

ALDO MEROLA

**UNISESSUALITÀ DI UNA LABULBENIACEA OMOTALLICA
E SUOI RAPPORTI CON IL DIOICISMO DELLE
LABULBENIACEE ETERTALLICHE**

SOMMARIO

Premessa	pag. 63
Descrizione dell'individuo abnormemente unisessuale	» 63
Genesi della anomalia	» 66
Rapporti dell'anomalia con il dioicismo delle Labulbeniacee eterotalliche	» 68
a) Generalità	» 68
b) Rapporti ontogenetici tra le parti di una spora e le parti di un individuo adulto nelle Labulbeniacee omo- ed eterotalliche	» 70
c) Prospettiva e polarità sessuali nelle spore bicellulari	» 75
d) Il dioicismo delle Labulbeniacee eterotalliche	» 81
Conclusioni	» 86
Riassunto	» 89
Summary	» 89
Bibliografia	» 90

Premessa

Le *Laboulbeniales* costituiscono un piccolo gruppo di funghi di grande interesse. Tuttavia, a parte le ben note e colossali monografie del THAXTER di carattere prettamente sistematico, ben poco si conosce su di esse mentre più di un problema di carattere generale potrebbe trovare in questi funghi un materiale ideale che ne agevolerebbe la soluzione. Ma la rarità delle Labulbeniali, le difficoltà che si incontrano per averle viventi, la impossibilità di coltivarle in vitro, etc. costituiscono altrettanti ostacoli che tuttavia varrebbe la pena tentar di superare. Tanto più che oramai esistono delle buone basi sistematiche, morfologiche ed anatomiche su di esse.

Tra le peculiarità che rendono interessanti le *Laboulbeniales* va ricordata in primo luogo la sessualità. Ad onta di ciò, quasi tutti gli studiosi interessati a questo fenomeno le hanno trascurate. Eppure già la semplice ispezione, senza nessun intervento sperimentale, permette di rilevare in esse dei fatti che sono stati sì messi in evidenza in altri gruppi vegetali, ma solo a costo di tecniche lunghe e laboriose.

L'aver rinvenuto io un'anomalia sessuale, di tipo sin'ora non descritto per le Labulbeniali, in un individuo di *Arthrorhynchus acrandros*, specie da me di recente descritta, mi ha spinto ad andare un pò a fondo nella questione. Infatti i dati accumulati sulla sessualità del gruppo in oggetto, lungi dall'essere sufficienti, sono già molti, tanto da fornire dei buoni orientamenti in ogni tentativo di interpretazione. L'inquadramento di tale anomalia in siffatto ordine di fenomeni sessuali normali ed anormali mi ha condotto così a discutere alcuni aspetti della sessualità di una famiglia delle *Laboulbeniales*: quella più rappresentativa delle *Laboulbeniaceae*, distinta nelle *Lab. homothallicae* e *Lab. heterothallicae*.

Descrizione dell'individuo abnormemente unisessuale

Osservando un gruppetto di individui di *Arthrorhynchus acrandros* impiantati sull'addome di una femmina di *Nycteribia (Celeripes) biarticulata* Herm. (Ditteri Nictetibidi) parassitante un pipistrello catturato nella grotta di Olevano sul Tusciano (Salerno), attrasse la mia attenzione un giovane individuo. Esso infatti differiva da tutti gli altri giovani ed adulti perchè, invece di presentarsi come

questi omotallico, cioè fornito di peritecio ed appendice anteridifera, era privo di quest'ultima. In altri termini esso era soltanto femminile. Poichè una anomalia di tal genere risultava non descritta per le *Laboulbeniaceae homothallicae*, operando con le debite cautele, procedetti all'isolamento di questo individuo onde studiarlo più minutamente. Visto nel suo insieme e senza soffermarsi su particolari strutturali, esso ricordava molto da vicino un giovane individuo femminile di *Amorphomyces (Lab. heterothallicae)* e ciò non solo per l'assenza di appendice anteridifera, ma soprattutto per la assoluta mancanza di ogni sorta di appendice più o meno rudimentale che pur si nota negli individui femminili di certe Laboulbeniacee eterotalliche.

