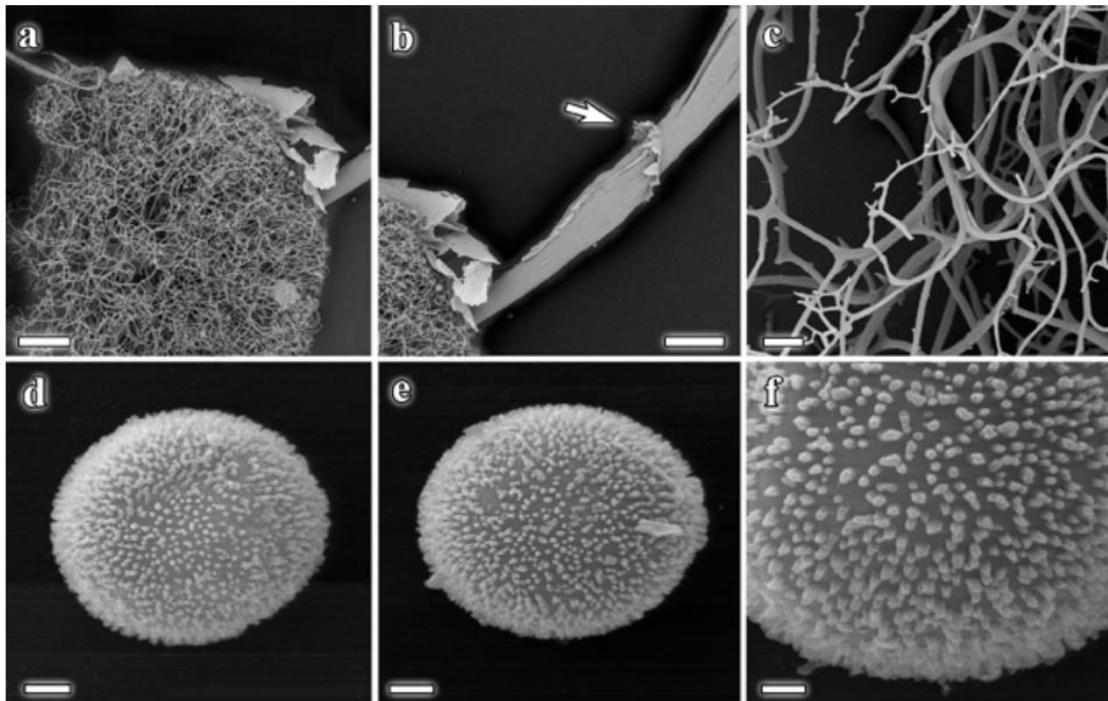
*LAMPRODERMA GUADARRAMICUM* sp. nov. A NEW NIVICOLOUS MYXOMYCETE FROM SPAIN

**Fig. 2.** – *Lamproderma guadarramicum* Ant. Sánchez, G. Moreno, López-Vill. & A. Castillo, AH 49093 Holotype. a–c. Variation of the sporocarps. d. Sporotheca. e–f. Stalk with its typical widening, which reminds one of a ring. g–h. Capillitium. i. Detail of the capillitium. j. Spores.  
Scale bars: a–c = 0.5 mm, d–e, g = 100  $\mu$ m, f = 0.25  $\mu$ m, h = 20  $\mu$ m, i–j = 10  $\mu$ m

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, Á. LÓPEZ-VILLALBA &amp; A. CASTILLO

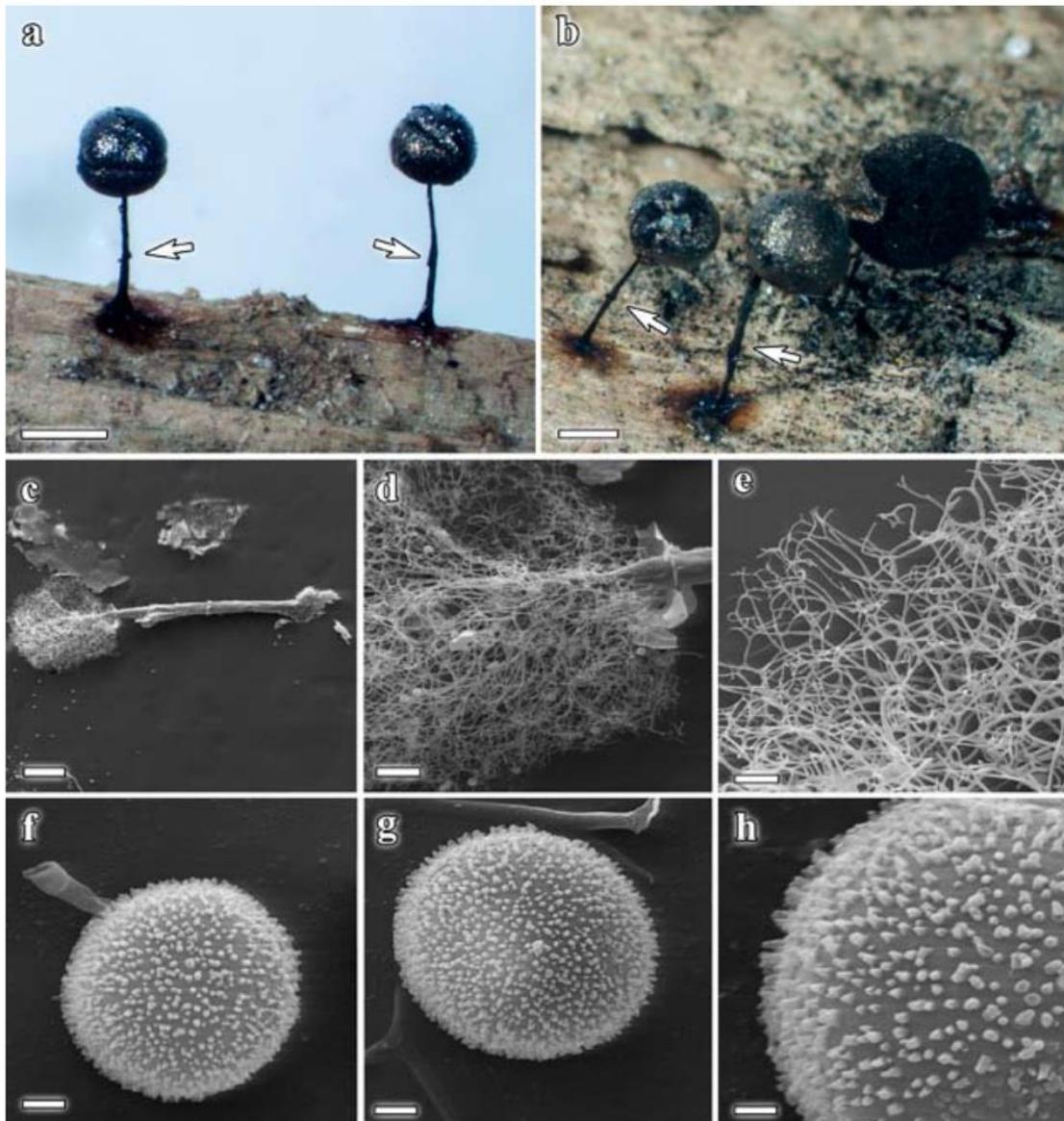
Sporocarps stalked, scattered, occasionally clustered (2–3 sporocarps per cluster), 1.5–2.2 mm total height. Sporotheca 0.5–1.2 mm in diam., globose to subglobose, blackish with remains of the silvery peridium, the latter more abundant in the lower part of the sporotheca, sometimes remaining as patches at the top of the sporotheca. Stalk 0.9–1.2 mm total height, with the same measure as the sporotheca or greater, black to dark brown, cylindrical (35–100  $\mu\text{m}$  in diam.), stout, not fibrous at the base (100–200  $\mu\text{m}$ ). In the upper part of the stalk, near the sporotheca and beneath the peridium, there are some membranous, dark brown remnants, which remind one of a ring but not a real one because sometimes the remnants are some distance away from the base of the peridium. Peridium silvery and thin, smooth externally, but ornamented internally with a reticulated pattern, formed by a polygonal to irregular net, with meshes vary-

ing from 5–17  $\mu\text{m}$  in diam. Columella cylindrical, reaching the middle of the sporotheca. Capillitium abundant, emerging along the length of the columella as perpendicular main branches, with a few triangular and membranous expansions, the threads of the capillitium dark brown, sinuous, smooth, without nodules, 1–2  $\mu\text{m}$  in diam., with spiny, dichotomous, and slightly pale endings. Hypothallus membranous, pale brown. Spores dark brown in mass, purplish-brown by LM, globose, (12–) 12.2–15.1  $\times$  (12–) 12.2–15.1  $\mu\text{m}$ , av. 13.6  $\mu\text{m}$ , in diam,  $Q_{av} = 1$  (n = 35) in AH 49093 *Holotypus*, and (12–) 12.2–15.2  $\times$  (12–) 12.2–15.2  $\mu\text{m}$ , av. 13.7  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{av} = 1$  (n = 35) in AH 49094 *Pasotypus*. It shows many warts which are uniformly distributed. Under SEM, the spore ornamentation is formed by tight baculae which are uniformly distributed; occasionally two or three baculae are attached, forming short crests.



**Fig. 3.** – *Lamproderma guadarramicum* Ant. Sánchez, G. Moreno, López-Vill. & A. Castillo, AH 49093 Holotype. a. Sporotheca, b. Detail of the widening of the stalk which reminds one of a ring, c. Detail of the spiny capillitium, d–e. Spores, f. Detail of the spore ornamentation. Scale bars: a–b = 100  $\mu\text{m}$ , c = 10  $\mu\text{m}$ , d–e = 2  $\mu\text{m}$ , f = 1  $\mu\text{m}$ .

*LAMPRODERMA GUADARRAMICUM* sp. nov. A NEW NIVICOLOUS MYXOMYCETE FROM SPAIN



**Fig. 4.**– *Lamproderma guadarramicum* Ant. Sánchez, G. Moreno, López-Vill. & A. Castillo, AH 49094 Paratype. a–b. Variation of sporocarps, c. Sporocarp, d. Sporotheca with remnants of the peridium, e. Capillitium, f–g. Spores, h. Detail of the spore ornamentation. Scale bars: a–b = 0.5 mm, c = 200  $\mu$ m, d = 50  $\mu$ m, e = 20  $\mu$ m, f–g = 2  $\mu$ m, h = 1  $\mu$ m

## DISCUSSION

The genus *Lamproderma* was proposed by ROSTAFINSKI (1873) to accommodate two species *Physarum columbinum* Pers. and *Stemonitis violacea* Fr. MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) defined this genus as “fructification sporangiate, globose or ellipsoid to subcylindrical or fusoid, stalked or sessile on a constricted base, rarely pulvinate or plasmodiocarpous. Peridium tough, membranous, persistent, shining, usually more or less iridescent. Columella usually conspicuous, cylindrical or clavate, attaining from one-third to two-thirds the height of the sporangial cavity, rarely shorter, occasionally reaching the tip. Capillitium arising mainly from the tip of the columella, the branches thinner and often paler as they approach the periphery. Spores dark in mass”. *Lamproderma* was included in the family *Stemonitaceae* Rost. Nevertheless, ROSTAFINSKI (1873) proposed *Stemonitaceae* as a tribe, not as a family. However, some authors followed the previous family proposition, including LISTER (1894, 1911, 1925), MACBRIDE (1899), MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) and NANNENGA-BREMEKAMP (1991). Later, MACBRIDE (1922) included it within the *Lamprodermataceae* T. Macbr. More recently, the genus *Lamproderma* was included in *Stemonitidaceae* Fr. (NEUBERT & *al.*, 2000; POULAIN & *al.*, 2011).

The genera *Lamproderma* and *Meriderma* Mar. Mey. & Poulain have been separated recently. The genus *Meriderma* created by POULAIN & *al.* (2011) can be distinguished from *Lamproderma* by the threads of the capillitium, which end in a very a recognisable Y-shape. Between the funnel-shape branches of the tips of the capillitium a piece of peridium normally remains attached.

The recent paper written by LEONTYEV & *al.* (2019), based on molecular data, places the genus *Lamproderma* within the family *Lamprodermataceae*, *Stemonitis* Roth within the family *Stemonitidaceae*, and *Meriderma* in the new family *Meridermataceae* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov & Shchepin. Until this publication, *Lamproderma*, *Meriderma*, and *Stemonitis* were placed in

the order *Stemonitales* T. Macbr. However, these authors place *Lamproderma* in the order *Physarales* T. Macbr., *Meriderma* in the new order *Meridermatales* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov & Shchepin, and *Stemonitis* in the order *Stemonitidales*.

*Lamproderma gadarramicum* is characterized by its small size, globose to subglobose sporotheca, sporocarps scattered or clustered, with remnants of the silvery peridium most abundant at the base of the sporotheca, the stalk of the same length as the sporotheca or greater, not fibrous, with membranous, dark brown remnants forming a false ring, the columella cylindrical and reaching half the height of the sporotheca, and verrucose spores, 12.2–15.1 µm in diam. The membranous remnants also can be seen in *Lamproderma biasperosporum* Kowalski, which is a not strictly nivicolous species, has been reported from French lowland areas (MITCHELL & NANNENGA-BREMEKAMP, 1976) and it fruits on the bark of conifers. It can be easily distinguished from the new species because of the smaller spores (7.5–8.5 µm in diam.), the ornamentation of the spores (minutely spinulose or verrucose with clusters of larger and darker warts, with 2–3 clusters of warts per hemisphere), and the radial capillitium arising from the top of the columella (KOWALSKI, 1968, 1970). The photographs of these characters can be found in SINGER & *al.* (2008).

*Lamproderma arcyronema* Rostaf. is a similar non-nivicolous species, but it differs because of the smaller spores (6.5–7.5 µm de diam.), verrucose with clusters of more obvious warts (POULAIN & *al.*, 2011).

*Lamproderma collinsii* T.N. Lakh. & K.G. Mukerji is a similar non-nivicolous species described from India on *Abies pindrow* (Royle ex D. Don) Royle. It shows smaller spores (7–8 µm de diam.) (LAKHANPAL & MUKERJI, 1978). Later it has been reported from Spain, concretely from Ibiza and Mallorca islands, on *Pinus halepensis* L. and *Quercus ilex* L. (LADO-RODRÍGUEZ & SIQUIER-VIRGÓS, 2014).

*Lamproderma disseminatum* Kowalski (KOWALSKI, 1970) is a morphologically similar species because of its small size and the scat-

## LAMPRODERMA GUADARRAMICUM sp. nov. A NEW NIVICOLOUS MYXOMYCETE FROM SPAIN

tered or clustered sporocarps. Nevertheless, it can be distinguished from the new species because of the shorter stalk (the diameter of the sporotheca is greater than the height of the stalk), the absence of the membranous widening of the stalk, and the spores are brown with a paler zone, and also smaller  $11\text{--}13.2 \times 11\text{--}13.2 \mu\text{m}$ ,  $Q_{av} = 1$  ( $n = 35$ ), with more dense and uniformly distributed baculae, which are serrated when observed under SEM (SINGER & *al.*, 2005).

*Lamproderma argenteobrunneum* A. Ronikier, Lado & Mar. Mey. (RONIKIER & *al.*, 2010) shows “shortly stipitate or almost sessile sporocarps, silvery-brown sporotheca, spores in mass ferruginous brown, pale brown by transmitted light, globose”. In addition, it can be distinguished from the new species because of its smaller spores ( $8\text{--}9\text{--}11\text{--}12 \mu\text{m}$  in diam).

*Comatricha nivalis* G. Moreno, A. Sánchez & A. Castillo (MORENO & *al.*, 2012) is another morphologically similar species but differs from the new species because of the typical fibrous stalk of *Comatricha* Preuss; it also lacks the membranous widening of the stalk and the spores are smaller ( $10\text{--}12 \mu\text{m}$  in diam.).

## ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to S.L. Stephenson for the revision of the manuscript. We thank L. Monje and A. Pueblas (Gabinete Fotografía, Univ. Alcalá) for help with the digital treatment of the photographs, J.A. Pérez and A. Priego from the “Servicio de Microscopía Electrónica, Universidad de Alcalá” for their invaluable help with the SEM and Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study.

## BIBLIOGRAPHY

- KOWALSKI, D.T. (1968). Observations on the genus *Lamproderma*. *Mycologia* 60: 756–768.
- KOWALSKI, D.T. (1970). The species of *Lamproderma*. *Mycologia* 62: 621–672.
- LADO, C. (2005–2019). *An online nomenclatural information system of Eumycetozoa*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <https://www.nomen.eumycetozoa.com> (accessed 13 May 2019)
- LADO-RODRÍGUEZ, C. & J.L. SIQUIER-VIRGÓS (2014). *Myxomycetes de las islas Baleares: Catálogo de especies*. Editores C. Lado – J.L. Siquier. 66 págs.
- LAKHANPAL, T.N. & K.G. MUKERJI (1978). Taxonomic studies on Indian *Myxomycetes* – XIII Three new species of *Lamproderma*. *Kavaka* 6: 9–14.
- LEONTYEV, D.V., M. SCHNITTLER, S.L. STEPHENSON, Y.K. NOVOZHILOV & O.N. SHCHEPIN (2019). Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes. *Phytotaxa* 399 (3): 209–238. <https://www.mapress.com/j/pt/>
- LISTER, A. (1894). *A Monograph of the Mycetozoa*. British Museum Nat. Hist. London, 224 pp.
- LISTER, A. (1911). *A Monograph of the Mycetozoa* (ed. 2. rev. by G. Lister). British Museum Nat. Hist. London, 302 pp.
- LISTER, A. (1925). *A Monograph of the Mycetozoa* (ed. 3. rev. by G. Lister). British Museum Nat. Hist. London, 296 pp.
- MACBRIDE, T.H. (1899). *The North American Slime-Moulds*. New York The Macmillan Company. 269 pp.
- MACBRIDE, T.H. (1922). *The North American Slime-Moulds* (ed. 2) New York The Macmillan Company. 347 pp.
- MARTIN & ALEXOPOULOS (1969). *The Myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa, U.S.A., 560 pp.
- MITCHELL, D.W. & N.E. NANNENGA-BREMEKAMP (1976). *Myxomycetes collected in France and preserved in our private collections*. *Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam* 79: 381–392.
- MORENO, G., A. SÁNCHEZ & A. CASTILLO (2011). *Dianema leptotrichum* sp. nov. a new nivicolous myxomycete from Spain. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 35: 109–117.
- MORENO, G., A. SÁNCHEZ & A. CASTILLO (2012). *Comatricha nivalis* sp. nov. A new nivicolous myxomycete from Spain. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 36: 73–79.
- MORENO, G., A. SÁNCHEZ & D.W.

G. MORENO, A. SÁNCHEZ, Á. LÓPEZ-VILLALBA &amp; A. CASTILLO

- MITCHELL (2010). A new nivicolous species of *Licea* (*Myxomycetes*) from Spain. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 34: 155–160.
- MORENO, G., H. SINGER, C. ILLANA, & A. SÁNCHEZ (2003). SEM-studies on nivicolous Myxomycetes. The *Diderma niveum* complex in Europe. *Cryptog. Mycol.* 24(1): 39–58.
- MORENO, G., H. SINGER, A. SÁNCHEZ & C. ILLANA (2004). A critical study of some *Stemonitales* of North American herbaria and comparison with European nivicolous collections. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 28: 21–41.
- MORENO G, CASTILLO A, DESCHAMPS JR, GIMÉNEZ G, HLADKI A, LÓPEZ-VILLALBA Á. (2015). Critical revision of some *Myxomycetes* deposited in the Buenos Aires Herbaria BAFC, BA and the Tucuman Herbarium LIL. IV. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 39: 129–140.
- NANNENGA-BREMEKAMP, N.E. (1991). *A guide to temperate Myxomycetes*. Biopress Limited. Bristol, 409 pp.
- NEUBERT, H., NOWOTNY, W., BAUMANN, K. & MARX, H. (2000). *Die Myxomyceten, Band 3 Stemonitales*. Karlheinz Baumann Verlag Gomarigen, 391 pp.
- POULAIN, M., MEYER, M. & BOZONNET, J. (2011). *Les myxomycètes tomes 1–2*. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, Sevrier, 568 pp., 544 plates.
- RAMMELOO, J. (1975). Structure of the epispore in the *Stemonitales* (*Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. *Bull. Jard. Bot. Belg.* 45: 301–306. <https://doi.org/10.2307/3667483>
- RONIKIER, A., C. LADO, M. MEYER & D. WRIGLEY DE BASANTA (2010). Two new species of nivicolous *Lamproderma* (*Myxomycetes*) from the mountains of Europe and America. *Mycologia* 102(3): 718–728. <https://doi.org/10.3852/09-223>
- ROSTAFINSKI, J. (1873). *Versuch eines Systems der Mycetozen*. Inagural-dissertation. IV + 21 p. Strassburg.
- SÁNCHEZ, A. & G. MORENO (2014). *Myxomycetes* del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 38: 79–101.
- SÁNCHEZ, A. & G. MORENO (2016). Catálogo de *Myxomycetes* de Segovia. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 40: 37–68.
- SÁNCHEZ, A., G. MORENO, C. ILLANA & H. SINGER (2007). *Myxomycetes* from the Peñalara Natural Park (Madrid). *Bol. Soc. Micol. Madrid* 31: 177–186.
- SINGER, H., G. MORENO & C. ILLANA (2005). A taxonomic review of the nivicolous species of myxomycetes described by Kowalski. I. Order *Stemonitales*. *Mycological Progress* 4(1): 3–10.
- SINGER, H., G. MORENO & C. ILLANA (2008). SEM Studies of the type specimens of *Lamproderma biasperosporum*, *Macbrideola argentea* and *Trichia cascaden-sis* (*Eumycetozoa*, myxomycetes). *Sydowia* 61: 91–103.
- SINGER, H., G. MORENO, C. ILLANA & A. SÁNCHEZ (2003). *Lamproderma retirugisporum* spec. nova, a misinterpreted species of the Myxomycetes. *Österr. Z. Pilz.* 12: 13–21.

*Some nivicolous Myxomycetes from Colorado and New Mexico (USA) sent by Ted Stampfer*

**SOME NIVICOLOUS MYXOMYCETES FROM COLORADO AND NEW MEXICO (USA) SENT BY TED STAMPFER**

G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

Departamento Ciencias de la Vida (Botánica), Universidad de Alcalá,  
Facultad de Ciencias, Alcalá de Henares, 28805 Madrid, Spain  
gabriel.moreno@uah.es; angelalv92@gmail.com; aurelio.castillo@uah.es

**Summary.** MORENO, G., Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO (2019). Some nivicolous *Myxomycetes* from Colorado and New Mexico (USA) sent by Ted Stampfer. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 43: 5–15.

Five species of nivicolous myxomycetes are described herein. They were collected in different mountainous areas of western North America. *Lamproderma splendens* is recorded for the first time in the USA. Detailed descriptions and comparisons of the species with other closely related ones are included. Photographs of the macroscopic and microscopic characters are included, as well as micrographs of the spore ornamentation by SEM.

**Keywords:** *Amoebozoa*, distribution, ecology, *Lamproderma*, *Meriderma*, nivicolous species, SEM micrographs, taxonomy.

**Resumen.** MORENO, G., Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO (2019). Algunos *Myxomycetes* nivales de las montañas de Colorado y Nuevo México (EEUU) enviados por Ted Stampfer. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 43: 5–15.

Se describen cinco especies de *Myxomycetes* nivales recogidas en diferentes zonas montañosas del oeste de Norteamérica. *Lamproderma splendens* se ha recogido por primera vez en EEUU. Se incluyen descripciones detalladas de las especies y una comparación con especies próximas. Se aportan fotografías de las características macro y microscópicas, además de un estudio de la ornamentación esporal al MEB.

**Palabras clave:** *Amoebozoa*, distribución, ecología, especies nivales, fotografía MEB, *Lamproderma*, *Meriderma*, taxonomía.

## INTRODUCTION

Nivicolous myxomycetes have been studied in Europe by a number of different authors. Firstly, Meylan published important papers on this group of organisms and their ecology. Later, the books written by NEUBERT & al. (2000) and POULAIN & al. (2011) gathered the descriptions, drawings, and photographs of most of them. Despite this, in North America only a few studies on

nivicolous myxomycetes have been reported. Kowalski was the primary researcher who described new nivicolous American species, and he also revised Meylan's specimens (KOWALSKI, 1975).

Within the current manuscript, four species of the genus *Lamproderma* Rostaf. and one species of *Meriderma* Mar. Meyer & Poulain are described. Some of these are new records from the United States or previously they were cited only a few times.

## MATERIALS AND METHODS

Ted Stampfer provided these field collections to study and determine, so we want to thank his kindness with this paper. All specimens are deposited in the Herbarium of the Life Sciences Department (Botany), University of Alcalá, Madrid, Spain (AH). Microscopic slides mounted in Hoyer's medium are also deposited in this same herbarium, and they were prepared as described by MORENO & MANJÓN (2010).

Spore measurements were taken under oil immersion and include surface structures such as spines and warts. Light microscopy (LM) was carried out with a Nikon eclipse 80i microscope equipped with a DS-5M automatic photographic system. Scanning electron micrographs (SEM) were generated with a Zeiss DSM-950 microscope. For ultramicroscopic studies, one sporocarp was introduced in a 2 × 2 cm square of Whatman filter paper nº 1. Then the paper was folded like a package to avoid the exit of the spores and closed with a staple. Finally, the specimen in the stapled package was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28–30%) for 30 min, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 min, fixed for 2 h in pure ethylene glycol dimethyl ether (1,2-dimethoxymethane), and lastly immersed in pure acetone for at least 2 h. This was followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This technique allows the use of very little material (i.e., a portion of a single sporocarp or sometimes no more than a few spores). To determine the spore ornamentation descriptions follow the terminology proposed by RAMMELOO (1975).

## TAXONOMY

*Lamproderma echinosporum* Meyl., *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 55: 241 (1924) Fig. 1

SPECIMENS EXAMINED: USA: Colorado, Archuleta, Blanco Basin, on wet aspen (*Populus tremuloides*) leaves, 3-V-1997, leg. Ted Stampfer, JFS-97-04 (AH 48802). Ibidem, on twigs, 4-V-1997, JFS-97-12 (AH 48803). New Mexico, Sandia Mountains, on twigs and leaves, 18-IV-1998, leg. Ted Stampfer, HWK-3971 (AH 48807). Colorado, Archuleta, Blanco Basin, on shrub stem, snowbank, 8-V-

2001, leg. Ted Stampfer, JFS-01-08 (AH 48812).

Sporocarps 1–2 mm height, clustered or loosely scattered. Sporotheca sessile or stalked, globose to ovoid, 0.8–1.5 mm in diam. Peridium persistent, most apparent at the base of the sporotheca, greyish-blue, iridescent, with dark patches. Stalk 0.1–1 mm in height, black. Columella as a prolongation of the stalk, dark brownish red, reaching the middle of the sporotheca, and divided into some thick branches at the apex. Capillitium arising from the whole length of the columella, branching and anastomosing, forming a dense peripheral net with many free ends, from dark brown to black, paler at the tips. Spores globose to subglobose, 13–15 µm in diam., violaceous-brown with irregularly distributed spines. Under SEM the spore ornamentation consists of long baculae which reach 0.5–1 µm in length.

Remarks: Most of the specimens are stipitate, and more rarely they are sessile (AH 48807). All specimens show abundant dark patches on the peridium, and spores between 13–15 µm in diam., when the spore diameter of the type specimen studied by MORENO & *al.* (2002) varies between 14–18 µm. This variability was observed and mentioned previously by BOZONNET & *al.* (1991) and NEUBERT & *al.* (2000).

MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) considered this species as a synonym of *Lamproderma echinulatum* (Berk.) Rost. However, *Lamproderma echinulatum* was described from Australia, it is not nivicolous, and shows very dense and prominent spines, reaching 2 µm in length. *Lamproderma echinosporum* was cited before from the USA by KOWALSKI (1970).

*Lamproderma sauteri* Rostaf., *Sluzowce monogr.* 205 (1874) Fig. 2

SPECIMENS EXAMINED: USA: New Mexico, Sandia Peak Scenic Byway, Mile marker 5, on small branch of shrub under/near snow, 4-IV-1998, JFS-98-03 (AH 48806). Sandia Mountains, Hyw 44, mile marker 5, conifer, snow bank near, 4-IV-1998, MMR-98-1 (AH 48809). Los Alamos, 1.73 miles from bottom of road to Pajarito Ski area, on shrub stems about 50 meters from burn area, 5-IV-2001, leg. David W. Mitchell, JFS-01-02 (AH 48811).

Sporocarps stalked, 1–2 mm total height, scattered, with a globose or ovoid to lenticular

SOME NIVICOLOUS *MYXOMYCETES* FROM COLORADO AND NEW MEXICO (USA) SENT BY TED STAMPFER



**Fig. 1.** - *Lamproderma echinosporum* Meyl., AH48812. a. Sporocarps, b. Detail of the peridium showing the dark patches, c. Sporocarp by LM, d. Detail of the sporotheca, e. Spores, f. Sporocarp by SEM, g. Detail of the capillitium, h-i. Spores by SEM, j. Detail of the spore ornamentation.  
 Scale bars: a-b = 1 mm c-d = 100  $\mu$ m, e = 10  $\mu$ m, f = 200  $\mu$ m, g = 20  $\mu$ m, h-i = 2  $\mu$ m, j = 1  $\mu$ m.

G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

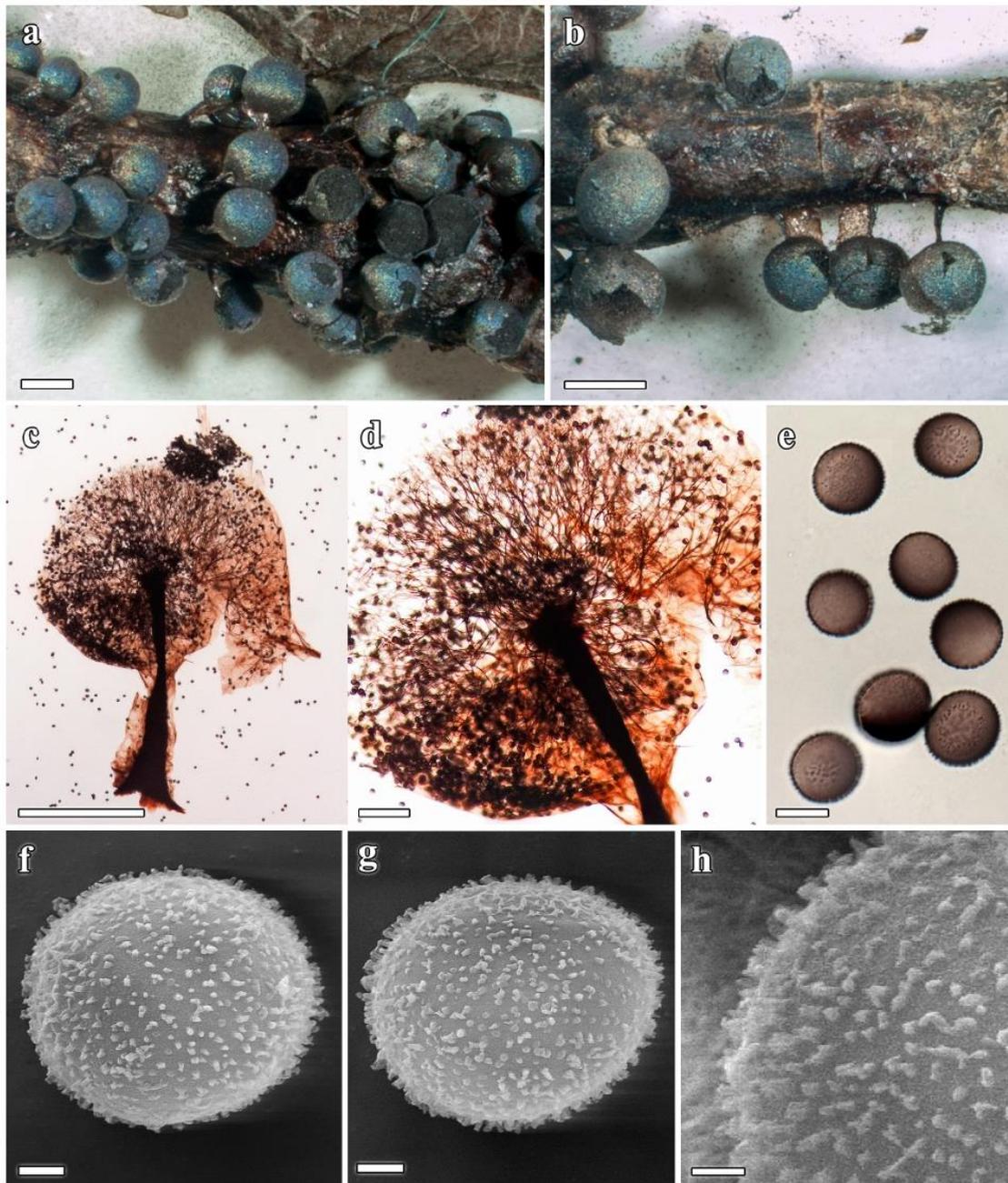


Fig. 2.- *Lamproderma sauteri* Rostaf., AH 48806. a-b. Sporocarps (b. AH 48811), c. Sporocarp by LM, d. Details of the columella and capillitium, e. Spores, f-g. Spores, h. Detail of the spore ornamentation.  
Scale bars: a-b = 1 mm, c = 500  $\mu$ m, d = 100  $\mu$ m, e = 10  $\mu$ m, f-g = 2  $\mu$ m, h = 1  $\mu$ m.

SOME NIVICOLOUS *MYXOMYCETES* FROM COLORADO AND NEW MEXICO (USA) SENT BY TED STAMPFER

sporotheca, 0.7–1 × 0.5–1.2 mm. Stalk cylindrical, dark reddish-brown, 0.2–0.6 mm in length. Peridium grey with blue to violet shades, iridescent, without dark patches neither crystals, irregular and apical dehiscence in big platelets, and persistent towards the base of the sporotheca. Columella a prolongation of the stalk, dark brown, reaching the middle of the sporotheca, widened at the apex, from which the capillitium emerges radially. Capillitium pale reddish-brown, radiating from the apex of the columella, whitish towards the tips, where the threads get anastomosed. Spores globose to subglobose, 13–15 µm in diam., violaceous-brown with a paler area, spinulose. Under SEM the ornamentation is formed by baculae smaller than 1 µm in length.

Remarks: *Lamproderma sauteri* is characterised by sporocarps with a well-developed stalk, a blue and iridescent peridium, and the pale reddish-brown capillitium, whitish towards the tips, which emerges mainly and radially from the top of the columella. The spores are spinose and 13–16 µm in diam.

Within the *Lamproderma sauteri* complex, a number of different species have been described, including *L. aeneum* Mar. Mey. & Poulain, *L. arcyrioides* (Sommerf.) Rostaf., *L. splendens* Meyl., and *L. splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain.

*Lamproderma aeneum* differs from *Lamproderma sauteri* by the presence of gold shades on the peridium, a short stalk, and spores 9–12 µm in diam. The spore ornamentation also differs; it consists of wide warts (MORENO & al., 2018). *Lamproderma arcyrioides* is a species which has been interpreted in different ways, and we follow the description of POULAIN & al. (2011). They indicated that *Lamproderma arcyrioides* is characterised by long, acicular crystals on the peridium, a well-developed stalk, pale brown capillitium, whitish towards the tips, and small and warted spores, 9–10.5 µm in diam. These characters distinguish it properly from *Lamproderma sauteri*. *Lamproderma splendens* has smaller spores (10–12 µm in diam.) and a very pale capillitium, even whitish in many instances. *Lamproderma splendidissimum* has a quite vibrant colour of the peridium, which var-

ies from violet-purplish to turquoise blue, with small, acicular to granular calcium carbonate crystals, the pale brown capillitium, and small, verrucose spores (10–12 µm in diam.).

The specimens studied have large spiny spores (13–15 µm), which bring them closer to *Lamproderma sauteri*. However, these North American specimens show smaller spines on the spores when compared with previous ones (MORENO & al., 2018). It could be possible that there is some ornamentation variability within this species, but this should be clarified with molecular techniques.

Cited previously in USA by MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) and KOWALSKI (1970).

*Lamproderma splendens* Meyl., *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 57: 44 (1929) Fig. 3

SPECIMEN EXAMINED: USA: Colorado, Archuleta, Blanco Basin, on dried leaf, 1–V–2003, leg. Ted Stampfer, JFS–03–01 (AH 48813).

Sporocarps stalked, scattered, 1–1.4 mm total height. Sporotheca globose to oval, 0.7–1 mm height, up to 1 mm width. Stalk cylindrical, widened at the base, up to 0.3 mm total height, dark reddish-brown. Peridium membranous, blue, iridescent, smooth. Columella as a prolongation of the stalk, dark reddish-brown, widened towards the apex, from which some big branches emerge. Capillitium pale reddish-brown, radiating from the apex of the columella, anastomosed and paler towards the periphery. Spores globose to subglobose, 11–13 µm in diam., violaceous-brown with a paler area, verrucose. Under SEM the ornamentation is formed by short baculae, distributed irregularly, up to 0.3 µm in length.

Remarks: This species is characterised by its spores, which are verrucose, violaceous-brown with a paler area, and 10–13 µm in diam. Moreover, the sporotheca is globose to subglobose, the stalk is dark reddish-brown, and the capillitium is also reddish-brown, radial, and dense, with pale, free ends. The studied specimen agrees with these characters, but the capillitium is somehow paler than the one described by MORENO & al. (2018), from which it is important to highlight that “MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) con-

G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

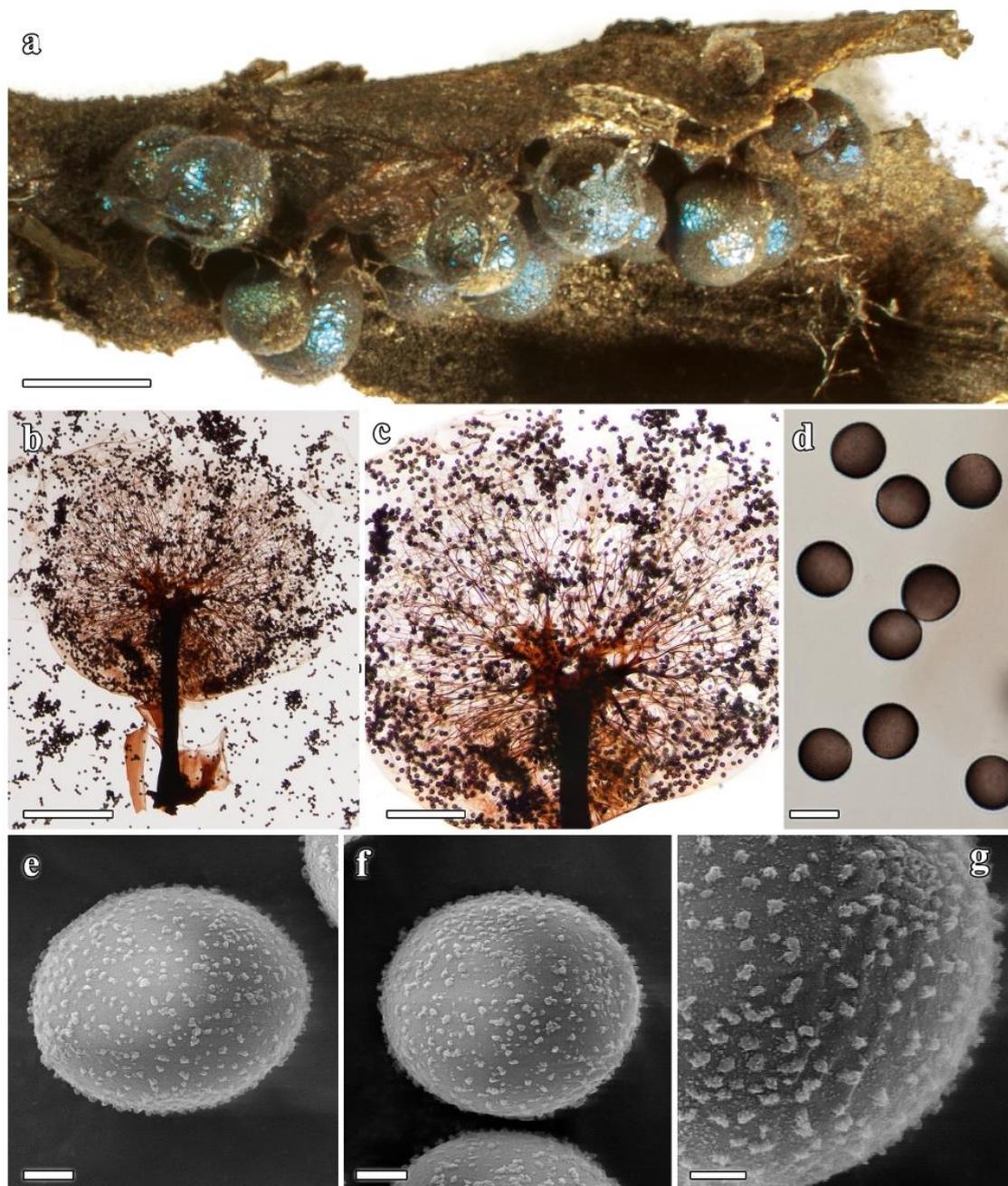


Fig. 3.- *Lamproderma splendens* Meyl., AH 48813. a. Sporocarps, b. Sporocarp by LM, c. Detail of the columella and capillitium, d. Spores, e-f. Spores by SEM, g. Detail of the spore ornamentation. Scale bars: a = 1 mm b = 100  $\mu$ m, c = 10  $\mu$ m, e-f = 2  $\mu$ m, g = 1  $\mu$ m.

SOME NIVICOLOUS MYXOMYCETES FROM COLORADO AND NEW MEXICO (USA) SENT BY TED STAMPFER

sidered *Lamproderma splendens* and *L. sauteri* as synonymous species but gave preference to the name *L. sauteri*. KOWALSKI (1975) considered *L. splendens* a synonym of *L. arcyrioides*. To clearly differentiate these two species, molecular studies will be necessary". In summary, we consider the species as *Lamproderma splendens* because it shows smaller spores (10–13 µm) than *L. sauteri*.

Whilst studying this specimen, we had some doubt about the identification of this species, confusing it with *Lamproderma arcyrioides*. Some authors like POULAIN & *al.* (2011) synonymize both. Revising the original diagnoses of the species, the main difference between them is in the spores, since *L. splendens* Meyl. has smaller (10–12 µm) and paler spores (MEYLAN, 1929), in contrast to *L. arcyrioides*, with larger (12.5–16.5 µm) and darker (ROSTAFINSKI, 1875) spores. Otherwise, LISTER (1925) after revising Rostafinski's type specimen, came to the conclusion that the diameters were wrong, because the spores of *L. arcyrioides* are 8–10 µm in diam. and not 12.5–16.5 µm. In addition, LADO & *al.* (2005) indicated that they do not consider *L. arcyrioides* as a strictly nivicolous myxomycete. Moreover, both of the species treated herein can be distinguished on the basis of their capillitia, because after sporulating the capillitium of *L. splendens* becomes whitish, whilst that of *L. arcyrioides* does not.

This is the first time that this species has been reported from the USA.

***Lamproderma splendidissimum*** Mar. Mey., Bozonnet & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, *Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie* 213: 5 (2014). Fig. 4

SPECIMEN EXAMINED: USA: Colorado, Archuleta, Blanco Basin, on leaves and fir needles (*Abies*), 4-V-1997, leg. Ted Stampfer, JFS-97-17 (AH 48805). *Ibidem*, abutting snow-banks of Jean's N37 15 20.1 W106 45 34.6, on dried leaf, 1-V-2003, JFS-03-01 (AH 48813).

Sporocarps stalked, 1.2–1.5 mm total height, clustered or loosely scattered. Sporotheca globose to subglobose, 1–1.3 mm in diam. Stalk black, cylindrical, widened at the base, 0.2–0.5 mm total height. Peridium membranous, per-

sistent, brightly coloured, ranging from purple-violet to turquoise blue, iridescent, covered with whitish crystals of calcium carbonate. Columella a prolongation of the stalk, reaching the centre of the sporotheca. Capillitium dark brown, radiating from the columella, anastomosed, and paler toward the tips. Spores globose to subglobose, 10–12 µm in diam., violaceous-brown, with wide warts. Under SEM the ornamentation is formed by short and thick baculae, up to about 0.5 µm total length, loosely distributed.

Remarks: *Lamproderma splendidissimum* is characterised by the strongly bright violet or bluish shades of the sporocarps, the peridium with whitish calcium carbonate crystals, and the spores with thick warts, 10–12 µm in diam.

*Lamproderma splendidissimum* was described by POULAIN & *al.* (2014), and it is related to *L. arcyrioides* complex. This group of species has sessile to short stalked sporocarps, a peridium that has bright blue violaceous tints, and verrucose to spinulose spores, 11–12.5 µm in diam. (POULAIN & *al.*, 2014; MORENO & *al.*, 2018).

*Lamproderma sauteri* Rostaf. is also a nivicolous species described by ROSTAFINSKI (1874) that could be confused with *L. splendidissimum*. It is characterised by its stalked and globose sporocarps, the highly branched capillitium with pale brown to orange-brown threads which create a dense net, and the strongly spiny, dark-violet spores, 12.5–15 µm in diam. POULAIN & *al.* (2003) studied the type material, and took photographs of the sporotheca and capillitium. They also added drawings from the capillitium and the spores, measuring 12–13 (–15.5) µm in diam. Related to this, a recent paper published by MORENO & *al.* (2018) reported on the spore ornamentation of this species as viewed under SEM.

*Lamproderma splendidissimum* is close to *L. splendens* Meyl. This species is also nivicolous, but it shows a more reticulated capillitium, and the warts of the spores are less developed (BOZONNET & *al.*, 1991; MORENO & *al.*, 2018). Some other related species are *L. zonatum* Mar. Mey. & Poulain and *L. ovoideochinulatum* Mar. Mey. & Poulain. The spores are similar, but

G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO

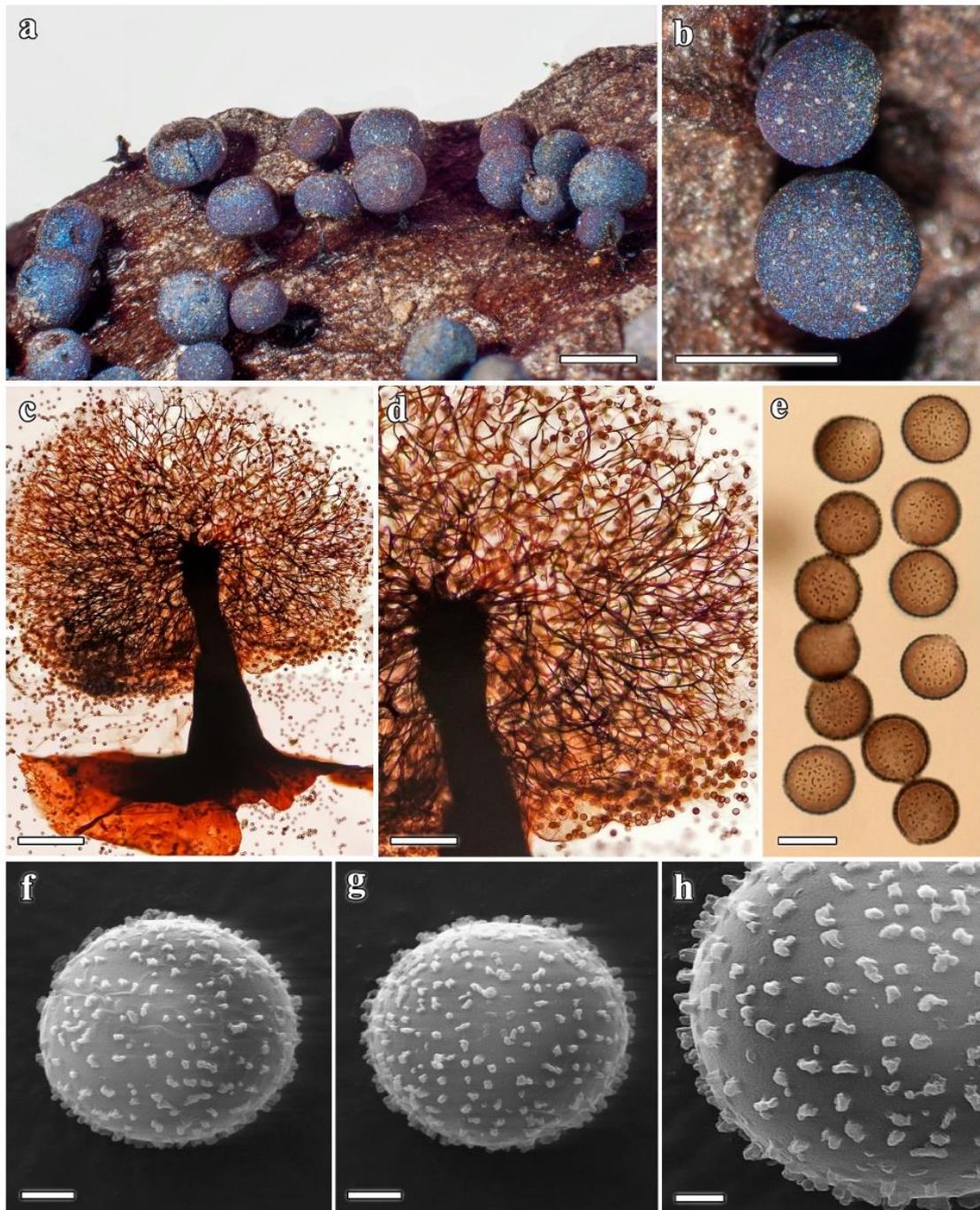


Fig. 4.- *Lamproderma splendidissimum* Mar. Mey., Bozonnet & Poulain, AH 48813. a. Sporocarps, b. Peridium with whitish crystals, c. Sporocarp by LM, d. Detail of the columella and capillitium, e. Spores, f-g. Spores by SEM, h. Detail of the spore ornamentation. Scale bars: a-b = 1 mm c = 200  $\mu$ m, d = 100  $\mu$ m, e = 10  $\mu$ m, f-g = 2  $\mu$ m, h = 1  $\mu$ m.

SOME NIVICOLOUS *MYXOMYCETES* FROM COLORADO AND NEW MEXICO (USA) SENT BY TED STAMPFER

*L. zonatum* has sessile sporocarps and the capillitium is not radial, whereas *L. ovoideoechinulatum* is characterised by its ovoid to ellipsoidal sporotheca, larger spores (13.5–15 µm), and the capillitium emerges along the whole length of the columella (MORENO & *al.*, 2018). Finally, *Lamproderma pulveratum* is characterised by the presence of calcium carbonate crystals on the peridium and the spores with prominent warts (10–11 µm in diam.) (POULAIN & *al.*, 2011).

This species was reported from the USA by POULAIN & *al.* (2014).

***Meriderma cribrarioides*** (Fr.) Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Bozonnet, *Myxomycètes* 1: 551 (2011). Fig. 5

**SPECIMENS EXAMINED:** USA: Colorado, Archuleta, Blanco Basin, on twig, within 3 ft. of snowbank, 4–V–1997, leg. Ted Stampfer, JFS–97–15 (AH 48804). New Mexico, Sandia Mountains, Hyw 44, mile marker 5, conifer, snow bank grasses, 18–IV–1998, MMR–98–2 (AH 48810); on Gambel oak (*Quercus gambelii*) litter, 20–IV–1998, leg. Harold Keller, HWK–3974 (AH 48808).

Sporocarps stalked, 0.7–2 mm total height, clustered or loosely scattered. Sporotheca variable in shape, varying from globose or subglobose, to oval to ovoid, 1–1.1 × 0.8–1.1 mm. Stalk black, short, 0.2–0.8 mm height, cylindrical, widened at the base. Peridium membranous, evanescent, silver to greyish, iridescent, which keeps attached to the tips of the capillitium as small patches. Columella reaching the middle of the sporotheca. Capillitium dark brown, emerging along the whole columella, dense and anastomosed, with funnel-shaped endings on which remain a piece of the peridium. Spores globose to subglobose, 13–17 µm in diam., dark violaceous-brown, reticulated with polygonal meshes, 2–4 µm in diam., sometimes incomplete, and the wall of the mesh up to 1 µm height. Under SEM the wall of the reticulum shows some hollows, what makes it look like an aqueduct.

**Remarks:** The genus *Meriderma* Mar. Meyer & Poulain (POULAIN & *al.*, 2011) groups those species formerly placed in the genus *Lamproderma* in which fragments of the peridium remain attached to the tips of the capillitium, appearing funnel-shaped or having

Y-terminations. Previous molecular studies have indicated that these species form a clade that is different from *Lamproderma* (FIORE-DONNO & *al.*, 2008). This clearly monophyletic “*Meriderma* clade” is characterised by an early evanescent peridium, but it remains attached to the tips of the capillitium after drying the specimens (FIORE-DONNO & *al.*, 2012).

*Meriderma cribrarioides* is characterised by the reticulate spores. *Meriderma caestiae* (Ces. & De Not.) Mar. Mey. & Poulain is a close species which differs because of its subreticulate to reticulate spores with complete and shorter walls. *Meriderma echinulatum* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain has spiny spores, and *Meriderma fuscum* (Meyl.) Mar. Mey. & Poulain is brownish (not violaceous), and the spores are smaller (8.5–9.5 µm in diam.) and verrucose.

According to RAMMELOO (1975) this kind of “aqueduct-ornamentation” must be called “simple reticulum with perforated walls”. This ornamentation appears also in *Stemonitis fusca* (CASTILLO & *al.*, 1997), *Comatricha pseudonigra* (MORENO & *al.*, 2007), *Symphytocarpus amaurochaetoides* (NEUBERT & *al.*, 2000), and *Stemonitopsis amoena* (NEUBERT & *al.*, 2000).

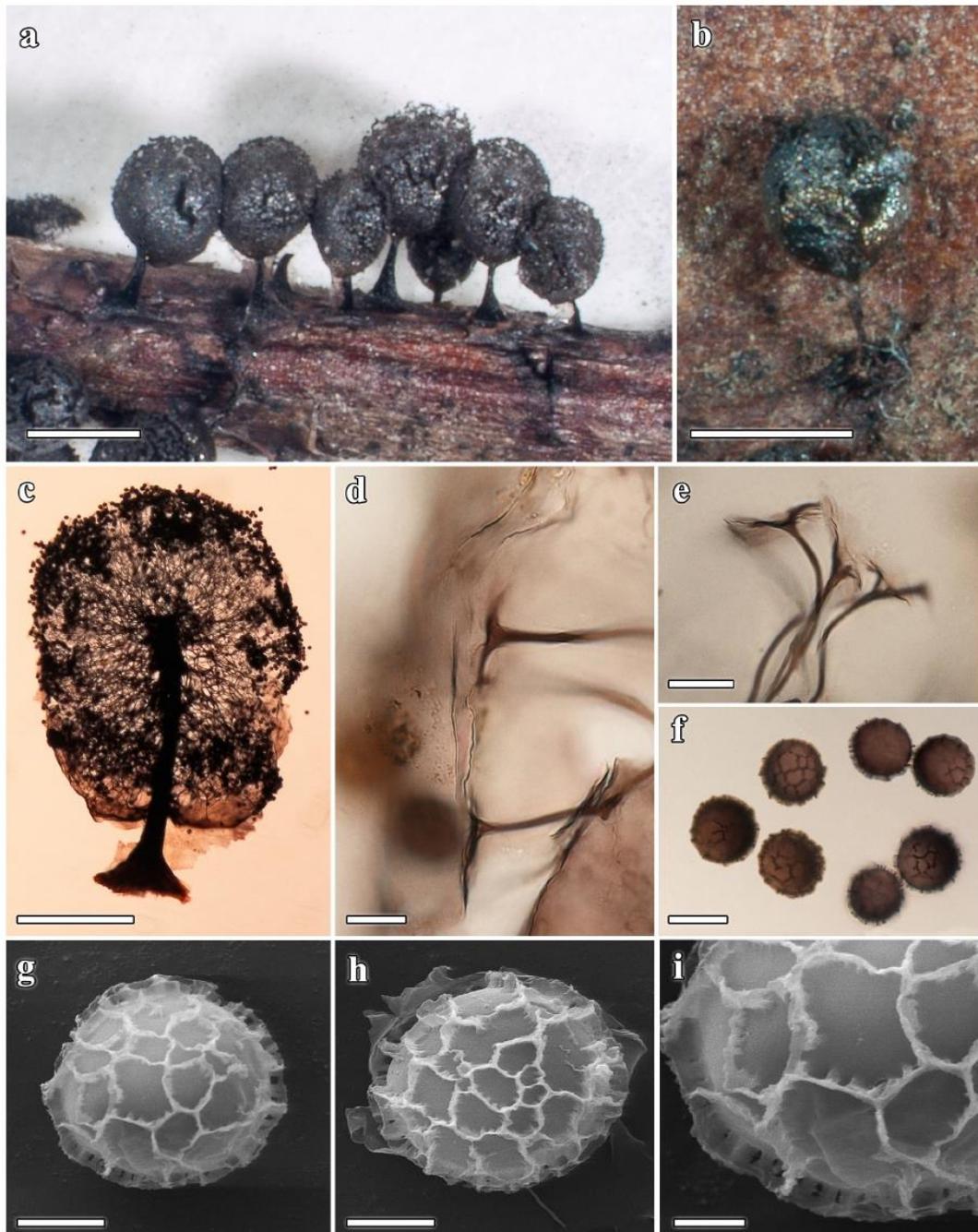
Reported previously from the USA by KOWALSKI (1970).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We are especially grateful with our colleague Ted Stampfer, regretfully ill, for sending us these specimens for their study. We are also thankful to Relf L. Price not only because of his help with the localization of the specimens, but also because of the revision and writing of this manuscript. Also express our gratitude to S.L. Stephenson for his edits to the manuscript.