L'altezza complessivamente era di μ 150, cioè circa un terzo degli individui di questa specie giunti a completo sviluppo. Il ricettacolo si presentava di forma subsferica, come negli individui normalmente ermafroditi. Infatti il rapporto tra lunghezza e larghezza (μ 56 / μ 40) era quasi lo stesso di quello che si osserva in individui adulti. Tale ricettacolo risultava costituito da tre cellule; quella basale era abbastanza ampia e di forma subsferica in conseguenza delle ridotte dimensioni delle due cellule sovrastanti. Di queste ultime una, quella più grossa situata a destra nella microfotografia (Fig. I, a) e nel disegno (Fig. 2), rappresenta la cellula ricettacolare subbasale dalla quale si origina il peritecio; l'altra cellulina situata a sinistra nella microfotografia e nel disegno (Fig. 2, H) è molto più piccola e tutto fa pensare che in origine essa doveva essere apicale. Sulla interpretazione di quest'ultima discuteremo nel capitolo seguente. Se si confronta il ricettacolo di questo individuo con quello di altro individuo normale più o meno coetaneo, non si riscontrano differenze di sorta poichè quelle piccole differenze che si possono rilevare dal confronto delle fotografie a e b della figura I rientrano nell'ambito della variabilità specifica. Va solo rilevata la minore accentuazione di quegli ispessimenti che normalmente si osservano nella cellula basale, in corrispondenza della parte inferiore del tratto libero. Inoltre si osserva che la convessità del setto che divide la cellula basale da quella subbasale è, nel nostro caso, rivolta verso l'alto mentre negli individui normali di questa specie essa è più di frequente rivolta verso il basso. La cellula del collo del peritecio, anch'essa di forma normale, ha la particolarità di essere impiantata sul ricettacolo in posizione perfettamente apicale. Se, nella figura 1, si fa il raffronto di a con b, si nota che nell'individuo b, pur essendo esso un po' più avanzato in sviluppo nei confronti dell'individuo a, la cellula del collo del peritecio non ha ancora

raggiunta la posizione apicale cioè non ha ancora spostata del tutto lateralmente l'appendice anteridifera. Una tale differenza deve attribuirsi al fatto che l'assenza nell'individuo a di ogni traccia di appendice anteridifera ha reso più facile lo spostamento laterale della cellulina H

Anche per il peritecio non vi è nulla da dire presentandosi esso

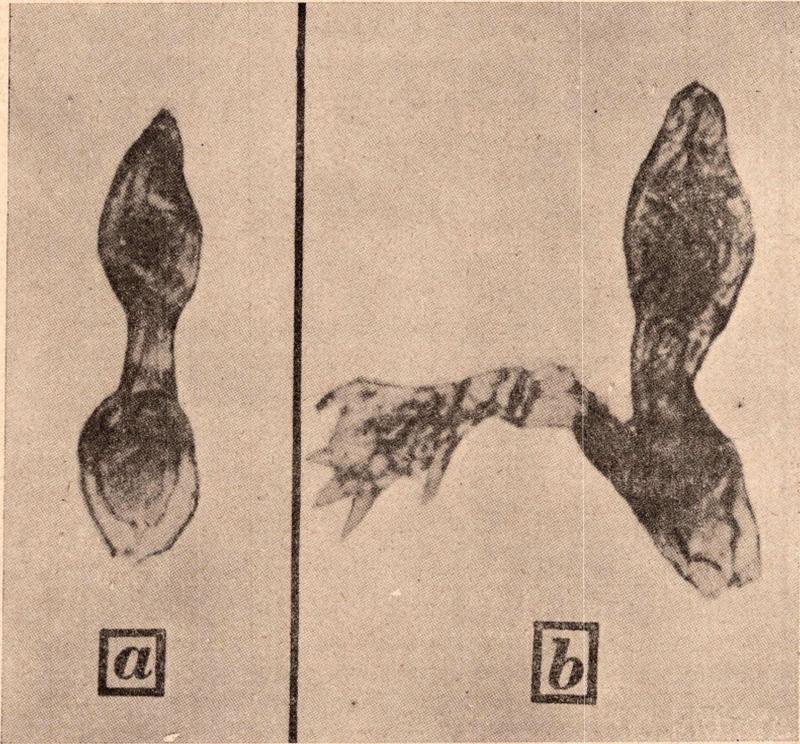


Figura 1

a) giovane individuo di *Arthrorhynchus acrandros* abnormemente femminile a causa del mancato sviluppo dell'appendice anteridifera; b) giovane individuo di *Arthrorhynchus acrandros* normalmente omotallico e quasi coetaneo dell'individuo precedente (x 450 circa).

sotto ogni aspetto normale. Non è possibile vedere nel suo interno a causa del contenuto denso e granuloso e solo a stento si può riconoscere qualche tratto delle pareti delle cellule che delimitano il ventre. Il rigonfiamento di quest'ultimo, però, lascia pensare che in esso gli aschi siano normalmente in via di sviluppo.

In conclusione l'individuo in oggetto si distingue da quelli nor-

mali solo per l'assenza dell'appendice anteridifera e per qualche particolarità morfologica diretta conseguenza di tale deficienza. Per tutto il resto esso è normale.

Genesi della anomalia

La genesi di questo particolare individuo può essere interpretata in vario modo. Innanzi tutto bisogna escludere che esso si sia sviluppato da una spora normale e che la assenza di appendice anteridifera sia attribuibile semplicemente alla mancata segmentazione della cellula superiore della spora. In tal caso, infatti, quest'ultima dovrebbe trovarsi al posto della cellulina H della figura 2 sotto forma di piccolo processo spiniforme, magari annerito, come si osserva in alcune specie di Labulbeniacee eterotalliche. Pertanto, alla luce di quanto conosciamo sulla ontogenesi delle Labulbeniacee omo- ed eterotalliche (1), per interpretare il caso in oggetto non ci rimangono che due ipotesi: o la cellula superiore della spora destinata ad evolversi in appendice maschile era assente in modo che la spora stessa risultasse costituita da una unica cellula corrispondente a quella inferiore di una spora normale (figura 2, III); oppure la cellula superiore a prospettiva maschile esisteva ma era molto ridotta (figura 2, II). Quanto alla prima ipotesi che vorrebbe una spora originaria unicellulare essa non riesce troppo convincente a causa della terza cellula ricettacolare (figura 2, H). Infatti in *Amorphomyces* - Labulbeniacea eterotallica che ha la particolarità di produrre spore unicellulari - il ricettacolo è sempre bicellulare ed è lecito riferirsi a questo caso dato che fondamentalmente il meccanismo ontogenetico è il medesimo per tutte le Labulbeniacee. La presenza della terza cellula ricettacolare, nel nostro caso ed in base a questa ipotesi, si potrebbe solo spiegare ammettendo che l'unica cellula della spora si sia divisa come di consueto di guisa che la cellulina H corrisponda alla cellula « b » del classico schema di sviluppo di *Stigmatomyces Baeri*. Insomma tale cellulina non sarebbe altro che il rudimento della cellula peduncolare della appendice anteridifera. Bisogna obiettare però che normalmente tale cellula peduncolare si forma solo dopo che l'appendice anteridifera ad essa sovrastante è abbastanza sviluppata, quasi ne fosse indotta. Prova ne sia che, come accennato prima, nel genere *Amorphomyces* la completa assenza della cellula superiore della spora e, negli individui femmi-

(1) Si vedano in modo particolare le osservazioni di THAXTER (1896) per le prime e quelle di BENYAMIN e SHANOR (1950) per le seconde.