We also wish to express our appreciation to Mr. A. Priego and Mr. J. A. Pérez (Electron Microscopy Service, University of Alcalá de Henares) for their invaluable help with the SEM. We also thank Dr. Luis Monje and Mr. A. Puelbas (Department of Drawing and Scientific Photography, Alcalá University) for their help in the digital preparation of the photographs, and

G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & A. CASTILLO



**Fig. 5.-** *Meriderma cribrarioides* (Fr) Mar. Mey. & Poulain, a. Sporocarps AH 48804, b. Detail of one sporocarp AH 48808, c. Sporocarp by LM AH 48810, d–e. Detail of the funnel-shaped tips of the capillitium, f. Spores, g–h. Spores by SEM, i. Detail of the spore ornamentation.  
Scale bars: a–b = 1 mm, c = 500  $\mu$ m, d–f = 10  $\mu$ m, g–h = 2  $\mu$ m, i = 1  $\mu$ m.

SOME NIVICOLOUS *MYXOMYCETES* FROM COLORADO AND NEW MEXICO (USA) SENT BY TED STAMPFER

we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study.

#### REFERENCES

- BOZONNET, J., M. MEYER & M. POULAIN (1991). Espèces nivales de *Myxomycetes*. *Soc. Hist. Nat. Pays Montbéliard* 1991: 51–72.
- CASTILLO, A., G. MORENO, C. ILLANA & J. LAGO (1997). A critical study of some *Stemonitales*. *Mycol. Res.* 101(11):1329–1340. <https://doi.org/10.1017/S0953756297004103>
- FIGLIORE-DONNO, A.-M., M. MEYER, S.L. BALDAUF & J. PAWLOWSKI (2008). Evolution of dark-spored *Myxomycetes* (slime molds): molecules versus morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 878–889. <https://doi.org/10.1016/j.jympev.2007.12.011>
- FIGLIORE-DONNO, A.-M., A. KAMONO, M. MEYER, M. SCHNITTLER, M. FUKUI, T. CAVALIER-SMITH, et al. (2012). 18S rDNA Phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (*Stemonitales*, *Myxomycetes*, *Amoebozoa*). *PLoS ONE* 7(4): e35359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035359>
- KOWALSKI, D.T. (1970). The species of *Lamproderma*. *Mycologia* 62: 621–672.
- KOWALSKI, D.T. (1975). The *Myxomycete* taxa described by Charles Meylan. *Mycologia* 67: 448–494.
- LADO, C., A. RONIQUIER, M. RONIQUIER & A. DROZDOWICZ (2005). Nivicolous *Myxomycetes* from the Sierra de Gredos (central Spain). *Nova Hedvigia* 81: 371–394.
- LISTER, A. (1925). *A Monograph of the Mycetozoa* (ed. 3. rev. by G. Lister). British Museum Nat. Hist. London, 296 pp.
- MARTIN, G.W. & C.J. ALEXOPOULOS (1969). *The Myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa, USA., 560 pp.
- MEYLAN (1929). Recherches sur les *Myxomycètes* en 1927–28. *Bull. Soc. Vaud. Soc. Nat.* 57: 39–47.
- MORENO, G., & MANJÓN, J.L. (2010). *Guía de hongos de la Península Ibérica*. Ediciones Omega. Barcelona.
- MORENO, G., Á. LÓPEZ-VILLABA, A. CASTILLO & S.L. STEPHENSON (2018). Some nivicolous species of *Lamproderma* and *Meriderma* from the Himalayan Mountains of northwestern India. *Phytotaxa* 373: 221–230. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.373.3.5>
- MORENO G., W.C. ROSING, D.W. MITCHELL & S.L. STEPHENSON (2007). *Comatricha pseudonigra*, a new corticolous myxomycete from Australia. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 31: 171–175.
- MORENO, G., A. SÁNCHEZ, H. SINGER, C. ILLANA & A. CASTILLO (2002). A study on nivicolous *Myxomycetes*. The genus *Lamproderma* I. *Fungi Non Delineati* 19: 1–65.
- NEUBERT, H., NOWOTNY, W., BAUMANN, K. & MARX, H. (2000). *Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Band 3. Stemonitales*. Gomaringen. Karlheinz Baumann Verlag. 391 pp.
- POULAIN, M., M. MEYER & P.A. MOREAU (2003). Étude des types de *Lamproderma sauteri* et de *Stemonitis carestiae*. Validation de *Lamproderma zonatum* sp. nov. *Bull. Soc. Mycol. France* 119(3–4): 267–278.
- POULAIN, M., M. MEYER & J. BOZONNET (2011). *Les Myxomycètes*. Fédération Mycologique Botanique Dauphiné-Savoie. Pressor, CH–2800 Delémont.
- POULAIN, M., M. MEYER & J. BOZONNET (2014). *Lamproderma splendidissimum*, une nouvelle espèce nivicole de myxomycetes. *Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie* 213: 5–16.
- RAMMELOO, J. (1975). Structure of the epispore in the *Stemonitales* (*Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 45: 301–306 <https://doi.org/10.2307/3667483>
- ROSTAFINSKI, J.T. (1874–1875). *Sluzowce monografia*. Paris, 432 p., 13 pl. col.



## ***Molecular phylogeny of Lepidoderma de Bary and its influence on inter- and infrageneric classification of Didymiaceae***

### **O4. Molecular phylogeny of *Lepidoderma* de Bary and its influence on inter- and infrageneric classification of Didymiaceae**

Ilya Prikhodko<sup>a</sup>, Oleg Shchepin<sup>a,c</sup>, Gabriel Moreno<sup>b</sup>, Ángela López-Villalba<sup>b</sup>, Yuri Novozhilov<sup>a</sup>, Martin Schnittler<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Laboratory of Systematics and Geography of Fungi, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Prof. Popov Str. 2, St. Petersburg 197376, Russia

<sup>b</sup>Unidad Docente de Botánica, Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares 28805, Madrid, Spain

<sup>c</sup>General Botany and Plant Systematics, Institute of Botany and Landscape Ecology, University Greifswald, Soldmannstr. 15, Greifswald 17487, Germany

At the moment, the genus *Lepidoderma* de Bary includes 15 species accepted in taxonomic database of Lado, which are characterized by cartilaginous or membranous peridium with lime scales on the outer layer. However, the taxonomic status of a number of morphological species, such as *L. chailletii*, *L. carestianum*, and *L. aggregatum*, has been a cause for debate over the past century. The aim of this work is to reconstruct a phylogeny of the genus *Lepidoderma* to clarify the composition of the genus and its relation to other genera of the Didymiaceae family. The partial sequences of 18S rRNA and COI genes were obtained from herbarium specimens of *Lepidoderma tigrinum*, *L. chailletii*, *L. carestianum*, *L. peyerimhoffii* and other species of the genus *Lepidoderma* and other genera of Didymiaceae. *Lamproderma* spp. were chosen as an outgroup. The 18S rRNA-based and two-gene phylogenetic trees showed that the two clades which include the majority of *Lepidoderma* spp. and number of *Diderma* spp. are sister groups, while the *Didymium* species occupy a more basal position. Several large monophyletic clades corresponding to morphological species are distinguished within the *Lepidoderma*. The results of the analysis showed that although some authors concluded that the morphology of *L. chailletii* and *L. carestianum* is similar, both species are independent and are located in distant branches within the genus. Moreover, sequences belonging to the *L. chailletii* morphological species are grouped into four clades with high statistical support, and the specimens belonging to these clades not only show different patterns of geographical distribution, but also differences in their macro- and micromorphology. It is important to note that the sequences of *Diderma fallax* fall into a clade that includes *L. peyerimhoffii*, *L. nevadense*, *L. trevelyanii*, and *L. echinosporum*, the four species similar to *D. fallax* as well in morphology. Finally, the analysis indicates that the type species of the genus *Lepidoderma* de Bary, *L. tigrinum*, is related to species of the genus *Diderma*: it forms a small branch with high support inside the «*Diderma*» clade. This indicates that both *Lepidoderma* and *Diderma* are paraphyletic genera, and large taxonomic rearrangements are needed to arrive to the natural system of Didymiaceae. We acknowledge support from the Russian Foundation of Basic Research (18-04-01232 A), the program of the Komarov Botanical Institute RAS “Biodiversity, ecology, structural and functional features of fungi and fungus-like protists” (AAAA-A19-119020890079-6) and the German Research Council (DFG: SCHN1080/2-1, RTG 2010).

Keywords: 18S rRNA, COI, *Diderma*, Didymiaceae, *Lepidoderma*, myxomycetes, molecular phylogeny, taxonomy



## Revision of the genus *Lepidoderma* de Bary (Didymiaceae, Myxomycetes) using molecular phylogenetic approach

196 VII МОЛОДЕЖНАЯ ШКОЛА-КОНФЕРЕНЦИЯ ПО МОЛЕКУЛЯРНОЙ И КЛЕТОЧНОЙ БИОЛОГИИ

разобщение вРНКП и ДНК-матрицы обеспечивает пре-ращение ранней транскрипции.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 19-74-10030.

**Д.А. Падий<sup>1,2</sup>, Н.А. Шевченко<sup>1,2</sup>, В.А. Плуца<sup>1</sup>**  
**УСТОЙЧИВОСТЬ БАКТЕРИАЛЬНЫХ КЛЕТОК**  
**К НАНОЧАСТИЦАМ СЕРЕБРА ПРИ ДЕЙСТВИИ**  
**ЛЕТУЧИХ ОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ,**  
**СИНТЕЗИРУЕМЫХ БАКТЕРИЯМИ; РОЛЬ**  
**ГЛОБАЛЬНЫХ РЕГУЛЯТОРНЫХ ГЕНОВ**

<sup>1</sup> Институт молекулярной генетики РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup> Российский химико-технологический институт им. Д.И. Менделеева, Москва, Россия

**D.A. Pady<sup>1,2</sup>, N.A. Shevchenko<sup>1,2</sup>, V.A. Pluyta<sup>1</sup>**  
**THE RESISTANCE OF BACTERIAL CELLS**  
**TO SILVER NANOPARTICLES UNDER EFFECT**  
**OF VOLATILE ORGANIC COMPOUNDS**  
**EMITTED BY BACTERIA; THE ROLE OF GLOBAL**  
**REGULATORY GENES**

<sup>1</sup> Institute of Molecular Genetics RAS, Moscow, Russia

<sup>2</sup> D. Mendeleev University of Chemical Technology of Russia, Moscow, Russia

padydarya@gmail.com

Микробные летучие органические соединения (ЛОС) имеют различные биологические функции: могут стимулировать/подавлять рост других организмов, быть медиаторами в межклеточных взаимодействиях и др. Важная роль ЛОС в жизнедеятельности биологических объектов стала причиной повышенного интереса ученых к этим соединениям в последние десятилетия. Механизмы действия летучих веществ на клетки микроорганизмов, в частности генетические детерминанты бактерий, вовлеченных в регуляцию ответа к действию ЛОС, изучены мало.

В данной работе изучалась роль трех глобальных регуляторных генов, контролирующих экспрессию большого количества генов, в том числе отвечающих за устойчивость бактериальной клетки к различным типам стресса, при действии ЛОС различной химической структуры. Ген *groS* кодирует сигма S субъединицу РНК-полимеразы; ген *grp* кодирует белок, участвующий в контроле катаболической репрессии; ген *lon* кодирует протеиназу, играющую важную роль в деградации дефектных и ряда короткоживущих регуляторных белков. В качестве модельного объекта была использована *Escherichia coli*, поскольку лучше всего генетические детерминанты стрессового ответа изучены у неё.

В ходе работы были получены данные о действии ДМДС и 2-фенилэтанола на динамику роста штамма *E. coli* АВ1 157 (исходный штамм, используемый в качестве контроля) и штамма с мутацией по гену *lon* (АВ1 899). Было показано, что при действии ДМДС (50 и 100 мкмоль) достоверно ухудшался рост клеток (примерно на 15%) штамма мутантного по гену *lon*, по сравнению с контролем. При действии 2-фенилэтанола (50 и 100 мкмоль) и меньших количеств ДМДС инактивация гена *lon* не оказывала заметного эффекта на динамику роста штаммов. Также было показано, что при действии ДМДС и 2-фенилэтанола на: 1) штамм SBS1936 (исходный), штамм мутантный по гену *groS* (SBS2680) и штамм несущий

плазмиду со сверхэкспрессией гена *groS* (SBS1915); 2) штамм MG1655 (исходный), и с мутацией по гену *grp* (AM306), различия в выживаемости между штаммами не превышали в среднем 7%. Таким образом, установлено, что только ген *lon* играет роль в регуляции устойчивости клеток к высоким количествам ДМДС.

Второй целью работы было изучение совместного действия ЛОС, синтезируемых бактериями, с наночастицами серебра (НЧС). Ранее было показано, что ЛОС могут усиливать антибактериальное действие некоторых антибиотиков. Как известно НЧС также обладают антибактериальным эффектом.

Было установлено, что при действии ДМДС (10, 20 и 30 мкмоль) и 2-фенилэтанола (20, 40 и 60 мкмоль) с НЧС (10, 15 и 20 мкг/мл) выживаемость клеток штамма АВ1 157 была ниже в  $10^{-1}$  раз, по сравнению с действием ЛОС или наночастиц по отдельности. Причем при повышении концентраций обоих веществ увеличивался синергический эффект их действия. Полученные данные могут послужить основой для дальнейшего практического применения ЛОС с НЧС.

Работа частично финансировалась грантом РФФИ № 18-34-00396-мол\_а.

**С.А. Печковская, Н.А. Князев,**  
**С.О. Скарлато, Н.А. Филатова**

**СИНТЕЗ БЕЛКА ТЕПЛООВОГО ШОКА**  
**32 КДА В ОТВЕТ НА СОЛЕННОСТНЫЙ**  
**СТРЕСС ФОРМИРУЮЩИХ ВРЕДНОСНЫЕ**  
**ЦВЕТЕНИЯ ИНВАЗИЙНЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛАТ**  
**PROROCENTRUM MINIMUM**

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия

S.A. Pechkovskaya, N.A. Knyazev,  
 S.O. Skarlato, N.A. Filatova

**HEAT SHOCK PROTEIN 32 RESPONSE**  
**TO SALINITY STRESS IN BLOOM-FORMING**  
**INVASIVE DINOFAGELLATES PROROCENTRUM**  
**MINIMUM**

Institute of Cytology RAS, St-Petersburg, Russia

sapechkovskaya@gmail.com

Потенциально токсичный вид динофлагеллат *Prorocentrum minimum* является вселенцем в опресненное Балтийское море, где в последние годы формирует вредоносные цветения. Однако молекулярные механизмы, позволяющие поддерживать клеточный гомеостаз этого планктонного вида-вселенца в хорогаллиновых водах, не достаточно изучены. Отсутствуют данные о биомаркерах стресса, которые важны для прогностической оценки условий, необходимых для процветания динофлагеллат в условиях низкой солёности.

В настоящем исследовании было оценено влияние солёностного стресса на синтез шаперона HSP32. Мы идентифицировали последовательности гена HSP32 в неаннотированных транскриптомах *P. minimum* и при помощи филогенетического анализа показали, что найденные последовательности формируют монофилетическую кладу с HSP32 других одноклеточных водорослей. По условиям эксперимента, клетки *P. minimum* культивировали при солёности 17‰ в режиме освещения 12 ч день : 12 ч ночь и в режиме освещения 12 ч ночь : 12 ч день (далее будут упоминаться как



## Artículos no relacionados con la tesis

### *Critical revision of some Myxomycetes deposited in the Buenos Aires herbaria BAFC, BA and the Tucuman Herbarium LIL. IV*

#### CRITICAL REVISION OF SOME MYXOMYCETES DEPOSITED IN THE BUENOS AIRES HERBARIA BAFC, BA AND THE TUCUMAN HERBARIUM LIL. IV

G. MORENO<sup>1</sup>, A. CASTILLO<sup>1</sup>, J.R. DESCHAMPS<sup>2</sup>, G. GIMÉNEZ<sup>3</sup>,  
A. HLADKI<sup>4</sup> & A. LÓPEZ-VILLALBA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Dpto. de Ciencias de la Vida (Botánica), Facultad de Biología,  
Universidad de Alcalá, 28805Alcalá de Henares, Madrid, Spain

<sup>2</sup>Universidad de Belgrano, Facultad de Ciencias Agrarias,  
Federico Lacroze 1955, Cap. Fed. 1426. Buenos Aires, Argentina

<sup>3</sup>Universidad de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales,  
Miguel Lillo 205, San Miguel de Tucumán, CP 4000, Argentina

<sup>4</sup>Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, San Miguel de Tucumán CP 4000, Argentina

CORRESPONDENCE TO \*: gabriel.moreno@uah.es

**Summary.** MORENO G., A. CASTILLO, J.R. DESCHAMPS, G. GIMÉNEZ, A. HLADKI & A. LÓPEZ-VILLALBA (2015). Critical revision of some *Myxomycetes* deposited in the Buenos Aires herbaria BAFC, BA and the Tucuman LIL. IV. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 39: 129-140. Fifty-seven collections preserved in herbaria BAFC, BA; LIL and AH representing 26 different species of *Myxomycetes* are included in this paper. Five species, *Comatricha ellae*, *Didymium megalosporum*, *Lycogala exiguum*, *Physarum flavicomum* and *P. stellatum*, are new records from Argentina. Microphotographs using both optical (LM) and scanning electron microscopy (SEM) are included. These photographs illustrate the most representative characteristics of those species which are rare or not mentioned in Argentina before this work.

**Key words:** Argentina, myxobiota, *Protozoa*, slime moulds, taxonomy.

**Resumen.** MORENO G., A. CASTILLO, J.R. DESCHAMPS, G. GIMÉNEZ, A. HLADKI & A. LÓPEZ-VILLALBA (2015). Revisión crítica de algunos *Myxomycetes* depositados en los herbarios BAFC y BA de Buenos Aires y en el herbario LIL de Tucumán. IV. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 39: 129-140.

Cincuenta y siete colecciones conservadas en los herbarios BAFC, BA, LIL y AH se incluyen en este trabajo que representan 26 especies diferentes de *Myxomycetes*. Cinco especies, *Comatricha ellae*, *Didymium megalosporum*, *Lycogala exiguum*, *Physarum flavicomum* y *P. stellatum*, son nuevas citas para Argentina. Microfotografías de microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido son incluidas. Estas fotografías ilustran las características más representativas de las especies que son raras o no citadas en Argentina.

**Palabras clave:** *Protozoa*, myxobiota, hongos mucilaginosos, Argentina, taxonomía.

## INTRODUCTION

This paper continues with a review of the Myxomycete samples collected mostly in Argentine territory, and are deposited in various international herbaria such as: BAFC, LIL and BA. Following this line, three papers have been published previously by MORENO & *al.* (2012, 2013a, 2013b).

In the first paper MORENO & *al.* (2013a), reviewed 32 samples deposited in the BAFC herbarium, representing 20 different taxa. This herbarium currently has 476 collections of Myxomycetes. In the second paper MORENO & *al.* (2012), which was published a year before the first study, we reviewed 25 samples representing 15 different species, 10 of which are deposited in LIL. In the latter herbarium, 550 specimens of Myxomycetes are deposited.

In the 3rd paper, MORENO & *al.* (2013b) reviewed 86 collections from 29 species, from which 41 were deposited in AH and 45 in BAFC.

For the present paper, we requested samples deposited at the Argentine Museum of Natural Sciences “Bernardino Rivadavia” (BA) at the Autonomous city of Buenos Aires, which were collected between 1925 and 1970. The collectors were different researchers of this Museum. In alphabetical order the collectors were: Roberto Capurro, Alberto Castellanos, Oscar Kühneman, Celina Matteri, Román Perez Moreau, Ovidio Nuñez, María A. Perez Rueda y Carmen Pujals.

Most collections were made in the city of Buenos Aires and its surroundings. The samples collected in the province of Buenos Aires do not exceed 37 degrees South latitude, they are located in the area known as “pampa húmeda”, with few native shrub formations and many introduced.

Some of the samples come from the mountains of Tandilia, as Tandil-Balcarce, Magdalena—near the Río de la Plata— and Punta Lara located in the district of Ensenada, with subtropical vegetation as in the gallery forest. Other collections come from the provinces of Tucumán (Tafí Viejo) and Misiones (Iguazú).

Moreover, the studied materials listed with

LIL acronym belonging to “Fundación Miguel Lillo” in Tucumán city. These materials have the distinction of having been collected in the same geographical location and day by Guadalupe Giménez and Adriana Hladki. The study site is located in the province of Salta Argentina. Since 1979 that zone is considered Provincial Reserve.

The Provincial flora and fauna Reserve Acambuco (R.P.F.F.A.) has a surface estimated in 32200 hectares, and geographically belongs to the municipality of Aguaray. The climate is subtropical, with plentiful rainfall which appear mostly in spring and summer. The sector is frequently treated as an area with “cloud forests” and phytogeographically belongs to the province of Yungas. The Yungas are forests that descend from Ecuador on a narrow strip west of the Andes. These are lands with piedmont vegetation ending in the province of Catamarca (Argentina), with vegetation heights varying between 500 and 1400 m above sea level and annual rainfall close to 1000 mm. These forests were originally very rich subtropical lands, but were heavily exploited by the quality of their wood. Dominant trees included the following genera: *Scutia*, *Cordia*, *Patagonula*, *Tabebuia*, *Ocotea*, *Phoebe*, *Eugenia*, *Diatenopteris*, *Chrysophyllum* and *Phyllostylon*. Other very common genera included: *Celtis*, *Amburana* and *Cedrela*.

The latitude of this reserve is 22 degrees and 21 minutes South. A curious observation is that around the years 1900 to 1902, the Swedish explorer Otto Nordenskjöld toured the area in one of his famous expeditions and collected myxomycetes. Later in Uppsala (Sweden), these collections were reviewed by the myxomycete specialist Robert Fries, grandson of the eminent Elias Magnus Fries, who then published them in a paper from this area and southern Bolivia (FRIES, 1903).

## MATERIALS &amp; METHODS

We studied samples from the province of Buenos Aires (Belén de Escobar, Berazategui, Castelar, Ensenada, Ezeiza, La Plata, Llavallol, Longchamps, Mar de Plata, Tigre), the prov-

CRITICAL REVISION OF SOME *MYXOMYCETES* DEPOSITED IN THE BUENOS AIRES HERBARIA  
BAFC, BA AND THE TUCUMAN HERBARIUM LIL. IV

ince of Chubut (Parque Nacional Los Alerces), the province of Córdoba (Dpto. de Punilla), the province of Entre Ríos (Dpto. Colón), the province of Misiones (Colonia General Belgrano), the province of Río Negro (Parque Nacional Nahuel Huapi), province of Tierra del Fuego (Isla Grande) and the province of Tucumán (Dpto. Monteros). Locations shown above present native vegetation, except some as Longchamps, Llavallol, Ezeiza, Castelar, La Plata and Mar del Plata where predominantly introduced trees, mainly of genera *Eucalyptus*, *Populus* and *Ulmus*, dominate the landscape

The material studied is preserved in the BAFC herbarium (School of Exact and Natural Sciences, University City, II Pavilion, 4th. floor, University of Buenos Aires, Argentina), LIL herbarium, belonging to Miguel Lillo Foundation of the city of Tucumán in Argentina, herbarium BA, Argentine Museum of Natural Sciences "Bernardino Rivadavia" at the Autonomous city of Buenos Aires and AH (Plant Biology herbarium of the University of Alcalá, Madrid; Spain).

The samples BA 1690, BA 2270, BA 10790, BA 10795, BA 19649, BA 21018 and BA 20801 have not been considered due the fact that they were either destroyed or badly developed.

New records from Argentina are marked with an asterisk (\*) and his protologue is indicated.

Slide mounts in Hoyer's medium for each specimen are preserved in AH. Spore measurements were made using an oil immersion objective and included such surface structures as warts and spines.

Scanning electron microscopy (SEM) micrographs were obtained at the University of Alcalá de Henares using a Zeiss DSM-950 instrument. **Sporocarps were rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28-30%) for 30 minutes, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 minutes, fixed for two hours in pure ethylene glycol dimethyl ether (= 1,2-dimethoxymethane) and finally immersed in pure acetone for at least two hours followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This technique allows the use of very little material (part of a single sporocarp or no more than a few spores).**

Spore wall ornamentation as seen by SEM is described according to the terminology proposed by RAMMELOO (1974, 1975) and abbreviations for author citations follow KIRK & ANSELL (1992). The nomenclature used follows LADO (2005-2015).

#### TAXONOMY

##### *Arcyria cinerea* (Bull.) Pers.

Material studied: Buenos Aires, Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, *leg.* G. Giménez & A. Hladki 23, LIL 156522, AH 45601. *leg.* G. Giménez & A. Hladki 077, LIL 156523, AH 45602 and *leg.* G. Giménez & A. Hladki 085 LIL 156524, AH 45603.

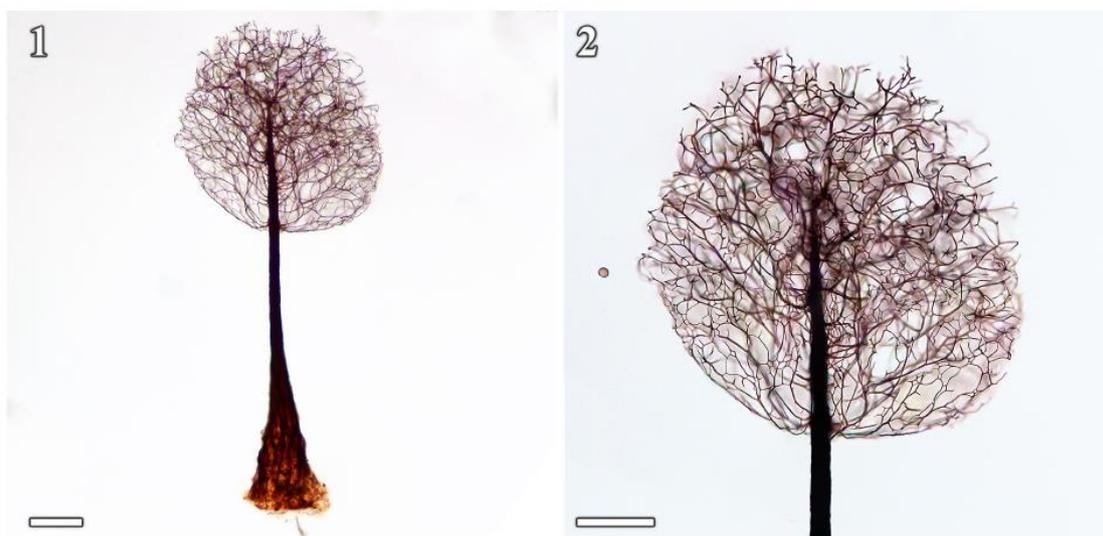
Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, Jujuy and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), of Neuquén, Río Negro and Santa Cruz by WRIGLEY DE BASANTA & *al.* (2010) and of Salta by LADO & *al.* (2011).

##### *Arcyria denudata* (L.) Wettst.

Material studied: Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Villa Luro, *leg.* Nuñez, 3-XII-1946, BA 6050, as *Arcyria denudata*. Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, *leg.* G. Giménez & A. Hladki 16, LIL 156525, AH 45604; *leg.* G. Giménez & A. Hladki 17, LIL 156526, AH 45605; *leg.* G. Giménez & A. Hladki 31, LIL 156527, AH 45606 and *leg.* G. Giménez & A. Hladki 32, LIL 156528, AH 45607.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, Entre Ríos, Jujuy, Misiones and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), of Río Negro by WRIGLEY DE BASANTA & *al.* (2010) and San Luis by LADO & *al.* (2011).

G. MORENO & *al.*



Figs. 1-2 *Comatricha ellae* Härk., BAFC 22194. 1. Sporocarp. 2 Detail of sporotheca. Scale bars: 1-3 = 0.5 mm

***Arcyria insignis* Kalchbr. & Cooke**

Material studied: Buenos Aires, Alte. Brown, Adrogué, *leg.* Carmen Pujals, III-1958, BA 10798, as *Arcyria nutans*.

Observations: In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires, Jujuy and Río Negro according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), of Salta by LADO & *al.* (2011) and Tucumán by MORENO & *al.* (2012).

***Ceratiomyxa fruticulosa* (O.F. Müll.) T. Macbr.**

Material studied: Buenos Aires, Alte. Brown, Adrogué, *leg.* Carmen Pujals, III-1958, BA 10796.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has been reported from the provinces of Buenos Aires, Córdoba, Jujuy, Misiones, Tierra del Fuego and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), from Chubut and Río Negro reported by WRIGLEY DE BASANTA & *al.* (2010) and also from La Rioja by GIMENEZ & *al.* (2012).

\**Comatricha ellae* Härk., *Karstenia* 18(1): 23 (1978). Figs. 1-2

Material studied: Buenos Aires, Olivos, *leg.* M. Adler, VIII-1968, conifer woody debris, BAFC 22194.

Fructifies forming small scattered colonies with stipitate sporocarps 0.5-0.9 mm total height. Sporotheca dark-brown 0.2-0.5 mm in diam., globose to subglobose. Stalk black, shiny fibrous at the base, the same height or slightly bigger than sporotheca. Fugacious peridium. Columella reaching 2/3 the total height of the sporotheca, with scarce main branches. Surface net well developed, at the base with meshes variable size (4-35 µm in diam.) and spiny free ends, more abundant in the upper half. Spores globose, 9-10 µm in diam, dark-violet in mass, violet with a paler area by LM, finally warty.

Observations: This species is characterized by its small sporocarps, capillitium forming by a more or less complete net at the base of the sporotheca, warty spores and fructifications on conifer woods.

This species is unfrequently cited in America, only recorded from Mexico (MORENO & *al.*, 2001), this is a new record from Argentina.

***Craterium leucocephalum* (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar**

CRITICAL REVISION OF SOME *MYXOMYCETES* DEPOSITED IN THE BUENOS AIRES HERBARIA  
BAFC, BA AND THE TUCUMAN HERBARIUM LIL. IV

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki 8, LIL 156529, AH 45608, leg. G. Giménez & A. Hladki 26 LIL 156530, AH 45609, leg. G. Giménez & A. Hladki 64 LIL 156531, AH 45610, leg. G. Giménez & A. Hladki 69 LIL 156532, AH 45611, leg. G. Giménez & A. Hladki 73a LIL 156533, AH 45612.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires and Salta according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), from Catamarca, Jujuy, La Rioja and San Juan reported by LADO & *al.* (2011). A macro and microscopic study of this species including the spore ornamentation under SEM has been made by MORENO & OLTRA (2010).

*Cribaria cancellata* (Batsch) Nann.-Bremek.  
≡ *Dictydium cancellatum* (Batsch) E. Sheld.

Material studied: Buenos Aires, Villa Adelina, leg. Celina Matteri, IV-1970, BA 21003, as *Dyctydium cancellatum*. Buenos Aires, Bella Vista, Quinta Gallardo, leg. Capurro, 15-III-1964, BA 19648, as *Dyctydium cancellatum*.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires and Tierra del Fuego according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), from de Chubut and Río Negro reported by WRIGLEY DE BASANTA & *al.* (2010).

*Diachea leucopodia* (Bull.) Rostaf.

Material studied: Buenos Aires, Magdalena, Fundación Elsa Show de Pearson, Ruta 11, leg. Q. Pérez Rueda, on living plants of *Ligustrum* sp., BA 35235.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires, Córdoba, Jujuy, Misiones, Salta and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003) and from Chubut and Río Negro reported by WRIGLEY DE BASANTA & *al.* (2010).

*Diderma effusum* (Schwein.) Morgan

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22°



Figs. 3-5 *Didymium megalosporum* Berk. & M.A. Curtis, AH 45615. 3. Sporocarp. 4. Sporotheca discoid and umbilicate. 5. Discoid columella and branched and anastomosed capillitium. Scale bars: 3-5 = 0.5 mm

G. MORENO & *al.*

20° 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, *leg.* G. Giménez & A. Hladki 72, LIL 156534, AH 45614.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires, Jujuy, Tierra del Fuego and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003) and from Tierra del Fuego reported by WRIGLEY DE BASANTA & *al.* (2010).

**\**Didymium megalosporum*** Berk. & M.A. Curtis *in* Berkeley, *Grevillea* 2: 53 (1873) Figs. 3-5

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, on leaves non identified, *leg.* G. Giménez & A. Hladki 059, LIL 156535, AH 45615.

Sporocarps scattered and stipitate, 0.7-1.6 mm in total height. Sporotheca subglobose to discoid, umbilicate. Stalk 0.5-0.9 mm long, dark-brown at the base, paler in the upper part, striate longitudinally. Peridium membranous, delicate, brown to greyish, filled with crystals of calcium carbonate. Irregular dehiscence. Hypothallus discoidal. Columella light brown with lime, subglobose. Capillitium branched and anastomosed with thin (1-1.5 µm) threads pale brown. Spores 8-9 µm diam., globose, dark brown in mass, pale brown LM, minutely warted to almost smooth, the warts sometimes converge in faint groups.

Observations: This species is characterized by the light brown and subglobose columella, the umbilicated sporotheca and long stalk. This species is closely related to *Didymium nigripes* (Link) Fr., which has black columella. This species had widely been recorded from North America (MARTÍN & ALEXOPOULOS, 1969) and South America only from Brazil by FARR (1976). According to the bibliography consulted it is a new record from Argentina.

***Didymium nigripes*** (Link) Fr.

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, *leg.* G.

Giménez & A. Hladki 073b, LIL 156536, AH 45613.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires, Jujuy and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003) also from Neuquén by WRIGLEY DE BASANTA & *al.* (2010).

***Hemitrichia calyculata*** (Speg.) M.L. Farr = *H. stipitata* (Masse) T. Macbr.

Material studied: Buenos Aires, Ensenada, Punta Lara, *leg.* Capurro, X-1968, BA 17917. Buenos Aires, Ensenada, Punta Lara, *leg.* Carmen Pujals, 12-X-1949, BA 19646, as *Hemitrichia stipitata*. Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, *leg.* G. Giménez & A. Hladki 42, LIL 156537, AH 45616.

Observations: In Argentina it has only been reported from the provinces of Buenos Aires and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), also from Salta (MORENO & *al.*, 2012) and from Entre Ríos (MORENO & *al.*, 2013b) and from Catamarca (AGUERO & *al.*, 2013).

***Hemitrichia parviverrucospora*** (Lizárraga, G. Moreno & Illana) G. Moreno & Illana, Figs. 6-9

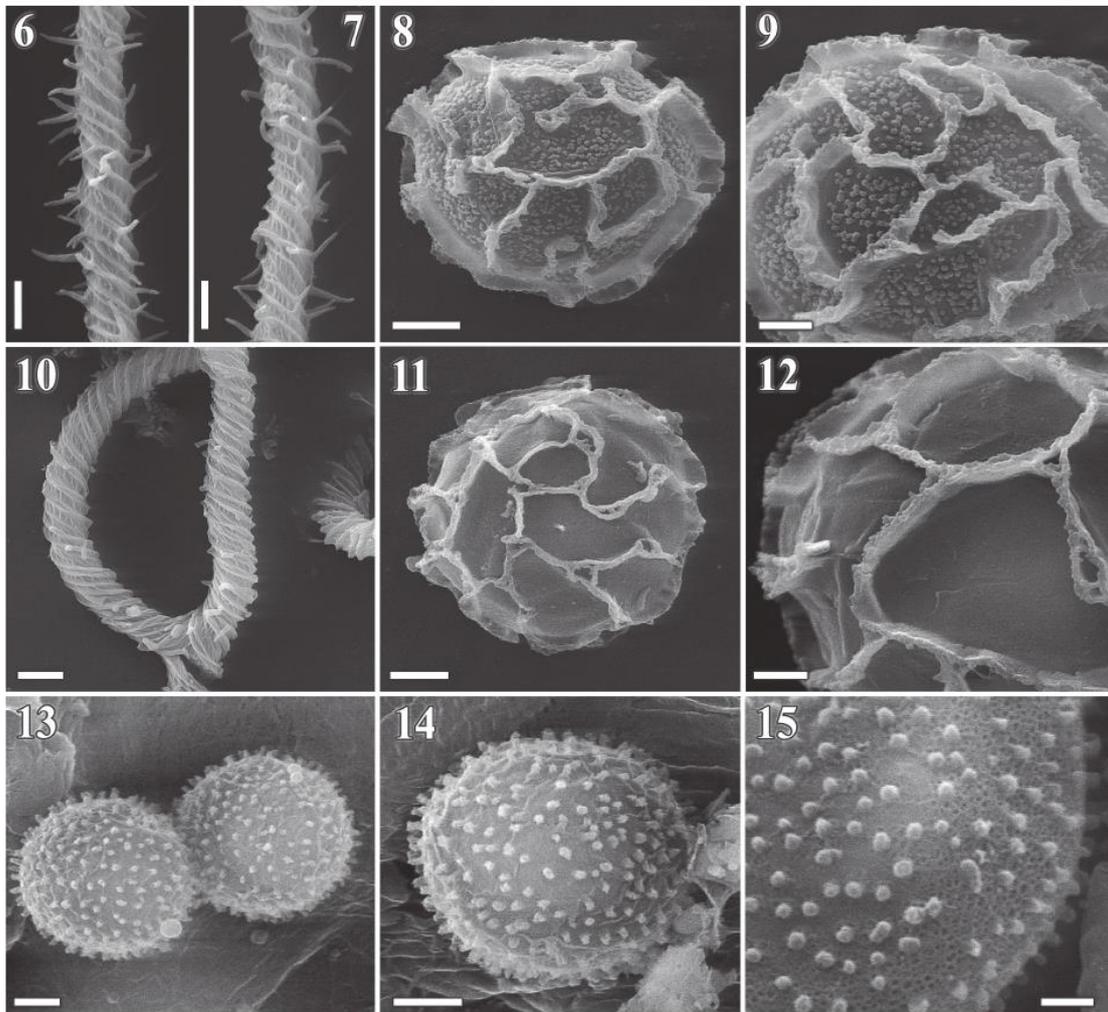
Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, *leg.* G. Giménez & A. Hladki 82, LIL 156538, AH 45617 and *leg.* G. Giménez & A. Hladki 86 LIL 156539, AH 45618.

Observations: This species is morphologically similar to *Hemitrichia serpula*, and such similarity has been widely discussed by MORENO & *al.* (2012). It is only recorded based on several samples from the province of Tucumán (MORENO & *al.*, 2012; 2013b).

***Hemitrichia serpula*** (Scop.) Rostaf. ex Lister, Figs. 10-12

Material studied: Tucumán, Tafi del Valle, *leg.* Celina Matteri, IX-1967, BA 19670, as *Trichia favoginea*. Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de

CRITICAL REVISION OF SOME *MYXOMYCETES* DEPOSITED IN THE BUENOS AIRES HERBARIA  
BAFC, BA AND THE TUCUMAN HERBARIUM LIL. IV



**Figs. 6-9** *Hemitrichia parviverrucospora* (Lizárraga, G. Moreno & Illana) G. Moreno & Illana, AH 45617. 6-7. Capillitium with spines. 8. Spore. 9. Detail of the reticulated ornamentation and warty innerside of the spores. **Figs. 10-12** *Hemitrichia serpula* (Scop.) Rostaf. ex Lister. 10. Capillitium faintly spiny (BA19670). 11. Spore (AH 45619). 12. Detail of the reticulated ornamentation and smooth innerside of the spores (BA19670). **Figs. 13-14** *Physarum cinereum* (Batsch) Pers., AH 45621. 13. Spore. 14. Detail of spore ornamentation. **Fig. 15** *Stemonitis axifera* (Bull.) T. Macbr., AH 45635. Detail of spore ornamentation. Scale bars: 6-7, 10 = 5  $\mu$ m; 8, 11, 13-14 = 2  $\mu$ m; 9, 12 = 1  $\mu$ m, 15 = 0.5  $\mu$ m

Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki 37, LIL 156540, AH 45619.

**Observations:** This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969), occurring both in temperate and tropical areas. In Argentina

it has only been reported from the provinces of Buenos Aires, Jujuy and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), from Buenos Aires and Tucumán (MORENO & *al.*, 2012), from Entre Ríos and Tucumán (MORENO & *al.*, 2013b) and finally also from Catamarca (AGUERO & *al.*, 2013).

G. MORENO & *al.*

*\*Lycogala exiguum* Morgan, *J. Cincinnati Soc. Nat. Hist.* 15(3-4): 134 (1893)

Material studied: Buenos Aires, Alte. Brown, Adrogué, leg. Carmen Pujals, III-1958, BA 10797, as *Lycogala epidendrum*. Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki 61, LIL 156541, AH 45620.

Observations: This species is characterized by its globose to subglobose and small aethalia (2-4 mm diam.). Peridium ornamented by prominent, dark-brown scales. The warts or scales reddish brown with cellular structure by LM. Irregular and apical dehiscence. Capillitium abundant, with tubular filamentous (4-8 µm in diam.) and sinuous walls. Spores, 5.5-6(-7) µm in diam., light brown almost colorless LM, reticulated. These characteristics were indicated by MARTIN & ALEXOPOULOS (1969). The differences between the species within the genus *Lycogala* are described by HOOFF (2014).

This is a cosmopolitan species and, although widely distributed, it seems to be uncommon (MARTÍN & ALEXOPOULOS, 1969). According to the bibliography consulted it is a new record from Argentina.

*Physarum cinereum* (Batsch) Pers., Figs. 13-14, 16

Material studied: Buenos Aires, Adrogué, leg. Carmen Pujals, II-1983, on leaf of *Platanus* sp., BA 33765, as *Didymium melanospermum*. Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki 44, LIL 156542, AH 45621, leg. G. Giménez & A. Hladki 47 LIL 156543, AH 45622, leg. G. Giménez & A. Hladki 48 LIL 156544, AH 45623, leg. G. Giménez & A. Hladki 49 LIL 156545, AH 45624, leg. G. Giménez & A. Hladki 74 LIL 156546, AH 45625.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has been reported from the provinces of Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, Corrientes, Tierra del Fuego and Tucumán according to checklist by CRESPO & LUGO (2003)

and Río Negro (WRIGLEY DE BASANTA & *al.*, 2010).

*\*Physarum flavicomum* Berk., *London J. Bot.* 4: 66 (1845), Fig. 17

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki 30, LIL 156547, AH 45626.

Sporocarps crowded and stalked, 1.5-1.8 mm in total height. Sporotheca subglobose to lenticular, yellowish, 0,5-0,8 in diam. Peridium delicate evanescent, only with remains at the base of sporotheca. Stalk cylindrical, 0,7-0,9 long, brown darker at the base, curved below of sporotheca. Hypothallus conspicuous and brown. Pseudocolumella absent. Capillitium radial, hyaline, with scarce, small (4-15 µm), angular, yellow lime nodes. Spores globose, 9-10 µm in diam., dark violet, with scattered warts.

Observations: According to the bibliography consulted this is a new record from Argentina.

*Physarum leucophaeum* Fr.

Material studied: Buenos Aires, Almirante Brown, Adrogué, leg. Carmen Pujals, III-1958, BA 10789, as *Physarum leucophaeum*.

Observations: This is a species a widely distributed in Europe and the Americas (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it has previously been reported from the provinces of Buenos Aires, Mendoza and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003), from Santa Cruz and Río Negro (WRIGLEY DE BASANTA & *al.*, 2010) and Salta (LADO & *al.*, 2011).

*Physarum melleum* (Berk. & Broome) Masee, Figs. 18-20

= *P. tucumanense* Speg.

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki, 10 LIL 156548, AH 45627, leg. G. Giménez & A. Hladki 25 LIL 156549, AH 45628 and leg. G. Giménez & A. Hladki 53 LIL 156550, AH 45629.

CRITICAL REVISION OF SOME *MYXOMYCETES* DEPOSITED IN THE BUENOS AIRES HERBARIA  
BAFC, BA AND THE TUCUMAN HERBARIUM LIL. IV

Fig. 16 *Physarum cinereum* (Batsch) Pers., AH 45621. Sporocarps. Scale bar: = 1 mm

Sporocarps scattered, 0.8-1.2 mm in total height. Sporotheca globose cream-yellow to white with light yellowish (Figs. 16-18), 0.4-0.5 mm in diam. Peridium iridescent, membranous, thin and yellow or pale brown coloured. Dehiscence apical and irregular, with remains in the lower part of the sporotheca. Stalk whitish, broader at the base, longitudinally striate, 0.5 mm in height. Hypothallus eminent, circular and white. Capillitium strong, with large (up to 50  $\mu$ m in diam), angular and yellowish white nodes connected by hyaline or yellowish filaments. Columella yellow to whitish (Figs. 18-20) and conical of 0.1 mm high. Spores globose, 7-8(-9)  $\mu$ m in diam, brown in mass, violet by transmitted light, minutely warted with groups of warts.

Observations: This species is characterized by sporocarps with white and strong stalk and yellowish sporotheca. *Physarum tucumanense* Speg. was described by SPEGAZZINI (1896) from the province of Tucumán in Argentina on the remains of *Saccharum officinarum* L., and was subsequently synonymized to *P. melleum* by LISTER (1925).

*Physarum leucopus* Link is a similar species on the basis of color and stalk type, but differs from *P. melleum* macroscopically for its white sporotheca without columella.



Fig. 17 *Physarum flavicomum* Berk., AH 45626. Sporocarp. Scale bar = 0.25  $\mu$ m

*Physarum melleum* is a cosmopolitan species, cited in most South American and Caribbean countries. In Argentina is only mentioned in the province of Tucumán according to de checklist of CRESPO & LUGO (2003).

***Physarum polycephalum* Schwein.**

Material studied: Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Villa Luro, leg. Nuñez, 10-XII-1946, BA 6047 and BA 6048.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTIN & ALEXOPOULOS, 1969). In

G. MORENO & *al.*



Figs. 18-20 *Physarum melleum* (Berk. & Broome) Masee, (18. AH 45628, 19. AH 45627, 20. AH 45629). Sporocarps, capillitium and columella. Scale bars = 1 mm

Argentina it has been reported from the provinces of Buenos Aires, Entre Ríos, Jujuy, Misiones and Tucumán according to de checklist of CRESPO & LUGO (2003). However, this species had already been commented before by MORENO & *al.* (2013a).

\**Physarum stellatum* (Masee) G.W. Martin, *Mycologia* 39(4): 461 (1947)

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki 43, LIL 156551, AH 45634.

Sporocarps scattered, 1.3-1.6 mm in total height. Sporotheca globose to subglobose,

slightly umbilicated at the insertion point of the stipe, 0.4 to 0.5 mm in diam., whitish to dark brown. Peridium delicate with apical floriform dehiscence. Stipe cylindrical 1 mm in height, covered with calcium carbonate, whitish to grayish. Pseudocolumella central, white and globose. Hypothallus membranous poorly developed. Capillitium filamentous, hyaline, with small nodes elliptical to angular, whitish, 8-15 µm in diam. Spores globose, 7-9 µm in diam, pale violaceous, ornamented with prominent groups of warts.

Observations: This species had been widely recorded from North America and South America (MARTÍN & ALEXOPOULOS, 1969). According to the bibliography consulted it is a new record from Argentina.

CRITICAL REVISION OF SOME *MYXOMYCETES* DEPOSITED IN THE BUENOS AIRES HERBARIA  
BAFC, BA AND THE TUCUMAN HERBARIUM LIL. IV

***Stemonitis axifera*** (Bull.) T. Macbr.

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki 62, LIL 156552, AH 45635.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTÍN & ALEXOPOULOS, 1969). A description and observations of Argentine material has been carried out by MORENO & al. (2013a). In Argentina it has been reported from the provinces of Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, Jujuy, Río Negro, Tierra del Fuego and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003). Later WRIGLEY DE BASANTA & al. (2010) broaden this distribution to the provinces of Neuquén and Chubut.

***Stemonitis flavogenita*** E. Jahn

Material studied: Buenos Aires, Bella Vista, Quinta Gallardo, leg. Capurro, 15-III-1964, BA 19668, as *Stemonitis axifera*.

Observations: A description and observations of Argentine material has been carried out by MORENO & al. (2013a). In Argentina it is only reported from provinces of Buenos Aires according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003). Later it has been cited from Río Negro and Tierra del Fuego (LADO & WRIGLEY DE BASANTA, 2008).

***Stemonitis fusca*** Roth

Material studied: Salta. Depto. Gral. José de San Martín, Reserva Provincial de Flora y Fauna Acambuco, S 22° 20' 37,42" W 63° 47' 42,79", 627 m., 27-XI-2012, leg. G. Giménez & A. Hladki 28, LIL 156553, AH 45636.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTÍN & ALEXOPOULOS, 1969). In Argentina it is reported from provinces of Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, Jujuy, Salta and Tucumán according to the checklist of CRESPO & LUGO (2003). Subsequently, it has been cited from Chubut, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz and Tierra del Fuego WRIGLEY DE BASANTA & al. (2010).

***Stemonitis splendens*** Rostaf.

Material studied: Buenos Aires, Sierras de Tandil, Balcarce, leg. Castellanos, IV-1925, BA 699.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTÍN & ALEXOPOULOS, 1969). A description and observations of Argentine material has been carried out by MORENO & al. (2013a). In Argentina it is reported from provinces of Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, Jujuy, Salta, Tierra del Fuego y Tucumán according to the checklist by CRESPO & LUGO (2003). Subsequently, it has been cited from Chubut (WRIGLEY DE BASANTA & al., 2010).

***Stemonitopsis typhina*** (F.H. Wigg.) Nann.-Bremek.

≡ *Comatricha typhoides* (Bull.) Rostaf.

Material studied: Buenos Aires, Lomas de Zamora, Banfield, leg. Oscar Kühneman, 8-XI-1939, BA 4284, as *Comatricha typhoides*.

Observations: This is a cosmopolitan species (MARTÍN & ALEXOPOULOS, 1969). Observations of Argentine material has been carried out by MORENO & al. (2013a). In Argentina it is only reported from provinces of Buenos Aires, Neuquén, Tierra del Fuego and Tucumán according to the checklist by CRESPO & LUGO (2003). Later, WRIGLEY DE BASANTA & al. (2010) broaden this distribution to the province of Río Negro.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez of the Electron Microscopy Service of the University of Alcalá de Henares for their invaluable help with the SEM. We also thank Luis Monje and Ángel Pueblas of the Department of Drawing and Scientific Photography at the Alcalá University for his help in the digital preparation of the photographs, to D.W. Mitchell and C. Rojas for revision of the manuscript, to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium for his assistance with the specimens examined in the present study. We would also like to highlight the help provided by the technicians



*Notes on some Myxomycetes from Crimea (Ukraine)*

## MYCOTAXON

ISSN (print) 0093-4666 (online) 2154-8889 Mycotaxon, Ltd. ©2017

July–September 2017—Volume 132, pp. 649–663

<https://doi.org/10.5248/132.649>**Notes on some myxomycetes from Crimea (Ukraine)**G. MORENO<sup>1</sup>, A. LÓPEZ-VILLALBA<sup>1</sup>, A. CASTILLO<sup>1</sup>,  
K.O. ROMANENKO<sup>2</sup> & D.V. LEONTYEV<sup>3,4</sup><sup>1</sup> *Departamento de Ciencias de la Vida (Botánica), Facultad de Biología,  
Universidad de Alcalá, 28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain*<sup>2</sup> *Department of Phytohormonology, M.G. Kholodny Institute of Botany,  
Tereshenkivska St., 01601, Kyiv, Ukraine*<sup>3</sup> *Department of Botany, H.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University,  
Valentynivs'ka 2, Kharkiv 61168 Ukraine*<sup>4</sup> *Department of Biotechnology, Academy of Zooveterinary,  
Akademichna str. 1, Mala Danylivka, Kharkiv 62341, Ukraine*\* CORRESPONDENCE TO: [gabriel.moreno@uah.es](mailto:gabriel.moreno@uah.es)

ABSTRACT—Twenty-seven collections of myxomycetes represented by field collections obtained in two nature reserves from southern Crimea were studied. Among 25 species identified, *Diderma effusum*, *D. montanum*, *Didymium difforme*, and *Perichaena pedata* represent new records for Crimea, and *Physarum hongkongense* is recorded from the Ukraine for the first time. LM and SEM microphotographs are provided for rare or uncommon species recorded in the study area to illustrate their micromorphology.

KEY WORDS—*Amoebozoa*, chorology, myxobiota, slime moulds, taxonomy

**Introduction**

The Crimean peninsula, which occupies a part of the northern Black Sea coast, covers 26,200 km<sup>2</sup> (Leontyev et al. 2011). The climate of Crimea varies over a broad range, depending on the proximity to the sea and topography. The northern peninsula is covered by steppes, while in the south habitats with a Mediterranean climate can be found, protected from the northerly winds by the influence of the Black Sea and the Crimean Mountains.

The myxomycetes described below were collected in two nature reserves of southern Crimea: the Crimean Nature Reserve and Yalta Mountain-Forest

650 ... Moreno &amp; al.



FIG. 1. Location of the two nature reserves studied in southern Crimea: the Crimean Nature Reserve and the Yalta Mountain-Forest Reserve.

Reserve. Both are located on the southern coast of the peninsula (FIG. 1). The territory of both reserves is covered predominately by mountain forests of beech (*Fagus*), oak (*Quercus*), hornbeam (*Carpinus*), and pine (*Pinus*).

The first data relating to Crimean myxomycetes were published by the French mycologist J.H. Léveillé (1842), who found four species of these organisms on the territory of peninsula. For more than one century after this work, only fragmentary data were published about Crimean myxomycetes, until Y.K. Novozhilov, using the moist chamber culture method, recorded 26 species of these organisms in the Nikita Botanic Garden and Cape Martyan Nature Reserve (Novozhilov 1988). At the same time, studies of xerophytic myxomycetes were carried out mostly in mountain forest areas (Dudka et al. 1999, Leontyev 2005), and Dudka (2000) provided the first data on the diversity of nivicolous myxomycetes of Crimea.

A comprehensive study of myxomycete diversity and ecology in the Crimean Nature Reserve was carried out by K.O. Romanenko, who collected there 105 myxomycetes, mostly from *Physarum* (10 species), *Arcyria* (9), *Trichia* (9), *Cribraria* (9), *Licea* (7), *Stemonitis* (6), *Perichaena* (6), and *Echinostelium* (6) (Romanenko 2002, 2006). In 2008, the 6<sup>th</sup> International Congress for Systematics and Ecology of Myxomycetes was held in Crimea, and the

illustrated list of myxomycetes found during congress forays was published as a separate monograph (Leontyev et al. 2009). Some of these collections were later used to study the morphology of 14 rare myxomycetes that appeared to be new for Crimea and the Ukraine (Leontyev et al. 2011). Two new species have recently been described based in part on the material collected in Crimea (Leontyev et al. 2015). Currently, 121 species of myxomycetes are known from the peninsula.