nili, di appendice anteridifera, anche allo stato rudimentale, è accompagnata dalla assoluta mancanza della sottostante cellula peduncolare. Tuttavia, se fosse vera questa ipotesi, noi avremmo nel caso in esame una prova di quanto sarà prospettato in seguito e cioè che, nelle spore bicellulari delle Labulbeniacee omotalliche, la cellula inferiore ha nucleo femminile mentre quella superiore nucleo

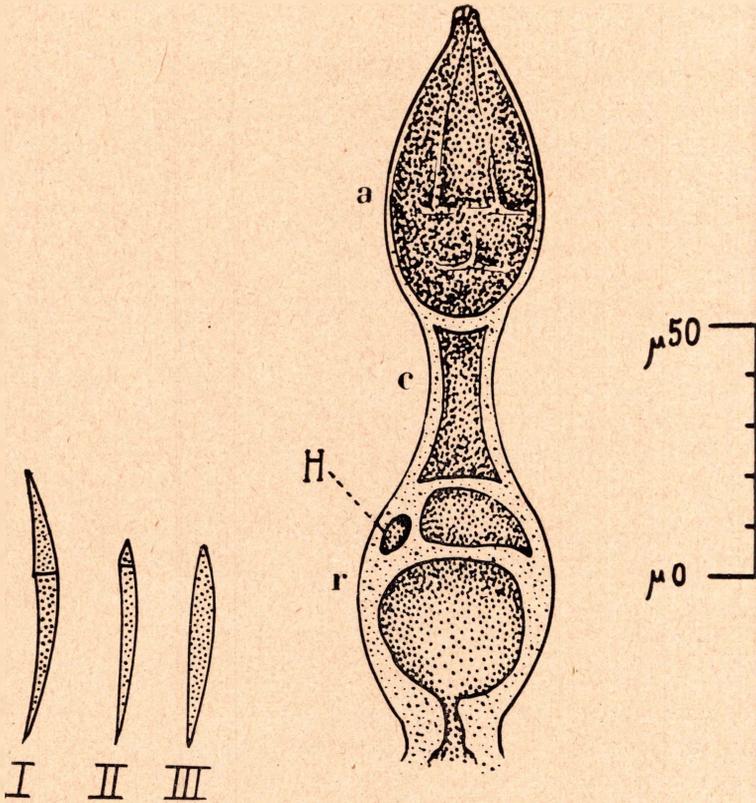


Figura 2

Disegno dell'individuo riprodotto dalla microfotografia a della figura 1. I^o, spora normale di *Arthrorhynchus acrandros*; II^o e III^o, ricostruzione dei due tipi di spore da uno dei quali si è dovuto sviluppare l'individuo in questione. In II la cellula superiore della spora è considerata atrofica; in III tale cellula è considerata del tutto assente.

maschile. Si tratterebbe insomma di un esperimento realizzato in natura con la eliminazione della cellula superiore maschile della spora. Se la polarità sessuale della spora con cellula superiore a prospettiva maschile e cellula inferiore a prospettiva femminile fosse solo di natura fisiologica, ad onta della soppressione della cellula

superiore, essa polarità dovrebbe manifestarsi lo stesso, il che, in realtà, non osserviamo nell'individuo qui descritto.

L'altra ipotesi che, alla base della anomalia in oggetto, vorrebbe una spora originaria bicellulare, sia pure con cellula superiore molto ridotta (figura 2, II) sembrerebbe più possibile, per lo meno in mancanza di altri dati. La posizione laterale, accanto alla cellula sub-basale del ricettacolo, della cellulina H si spiegherebbe facilmente pensando che essa, dapprima terminale, verrebbe poi spostata lateralmente in seguito all'accrescimento del peritecio. Del resto lo stesso accade anche per gli individui omotallici normali nei quali l'appendice anteridifera, morfologicamente apicale, viene poi ad assumere una posizione laterale « appendicolare » in seguito all'incremento del peritecio che, apparentemente apicale nell'individuo adulto, è invece, in realtà, un organo laterale. Lo stesso vale per le appendici sterili di origine apicale negli individui femminili delle *Laboulbeniaceae* eterotalliche. E la cellulina H del nostro caso potrebbe per l'appunto interpretarsi come una di queste appendici estremamente ridotta.

In conclusione, in mancanza di dati, io sarei più incline a pensare che l'individuo in questione si sia sviluppato da una spora bicellulare con atrofia molto spinta della cellula superiore.

Rapporti dell'anomalia con il dioicismo delle *Laboulbeniaceae heterothallicae*

A) GENERALITÀ.

Come è stato accennato in principio, la formazione dell'individuo femminile di *Arthrorhynchus acrandros* per atrofia della cellula superiore della spora ci fa pensare alla genesi del dioicismo delle *Laboulbeniaceae* eterotalliche.

Ma prima di parlare di dioicismo, di maschio e di femmina ed in generale di sessualità delle *Laboulbeniales*, è bene assodare in quali termini vadano intesi, in questo gruppo, i fenomeni sessuali. E' noto che le *Laboulbeniales* costituiscono, secondo la interpretazione più corrente, l'esempio classico di ascomiceti che sviluppano periteci in seguito a fecondazione operata da anterozoidi prodotti in anteridi che ricordano molto da vicino analoghe formazioni delle alghe rosse (1). Tuttavia c'è qualche Autore che ha

(1) Tale peculiarità, molto difficile ad interpretarsi, è di elevato valore filogenetico poichè, per questo carattere, le *Laboulbeniales* sembrerebbero addirittura collegare tutti gli ascomiceti a certe alghe rosse.

fortemente messo in dubbio, per non dire ha negato, l'esistenza di una vera sessualità nelle Labulbeniali. Tra questi mi limito a ricordare MARTENS (1946) il quale vorrebbe identificare gli anterozoidi con conidi. Ma, a parte il fatto che sarebbe strana la formazione di conidi in organi particolarmente simili agli anteridi di certe alghe rosse, già il THAXTER faceva rilevare che in natura mai si osservano giovani Labulbeniali sviluppantesi da simili "conidi.". Il MARIENS fa inoltre rilevare che non è stata osservata fecondazione. Ciò è vero ma è pur vero d'altra parte che uniche ricerche al riguardo sono quelle di FAULL il quale studiò specie del genere *Laboulbenia* sfornite di anteridi, cioè specie che si comportano molto diversamente da tutte le altre Labulbeniali.

Pertanto questa deficienza di ricerche non può di certo costituire un elemento negativo nella interpretazione della funzionalità degli anteridi. Continuando nella sua contestazione il MARIENS aggiunge che la « formation régulière d'individus ♂ et ♀ au point de vue des gamétanges différenciés ne permet pas d'exclure une origine parthénogamique ou apogamique des ascospores ». Sebbene questa affermazione sia senza dubbio lecita, bisogna sempre considerare che partenogenesi ed apogamia rappresentano delle aberrazioni, anche se si riscontrano con una certa frequenza nei diversi gruppi vegetali. Ora, in mancanza di dati veramente concreti, non vedo perchè si debba ritenere molto probabile un simile fenomeno che, ripeto, costituisce sempre una deviazione dalla norma. Tutt'al più una tale ipotesi potrà essere discussa alla pari con l'altra ipotesi che fa capo ad una normale sessualità e che pur deve essere presa in considerazione. Si pensi, ad esempio, al fatto che nell'asco delle Labulbeniacee eterotalliche si formano regolarmente due spore maschili e due femminili; fenomeno, questo, che trova il suo corrispondente in altri gruppi vegetali nei quali è ampiamente dimostrata una normale sessualità.

Così stando le cose, io penso che, allo stato attuale, sia preferibile rimanere aderenti alla interpretazione corrente che vede negli anteridi dei labulbeniomyceti dei veri organi maschili funzionali e pertanto, nella esposizione seguente, continuerò a parlare di sesso maschile e di sesso femminile.