In the studies mentioned above, a number of myxomycete collections were not correctly identified, and we present our morphological and ultrastructural conclusions below. While we focus on rare and new findings, we also provide information about well-known species for which original collections were misidentified.

### Material & methods

The examined material includes specimens obtained from field samples collected by K.O. Romanenko, I.O. Dudka, and V.V. Kuzub and originally attributed to 24 myxomycete species. Specimens are kept in the herbarium of the Life Sciences Department (Botany), University of Alcalá, Madrid, Spain (AH).

Spore measurements (taken using oil immersion) include surface structures such as spines or warts. Light microscopy (LM) was carried out with the Nikon eclipse 80i microscope equipped with an automatic photographic system DS-5M. Scanning electron micrographs (SEM) were provided by a Zeiss DSM-950 microscope.

For ultramicroscopic studies, material was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28–30%) for 30 min, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 min, fixed for 2 h in pure ethylene glycol dimethyl ether (1,2-dimethoxymethane), and finally immersed in pure acetone for at least 2 h. This was followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This technique allows the use of very little material (i.e., part of a single sporocarp or sometimes no more than a few spores).

### Taxonomy

*Arcyria stipata* (Schwein.) Lister, Monogr. Mycetozoa: 189 (1894) FIG. 2a–c

Sporocarps reddish brown to olivaceous brown, with long stalks. Peridium evanescent, its remnants forming a calyculus. Capillitium brown-olivaceous at maturity, attached by few threads in the centre of the calyculus. The capillitium is formed by spiral filaments, clearly visible by SEM, accompanied by small warts (not visible in LM). Spores, 6–8 µm diam., globose to subglobose, hyaline-yellow in transmitted light, ornamented with two types of warts: [1] comparatively large and forming small clusters and [2] rather small and evenly distributed on the spore surface [both 1&2 visible under SEM, but 2 not visible in LM].

652 ... Moreno & al.

SPECIMENS EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Chatyr-Dag, wood of *Fagus sylvatica*, 9-X-1999, leg. I.O. Dudka fc-501 (AH 46381); Izobilniy forestry, cordon Black River, 800 m, beech forest, wood of *Fagus sylvatica*, 21-IX-2000, leg. K.O. Romanenko fc-267 (AH 45899).

*Diderma effusum* (Schwein.) Morgan,

J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 16: 155 (1894)

FIGS 2d, 3a

This sample consists of two pieces of wood with several sessile sporocarps and short plasmodiocarps. The peridium is composed of two layers: the outer layer calcareous and the inner layer membranous. Columella not observed. The capillitium is formed by smooth hyaline filaments. Spores 8–9 µm diam., globose to subglobose, pale brown in transmitted light (LM), verrucose. As seen by SEM, the warts sometimes fuse together to form short crests.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Yalta Mountain-Forest Nature Reserve, Waterfall Uchan-Su, wood of deciduous tree, 17-V-2000, leg. V.V. Kuzub fc-503 [as *Diderma* cf. *deplanatum*] (AH 45900).

REMARKS—*Diderma deplanatum* Fr. shows a capillitium formed by darker, nodulose filaments and spores with spinulose ornamentation (Martin & Alexopoulos 1969). *Diderma effusum* is a cosmopolitan species, distributed in both the northern and southern hemispheres (<http://discoverlife.org>). This represents a first report for the Crimea.

*Diderma montanum* (Meyl.) Meyl., Diagn. Mycoth. Univ. Cent. 53: 454 (1921)

FIG. 3b

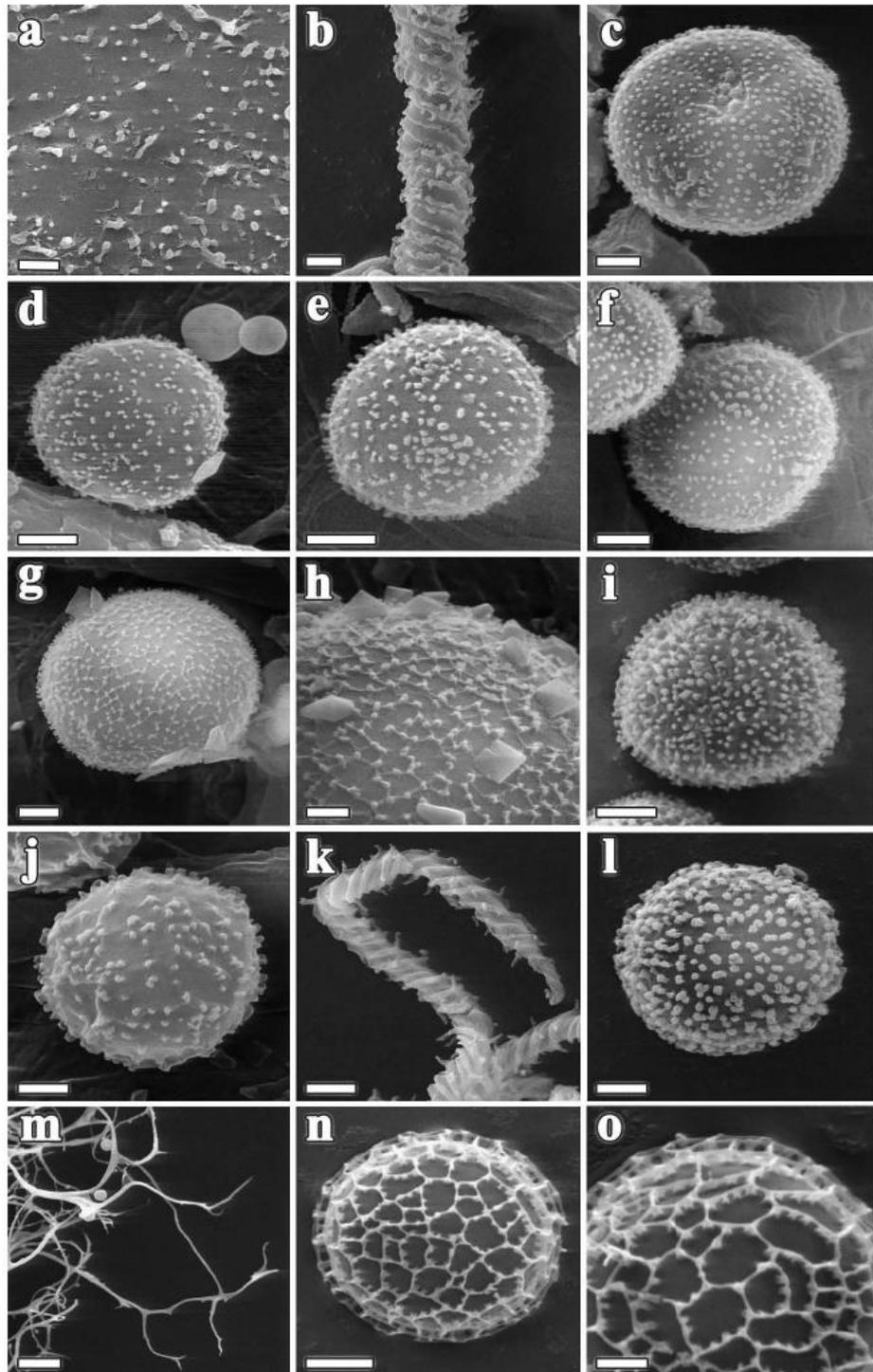
Sporocarps stalked, with double peridium. Stalk white or cream colour, short. Columella whitish, occupying the large portion of the inner sporocarp. Capillitium formed by slightly sinuous filaments, branched, with nodules, faintly violet. Spores 10–10.5 µm diam., globose to subglobose, violet, ornamented with prominent visible warts.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, the mountain ridge Sinap-Dag, 1000 m, beech forest, leaf litter of *Fagus sylvatica*, 15-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-293 [as *Diderma radiatum*] (AH 45901).

REMARKS— This sample originally was identified as *Diderma radiatum* (L.) Morgan, which is distinguished by its occurrence on woody substrates and the

FIG. 2. *Arcyria stipata*: a. Inner surface of calyculus; b. Detail of capillitium; c. Spore. *Diderma effusum*: d. Spore. *Diderma testaceum*: e. Spore. *Didymium anellus*: f. Spore. *Didymium difforme*: g. Spore ornamentation; h. Spore. *Didymium minus*: i. Detail of spore ornamentation. *Didymium trachysporum*: j. Spore. *Metatrichia vesparium*: k. Detail of capillitium; l. Spore ornamentation. *Symphytocarpus amaurochaetoides*: m. Free ends of capillitium; n. Spore; o. Detail of spore ornamentation. Scale bars: a, b, d–g, i, j, l, n = 2 µm; c, h, o = 1 µm; k = 5 µm; m = 20 µm.

Myxomycetes from Crimea (Ukraine) ... 653



654 ... Moreno & al.

brownish peridium, which dehisces to form stellate breaking plates. The sample is similar to the Poulain et al. (2011) representation of *Diderma montanum* var. *album* (Torrend) G. Lister, showing the whitish sporotheca and stalk.

A study of the SEM spore ornamentation was by Sánchez & Moreno (2014).

*Diderma montanum* is widely distributed in the northern hemisphere (<http://discoverlife.org>); this represents a first report from Crimea.

***Diderma spumarioides*** (Fr.) Fr., Syst. Mycol. 3: 104 (1829)

Sporocarps large, hemispherical, sessile, whitish, grouped on a wide white hypothallus. Peridium fragile. Columella whitish, globose to pulvinate. Capillitium branched, formed by hyaline filaments, straight, ornamented with occasional nodules. Spores 10–11 µm diam., globose to subglobose, pale brown in transmitted light, verrucose.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Bakhchysarai forestry, cordon Ammonalnyi, 700 m, oak–maple forest, leaf litter of *Acer campestre* and *Quercus robur*, 25-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-288 (AH 45902).

REMARKS—Buyck (1988) analyzed the differences between *D. spumarioides* and two similar species, *Diderma cinereum* Morgan and *D. globosum* Pers.: *D. cinereum* is distinguished by its very slender and flexuous capillitium that is not formed by hyaline straight filaments, while *D. globosum* has a distinctly double peridium with widely separated layers, while *D. spumarioides* has a peridium which appears to be single (sometimes clearly double) but with both layers always adhering very closely.

***Diderma testaceum*** (Schrad.) Pers., Syn. Meth. Fung.: 167 (1801)      FIGS 2e, 3c

This specimen consists of nearly 100 sporocarps, seated on leaf litter. Sporocarps sessile. Peridium double, the outer layer crustaceous similar to an eggshell, pinkish to pink-violaceous. The inner layer membranous, yellowish-brown. Columella the same colour as the outer layer of the peridium. Capillitium formed by branched filaments, very thin (1 µm diam.) hyaline, with violaceous areas. Spores 8–9 µm diam., globose to subglobose, pale-brown, minutely warted. Warts under SEM show an irregular distribution, with 2–3 baculae sometimes fusing to form short crests.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Bahchesaray forestry, cordon Olen, 600 m, durmast forest, leaf litter of *Quercus petraea*, 4-X-2001, leg. K O. Romanenko fc-435 (AH 45903).

***Didymium anellus*** Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 16: 148 (1894)      FIG. 2f

The specimen includes abundant sporocarps, formed on leaf litter. Sporophores: sporocarps globose, plasmodiocarps short umbilicate. Peridium

Myxomycetes from Crimea (Ukraine) ... 655

double-layered, the outer layer formed by calcium carbonate crystals and the inner membranous, tessellate, brown. Dehiscence stellate. Columella prominent, large, globose to flattened, with whitish crystals inside. Capillitium abundant, formed by branched hyaline tubes about 1 µm diam. Spores 8–10 µm diam., globose to subglobose, pale violet, verrucose, with groups of warts more prominent. Under the SEM spores appear ornamented primarily by small evenly distributed warts, with some larger warts gathered in small groups.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, the plateau Babugan-Yayla, 900 m, beech forest, leaf litter of *Fagus sylvatica*, 27-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-296 (AH 45903).

*Didymium clavus* (Alb. & Schwein.) Rabenh., Deutschl. Krypt.-Fl. 1: 280 (1844)

Sporocarps stalked. Sporotheca disc-shaped, seated on a short and wide stalk. Peridium whitish, formed by calcium carbonate crystals. Stalk black-brown to black, longitudinally striate. Capillitium sparse, formed by hyaline threads. Spores 5–6 µm diam., globose to subglobose, violet-brown, verrucose.

SPECIMENS EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, the hill Big Chuchel, 900 m, beech forest, leaf litter of *Fagus sylvatica*, 13-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-292 (AH 45904); 13-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-306 (AH 45905).

*Didymium difforme* (Pers.) Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. 1: 571 (1821) Figs 2g,h, 3d

Sporophores: sporocarps sessile pulvinate, plasmodiocarps short. Peridium double, the outer wall crustose, the inner smooth. Capillitium composed of scanty, dichotomously branching threads. Spores minutely verrucose under LM.

SPECIMENS EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, the plateau Babugan-Yayla, 1000 m, alpine meadow, on the live stem of *Sideritis montana*, 27-VII-2001, leg. K.O. Romanenko mc-448 (AH 46048 – two boxes); 27-VII-2001, leg. K.O. Romanenko mc-442 [as *Didymium trachysporum*] (AH 46049).

REMARKS—*Didymium difforme* is a cosmopolitan species (<http://discoverlife.org>); however, there are no previous records from Crimea.

*Didymium minus* (Lister) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 16: 145 (1894)

Figs 2i, 3e

The specimen is represented by scattered sporophores in large colonies on leaf litter. Sporocarps sessile, globose with short plasmodiocarps, ≤1 mm diam. Peridium covered with white calcium carbonate crystals. Columella large, globose and sessile, rust-brown and dark brown. Capillitium formed by hyaline filaments ≤1 µm diam. Spores (7.5–)8–10 µm diam., globose to subglobose,

656 ... Moreno & al.

violet-brown, warted, with darker warts gathered in groups. The SEM shows an ornamentation of prominent and densely aggregated warts.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, the mountain ridge Sinap-Dag, 1000 m, beech forest, leaf litter of *Fagus sylvatica*, 4-X-2001, leg. K.O. Romanenko fc-304 [as *Didymium melanospermum*] (AH 45908).

*Didymium nigripes* (Link) Fr., Syst. Mycol. 3: 119 (1829)

This sample has been identified as *Didymium nigripes* based on its stipitate sporocarps, rarely exceeding 1 mm in height with a stalk at least 2 times larger than the sporothecal diameter. Peridium covered by white calcium carbonate crystals. Stalk dark-brown to black. Columella subglobose, dark-brown. Spores, 8–9 µm diam., globose to subglobose, violet-brown, ornamented with warts, some of which are in clusters.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Yalta Mountain-Forest Reserve, Gurzuf forestry, oak forest, leaf litter of *Quercus pubescens*, 5-X-1999, leg. I. O. Dudka fc-502 [as *Didymium minus*] (AH 45909).

REMARKS—*Didymium bahiense* Gottsb. is a species closely related to *D. nigripes* but its white columella contrasts with the black or dark-brown columella of *D. nigripes*. In addition, *D. nigripes* has a thinner stalk and smaller spores.

*Didymium squamulosum* (Alb. & Schwein.) Fr., Symb. Gasteromyc.: 19 (1818)

Sporocarps scattered, stipitate, forming large colonies. Sporotheca subglobose to lenticular. Peridium single, covered with white calcium carbonate crystals. Stalk amber or honey-yellow, with orange tints. Columella globose, the same color as the stalk. Capillitium hyaline to pale gray. Spores 10–11 µm diam., globose to subglobose, dark purplish-brown, with prominent dense warts and often collapsing into polygonal shapes.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Bakhchysarai forestry, cordon Ammonalnyi, 700 m, oak-maple forest, leaf litter of *Acer campestre* and *Quercus robur*, 25-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-287 (AH 45910).

REMARKS—*Didymium squamulosum* is a cosmopolitan species (Martin & Alexopoulos 1969).

*Didymium trachysporum* G. Lister, Essex Naturalist 20: 113 (1923) FIG. 2j

Sporocarps sessile, small, 0.1–0.2 mm diam, globose. Peridium double, with very firmly fused layers: the outer layer forming a white to pale-gray crust, the inner layer hyaline. Columella absent or rudimentary. Capillitium poorly developed, consisting of straight filaments, hyaline to slightly colored ≤1 µm diam. Spores 10–11 µm diam., globose to subglobose, violet, ornamented by

Myxomycetes from Crimea (Ukraine) ... 657

prominent warts, irregularly distributed with 2–3 sometimes fused into short crests. Under SEM the irregularly distributed warts are observed on spore surface.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Yalta forestry, the plato Nikitskaya Yayla, 1325 m, alpine meadow, on mosses and soil, 13-VI-2000, leg. K.O. Romanenko mc-5 (AH 45911).

REMARKS—*Didymium trachysporum* was first recorded for the Crimea by K.O. Romanenko (2002); our record represents the second for the peninsula.

*Licea kleistobolus* G.W. Martin, Mycologia 34: 702 (1942) FIG. 3f

This species can be easily recognized by its sessile sporocarps with a grayish, weakly iridescent broad apical operculum. Spores 7–8  $\mu\text{m}$  diam., globose to subglobose, yellowish-hyaline in transmitted light, ornamented with warts and groups of prominent warts.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Izobilniy forestry, cordon Taryer, 700 m, pine forest, bark of *Pinus pallasiana*, 26-IX-2000, leg. K.O. Romanenko mc-429 (AH 45912).

REMARKS—A thorough SEM study of *Licea kleistobolus* material from Baja California (Mexico) was carried out by Moreno et al. (2001).

*Licea minima* Fr., Syst. Mycol. 3: 199 (1829) FIG. 3g,h

Sporocarps sessile. Peridium splitting into polygonal plates, with the edges of each plate covered by tooth-like warts. Spores 9–10  $\mu\text{m}$  diam., globose to subglobose, rust-brown in mass and pale brown olivaceous in transmitted light, ornamented by prominent warts.

SPECIMENS EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Bakhchysarai forestry, the mountain ridge Uskularskiy, 700 m, pine forest, dead wood of *Pinus sylvestris*, 2-VIII-2001, leg. K.O. Romanenko mc-463 (AH 45913); Yalta forestry, cordon Grushovaya Polyna, 700 m, pine forest, dead wood of *Pinus* sp., 6-X-2001, 700 m, leg. K.O. Romanenko mc-387 (AH 45914).

*Licea operculata* (Wingate) G.W. Martin, Mycologia 34: 702 (1942) FIG. 3i,j

Sporocarps stipitate, 0.5–0.8 mm high overall. Sporotheca 0.05–0.1 mm diam., dehiscing by means of a round lid (operculum). Peridium blackish brown. Stalk 2–4 times longer than sporothecal diameter. Spores 10–11  $\mu\text{m}$  diam., globose to subglobose, hyaline-yellow, smooth and with a thickened wall portion.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Izobilniy forestry, cordon Asport, 450 m, bark of *Picea abies*, 2-X-2000, leg. K.O. Romanenko mc-202 (AH 45915).

658 ... Moreno & al.

REMARKS—A complete study of *Licea operculata* including the SEM photographs was carried out by Wrigley de Basanta & Lado (2005).

*Licea parasitica* (Zukal) G.W. Martin, Mycologia 34: 702 (1942) FIG. 3k

Sporocarps globose to pulvinate. Peridium opening through an operculum that covers the apical half of the sporotheca. Spores 14–15 µm diam., globose to subglobose, dark-brown in mass, greenish in transmitted light, smooth, with pale area covering a quarter to a half of the spore surface.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Bakhchysarai forestry, cordon Zubrovaya Polyana, bark of *Taxus baccata*, 18-VII-2001, 500 m, leg. K.O. Romanenko, mc-331, AH 45916.

*Licea variabilis* Schrad., Nov. Gen. Pl.: 18 (1797) FIG 3l

Sporophores are sessile sporocarps or plasmodiocarps. Peridium dark-brown, dehiscence irregular. Spores 10–12 µm diam., globose to subglobose or oval, grey in mass, pale yellow in transmitted light, with spinulose ornamentation.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, cordon Bukovskiy, 900 m, beech forest, wood of *Fagus sylvatica*, 10-VII-2001, leg. K.O. Romanenko mc-363 (AH 45917).

*Metatrichia vesparium* (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin & Alexop., Myxomycetes: 143 (1969) FIGS 2k,l, 3m

Sporocarps clustered on common stalk. Peridium thick, dark-brown. Stalk reddish-brown. Capillitium reddish, formed by elaters with slightly marked spiral bands that are ornamented with 1–2 µm long spines. Spores 9–10 µm diam., globose to subglobose, pale yellow, minutely spinulose.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, cordon Bukovskiy, 1000 m, beech forest, wood of *Fagus sylvatica*, 10-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-141 [as *Metatrichia horrida*] (AH 45918).

REMARKS—*Metatrichia horrida* Ing is a similar species with threads also spirally arranged within the sporotheca, but its elaters have more abundant and longer (3–5 µm) spines (Moreno et al. 1997).

*Perichaena pedata* (Lister & G. Lister) Lister ex E. Jahn, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 36: 667 (1919) FIG. 3n

Sporocarps stalked, 0.1–0.3 mm high overall. Peridium dark brown. Stalk well developed, darkish, cylindrical, the same height as the sporothecal

FIG. 3. Sporophores. a. *Diderma effusum*; b. *Diderma montanum*; c. *Diderma testaceum*; d. *Didymium difforme*; e. *Didymium minus*; f. *Licea kleistobolus*; g, h. *Licea minima*; i, j. *Licea operculata*; k. *Licea parasitica*; l. *Licea variabilis*; m. *Metatrichia vesparium*; n. *Perichaena pedata*. Scale bars: a–d, l, m = 1 mm; e = 0.5 mm; f–k, n = 0.1 mm.

Myxomycetes from Crimea (Ukraine) ... 659



660 ... Moreno & al.

diameter. Capillitium yellow, formed by branched filaments ornamented with warts and short spines. Spores 9–10  $\mu\text{m}$  diam., globose to subglobose, yellowish in transmitted light, warted.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, cordon Uzen-Bash, 800 m, beech forest, on fallen leaves and nutlets of *Fagus sylvatica*, 23-IX-2000, leg. K.O. Romanenko mc-237 [as *Hemitrichia minor*] (AH 45919).

REMARKS—Although widely distributed in the northern hemisphere (<http://discoverlife.org>), *Perichaena pedata* was not previously recorded from Crimea.

*Physarum cinereum* (Batsch) Pers., Neues Mag. Bot. 1: 89 (1794)

Sporocarps abundant, sessile. Peridium double, covered with white calcium carbonate granules. Capillitium composed of branching hyaline threads, with small, white, subglobose to fusiform nodes, sometimes fused in the sporocarp center, thus forming a variably sized pseudocolumella. Spores 8–9  $\mu\text{m}$  diam., globose to subglobose, violet-brown, verrucose.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, the mountain ridge Sinap-Dag, 900 m, beech forest, leaf litter of *Fagus sylvatica*, 15-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-302 (AH 45921).

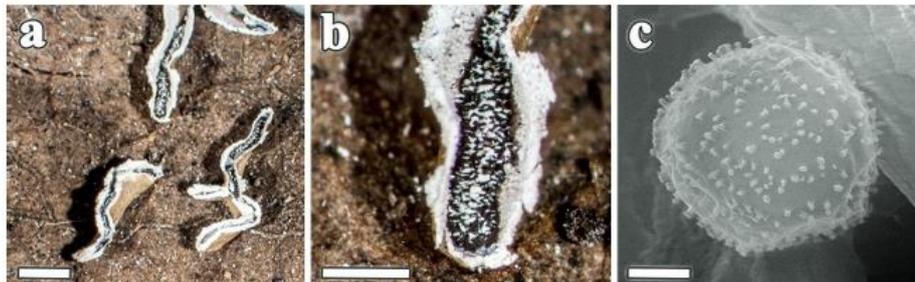


FIG. 4. *Physarum hongkongense*.  
a. Sessile sporocarps; b. Detail of capillitium; c. Spore ornamentation.  
Scale bars: a, b = 1  $\mu\text{m}$ ; c = 2  $\mu\text{m}$ .

*Physarum hongkongense* Chao H. Chung, Slime Moulds Hong Kong: 19 (1997)

FIG 4

Sporophores: sessile sporocarps or short plasmodiocarps, sinuous, strongly compressed laterally. Dehiscing along a pre-formed fissure at the top of the sporocarp. Peridium double, with outer layer limy, bright yellow or brown-yellowish and inner layer membranous, hyaline, iridescent. Capillitium reticulate, very abundant, formed by hyaline tubes with numerous, whitish, fusiform or subglobose nodes. Spores 8–9  $\mu\text{m}$  diam., globose to subglobose, violet-brown, minutely warted.

## Myxomycetes from Crimea (Ukraine) ... 661

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Bakhchysarai forestry, cordon Ammonalniy, 700 m, hornbeam forest, leaf litter of *Carpinus betulus*, 19-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-299 [as *Physarum bivalve*] (AH 45920).

REMARKS—*Physarum bogoriense* Racib. is a related species that differs from *Ph. hongkongense* morphologically by the shape of the sporocarps, which are not flattened laterally, and the apical dehiscence in irregular recurved lobes. We have not observed remarkable microscopic differences between the two species (spore measures and shape and colour of the capillitium). *Physarum bivalve* Pers. is also similar to *Ph. hongkongense* but differs by its white or pale brown peridium.

*Physarum hongkongense* is generally rare and recorded in relatively few locations in Canada, Cyprus, France, Japan, New Zealand, Puerto Rico, Spain, Taiwan, Thailand, and USA (<http://discoverlife.org>). Our record is new for the Ukraine.

*Reticularia jurana* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 44: 297 (1908)

Aethalium pulvinate, 2.5–25 mm diam. Cortex membranous, reddish-brown, covered by reticulate pattern. Pseudocapillitium formed by thin (1–2 µm diam.) branched filaments, smooth, reddish-brown, forming a closed network. Spores 6–8 µm diam., globose to subglobose, light brown; one half of the spore surface is reticulate, while the rest is smooth.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Izobilniy forestry, cordon Asport, 700 m, durmast forests, wood of *Quercus petraea*, 25-IX-2001, leg. K.O. Romanenko fc-380 (AH 45922).

REMARKS—The SEM examination reveals that one half of the spore is ornamented by a reticulum of 8–12 angular to hexagonal meshes with solid, unperforated walls, while the other hemisphere is smooth or only faintly ornamented (Moreno et al. 2013).

*Stemonitis flavogenita* E. Jahn, Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. 45: 165 (1904)

Sporocarps stipitate, sporotheca violaceous-brown, cylindrical, ≤6.5 mm high overall. Stalk blackish, hollow, horny, 2.5 mm tall. Columella spreading throughout the sporotheca and ending in an apical funnel. Capillitium comprising an outer peridial network (with small meshes) and an internal net (with very wide meshes). Spores 6–7.7 µm diam., globose to subglobose, brown violet in transmitted light, slightly spinulose.

SPECIMENS EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Izobilniy forestry, cordon Taryer, 600 m, oak-maple forest, wood of deciduous tree, 28-IX-2000, leg. K.O. Romanenko fc-89 (AH 45923); Bakhchysarai forestry, cordon Zubrovaya

662 ... Moreno & al.

Polyana, 450 m, oak–maple forest, wood of *Carpinus betulus*, 30-IX-2001, leg. K.O. Romanenko fc-419 (AH 45924).

REMARKS—The spore ornamentation of *Stemonitis flavogenita* is very similar to *S. splendens* Rostaf., which is distinguished by the absence of a columella funnel and an outer surface net with very large meshes. A photograph of sporocarps and detail of the columella of material from Chihuahua (Mexico) can be found in Salazar-Marquez et al. (2014).

*Stemonitis herbatica* Peck, Ann. Rep. N.Y. St. Mus. Nat. Hist. 26: 75 (1874)

Sporocarps stipitate, 5–6 mm tall overall. Stalk blackish, hollow, horny, 1.5–2 mm high. Capillitium formed by a surface net and internal branches with wide angular nodes. Spores 7–8 µm diam., globose to subglobose, pale violaceous, ornamented by small warts.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Central forestry, the hill Big Chuchel, 900 m, beech forest, leaf litter of *Fagus sylvatica*, 13-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-282 (AH 45925).

*Symphycarpus amaurochaetoides* Nann.-Bremek., Proc. K. Ned. Akad.

Wetensch., Ser. C, 70: 220 (1967)

FIGS 2m–o

Sporocarps stipitate, violet-blackish, clustered, forming a pseudoaethalium. Stalk conspicuous, black, expanding into a well-developed columella that extends to the sporothecal apex. Capillitium dark, smooth, with no surface net, although sometimes ends of threads join to form small teeth. Spores 6–8 µm diam., globose to subglobose, brown-violaceous, with a faint and incomplete reticulum (similar to spore ornamentation of *Stemonitis fusca* Roth). SEM examination reveals an ornamentation formed by perforated walls, with a few pillars raising the walls above the surface of the spore.

SPECIMEN EXAMINED: UKRAINE, CRIMEA, Crimean Nature Reserve, Bakhchysarai forestry, cordon Zubrovaya Polyana, 450 m, alder–maple forest, dead wood of *Acer campestre*, 19-VII-2001, leg. K.O. Romanenko fc-277 (AH 45926).

REMARKS—A rather rare species, known mostly from Europe (<http://discoverlife.org>).

#### Acknowledgements

We wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez (Electron Microscopy Service, University of Alcalá de Henares) for their invaluable help with the SEM. We also thank to Dr. Luis Monje and Mr. A. Pueblas (Department of Drawing and Scientific Photography, Alcalá University) for their help in the digital preparation of the photographs, and we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study. The authors are

grateful to Dr. S.L. Stephenson (University of Arkansas, USA) and Dr. M. Lizárraga (Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, México) for reviewing the manuscript and providing useful comments.

#### Literature cited

- Buyck B. 1988. The *Diderma spumarioides-globosum* complex (*Myxomycetes*). Bulletin du Jardin botanique National de Belgique 58(1/2): 169–218. <https://doi.org/10.2307/3668407>
- Dudka IO. 2000. New for Ukraine nivale myxomycete species from Crimea. Ukrainian Botanical Journal 57: 57–61. [in Ukrainian].
- Dudka IA, Kuzub VV, Romanenko EA. 1999. Myxomycetes of the Yalta Mountain-Forest Nature Reserve (Crimea, Ukraine). Mikologiya i Fitopatologiya 33(5): 307–315. [in Russian].
- Leontyev DV. 2005. New findings of myxomycetes in the reserve Cape Martyan and the Yaltinskiy Mountain-Forest Reserve. 221–224, in: The Reserves of Crimea: biodiversity on priority territories. Simferopol.
- Leontyev DV, Kochergina AV, Kryvomaz TI (eds). 2009. Congress expeditions report. Proceedings of 6th International Congress on the Systematics and Ecology of *Myxomycetes* (Nikita Botanic Garden, Yalta, Crimea, Ukraine, 4–11 October 2008). Kyiv-Kharkiv. 24 p.
- Leontyev DV, McHugh R, Fefelov KA, Kochergina AV. 2011. New and rare *Myxomycetes* of Ukraine. 2. Southwest Crimea. Nova Hedwigia 92: 245–256. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2011/0092-0245>
- Leontyev D, Schnittler M, Stephenson SL. 2015. A critical revision of the *Tubifera ferruginosa* complex. Mycologia 107(5): 959–985. <https://doi.org/10.3852/14-271>
- Léveillé JH. 1842. Observations médicales et énumération des plantes requéillions en Tauride. 33–242, in: AN de Demidoff (ed.). Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, vol. 2.
- Martin GW, Alexopoulos CJ. 1969. The *Myxomycetes*. University of Iowa Press.
- Moreno G, Lizárraga M, Illana C. 1997. *Metatrichia horrida* (*Myxomycetes*), an African species in the Baja California Peninsula (Mexico). Mycotaxon 64: 385–392.
- Moreno G, Illana C, Lizárraga M. 2001. SEM studies of the myxomycetes from the Peninsula of Baja California (Mexico), III. Additions. Annales Botanici Fennici 38: 225–247.
- Moreno G, Castillo A, Deschamps JR. 2013. Critical revision of myxomycetes in the Buenos Aires BAFC herbarium — 1. Mycotaxon 123: 63–79. <https://doi.org/10.5248/123.63>
- Novozhilov YK. 1988. Epiphytic Myxomycetes in some regions of the USSR. Analysis of their substrate and habitat distribution. Mikologiya i Fitopatologiya 22(4): 301–307 [in Russian].
- Poulain M, Meyer M, Bozonnet J. 2011. Les Myxomycètes. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie.
- Romanenko EA. 2002. *Myxomycetes* of main communities in Crimean Nature Reserve. Ukrainian Botanical Journal 59(6): 730–735 [in Ukrainian].
- Romanenko EA. 2006. *Myxomycetes* of Crimean Nature Reserve. PhD dissertation thesis. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany. 20 p. [in Ukrainian].
- Salazar-Márquez C, Lizárraga M, Moreno G. 2014. *Myxomycetes* de matorral xerófilo del municipio de Juárez, Chihuahua, México. Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 38: 67–77.
- Sánchez A, Moreno G. 2014. *Myxomycetes* from the Guadarrama National Park. Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid. 38: 79–101.
- Wrigley de Basanta D, Lado C. 2005. A taxonomic evaluation of the stipitate *Licea* species. Fungal Diversity 20: 261–314.



*A new species of Hemitrichia in succulent plants*A NEW SPECIES OF *HEMITRICHIA* IN SUCCULENT PLANTS

\* G. MORENO, A. CASTILLO, A. LÓPEZ-VILLALBA &amp; A. SÁNCHEZ

Dpto. de Ciencias de la Vida (Botánica), Edificio de Biología, Universidad de Alcalá, 28805  
Alcalá de Henares, Madrid, Spain  
Correspondence to \*: gabriel.moreno@uah.es

**Summary.** MORENO, G., A. CASTILLO, A. LÓPEZ-VILLALBA & A. SÁNCHEZ. (2017). A new species of *Hemitrichia* in succulent plants. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 41: 31–35. *Hemitrichia succulenticola* is described as a new species to science based on abundant material collected on remains of *Opuntia* spp. from Spain and Mexico. This new species can be distinguished from other members of the genus by brown to orange brown globose sporocarps, a capillitium network of tubular threads with few free ends and big warty spores. Images of diagnostic morphological features are provided.

Key words: *Amoebozoa*, myxobiota, slime moulds, taxonomy.

**Resumen.** Una nueva especie de *Hemitrichia* de plantas suculentas. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 41: 31–35.

Se describe *Hemitrichia succulenticola* como una nueva especie para la ciencia basada en abundante material recogido en restos de cladodios de *Opuntia* spp. de España y México. Esta nueva especie se diferencia de otros miembros del género por sus esporocarpos pardos a pardo anaranjados, el capilicio formado por una red de filamentos tubulares con pocas terminaciones libres y las esporas grandes y verrugosas. Se proporcionan imágenes de sus características morfológicas.

Palabras clave: *Amoebozoa*, myxobiota, hongos mucilaginosos, taxonomía.

## INTRODUCTION

The genus *Hemitrichia* Rostaf. (*Trichiaceae*, *Trichiales*) includes at present 26 species (LADO, 2005-2017) and is widely represented in Spain. The genus comprises species with both plasmodiocarps and sporocarps. It is characterized by the presence of tubular branched threads in the capillitium, forming an elastic net with few free ends. This feature differentiates the genus *Hemitrichia* from the genus *Trichia* Haller, which has an elateriform capillitium with tubular, elastic, free and simple threads, rarely branched, and with many free ends.

This paper describes a *Hemitrichia* species that has been misinterpreted by different authors (LADO, 1993; LADO & PANDO, 1997; LIZÁRRAGA & *al.*, 1999; MORENO & *al.*, 2000; LIZÁRRAGA & *al.*, 2004, SÁNCHEZ & MORENO, 2016) and confused with *Hemitrichia minor*. The new species is apparently very frequent in xeric areas, where *Opuntia* spp. grows.

## MATERIALS &amp; METHODS

We studied samples from Mexico (Baja California) and Spain (Almería, Badajoz, Cádiz, Gran

G. MORENO, A. CASTILLO, A. LÓPEZ-VILLALBA & A. SÁNCHEZ

Canaria, Segovia and Tenerife). The new species has been introduced in the Mediterranean region with *Opuntia* spp. plantations.

The material studied is preserved in the herbarium AH (Plant Biology herbarium of the University of Alcalá, Madrid; Spain).

Slide mounts in Hoyer's medium for each specimen are preserved in AH. Spore measurements were made using an oil immersion objective and included such surface structures as warts and spines.

Scanning electron microscopy (SEM) micrographs were obtained at the University of Alcalá using a Zeiss DSM-950 instrument. Sporocarps were rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28-30%) for 30 minutes, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 minutes, fixed for two hours in pure ethylene glycol dimethyl ether (= 1,2-dimethoxymethane) and finally immersed in pure acetone for at least two hours followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This technique allows the use of very little material (part of a single sporocarp or no more than a few spores).

#### DESCRIPTION

*Hemitrichia succulenticola* G. Moreno, A. Castillo, López-Villalba & A. Sánchez, *sp. nov.*

= *H. minor* G. Lister, *sensu auct. pluribus* non G. Lister

*Etymology.* *Succulenticola* (from Latin *succulentus* = fleshy and *cola* = dweller) refers to the habitat on which it grows (succulent plants).

*Typus.* SPAIN, Cádiz, Alcalá de los Gazules, on cladodes of *Opuntia ficus indica*, 14-XI-1992, G. Moreno & A. Ortega, AH 16114 holotype, MycoBank MB 820097.

*Additional specimens examined.* MEXICO, Baja California, Ensenada, Las Chichiuas, on cladodes of *Opuntia ficus indica*, 1-II-1996, M. Lizárraga, AH 20080. SPAIN, Almería, Los Retacos, road from Tabernas to Turrillas, on cladodes of *Opuntia ficus indica*, 25-II-1994, G. Moreno, A. Altés & C. Illana, AH 16651; Almería, dry riverbed from Tabernas to Turrillas, 16-II-1997, G. Moreno, A. Altés, C. Illana, J. Checa & M.N. Blanco, AH 45734. Badajoz, Azuaga, "Finca La Jacoba", on cladodes of *Opuntia ficus indica*,

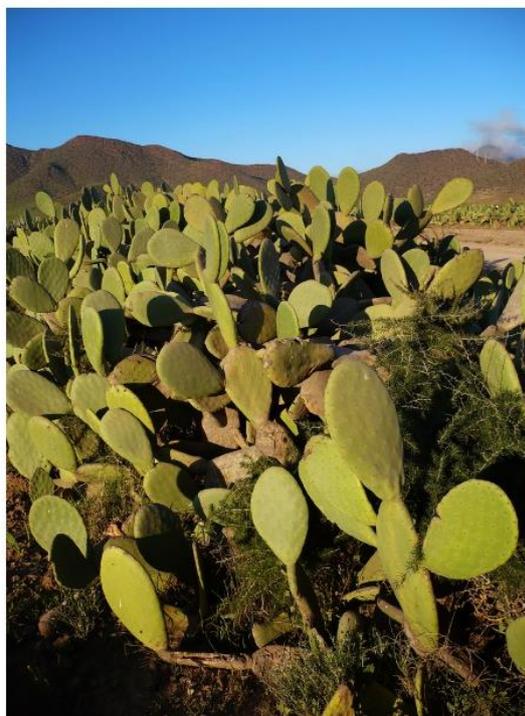


Fig. 1.- Spain, characteristic vegetation where the holotype was collected.

3-X-1990, J. R. García, AH 13031; idem, 6-III-1992, idem, AH 16118; idem, AH 16127; idem, AH 16169; idem, 10-XI-1992, AH 16170; idem, 23-XI-1993, AH 16304, isoparatype in BPI. Cádiz, Alcalá de los Gazules, on cladodes of *Opuntia ficus indica*, 14-XI-1992, G. Moreno & A. Ortega, AH 15496; idem, AH 16100; idem, AH 16110; idem, AH 16115. Gran Canaria, Barranco de Guayadeque, 20-XII-1979, on cladodes of *Opuntia ficus indica*, G. Moreno & C. Lado, AH 47012; idem, AH 47012; idem, AH 47013; idem, AH 47014; idem, AH 47015; idem, AH 47016. Segovia, Monte La Viña, Segovia capital, on cladodes of *Opuntia* sp., 15-XII-2003, AH 26451. Tenerife, Vilaflor near Pino Gordo, 28° 9' 54" N, 16° 38' 11" W, 2006 m, on cladodes of *Opuntia ficus indica*, 30-IV-2016, A. Sánchez, A. López-Villalba, L. Monje & G. Moreno, AH 46140; idem, AH 46141.

Sporocarps scattered or clustered, globose to subglobose (0.4–0.8 mm in diam) or short plasmodiocarps (up to 1.5 mm in length), brown to orange brown, sessile or rarely with a very short

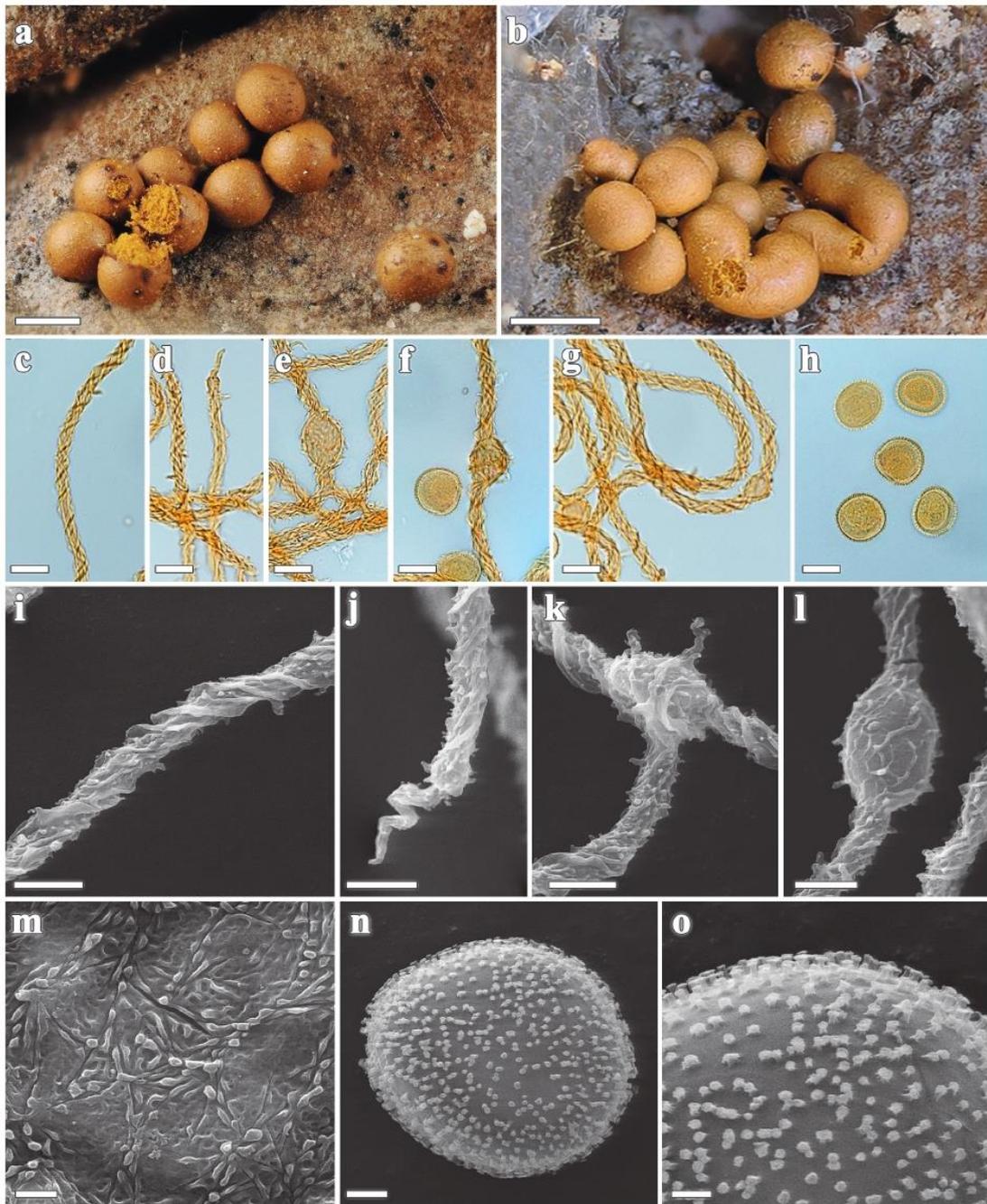
A NEW SPECIES OF *HEMITRICHIA* IN SUCCULENT PLANTS

Fig. 2- *Hemitrichia succulenticola* G. Moreno, A. Castillo, López-Villalba & A. Sánchez holotype AH 16114, a-b. Sporocarps, c. Detail of capillitium, d. Free ends of capillitium, e-g. Capillitium with globular to oval widening, h. Spores. i. Detail of capillitium, j. Free ends of capillitium, k-l. Capillitium with globular to oval widening, m. Inner surface of peridium, n. Spore, o. Details of the spore ornamentation. Scale bars: a-b = 0.5 cm, c-h = 10  $\mu$ m, i-l = 5  $\mu$ m, m = 2  $\mu$ m, n = 2  $\mu$ m, o = 1  $\mu$ m.

G. MORENO, A. CASTILLO, A. LÓPEZ-VILLALBA &amp; A. SÁNCHEZ

blackish brown stalk. Hypothallus inconspicuous. Peridium double, with two layers that keep together, persistent, fragile, membranous; under SEM inner surface striate and papillate. Irregular dehiscence. Capillitium and spores in mass orange yellow. Capillitium formed by a network of tubular threads, elastic, yellow to olivaceous brown, paler in transmitted light, tubules 2–3  $\mu\text{m}$  in diam., flexuous, branched, tangled, with globular to oval widenings and few short and sharp free ends. The tubular filaments are ornamented with 3–4 prominent and irregular spirals and pronounced and abundant spines clearly visible under SEM. Spores globose to subglobose, 12–15.2  $\times$  (11–)12–14.4(–14.8)  $\mu\text{m}$  in diam., av. 12.6–14.1  $\times$  12–13.5  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{av}$  = 1.04–1.06, pale yellow in transmitted light, warted. Under SEM spore ornamentation is formed by pila with irregular distribution.

Habitat and distribution: This is a succulenticolous species occurring isolated or gregarious. It is apparently very frequent in areas with *Opuntia* spp.

#### DISCUSSION

*Hemitrichia succulenticola* is characterized by its brown to orange brown globose sporocarps, its capillitium consisting of anastomosed tubules with spiral bands and globular to oval expansions and few free ends, its (sub)globose spores (12.6–14.1  $\times$  12–13.5  $\mu\text{m}$  on average), and by growing on succulent plants.

*Hemitrichia succulenticola* is macroscopically similar to *Perichaena corticalis*. But the latter species has a quite different capillitium, with pored, irregular branches with neither spirals nor spines (MORENO & al., 2000). *Perichaena corticalis* usually grows on bark of deciduous riparian trees, such as *Populus* and *Betula*.

*Hemitrichia succulenticola* could be confused with *Trichia agaves*, which also grows on succulent plants, but the latter species shows a tessellate peridium, not papillated on the inner surface, the capillitium has faint spirals bands, scarce spines and it lacks the typical swellings shown by the proposed new species (MORENO & al., 2000).

*Hemitrichia minor* differs from the proposed new species by its minute pale yellowish-buff sporocarps (0.2–0.4 mm diam.), smaller spores (9–10  $\mu\text{m}$  in diam.), and growth on bark of dead and living trees, moss and dead leaves (LISTER, 1911, 1925). The capillitium of *H. minor* consists of a loose network of flaccid yellow threads, which shows bulbous expansions also present in *Hemitrichia succulenticola*. This feature has been the reason of misinterpretation of this latter species by different authors (LADO & PANDO, 1997; LIZÁRRAGA & al., 1999; MORENO & al., 2000; LIZÁRRAGA & al., 2004).

#### ACKNOWLEDGMENTS

We wish to express our gratitude to Dr. Harald Singer for revision of the manuscript. We thank Dr. L. Monje and Mr. A. Pueblas of the Department of Drawing and Scientific Photography at the University of Alcalá for their help in the digital preparation of the photographs. We thank Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez of the Electron Microscopy Service of the University of Alcalá for their invaluable help with the SEM. Thanks are extended to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium for his assistance with the specimens examined in the present study.

#### BIBLIOGRAPHY

- LADO, C. (1993). Cuadernos de trabajo de Flora Micológica Ibérica 7. Bases corológicas de la Flora Micológica Ibérica. Números 376-692. C.S.I.C. Real Jardín Botánico. 305 págs.
- LADO, C. (2005-2017). An on line nomenclatural information system of *Eumycetozoa*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (22-3-2017).
- LADO, C. & P. PANDO (1997). *Myxomycetes*, I. *Ceratiomyxales*, *Echinosteliales*, *Liceales*, *Trichiales*. *Flora Mycologica Iberica* 2: 1-323.
- LISTER, G. (1911). Two new species of *Mycetozoa*. *J. Bot.* 49: 61–62.
- LISTER, A. & G. LISTER (1925). A monograph of the *Mycetozoa*. A descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British

A NEW SPECIES OF *HEMITRICHIA* IN SUCCULENT PLANTS

- Museum. Oxford University Press 222 p.
- LIZÁRRAGA, M., C. ILLANA & G. MORENO (1999). SEM studies of the *Myxomycetes* from the Peninsula of Baja California (Mexico), II. *Hemitrichia* to *Trichia*. *Ann. Bot. Fenn.* 36: 187–210.
- LIZÁRRAGA, M., G. MORENO & C. ILLANA (2004). Contribución al estudio de los *Myxomycetes* de la Península de Baja California, México. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 22: 43–54.
- MORENO, G., M. LIZÁRRAGA, C. ILLANA, A. CASTILLO & M. OLTRA (2000). *Hemitrichia agaves* sp. nov. un nuovo *Myxomycetes* delle piante grasse dal Messico e dalla Spagna. *Rivista Micol.* 43(1): 5–16.
- SÁNCHEZ, A. & G. MORENO (2016). Catálogo de *Myxomycetes* de Segovia. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 40: 37–68.



---

***Comatricha parvula* sp. nov. and other Myxomycetes recorded from Extremadura (Spain) and adjacent areas**

---

**MYCOTAXON**

ISSN (print) 0093-4666 (online) 2154-8889 Mycotaxon, Ltd. ©2018

July–September 2018—Volume 133, pp. 523–550

<https://doi.org/10.5248/133.523>

---

***Comatricha parvula* sp. nov. and other myxomycetes recorded from Extremadura (Spain) and adjacent areas**GABRIEL MORENO<sup>1\*</sup>, ÁNGELA LÓPEZ-VILLALBA<sup>1</sup>,  
AURELIO CASTILLO<sup>1</sup>, JUAN RAMÓN GARCÍA<sup>2</sup><sup>1</sup> *Departamento de Ciencias de la Vida (Botánica), Facultad de Biología,  
Universidad de Alcalá, 28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain*<sup>2</sup> *Teodoro de Vera 8, 06920 Azuaga, Badajoz, Spain*\*CORRESPONDENCE TO: [gabriel.moreno@uah.es](mailto:gabriel.moreno@uah.es)

**ABSTRACT**—Sixty-three myxomycete species from the southwestern Iberian Peninsula are recorded. The most interesting species are commented upon and presented with LM and SEM microphotographs of their distinguishing features. *Comatricha parvula* is described as a new species characterised by its small size and compared with morphologically similar species.

**KEY WORDS**—*Amoebozoa*, chorology, myxobiota, slime moulds, taxonomy

**Introduction**

The current work focuses on a Mediterranean area located in the western southwest Iberian Peninsula and considered to be of great biogeographical interest. The region includes the Autonomous Communities of Extremadura, west Castilla-La Mancha and north Andalucía (Fig. 1). Climatically, this area is part of the Mediterranean domain, with a prominent summer dry period and spring and autumn rainfall that can average 650 mm per year. The most studied woodland and shrubland communities are holm oak groves (*Quercus obtusifolia* Lam. [= *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.]), cork oak groves (*Quercus suber* L.), meadows with holm oaks and cork oaks, Pyrenean oak groves (*Quercus pyrenaica* Willd.), chestnut groves (*Castanea sativa* Mill.),



FIG. 1.. The general study area covered during the research reported herein.

riparian forests (*Salix* spp., *Populus* spp., and *Ulmus* spp.), rockrose scrubs (*Cistus* spp.), pinewoods (*Pinus* spp.), and eucalyptus plantations (*Eucalyptus* spp.) (Arrojo Martín 2006).

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 525

The largest number of samples were obtained from “La Campiña Sur” where, as in much of Extremadura and bordering areas, there appear “dehesas” formed mainly by meadows with oaks and cork oaks. In places where human activity is not so obvious, native vegetation remnants appear as holm oak groves along with Mediterranean scrub communities. On the banks of streams and rivers, the dominant vegetation is represented by “adelfares” (*Nerium oleander* L.) and “tamujares” (*Securinega tinctoria* (Loefl.) Rothm.), accompanied by brambles (*Rubus ulmifolius* Schott), reeds (*Juncus* spp.), hawthorn (*Crataegus monogyna* Jacq.), and wild rosebushes (*Rosa* spp.). Prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) also grows in particular areas.

In spite of the potential number of interesting habitats for myxomycete development, only a few studies have been carried out in this area, not sufficient for properly understanding the myxobiota of these communities. The most important work was carried out in Monfragüe National Park (Cáceres, Extremadura) by Moreno & al. (1990), who tabulated 60 species.

Subsequent studies (Moreno & al. 1991) increased the number of species to 83. In the decade of the 1990's, new sites increased with the studies of García & al. (1996), Illana & al. (1997), and Castillo & al. (2000) and the doctoral theses by Illana (1992) and Castillo (1999). Finally, in the 2000's, Oltra & Lado (2015, 2016) covered myxomycete species from the entire Iberian Peninsula.

### Material & methods

The examined material included specimens obtained from field samples (collected mainly by J.R. García) that represented 63 species of myxomycetes. Specimens were deposited in the herbarium of the Life Sciences Department (Botany), University of Alcalá, Madrid, Spain (AH).

Spore measurements (taken using oil immersion) include surface structures such as spines or warts. Light microscopy (LM) was carried out with a Nikon Eclipse 80i microscope equipped with a DS-5M automatic photographic system. Scanning electron micrographs (SEM) were produced by a Zeiss DSM-950 microscope. For ultramicroscopic studies, material was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28–30%) for 30 min, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 min, fixed for 2 h in pure ethylene glycol dimethyl ether (1,2-dimethoxymethane), and finally immersed in pure acetone for at least 2 h. This was followed by critical point drying and sputtering with gold-palladium. This technique allows the use of very little material (i.e., part of a single sporocarp or sometimes no more than a few spores). Terminology used to describe spore ornamentation follows Rammeloo (1974, 1975).

526 ... Moreno & al.

**Taxonomy**

*Arcyria affinis* Rostaf., Sluzowkce Monogr.: 276. 1875.

FIG. 2

The sample AH 48694 comprises grouped sporocarps with stalks that reach 0.7 mm long. Capillitium rosy to yellow-creamy, falling easily from the calyculus and expanding over the substrate. Capillitial threads with a variable and patent ornamentation consisting of warts, spines, and cogs, similar to those indicated by Nannenga-Bremekamp (1991). Spores 7–8 µm in diam., globose to subglobose, with the ornamentation typical of *Arcyria* species. Under SEM the inner surface of calyculus is ornamented by a well-developed reticulum. The capillitial tubes with abundant thick half rings and cogs, and spore ornamentation is formed by little baculae and a few groups of more prominent warts.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo El Cañaveral, on wood of *Nerium oleander*, 10-I-1993, leg. J.R. García (AH 16468); 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 48694 with *Physarum album*); 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 48695, with *Comatricha nigra*, *Licea kleistobolus*, and *Physarum album*).

COMMENTS—Our species concept of *Arcyria affinis* follows Nannenga-Bremekamp (1991), who considered *A. similis* (Racib.) Racib. ex Berl. a synonym (see also Lado 2018).

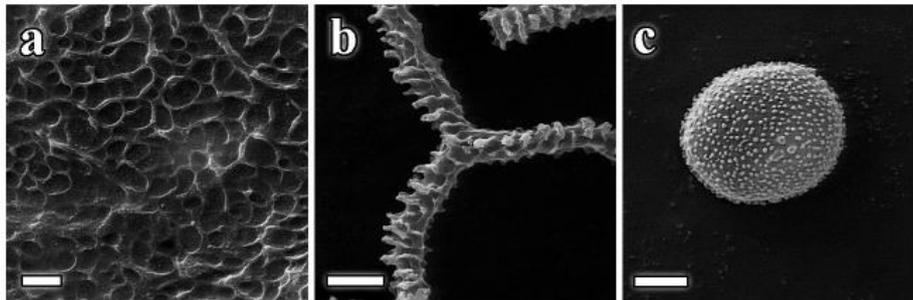


FIG. 2. *Arcyria affinis* (AH 48694). a. Detail of the reticulated inner surface of the calyculus. b. Capillitium. c. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a – c = 2 µm, b = 5 µm.

*Arcyria cinerea* (Bull.) Pers., Syn. Meth. Fung.: 184. 1801.

FIG. 3

Sporocarps grouped, the capillitium congested, slightly elastic, yellowish white. Spores globose to subglobose, 6–7 µm diam., yellowish grey. Under SEM the inner surface of calyculus is ornamented by faint warts and a fine reticulum. The capillitial tubes abundant and with thick warts; the spores are ornamented by little baculae and a few groups of more prominent warts.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 30-IX-1989, leg. J.R. García (AH 48649, with *Comatricha anomala*); on wood

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 527

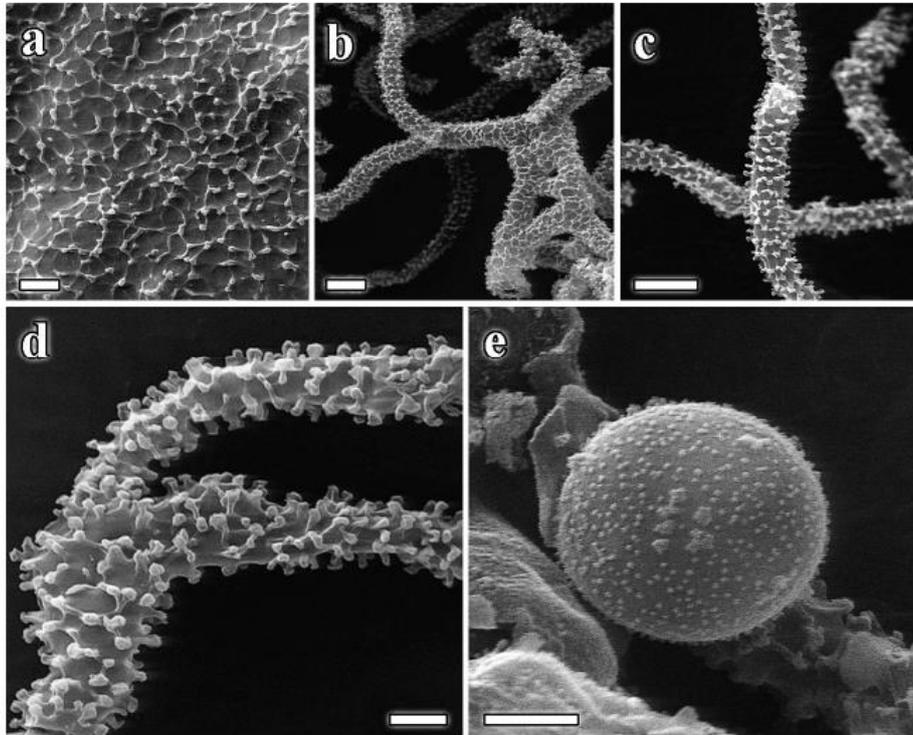


FIG. 3. *Arcyria cinerea* (AH 20688). a. Detail of the calyculus inner surface with warts and a fine reticulum. b-c. Capillitium. d. Detail of capillitium ornamentation (SEM). e. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a, d, e = 2  $\mu$ m, b, c = 5  $\mu$ m.

of *Nerium oleander*, 7-VI-1991, leg. J.R. García (AH 16372, with *Trichia affinis*); Finca La Sierra, on wood of *Eucalyptus* sp., 15-X-1989, leg. J.R. García (AH 48650); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on wood of *Populus alba*, 9-X-1992, leg. J.R. García (AH 48744, with *Trichia crateriformis*); twigs of *Rubus* sp., 31-X-1992, leg. J.R. García (AH 16325); on wood of *Populus alba*, 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 20688, with *Arcyria incarnata*).

COMMENTS—The sample AH 20688 contains two *Arcyria* species, *A. incarnata*, and *A. cinerea*, which can be confused because both produce mature stages that may have yellowish hues. *Arcyria incarnata* is distinguished by its scattered fructifications that are generally globose to subglobose, a capillitium that forms a lax net, and larger (7.1–9.4  $\mu$ m diam.) spores (Rammeloo 1981).

*Arcyria incarnata* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., *Observ. Mycol.* 1: 58. 1796. FIG. 4

Capillitium elastic, lax, pale yellowish pink. Under SEM the inner surface of the calyculus is ornamented by prominent spines. The tubes of the capillitium have abundant spines, rings, and half rings, and the spore ornamentation is typical of *Arcyria* species.

528 ... Moreno & al.

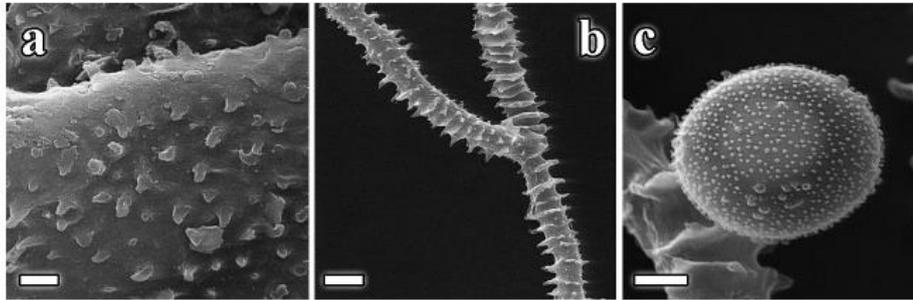


FIG. 4. *Arcyria incarnata* (AH 20688). a. Detail of the calyculus inner surface with spines. b. Capillitium. c. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a-c = 2  $\mu$ m, b = 5  $\mu$ m.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Populus alba*, 1-I-1991, leg. J.R. García (AH 48652); on wood of *Rubus* sp., 20-X-1991, leg. J.R. García (AH 48698, with *Comatricha anomala*); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on wood of *Populus alba*, 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 20688, with *Arcyria cinerea*); Peraleda del Zaucejo, Finca Galafate, Puente Arroyo del Madroño, on wood of *Salix fragilis*, 21-X-1994, leg. J.R. García (AH 16267); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, debris of *Eucalyptus* sp., 24-XI-1994, leg. J.R. García (AH 48686).

*Arcyria minuta* Buchet, Mém. Acad. Malagache 6: 42. 1927.

FIG. 5

Sporocarps small, <math>3 \times 1.3\text{ mm}</math>, rosy to flesh-coloured. Stalk dark, about 1 mm long. Calyculus <math><0.7\text{ mm}</math> diam. Capillitium firmly attached to the calyculus. Capillitial threads non-elastic, ornamented with rings. Under SEM the capillitial tubes show prominent warts, rings, and half rings, and the spores exhibit the ornamentation typical of *Arcyria* species.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 11-IX-1991, leg. J.R. García (AH 48697); 2-IV-1991, leg. J.R. García (AH 48651).

COMMENTS—*Arcyria minuta* is characterised by its small size. According to Rammeloo (1981), *Arcyria insignis* Kalchbr. & Cooke can be distinguished

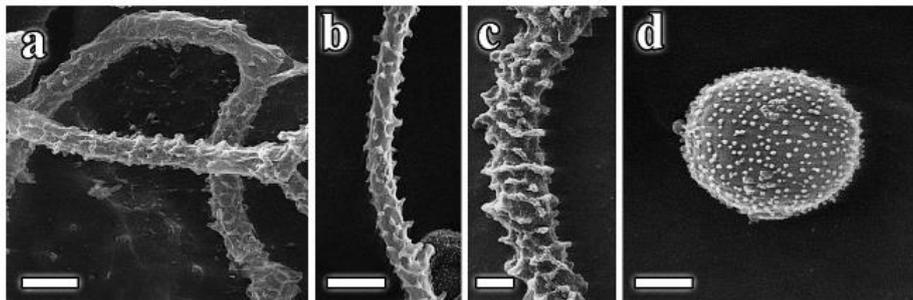


FIG. 5. *Arcyria minuta* (AH48651). a-b. Capillitium. c. Detail of the capillitium ornamentation (SEM). d. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a-b = 5  $\mu$ m, c-d = 2  $\mu$ m.

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 529

from *A. minuta* by its capillitium, which has a less conspicuous ornamentation consisting of spirally arranged warts.

*Arcyria obvelata* (Oeder) Onsberg, *Mycologia* 70: 1285. 1979 ["1978"].

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, dried trunk of *Populus* sp., 4-I-1988, leg. J.R. García (AH 48653); on wood of *Nerium oleander*, 11-IX-1991, leg. J.R. García (AH 48654).

*Badhamia foliicola* Lister, *J. Bot.* 35: 209.1897.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Finca Casas Viejas, leaves of *Quercus obtusifolia* and grasses, 23-VI-1992, leg. J.R. García (AH 48705); Fuentes de León, "Camino del Rincón", on leaves and twigs of *Quercus obtusifolia*, and grasses, 18-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20677); Granja de Torrehermosa, Finca El Río, leaves of *Populus nigra*, 24-VI-1992, leg. J.R. García (AH 16527); CÁCERES, Hoyos, road to Valverde del Fresno, km 4, fronds/blades of *Pteridium aquilinum*, 25-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20709); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Finca El Cintado, leaves of *Populus alba*, 27-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20713); Cortijo El Río, grasses and debris of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46529, with *Physarum cinereum*).

COMMENTS—The sample AH 20713 from Finca El Cintado consists of decarbonated sporocarps, which gives them an iridescent colour. Capillitium badhamioid, formed by very thin filaments. The sample occurred on *Populus alba* leaves, which demonstrates the foliicolous habit of *Badhamia foliicola*.

The sample AH 20677 (on leaves and sticks of *Quercus obtusifolia*) is copious, with the sporocarps forming large colonies. Peridium decarbonated, with violaceous-iridescent colours, with white veins of calcium carbonate coming from the inner capillitium. Capillitium abundant, thin, white, and typically badhamioid. Spores 11–12 µm diam., globose to subglobose, free, pale violet, verrucose.

Finally, the spores of the sample AH 46529 appear in clusters that are easily separated, and some sporocarps have developed a whitish to straw-yellow stalk, such as Lister (1925) indicated.

*Badhamia gracilis* (T. Macbr.) T. Macbr., *Myxomycetes*: 35. 1934.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, close to Finca La Paloma, on cladodes of *Opuntia ficus-indica*, 26-X-1990, leg. J.R. García (AH 48660); close to Herrador's Valley, on cladodes of *Opuntia ficus-indica*, 14-IV-1991, leg. J.R. García (AH 48661); close to Finca La Jacoba, on cladodes of *Opuntia ficus-indica*, 10-X-1992, leg. J.R. García (AH 48655); 23-X-1997, leg. J.R. García (AH 48733, with *Physarum spectabile*; AH 48734).

COMMENTS—The sample AH 48661 fruited copiously on cladodes of *Opuntia ficus-indica*. Spores 13–15 µm diam., polyhedral, dark brown, verrucose.

530 ... Moreno & al.

Castillo & al. (1996) studied the type specimen of *Badhamia gracilis*, but our taxonomic concept follows Moreno & Oltra (2010).

***Badhamia melanospora*** Spieg., Anales Soc. Ci. Argent. 10: 150. 1880.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, close to Finca La Paloma, on cladodes of *Opuntia ficus-indica*, 26-X-1990, leg. J.R. García (AH 48659).

COMMENTS—The spores of the sample are typical of this species, being 18–20(–22) µm in diam, polyhedric, dark brown, and verrucose. When Castillo & al. (1996) studied the type material of *Badhamia melanospora*, they proposed the illegitimate combination *B. melanospora* var. *gracilis* (Spieg.) A. Castillo & al. Moreno & Oltra (2010) later established that *B. melanospora* and *B. gracilis* represent different taxa, and our taxonomic concept follows those authors.

***Badhamia panicea*** (Fr.) Rostaf.,

Jahrb. Nassauischen Vereins Naturk. 27–28: 71. 1873.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, bark of *Populus alba*, 26-X-1995, leg. J.R. García (AH 20686); close to Finca Rosa Martínez, 580 m, on wood of *Eucalyptus* sp., 7-XII-1997, leg. J.R. García (AH 48646, with *Comatricha tenerima*); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Finca Las Canalejas, 540m, on bark of *Nerium oleander*, 12-I-1998, leg. J.R. García (AH 48658).

COMMENTS—The sporocarps of the sample AH 20686 have a badhamioid capillitium that tends to join in the centre of the sporocarp, forming the white pseudocolumella characteristic of *Badhamia panicea*, as indicated by Moreno & Oltra (2010).

***Badhamia utricularis*** (Bull.) Berk., Trans. Linn. Soc. London 21: 153. 1853.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Finca El Morro, on twigs of *Quercus obtusifolia*, 27-XII-1991, leg. J.R. García (AH 48707); Arroyo Argallón, on wood of *Quercus obtusifolia*, 20-VI-1992, leg. J.R. García (AH 48710); Granja de Torrehermosa, Finca El Revuelo, on wood of *Pinus*, 20-XII-1991, leg. J.R. García (AH 16253); close to Finca El Río, on bark of *Quercus obtusifolia*, 31-XII-1991, leg. J.R. García (AH 48702); Arroyo Quejigo, on wood of *Populus alba*, 22-XII-1994, leg. J.R. García (AH 48684); CÁCERES, Hoyos, at the end of the village, crossroads with the road to Cilleros, on branch of *Quercus suber*, 26-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20702).

COMMENTS—The sporocarps of the sample AH 16253 show abundant pseudo-stipes formed by of straw-yellow hypothallus, and clustered spores, which are easily separated under pressure. However, the sporocarps of the sample AH 48707 show a very shrunken or even absent hypothallus, although the spores remain together.

***Ceratiomyxa fruticulosa*** (O.F. Müll.) T. Macbr.,

N. Amer. Slime-Moulds: 18. 1899.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, 540 m, on bark of *Populus nigra*, 6-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20683, with *Trichia varia*).

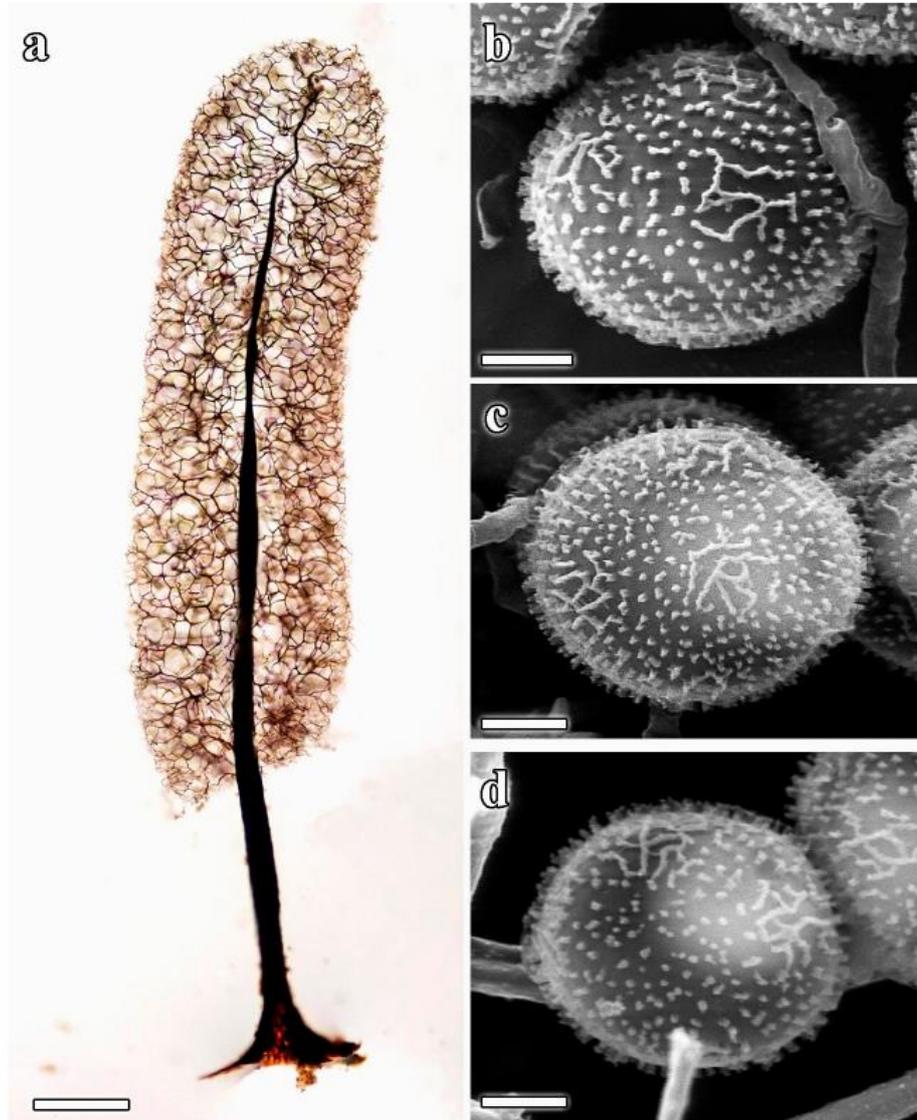


FIG. 6. *Comatricha anomala* (AH 48701). a. Sporocarp. (AH 48698) b-d. Detail of the spore ornamentation (SEM). Scale bars: a = 200  $\mu$ m, b-d = 2  $\mu$ m.

*Comatricha anomala* Rammeloo,

Bull. Jard. Bot. Natl. Belg. 46: 237. 1976.

FIG. 6

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 30-IX-1989, leg. J.R. García (AH 48649, with *Arcyria cinerea*); on wood of *Populus nigra*, 1-IX-1990, leg. J.R. García (AH 48701); on wood of *Populus alba*, 11-X-1991, leg. J.R. García (AH 48699); on debris of *Rubus* sp., 20-X-1991, leg. J.R. García (AH 48698, with *Arcyria incarnata*).

532 ... Moreno & al.

COMMENTS—Sporotheca cylindrical, stalk short in relation to the sporotheca. The spore ornamentation, distinctive in *Comatricha anomala*, consists of warts that sometimes become attached to form a partial and incomplete reticulum. In Spain, *Comatricha anomala* fruits mainly on oleander (*Nerium oleander*), poplar (*Populus nigra*), and oak (*Quercus obtusifolia*). Although a globally rare species, *C. anomala* is common in the Mediterranean region. Mainly cited in Europe (<http://www.discoverlife.org>), it is also reported from Mexico, including Baja California (Lizárraga & al. 1997, 2004), Chihuahua (Lizárraga & al. 2005), and Sonora (Lizárraga & al. 2008).

*Comatricha nigra* (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schröt., Pilze Schles. 1: 118. 1885.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, wood of *Nerium oleander*, 1-I-1990, leg. J.R. García (AH 48666); 28-XII-1991, leg. J.R. García (AH 16264, with *Comatricha parvula*); 22-I-1992, leg. J.R. García (AH 48716); 10-VI-1993, leg. J.R. García (AH 16482, with *Didymium melanospermum* and *Physarum album*); Arroyo El Cañaveral, on wood of *Nerium oleander*, 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 48695, with *Arcyria affinis*, *Licea kleistobolus*, and *Physarum album*); 450 m, 26-XII-1996, leg. J.R. García (AH 20676); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on burnt wood of *Populus alba*, 31-X-1992, leg. J.R. García (AH 48657); on wood of *Populus nigra*, 12-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48712); on wood of *Populus alba*, 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 20701); 500 m, 27-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20706); Trasierra, little meadow, 640 m, on debris of *Pinus pinea*, 15-XI-1997, leg. J.R. García (AH 48644, with *Comatricha pulchella* and *Craterium leucocephalum*); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Finca Las Canalejas, on bark of *Nerium oleander*, 7-VI-1991, leg. J.R. García (AH 48667); Fuente Obejuna, cortijo del Río, en restos de *Eucalyptus* sp., 24-XI-1994, leg. J.R. García (AH 48687; AH 48688); 27-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20711).

*Comatricha parvula* G. Moreno, López-Vill., A. Castillo & J.R. García,  
sp. nov.

FIG. 7

MYCOBANK MB 825357

Differs from *Comatricha laxa* by its shorter stalk and its capillitium forming a well-developed external net at the basal half of the sporotheca; from *C. ellae* by its columella with more or less perpendicular main branches; and from *C. variabilis* by its shorter stalk, its capillitium forming a well-developed external net at the basal half of the sporotheca, and its smaller spores.

TYPE: Spain, Badajoz, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Populus* sp., 20-VI-1992, leg. J.R. García (Holotype, AH 16428).

ETYMOLOGY: Latin *parvula* (= very small), refers to the size of the sporocarps.

Sporocarps stalked, scattered to gregarious, sometimes growing in large colonies, 1.2–2 mm long. Sporotheca ovoid to slightly prolate, 0.5–0.9 mm long. Stalk as long as the sporotheca or even longer, dark brown with a

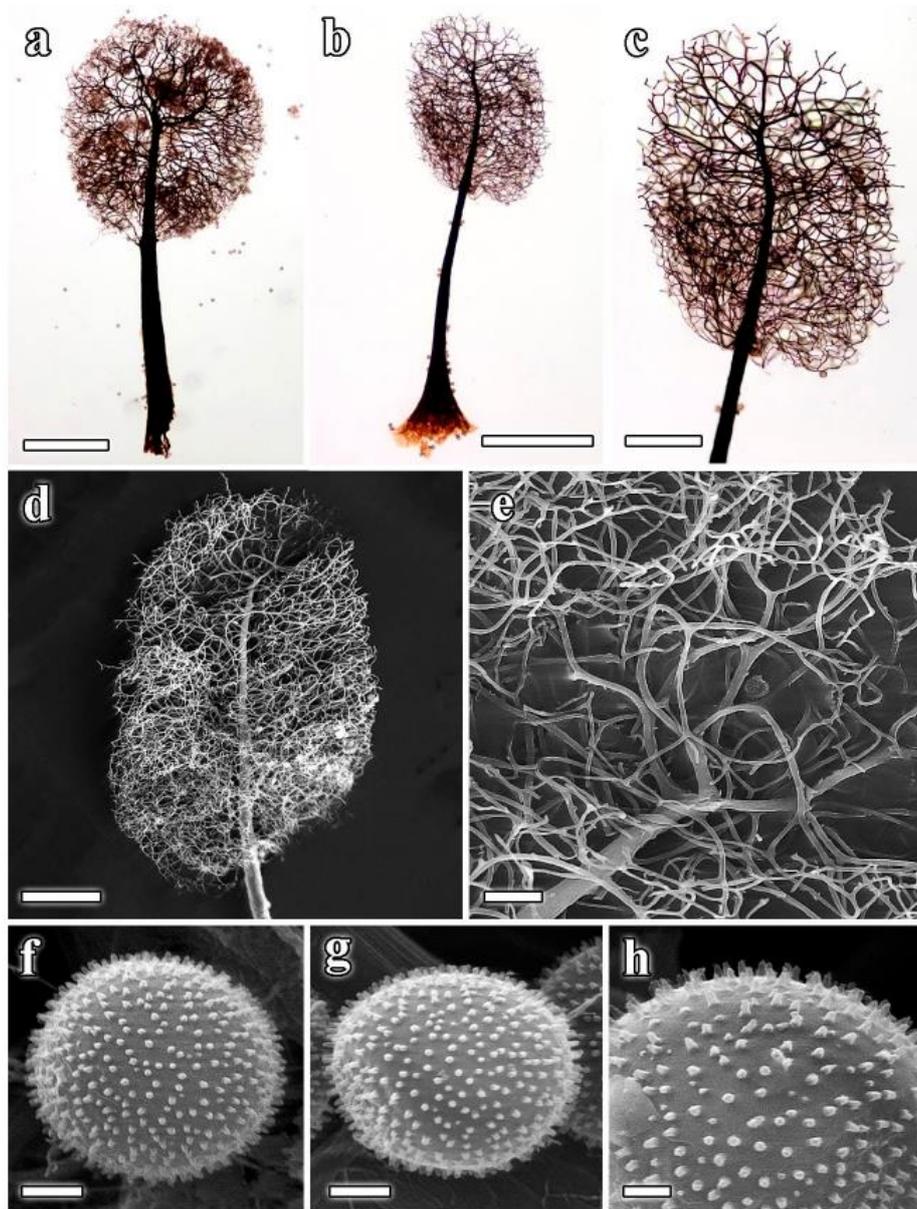
*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 533

FIG. 7. *Comatricha parvula* (AH 16428 holotype). a-b. Sporocarps. c. Detail of the sporotheca by LM. d. Detail of the sporotheca (SEM). e. Detail of the columella nearly reaching the apex, ending in short branches (SEM). f-g. Spore. h. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a-b = 0.25 mm, c = 0.1 mm, d = 100  $\mu$ m, e = 20  $\mu$ m, f-g = 2  $\mu$ m, h = 1  $\mu$ m.

534 ... Moreno & al.

fibrous, reddish-brown base. Columella nearly reaching the apex, ending in 2–5 short branches. Capillitium dense, spreading from the columella with more or less perpendicular main branches, forming a well-developed, external net at the basal half of the sporotheca. Capillitium threads spiny and broadly dichotomous at the ends. Collar present. Spores  $9.4\text{--}11.4 \times 9\text{--}11 \mu\text{m}$  diam., av.  $10.4 \times 10 \mu\text{m}$ ,  $Q = 1\text{--}1.04$  ( $n = 25$ ), globose to subglobose, violaceous-brown by transmitted light, verrucose. Under SEM we can observe the sporotheca with a dense capillitium formed by filaments with small dispersed spines. The columella ends in several main branches. The spore ornamentation is formed by homogeneously distributed baculae.

**HABITAT & DISTRIBUTION:** Occurring on the wood and bark of such species as *Nerium oleander*, *Pinus* spp., *Populus alba*, and *Populus nigra* and currently known only from Badajoz (Extremadura) and Córdoba (Andalucía), Spain.

**ADDITIONAL SPECIMENS EXAMINED:** SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 28-XII-1991, leg. J.R. García (AH 16264, with *Comatricha nigra*); on wood of *Nerium oleander*, 10-VI-1993, leg. J.R. García (AH 16279); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on wood of *Populus alba*, 31-X-1992, leg. J.R. García (AH 16432); on wood of *Populus nigra*, 12-XI-1993, leg. J.R. García (AH 16366); on burnt wood of *Populus alba*, 4-XI-1994, leg. J.R. García (AH 18434); 19-XI-1994, leg. J.R. García (AH 18437); Finca El Revuelo de Hermenegildo, on wood of *Pinus* sp., 12-XII-1992, leg. J.R. García (AH 15505); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, on bark of *Populus alba*, 27-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20714).

**COMMENTS—***Comatricha parvula* is characterised by its small size, a capillitium that forms a net in the basal half of the sporotheca but is more open towards the apex, and a columella ramifying at various points at the apex.

A morphologically similar species is *Comatricha laxa* Rostaf., which has a longer (c. 1 mm) stalk and a capillitium that is totally lax and hence does not form an external net. *Comatricha ellae* Härk. is also a small species, but its capillitium is more lax than in *C. parvula* and lacks branches at the apex of the columella. *Comatricha variabilis* R.K. Chopra & T.N. Lakh. has longer stalks (twice the length of the sporotheca), its capillitium lacks both a well-developed net at the sporothecal base and branches at the columellar apex, and its spores are larger ( $10\text{--}12.5 \mu\text{m}$  diam.).

*Comatricha microcarpa* (Meyl.) Kowalski, another similar species, has spores  $11\text{--}13 \mu\text{m}$  diam. and a sparse rigid capillitium that often comprises only 5 or 6 major branches, which further divide one or two times to taper towards the free extremities without anastomosing (Kowalski 1975). Kowalski compared *C. microcarpa* with *Paradiacheopsis rigida* (Brândză) Nann.-Bremek., and indicated that it probably represents the most closely related taxon. Moreno

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 535

& al. (2018) carried out a study of *P. rigida* and proposed a lectotype, which is conserved in BM. *Comatricha microcarpa* was considered a nomen ambiguum by Castillo & al. (1997).

***Comatricha pulchella*** (C. Bab.) Rostaf., Sluzowkce Monogr. Suppl.: 27. 1876.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Trasierra, little meadow, 640 m, on debris of *Pinus pinea*, 15-XI-1997, leg. J.R. García (AH 48644, with *Comatricha nigra* and *Craterium leucocephalum*).

***Comatricha tenerrima*** (M.A. Curtis) G. Lister,

Guide Brit. Mycetoza, ed. 4: 39. 1919.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on debris of *Heracleum mantegazzianum* and *Epilobium hirsutum*, 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 48753, AH 48754); Granja de Torrehermosa, close to Finca Rosa Martínez, 580 m, on wood of *Eucalyptus* sp., 7-XII-1997, leg. J.R. García (AH 48646, with *Badhania panicea*); Maguilla, Finca Las Ventas, on plant debris, 1-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20703).

***Craterium leucocephalum*** (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar,

Deutschl. Fl. Pilze 1(1): 21. 1813.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, 540 m, on wood of *Nerium oleander* and twigs of *Rubus* sp., 19-X-1997, leg. J.R. García (AH 46530, with *Stemonitis fusca*); Finca Casas Viejas, 380 m, on leaves of *Quercus obtusifolia*, 28-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20684, with *Didymium clavus*); Trasierra, little meadow, 640 m, on debris of *Pinus pinea*, 15-XI-1997, leg. J.R. García (AH 48644, with *Comatricha nigra* and *C. pulchella*).

***Craterium minutum*** (Leers) Fr., Syst. Mycol. 3: 151. 1829.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on twigs of *Rubus* sp., 1-XII-1990, leg. J.R. García (AH 48668); 11-I-1991, leg. J.R. García (AH 48678); on fallen branch of *Quercus obtusifolia*, 1-II-1991, leg. J.R. García (AH 48680); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Finca Las Canalejas, on twigs of *Rubus* sp., 11-I-1991, leg. J.R. García (AH 48677).

***Cribraria cancellata*** (Batsch) Nann.-Bremek.,

Nederlandse Myxomyceten: 92. 1975 ["1974"].

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on dry twigs of *Nerium oleander*, 10-XII-1989, leg. J.R. García (AH 48679).

***Cribraria violacea*** Rex, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 43: 393. 1891.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 11-I-1991, leg. J.R. García (AH 48690, with *Hemitrichia clavata*); 27-VII-1991, leg. J.R. García (AH 48704).

536 ... Moreno & al.

*Diachea leucopodia* (Bull.) Rostaf., Sluzowkce Monogr.: 190. 1874.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, grasses and debris of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46527).

*Dictydiaethalium plumbeum* (Schumach.) Rostaf., Monogr. Mycetozoa: 157. 1984.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Cortijo La Herejía, 550 m, on bark of *Populus nigra*, 26-I-1998, leg. J.R. García (AH 46528).

COMMENTS—The sample shows the typical remnants of the silvery hypothallus covering the aethalium and the substrate. Spores 8–10  $\mu\text{m}$  diam., globose to subglobose, hyaline-yellow in transmitted light, free, spiny.

*Didymium bahiense* Gottsb., Nova Hedwigia 15: 365. 1968.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Finca La Jacoba, on leaves of *Quercus obtusifolia*, 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 16338, with *Didymium clavus*, *D. megalosporum*, and *D. squamulosum*); close to Finca La Jacoba, on leaves and twigs of *Quercus obtusifolia*, 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 48715, with *Didymium megalosporum*); Granja de Torrehermosa, Granja-Peraleda road, km 10, Zújar rives, on leaves of *Populus alba*, 15-X-1993, leg. J.R. García (AH 48669).

COMMENTS—The sample AH 48715 occurs along with *Didymium megalosporum*. *Didymium bahiense* has a discoid, whitish pseudocolumella, hyaline capillitial threads radiating from the pseudocolumella and becoming attached to the peridium. In contrast, *D. megalosporum* shows a flat, discoid, yellow-orange pseudocolumella, a larger sporotheca (0.7–0.9 mm diam.), and a paler stalk ranging in color from orange-brown to reddish-brown.

*Didymium clavus* (Alb. & Schwein.) Rabenh., Deutschl. Krypt.-Fl. 1: 280. 1844.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Finca La Jacoba, on leaves of *Quercus obtusifolia*, 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 16338, with *Didymium bahiense*, *D. megalosporum*, and *D. squamulosum*); Finca Casas Viejas, 380 m, on leaves of *Quercus obtusifolia*, 26-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20678); 28-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20684, with *Craterium leucocephalum*).

*Didymium difforme* (Pers.) Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. 1: 571. 1821.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on grasses, 1-XII-1990, leg. J.R. García (AH 48673); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on leaves of *Populus* sp. and *Juncus* sp., 22-XII-1994, leg. J.R. García (AH 48685, with *Didymium squamulosum*); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, on grasses (remains of a nest) under *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 48741).

*Didymium laxifilum* G. Lister & J. Ross, Essex Naturalist 27: 264. 1945. FIG. 8

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Peraleda del Zaucejo, Fuente del Juncal, 600 m, on debris of *Eucalyptus* sp., 31-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20685).

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 537

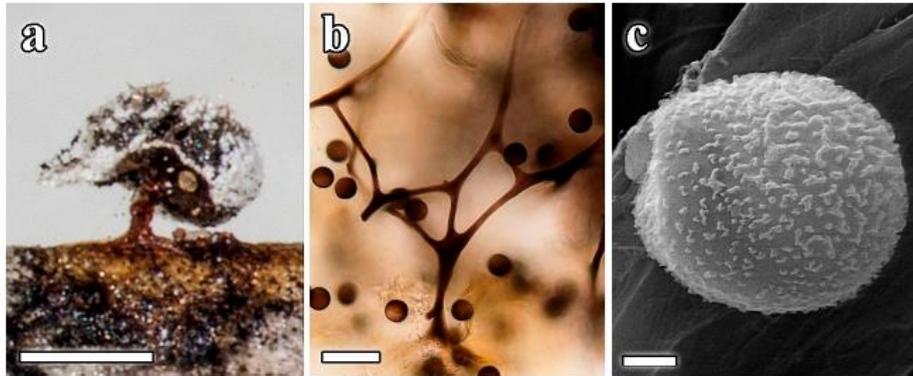


FIG. 8. *Didymium laxifilum* (AH 20685). a. Sporocarp. b. Capillitium. c. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a = 1 mm, b = 25  $\mu$ m, c = 2  $\mu$ m.

COMMENTS—The differences between *D. laxifilum* and *D. rubeopus* are described below, as part of the description of the latter species. Under SEM, the spore ornamentation comprises warts that join to form short crests.

*Didymium megalosporum* Berk. & M.A. Curtis, Grevillea 2: 53. 1873.

The sample AH 20720 is copious and well developed. The morphological variability of the sporotheca is clearly shown. The sporotheca is irregular, varying from reniform to discoid and even from flat to lenticular; it is also umbilicate at the union with the stalk. Peridium slightly yellow, covered by white calcium carbonate crystals. Stalk longer than the sporotheca, brown to reddish-brown. Pseudocolumella well developed, flat, yellow to orange-yellow, rough. Capillitium emerging from the pseudocolumella and getting attached to the peridium. Spores 10–11  $\mu$ m diam., globose to subglobose, violaceous-brown, verrucose.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, close to Herrador valley, on twigs and leaves of *Quercus obtusifolia*, 19-I-1992, leg. J.R. García (AH 48656); close to Finca La Jacoba, on leaves and twigs of *Quercus obtusifolia*, 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 48715, with *Didymium bahiense*); Finca La Jacoba, on leaves of *Quercus obtusifolia*, 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 16338, with *Didymium bahiense*, *D. clavus*, and *D. squamulosum*); CÁCERES, Hoyos, at the end of the village, crossroads with the road to Cilleros, on leaves of *Quercus suber*, 26-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20720); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, on grasses and debris of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46531, with *Didymium nigripes* and *Physarum pusillum*); Finca El Cintado, on debris of *Eucalyptus* sp., 27-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20712, with *Didymium nigripes* and *D. minus*).

538 ... Moreno & al.

***Didymium melanospermum*** (Pers.) T. Macbr., N. Amer. Slime-Moulds: 88. 1899.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on leaves of *Populus nigra*, 10-VI-1993, leg. J.R. García (AH 16446); on wood of *Nerium oleander*, 10-VI-1993, leg. J.R. García (AH 16482, with *Comatricha nigra* and *Physarum leucophaeum*); Trasierra, little meadow, 640 m, on debris of *Cistus* sp., under *Pinus pinea*, 15-XI-1997, leg. J.R. García (AH 48645).

***Didymium minus*** (Lister) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 16: 145. 1894.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on leaves of *Populus nigra*, 12-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48714); CIUDAD REAL, Parque Nacional de Cabañeros, leaves, 18-X-2001, leg. G. Moreno (AH 48749).

***Didymium nigripes*** (Link) Fr., Syst. Mycol. 3: 119. 1829.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Pallares, road to Ventas del Culebrín, km. 2, on debris of *Populus alba*, *Ulmus* sp., and *Juncus* sp., 27-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20719); Azuaga, Arroyo Argallón, on non-determined leaves and twigs, leg. J.R. García (AH 16259, with *Physarum album*, and *Physarum leucophaeum*); on debris of grasses, X-1990, leg. J.R. García (AH 16746); on debris of *Rubus* sp. and *Nerium oleander*, 19-X-1997, leg. J.R. García (AH 48751); on debris of *Heracleum mantegazzianum* and *Mentha suaveolens*, 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46471, with *Lamproderma scintillans*); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on leaves of *Populus nigra*, 12-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48711); on leaves of *Populus alba*, 24-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20715); Granja-Peraleda road, km 10, río Zújar, on leaves of *Populus alba*, 15-X-1992, leg. J.R. García (AH 16307); Finca El Río, Zújar river, on debris of grasses and *Juncus* sp. under *Quercus obtusifolia*, 24-VI-1992, leg. J.R. García (AH 16175, with *Physarum leucophaeum*); Maguilla, Finca Las Ventas, on debris of grasses and mosses, 1-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20698); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, on grasses and debris of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46531, with *Didymium megalosporum* and *Physarum pusillum*); Finca El Cintado, on debris of *Eucalyptus* sp., 27-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20712, with *Didymium megalosporum*).

***Didymium rubeopus*** G. Moreno, A. Castillo & Illana,

Congr. Int. Sist. Ecol. Myxomycetes: 57. 1996.

FIG. 9

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, CÁCERES, Hoyos, at the end of the village, crossroads with the road to Cilleros, on leaves of *Quercus suber*, 26-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20690).

COMMENTS—*Didymium rubeopus* is closely related macroscopically to other foliicolous species such as *D. laxifilum*. However, *D. rubeopus* shows a capillitium formed by narrower (2–4 µm diam.) threads, compared to 5–8 µm diam. of *D. laxifilum*, its spores are smaller, 9–11 µm diam. (10–13 µm diam. for *D. laxifilum*), and its spores are ornamented by tall pila distributed evenly over the surface and sometimes attached to each other. In contrast, the spores of *D. laxifilum* have short crests (Moreno & al. 1997).

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 539

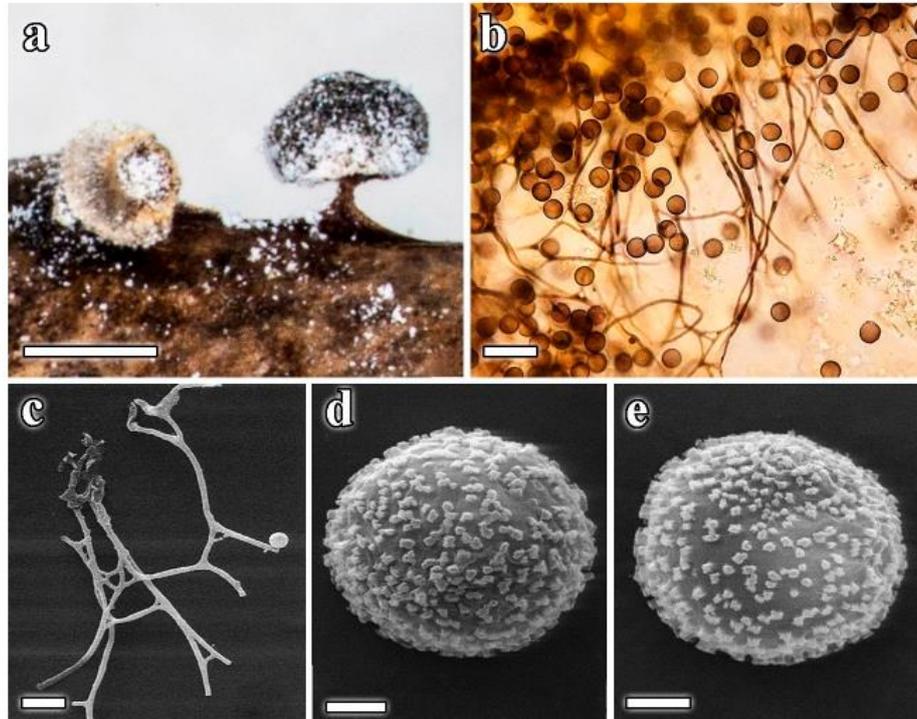


FIG. 9. *Didymium rubeopus* (AH 20690). a. Sporocarps. b. Capillitium. c. Detail of ramifications of the capillitium (SEM). d-e. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a = 1 mm, b = 25  $\mu$ m, c = 20  $\mu$ m, d-e = 2  $\mu$ m.

*Didymium squamulosum* (Alb. & Schwein.) Fr., Symb. Gasteromyc.: 19. 1818.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Pallares, road to Ventas del Culebrin, km 2, on debris of *Populus alba*, *Ulmus* sp., and grasses, 3-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20693); Azuaga, Arroyo Argallón, on leaves and twigs of *Rubus* sp., 20-I-1990, leg. J.R. García (AH 48674); on leaves of *Nerium oleander*, 12-XII-1991, leg. J.R. García (AH 16258); Arroyo El Cañaveral, on leaves of *Nerium oleander*, 10-I-1993, leg. J.R. García (AH 16174); on leaves of *Quercus obtusifolia*, 10-I-1993, leg. J.R. García (AH 48748); 450 m, on debris of *Nerium oleander*, 26-XII-1996, leg. J.R. García (AH 20682); Cortijo La Herejía, 550 m, on leaves of *Ulmus minor*, 26-I-1998, leg. J.R. García (AH 48739, AH 48740); Finca La Jacoba, on leaves of *Quercus obtusifolia*, 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 16338, with *Didymium bahiense*, *D. clavus*, and *D. megalosporum*); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on debris of *Populus nigra*, 12-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48706, with *Physarum leucophaeum*; AH 48708); on leaves of *Populus* sp. and *Juncus* sp., 22-XII-1994, leg. J.R. García (AH 48685, with *Didymium difforme*); on debris of *Juncus* sp. and grasses, 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 20718); Peralada del Zaucejo, Las Hoyas mountain pass, on twigs and leaves of *Quercus suber*, 12-XII-1989, leg. J.R. García (AH 48675); CÁCERES, Hoyos, at the end of the village, crossroads with the road to Cilleros, on leaves and twigs of *Quercus suber*, 26-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20708);

540 ... Moreno & al.

AH 20716, with *Physarum album* and *P. bivalve*); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Finca Las Canalejas, on leaves of *Nerium oleander*, 29-XI-1991, leg. J.R. García (AH 48676); Cortijo El Río, on debris of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46467; AH 48742).

COMMENTS—Sample AH 48740 illustrates the great morphological variability of *Didymium squamulosum*, consisting of both stalked and sessile sporocarps. Peridium greyish to white. Pseudocolumella patent, flat to subglobose, white to slightly yellow. Stalk with calcium carbonate that varies in color from white to straw-yellow. Capillitium and spores also quite variable. All these characteristics lead us to regard this morphospecies as a species complex.

*Didymium vaccinum* (Durieu & Mont.) Buchet,  
Bull. Soc. Mycol. France 36: 110. 1920.

All three samples show a very pronounced and convex pseudocolumella, capillitial threads emerging perpendicularly to the pseudocolumella, and spores 8–10 µm diam., globose to subglobose, with very conspicuous warts.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Finca La Jacoba, on cladodes of *Opuntia ficus-indica*, 2-I-1992, leg. J.R. García (AH 48681); 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 48700); 16-I-1994, leg. J.R. García (AH 48663).

COMMENTS—*Didymium vaccinum* is usually associated with other succulenticolous species such as *Badhamia gracilis* and *Physarum spectabile*. The spore ornamentation has been studied by Moreno & al. (2001).

*Hemitrichia clavata* (Pers.) Rostaf.,  
Jahrb. Nassauischen Vereins Naturk. 27–28: 75. 1873.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 1-XI-1991, leg. J.R. García (AH 48690, with *Cribraria violacea*); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Finca Las Canalejas, on wood of *Populus* sp., 9-XI-1991, leg. J.R. García (AH 48691; AH 48692).

*Hemitrichia succulenticola* G. Moreno, A. Castillo, López-Vill. & A. Sánchez, Bol. Soc. Micol. Madrid 41: 32. 2017.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, close to Finca La Jacoba, on cladodes of *Opuntia ficus-indica*, 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 48703).

COMMENTS—This species was described recently by Moreno & al. (2017a). It normally occurs on fallen cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *Hemitrichia succulenticola* is characterised by its capillitium formed by threads with spiny spirals, spiny swellings, and a few free ends represented as short tips. Spores 11–13 µm diam.

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 541

***Lamproderma scintillans*** (Berk. & Broome) Morgan,

J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 16: 131. 1894.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on debris of *Heracleum mantegazzianum* and *Mentha suaveolens*, 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46471, with *Didymium nigripes*); Granja de Torrehermosa, Granja-Peraleda road, km 10, Zújar river, on leaves of *Salix fragilis*, 15-X-1992, leg. J.R. García (AH 48670); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, on grasses and debris of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46470).

***Leocarpus fragilis*** (Dicks.) Rostaf., Sluzowkce Monogr.: 132. 1874.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, close to Finca La Jacoba, on leaves of *Quercus obtusifolia* and on cladodes of *Opuntia ficus-indica*, 16-I-1994, leg. J.R. García (AH 48664, with *Physarum spectabile*); Mérida, Cornalvo Roman water reservoir, on twigs of *Quercus suber* and leaves of *Cistus* sp., 20-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48665); CÁCERES, Almaraz, on rocks and leaves, 9-XI-1991, leg. G. Moreno (AH 46472); Hoyos, at the end of the village, crossroads with the road to Cilleros, on leaves of *Quercus suber*, 26-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20695); Naval Moral de la Mata, La Bazagona pine forest, on plant debris, 6-XII-2000, leg. G. Moreno (AH 46473).

***Licea kleistobolus*** G.W. Martin, Mycologia 34: 702. 1942.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo El Cañaveral, on wood of *Nerium oleander*, 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 48695, with *Arcyria affinis*, *Comatricha nigra*, and *Physarum album*).

***Lycogala flavofuscum*** (Ehrenb.) Rostaf.,

Jahrb. Nassauischen Vereins Naturk. 27–28: 68. 1873.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, 540 m, on wood of *Populus nigra*, 29-VI-1997, leg. J.R. García (AH 48746); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on wood of *Populus* sp., 12-X-1992, leg. J.R. García (AH 48683); CÁCERES, Cáceres, in city center, on leaf litter of *Quercus* sp., 18-VII-2015, leg. Soc. Micol. Madrid (AH 46526).

***Mucilago crustacea*** F.H. Wigg., Prim. Fl. Holsat.:112. 1780.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, CÁCERES, Almaraz, on dried grasses (*Poaceae*), 9-XI-1999, leg. G. Moreno (AH 48747).

***Perichaena depressa*** Lib., Pl. Crypt. Arduenna: 378. 1837.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Cortijo La Herejía, on bark of *Populus nigra*, 26-I-1998, leg. J.R. García (AH 46469).

***Physarum album*** (Bull.) Chevall., Fl. Gén. Env. Paris 1: 336. 1826.

FIG. 11a

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Pallares, road to Ventas del Culebrín, km 2, on debris of *Populus alba*, 3-XII-1995, leg. J.R. García AH 16424, with *Physarum*

542 ... Moreno & al.

*cinereum*); **Azuaga**, Arroyo Argallón, on non-determined leaves and twigs, 29-I-1994, leg. J.R. García (AH 16259, with *Didymium nigripes* and *Physarum leucophaeum*); on wood of *Nerium oleander*, 10-VI-1993, leg. J.R. García (AH 16482, with *Comatricha nigra* and *Didymium melanospermum*); Arroyo El Cañaveral, on wood of *Nerium oleander*, 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 48694, with *Arcyria affinis*; AH 48695, with *Arcyria affinis*, *Comatricha nigra*, and *Licea kleistobolus*); **Granja de Torrehermosa**, Finca El Revuelo, on wood of *Pinus* sp., 12-XII-1992, leg. J.R. García (AH 16252); **Mérida**, Cornalvo Roman water reservoir, on wood of *Quercus obtusifolia*, 20-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48672); **CÁCERES, Hoyos**, road to Valverde del Fresno, km 4, on wood and leaves of *Castanea sativa*, 25-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20704); on wood and leaves of *Castanea sativa* and leaves of *Quercus pyrenaica*, 25-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20710); at the end of the village, crossroads with the road to Cilleros, on leaves of *Quercus suber*, 26-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20716, with *Didymium squamulosum* and *Physarum bivalve*); **CÓRDOBA, Fuente Obejuna**, Cortijo El Río, on debris of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46467).

*Physarum bethelii* T. Macbr. ex G. Lister, Monogr. Mycetozoa, ed. 2: 57. 1911.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, **BADAJOS, Azuaga**, Cortijo La Herejía, 550 m, on bark of *Populus nigra*, 29-I-1998, leg. J.R. García (AH 46466).

*Physarum bivalve* Pers., Ann. Bot. (Usteri) 15: 5. 1795.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, **CÁCERES, Hoyos**, at the end of the village, crossroads with the road to Cilleros, on leaves of *Quercus suber*, 26-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20716, with *Didymium squamulosum* and *Physarum album*).

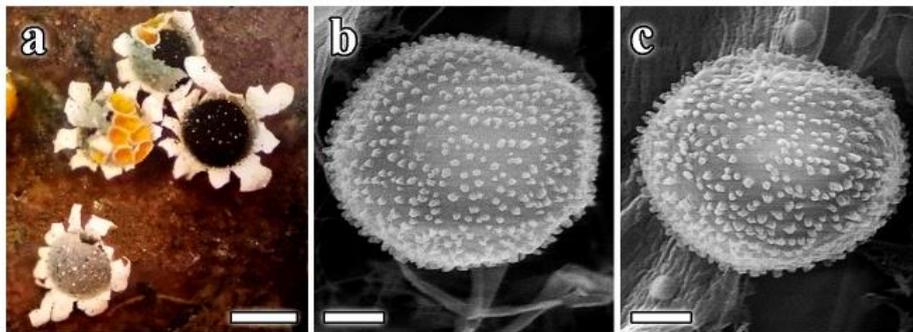


FIG. 10. *Physarum brunneolum* (AH 20680). a. Sporocarps. b-c. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a = 1 mm, b-c = 2  $\mu$ m.

*Physarum brunneolum* (W. Phillips) Masee,  
Monogr. Myxogastr.: 280. 1892.

FIG. 10

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, **BADAJOS, Azuaga**, Finca Casas Viejas, 380 m, on leaves of *Quercus obtusifolia*, 26-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20680).

COMMENTS—The mature peridium of these sporocarps breaks apart in a tessellated fashion, in contrast with the dehiscence observed by Poulain

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 543

& al. (2011). Under SEM the spore ornamentation is formed by baculae homogeneously scattered over the surface.

*Physarum cinereum* (Batsch) Pers., Neues Mag, Bot. 1: 89. 1794.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Pallares, road to Ventas del Culebrín, km 2, on remains of *Populus alba*, 3-XII-1995, leg. J.R. García (AH 16424, with *Physarum album*); 540 m, on branch of *Rubus* sp., 3-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20707); Azuaga, finca «Casas Viejas», 380 m, on leaves of *Quercus obtusifolia*, 26-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20679); Granja de Torrehermosa, finca «El Río», on leaves of *Populus alba*, 7-VII-1992, leg. J.R. García (AH 16332); arroyo Quejigo, on remains of herbaceous plants, 24-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20692); CÁCERES, Hoyos, road to Valverde del Fresno, km 4, on leaves of *Castanea sativa* and *Quercus pyrenaica*, 25-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20699); road junction of Cilleros, on leaves of *Quercus suber*, 26-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20717); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, cortijo del Río, on remains of herbaceous plants and wood of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46529).

*Physarum clavisporum* G. Moreno, A. Sánchez,  
A. Castillo & Illana, Bol. Soc. Micol. Madrid 33: 143. 2009.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Granja de Torrehermosa, close to the river, on stems of *Foeniculum vulgare*, 27-XII-1993, leg. J.R. García (AH 48662).

COMMENTS—The sample is sparse, consisting of only one sporocarp and a semi-permanent slide. *Physarum clavisporum*, described by Moreno & al. (2009), was collected recently in Chile by Lado & al. (2013).

*Physarum hongkongense* Chao H. Chung, Slime Moulds Hong Kong: 19. 1997.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Cortijo La Herejía, on leaves of *Populus nigra*, 26-I-1998, leg. J.R. García (AH 46468).

COMMENTS—The sample is sparse, consisting of one sporocarp and semi-permanent slide. The sporocarps of *Physarum hongkongense* are sessile, strongly compressed laterally, constricted at the base, and with a double peridium, the outer layer calcareous, crustose, bright yellow at the outer surface. *Physarum bogoriense* Racib. is a related species that differs from *P. hongkongense* by sporocarps that are not flattened laterally and the apical dehiscence in triangular lobes (Chung & Tzean 1998). There are no remarkable anatomical differences between the two species (spore measures and capillitial shape and colour), so the differences are only macroscopical (Moreno & al. 2017b).

*Physarum leucophaeum* Fr., Symb. Gasteromyc.: 24. 1818.

FIG. 11b

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Aldea de Cardenchosa, on twigs of *Quercus obtusifolia*, 29-XII-1991, leg. J.R. García (AH 16245); Arroyo Argallón, on non-determined leaves, leg. J.R. García (AH 16259, with *Physarum album* and *Didymium*

544 ... Moreno & al.

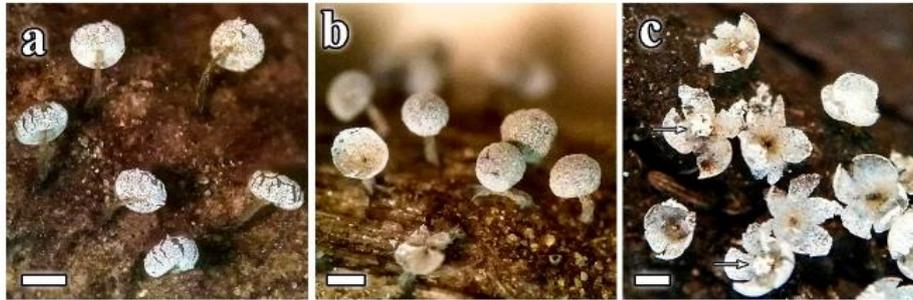


FIG. 11. a. Sporocarps of *Physarum album* (AH 16259). b. Sporocarps of *Physarum leucophaeum* (AH 16259). c. Sporocarps with white pseudocolumella of *Physarum robustum* (AH 16407). Scale bars: a–c = 0.5 mm.