Comunque sia, ritornando al caso qui in oggetto, la atrofia della cellula superiore della spora ricorda molto da vicino la inibizione che questa stessa cellula subisce nelle spore femminili delle Labulbeniacee eterotalliche. Solo che, mentre in queste ultime l'a-

trofia è senza dubbio attribuibile ad una certa costituzione genetica della spora femminile nei confronti di quella maschile, nel nostro caso non è possibile dire se la anomalia riposi su di una base genetica o se si tratti semplicemente di una distrofia fisio-morfologica. Ma, anche prescindendo dalle sue cause e dal suo meccanismo di attuazione, bisogna sempre ammettere che questo fenomeno abbia dei rapporti con il dioicismo delle Labulbeniacee eterotalliche. Per discutere di ciò occorre innanzi tutto stabilire se veramente nelle spore delle Labulbeniacee omotalliche la cellula superiore è maschile e quella inferiore è femminile; il che si può dedurre solo dai rapporti ontogenetici che intercorrono tra parti delle spore e parti dello individuo adulto.

B) RAPPORTI ONTOGENETICI TRA LE PARTI DI UNA SPORA E LE PARTI DI UN INDIVIDUO ADULTO NELLE LABULBENIACEE OMO- ED ETERTALICHE

Per tutte le Labulbeniacee omotalliche morfologicamente molto vicine a *Stigmatomyces Baeri* (la cui ontogenesi fu accuratamente studiata da THAXTER) si può asserire che effettivamente dalla cellula superiore della spora si sviluppa l'appendice anteridifera mentre da quella inferiore si origina il peritecio. In altri termini la cellula superiore della spora ha prospettiva maschile mentre quella inferiore ha prospettiva femminile. Ma è proprio vero ciò per tutte le Labulbeniacee omotalliche? Un accurato esame morfologico di questo gruppo di Labulbeniali mi ha fatto rilevare che una tale condizione sussiste realmente per i generi sotto elencati:

<i>Acallomyces</i>	<i>Idiomyces</i>
<i>Acompsomyces</i>	<i>Iliomyces</i>
<i>Acroginomyces</i>	<i>Il theomyces</i>
<i>Apatelomyces</i>	<i>Laboulbenia</i>
<i>Arthrorhynchus</i>	<i>Meionomyces</i>
<i>Autophagomyces</i>	<i>Microsomyces</i>
<i>Chaetrarthriomyces</i>	<i>Phaulomyces</i>
<i>Coretromyces</i>	<i>Pselaphidomyces</i>
<i>Dermapteromyces</i>	<i>Rhizomyces</i>
<i>Diclonomyces</i>	<i>Skelophoromyces</i>
<i>Distolomyces</i>	<i>Stemmatomyces</i>
<i>Gloeandromyces</i>	<i>Sticomycetes</i>
<i>Hesperomyces</i>	<i>Stigmatomyces</i>
<i>Kruphainomyces</i>	<i>Sinandromyces</i>

A parte vanno considerati alcuni generi (*Adelomyces*, *Cochliomyces*, *Euphoriomyces*, *Smeringomyces*) dei quali, allo stato attuale, pur essendo essi inclusi nelle Labulbeniacee omoalliche, non si conoscono gli anteridi o per lo meno non si è sicuri se certe loro strutture debbano essere interpretate come tali. Per altri generi non è difficile il riportarli al tipo normale (1). Così ad esempio è di *Mysgomyces* in cui il ricettacolo è pluricellulare per divisioni longitudinali e trasversali in modo che i rapporti originari delle parti maschili e femminili vengono alterati. Del resto questo genere è molto vicino alla *Laboulbenia partita* (*Eumisgomyces Dohrnii* SPERGAZZINI) che, pur essendo indubbiamente di tipo normale, subisce analoghe complicazioni. Considerazioni simili possono farsi a proposito di *Amphimycetes*. Anche il raro genere monotipico *Moschomyces* è di tipo normale se è vero, come sembra molto probabile, che esso è rappresentato da individui composti, costituiti cioè dall'associazione di più individui a causa del fatto che le spore si appiccicano sull'insetto ospite sempre riunite in gruppetti.