*nigripes*); on leaves of *Quercus obtusifolia*, 3-II-1991, leg. J.R. García (AH 16305); Calera de León, Cortijo La Cabra de Abajo, on wood of *Quercus obtusifolia*, 10-XII-1994, leg. J.R. García (AH 18430); Granja de Torrehermosa, Finca El Revuelo, on wood of *Pinus* sp. and leaves of *Nerium oleander*, 20-XII-1991, leg. J.R. García (AH 16251); Finca El Río, Zújar river, on twigs of *Quercus obtusifolia* and debris of *Juncus* sp., 24-VI-1992, leg. J.R. García (AH 16175, with *Didymium nigripes*); Arroyo Quejigo, on debris of *Populus nigra*, 12-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48706, with *Didymium squamulosum*); Mérida, Cornalvo Roman water reservoir, on wood of *Quercus obtusifolia*, 20-XI-1993, leg. J.R. García (AH 16399); on wood of *Quercus suber*, 20-XI-1993, leg. J.R. García (AH 16418); Monterrubio de la Serena, Calabar mountain pass, on wood of *Quercus suber*, 13-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48713); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Finca Las Canalejas, on wood of *Nerium oleander*, 7-I-1993, leg. J.R. García (AH 16145); Cortijo El Río, *Quercus obtusifolia*, 11-XII-1993, leg. J.R. García (AH 16426).

COMMENTS—Sample AH 16305 is interesting because it shows the sessile form of this species.

*Physarum pusillum* (Berk. & M.A. Curtis) G. Lister,  
Monogr. Mycetozoa, ed. 2: 64. 1911.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on leaves of *Nerium oleander*, 3-X-1989, leg. J.R. García (AH 16728); Granja de Torrehermosa, Arroyo Parralejo, 480 m, on grasses, 19-X-1997, leg. J.R. García (AH 48735); Finca El Río, on grasses and debris of *Juncus* sp., 24-VI-1992, leg. J.R. García (AH 16249); close to the river, on riverside grasses, 15-XI-1994, leg. J.R. García (AH 48709); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, on grasses and debris of *Eucalyptus* sp., 1-XI-1997, leg. J.R. García (AH 46531, with *Didymium megalosporum* and *D. nigripes*).

COMMENTS—There are umbilicate sporocarps in samples AH 48709, AH 16249, and AH 48735. This form of *Physarum pusillum* was known and accepted by Lister (1925) and also by Poulain & al. (2011). In any case, *P. pusillum* has been compared with *P. xylophilum* Shuang L. Chen & Yu Li, a very similar species

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 545

described by Chen & Li (1998) that differs in its spore size and ornamentation. *Physarum pusillum* has spores 9–10 µm diam. and warted ornamentation with groups of warts, whereas in *P. xylophilum* the spores are 11–13 µm diam. and nearly smooth.

***Physarum robustum*** (Lister) Nann.-Bremek.,

Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C 87(1): 91. 1984.

FIG. 11c

This species is characterised by its dark stalk and its white pseudocolumella from which the capillitium radiates. This is perfectly visible in the sample AH 20694.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Peralada del Zaucejo, El Alcorcón meadow, on wood of *Eucalyptus* sp., 11-XII-1993, leg. J.R. García (AH 16407); CÁCERES, Hoyos, road to Valverde del Fresno, km 4, on leaves of *Castanea sativa*, 25-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20694).

***Physarum spectabile*** Nann.-Bremek., Lado & G. Moreno,

Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C 76(5): 484. 1973.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Fuente «La Jacoba», on cladodes of *Opuntia ficus-indica*, 29-I-1992, leg. J.R. García (AH 16130); 6-III-1992, leg. J.R. García (AH 16159); 10-X-1992, leg. J.R. García (AH 16133; AH 16151; AH 16171); 13-XI-1992, leg. J.R. García (AH 16340); 23-X-1993, leg. J.R. García (AH 16302); 16-I-1994, leg. J.R. García (AH 48664, with *Leocarpus fragilis*); 23-X-1997, leg. J.R. García (AH 48733, with *Badhamia gracilis*; AH 48752).

COMMENTS—Sporocarps of *Physarum spectabile* are greyish and often laterally compressed. Capillitium formed by small, globose, white nodes. Spores polyhedral.

***Reticularia jurana*** Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 44: 297. 1908.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, CÁCERES, Guadalupe, on trunk of *Eucalyptus globulus*, 7-III-1997, leg. G. Moreno & H. Kreisel (AH 48743).

***Reticularia splendens*** Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 15: 137. 1893.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Finca La Sierra, on stump of *Eucalyptus* sp., 1-XII-1989, leg. J.R. García (AH 48682).

***Stemonitis axifera*** (Bull.) T. Macbr., N. Amer. Slime-Moulds: 120. 1899.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, road to Cardenchosa, Benibezar river, on woody debris, 20-III-1987, leg. J.R. García (AH 16193); CÓRDOBA, Fuente Obejuna, Cortijo El Río, 500 m, on wood of *Salix fragilis*, 22-IV-1996, leg. J.R. García (AH 16735); 1-XII-1997, leg. J.R. García (AH 46475).

546 ... Moreno & al.

*Stemonitis flavogenita* E. Jahn,

Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 45: 165. 1904.

Sporocarps violaceous-brown. Stalk and columella dark and shining, with the columellar apex ending in a funnel-shaped structure. Capillitium spiny and forming an external net with meshes of different diameters; main branches perpendicular to the columella. Spores 6.5–7.5 µm diam., globose to subglobose, pale violaceous-brown, verrucose.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, CÁCERES, Jaraíz de la Vera, *Quercus pyrenaica*, 27-VIII-2001, leg. F. Prieto (AH 48745); CIUDAD REAL, Parque Nacional de Cabañeros, *Quercus pyrenaica*, 18-X-2001, leg. G. Moreno (AH 48750).

*Stemonitis fusca* Roth, Bot. Mag. (Römer & Usteri) 1(2): 26. 1787.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, 540 m, on wood of *Nerium oleander* and twigs of *Rubus* sp., 19-X-1997, leg. J.R. García (AH 46530, with *Craterium leucocephalum*); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, on wood of *Populus alba*, 19-XI-1994, leg. J.R. García (AH 16168); 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 20691).

*Stemonitis splendens* Rostaf., Sluzowkce Monogr.: 195. 1874.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo El Cañaveral, on wood of *Nerium oleander*, 20-I-1995, leg. J.R. García (AH 48689); 24-I-1995, leg. J.R. García (AH 48693); CÁCERES, Hoyos, road to Valverde del Fresno, km 4, on wood of *Castanea sativa*, 25-XI-1995, leg. J.R. García (AH 20700).

*Stemonitopsis typhina* (F.H. Wigg.) Nann.-Bremek.,

Nederlandse Myxomyceten: 209. 1975 ["1974"].

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on non-determined wood, 31-V-1993, leg. J.R. García (AH 16293, with *Comatricha* sp.); Mérida, Cornalvo Roman water reservoir, on wood of *Quercus suber*, 20-XI-1993, leg. J.R. García (AH 48671).

*Trichia affinis* de Bary, Jahrb. Nassauischen Vereins Naturk. 23–24: 336. 1870.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 7-VI-1991, leg. J.R. García (AH 16372, with *Arcyria cinerea*).

*Trichia contorta* var. *karstenii* (Rostaf.) Ing,

Trans. Brit. Mycol. Soc. 48: 647. 1965.

FIG. 12

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 20-XII-1991, leg. J.R. García (AH 16480).

COMMENTS—This variety is represented by deep reddish brown sessile sporocarps to short plasmodiocarps, capillitial tubes with swellings and ornamented with tight spiral bands (Nannenga-Bremekamp, 1991).

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 547

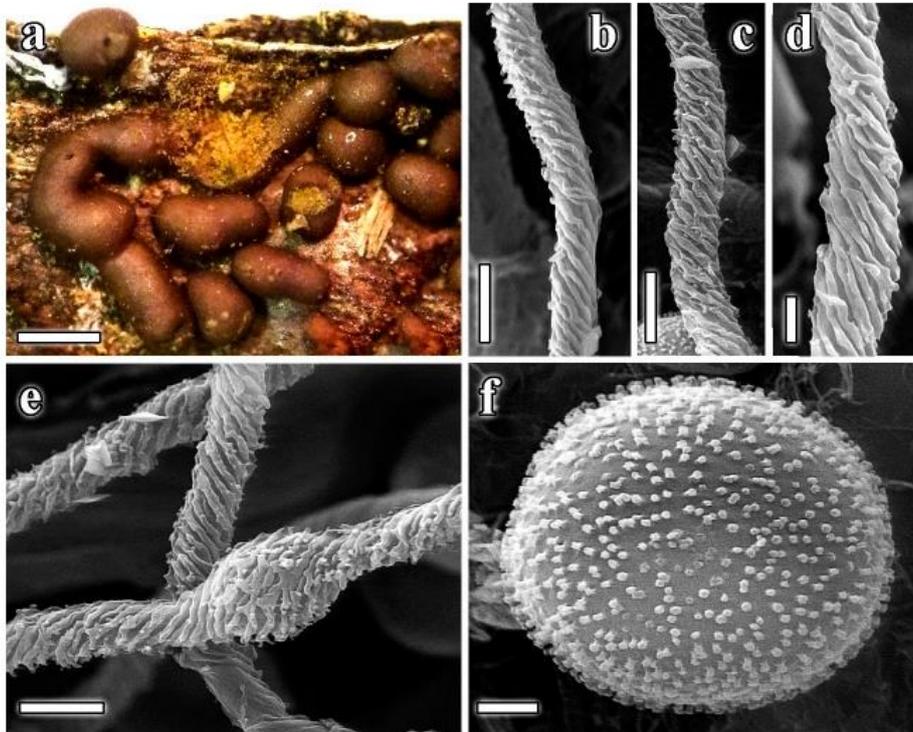


FIG. 12. *Trichia contorta* var. *karstenii* (AH 16480). a. Sporocarps. b-d. Detail of the capillitium (SEM). e. Swellings of capillitium (SEM). f. Detail of the spore ornamentation (SEM). Scale bars: a = 1 mm, b, c, e = 5  $\mu$ m, d, f = 2  $\mu$ m.

*Trichia crateriformis* G. W. Martin, Mycologia 55: 131. 1963.

= *T. fallax* var. *olivacea* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 44: 300. 1908.

≡ *T. decipiens* var. *olivacea* (Meyl.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 55: 244. 1924.

≡ *T. decipiens* f. *olivacea* (Meyl.) Y. Yamam., Myxomycete Biota Japan: 237. 1998.

FIG. 13

Sporocarps stalked. Sporotheca greenish olive with dehiscence well marked by means of a circular area. Capillitium formed by pale yellow elaters (7–8  $\mu$ m diam.), ornamented with 3–4 broad and smooth long-tipped spirals. The capillitial elaters under SEM are smooth and marked with tightly-packed spirals. Spores globose to subglobose, 11–12.5  $\mu$ m diam., pale yellow by transmitted light, spinulose to crested ornamentation evenly distributed. Under SEM the spore ornamentation is cristate and formed by broad-based ridges that join to form short crests with irregular and sinuous morphology. Sometimes, they join towards the apex to assume a stellate or reticulate appearance.

548 ... Moreno & al.

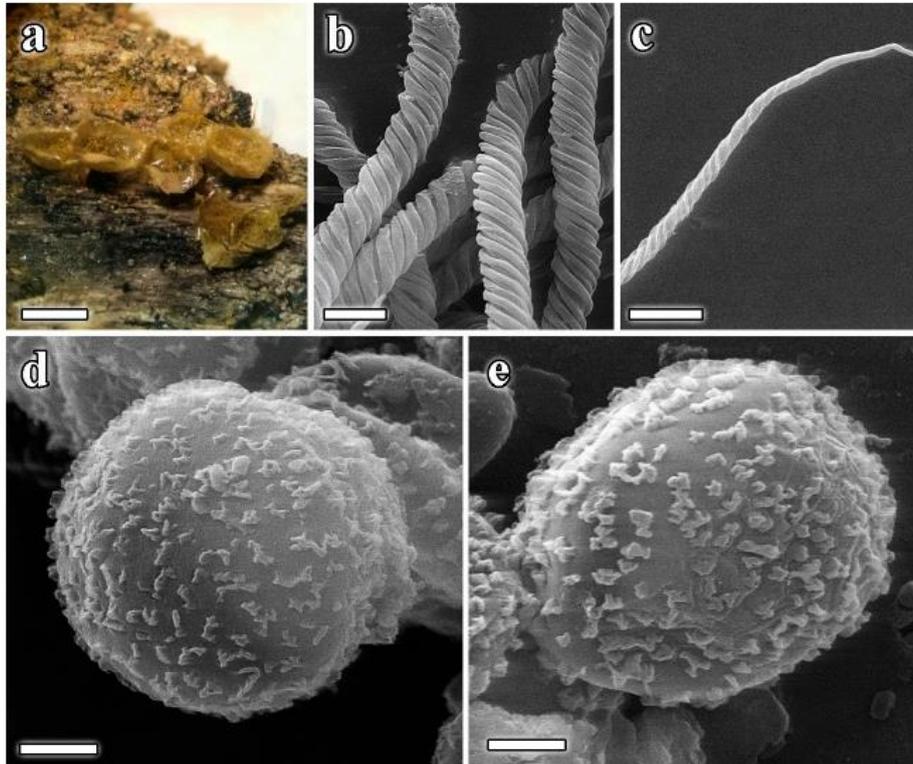


FIG. 13. *Trichia crateriformis* (AH 48744). a. Sporocarps. b. Detail of the capillitium (SEM). c. Detail of one elater of the capillitium (SEM). d-e. Detail of spore ornamentation (SEM). Scale bars: a = 1 mm, b-c = 5  $\mu$ m, d-e = 2  $\mu$ m.

SPECIMEN EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, on wood of *Nerium oleander*, 9-X-1992, leg. J.R. García (AH 48744, with *Arcyria cinerea*).

COMMENTS—At specific rank, *Trichia crateriformis* has priority over the three synonymous infraspecific names and must be used for this common species in the Mediterranean region. Moreno & Castillo (2013) studied the type specimens of these taxa.

*Trichia varia* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., Neues Mag, Bot. 1: 90. 1794.

SPECIMENS EXAMINED: SPAIN, BADAJOZ, Azuaga, Arroyo Argallón, 540 m, on wood of *Populus nigra*, 6-XII-1995, leg. J.R. García (AH 20683, with *Ceratiomyxa fruticulosa*); Granja de Torrehermosa, Arroyo Quejigo, 540 m, on wood of *Populus alba*, 24-XII-1997, leg. J.R. García (AH 46474).

*Comatricha parvula* sp. nov. and Extremadura myxomycetes (Spain) ... 549

### Acknowledgements

We wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez (Electron Microscopy Service, Universidad de Alcalá) for their invaluable help with the SEM. We also thank Dr. Luis Monje and Mr. A. Pueblas (Department of Drawing and Scientific Photography, Universidad de Alcalá) for their help in the digital preparation of the photographs, and we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH Herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study. The authors are grateful to Dr. S.L. Stephenson (University of Arkansas, USA) and Dr. M. Lizárraga (Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, México) for reviewing the manuscript and providing useful comments.

### Literature cited

- Arrojo Martín E. 2006. Los hongos en Extremadura. Junta de Extremadura. Consejería de Agricultura y Medio Ambiente.
- Castillo A. 1999. Contribución al estudio taxonómico, ecológico y corológico de la clase *Myxomycetes* en España. Doctoral thesis (unpublished), Univ. Alcalá, Alcalá de Henares, Madrid. Spain.
- Castillo A, Illana C, Moreno G. 1996. *Badhamia melanospora* Speg. a species wrongly interpreted. *Mycotaxon* 57: 163–170.
- Castillo A, Moreno G, Illana C, Lago J. 1997. A critical study of some *Stemonitales*. *Mycological Research* 101(11): 1329–1340. <https://doi.org/10.1017/S0953756297004103>
- Castillo A, Illana C, Moreno G. 2000. Nuevas citas de myxomycetes de España. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 25: 145–156.
- Chen S, Li Y. 1998. Taxonomic studies on *Physarum* from China I. Three new species from Northeastern China. *Mycosystema* 17(4): 289–293.
- Chung C-H, Tzean S-S. 1998. Observations on *Physarum hongkongense* (*Physarales*, *Myxomycetes*) from Taiwan. *Fungal Science* 13: 109–112.
- García JR, Moreno G, Castillo A, Illana C. 1996. Adiciones al estudio de los *Myxomycetes* de Extremadura. (Catálogo actualizado). *Boletín de la Sociedad Micológica Extremeña* 7: 46–59.
- Illana C. 1992. Contribución al estudio taxonómico y corológico de la clase *Myxomycetes* en España. Doctoral thesis (unpublished), Univ. Alcalá, Alcalá de Henares, Madrid. Spain.
- Illana C, Moreno G, Castillo A, García JR. 1997. *Myxomycetes* de España. IX. Taxones críticos y raros para Extremadura. *Cryptogamie, Mycologie* 18(3): 223–246.
- Kowalski DT. 1975. The myxomycete taxa described by Charles Meylan. *Mycologia* 67: 448–494.
- Lado C. (2018). An online nomenclatural information system of *Eumycetozoa*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (accessed 10 March 2018).
- Lado C, Wrigley de Basanta D, Estrada-Torres A, Stephenson SL. 2013. The biodiversity of myxomycetes in central Chile. *Fungal Diversity* 59: 3–32. <https://doi.org/10.1007/s13225-012-0159-8>
- Lister A. 1925. A monograph of the *Mycetozoa*. A descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum. *British Museum Natural History*.
- Lizárraga M, Moreno G, Illana C. 1997. The *Myxomycetes* from Baja California (Mexico). I. *Mycotaxon* 63: 287–300.
- Lizárraga M, Illana C, Moreno G. 2004. Contribución al estudio de los *Myxomycetes* de la península de Baja California, México. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 28: 48–53.

550 ... Moreno & al.

- Lizárraga M, Moreno G, Illana C. 2005. *Myxomycetes* from Chihuahua, Mexico. 2. Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde 14: 105–121.
- Lizárraga M, Moreno G, Esqueda M, Coronado ML. 2008. *Myxomycetes* of Sonora, Mexico. 5: Ajos-Bavispe National Forest Reserve and Wildlife Refuge and Sierra de Alamos-Rio Cuchujaqui Biosphere Reserve. Mycotaxon 104: 423–443.
- Moreno G, Castillo A. 2013. A comparative study of the types of three species of *Myxomycetes*: *Trichia crateriformis*, *T. fallax* var. *olivacea* and *T. fernbankensis*. Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 37: 85–98.
- Moreno G, Oltra M. 2010. Notas sobre los géneros *Badhamia*, *Badhamiopsis* y *Craterium* (*Myxomycetes*) en España. Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 34: 161–197.
- Moreno G, Illana C, Heykoop M. 1990. Contribution to the study of the *Myxomycetes*. II. Mycotaxon 37: 1–24.
- Moreno G, Illana C, Heykoop M. 1991. Contribution to the study of the *Myxomycetes*. IV. Mycotaxon 41: 113–125.
- Moreno G, Castillo A, Illana C, Lizárraga M. 1997. Taxonomic status of *Didymium laxifolium* and *D. rubeopus*, incl. a new variety of *D. rubeopus* (*Myxomycetes*). Cryptogamie, Mycologie 18(4): 315–325.
- Moreno G, Illana C, Castillo A, García JR. 2001. *Myxomycetes* de Extremadura. Campiña sur. Impresos Postalx, S. L.
- Moreno G, Castillo A, Sánchez A, Illana C, Oltra M. 2009. A new species of *Physarum* (*Myxomycetes*) from mediterranean areas. Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 33: 137–148.
- Moreno G, Castillo A, López-Villalba Á, Sánchez A. 2017a. A new species of *Hemitrichia* in succulent plants. Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 41: 31–35.
- Moreno G, López-Villalba Á, Castillo A, Romanenko KO, Leontyev DV. 2017b. Notes on some myxomycetes from Crimea (Ukraine). Mycotaxon 132: 649–663.  
<https://doi.org/10.5248/132.649>
- Moreno G, Castillo A, Thüs H. 2018. Critical revision of type material of *Stemonitales* (*Myxogastrina*) at the Natural History Museum London (BM). Phytotaxa 344(2): 149–159.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.344.2.3>
- Nannenga-Bremekamp NE. 1991. A guide to temperate myxomycetes. Biopress Limited. Bristol. 409 pp.
- Oltra M, Lado C. 2015. Nuevos registros de *Myxomycetes* ibéricos conservados en el herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA-Fungi). Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 39: 101–127.
- Oltra M, Lado C. 2016. Nuevos registros de *Myxomycetes* Ibéricos conservados en el herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA-Fungi). II. Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 40: 25–35.
- Poulain M, Meyer M, Bozonnet J. 2011. Les myxomycètes. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie.
- Rammeloo J. 1974. Structure of the epispore in the *Trichiaceae* (*Trichiales*, *Myxomycetes*), as seen with the scanning electron microscope. Bulletin de la Société Royale de Belgique 107(2): 353–359.
- Rammeloo J. 1975. Structure of the epispore in the *Stemonitales* (*Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique 45: 301–306.  
<https://doi.org/10.2307/3667483>
- Rammeloo J. 1981. *Trichiales* (*Myxomycetes*). 133–170, in: Flore Illustrée des Champignons d'Afrique Centrale. Meise, Ministère de l'Agriculture. Jardin Botanique National de Belgique.

---

*Critical revision of some Myxomycetes in the Argentinian herbaria BAFC and LIL – 5*

---

**MYCOTAXON**

ISSN (print) 0093-4666 (online) 2154-8889 Mycotaxon, Ltd. ©2020

October–December 2020—Volume 135, pp. 727–749

<https://doi.org/10.5248/135.727>

---

**Critical revision of some myxomycetes  
in the Argentinian herbaria BAFC and LIL – 5**G. MORENO<sup>1</sup>, Á. LÓPEZ-VILLALBA<sup>1</sup>,  
A. CASTILLO<sup>1</sup>, J.R. DESCHAMPS<sup>2</sup>, A. HLADKI<sup>3</sup><sup>1</sup> Dpto. Ciencias de la Vida (Botánica), Facultad de Ciencias, Universidad de Alcalá,  
28805 Alcalá de Henares, Madrid, España<sup>2</sup> Universidad de Belgrano, Facultad de Ciencias Agrarias,  
Federico Lacroze 1955, Cap. Fed. 1426. Buenos Aires, Argentina<sup>3</sup> Fundación Miguel Lillo,  
Miguel Lillo 251, San Miguel de Tucumán CP4000, Argentina\* CORRESPONDENCE TO: [gabriel.moreno@uah.es](mailto:gabriel.moreno@uah.es)

**ABSTRACT**—Sixty-two collections conserved in the herbaria BAFC and LIL are revised herein. Of the 31 different myxomycete species represented, seven are new records for Argentina. These are *Arcyria affinis*, *Badhamia gigantospora*, *Cribraria purpurea*, *Fuligo intermedia*, *Physarum carneum*, *Physarum javanicum*, and *Physarum penetrans*. The LM and SEM micrographs included illustrate the most representative characters of each species.

**KEY WORDS**—Amoebozoa, myxobiota, Myxogastria, slime moulds, taxonomy

**Introduction**

This paper continues the revision of the myxomycete specimens collected mostly in Argentinian territory and deposited in the international herbaria BAFC and LIL. Moreno & al. (2012, 2013a, b, 2015) previously published four papers in this series. The first paper (Moreno & al. 2013a) covered 32 specimens representing 20 taxa deposited in the BAFC herbarium, which preserves 476 myxomycete collections. Moreno & al. (2012) considered 25 specimens representing 15 species, ten of which were deposited in LIL, which

736 ... Moreno & al.

*Physarella oblonga* (Berk. & M.A. Curtis) Morgan,

J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 19(1): 7. 1896.

The peridium and spikes inside the sporotheca are yellow in specimens BAFC 22825 and BAFC 22215 (typical for *P. oblonga*). However, in BAFC 22210, a collection obtained in a moist chamber culture, both the spikes and the peridium are white.

**SPECIMENS EXAMINED:** ARGENTINA, BUENOS AIRES, Ezeiza, on bark of *Populus nigra*, IV-1972, leg. J.R. Deschamps, G. Rovetta & Vicari, [as *Physarella oblonga*] (BAFC 22825); Santa Catalina, Instituto Fitotécnico, in a moist chamber culture, sector A1, 1-XI-1969, leg. L. Veltri & L. Frias [as *Physarella oblonga*] (BAFC 22210); Longchamps, 9-III-1969, leg. M. Adler [as *Physarella oblonga*] (BAFC 22215).

**REMARKS**—Excellent photographs of *Physarella oblonga* were published by Poulain & al. (2011). Crespo & Lugo (2003) cited *P. oblonga* as widely distributed in Argentina.

*Physarum album* (Bull.) Chevall., Fl. Gén. Env. Paris 1: 336. 1826.

BAFC 22235, which lacks any entire sporocarps, could represent either *Physarum album* or *Physarum javanicum*; we decided to follow the original identification (*Physarum album*).

BAFC 22563 consists of three boxes—two small (containing *Didymium squamulosum*) and a large one with *Physarum album* comprising numerous sporocarps on dry leaves. The whitish sporocarps have a lenticular sporotheca, umbilicate base, and occasional petaloid dehiscence. Capillitium reticulate, with few whitish and fusiform nodes. Spores 10–11 µm diam., violaceous-brown, faintly verrucose with warts in groups.

**SPECIMENS EXAMINED:** USA, NEW YORK, Clyde, VIII-1889, leg. O.F. Cook, on wood debris [as *Physarum nutans*] (The National Fungus Collection 40, in BAFC 26539); ARGENTINA, BUENOS AIRES, Llavallol, Santa Catalina, 15-VI-1969, on wood debris, leg. J.R. Deschamps [as *Physarum nutans*, rev. Eva García Carvajal as *Ph. nutans*] (BAFC 22235); on leaf litter of *Ulmus procera*, 9-II-1972, leg. M. Adler [as *Physarum nutans*, rev. Eva García Carvajal as *Physarum* aff. *nutans* with *Didymium squamulosum*] (BAFC 22563; with *Didymium squamulosum*).

**REMARKS**—*Physarum album*, a cosmopolitan species (Martin & Alexopoulos 1969), was previously cited as occurring in Argentina by Crespo & Lugo (2003).

*Physarum bivalve* Pers., Ann. Bot. (Usteri) 15: 5. 1795.

FIG. 7

BAFC 30408 and BAFC 30409 (collected in New York in 1888 and 1889) are kept in tiny boxes with numerous perfectly conserved plasmodiocarps. The faintly warted spores of BAFC 30408 are 9–10 µm in diam.

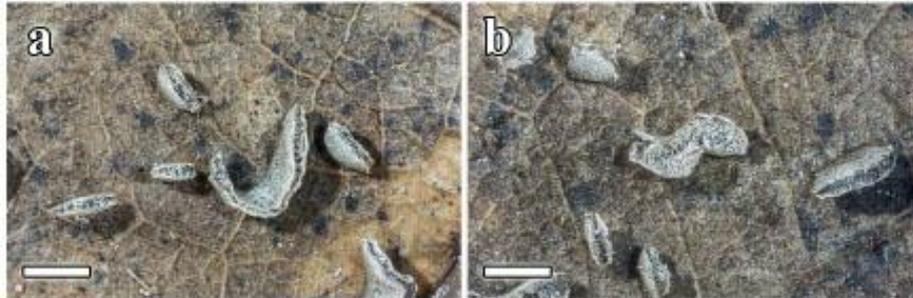


FIG. 7 *Physarum bivalve* (BAFC 30408):

a. Detail of the sporocarps; b. Capillitium nodes. Scale bars = 1 mm.

SPECIMENS EXAMINED: USA, NEW YORK, V-1888, on leaves, leg. O.F. Cook 665 [as *Physarum bivalve*] (BPI 3754 in BAFC 30408); Jamesville, on leaves, VII-1889, leg. O.F. Cook 298 [as *Physarum bivalve*] (BPI 3753 in BAFC 30409).

REMARKS—*Physarum bivalve* could be confused with *Physarum loratum* Shuang L. Chen & al. (Chen & al. 1999), which differs in its apical and well-developed line of dehiscence and larger (10.4–11.7  $\mu\text{m}$  diam.) spores.

*Physarum bivalve* was cited as occurring in North America by Martin & Alexopoulos (1969).



FIG. 8 *Physarum bogoriense* (LIL 153180):

a, b. Sporocarps and capillitium nodes. Scale bars = 1 mm.

*Physarum bogoriense* Racib., Hedwigia 37(1): 52. 1898.

FIG. 8

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Tafi, el Potrerillo, 26°57'31"S 65°43'34"W, 2167 m, in ravine, on birch leaf, 5-IV-2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5040 (LIL 153180).

REMARKS—*Physarum bogoriense* share microscopically similar spores and calcareous nodes with *P. hongkongense* Chao H. Chung. Macroscopically, *P. bogoriense* sporocarps vary from plasmodiocarpous to sporangiate forms

738 ... Moreno & al.

that are not compressed laterally and bear an apical dehiscence. The peridial dehiscence leaves a revolute, petaloid structure. In contrast, *P. hongkongense* plasmodiocarps are compressed laterally and the edges of the peridial dehiscence are clean cut, neither revolute nor petaloid.

Deschamps (1976b) cited one occurrence of *Physarum bogoriense* for Argentina.

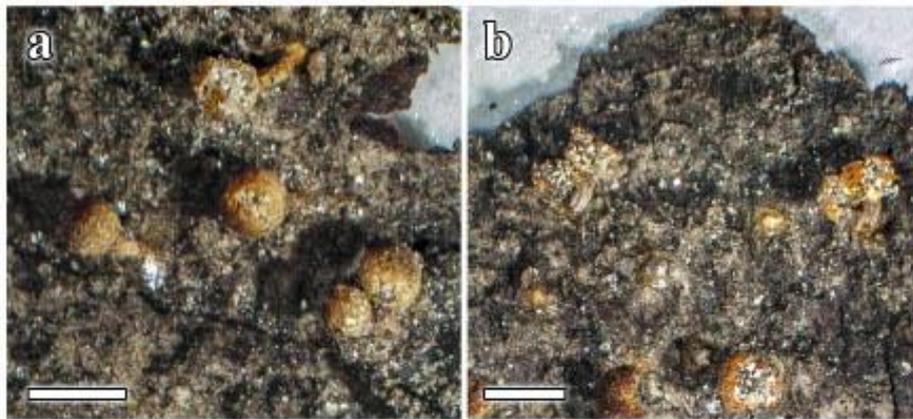


FIG. 9 *Physarum carneum* (LIL 153181):  
a. Sporocarps; b. Capillitium nodes. Scale bars = 1 mm.

\* *Physarum carneum* G. Lister & Sturgis, J. Bot. 48: 73. 1910.

FIG. 9

LIL 153181 consists of stalked sporocarps, 1–1.5 mm tall overall. Sporotheca globose to subglobose, 0.4–0.8 mm diam. Stalk wide, cylindrical, as tall as the sporotheca, concolorous with the peridium, sometimes with lilac shades. Hypothallus orange-brown and membranous. Peridium simple, orange-brown to pinkish-brown, with granules, breaking apart in an irregular and tessellated manner. Capillitium physaroid with large white nodes, rounded to shortly elongated, linked by hyaline filaments. Pseudocolumella absent. Spores 8.5–10  $\mu\text{m}$  diam., violaceous-brown, verrucose.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Tafi, el Potrerillo, 26°57'31"S 65°43'34"W, 2167 m, on wood debris, 5–IV–2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5044 (LIL 153181).

REMARKS—*Physarum carneum* has been rarely collected in North America according to Martin & Alexopoulos (1969), and we have not found any records from South America in the literature. Therefore, our specimen is a new record for Argentina and South America.

*Physarum cinereum* (Batsch) Pers., Neues Mag. Bot. 1: 89. 1794.

BAFC 22239 consists of a glass Petri dish with an evident plasmodium track and a few sporocarps. BAFC 22871 has abundant but broken sporocarps that retain only a few spores and scant capillitium. The remaining collections (BAFC 22857, BAFC 22844, BAFC 22236) contain abundant and well-developed and preserved sporocarps. These collections well illustrate the wide variation from sporangiate to plasmodiocarpous forms and the typical capillitium with small nodes.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Lanús, over the grass, X-1968, leg. L. del Busto, in petri dish [as *Physarum cinereum*] (BAFC 22239); Llavallol, Santa Catalina, on bark of *Ulmus procera* in a moist chamber culture, 3-XI-1968, leg. J.E. Wright & J.R. Deschamps [as *Physarum cinereum*] (BAFC 22236); Instituto Fitotécnico, 21-V-1972, on twigs, leg. J.R. Deschamps, G. Rovetta & Vicari [as *Physarum cinereum*] (BAFC 22844); on twigs and leaves, 21-V-1972, leg. J.R. Deschamps & G. Rovetta [as *Physarum cinereum*] (BAFC 22871); Malaver, on *Poaceae*, 24-III-1973, leg. A. Méndez [as *Physarum cinereum*] (BAFC 22857).

REMARKS—*Physarum cinereum* is a cosmopolitan species (Martin & Alexopoulos 1969), cited as occurring in Argentina by Deschamps (1976b) and Crespo & Lugo (2003).

*Physarum compressum* Alb. & Schwein., Consp. Fung. Lusat.: 97. 1805.

The spores of our five specimens are 10–12 µm diam.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Capital Federal, on dead trunk of *Melilotus officinalis*, 9-VII-1940, leg. A. Burkart [as *Physarum compressum*, rev. Eva García Carvajal as *P. compressum*] (BAFC 22490); Laguna Vitel, on *Palmaceae*, 11-X-1968, leg. J.R. Deschamps [as *Physarum compressum*, rev. Eva García Carvajal as *P. compressum*] (BAFC 22228); Llavallol, Santa Catalina, Instituto Fitotécnico, on spathe de *Palmaceae*, 16-IV-1972, leg. J.R. Deschamps & G. Rovetta [as *Physarum compressum*, rev. Eva García Carvajal as *Ph. compressum*] (BAFC 22867); Longchamps, plant debris, 10-X-1968, leg. M. Adler [as *Physarum compressum*] (BAFC 22139 with *Didymium bahiense*); MISIONES, Iguazú, ruta nac. 12, km. 30, SE harbour Iguazú, on bark of *Nectandra saligna*, in mixed forest of *Aspidosperma polyneuron*, 28-X-1973, leg. J.E. Wright, J.R. Deschamps & I. del Busto [as *Physarum compressum*] (BAFC 23195).

REMARKS—Our spore measurements for *Physarum compressum* match those cited by Martin & Alexopoulos (1969). However, Nannenga-Bremekamp (1991) cited larger (12–14 µm diam.), while Poulain & al. (2011) reported spores measuring 11–15 µm in one collection and 9.5–11.5 µm in a different one.

Crespo & Lugo (2003) reported *P. compressum* as frequent in Argentina.

740 ... Moreno & al.

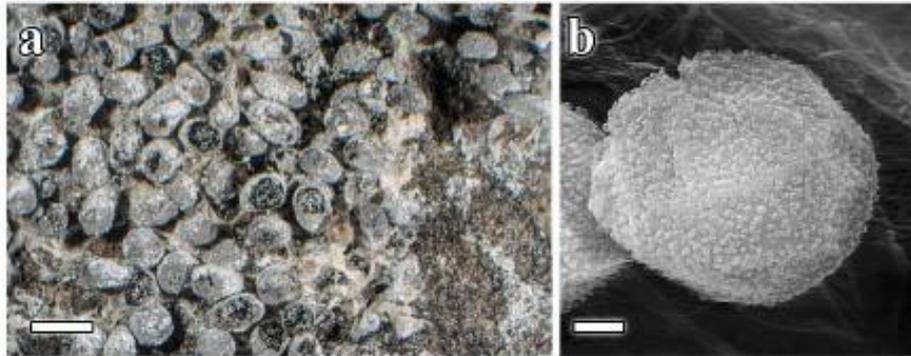


FIG. 10 *Physarum didermoides* (BAFC 22839): a. Sporocarps; b. Spore.  
Scale bars: a = 1 mm; b = 2  $\mu$ m.

*Physarum didermoides* (Pers.) Rostaf., Sluzowce Monogr. 97. 1874. FIG. 10  
BAFC 22549 displays the typical easily breaking exoperidium and cylindric sporocarps with a slimy, white yellowish hypothallus. Pseudocolumella whitish and elongated. Spores 13–15  $\mu$ m in diam., strongly verrucose. Most of the spores in BAFC 22602 and BAFC 22267 are collapsed, thus exhibiting marks that give them an atypical polygonal shape.

Under SEM, the spore ornamentation consists of <0.5  $\mu$ m long warts joined into short crests of 2–3–4 warts, classified by Rammeloo (1975) as the verrucate type.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Capital Federal, Saavedra park, on bark of *Morus alba*, IV–1972, leg. J.R. Deschamps & J.E. Wright [as *Physarum didermoides*, rev. Eva García Carvajal as *P. didermoides*] (BAFC 22870); Ezeiza, leg. Falcone [as *Physarum didermoides*, rev. Eva García Carvajal as *P. didermoides* cf.] (BAFC 22549); on wood, 14–IV–1971, leg. Vinka Kohn [as *Physarum didermoides*] (BAFC 22839); on bark of *Populus nigra*, 12–III–1972, leg. J.R. Deschamps & G. Rovetta [as *Physarum didermoides*] (BAFC 22868); on trunks of *Populus nigra* var. *italica* with *Mucilago crustacea*, 28–IV–1972, leg. J.R. Deschamps & G. Rovetta [as *Physarum didermoides*] (BAFC 22853); Llavallol, Santa Catalina, Instituto Fitotécnico, 15–VII–1969, on bark, leg. J.R. Deschamps [as *Physarum didermoides*, rev. Eva García Carvajal as *P. didermoides*] (BAFC 22227); Santa Catalina, 10–X–1969, leg. J.R. Deschamps [as *Physarum didermoides*] (BAFC 22142); Santa Catalina, Instituto Fitotécnico, 3–X–1970, leg. J.R. Deschamps, on bark [as *Physarum didermoides*] (BAFC 22267); CORRIENTES, Saladas, Santa Lucía river, on bark, 15–VIII–1972, leg. J.R. Deschamps [as *Physarum didermoides*] (BAFC 22602).

REMARKS—*Physarum didermoides* could be confused with *P. spectabile* Nann.-Bremek. & al., which differs in its succulenticolous habit (occurring mainly on the cladodes of *Opuntia* Mill.), its thin exoperidium, abundant and tiny capillitial nodes, and its polygonal spores (12–13.5  $\mu$ m diam.).

Crespo & Lugo (2003) reported *P. didermoides* as widely distributed in Argentina.

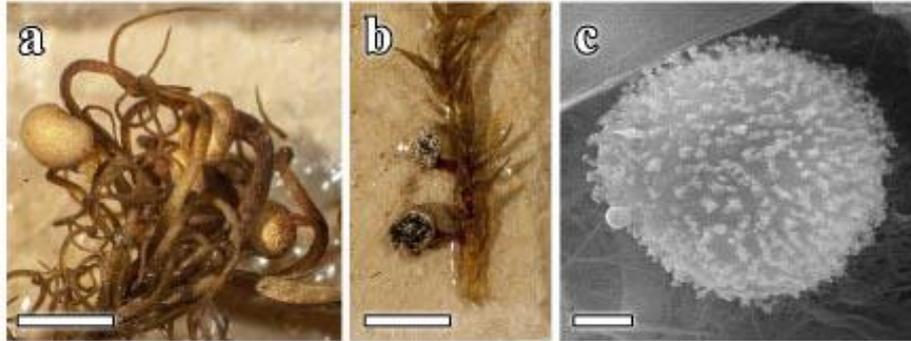


FIG. 11 *Physarum flavidum* (BAFC 30410):  
a. Sporocarps; b. Capillitium nodes; c. Spore. Scale bars: a, b = 1 mm; c = 2  $\mu$ m.

*Physarum flavidum* (Peck) Peck, Annual Rep.

New York State Mus. Nat. Hist. 31: 55. 1879.

FIG. 11

BAFC 30410 contains gregarious sporocarps with a globose, yellowish to yellowish-brown sporotheca. Peridium double, fragile, outer layer with granules of calcium carbonate. Stalk short to very short, reddish-orange, translucent. Capillitium with elongated white nodes. Spores 10–12  $\mu$ m diam, spinulose. Under SEM, the spore ornamentation baculate with coralloid tips.

SPECIMEN EXAMINED: USA, WASHINGTON D.C., on to bryophytes, leg. M.B. Waite [as *Physarum flavidum*] (BAFC 30410 ex BPI 3796).

REMARKS—The Argentinian material of *Physarum flavidum* was collected from similar habitat described by Martin & Alexopoulos (1969)—bryophytes and dead wood. The species, originally described from the United States, is widely distributed on both coasts of North America (<https://discoverlife.org>).

\* *Physarum javanicum* Racib., Hedwigia 37(1): 53. 1898.

FIG. 12

The best-preserved material, BAFC 22535, contains abundant sporocarps with umbilicate sporothecas and very long grey-white stalks, (measuring more than three times the height of the sporotheca). Peridial dehiscence irregular to stellate. Capillitial nodes small and whitish. Spores 8–10  $\mu$ m diam., pale violaceous-brown, verrucose with groups of darker warts.

LIL 693 consists of flattened sporocarps crushed and stuck to the substrate making the umbilicate sporotheca difficult to observe; the length of the stalks confirms the material as *Physarum javanicum*.

742 ... Moreno & al.

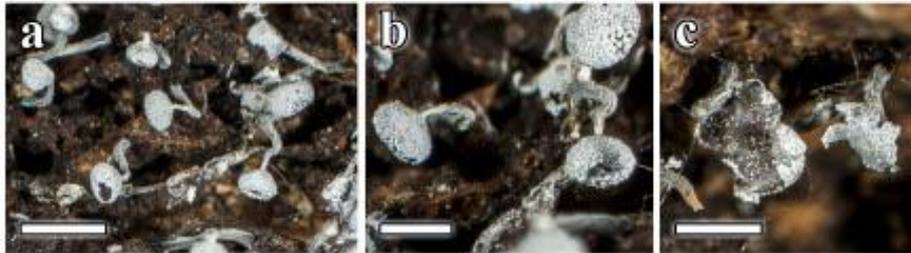


FIG. 12 *Physarum javanicum* (BAFC 22535):  
 a. Sporocarps; b. Detail of the umbilicate sporotheca; c. Whitish capillitium nodes.  
 Scale Bars: a = 1 mm; b, c = 0.5 mm.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Llavallol, Santa Catalina, Instituto Fitotécnico, 3-IV-1971, leg. Arguijo [as *Physarum mutans*, rev. Eva García Carvajal as *P. mutans*] (BAFC 22535); TUCUMÁN, Juan Bautista Alberdi, dique Escaba, 27°43'37"S 65°47'49"W, 828 m, on leaf of "laurel del cerro" (*Ocotea porphyria*), 8-VI-2015, leg. P. Medina & A. Hladki 693 (LIL 153182).

REMARKS—The mature, well-developed specimens of *Physarum javanicum* recall the photos in Poulain & al. (2011). According to <https://discoverlife.org> *Physarum javanicum* was previously cited from South America only in Brazil and French Guyana. Our report represents a new record for Argentina.

*Physarum leucophaeum* Symb. Gasteromyc. 3: 24. 1818.

SPECIMEN EXAMINED: USA, OREGON, Benton County, Fall Creek State Fish Hatchery, on moss covered decaying logs, 24-VIII-1962, leg. Lee Bonar, C.T. Rogerson, & M.L. Farr [as *Physarum leucophaeum* and confirmed by Eva García Carvajal] (BPI 3803 in BAFC 30411).

REMARKS—*Physarum leucophaeum* was cited as occurring in Argentina by Crespo & Lugo (2003).

\* *Physarum penetrale* Rex, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 43: 389. 1891. FIG. 13

LIL 153183 contains well-developed sporocarps with a long, cylindrical, orange-brown columella, translucent under transmitted light and without calcium carbonate. Sporotheca wide open, so most spores have been lost. Capillitium with tiny, yellowish nodes. Spores 6.5–7.5 µm diam., pale brown, verrucose with warts in groups.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Chicligasta, National Park los Alisos, 27°17'30"S 64°51'30"W, 867 m, on wood of *Ocotea porphyria*, 18-V-2015, leg. P. Medina & A. Hladki 696 (LIL 153183; with *Xylaria* sp.).

REMARKS—*Physarum penetrale* is a new record for Argentina.

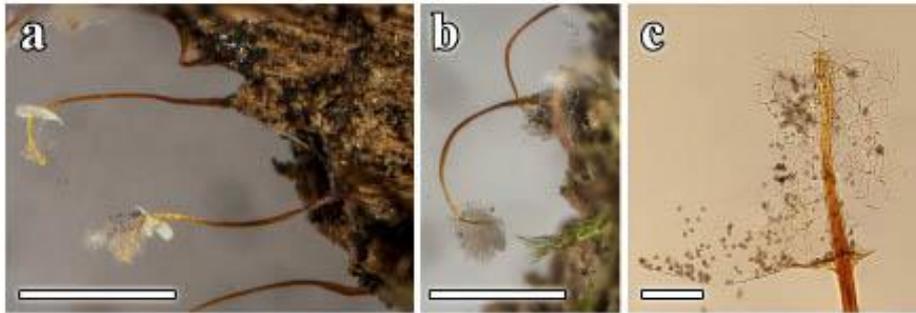


FIG. 13 *Physarum penetrale* (LIL 153183):  
 a. Sporocarps and columella; b. Sporocarp, columella, and capillitium;  
 c. Detail of columella and capillitium. Scale bars: a, b = 1 mm; c = 100  $\mu$ m.

*Physarum pusillum* (Berk. & M.A. Curtis) G. Lister,  
 Monogr. Mycetozoa, ed. 2: 64. 1911.

FIG. 14

BAFC 22279 contains abundant well-developed and typical sporocarps. Sporotheca lenticular, umbilicate at the base. Stalk dark brown. Peridium whitish with calcium carbonate granules and a pale brown base. Capillitium with elongated and whitish nodes. Spores 10–12  $\mu$ m diam., verrucose with warts in groups.

Although a second specimen (BAFC 22876) is well-developed, the capillitium is badhamioid due to the large nodes, the spores are larger (11–14  $\mu$ m diam.), and the ornamentation on the spores is fainter.

Under SEM, short (<0.5  $\mu$ m long) bacula were observed, the pilate type as described by Rammeloo (1975).

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Laguna Vitel, on debris of a member of the *Palmaceae*, X-1969, leg. J.R. Deschamps [as *Physarum pusillum*, rev,

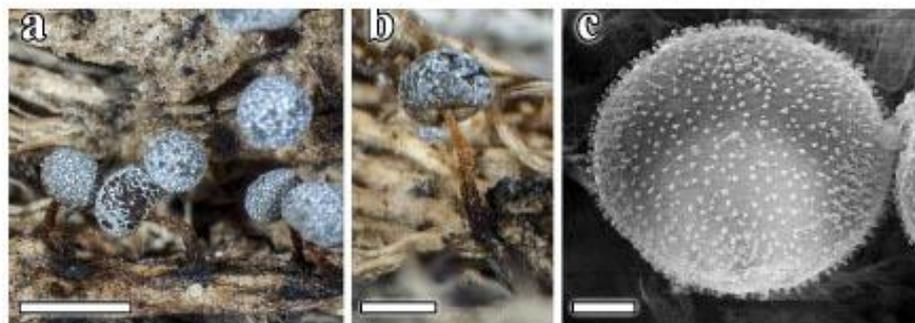


FIG. 14 *Physarum pusillum* (BAFC 22876):  
 a. Sporocarps and capillitium; b. Detail of the umbilicate sporotheca; c. Spore.  
 Scale bars: a = 1 mm; b = 0.5 mm; c = 2  $\mu$ m.

744 ... Moreno & al.

Eva García Carvajal *P. pusillum*] (BAFC 22279); on palm decaying, 3–VIII–1968, leg. J.R. Deschamps [as *Physarum pusillum*, rev. Eva García Carvajal *P. pusillum*] (BAFC 22231); Manzanares, on spathe of *Palmaceae*, 1–V–1972, leg. G. Cohen [as *Physarum pusillum*, rev. Eva García Carvajal *P. pusillum*] (BAFC 22876).

REMARKS—*Physarum pusillum* is a cosmopolitan species (Martin & Alexopoulos 1969). Crespo & Lugo (2003) cited it as widely distributed in Argentina.

*Physarum robustum* (Lister) Nann.-Bremek.,

Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C. 76(5):484 (1973)

LIL 153185 has stalked sporocarps; peridium membranous with granules coming from protrusions of the capillitium nodes, which are joined in the center of the sporotheca, forming a pseudocolumella with a variable morphology; spores 10–12 µm diam., violaceous-brown, verrucose.

LIL 153184 has abundant and whitish calcareous capillitium nodes with a variable morphology, but a pseudocolumella is present in only a few sporocarps.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Tafi, el Rincón, provincial route 325, 26°57'40"S 65°46'34"W, 2300 m in ravine with alders (*Alnus acuminata*), 4–IV–2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5033 (LIL 153184); 5038 (LIL 153185; with *Cribraria purpurea*).

REMARKS—The spores in both specimens of *Physarum robustum* are 10–12 µm diam., which match those cited by Nannenga-Bremekamp (1991). Poulain & al. (2011) reported slightly smaller (9–10.5 µm diam.) spores.

*Physarum robustum* could be confused with *P. leucophaeum* and *P. album*. The main difference in *P. leucophaeum* is its lower number of calcium carbonate nodes, leading us to suspect that *P. robustum* and *P. leucophaeum* represent extreme variants of the same species.

*Physarum album* can be distinguished by its delicate sporocarps, lower number of capillitium nodes, and the stellate dehiscence.

Moreno & al. (2013b) and Lado & al. (2014) previously reported *P. robustum* for Argentina.

*Physarum roseum* Berk. & Broome, J. Linn. Soc., Bot. 14: 84. 1873.

FIG. 15

BAFC 26540 contains abundant, well-developed sporocarps, with a globose sporotheca showing the typical purple color with pink shades. Capillitium filamentous with small, purple nodes. Spores 7–8 µm diam., violaceous-brown, verrucose with warts in groups.

SPECIMEN EXAMINED: USA, MARYLAND, Beltsville, on decaying logs, twigs, leaves, etc., 7–VIII–1969, leg. & det. M.L. Farr 4062 [as *Physarum roseum*] (BAFC 26540).

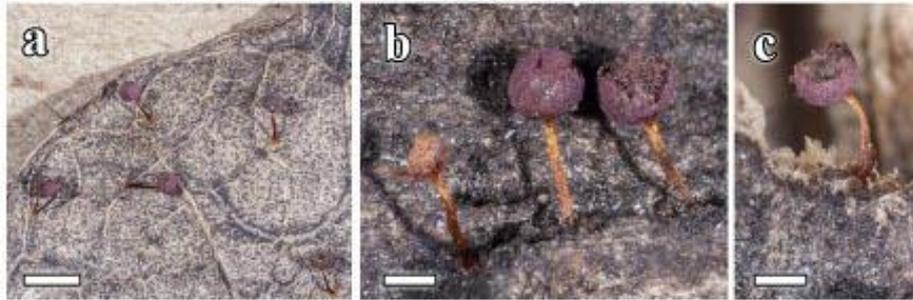


FIG. 15 *Physarum roseum* (BAFC 26540):

a. Sporocarps; b, c. Detail of sporocarps and capillitium. Scale bars: a = 1 mm; b, c = 0.5 mm.

REMARKS—Martin & Alexopoulos (1969) indicated that *Physarum roseum* is closely related to *P. pulcherrimum* Berk. & Ravenel., which produces violet instead of pinkish sporocarps (see macro- and micrographs of *P. pulcherrimum* in Moreno & al. (2014) for color comparison).

Our material of *P. roseum* resembles that photographed by Poulain & al. (2011). Martin & Alexopoulos (1969) cited *P. roseum* as occurring in North America.

*Stemonitis smithii* T. Macbr., Bull. Iowa Univ. Lab. Nat. Hist. 2(4): 381. 1893.

LIL 153186 displays the characters typical of the species, including a well-developed external mesh in the periphery of the capillitium, a cylindrical hollow stalk, and spores 4–5  $\mu\text{m}$  diam., pale violaceous-brown, almost smooth to slightly verrucose.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Chicligasta, National Park los Alisos, 867 m, on wood of *Ocotea porphyria*, 18-V-2015, leg. P. Medina & A. Hladki 699 (LIL 153186).

REMARKS—Moreno & al. (2013a) carried out a SEM study of other Argentinian specimens of *Stemonitis smithii*. *Stemonitis smithii* is rarely cited as occurring in Argentina according to Crespo & Lugo (2003).

*Trichia crateriformis* G.W. Martin, Mycologia 55(1): 131. 1963.

FIG. 16

= *Trichia fallax* var. *olivacea* Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 44: 300. 1908.

= *Trichia decipiens* var. *olivacea* (Meyl.) Meyl., Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 55: 244. 1924.

= *Trichia decipiens* f. *olivacea* (Meyl.) Y. Yamam., Myxomyc. Biota Japan.: 237. 1998.

LIL 153187 contains five well-developed sporocarps. Capillitium formed by elaters, 5–6  $\mu\text{m}$  diam., with quite long tips. Spores 10–11  $\mu\text{m}$  diam. with short crests. Under SEM, the spore ornamentation is formed by  $\leq 0.5$   $\mu\text{m}$  long bacula joined into sinuous and irregular crests.

728 ... Moreno & al.

houses 550 myxomycete specimens. Moreno & al. (2013b) next identified 29 species represented by 86 specimens, 41 of which were deposited in AH and 45 in BAFC. Most recently, Moreno & al. (2015) reported 57 specimens representing 26 myxomycete species preserved in BAFC, BA, LIL, and AH.

#### Materials & methods

The material studied is preserved in the herbarium of the School of Exact and Natural Sciences, University of Buenos Aires, Argentina (BAFC) and the herbarium of the Miguel Lillo Foundation, Tucumán, Argentina (LIL).

The original determination is indicated in square brackets in the SPECIMEN(S) EXAMINED section, and the absence of brackets indicates that the specimen had not been determined previously. Revision labels deposited along with the specimens indicate that Eva García Carvajal reviewed a large part of the BAFC collection in 2010, and thus we also cite original determinations, revised determinations, and the reviser's name.

New records for Argentina are marked with an asterisk (\*).

The slides mounted in Hoyer's medium for each specimen are preserved in the herbarium of the Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, Madrid, Spain (AH). Spore measurements were made using an oil immersion objective and include surface structures as warts and spines.

Scanning electron microscopy (SEM) micrographs were obtained at the Universidad de Alcalá using a Zeiss DSM-950. For ultramicroscopic studies, one sporocarp was placed on a 2 × 2 cm square of Whatman filter paper no. 1; the paper was folded into a packet to prevent the loss of spores and stapled shut, after which the packeted specimen was rehydrated in concentrated ammonium hydroxide (28–30%) for 30 minutes, dehydrated in aqueous ethanol (70%) for 30 minutes, fixed for two hours in pure ethylene glycol dimethyl ether (= 1,2-dimethoxymethane), immersed in pure acetone for at least two hours, and finally critically point dried and sputtered with gold-palladium. This technique uses very little material (a portion of a single sporocarp or no more than a few spores).

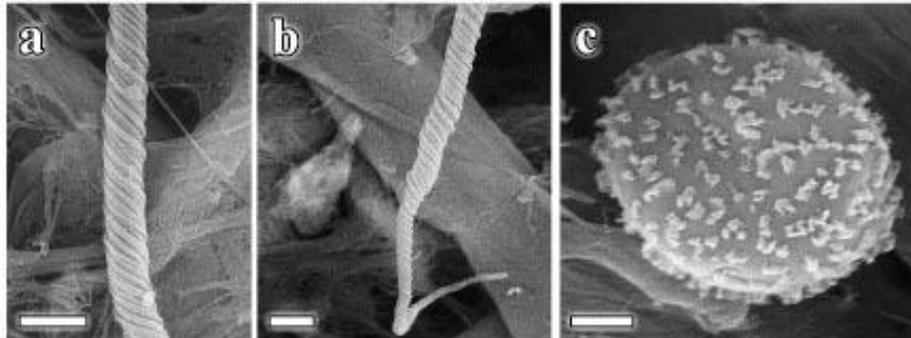
#### Taxonomy

\* *Arcyria affinis* Rostaf., Sluzowkce Monogr.: 276. 1875.

LIL 152925 contains scant material. In LIL 152952 the capillitium shows the typical rings, half-rings, and cogs, but we also noted small warts and wider areas on the capillitium. Spores 7–8(–9) µm in diam., nearly smooth, with some evident warts.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMAN, Chicligasta, Los Alisos National Park, 867 m, on wood of "laurel del cerro" *Ocotea porphyria* (Griseb.) van der Werff, 18-V-2015, leg. P. Medina & A. Hladki 698 (LIL 152925); Tafi, el Rincón, provincial route 325, 2300 m, 4-IV-2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5034 (LIL 152952).

746 ... Moreno &amp; al.

FIG. 16 *Trichia crateriformis* (LIL 153187):a. Capillitium; b. Tip of one elater; c. Spore. Scale bars: a, b = 5  $\mu\text{m}$ ; c = 2  $\mu\text{m}$ .

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Tafi, el Potrerillo, 2167 m, on wood debris, 5-IV-2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5041 (LIL 153187).

REMARKS—Moreno & Castillo (2013) explained the priority of the epithet *crateriformis* for the species and how *T. crateriformis* differs from *T. decipiens*, with which it is often confused.

*Trichia crateriformis* was cited once (as *Trichia pusilla*) as occurring in Tierra del Fuego (Argentina) by Arambarri (1975); this record was later revised by Moreno & al. (2013a) as *Trichia decipiens* var. *olivacea*.

*Trichia scabra* Rostaf., Sluzowce Monogr. 258. 1875.

FIG. 17

LIL 153188 consists of four small pieces of wood, bearing 2–4 sporocarps on each piece. Sporocarps sessile, golden-brown. Peridium simple, very thin, iridescent. Capillitium orange-brown to orange-yellowish, formed by 3–4  $\mu\text{m}$  diam. elaters, ending in a very short tip with a small appendage; under LM the protruding elater spirals appeared to bear short spinules, but no spinules were seen under SEM. Spores 12–13  $\mu\text{m}$  diam., with a low walled reticulum forming abundant meshes. SEM study, which confirmed this ornamentation, also revealed small holes in the walls, described as the simple reticulate with perforated muri type by Rammeloo (1974).

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Tafi, el Rincón, provincial route 325, 2300 m, on bark of *Alnus acuminata*, 4-IV-2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5039 (LIL 153188).

REMARKS—*Trichia scabra* was cited as occurring in Argentina for the first time by Grosso (1981) and later by Lado & al. (2014), who conducted a SEM study of the spore ornamentation, defining it as “reticulum made up of non-pitted narrow muri,” and the elaters “decorated with 3–4 spiny bands.”

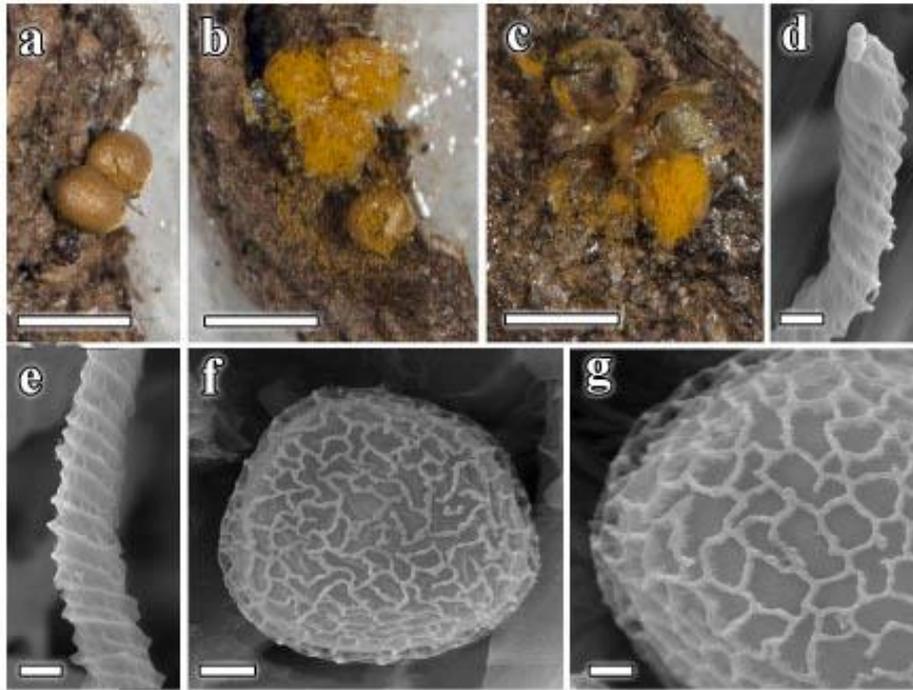


FIG. 17 *Trichia scabra* (LIL 153188): a–c. Sporocarps and capillitium; d, e. Capillitium; f. Spore; g. Detail of the spore ornamentation. Scale bars: a–c = 5 mm; d–f = 2  $\mu$ m; g = 1  $\mu$ m.

In contrast, our specimen shows the reticulated spores with holes on the walls and smooth elaters. Collections of this species from Taiwan (China) (Liu 1982) displayed the same characters as our specimen.

#### Acknowledgements

We wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez (Electron Microscopy Service, Universidad de Alcalá) for their invaluable help with the SEM. We extend thanks to Luis Monje and Ángel Pueblas (Department of Drawing and Scientific Photography, Universidad de Alcalá) for their help in the digital preparation of the photographs, to Dr. Maria Martha Dios (Department of Biology, Universidad Nacional de Catamarca, Argentina) and Dr. Steven L. Stephenson (University of Arkansas, Fayetteville, AR, USA) for their revisions of the manuscript, and to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium for his assistance with the specimens examined in the present study. We would also like to highlight the help provided by the technicians Susana Pereira and Laura del Busto to Andrea I. Romero, the curator of the BAFC herbarium. G. Giménez and A. Hladki would like to express their gratitude to the Ministry of Environment in the province of Salta for the authorizations that made collections possible.

748 ... Moreno & al.

#### Literature cited

- Arambarri AM. 1975. *Myxophyta, myxomycetes*. In: Guarrera S. & al. (eds.), Flora Criptogámica de Tierra del Fuego 2. 107 p.
- Castillo A, Moreno G, Illana C, Singer H. 2002. Notes on two violet species belonging to *Physarales* (*Myxomycetes*). *Mycotaxon* 82: 347–356.
- Chen SL, Li Y, Li HZ. 1999. Taxonomic studies on *Physarum* from China II. New and rare species from Xinjiang. *Mycosystema* 18(4): 343–348.
- Crespo EM, Lugo MA. 2003. Catalogue on the myxomycetes from Argentina. *Mycotaxon* 87: 91–102.
- Dagamac NHA, Rojas C, Novozhilov YK, Moreno G, Schlueter R, Schnittler M. 2017. Speciation in progress? A phylogeographic study among populations of *Hemitrichia serpula* (myxomycetes). *PLoS ONE* 12(4): e0174825. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174825>
- Deschamps JR. 1976a. Los myxomycetes de la Argentina: Catálogo Crítico, Distribución y Clave de las especies. *Physis* sección C 35(90): 147–171.
- Deschamps JR. 1976b. Los myxomycetes de la Argentina: Catálogo Crítico, Distribución y Clave de las especies. *Physis* sección C 35(91): 319–339.
- Grosso MA. 1981. Contribución al conocimiento de los *Myxomycetes* de los alrededores de la ciudad de Córdoba y la zona serrana aledaña. Trabajo de Seminario para optar al título de Biólogo. Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Ciencias Exactas, Física y Naturales: 1–56. Unpublished document.
- Lado C, Wrigley de Basanta D. 2008. A review of Neotropical myxomycetes (1828–2008). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 65(2): 211–254. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2008.v65.i2.293>
- Lado C, Wrigley de Basanta D, Estrada-Torres A, García-Carvajal E. 2014. Myxomycete diversity of the Patagonian Steppe and bordering areas in Argentina. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 71(1): e006 2014. ISSN: 0211-1322. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2394>
- Lado C, Estrada-Torres A, Wrigley de Basanta D, Schnittler M, Stephenson SL. 2017. A rapid biodiversity assessment of myxomycetes from a primary tropical moist forest of the Amazon basin in Ecuador. *Nova Hedwigia* 104(1–3): 293–321. [https://doi.org/10.1127/nova\\_hedwigia/2016/0372](https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2016/0372)
- Liu CH. 1982. Myxomycetes of Taiwan III. *Taiwania* 27: 64–85.
- Lizárraga M, Illana C, Moreno G. 1998. *Didymium subreticulosporum* (myxomycetes), a new species for America. *Mycotaxon* 67: 313–316.
- Lizárraga M, Illana C, Moreno G. 1999. SEM studies of the myxomycetes from the Peninsula of Baja California (Mexico), I. *Arcyria* to *Fuligo*. *Annales Botanici Fennici* 35: 287–306.
- Lizárraga M, Moreno G, Esqueda M, Salazar-Márquez C, Coronado ML. 2015. Myxomycetes of Chihuahua (México) 4. Central plains of the Chihuahuan desert. *Mycotaxon* 130: 1073–1101. <http://dx.doi.org/10.5248/130.1073>
- Martin GW, Alexopoulos CJ. 1969. The myxomycetes. University of Iowa Press, Iowa, U.S.A. 560 p.
- Moreno G, Castillo A. 2013. A comparative study of the types of three species of myxomycetes: *Trichia crateriformis*, *T. fallax* var. *olivacea* and *T. fernbankensis*. *Boletín Sociedad Micológica de Madrid* 37: 85–98.
- Moreno G, Oltra M. 2010. Notas sobre los géneros *Badhamia*, *Badhamiopsis* y *Craterium* (myxomycetes) en España. *Boletín Sociedad Micológica de Madrid* 34: 161–197.
- Moreno G, Castillo A, Deschamps JR. 2013a. Critical revision of myxomycetes in the Buenos Aires BAFC herbarium – 1. *Mycotaxon* 123: 63–79. <https://doi.org/10.5248/123.63>

- Moreno G, Castillo A, Deschamps JR. 2013b. Critical revision of some myxomycetes held at the Buenos Aires BAFC herbarium and the Argentinian material kept in AH herbarium. III. Boletín Sociedad Micológica de Madrid 37: 99–114.
- Moreno G, Castillo A, Yamamoto Y. 2014. A new violaceous species of *Physarum* (*Myxomycetes*). Boletín Sociedad Micológica de Madrid 38: 45–54.
- Moreno G, Castillo A, Deschamps JR, Hladki AI. 2012. Critical revision of some myxomycetes kept at the Buenos Aires BAFC Herbarium and Tucumán LIL Herbarium. II. Boletín Sociedad Micológica de Madrid 36: 81–92.
- Moreno G, López-Villalba Á, Castillo A, García JR. 2018. *Comatricha parvula* sp. nov. and other myxomycetes recorded from Extremadura (Spain) and adjacent areas. Mycotaxon 133: 523–550. <https://doi.org/10.5248/133.523>
- Moreno G, Castillo A, Deschamps JR, Giménez G, Hladki AI, López-Villalba Á. 2015. Critical revision of some myxomycetes deposited in the Buenos Aires herbaria BAFC, BA and the Tucumán LIL. IV. Boletín Sociedad Micológica de Madrid 39: 129–140.
- Nannenga-Bremekamp NE. 1991. A guide to temperate myxomycetes. Biopress Limited. Bristol.
- Peréz-Silva E, Herrera T, Esqueda M, Illana C, Moreno G. 2001. Myxomycetes of Sonora, Mexico. I. Mycotaxon 77: 181–192.
- Poulain M, Meyer M, Bozonnet J. 2011. Les myxomycètes tomes 1–2. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, Sevrier, France.
- Rammeloo J. 1974. Structure of the epispore in the *Trichiaceae* (*Trichiales*, *Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique 107: 353–359.
- Rammeloo J. 1975. Structure of the epispore in the *Stemonitales* (*Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. Bulletin du Jardin botanique National de Belgique 45: 301–306. <https://doi.org/10.2307/3667483>
- Spegazzini C. 1886. Fungi guaraníticos. Anales de la Sociedad de Científica Argentina 22: 186–224.
- Spegazzini C. 1926. Algunas especies de Mixomicetas de la Argentina. Physis (Buenos Aires) 8: 417–419.
- Ukkola T, Härkönen M. 1996. Revision of *Physarum pezizoideum* var. *pezizoideum* and var. *microsporum* (*Myxomycetes*). Karstenia 36: 41–46. <https://doi.org/10.29203/ka.1996.317>

REMARKS—The capillitial ornamentation of our specimens of *Arcyria affinis* is similar to what was drawn by Nannenga-Bremekamp (1991). A detailed study under SEM of the species was done by Moreno & al. (2018).

*Arcyria affinis* is a new record for Argentina.

*Badhamia affinis* Rostaf., Sluzowkce Monogr.: 143. 1874.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Llavallol, Santa Catalina, Instituto Fitotécnico, 24–XII–1969, leg. J.R. Deschamps [as *Physarum notabile*, rev. Eva García Carvajal as *Badhamia affinis*] (BAFC 22242).

REMARKS—Nannenga-Bremekamp (1991) observed that *Badhamia affinis* was characterized by a badhamioid capillitium with roughly parallel and slightly anastomosed calcium carbonate threads. A SEM study of the spore ornamentation of this species was carried out by Moreno & al. (2013a).

*Badhamia affinis* was cited as occurring in Argentina for the first time by Deschamps (1976b).

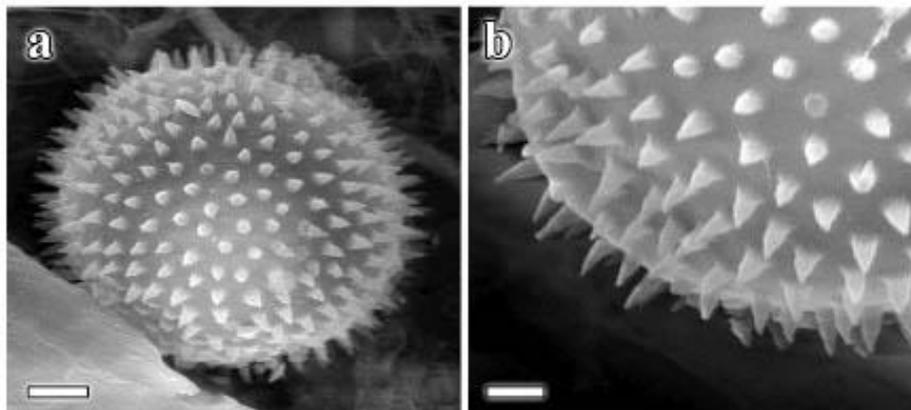


FIG. 1 *Badhamia gigantospora* (BAFC 51240):  
a. Spiny spore; b. Detail of the spore ornamentation. Scale bars: a = 2  $\mu$ m; b = 1  $\mu$ m.

\**Badhamia gigantospora* Ukkola & Härk., Karstenia 36(1): 43. 1996. FIG. 1

BAFC 51240 consists of two boxes containing glued pieces of wood along with a plastic envelope with abundant spores. The collection contains a dozen sporocarps, very mature, so they had lost part of the peridium and capillitium. Stalk cylindrical, widened at the base, pale reddish-brown, about 2 mm high. Sporotheca umbilicate at the base. Capillitium badhamioid, formed by roughly parallel filaments, mostly broken. Spores 13–16  $\mu$ m in diam., dark violaceous-brown, with remarkable spines. Under SEM the

730 ... Moreno & al.

ornamentation was confirmed as bearing approx. 1  $\mu\text{m}$  long spines, which Rammeloo (1975) described as the echinate type.

**SPECIMEN EXAMINED:** ARGENTINA, BUENOS AIRES, Chascomús, campo "La Alameda", on pieces of wood possibly from a member of the *Palmaceae*, 27-III-2002, leg. Sannazzaro & E. Albertó [as *Physarum pezizooides*, rev. Eva García Carvajal as *Physarum pezizoideum* var. *pezizoideum*] (BAFC 51240).

**REMARKS**—The aforementioned characters place our specimen close to *Badhamia gigantospora*, a species described by Ukkola & Härkönen (1996) from material collected in Africa (Tanzania, Liberia) on the woody debris of *Cupressus lusitanica* Mill. According to the protologue, the species is characterized by large (18–22  $\mu\text{m}$  diam.), dark brown, and very spiny spores (spines approx. 2  $\mu\text{m}$  long). Our Argentinian specimen differs in its smaller (13–16  $\mu\text{m}$  diam.) spores, measurements that fit with those indicated by Lado & al. (2017) for specimens collected in Yasuni (Ecuador) and also identified as *Badhamia gigantospora*.

*Badhamia gigantospora* is a new record for Argentina.

*Craterium leucocephalum* (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar,  
Deutschl. Fl. Pilze 1(1): 21. 1813.

FIG. 2

BAFC 22492 contains abundant sporocarps that are characterized by the whitish, cylindrical columella (not always well developed in mature specimens) and abundant, small, white, subglobose to slightly elongated capillitial nodes. Stalk short, straw colored. Peridium very thin, simple, whitish, easily and irregularly broken. Under SEM, the spore ornamentation consists of short bacula (<0.5  $\mu\text{m}$  long), described by Rammeloo (1974) as the baculate type.

**SPECIMEN EXAMINED:** ARGENTINA, BUENOS AIRES, Llavallol, Santa Catalina, Instituto Fitotécnico, 25-V-1972, leg. R. Vicari [as *Physarum mutabile*, rev. Eva García Carvajal as *P. mutabile*] (BAFC 22492).

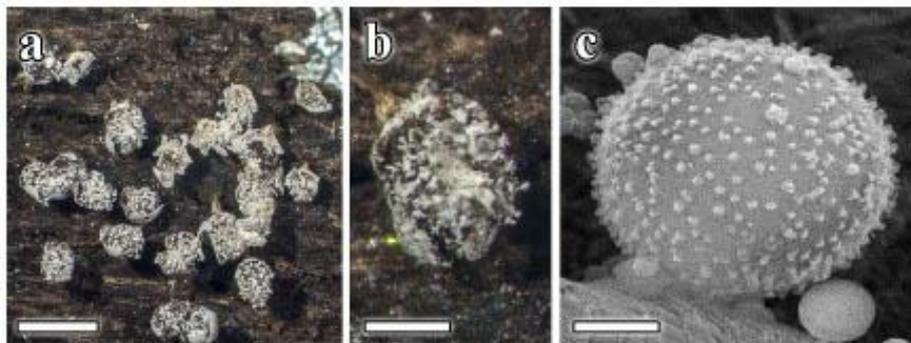


FIG. 2. *Craterium leucocephalum* (BAFC 22492): a. Sporocarps; b. Detail of the columella; c. Spore. Scale bars: a = 1 mm; b = 0.5 mm; c = 2  $\mu\text{m}$ .

REMARKS—*Craterium leucocephalum* could be confused with *Physarium mutabile* (Rostaf.) G. Lister, which differs in its scanty capillitium nodes, very short stalk, and spinose spores.

The macrographs of our specimen resemble those obtained by Moreno & Oltra (2010).

*Craterium leucocephalum* is a cosmopolitan species (Martin & Alexopoulos 1969), previously cited as occurring in Argentina by Deschamps (1976b) and Crespo & Lugo (2003).

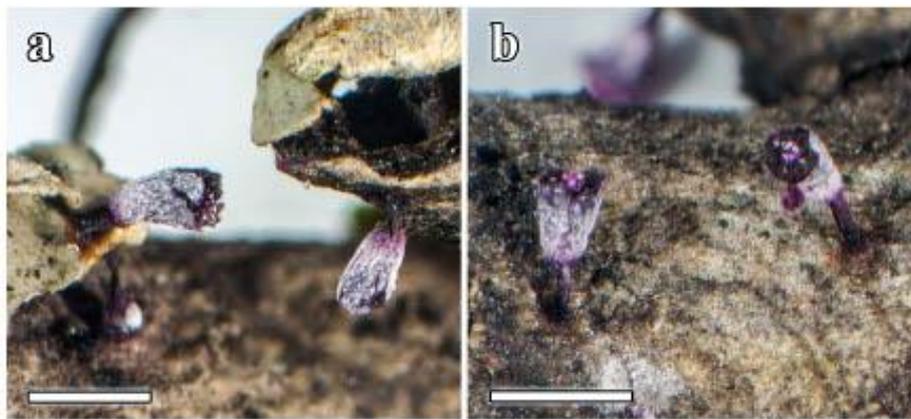


FIG. 3. *Craterium paraguayense* (LIL 152953):  
a. Sporocarps; b. Sporocarps and pseudocolumella. Scale bars = 1 mm.

*Craterium paraguayense* (Speg.) G. Lister,  
Monogr. Mycetozoa, ed. 2: 95. 1911.

FIG. 3

LIL 152953 is associated with twigs and bryophytes. Peridium white-violaceous outside, dark violet inside. Pseudocolumella cylindrical, dark violet, with thick warts.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, SALTA, General José de San Martín, Reserva Provincial Acambuco, 867 m, 21-V-2015, leg. P. Medina & A. Hladki 691 (LIL 152953).

REMARKS—Spegazzini (1886) described *Craterium paraguayense* from Guarapí (Paraguay), where it occurred on dead leaves of *Luehea grandiflora* Mart. Castillo & al. (2002), who studied the holotype, noted that *C. paraguayense* can be distinguished macroscopically from other *Craterium* species by the violet shades of its cylindrical sporotheca, its violaceous blackish stalk, and 7–9  $\mu\text{m}$  diam. spores—all characters observed in our collection.

732 ... Moreno & al.

*Craterium paraguayense* was first cited as occurring in Argentina by Arambarri (1975).

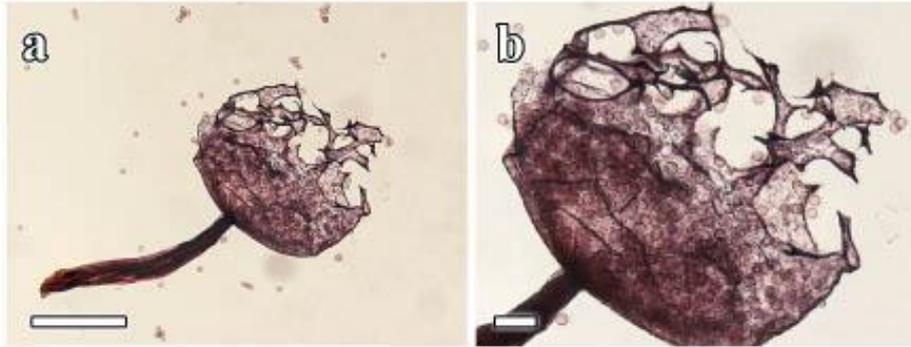


FIG. 4. *Cribraria purpurea* (LIL 15294):  
a. Sporocarp; b. Detail of the sporotheca. Scale bars: a = 500  $\mu$ m; b = 100  $\mu$ m.

\* *Cribraria purpurea* Schrad., Nov. Gen. Pl.: 8. 1797.

FIG. 4

LIL 152954 comprises sporocarps 0.3–0.5 mm high. Sporotheca approx. 0.2 mm diam., dark violet to purple-violet, the basal half completely joining to form a cup and the upper part broken into thick and irregular plates linked by filaments. Stalk short, equal or slightly higher than the sporotheca, cylindrical, blackish. Capillitium absent. Dictydine granules violet. Spores pale violaceous, with warts.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Tafi, el Rincón, provincial route 325, 2300 m, in ravine with alders (*Alnus acuminata* Kunth), 4–IV–2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5038 (LIL 152954; with *Physarum robustum*).

REMARKS—*Cribraria purpurea* represents a new record for Argentina (<https://discoverlife.org>). In South America, this species was reported previously as occurring in Venezuela (Lado & al. 2008).

*Diachea leucopodia* (Bull.) Rostaf., Sluzowkce Monogr.: 190. 1874.

LIL 152956 is slightly sclerotized.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, SALTA, General José de San Martín, Reserva Provincial Acambuco, 867 m, 21–V–2015, leg. P. Medina & A. Hladki 690 (LIL 152955); TUCUMÁN, Tafi, las Carreras, south of the viewpoint of the Condor, provincial route 325, 2367 m, on bark, 4–IV–2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5032 (LIL 152956); el Rincón, provincial route 325, 2300 m, in ravine with alders (*Alnus acuminata*), 4–IV–2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5042 (LIL 153063).

REMARKS—*Diachea leucopodia* is a cosmopolitan species that usually produces numerous sporocarps, typically on herbaceous plant debris (Martin & Alexopoulos 1969).

## Myxomycetes in BAFC &amp; LIL (Argentina) ... 733

Deschamps (1976a) and Crespo & Lugo (2003) reported *D. leucopodia* for Argentina.

*Didymium difforme* (Pers.) Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. 1: 571. 1821.

The spores of LIL 153113 are 12–14 µm in diam. with a paler zone and very faint warts.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Tafi, el Rincón, provincial route 325, 26°57'40"S 65°46'34"W, 2300 m, in ravine with alders (*Alnus acuminata*), 4-IV-2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5043 (LIL 153113).

REMARKS—Lizárraga & al (1998), who studied Mexican specimens of *Didymium difforme* under SEM, demonstrated that the warts of this species join to form a subtle reticulum.

Deschamps (1976b) and Crespo & Lugo (2003) previously reported *D. difforme* for Argentina.

*Didymium nigripes* (Link) Fr., Syst. Mycol. 3: 119. 1829.

BAFC 31015 comprises abundant sporocarps with blackish colored stalks and pseudocolumellas. Peridium hyaline, with brown areolae, covered with stellate calcium carbonate crystals. Stalk longer than the sporothecal diameter, translucent reddish-brown without granules. Spores 9–10 µm in diam., pale violaceous-brown, verrucose with groups of warts.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, MISIONES, Iguazú, ruta nac. 12, km. 20, SE harbour Iguazú, on *Psychotria myriantha* Müll. Arg., leg. S. Ferrucci n° 473, det. J.E. Wright [as *Physarum* aff. *pusillum* ex CTES, rev. Eva García Carvajal as *Didymium nigripes*] (BAFC 31015).

REMARKS—Deschamps (1976b) and Crespo & Lugo (2003) previously reported *Didymium nigripes* for Argentina.

*Didymium squamulosum* (Alb. & Schwein.) Fr., Symb. Gasteromyc. 3: 19. 1818.

Most of the specimens have the typical whitish pseudocolumella but in LIL 153177 and LIL 153176 the color of this structure varied from orange to brown-orange. The collection BAFC 22563 contained three boxes—two small boxes with *Didymium squamulosum* and a large one with *Physarum album*.

SPECIMENS EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Llavallol, Santa Catalina, Instituto Fitotécnico, leaf litter of *Ulmus procera*, 9-II-1972, leg. M. Adler [as *Physarum nutans*, rev. Eva García Carvajal as *Didymium squamulosum* with *Physarum* aff. *nutans*] (BAFC 22563; with *Physarum album*); TUCUMÁN, Chicligasta, National Park los Alisos, 27°17'30"S 64°51'30"W, 867 m, bay leaf, 18-V-2015, leg. P. Medina & A. Hladki 697 (LIL 153176); Juan Bautista Alberdi, dique Escaba, 27°43'37"S

734 ... Moreno & al.

65°47'49"W, 828 m, bay leaf, 8-VI-2015, leg. P. Medina & A. Hladki 692 (LIL 153177); Tafi, el Rincón, provincial route 325, 26°57'40"S 65°46'34"W, 2300 m, on twigs and herbaceous debris, 4-IV-2014, leg. C. Izarduy & A. Hladki 5035 [as *Physarum* sp.] (LIL 153178).

REMARKS—*Didymium squamulosum* is a cosmopolitan species (Martin & Alexopoulos 1969) that fruits mainly on the debris from herbaceous plants and the leaves of trees. Deschamps (1976b) and Crespo & Lugo (2003) previously reported *D. squamulosum* for Argentina.

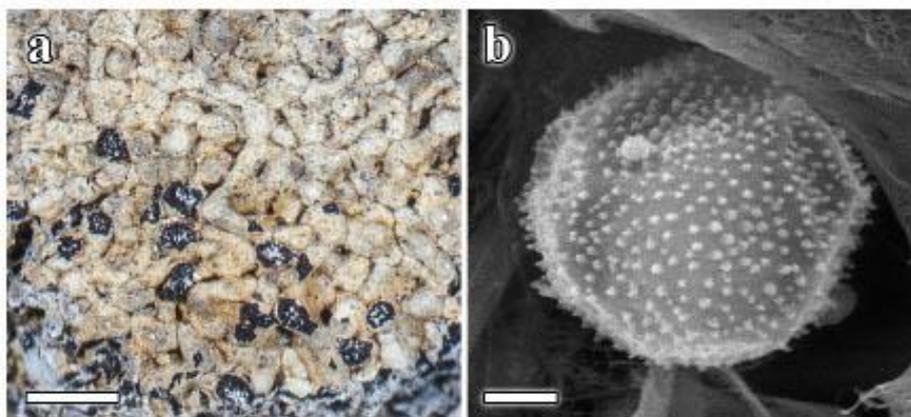


FIG. 5. *Fuligo intermedia* (BAFC 22496):  
a. Detail of the aethalium; b. Spore. Scale bars: a = 1 mm; b = 2  $\mu$ m.

\* *Fuligo intermedia* T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 2: 30. 1922. FIG. 5

Under SEM, the spore ornamentation of the specimen consists of short (<0.5  $\mu$ m long) bacula, classified by Rammeloo (1975) as the pileate type.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Ezeiza, on bark of *Populus nigra* L., 12-III-1972, leg. J.R. Deschamps & G. Rovetta [as *Physarum contextum*, rev. Eva García Carvajal as *Fuligo intermedia*] (BAFC 22496).

REMARKS—*Fuligo intermedia* is a distinctive species. Lizárraga & al. (2015) described it as an aethalium in which the remains of individual sporocarps can be seen only at the apical part and having large (10–12  $\mu$ m diam) spores. These characters agree with our specimen. Lizárraga & al. (2015) also noted that the larger spore size helps distinguish *F. intermedia* from *F. septica* (with 6–9  $\mu$ m diam spores).

*Fuligo intermedia* is common in North and Central America, but BAFC 22496 is the first collection from South America, making it a new record for both Argentina and the rest of South America (<http://discoverlife.org>).

*Hemitrichia parviverrucospora* (Lizárraga, Illana & G. Moreno) G. Moreno & Illana, *Mycotaxon* 77: 187. 2001.

FIG. 6

LIL 153179 exhibits perfectly the complex spore ornamentation typical of this species. The ornamentation consists of a raised wall reticulum that forms a wide mesh with walls sometimes divided to create smaller, independent meshes. The reticulum “valleys” are covered with small (<0.1 µm long) warts that sometimes join in short crests, representative of the cristate reticulate type described by Rammeloo (1974).

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, TUCUMÁN, Chicligasta, National Park los Alisos, 27°17'30"S 64°51'30"W, 867 m, on wood debris, 18-V-2015, leg. P. Medina & A. Hladki 695 (LIL 153179).

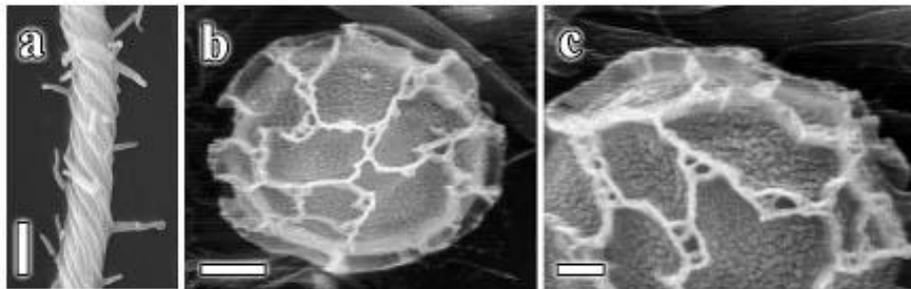


FIG. 6. *Hemitrichia parviverrucospora* (LIL 153179):  
a. Spiny elater; b. Spore; c. Detail of the spore ornamentation.  
Scale bars: a = 5 µm; b = 2 µm; c = 1 µm.

REMARKS—*Hemitrichia parviverrucospora*, originally described from Mexico as a variety of *H. serpula* by Lizárraga & al. (1999), was elevated to species by Pérez-Silva & al. (2001).

*Hemitrichia parviverrucospora* was analyzed molecularly out by Dagamac & al. (2017). Moreno & al. (2012; 2013b; 2015) reported the species from Salta and Tucumán (Argentina).

*Mucilago crustacea* F.H. Wigg., *Prim. Fl. Holsat.*: 112. 1780.

SPECIMEN EXAMINED: ARGENTINA, BUENOS AIRES, Ezeiza, on wood of *Populus nigra* var. *italica* Münchh., 28-IV-1972, leg. J.R. Deschamps & G. Rovetta [as *Physarum didermoides*] (BAFC 22853; with *Physarum didermoides*).

REMARKS—Despite *Mucilago crustacea* being cited as cosmopolitan by Martin & Alexopoulos (1969), it has been cited as occurring in Argentina only once previously, by Spegazzini (1926).



# New myxomycete records from the Canary Islands

Ángela López-Villalba<sup>1</sup>, Gabriel Moreno<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dpto. Ciencias de la Vida (Botánica),  
Universidad de Alcalá, 28805 Alcalá de Henares,  
Madrid, Spain

\* Corresponding author:  
angelalv92@gmail.com

**Keywords:** Canary Islands, Myxomycetes,  
new records, SEM.

## Article info:

Received: 24 July 2020

Accepted: 03 September 2020

Published online: 21 September 2020

Corresponding Editor: Nikki Heherson A. Dagamac

Assistant Editor: Oleg Shchepin

## Abstract

The volcanic Canary Islands constitute a biodiversity hotspot. Although our knowledge of the native flora and fauna species is extensive, the myxobiota of these islands is not so well-known. For this reason, we provide herein eight new records for the checklist of Canarian myxomycetes with accurate descriptions and macro- and microphotographs. The specimens were collected in Tenerife during the months of November and December 1987. All of them are new to the Canary Islands.

## Introduction

Myxomycetes are a monophyletic group within the Amoebozoa (Cavalier-Smith et al. 2015, Leontyev et al. 2019) that appear in diverse habitats that range from tropical inflorescences (Schnittler & Stephenson 2002) to plant debris at the borders of melting snowbanks (Stephenson et al. 2007, Schnittler et al. 2015, Moreno et al. 2018a).

The distinctive characteristics of the Canary Islands are their volcanic origin and the high number of native species they host. The isles, which originated from submarine eruptions, are far from Europe and Africa, but they have adapted species of plants and animals, which are closely related to some of the continent inhabitants. Most of the known species within these groups are protected there because of their endemism (Martín-Esquível et al. 2005). Otherwise, fungi and microorganism diversity are less known, as well as aquatic species (Machado 1998).

Specifically, Tenerife is not only the largest island of the archipelago (total area of 2034.38 km<sup>2</sup>), but also the one with the highest number of different ecosystems due to its elevational gradient. This last factor also contributes to the establishment of a different climate pattern between the north and the south of the isle (Arco Aguilar & Rodríguez Delgado 2018). The ecosystems vary from the dunes found at the beaches, to the humid laurisilva forests at the northeast of the island, the arid areas towards the centre, and, finally, the Canarian pine forests and the high peak of the Teide (3718 m).

The diversity and endemism of plants inhabiting the island may suggest that the diversity of myxomycetes found there also would be high. But, despite the interesting facts mentioned, studies focused on myxomycetes in Canary Islands are scanty and relatively old (Lado et al. 2003, Beltrán-Tejera et al. 2004, 2010), with an exception of the discovery of niviculous myxomycetes in the Teide National Park (Moreno et al. 2018b). The last species checklist was done in 2009 (Beltrán-Tejera 2009), hence it was used as a guide to establish the new records for the current study.

Consequently, the main purpose of this paper is to increase the number of myxomycetes known from the Canary Islands, providing eight new records with accurate descriptions and photographs of the specimens.

## Material and methods

The material was collected by Enric Gràcia (University of Barcelona) at different localities on the island of Tenerife. The specimens were studied at the

University of Alcalá de Henares (Madrid) and they will be returned to and deposited in Centro de Documentación de Biodiversidad Vegetal (University of Barcelona).

Semi-permanent slides were prepared with Hoyer's medium. The diameter of the spores includes the surface structures, such as spines or warts. Light microscopy (LM) was carried out with a Nikon Eclipse 80i microscope. Scanning Electron Microscopy (SEM) studies and micrographs were performed with a Zeiss DSM-950 microscope. We followed the methodology described in Moreno et al. (2019) for studying the specimens by SEM. The terms established by Rammeloo (1974, 1975) are followed herein. Nomenclature follows Lado (2005–2020).

## Results

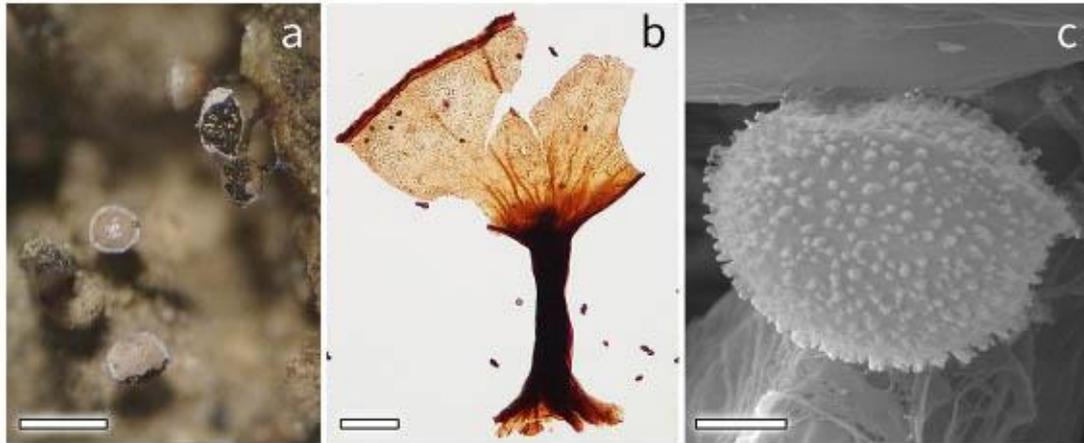
### *Craterium concinnum* Rex

Fig. 1 a–c

**SPECIMENS EXAMINED:** Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, Los Realejos, Palo Blanco-Llanadas, 28.365743, -16.582838, 600 m, on cupules of *Castanea sativa*, 29/11/1987 (EG5442).

Sporocarps stalked, 0.5–0.8 × 0.2–0.5 mm. Peridium forming a crustaceous cup, thick, reddish-brown, with white edges at the top, with a fragile and pale brown lid. Stalk dark brown to black. Capillitium consisting of brownish nodules which sometimes join at the centre of the sporotheca to form a pseudocolumella. Spores globose to subglobose, brown, 8–10 µm diam., with warts. Under SEM the ornamentation of the spores consists of prominent and densely arranged bacula.

**Remarks.** – This species is usually found on chestnut burrs, as Rex (1893) indicated in the original description. This preference was lately repeated by Lister (1925) and Martin & Alexopoulos (1969), although they also noted its appearance on other substrates, such as moss or wood, respectively. Macroscopically, the closest species is *Craterium minutum* (Leers) Fr., which can be distinguished by the larger and deeper sporangia (0.75–1 × 1–1.5 mm), the yellow peridium with yellow edges and a brown



**Fig. 1** *Craterium concinnum* Rex EG5442: **a.** Sporocarps, **b.** Details of the stalk and peridium, **c.** Spore. Scale bars: **a** = 0.5 mm, **b** = 0.1 mm, **c** = 2  $\mu$ m.

lid, the red to orange stalk, and the white nodules of the capillitium (Moreno-Gámez 2016).

***Diderma rufostriatum*** Nann.-Bremek. & Lado  
Fig. 2 a-f

**SPECIMENS EXAMINED:** Spain, Tenerife, La Orotava, Aguamansa, 28.361572, -16.500114, 1100 m, on bark and leaves of *Eucalyptus* sp., 13/12/1987 (EG5865, EG5867, EG5872, EG5890).

Sporocarps sessile or with very short stalks, 0.8–1.1 mm diam. Peridium triple; outer layer crustose, pink, with brown spots on top that merge together to create lines on the basal part; medium layer white, with globular crystals of calcium carbonate; inner layer membranous, iridescent and translucent. Stalk (if present) short, concolorous with the peridium. Hypothallus white. Pseudocolumella hollow, orange, filling half of the sporotheca. Capillitium with sinuous, thin threads (0.5–1  $\mu$ m diam.), emerging radially from the pseudocolumella. Spores globose to subglobose, violaceous brown, 8–10  $\mu$ m diam., with very marked warts. Under SEM the ornamentation of the spores consists of bacula, sometimes joined into short crests.

**Remarks.** – This species is characterised by the pulvinate sporangia with brown spots on the top and brown lines towards the base. The colour of the

peridium usually varies from pale pink to pale ochraceous-pink or almost white (Nannenga-Bremekamp & Lado 1985, Sánchez & Moreno 2014). In contrast, it is noteworthy that the Canarian specimens show a pink-brownish but not pale peridium with a concolorous, darker, circular area on the top.

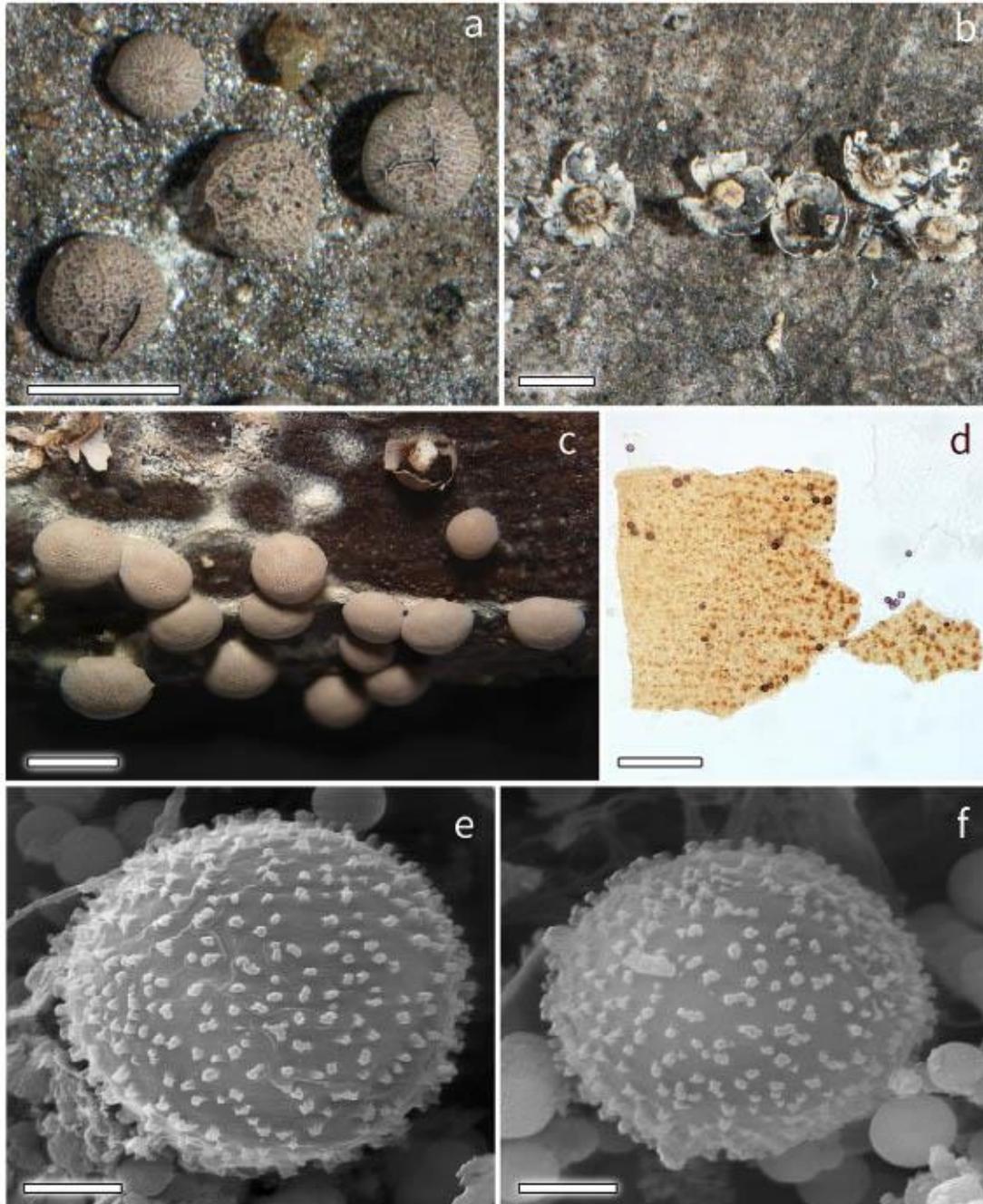
These records could be the southernmost ones according to <http://discoverlife.org>, since this species has been collected at peninsular Spain, France, and the Netherlands. But there is one record listed in <https://www.gbif.org/en/occurrence/2827476673> from Australia. We think that this record is doubtful due to the description given, which includes smaller spores (5–7  $\mu$ m diam.) ornamented with fine warts, peridium double, and the presence of a brown-orange stalk sizing 0.75 mm long. A revision of the Australian sample should be performed to clarify whether it is the southernmost record of the species or not.

***Licea pygmaea*** (Meyl.) Ing

Fig. 3 a-d

**SPECIMENS EXAMINED:** Spain, Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, La Orotava, Aguamansa, La Caldera, 28.357770, -16.502295, 1200 m, on fallen trunk of *Pinus canariensis*, 28/11/1987 (EG5399).

Sporocarps sessile, 0.05–0.4 mm diam. Peridium consisting of polygonal plates, shiny, dark



**Fig. 2** *Diderma rufostriatum* Nann.-Bremek. & Lado: **a.** Sporocarps EG5872, **b.** Details of the inner peridium and pseudocolumella EG5872, **c.** Sporocarps and pseudocolumella EG5865, **d.** Peridium under LM EG5890, **e-f.** Spores EG5442. Scale bars: a-c = 1 mm, d = 0.1 mm, e-f = 2  $\mu$ m.

brown. Capillitium absent. Spores globose to subglobose, reddish-brown on one half and yellowish-brown on the other, 10–12  $\mu\text{m}$  diam., with small warts. Under SEM the ornamentation of the spores consists of dense and thick bacula.

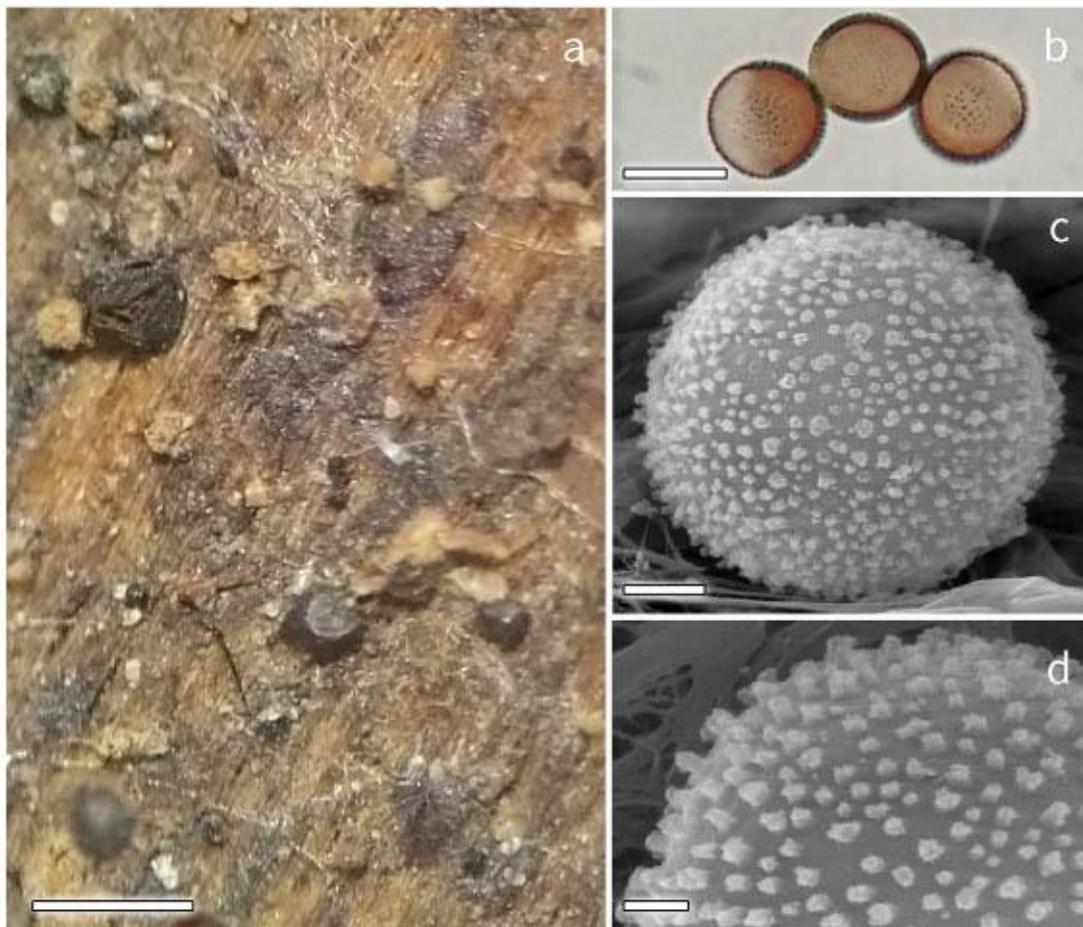
Remarks. – This species usually goes unnoticed due to its small size. It is characterised by the dark colour of the peridium, varying from dark brown to black, with angular plates that join in shiny dehiscence lines. The spore mass is usually brown to reddish-brown and the spores under transmitted light fade from reddish-brown to yellowish-brown, size 11–15  $\mu\text{m}$  diam., and show a double wall with a germination pore (Mitchell 1978).

*Perichaena quadrata* T. Macbr.

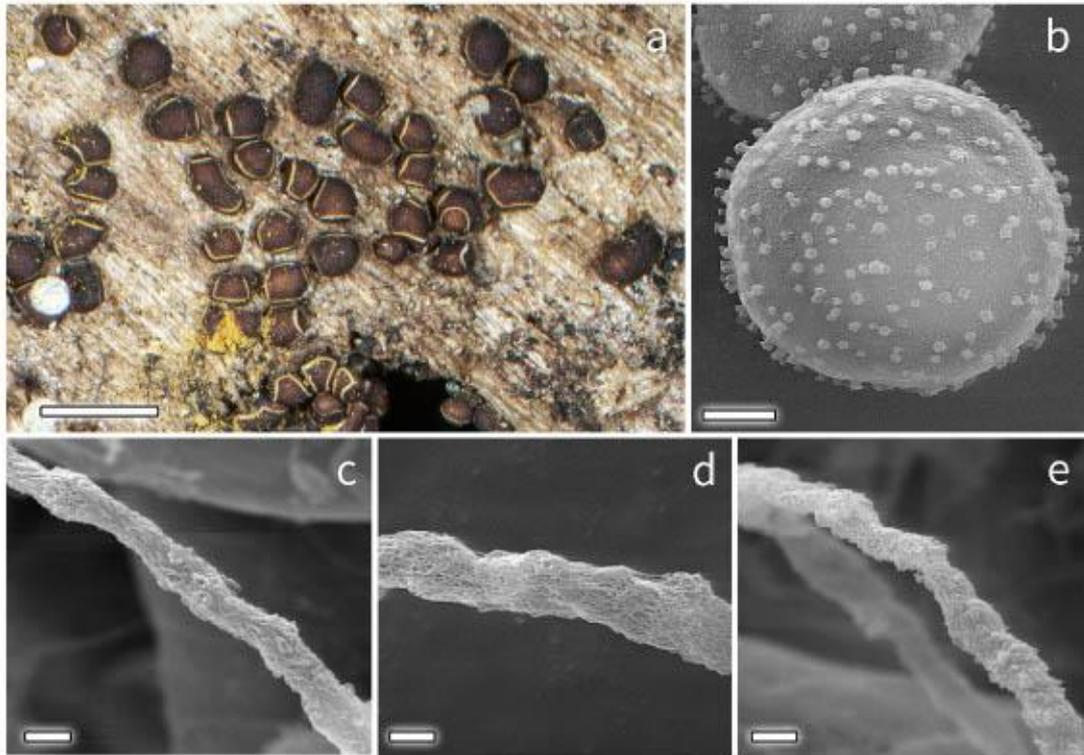
Fig. 4 a–e

**SPECIMENS EXAMINED:** Spain, Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, Güímar, Puertito de Güímar, Punta de Güímar, 28.304395, -16.361891, 20 m, on fallen trunk of *Euphorbia canariensis*, 30/11/1987 (EG5476); Güímar, 28.312977, -16.401947, 200 m, on fallen leaves of *Agave* sp., 30/11/1987 (EG5489).

Sessile sporocarps to short plasmodiocarps as a result of the fusion of two sporocarps, convex, 0.3–1 mm diam., normally in groups. Peridium dark red-brown, shiny, somewhat iridescent, dehiscence as a flap, which allows to see the inner colour of the bright yellow spore mass at the edges. Capillitium



**Fig. 3** *Licea pygmaea* (Meyl.) Ing EG5399: **a.** Sporocarps, **b.** Spores, **c.** Spore, **d.** Details of the spore ornamentation. Scale bars: **a** = 0.5 mm, **b** = 10  $\mu\text{m}$ , **c** = 2  $\mu\text{m}$ , **d** = 1  $\mu\text{m}$ .



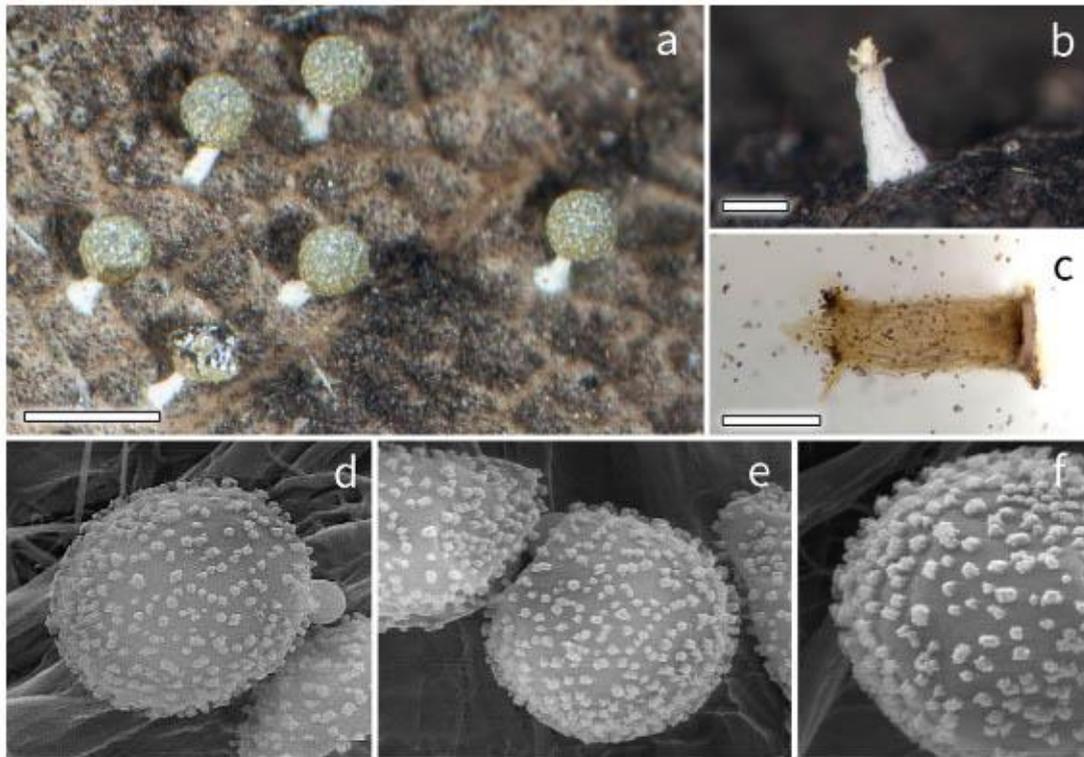
**Fig. 4** *Perichaena quadrata* T. Macbr.: **a.** Sporocarps EG5476, **b.** Spore EG5476, **c–e.** Details of the capillitium (**c** and **e** = EG5489, **d** = EG5476). Scale bars: **a** = 1 mm, **b–c** and **e** = 2  $\mu$ m, **d** = 1  $\mu$ m.

irregular, branching and anastomosing, threads yellow and abundant, 1.5–2.5  $\mu$ m diam., with a reticulate pattern covering its surface, evident under SEM. Spores globose to subglobose, yellow, 9–10  $\mu$ m diam., with warts. Under SEM the ornamentation of the spores consists of pila loosely and irregularly distributed.

**Remarks.** – This species is easily recognisable because of its rounded and convex sporocarps, sometimes with a tendency to form short plasmodiocarps, bright reddish-brown, threads of the capillitium irregular and covered with an evident reticulum under SEM, spores 9–10  $\mu$ m diam.

Two similar species are *Perichaena corticalis* (Batsch) Rostaf. and *P. depressa* Lib. The first species (*P. corticalis*) can be distinguished by the larger spores (12–14  $\mu$ m diam.) (Mitchell 1978, Lizárraga et al. 2015a) and the dehiscence occurring along a whole circular lid developed on the middle of the sporocarp.

On the other hand, *Perichaena depressa* develops flat and wider (0.5–1.5 mm diam.) (Mitchell 1978) sporocarps, and its spores are 8.5–10  $\mu$ m diam., a range which overlaps with *P. quadrata*. Therefore, some authors (as Moreno et al. 2012) considered them as one very variable species. The first SEM studies focused on the differentiation of *P. depressa* and *P. quadrata* were done by Keller & Eliasson (1992). The authors concluded that these species were two different ones, saying that *P. depressa* shows pitted and spinulose capillitium threads, whilst *P. quadrata* shows a low reticulum covering them. Other interesting studies including SEM micrographs supporting this opinion were made by Wrigley De Basanta et al. (2013) and Lizárraga et al. (2015a, 2015b). The last two papers include SEM micrographs of the inner peridium surface of *P. quadrata*, which also shows a reticulum.



**Fig. 5** *Physarum melleum* (Berk. & Broome) Massee EG5351: **a**. Sporocarps, **b–c**. Details of the stalk and pseudocolumella, **d–e**. Spores, **f**. Details of the spore ornamentation. Scale bars: **a** = 1 mm, **b–c** = 0.25  $\mu$ m, **d–e** = 2  $\mu$ m, **f** = 1  $\mu$ m.

***Physarum melleum* (Berk. & Broome) Massee**

**Fig. 5 a–f**

**SPECIMENS EXAMINED:** Spain, Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, San Andrés, Taganana tunnel entrance, 28.547526, -16.203032, 560 m, on fallen leaves of *Myrica faya*, 27/11/1987 (EG5345); ibidem, on fallen leaves of *Rubus ulmifolius* (EG5347, EG5348, EG5351).

Sporocarps stalked, 0.8–1 × 0.4–0.6 mm. Peridium membranous, iridescent, thin, pale yellow to pale brown in transmitted light, covered with a layer of yellow to orange calcium carbonate, fading into grey when old, and with some white external carbonate nodules. Stalk white, robust, carbonated. Pseudocolumella white, small, conical. Capillitium with white nodes of calcium carbonate, connected into a three-dimensional net by hyaline, short threads. Spores globose to subglobose, violaceous

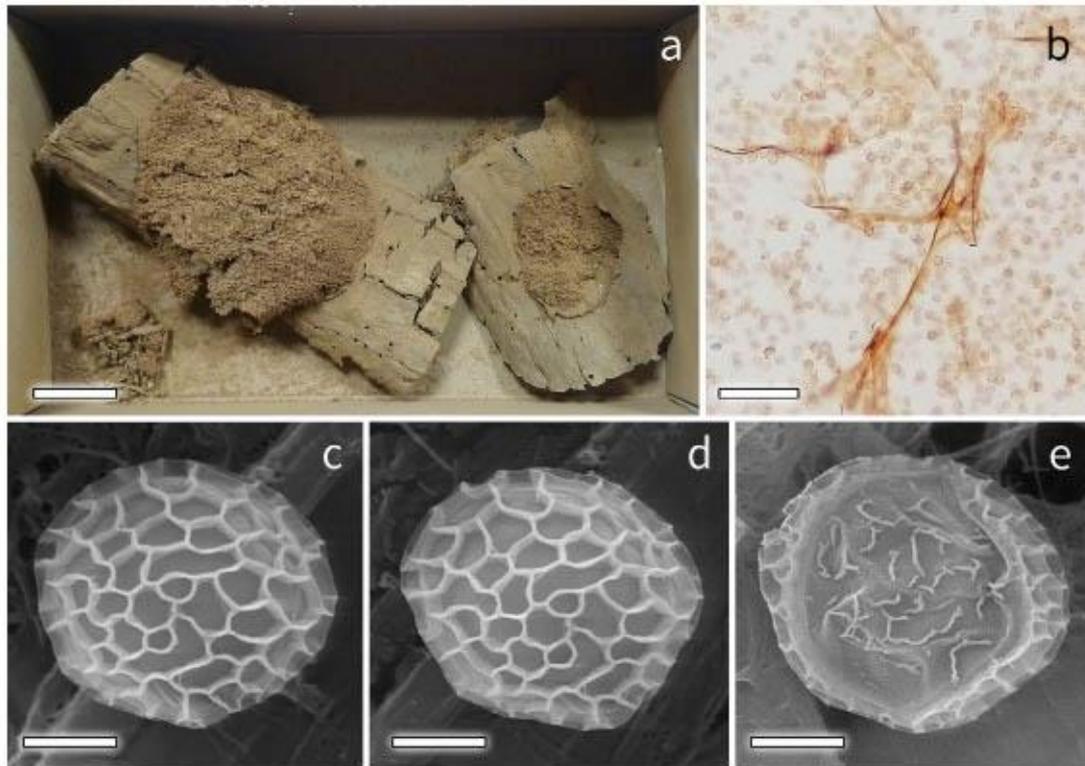
brown, 7–9  $\mu$ m diam., with warts and darker groups of warts. Under SEM the ornamentation of the spores consists of densely and irregularly distributed bacula.

**Remarks.** – The main characters of this species are the yellow to orange sporotheca with grey shades, the small, conical, and white pseudocolumella, and the white, robust, striated, and carbonated stalk. Interesting macroscopic photographs were taken by Moreno et al. (2015), and they confirm our observations. This species is distributed worldwide (<https://discoverlife.org>).

***Reticularia jurana* Meyl.**

**Fig. 6 a–e**

**SPECIMENS EXAMINED:** Spain, Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, San Andrés, punta de Los Órganos,



**Fig. 6** *Reticularia jurana* Meyl. EG5324: **a.** Aethalia, **b.** Spores and pseudocapillitium, **c–e.** Spores. Scale bars: **a** = 1 mm, **b** = 50  $\mu$ m, **c–e** = 2  $\mu$ m.

28.512317, -16.179095, 160 m, vegetal debris of *Euphorbia regis-jubae*, 27/11/1987 (EG5323, EG5324, EG5326).

Aethalium elongated, 0.5–3 cm length. Peridium forming a cortex, salmon pink to dark brown, sometimes coppery when mature. Hypothallus (if present) whitish. Pseudocapillitium filamentous, pale brown, abundant, creating a close, spongy net; threads thin (1–2  $\mu$ m diam), branching, smooth, emerging from flat and perforated plates of different sizes connected to the base of the sporotheca. Spores globose to subglobose, pale brown, 6–8  $\mu$ m diam., half reticulated and half smooth. Under SEM the ornamentation of the spores is confirmed, showing a solid and raised reticulum.

Remarks. – The distinctive characteristics of this species are the large size, brownish colour which varies from pale brown to reddish or pinkish; and pseudocapillitium formed by thin, smooth,

branched filaments resembling a sponge (Nannenga-Bremekamp 1991). These observations agree with those made by Moreno et al. (2017).

***Trichia crateriformis* G.W. Martin** Fig. 7 a–e

**SPECIMENS EXAMINED:** Spain, Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, Anaga, Almaciga, TF–123, La En-sillada, 28.556208, -16.179804, 800 m, on unknown fallen trunk, 27/11/1987 (EG5368, EG5369); Santa Cruz de Tenerife, La Orotava, Aguamansa, La Caldera, 28.357770, -16.502295, 1200 m, on fallen trunk of *Pinus canariensis*, 28/11/1987 (EG5392); Santa Cruz de Tenerife, Los Realejos, Palo Blanco-Llanadas, Barranco los Viñaticos, 28.353084, -16.573920, 900 m, on unknown fallen trunk, 29/11/1987 (EG5449); ibidem, on fallen trunk of *Prunus lusitanica* (EG5454).

Sporocarps stalked,  $1.3\text{--}3 \times 0.5\text{--}1.5$  mm. Peridium olive-brown, breaking easily and leaving a basal cup. Stalk dark brown to black, reaching half of the length of the sporocarp. Capillitium with elaters,  $3\text{--}6$   $\mu\text{m}$  diam., ending in free, long, pointing tips, ornamented with a tight, smooth spiral, without spines or transversal marks. Spores globose to subglobose, olivaceous-yellow,  $9\text{--}11$   $\mu\text{m}$  diam., with crests creating an irregular reticulum. Under SEM the ornamentation consists of raised crests creating short reticulated ridges. This kind of ornamentation was defined as cristate reticulate by Rammeloo (1974).

Remarks. – This species was previously determined as *Trichia decipiens* var. *olivacea* (Meyl.) Meyl. but, after revising the literature, neither *T. decipiens* var. *olivacea* nor *T. crateriformis* were reported from the Canary Islands. The drop-shaped sporocarps are

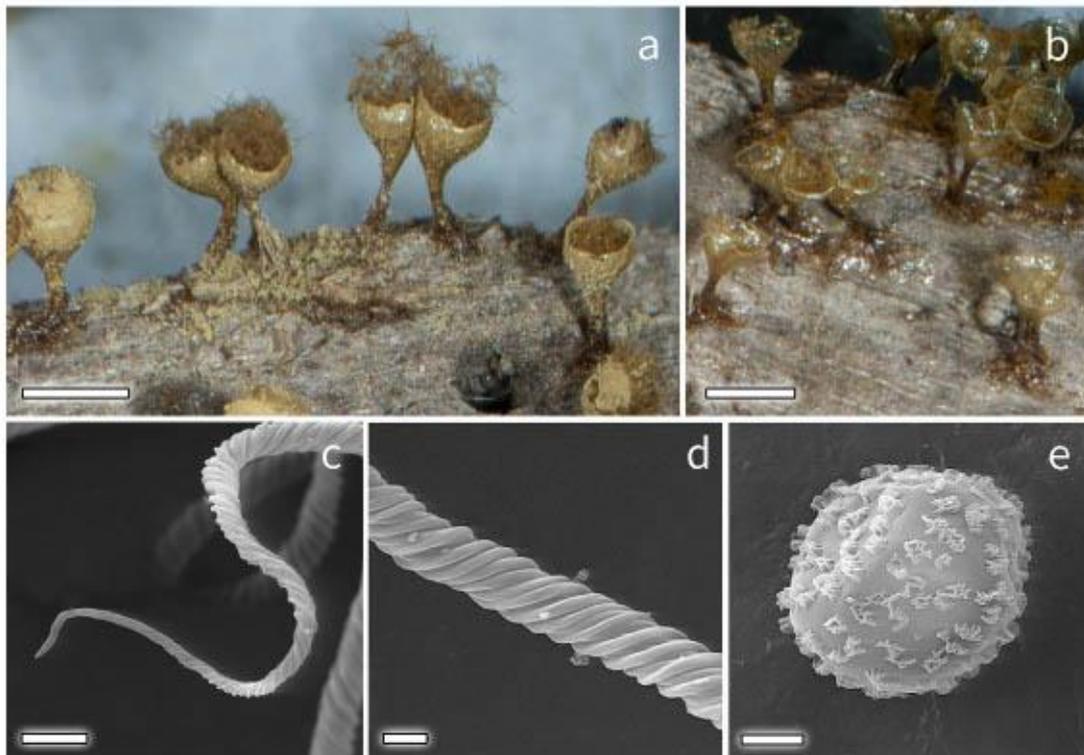
characteristic, as well as the olive-brown colour of the peridium and the spore mass. The ornamentation of the spores is also unique within the genus. A detailed taxonomic study challenging the validity of this and other related species, including SEM micrographs, was made by Moreno & Castillo (2013).

### *Trichia flavicoma* (Lister) Ing

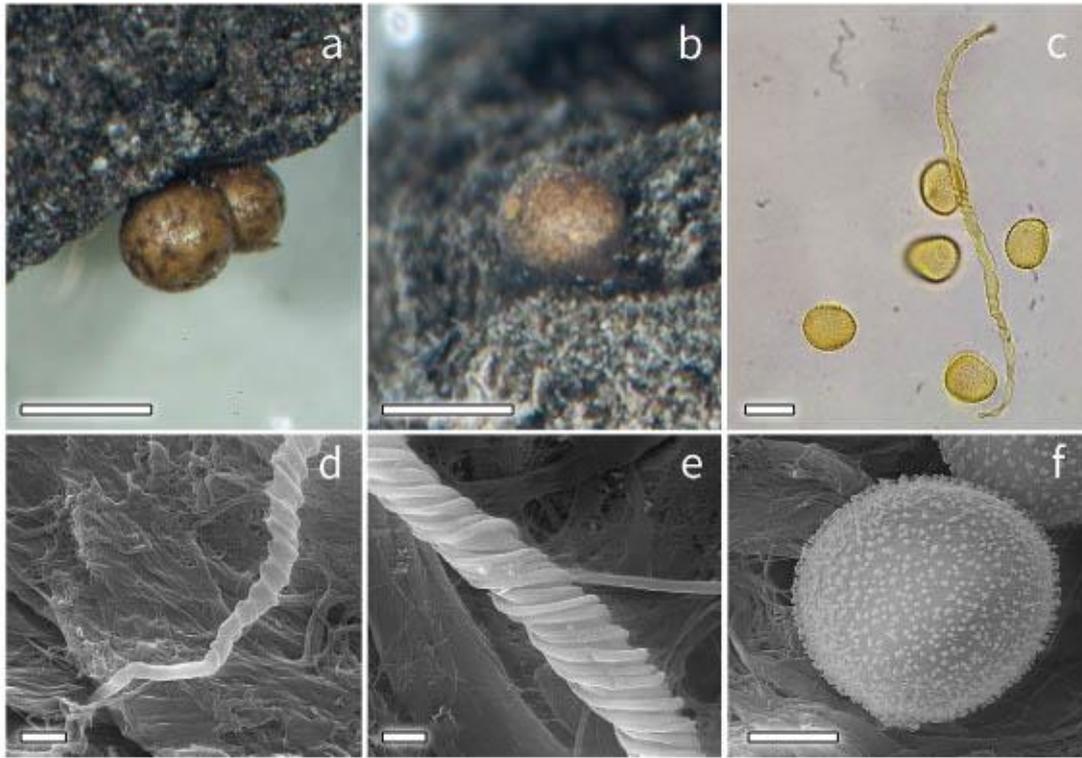
Fig. 8 a–f

**SPECIMENS EXAMINED:** Spain, Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, La Orotava, Aguamansa, La Caldera, 28.357770, -16.502295, 1200 m, on fallen leaves of *Cistus symphytifolius*, 28/11/1987 (EG5377, EG5378).

Sporocarps sessile or shortly stalked,  $0.5\text{--}1 \times 0.2\text{--}0.6$  mm. Peridium membranous, pale brown with darker lines which lately create breaking plates.



**Fig. 7** *Trichia crateriformis* G.W. Martin EG5368: **a.** Sporocarps and capillitium, **b.** Detail of the opercular dehiscence of the sporocarps, **c.** Elongated ending of one elater, **d.** Smooth spiral of the elater, **e.** Spore. Scale bars: a–b = 1 mm, c = 5  $\mu\text{m}$ , d–e = 2  $\mu\text{m}$ .



**Fig. 8** *Trichia flavicoma* (Lister) Ing EG5368: **a–b**. Sporocarps, **c**. Capillitium and spores, **d**. Ending of one elater, **e**. Smooth spirals of the elater, **f**. Spore. Scale bars: **a–b** = 0.5 mm, **c** = 10 µm, **d–f** = 2 µm.

Stalk (if present) short, dark brown to black. Capillitium consisting of elaters, 3–5 µm diam., ending in free, pointing tips, ornamented with a tight, smooth spiral, without spines or transversal marks, sometimes with swellings. Spores globose to subglobose, yellow, 10–15 µm diam., spiny. Under SEM the spore ornamentation consists of densely and regularly distributed bacula.

**Remarks.** – The specimens collected are not the typical ones with elongated stalks and a dark peridium, but the size of the spores, the elaters, and the paler dehiscence lines on the top of the peridium are characteristic. These forms are closer to those photographed by Bellido et al. (2014). Nannenga-Bremekamp (1991) indicated its occurrence on leaves, like our collections.

## Conclusions

With the addition of the species provided within this paper, 187 species have been collected from the Canary Islands. Even though, our knowledge of the Canarian myxobiota is still scarce. The most surveyed one is Tenerife, and the samples collected during this study increase its known species. The remaining islands are El Hierro, La Palma, La Gomera, Gran Canaria, Fuerteventura, and Lanzarote. Little is known about them, apart from a few papers that focused on the description of one new species, but

not on the overall myxomycetes diversity. Whilst some of them are extremely arid, mainly those nearest to the continent, others are extraordinarily humid, due to their oceanic climate. All things considered, it is foreseeable that not only rare or isolated species from the Cenozoic will appear, but also new species could be discovered in future expeditions to these amazing Islands.

## Acknowledgments

We would like to thank Antonio Priego and José A. Pérez (Electron Microscopy Service, University of Alcalá), and Ángel Pueblos (Department of Drawing and Scientific Photography, University of Alcalá) for their invaluable help with SEM and the digital preparation of the plates. We thank Enric Gràcia for his kindness for lending us the samples he collected in Tenerife. As usual, thanks to Dr. Javier Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance and infinite patience managing the collections. We are also thankful to Dr. Steve Stephenson (University of Arkansas, USA) for reviewing the manuscript and his valuable comments, and to the unknown reviewers too. And last, but not the least, thanks to the staff of Karsteria, especially to Dr. Nikki Dagamac for inviting us to contribute to this interesting myxomycete special issue, and to the editor-in-chief, Dr. Riikka Linnakoski for her effort to make it possible.

## References

- Arco Aguilar, M.J. del & Rodríguez Delgado, O. 2018. Vegetation of the Canary Islands. Springer International Publishing, Cham, Switzerland.
- Bellido, F., Tapia, M., Paz, A. & Lavoise, C. 2014. Nuevas aportaciones corológicas de Myxomycetes del orden Trichiales para la Península Ibérica. *Boletín Micológico de FAMCAL* 9: 21–41.
- Beltrán-Tejera, E. 2009. Fungi. Arechavaleta Hernández, M., Rodríguez Núñez, S., Zurita Pérez, N. & García Ramírez, A. (eds.). *Lista de Especies Silvestres de Canarias Hongos, Plantas y Animales Terrestres*, 25–70.
- Beltrán-Tejera, E., Lado, C., Barrera, J. & González, E. 2004. Myxomycetes diversity in the laurel forest of Garajonay National Park (Canary Islands, Spain). *Systematics and Geography of Plants* 74(1): 159–173.
- Beltrán-Tejera, E., Mosquera, J. & Lado, C. 2010. Myxomycete diversity from arid and semiarid zones of the Canary Islands (Spain). *Mycotaxon* 113: 439–442.
- Cavalier-Smith, T., Fiore-Donno, A.M., Chao, E.E., Kudryavtsev, A., Berney, C., Snell, E.A. & Lewis, R. 2015. Multigene phylogeny resolves deep branching of Amoebozoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 83: 293–304.
- Keller, H.W. & Eliasson, U.H. 1992. Taxonomic evaluation of *Perichaena depressa* and *P. quadrata* based on controlled cultivation, with additional observations on the genus. *Mycological Research* 96: 1085–1097.
- Lado, C. 2005–2020. An online nomenclatural information system of Eumycetozoa. Madrid. Real Jardín Botánico. CSIC. <https://www.eumycetozoa.com>
- Lado, C., Mosquera, J., Estrada-Torres, A., Beltrán-Tejera, E. & Wrigley de Basanta, D. 2003. Description and culture of a new myxomycete, *Licea succulenticola*. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 60: 3–10.
- Leontyev, D.V., Schnittler, M., Stephenson, S.L., Novozhilov, Y.K. & Shchepin, O.N. 2019. Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes. *Phytotaxa* 399: 209–238.
- Lister, A. 1925. A monograph of the Mycetozoa. A descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum (3<sup>rd</sup> ed. Revised by G. Lister). British Museum Natural History, London.
- Lizárraga, M., Moreno, G. & Escobar-Zapata, S. 2015a. Myxomycetes del área urbana de Ciudad Juárez, Chihuahua, México. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 39: 83–92.
- Lizárraga, M., Moreno, G., Esqueda, M., Salazar-Márquez, C. & Coronado, M.L. 2015b. Myxomycetes of Chihuahua (México) 4. Central plains of the Chihuahuan desert. *Mycotaxon* 130(4): 1073–1101.
- Machado, A. 1998. Biodiversidad. Un paseo por el concepto y las Islas Canarias. Cabildo de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife.
- Martín-Esquível, J.L., Marrero-Gómez, M. del C., Zurita-Pérez, N., Arechavaleta-Hernández, M. & Izquierdo-Zamora, I. 2005. Biodiversidad en gráficas. *Especies silvestres de las Islas Canarias*. Gobierno de Canarias.
- Martin, G.W. & Alexopoulos, C.J. 1969. *The Myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa.
- Mitchell, D.W. 1978. A key to the corticolous myxomycetes. Part I. *Bulletin of the British Mycological Society* 12(1): 18–42.

- Moreno-Gómez, J.F. 2016. *Myxomycetes* de la Sierra de Aracena IV. *Micobotánica-Jaén* 11: 111–179.
- Moreno, G. & Castillo, A. 2013. A comparative study of the types of three species of *Myxomycetes*: *Trichia crateriformis*, *T. fallax* var. *olivacea* and *T. fernbankensis*. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 37: 85–98.
- Moreno, G., Castillo, A., Deschamps, J.R., Giménez, G.A., Hladki, A.I. & López-Villalba, Á. 2015. Critical revision of some *Myxomycetes* deposited in the Buenos Aires herbaria BAFC, BA and the Tucuman herbarium LIL. IV. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 39: 129–140.
- Moreno, G., Castillo, A., Deschamps, J.R. & Hladki, A.I. 2012. Critical revision of some *Myxomycetes* kept at the Buenos Aires BAFC herbarium and Tucumán LIL herbarium. II. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 36: 81–92.
- Moreno, G., López-Villalba, Á. & Castillo, A. 2019. Some nivicolous *Myxomycetes* from Colorado and New Mexico (USA) sent by Ted Stampfer. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 43: 5–15.
- Moreno, G., López-Villalba, Á., Castillo, A., Romanenko, K.O. & Leontyev, D.V. 2017. Notes on some *myxomycetes* from Crimea (Ukraine). *Mycotaxon* 132(3): 649–663.
- Moreno, G., López-Villalba, Á. & Stephenson, S.L. 2018a. Notes on four taxa of nivicolous *Myxomycetes* from northwestern India. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 42: 3–10.
- Moreno, G., Sánchez, A., López-Villalba, Á., Monje, L. & Castillo, A. 2018b. First records of nivicolous *Myxomycetes* for Teide National Park, Tenerife, Canary Islands. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 42: 11–19.
- Nannenga-Bremekamp, N.E. 1991. A guide to temperate *Myxomycetes*. Biopress Limited, Bristol.
- Nannenga-Bremekamp, N.E. & Lado, C. 1985. Notes on some *Myxomycetes* from Central Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen Series C-Biological and Medical Sciences* 88: 219–231.
- Rammeloo, J. 1974. Structure of the epispore in the *Trichiaceae* (*Trichiales*, *Myxomycetes*), as seen with the scanning electron microscope. *Bulletin de la Société Royale de Belgique* 107: 353–359.
- Rammeloo, J. 1975. Structure of the epispore in the *Stemonitales* (*Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België* 45: 301–306.
- Rex, G.A. 1893. New North American *Myxomycetes*. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 45: 364–372.
- Sánchez, A. & Moreno, G. 2014. *Myxomycetes* del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama I. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid* 38: 79–101.
- Schnittler, M., Erastova, D.A., Shchepin, O.N., Heinrich, E. & Novozhilov, Y.K. 2015. Four years in the Caucasus – observations on the ecology of nivicolous *myxomycetes*. *Fungal Ecology* 14: 105–115.
- Schnittler, M. & Stephenson, S.L. 2002. Inflorescences of neotropical herbs as a newly discovered microhabitat for *myxomycetes*. *Mycologia* 94: 6–20.
- Stephenson, S.L., Moreno, G. & Singer, H. 2007. Notes on some nivicolous *myxomycetes* from Australia and New Zealand including the description of a new species of *Lamproderma*. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 16: 11–23.
- Wrigley De Basanta, D., Lado, C., Estrada-Torres, A. & Stephenson, S.L. 2013. Biodiversity studies of *myxomycetes* in Madagascar. *Fungal Diversity* 59: 55–83.

*A new species of Diderma and two interesting collections for Europe*

**A NEW SPECIES OF *DIDERMA* AND TWO INTERESTING COLLECTIONS FOR EUROPE**

H. van HOOFF <sup>1</sup>, G. MORENO <sup>2</sup> & Á. LÓPEZ-VILLALBA <sup>2</sup>

<sup>1</sup>Lambertushof 30, 5667 SE Geldrop, Netherland

<sup>2</sup>Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Alcalá,  
28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain.

jpm.van.hooff@upcmail.nl; gabriel.moreno@uah.es; angelalv92@gmail.com

**Summary.** HOOFF van H., G. MORENO & Á. LÓPEZ-VILLALBA (2021). A new species of *Diderma* and two interesting collections for Europe. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 45: 3–00.

A new species of *Diderma* is described and illustrated herein. In addition, the descriptions of fimicolous forms of *Fuligo cinerea* and the first European collections of *Lamproderma alexopouli*—described originally from India—are provided. We include micrographs of the most important characters under LM and SEM.

Key words: *Amoebozoa*, myxobiota, *Myxomycetes*, SEM, taxonomy.

**Resumen.** HOOFF van H., G. MORENO & Á. LÓPEZ-VILLALBA (2021). Una nueva especie de *Diderma* y dos citas interesantes para Europa. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 45: 3–00.

Se describe e ilustra una nueva especie de *Diderma*. Se describen formas fimícolas de *Fuligo cinerea* y las primeras citas para Europa de *Lamproderma alexopouli*, descrita originalmente de la India. Se incluyen microfotografías de los caracteres más importantes bajo MO y MEB.

Palabras clave: *Amoebozoa*, mixobiota, *Myxomycetes*, MEB, taxonomía.

## INTRODUCTION

Sometimes the extreme environmental conditions of a particular locality do not allow myxomycetes to develop fruiting bodies, although they are present as spores, sclerotia, or even plasmodia. Hence, moist chamber cultures are a solution when conditions are adverse, and we want to determine the potential myxobiota of a locality. Herein we describe three rare species isolated in the laboratory using this technique. One of these is a species new to science.

## MATERIALS &amp; METHODS

Prior to preparing the moist chamber cultures, various natural substrates (bark, wood, fallen leaves, and herbivorous dung) were collected. Then these were placed in transparent plastic boxes, measuring  $17 \times 12 \times 4$  cm. The bottom of each box was covered with a tissue. The whole box was moistened with tap water and air dried. The boxes were placed in a bright place at 20 °C. A detailed explanation of this method along with a recapitulation of different papers used to prepare moist chamber cultures can be found in WRIGLEY DE BASANTA & ESTRADA-TORRES (2017).

The macroscopic photographs were taken with a Nikon camera and a self-made stacking rail with extension rings under a Nikon CF N Plan 4x objective. The slides for optical microscopy were mounted in Hoyer's medium. For the microscopic study, an Olympus BH microscope was used, where the images of spores were taken under an oil immersion lens at 1000x magnification.

Scanning electron microscopy (SEM) and micrographs were taken with a Zeiss DSM-950 microscope after critical point drying and sputtering, following the methods described by MORENO & *al.* (2015).

The specimens are stored in the Herbarium Universidad de Alcalá (AH) (Alcalá de Henares, Madrid, Spain). Nomenclature follows LADO (2005–2020).

## TAXONOMY

*Diderma spinisporum* Hooff, G. Moreno & López-Vill. (Fig. 1 a-l)

MycoBank MB 839009

Etymology: The epithet “spinisporum” refers to the spiny spore ornamentation.

**MATERIAL STUDIED:** **The Netherlands:** Mierlo, on a dead branch and twigs, *leg.* H. van Hooff, developed in a moist chamber culture. The culture started on 1–VI–2020 and ended on 2–VIII–2020, Hooff 13767 (holotype AH 49201, isotypes YY 35470, MM 41242, HK 200802-Ex1). YY = Yukinori Yamamoto (Japan), MM = Marianne Meyer (France), HK = Andreas Kuhnt (Germany).

**Diagnosis:** Sporocarps grouped or gregarious, creating folds, ridges, and dimples, white, sometimes with a yellowish-brown colour on the top, commonly forming branched, elongated, depressed plasmodiocarps ( $2-6 \times 0.4-0.6$  mm,  $0.2-0.3$  mm high) or, more rarely, small groups of depressed, pulvinate sporangia ( $0.3-1$  mm diam.,  $0.2-0.3$  mm high). Peridium double, outer layer calcareous, white, sometimes yellowish-brown on the top, strongly joined to the hyaline, membranous inner layer; dehiscence as a convex or flattened lid, leaving behind a narrow, straight edge at the base of the sporocarp. Calcium carbonate granules white,  $1.5-2.5$  µm diam. Pseudocolumella low, white, and convex, sometimes occurring just as a basal plate. Threads of the capillitium  $1-1.5$  µm in diam., colourless to pale brown, branched and anastomosing, emerging radially from the pseudocolumella. Spores brown in mass and under transmitted light, globose to subglobose,  $7-8.5$  µm diam., av.  $7.9$  µm,  $Q_{av.} = 1$  ( $n = 20$ ), with irregularly distributed, prominent, widely spaced spines. Under SEM, the spines show a broad base and sharp tips. Hypothallus common to the plasmodiocarps, whitish, wide, powdery, with globular lime; in the case of the sporangia, as a small hyaline border. Plasmodium unknown.

**Remarks:** The research was conducted in 2020 at a small area near Mierlo (the Nether-

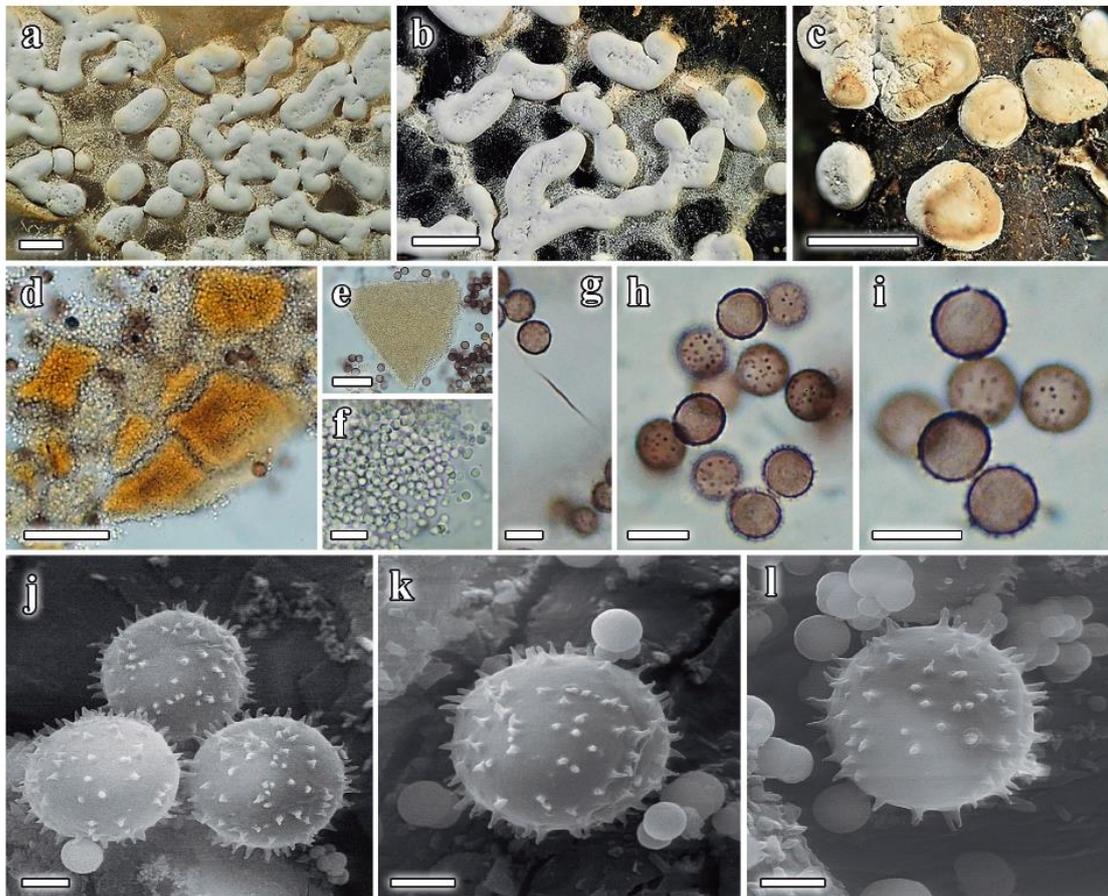
A NEW SPECIES OF *DIDERMA* AND TWO INTERESTING COLLECTIONS FOR EUROPE

Fig. 1 *Diderma spinisporum* Hooff, G. Moreno & López-Vill., holotype AH 49201, a–c. Plasmodiocarps, d–e. Details of the peridium, f. Globular calcium carbonate, g. Spores and a thread of the capillitium, h–i. Spores under LM, j–l. Spores under SEM. Bars: a–c = 1 mm, d–e = 50  $\mu$ m, f = 5  $\mu$ m, g–i = 10  $\mu$ m, j–l = 2  $\mu$ m

lands). This area is known as Sang, located in a fairly humid environment. The forest consists of old *Quercus*, *Fagus*, *Betula*, *Salix*, *Alnus*, and other hardwood tree species. A stream draining the excess of water runs along the forest. There is a high number of fallen trunks and branches on the ground, and many of them are covered with moss. Some species that developed on the same substrate during the moist chamber culture along with *Diderma spinisporum* were *Diderma saundersii* (Berk. & Broome ex Masee) E. Sheld. (Hooff 13766), *Diderma chondrioderma* (de Bary & Rostaf.) Kuntze (Hooff 13776), and

*Didymium squamulosum* (Alb. & Schwein.) Fr. & Palmquist (Hooff 13775).

In one of the cultures, the plasmodiocarps fruited on the plastic lid, while in another one the most common type of sporocarps were sporangia and short plasmodiocarps.

*Diderma spinisporum* is characterised by the plasmodiocarps or grouped sporocarps, the double peridium, and the spores with prominent, widely spaced, irregularly distributed spines. Macroscopically, *Diderma spinisporum* resembles *Diderma spumarioides* (Fr. & Palmquist) Fr. and *D. crustaceum* Peck. These last ones can

be distinguished by the globose and crowded sporangia, and by the spore ornamentation—shorter and more densely distributed spinules in *Diderma spumarioides* (BUYCK, 1988), and warts sometimes joined as a subreticulum in *D. crustaceum* (MORENO & *al.*, 2013).

*Fuligo cinerea* (Schwein.) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 19(1): 33 (1896) (Fig. 2 a-h)

**MATERIAL STUDIED:** **The Netherlands:** Nuenen, on rabbit dung and also on a twig between the droppings, *leg.* H. van Hooff, developed in moist chamber. The culture was started on 28-IX-2020 and ended on 4-X-2020, 7 boxes with 4-5 rabbit droppings were collected, Hooff 13820 (duplicates in AH 49200, YY 35468, MM 41239, HK 201004-Ex1).

YY = Yukinori Yamamoto (Japan), MM = Marianne Meyer (France), HK = Andreas Kuhnt (Germany).

*Aethalia lobular*, developed as short plasmodiocarps and sporocarps, white to light grey, up to 1 mm long and 0.5 mm in diameter, irregular, sessile, heaped, sometimes branched, gyrose. Peridium thick, with greyish or white lime granules, rather smooth, with small wrinkles, small lime deposits, and an irregular dehiscence. Capillitium forming a three-dimensional net of wide, whitish nodules connected by hyaline threads. Spores dark brown in mass, brown in transmitted light, globose to slightly ovoid, 12–15  $\mu\text{m}$  diam., av. 13.5  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{\text{av}} = 1$  ( $n = 20$ ), verrucose with some warts connected and arranged in sinuous, subreticulate rows. Hypothallus inconspicuous to not visible, sometimes occurring as a white lime patch or a narrow, dark brown edge. Plasmodium unknown.

**Remarks:** The aethalia create densely packed, convolute to gyrose forms. The diameter and ornamentation of the spores agree with those indicated by ELIASSON & LUNDQVIST (1979), also growing on rabbit dung. MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) already wrote about these tiny, plasmodiocarpic forms obtained under moist chamber conditions.

*Badhamia rhytidosperra* H.W. Keller & Schokn. macroscopically resembles this form

of *Fuligo cinerea*, sometimes occurs on dung, and was obtained originally from a moist chamber culture. *Badhamia rhytidosperra* has a badhamioid capillitium and spores covered by a strong, wrinkled reticulum (KELLER & SCHOKNECHT, 1989).

*Badhamia verrucospora* G. Moreno, D.W. Mitch. & Novozhilov was obtained from different moist chambers using various types of herbivore dung (cattle, red deer, and horse) as a substrate and also on litter. *B. verrucospora* can be easily identified by the elongated, oval spores with verrucose ornamentation at only one hemisphere (MORENO & *al.*, 2011).

*Lamproderma alexopouli* T.N. Lakh. & K.G. Mukerji, *Kavaka* 6: 9 (1979) (Fig. 3 a-l)

**MATERIAL STUDIED:** **Portugal:** Albufeira, along the road to Estrada de Santa Eulália, on leaves of *Olea europea* and unidentified plant debris, collected in November 2016, *leg.* H. van Hooff, developed in a moist chamber culture. The culture was started on 24-XI-2016 and ended on 28-XII-2016, 6 plastic boxes were set with the substratum, Hooff 12135 (duplicates in AH 49199, YY 34183, MM 47956, HK 161228-Ex1). YY = Yukinori Yamamoto (Japan), MM = Marianne Meyer (France), HK = Andreas Kuhnt (Germany).

Sporocarps scattered or in small groups, up to 0.6 mm tall, sporotheca globose, from iridescent blue to silvery grey, sometimes violaceous on the top, breaking irregularly. Stalk erect, black, shining, wider at the base. Peridium persistent, membranous, leaving a collar, hyaline to pale brown under transmitted light. Columella reaching 1/3 of the height of the sporotheca, apex blunt to slightly swollen. Capillitium consisting of threads, which are lax, radiating from the apex of the columella, dark violaceous-brown, branched, hardly or not anastomosing, thinner towards the sharp endings. Spores blackish in mass, brown under transmitted light, globose to subglobose, 9–12  $\mu\text{m}$  diam., av. 10.35  $\mu\text{m}$ ,  $Q_{\text{av}} = 1$  ( $n = 20$ ), with spines evenly and loosely distributed. Under SEM, the tips of the spines are sometimes curved at the top. Hypothallus yellowish-brown, discoid.

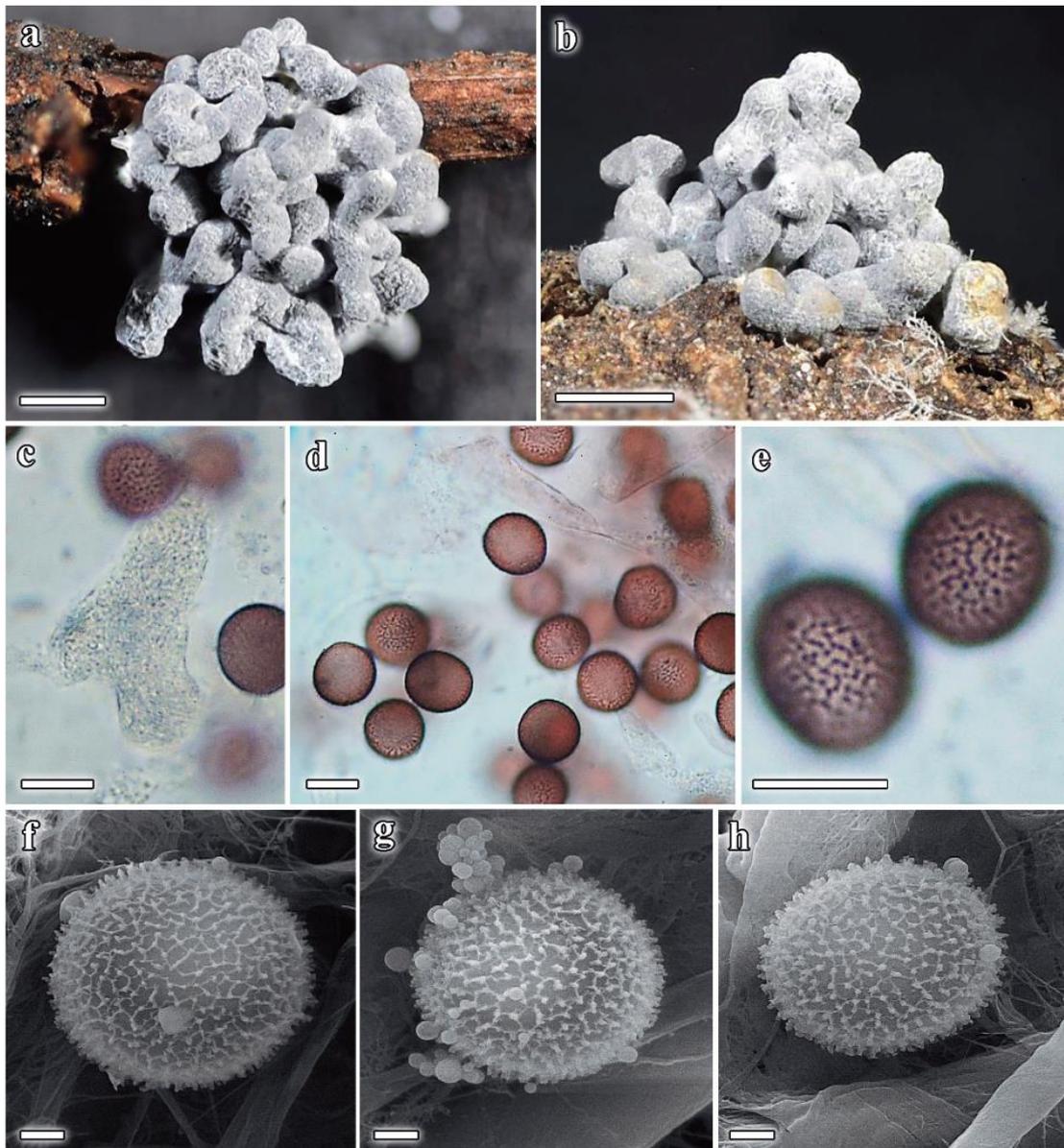
A NEW SPECIES OF *DIDERMA* AND TWO INTERESTING COLLECTIONS FOR EUROPE

Fig. 2 *Fuligo cinerea* (Schwein.) Morgan, Hooff 13820, a-b. Aethalia, c. Nodes of the capillitium, d. Spores, e. Detail of the spore ornamentation, f-h. Spores under SEM.  
 Bars: a-b = 1 mm, c-e = 10  $\mu$ m, f-h = 2  $\mu$ m

H. van HOOFF, G. MORENO & Á. LÓPEZ-VILLALBA

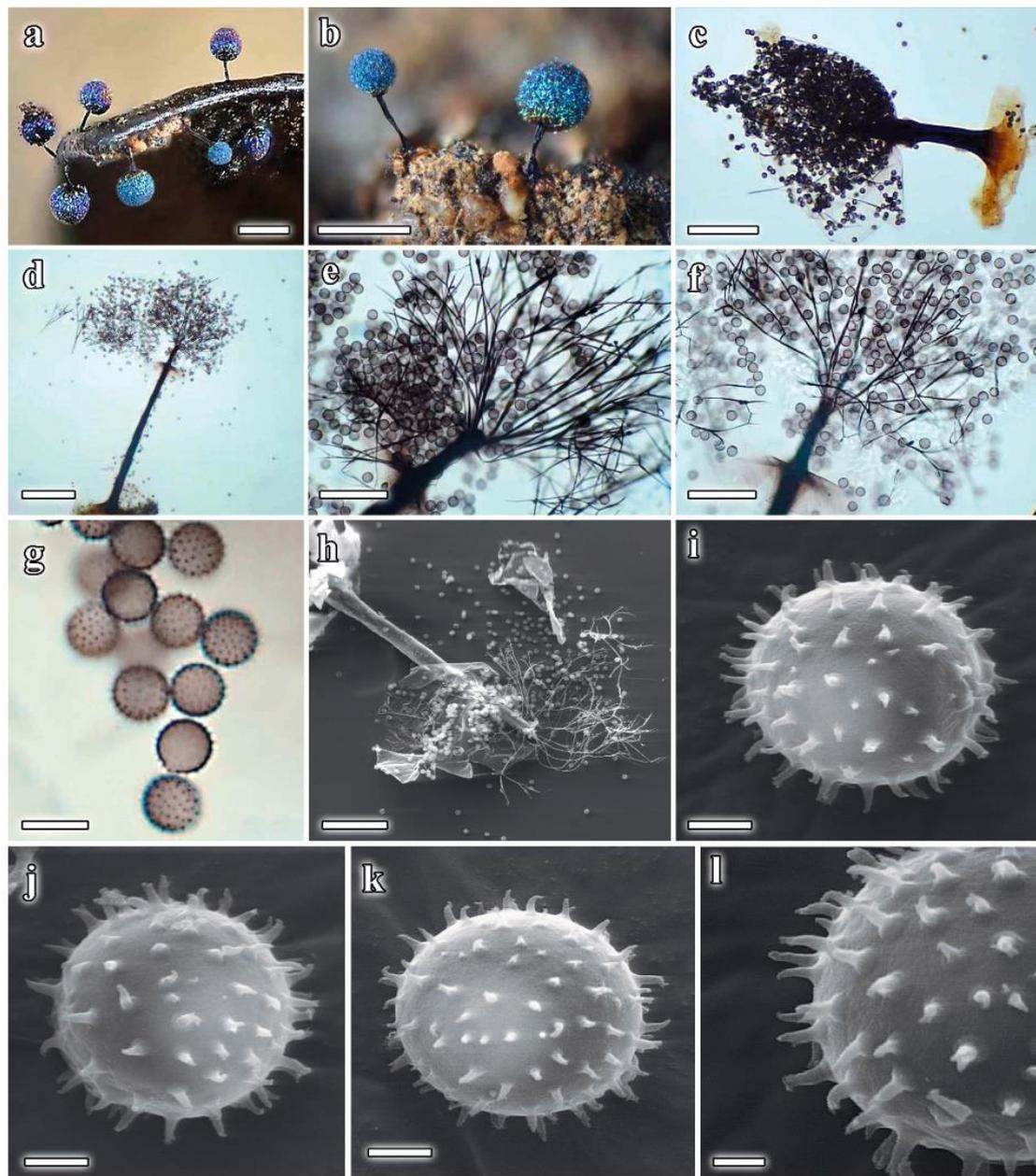


Fig. 3 *Lamproderma alexopouli* T.N. Lakh. & K.G. Mukerji, Hooff 12135, a-b Sporocarps under a stereomicroscope, c-d. Sporocarp under LM, e-f. Sporotheca and capillitium, g. Spores, h. Sporocarp under SEM, i-k. Spores under SEM. l. Detail of the spore ornamentation. Bars: a-b = 5 mm, c-d, h = 100  $\mu$ m, e-f = 50  $\mu$ m, g = 10  $\mu$ m, j-k = 2  $\mu$ m, l = 1  $\mu$ m

A NEW SPECIES OF *DIDERMA* AND TWO INTERESTING COLLECTIONS FOR EUROPE

Plasmodium unknown.

Remarks: The species *Didymium bahiense* Gottsb., *D. ochroideum* G. Lister, *D. squamulosum* (Alb. & Schwein.) Fr. & Palmquist, *Lamproderma scintillans* (Berk. & Broome) Morgan, *Perichaena depressa* Lib., *P. pedata* (Lister & G. Lister) G. Lister ex E. Jahn, *Physarum bitectum* G. Lister, and *P. straminipes* Lister grew in the moist chamber along with *Lamproderma alexopouli*. This last species developed in all the cultures (six plastic boxes). Hence, 20 matchboxes were filled with 5-10 sporocarps each, all of them under just one number (Hooff 12135).

*Lamproderma alexopouli* was described originally from India by LAKHANPAL & MUKERJI (1978) and, according to them, the species is characterised by its small size, globose sporotheca, iridescent blue peridium, and the small, spiny spores. *Lamproderma alexopouli* usually grows on leaves and vegetal debris.

Other species of *Lamproderma* with spores smaller than 10 µm diam. are *Lamproderma scintillans* (Berk. & Broome) Morgan, which is very close macroscopically, but the spores show uniformly distributed warts. In *Lamproderma biasperosporum* Kowalski the ornamentation of the spores is minutely spinulose or verrucose, with clusters of larger and darker warts, with 2–3 clusters per hemisphere (KOWALSKI, 1968, 1970). Photographs of the spores of *L. biasperosporum* can be found in SINGER & al. (2008). Finally, *Lamproderma arcyronema* Rostaf. differs by the verrucose spores with clusters of more obvious warts (POULAIN & al., 2011).

## ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to S.L. Stephenson for the revision of the manuscript. We thank L. Monje and A. Pueblas (Gabinete Fotografía, Univ. Alcalá) for helping with the digital treatment of the photographs, J.A. Pérez and A. Priego from “Servicio de Microscopía Electrónica, Universidad de Alcalá” for their invaluable help with the SEM, and to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance with the specimens examined in the current study. Many thanks also

go to Mr. Piet Verberne who collected material in Albufeira for the moist chamber culture of *Lamproderma alexopouli*.

## BIBLIOGRAPHY

- BUYCK, B. (1988). The *Diderma spumarioides-globosum* complex (*Myxomycetes*). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 58: 169–218. <https://doi.org/10.2307/3668407>
- ELIASSON, U. & N. LUNDQVIST (1979). Fimicolous myxomycetes. *Bot. Notiser* 132: 551–568.
- KELLER, H.W. & J.D. SCHOKNECHT (1989). Spore-to-spore cultivation of a new wrinkled-reticulate-spored *Badhamia*. *Mycologia* 81: 783–789. <https://doi.org/10.1080/00275514.1989.12025820>
- KOWALSKI, D.T. (1968). Observations on the genus *Lamproderma*. *Mycologia* 60: 756–768. <https://doi.org/10.1080/00275514.1968.12018636>
- KOWALSKI, D.T. (1970). The species of *Lamproderma*. *Mycologia* 62(4): 621–672. <https://doi.org/10.1080/00275514.1970.12019010>
- LADO, C. (2005–2020). An online nomenclatural information system of Eumycetozoa. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (Last consulted on July 11, 2020).
- LAKHANPAL, T.N. & K.G. MUKERJI (1978). Taxonomic studies on Indian *Myxomycetes* – XIII Three new species of *Lamproderma*. *Kavaka* 6: 9–14.
- MARTIN, G.W. & C.J. ALEXOPOULOS (1969). *The Myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa, U.S.A. 560 pp.
- MORENO, G., A. CASTILLO & J.R. DESCHAMPS (2013). Critical revision of some *Myxomycetes* held at the Buenos Aires BAFC herbarium and the Argentinian material kept in AH herbarium. III. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 37: 99–114.
- MORENO, G., D.W. MITCHELL & Y.K. NOVOZHILOV (2011). A new species of *Badhamia* (*Myxomycetes*) confused with other species with similar morphology. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 35: 95–102.

H. van HOOFF, G. MORENO & Á. LÓPEZ-VILLALBA

- MORENO, G., A. CASTILLO, J.R. DES-CHAMPS, G. GIMÉNEZ, A. HLADKI & Á. LÓPEZ-VILLALBA (2015). Critical revision of some *Myxomycetes* deposited in the Buenos Aires herbaria BAFC, BA and the Tucuman herbarium LIL. IV. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 39: 129–140.
- POULAIN, M., M. MEYER & J. BOZONNET (2011). *Les myxomycètes tomes 1–2*. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, Sevrier. 568 pp., 544 plates.
- SINGER, H., G. MORENO & C. ILLANA (2008). SEM Studies of the type specimens of *Lamproderma biasperosporum*, *Macbrideola argentea* and *Trichia cascadiensis* (Eumycetozoa, Myxomycetes). *Sydowia* 61: 91–103.
- WRIGLEY DE BASANTA, D. & A. ESTRADA-TORRES (2017). *Techniques for recording and isolating Myxomycetes*, Chapter 10 in *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. Elsevier Inc. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-805089-7.00010-x>

*A new species of Didymium from Spain*A NEW SPECIES OF *DIDYMIUM* FROM SPAINJ.F. MORENO<sup>1</sup>, G. MORENO<sup>2</sup>, Á. LÓPEZ-VILLALBA<sup>2</sup> & M. DE HAAN<sup>3</sup>1. C/ Noria 1-A Pta. Izda., 21200 Aracena, Huelva, Spain  
moreno.juanfrancisco@gmail.com2. Dpto. Ciencias de la Vida (Botánica), Edificio de Biología, Univ. Alcalá,  
28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain  
gabriel.moreno@uah.es; angelalv92@gmail.com3. Meise Botanic Garden, Nieuwelaan 38, BE-1860 Meise, Belgium  
myriam.dehaan@botanicgardenmeise.be

**Summary.** MORENO, J.F., G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & M. DE HAAN (2021). A new species of *Didymium* from Spain. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 45: 11–00. A new species, *Didymium charoae*, is described from Spain, where it was collected growing on mosses that covered the bark of living trees of *Quercus ilex* ssp. *ballota* and, more rarely, on the bark itself. Macro- and micrographs of fruiting bodies and morphological features under the stereomicroscope and the light microscope (LM) are provided, along with micrographs of spore ornamentation as observed by scanning electron microscope (SEM).

**Key words:** Amoebozoa, chorology, *Didymiaceae*, myxobiota, slime moulds, Spain, taxonomy.

**Resumen.** MORENO, J.F., G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & M. DE HAAN (2021). Una nueva especie de *Didymium* de España. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 45: 11–00. Se describe una nueva especie, *Didymium charoae*, procedente de España. La nueva especie ha sido recolectada creciendo sobre musgos que cubrían la corteza de árboles vivos de *Quercus ilex* ssp. *ballota* y, más raramente, sobre su corteza. Se aportan macro y microfotografías de los cuerpos fructíferos y de los caracteres morfológicos observados a la lupa y al microscopio óptico (MO), así como fotografías de la ornamentación esporal al microscopio electrónico de barrido (MEB).

**Palabras clave:** Amoebozoa, corología, hongos mucilaginosos, *Didymiaceae*, España, myxobiota, taxonomía.

J.F. MORENO, G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA &amp; M. DE HAAN

## INTRODUCTION

The genus *Didymium* Schrad. currently includes 96 species (LADO, 2005–2021), and it is widely represented in Spain. MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) described the genus as follows: “peridium thin, membranous, covered with a more or less dense coating of calcareous crystals, columella usually present, sometime reduced to a thickened, calcareous base, capillitium of branching an anastomosing, limeless threads often bearing dark, nodular thickenings, spores black in mass, violaceous or purplish brown by transmitted light”.

Although the genus *Didymium* is included within the family *Didymiaceae* Rostaf. ex Cooke, it would be necessary to carry out a wide and meticulous monographic study to determine whether the species represent a monophyletic group (LEONTYEV & *al.*, 2019).

The present paper describes a new species of *Didymium* with swellings of the capillitium threads that contain calcareous crystals, a condition that constitutes an exception to the description given above.

## MATERIAL AND METHODS

Fruiting bodies were photographed with a Nikon D300 camera and equipped with Laowa 25 mm F2.8 2.5-5x Ultra Macro objectives. Microscopic structures were mounted in Hoyer's medium and studied with an OPTIKA B-350 microscope. The ornamentation of the spores was included in the diameter measurements. The samples were treated as in MORENO & *al.* (2018) prior to obtaining SEM micrographs with a Zeiss-DSM 950 and a JEOL JSM-7100F microscopes.

The specimens are deposited in the herbarium AH (Plant Biology herbarium of the University of Alcalá, Madrid, Spain). A paratype has been deposited in the herbarium of the Royal Botanical Garden of Madrid (MA-Fungi) and another

paratype is preserved in the private herbarium of the first author (J.F. Moreno).

## TAXONOMY

*Didymium charoae* J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill., *sp. nov.* Figs. 1–3

Mycobank MB 839316.

Etymology: *charoae* in honour of María del Rosario Martín Alix (Charo) for her support of the study of *Myxomycetes*.

Material examined: All specimens were collected on mosses and mossy bark of living trunks of *Quercus ilex* ssp. *ballota*, located in the vicinity of streams or in very sheltered sites, with abundant mosses on the bark, in areas with high humidity and protected from the wind, in the Huelva municipalities of Aracena and Santa Ana la Real, an environment very rich in myxomycetes and located in the Sierra de Aracena y Picos de Aroche Natural Park. Spain, Huelva, Aracena, farm El Chaparral, 600 m, 29SQB1742, among mosses on the bark of *Quercus ilex* ssp. *ballota*, 2–I–2021, leg. Juan Francisco Moreno, AH 49187. Idem, 8–I–2021, AH 49184 holotype. Idem, 29SQB1763, 12–I–2021, AH 49185. Idem, Santa Ana la Real, Ribera Santa Ana, 29SQB02133, 28–I–2021, AH 49188. Idem, Aracena, Barranco, 29SQC1394, 30–I–2021, AH 49189. Idem, Aracena, 29SQC1394, 31–I–2021, AH 49186.

Fruiting bodies ranging from sporangia to short plasmodiocarps, pulvinate, flattened or with a more or less semi-circular cut profile, sporangia 0.1–0.7 × 0.3–0.9 mm, plasmodiocarps more elongated 0.2–0.7 × 14–25 mm and 0.1–0.3 mm in height. Peridium double, smooth, with irregular dehiscence, very fragile; external peridium forming a layer of star shaped calcium carbonate, although some also rounded to irregular, (3–) 3.4–45.6 (–47.3) × (–2.9) 3.3–41.4 (–46.3) μm, av. = 17.7 × 15.5 μm, Q = 1–1.3 (–1.5), Q<sub>av.</sub> = 1.2; N = 21; internal peridium membranous, transparent, occasionally with round, oval or irregular macules present, these rusty brown in colour.

A NEW SPECIES OF *DIDYMIUM* FROM SPAIN

Fig. 1 *Didymium charoae* J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill., a. Short plasmodiocarps AH 49184, b. Double, smooth peridium, with irregular dehiscence and covered with calcium carbonate crystals AH 49184, c. Large-dimension plasmodiocarps AH 49186, d. Short, pad-shaped plasmodiocarps AH 49184, e. Details of the pseudocolumella and blackish spores in mass AH 49187, f. Plasmodiocarps directly on the bark of *Quercus ilex* ssp. *ballota* AH 49184.  
Bars: a = 1 mm, b–f = 0.5 mm

Pseudocolumella not always present but varying from a simple elevated or central ridge to a well-formed pseudocolumella, yellowish-white in colour, covered with thick granules of calcium carbonate. Capillitium abundant, composed of wavy filaments, with brown colour to almost black under binocular lens, purplish brown in transmitted light, joining the pseudocolumella or the base of the sporotheca with the upper part of it, sometimes firmly attached to the upper part of the inner peridium from which it is difficult to detach them, filaments 0.85–2 µm wide, with membranous, spindle-shaped to irregular enlargements, 3.3–32.5 µm, sometimes containing yellowish calcium carbonate crystalline inclusions. Hypothallus not always visible, irregular, blackish, and may appear covered with calcium carbonate crystals. Plasmodium not observed.

Spores globose to subglobose, blackish in mass, purplish-brown in transmitted light, (12.7–) 13.3–16.1 (–17.8) × (11.9–) 12.7–15.5 (–17.7) µm, av. = 14.7 × 14.2 µm, Q = 1–1.08 (–1.1), Q<sub>av.</sub> = 1; N = 50, showing clearly irregularly distributed spines. Observed with SEM, the ornamentation is of the baculate type RAMMELOO (1975), dense and distinctly visible, sometimes with 2 or 3 baculae joining to form short ridges.

Observations: *Didymium charoae* is characterized by its generally plasmodiocarpic fruiting bodies with a variable morphology, a filamentous capillitium with wide expansions and thick nodules that contain yellowish calcium carbonate crystals, the large spiny spores and by its ecology of fruiting on mosses on the barks of living oak trees (*Quercus ilex* ssp. *ballota*), more rarely in the bark without mosses present (this was observed for only one specimen).

Other species of *Didymium* that have calcium carbonate crystals in their capillitium are *Didymium radiaticolumellum* Bellido, G. Moreno, Mar. Mey. & J.F. Moreno, *D. subreticulosporum* Oltra, G. Moreno & Illana, and *D. tubicrystallinum* Nann.-Bremek. & R.L. Critchf.

*Didymium radiaticolumellum* is characterized

by its stipitate fruiting bodies, the depressed-globose to subglobose sporotheca, yellow peridium, yellow pseudocolumella, capillitium with thick nodules that contain yellowish calcium carbonate crystals, and its large spores that are nontypical for the genus. Macroscopically, it resembles *Didymium megalosporum* Berk. & M.A. Curtis (BELLIDO & al., 2017).

*Didymium subreticulosporum* has fruiting bodies with a blackish-coloured stalk, a capillitium formed by delicate tubules, colourless and/or pale brown, with elongated stellate expansions and nodular crystals, interlocked into visible rows. The spores are smaller (9–11 µm diam.) and the spore ornamentation is reticulate to subreticulate (OLTRA & al., 1997). This species is unique for its capillitium.

*Didymium tubicrystallinum*, described from a single California collection from a dead branch, is the most morphologically similar species to *D. charoae*, with pulvinate elongated sporangia or plasmodiocarps, a brown capillitium, which shows large swellings with white crystalline lime agglomerations and smaller spores, ornamented with a subreticulum in combination with irregularly distributed warts (NANNENGA-BREMEKAMP & CRITCHFIELD, 1988). The main differences that we observed in *Didymium tubicrystallinum* in relation to the newly proposed species are the absence of membranous expansions in the capillitium, a capillitium that is not firmly attached to the peridium, spores that are smaller than 12–13 µm in diameter and have a warty ornamentation, under SEM, with the warts uniting in sinuous ridges that give it a very different morphology to the new species described herein. Moreover, the crystals of the peridium are not stellate, and it fruits on dead branches fallen on the ground and without mosses present.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez of the Electron Microscopy Service of the University of Alcalá for their invaluable help with the SEM. We also

A NEW SPECIES OF *DIDYMIUM* FROM SPAIN

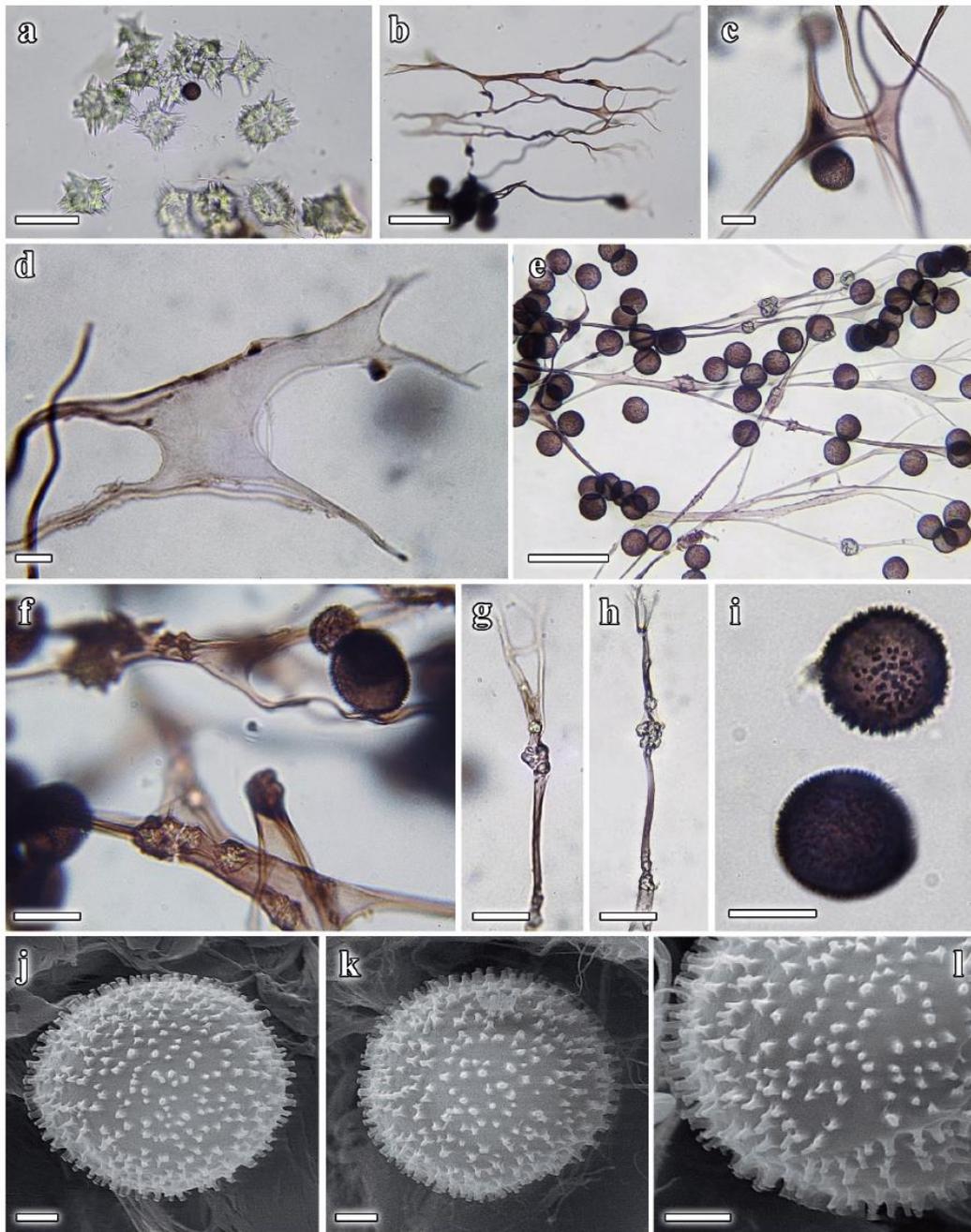


Fig. 2 *Didymium charoae* J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill., a. Crystals of the peridium AH 49185, b. Branched capillitium by LM AH 49184, c-d. Membranous enlargements of the capillitium by LM AH 49189 and AH 49186, respectively, e-h. Crystals inside the nodules of the capillitium by LM (e-f AH 49184; g-h AH 49189), i. Spores by LM AH 49184, j-k. Spores by SEM AH 49185, l. Detail of spore ornamentation AH 49185.  
 Bars: a–b, e = 50  $\mu$ m, c, f–i = 10  $\mu$ m, j–k = 2  $\mu$ m, l = 1  $\mu$ m

J.F. MORENO, G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA & M. DE HAAN

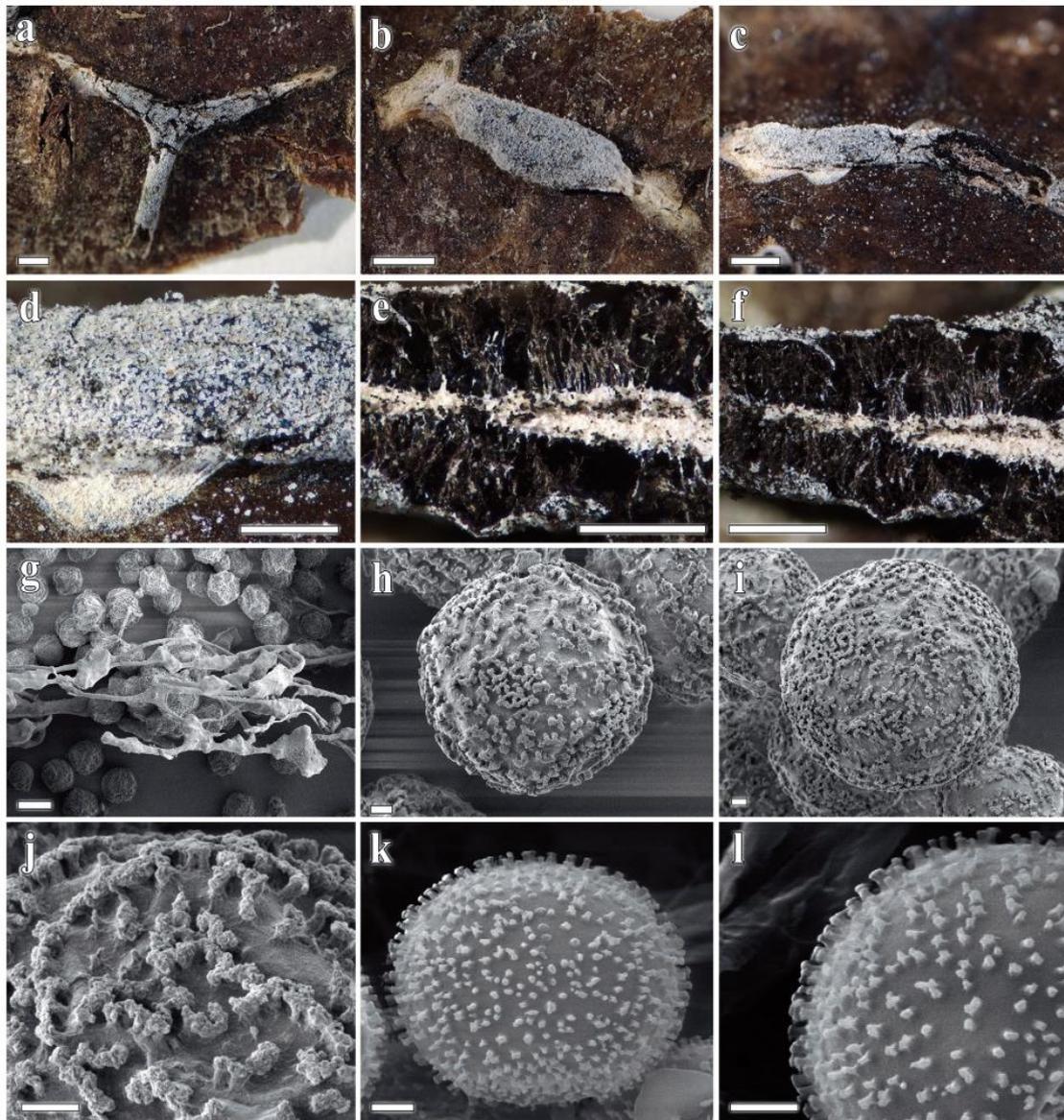


Fig. 3 *Didymium tubicrystallinum* Nann-Bremek. & R.L. Critchf., isotypus NENB16051 (in BR), a-c. Plasmodiocarps, d. Crystals of the peridium, e-f. Detail of pseudocolumella and capillitium, g. Capillitium by SEM, h-i. Spores by SEM, j. Detail of spore ornamentation. *Didymium charoae* J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill., AH 49184, k. Spore by SEM, l. Detail of spore ornamentation. Bars: a-c = 1 mm, d-f = 0.5 mm, g = 10  $\mu$ m, h-j, l = 1  $\mu$ m, k = 2  $\mu$ m.

A NEW SPECIES OF *DIDYMIUM* FROM SPAIN

thank Luis Monje and Ángel Pueblas of the Department of Drawing and Scientific Photography at the University of Alcalá for their help in the digital preparation of the photographs, and we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study. J.F. Moreno thanks his wife María del Rosario Martín Alix, to whom the species is dedicated, for her absolute support of his studies of Myxomycetes. Thanks, are also extended to the Botanical and Mycological Association of Jaén for the transfer of the necessary material for the preliminary studies.

## BIBLIOGRAPHY

- BELLIDO F., G. MORENO, M. MEYER & A. CASTILLO (2017). A new species of *Didymium* from Spain. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 41: 17–22.
- LADO, C. (2005–2021). An online nomenclatural information system of Eumycetozoa. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (date 13–II–2021).
- LEONTYEV, D.V., M. SCHNITTLER, S.L. STEPHENSON, Y.K. NOVOZHILOV & O.N. SHCHEPIN (2019). Towards a phylogenetic classification of the *Myxomycetes*. *Phytotaxa* 399(3): 209–238. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.399.3.5>
- MARTIN G.W. & C.J. ALEXOPOULOS (1969). The Myxomycetes. Iowa Univ. Press. 561 pp.
- MORENO, G., CASTILLO, A. & H. THÜS (2018). Critical revision of type material of *Stemonitales* (*Myxogastria*) at the Natural History Museum London (BM). *Phytotaxa* 344: 149–159. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.344.2.3>
- NANNENGA-BREMEKAMP, N.E. & R.L. CRITCHFIELD (1988). Two new species of Myxomycetes from California (USA). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C.* 91(4): 415–418.
- OLTRA, M., G. MORENO & C. ILLANA (1997). A rare *Didymium* from Spain. *Mycol. Res.* 101: 1508–1510. <https://doi.org/10.1017/S0953756297004346>
- RAMMELOO, J. (1975). Structure of the epispore in the *Stemonitales* (*Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. *Bull. Jardin botanique National de Belgique* 45: 301–306. <https://doi.org/10.2307/3667483>



*Two new corticolous myxomycete species from Spain***TWO NEW CORTICOLOUS MYXOMYCETE SPECIES FROM SPAIN**J.F. MORENO <sup>1</sup>, G. MORENO <sup>2</sup>, Á. LÓPEZ-VILLALBA <sup>2</sup>, M. DE HAAN <sup>3</sup> & A. KUHN <sup>4</sup>1. C/ Noria 1-A Pta. Izda., 21200 Aracena, Huelva, Spain  
moreno.juanfrancisco@gmail.com2. Dpto. Ciencias de la Vida (Botánica), Edificio de Biología, Univ. Alcalá,  
28805 Alcalá de Henares, Madrid, Spain  
gabriel.moreno@uah.es; angelalv92@gmail.com3. Meise Botanic Garden, Nieuwelaan 38, BE-1860 Meise, Belgium  
myriam.dehaan@botanicgardenmeise.be4. Leonhardstr. 44, 86415 Mering, Germany  
ChrisanKuhnt@aol.com**Summary.** MORENO, J.F., G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA, M. DE HAAN & A. KUHN (2021). Two new corticolous myxomycete species from Spain. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 45: 25–33.Two new species of *Myxomycetes* growing on oak bark with mosses are described herein. They are *Badhamia bryocrassipella* and *Physarum macrocephalum*. Macro- and micrographs of fruiting bodies and morphological features under the stereomicroscope and the light microscope (LM) are provided, along with micrographs of spore ornamentation as observed by scanning electron microscope (SEM).Key words: *Amoebozoa*, chorology, myxobiota, *Physaraceae*, slime moulds, taxonomy.**Resumen.** MORENO, J.F., G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA, M. DE HAAN & A. KUHN (2021). Dos nuevas especies de myxomicetes cortícolas de España. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 45: 25–33.Se describen dos nuevas especies de *Myxomycetes* sobre cortezas de encina con musgos, que son *Badhamia bryocrassipella* y *Physarum macrocephalum*. Se aportan macro- y microfotografías de los cuerpos fructíferos y de sus caracteres morfológicos más relevantes tanto a la lupa como al microscopio óptico (MO), así como imágenes de la ornamentación esporal obtenidas con el microscopio electrónico de barrido (MEB).Palabras clave: *Amoebozoa*, corología, hongos mucilaginosos, mixobiota, *Physaraceae*, taxonomía.**INTRODUCTION**

*Myxomycetes* or *Myxogastria* are a group of about 1000 species, they are free-living *Amoebozoa* and can be found in all terrestrial habitats. The ecological preferences of myxomycete can differ greatly among species, this paper contributes to the knowledge of *Myxomycetes* that spend their life cycles on the bark of living trees.

The assemblage of these corticolous *Myxomycetes* counts ca. 120 species (Novozhilov & al., 2017), 91 species have been recorded in Spain (PANDO, 1997). The substrate counting the most species records is *Quercus ilex* L. (51), followed by *Juniperus thurifera* (42). Among the mostly dispersed literature sources, the following contributions are noteworthy – PANDO (1986, 1989), PANDO & LADO (1987, 1988, 1990), WRIG-

J.F. MORENO, G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA, M. DE HAAN &amp; A. KUHN

LEY DE BASANTA (1998) and CARILLA & GRACIA (1991).

During the winter 2020/2021, the first author (J.F. Moreno) collected several myxomycete specimens in the province of Huelva. They were growing on the mossy bark of living and died *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. In the current paper, we present two new species to science growing on this microhabitat.

#### MATERIAL AND METHODS

Macrographs of the fruiting bodies were taken with a Nikon D300 camera equipped with Laowa 25 mm F2.8 2.5-5x Ultra Macro objectives and an Olympus SZX10 stereomicroscope (Olympus, Tokyo, Japan) mounted with the body of an Olympus E-3 digital reflex camera. The Nikon D300 photographs were obtained by image stacking using the software Zerene Stacker. The Olympus photographs were obtained by image stacking using the software CombineZP (released in 2008 by Alan Hadley). The sporocarps were mounted in Hoyer's medium and studied with an OPTIKA B-350 microscope. The ornamentation of the spores was included in the diameter measurements. The samples were treated as in MORENO & *al.* (2018) prior to obtaining SEM micrographs with Zeiss-DSM 950 and JEOL JSM-7100F microscopes.

The specimens are deposited in the herbarium AH (Plant Biology herbarium of the University of Alcalá, Madrid, Spain). A paratype of the new species has been deposited in the herbarium of the Royal Botanical Garden of Madrid (MA-Fungi), and another paratype is preserved in J.F. Moreno's private herbarium.

#### TAXONOMY

*Badhamia bryocrassipella* Kuhnt, J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill., *sp. nov.* Figs. 1-2

Mycobank: MB840647

Etymology: The name (lat. *bryon* = moss) refers to the ecology of the species (mainly on moss-covered tree bark) and the similarity with the

known species *Badhamia crassipella*.

Material examined: specimens collected between 5-I-2021 and 16-IV-2021, in Sierra de Aracena y Picos de Aroche Natural Park, as well as in its vicinity. Always growing on the abundant moss and bark that cover living trunks of *Quercus ilex* subsp. *ballota*, at very humid areas located close to a stream or protected from wind. Sometimes *Didymium charoae* J.F. Moreno, G. Moreno & López-Vill., was found growing on the same trees.

Spain, Huelva, Zufre, El Tejar, 29SQB2849, 374 m, V-I-2021, C 515 in AH 49226 **HOLOTYPE** (duplicate HK 210105-Ex1). Santa Ana La Real, Ribera de Santa Ana, 29SQB0213, 542 m, 28-I-2021, C 535 and C 536 in AH 49221 (duplicate HK 210128-Ex1) and AH 49230 (duplicate HK 210128-Ex2). Aracena, 29SQC1394, 599 m, 30-I-2021, C 539 in AH 49222 (duplicate HK 210130-Ex2). Aracena, 29SQC1394, 599 m, 31-I-2021, C 540 in AH 49230 (duplicate HK 210131-Ex2). Aracena, 29SQC1354, 533 m, 3-II-2021, C 547 in AH 49224 (duplicate HK 210203-Ex1). Aracena, 29SQC1361, 582 m, 14-II-2021, C 556 in AH 49229. Aracena, 29SQC1394, 575 m, 14-II-2021, C 605 in AH 49223. Aracena, 29SQC1394, 575 m, 14-II-2021, C 606 in AH 49225. Galaroza, 29SQB0362, 621 m, 20-II-2021, C 615 in AH 49227. Galaroza, 29SQB0362, 621 m, 20-II-2021, C 617 in AH 49228. Cumbres de San Bartolomé, 29SPC8845, 320 m, 12-III-2021, C 642. Cumbres de San Bartolomé, 29SPC8862, 320 m, 12-III-2021, C 644. Cumbres de San Bartolomé, 29SPC8862, 320 m, 12-III-2021, C 645. Cumbres de San Bartolomé, 29SPC8854, 391 m, 12-III-2021, C 646. Cañaverál de León, 29SQC2018, 456 m, 14-III-2021, C 647. Puerto Moral, 29SQB2095, 480 m, 13-III-2021, C 648. Puerto Moral, 29SQB2095, 480 m, 13-III-2021, C 661. Puerto Moral, 29SQB2095, 480 m, 21-III-2021, C 669. Almonaster la Real, 29SPB9864, 417 m, 25-III-2021, C 673. Santa Ana la Real, 29SQB0161, 551 m, 25-III-2021, C 674. Santa Ana la Real, 29SQB0160, 560 m, 25-III-2021, C 675. Santa Olalla, 29SQB4154, 572 m, 8-IV-2021, C 689. Zalamea la Real, 29SPB9843, 263 m, 16-IV-2021, C 691.

Other material examined: paratype of *Badhamia crassipella*, USA, California, Butte County, Lower Bidwell Park, on leaf litter, 4-II-1967, *leg.* D.T. Kowalski, Kowalski 5229 in BR5020024145896.

## TWO NEW CORTICOLOUS MYXOMYCETE SPECIES FROM SPAIN

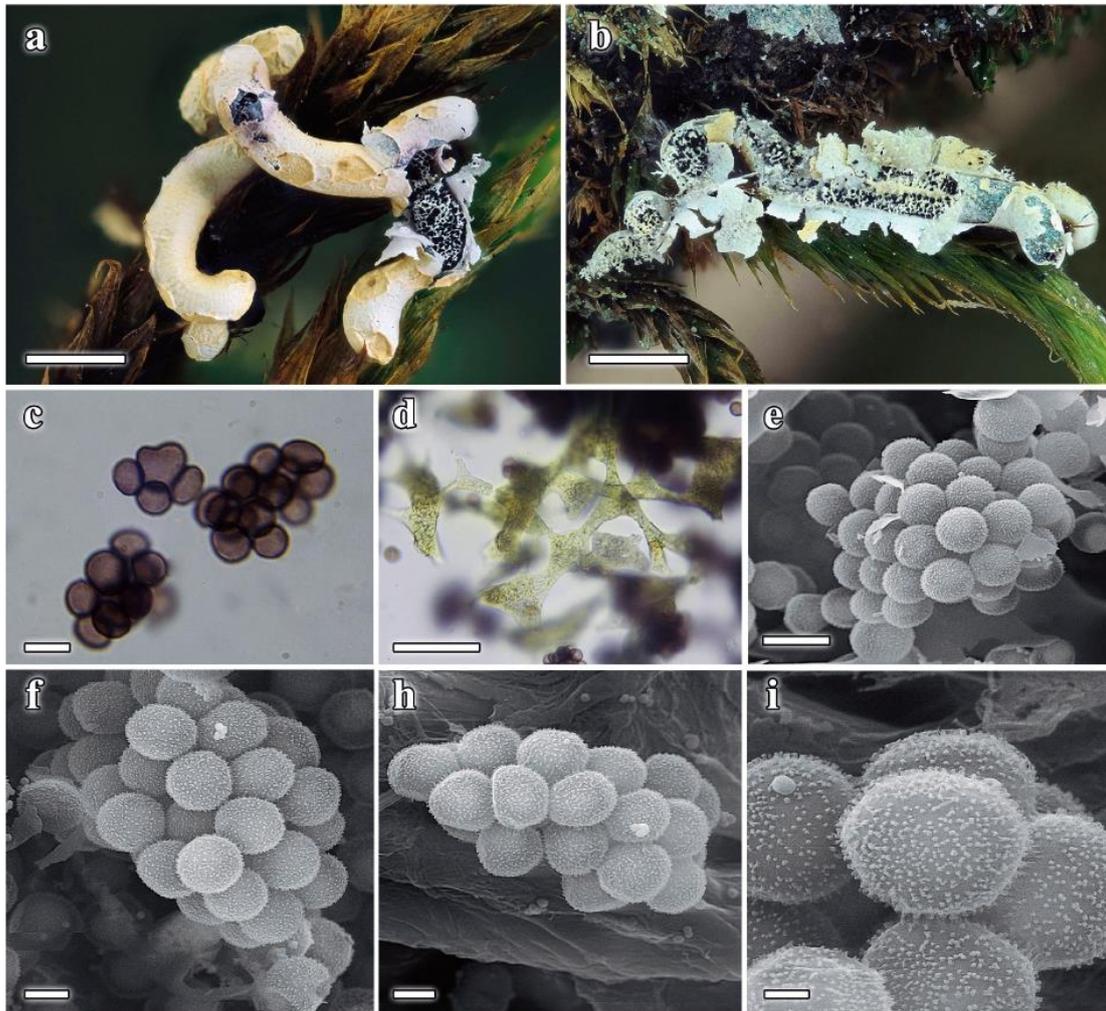


Fig. 1.- *Badhamia bryocrassipella* sp. nov., a. Plasmodiocarps AH 49226, b. Dehiscence, capillitium, and pseudocolumella C 642, c. Groups of spores AH 49226, d. Capillitium AH 49226, e-h. Groups of spores by SEM AH 49225, i. Detail of the spore ornamentation AH 49230. Bars: a-b = 1 mm, c = 10  $\mu$ m, d = 50  $\mu$ m e = 10  $\mu$ m, f-h = 2  $\mu$ m, i = 5  $\mu$ m.

Plasmodiocarps 0.7–9 mm long, straight or vermiform, compressed at the base, usually rounded in section, 0.6–0.8 mm in diam, although occasionally they could show a pulvinate shape, dorsally depressed, 0.3–0.7 mm high, sometimes branched. Peridium triple, outer layer usually pale brown to yellowish, more rarely from dark brown to whitish, smooth to bulky, showing elevated, darker lines that sometimes creating

patches of 0.2–0.3 mm diam. Middle layer white due to the incrustation with calcium carbonate, closely attached to the outer layer, dehiscent together as irregular plates at the upper part of the plasmodiocarp, but persisting at the base. Inner layer hyaline or slightly amber, seeming greyish because of the capillitium, sometimes iridescent, blue in the outer side and golden inside, the irregular dehiscence of this layer is independent from

J.F. MORENO, G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA, M. DE HAAN & A. KUHN

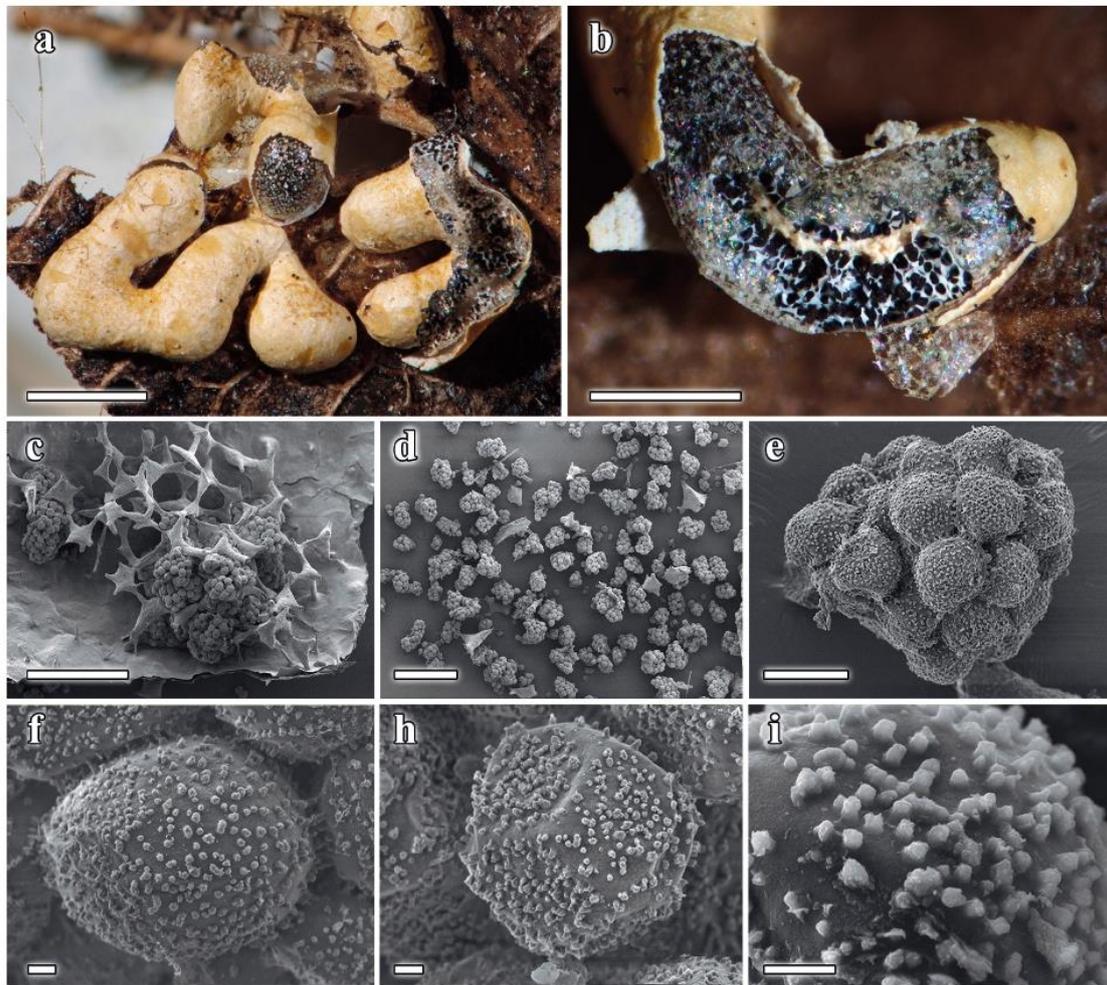


Fig. 2. - *Badhamia crassipella* K.D. Whitney & H.W. Keller, BR5020024145896 paratype, a. Plasmodiocarps, b. Detail of the triple peridium, dehiscence, capillitium, and pseudocolumella, c. Inner peridium, capillitium, and groups of spores, d. Groups of spores, e. Detail of a spore group, f-h. Spore, i. Detail of the spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b = 0.5 mm, c = 100  $\mu$ m e = 10  $\mu$ m, f-i = 1  $\mu$ m.

the other two layers. Hypothallus not always present but, if present, then membranous, dark amber in colour, not extensive. Pseudocolumella prominent, sometimes absent, in the centre of the plasmodiocarp, whitish. Capillitium branching from the pseudocolumella, abundant, cream coloured and yellowish-grey or greenish-grey under transmitted light, badhamioid, creating a three-dimensional net of robust, angular plates

of white calcium carbonate connected by short, sturdy branches of calcium carbonate. Spores dark brown to blackish in mass, violaceous brown under transmitted light, globose to subglobose, (8.1-)8.5-10.1(-11.1)  $\times$  (7.2-)7.8-9.3(-10)  $\mu$ m, av. = 9.2  $\times$  8.4  $\mu$ m, Q = 1-1.2(-1.3),  $Q_{av}$  = 1.1, N = 50, verrucose, creating easily detachable clusters of 14-70 spores. Under SEM the spore ornamentation corresponds to Rammeloo's

TWO NEW CORTICOLOUS MYXOMYCETE SPECIES FROM SPAIN

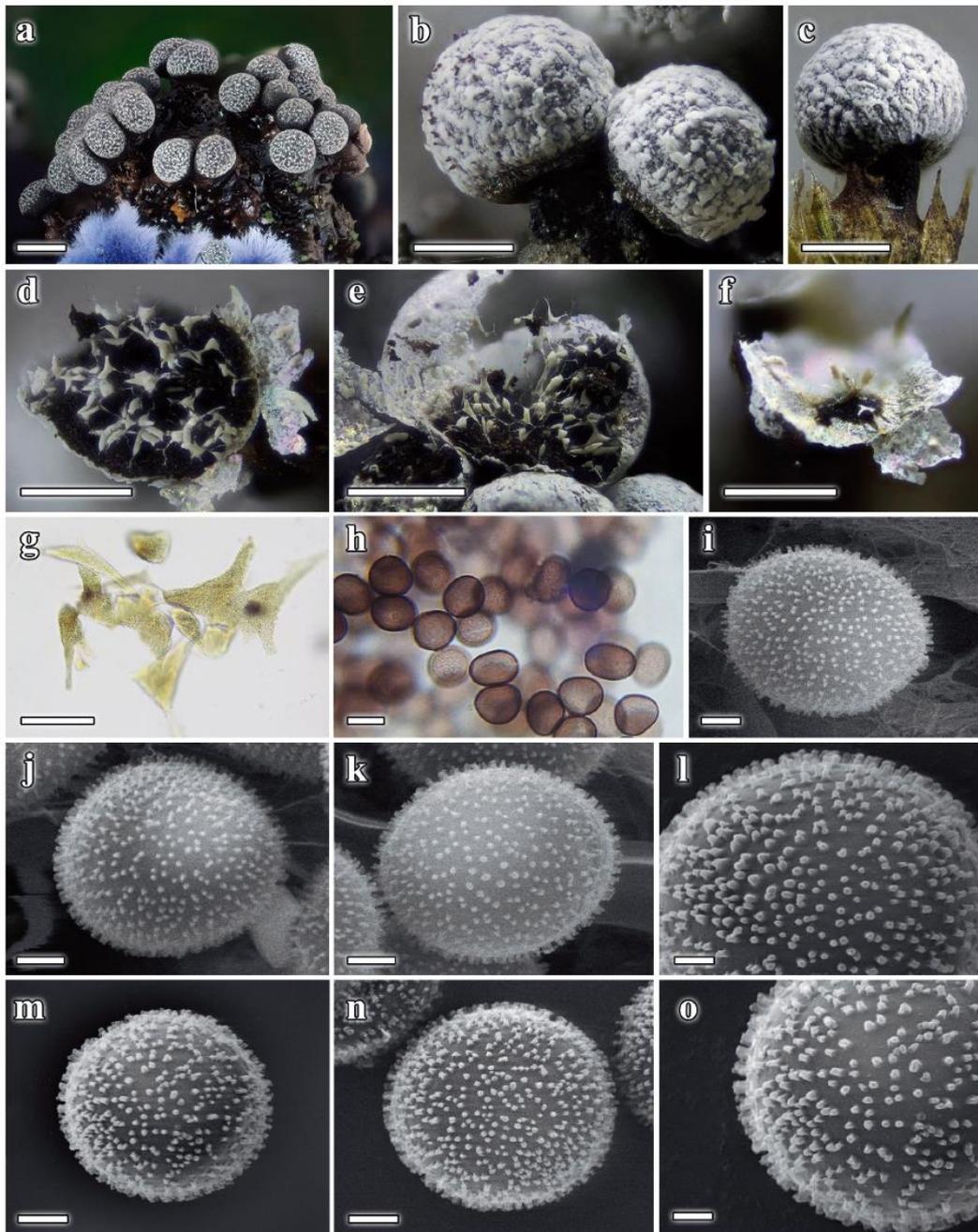


Fig. 3.- *Physarum macrocephalum* sp. nov., a. Sporocarps AH 49236, b. Detail of the sporotheca and the calcium carbonate deposits on the peridium AH 49236, c. Detail of the stalk AH 49236, d-e. Capillitium AH 49236, f. Basal, inner part of the sporotheca AH 49236, g. Capillitium AH 49236, h. Spores, i-k. Spores by SEM AH 49236, l. Detail of the spore ornamentation, AH 49243, m-n. Spores by SEM AH 49243, o. Detail of the spore ornamentation AH 49243.  
 Bars: a = 1 mm, b-f = 0.5 mm, g = 50  $\mu$ m, h = 10  $\mu$ m, i-k, m-n = 2  $\mu$ m, l, o = 1  $\mu$ m.

J.F. MORENO, G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA, M. DE HAAN &amp; A. KUHNT

type baculate (RAMMELOO, 1974), consisting of irregularly and laxly distributed bacula, that sometimes join into short crests. Plasmodium unknown.

Remarks: *Badhamia bryocrassipella* is characterised by its plasmodiocarpic fructifications, the thick, triple layered peridium, the abundant, badhamioid capillitium network of robust tubes filled with white to slightly yellowish calcium carbonate, the spores packed into tight clusters of variable shape and its corticolous ecology.

*Badhamia bryocrassipella* is macroscopically close to *B. crassipella* K.D. Whitney & H.W. Keller, *Physarum bogoriense* Racib. and *P. hongkongense* Chao H. Chung. The most similar species *Badhamia crassipella*, described from California (USA) (WHITNEY & KELLER, 1982) is a species growing on old plant litter (decayed bark, twigs, leaves, etc.) lying on the ground. Beside the different ecology *Badhamia bryocrassipella* occurs in more smaller groups with mainly single plasmodiocarps (partly branched, not like a network), it has a more irregular peridium surface (often with foldings and circular crater), the colour is more pale (whitish yellow) and quite homogenous in every fructification, it opens more irregular, the capillitium network is a bit more dense, often not pure white and the pseudocolumella is sometimes missing. The sporeclusters of *Badhamia bryocrassipella* are a bit more large, irregular in size and shape and spore ornamentation in *B. crassipella* is slightly more dense and irregular.

The capillitium of *Physarum bogoriense* and *P. hongkongense* is clearly physaroid, they lack a pseudocolumella, and their spores are free. When WHITNEY & KELLER (1982) described *B. crassipella*, they already noted that the species was confused with *P. bogoriense*.

***Physarum macrocephalum*** J.F. Moreno, G. Moreno, López-Vill. & Kuhnt, *sp. nov.* Fig. 3

Mycobank: MB840648

Etymology: The name refers to the size of the sporotheca.

Material examined: collected on the municipality of Galaroza (Huelva, Spain), in Sierra de Aracena and Picos de Aroche Natural Park, at a very myxomycete rich area, on bark and moss on decomposing branches and wood of died *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp., and on died *Cistus* sp. debris that was in contact with parts of the oak tree branches. Also collected at mixed forest of oak and *Quercus suber* L. with *Cistus* sp. at flat, highly humid areas.

Spain, Huelva, Galaroza, Talenque, on bark of dead *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 29SQC1394, 653m, 31-XII-2020, C 504A in AH 49241, duplicate HK 201231-Ex5 in Herb. Kuhnt. Galaroza, Talenque, on bark of dead *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 29SQC0549, 548 m, 20-III-2020, C 664A in AH 49243. Galaroza, Talenque, on mosses growing on a fallen branch of *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 29SQB0362, 659 m, 17-XII-2020, C 483 in AH 49236 **HOLOTYPE**, HK 201217-Ex8 in Herb. Kuhnt **ISOTYPE**. Galaroza, Talenque, on bark of dead *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 29SQC0583, 653 m, 1-III.2021, C 632 in AH 49240.

Other material examined: *Physarum notabile* T. Macbr., USA, Iowa, Iowa City, on aspen (aspen = ratelpopulier, *Populus tremula* L.), leg. G.W. Martin s.n., 10-IX-1949, Herb. Nannenga-Bremekamp 2072 in BR5020052081890. USA, Iowa, N.W. of St. Ansgar, leg. B. Shimek s.n., 30-IX-1928, Nannenga-Bremekamp 3199 in BR5020053191352.

Sporocarps sessile, rarely with a very short stalk, grouped, sometimes clustered, usually Sporotheca subspherical and occasionally pulvinate or reniform, 0.65–0.9 × 0.53–0.82 mm, whitish, with a black, circular, iridescent base. Peridium simple, grey iridescent, with white, round to irregular deposits of calcium carbonate that sometimes join into lines or even cover the whole peridium as a thick crust, except for the black base. Pseudocolumella absent or very small, dark brown to black, surrounded by a round, blackish area. Stalk usually absent but, if present, 0.1–0.2 mm length, dark brown, longitudinally striated. Hypothallus black, common to various sporocarps. Capillitium scanty, creating a three-dimensional net of hyaline filaments with large, white, triangular to irregular nodules of calcium carbonate, that sometimes fused, 40–123 × 17–42 μm, yellowish grey under transmitted light. Spores in

## TWO NEW CORTICOLOUS MYXOMYCETE SPECIES FROM SPAIN

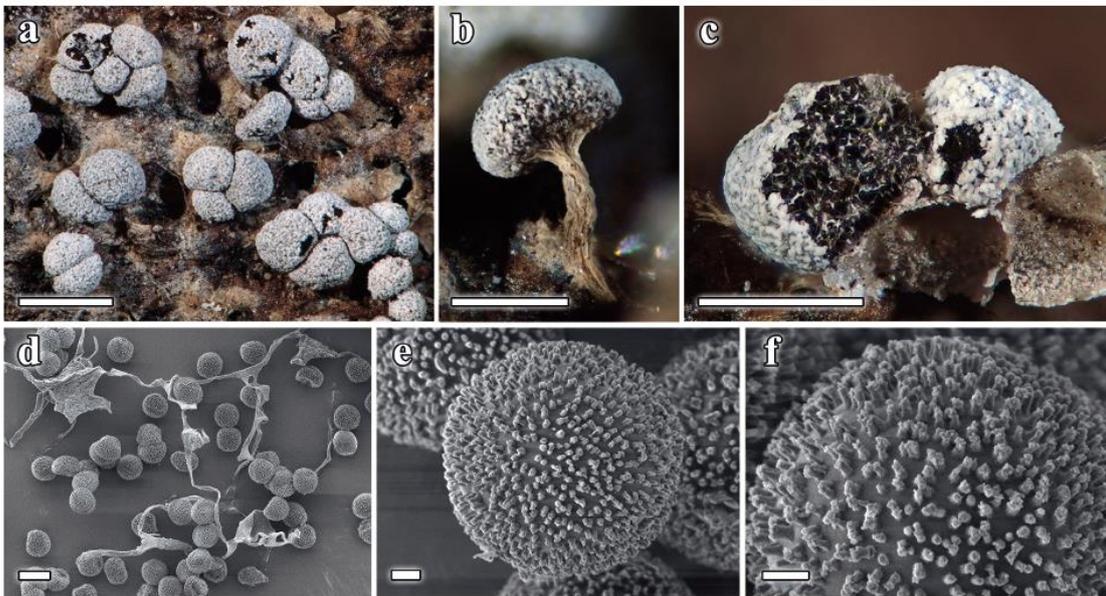


Fig. 4.- *Physarum notabile* T. Macbr., Nannenga Bremekamp 2072 in BR5020052081890, a. Sporocarps, b. Detail of one sporocarp, c. Sporotheca and capillitium, d. Capillitium and spores, e. Spore, f. Detail of the spore ornamentation. Bars: a = 1 mm, b-c = 0.5 mm, d = 10  $\mu$ m, e-f = 1  $\mu$ m.

mass brown, medium violaceous brown under transmitted light, free or sometimes loosely aggregated in small, irregular clusters of 2-8 spores, single spores subglobose [specimen C 664 in AH 49243 (11-)11.5-13.2(-13.8)  $\times$  (8.9-)10.1-11.6(-12)  $\mu$ m; av. = 10.8  $\times$  12.3  $\mu$ m, Q = 1-1.26 (-1.3),  $Q_{av.}$  = 1.1, N = 51] to ellipsoid [specimen C 483 in AH 49236 (11-)11.5-13.2(-13.8)  $\times$  (8.9-)10.1-11.6(-12)  $\mu$ m, av. = 10.8  $\times$  12.3  $\mu$ m, Q = 1-1.26(-1.3),  $Q_{av.}$  = 1.1, N = 51], with manifest, irregularly distributed warts. The spores show a pale, longitudinal stripe. Under SEM, the spore ornamentation corresponds to Rammeloo's type baculate (RAMMELOO, 1974; 1975), the bacula are tight and irregularly distributed.

Remarks: *Physarum macrocephalum* is characterised by the whitish, sessile sporocarps, sometimes with a very short stalk, peridium simple, capillitium with large, white nodules of calcium carbonate, spores larger than 11  $\mu$ m diam, and by its ecology of fruiting on moss and bark of dead branches of oak trees (*Quercus ilex* subsp.

*ballota*) (and adjacent plant remains).

Closely related species are *Physarum corticola* Kuhnt, *Physarum bryocorticola* Kuhnt, and *Physarum notabile* T. Macbr. *Physarum corticola* is similar macroscopically, but its spores are smaller (8-)8.5-10(-11)  $\mu$ m or 8-9  $\times$  10-11  $\mu$ m, and the spore ornamentation consists of spines with a coralloid apex (KUHNT, 2019), very different to the ornamentation found in *Physarum macrocephalum*.

*Physarum bryocorticola* is macroscopically similar to both *P. corticola* and *P. macrocephalum*, but it can be distinguished from the first species because of its larger spores (9.5-)10-12(-13)  $\mu$ m diam. *Physarum bryocorticola* can be distinguished from *P. macrocephalum* by the spores with spines ending on a coralloid tip (KUHNT, 2019).

*Physarum notabile*, is a similar species described from USA and mostly misinterpreted in Europe. Hence, we have compared specimens from USA examined by Nannenga Bremekamp and conserved in the herbarium of Meise Botanic

J.F. MORENO, G. MORENO, Á. LÓPEZ-VILLALBA, M. DE HAAN & A. KUHNT

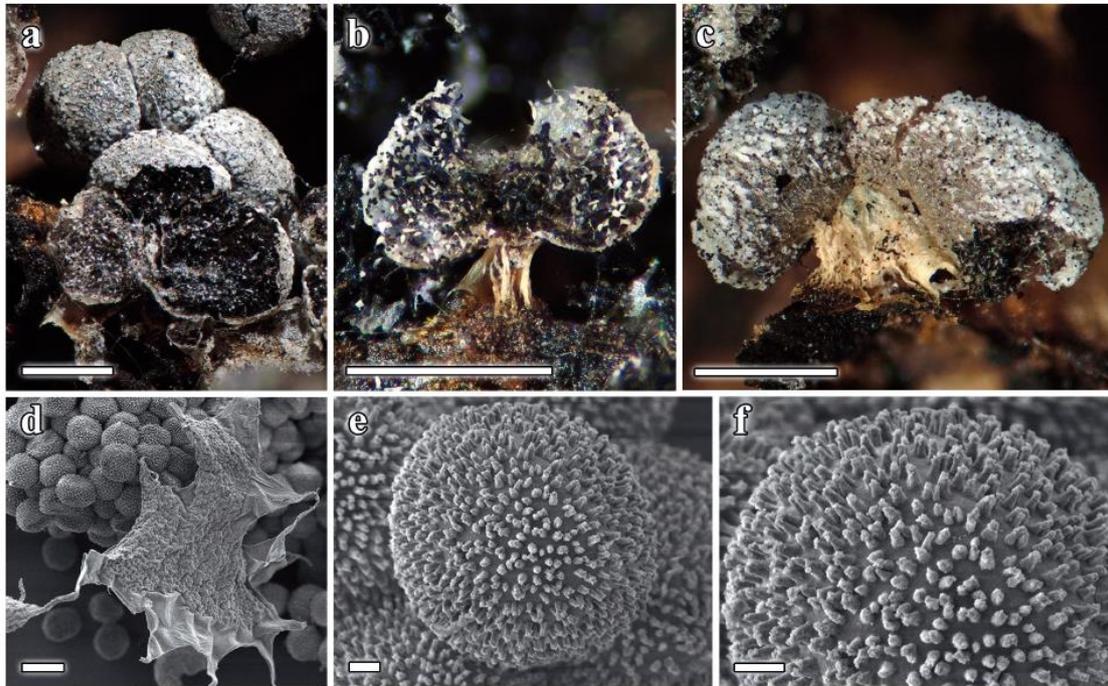


Fig. 5. - *Physarum notabile* T. Macbr., Nannenga Bremekamp 3199 in BR5020053191352, a. Sporocarps, b. Detail of a sporocarp and the capillitium, c. Detail of the peridium and the stalk, d. Capillitium and spores, e. Spore, f. Detail of the spore ornamentation. Bars: a-c = 0.5 mm, d = 10  $\mu$ m, e-f = 1  $\mu$ m.

Garden (BR). *Physarum notabile* can be distinguished due to the reniform morphology of the sporotheca, the longer and straw-coloured stalk, the smaller nodules of the capillitium, and the longer, more evident, and striate spines on the spores (Figs. 4–5).

*Physarum pseudonotabile* Novozh., Schnittler et Okun, recently described from different arid regions has mostly more long stemmed sporocarps and always globose, slightly smaller spores (mean value 10.5  $\mu$ m in diameter) without an pale band and not loosely clustered.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to express our gratitude to Mr. A. Priego and Mr. J.A. Pérez of the Electron Microscopy Service of the University of Alcalá for their invaluable help with the SEM. We also thank Luis Monje and Ángel Pueblas of the Department of

Drawing and Scientific Photography at the University of Alcalá for their help in the digital preparation of the photographs, and we are grateful to Dr. J. Rejos, curator of the AH herbarium, for his assistance with the specimens examined in the present study. J.F. Moreno thanks his wife María del Rosario Martín Alix, for her absolute support of his studies of Myxomycetes. Thanks are also extended to the Botanical and Mycological Association of Jaén for the transfer of the necessary material for the preliminary studies.

#### BIBLIOGRAPHY

- CARILLA, J. & E. GRACIA (1991). Mixomycetes corticícolas de Aragón. I. *Revista Iberoamer. Micol.* 8(1): 3–7.
- KUHNT, A. (2019). Bemerkenswerte Myxomycetenfunde: Neue Arten, Neukombinationen und Nachweise seltener Arten, Teil 2. *Berich-*

## TWO NEW CORTICOLOUS MYXOMYCETE SPECIES FROM SPAIN

- te der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 89: 139–222.
- MORENO, G., CASTILLO, A. & H. THÜS (2018). Critical revision of type material of *Stemonitales* (*Myxogastria*) at the Natural History Museum London (BM). *Phytotaxa* 344: 149–159. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.344.2.3>
- NOVOZHILOV, Y., ROLLINS A.W. & M. SCHNITTLER (2017). Chapter 8 - Ecology and Distribution of Myxomycetes. In *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. Stephenson S.L. & Rojas, C. (Editors), Academic Press. pages: 253–297. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805089-7.00008-1>
- PANDO, F. (1986). *Estudio sobre los mixomicetes corticícolas de los sabinares (Juniperus thurifera L.) del centro de España*. Facultad de Ciencias, Universidad de Alcalá de Henares. Tesis de licenciatura (inéd.).
- PANDO, F. (1989). Un estudio sobre los *Myxomycetes* corticícolas de la isla de Mallorca. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(1): 181–188.
- PANDO, F. (1997). Bases corológicas de Flora Mycologica. Iberica. Núms. 1224–1411. *Cuad. Trab. Fl. Micol. Ibér.* 12: 23–36, 111–112.
- PANDO, F. & C. LADO (1987). *Myxomycetes* corticícolas ibéricos, I: Especies sobre *Juniperus thurifera*. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 11(2): 203–212.
- PANDO, F. & C. LADO (1988). Two new species of corticolous *Myxomycetes* from Spain. *Mycotaxon* 31(2): 299–303.
- PANDO, F. & C. LADO (1990). A Survey of the corticolous *Myxomycetes* in Peninsular Spain and Balearic Islands. *Nova Hedwigia* 50(1–2): 127–137.
- RAMMELOO, J. (1974) Structure of the epispore in the *Trichiaceae* (*Trichiales*, *Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. *Bull. Soc. Royale Bot. Belgique* 107: 353–359.
- RAMMELOO, J. (1975) Structure of the epispore in the *Stemonitales* (*Myxomycetes*) as seen with the scanning electron microscope. *Bull. Jard. Bot. Belg.* 45: 301–306. <https://doi.org/10.2307/3667483>
- WHITNEY, K.D. & H.W. KELLER (1982). A new species of *Badhamia*, with notes on *Physarum bogoriense*. *Mycologia* 74(4): 619–624. <https://doi.org/10.1080/00275514.1982.12021558>
- WRIGLEY DE BASANTA, D. (1998). *Myxomycetes* from the bark of the evergreen oak *Quercus ilex*. *Anal. Jard. Bot. Madrid* 56(1): 3–14.