Un po' più difficile a risolversi è la struttura di *Simplectromyces*, *Teratomyces* e *Diplomyces* nei quali l'esistenza di numerose appendici maschili o sterili impedisce di vedere il vero punto di origine dei periteci che affiorano tra di esse.

Le complicazioni che si osservano in *Cucuiomyces* non sono tali da escludere la possibilità di riportare questo genere al tipo normale. Può essere benissimo, infatti, che le appendici anteridifere secondarie si originino da qualche cellula situata alla base dell'appendice anteridifera principale e che poi una tale origine sia mascherata da fenomeni secondari di saldatura, come osservasi in altre Labulbeniacee di tipo normale. Lo stesso si dica di *Rhacomycetes* in cui i primi stadi di sviluppo (i soli noti) non sono sufficienti a farci ritenere senz'altro vera la supposizione di THAXIER, cioè che trattasi di un accrescimento simpodiale. All'opposto potremmo essere in presenza di accrescimento parallelo complicato da saldature ed isolamenti di cellule realizzatisi solo in un secondo momento. Per generi come *Carpophoromyces*, *Chaetomyces*, *Coreomyces*, *Dipodomycetes*, *Schizomeromyces* e *Trochoideomyces* riesce più difficile il ricondurli al tipo normale. Tuttavia tale possibilità non deve essere esclusa a priori perché, ad esempio, anche l'esistenza di cellule in-

(1) Per tipo normale intendo quello nel quale parte maschile e parte femminile si originano rispettivamente dalla cellula superiore e da quella inferiore della spora. E ciò sia nel caso che appendice maschile e femminile si sviluppino da una stessa spora (genesi degli individui omoallici) sia nel caso che esse prendano origine da spore differenti (genesi degli individui eteroallici).

tercalari portanti appendici maschili (*Caetomyces*, *Coreomyces*) potrebbe trovare la sua causa in certi complicati fenomeni morfogenetici che si verificano durante lo sviluppo. Inoltre in *Coreomyces* si ha lo sviluppo intercalare e, potremmo dire, endogeno del peritecio; fatto questo che, in assenza di dati sullo sviluppo, complica non poco ogni tentativo di interpretare i rapporti tra parti della spora e parti del fungo completamente sviluppato ma che, in vero, non consente di negare nel modo più assoluto che il tipo normale non si verifichi.

Per altri generi, infine, è impossibile il riportarli al tipo normale. In *Hydrophylomycetes* ciò si verifica per una sola specie (*H. coelostomalis*) potendosi ritenere tutte le altre di tipo normale purchè il ricettacolo si consideri pluricellulare per ripetute divisioni, il che è molto lecito. Qualcosa di analogo accade per *Compsomyces* e *Histeridomyces* nei quali alcune specie sono di tipo normale - o a tal tipo sono facilmente riferibili - mentre altre sembrano realmente non corrispondere ad esso. Tale corrispondenza non si verifica per nessuna delle specie di *Clonophoromyces* e *Scaphidiomyces*.

In conclusione, dalla comparazione sopra esposta, succin'a ma accurata, di tutte le specie delle *Laboulbeniaceae homothallicae* risulta che in buona parte di esse l'appendice maschile dell'individuo adulto si origina dalla cellula superiore della spora mentre il peritecio si origina dalla cellula inferiore (v. fig. 3). Per pochi altri generi questi rapporti tra le due cellule della spora e le parti dell'individuo adulto, pur non essendo ben evidenti, sono intuibili con maggiore o minore difficoltà. Ciò in conseguenza del fatto che, per questi ultimi, noi non conosciamo tutti gli stadi di sviluppo e solo di alcuni si è osservato qualche individuo o troppo giovane o troppo prossimo a quello adulto. Ora è proprio nelle forme più complicate, delle quali non si conosce lo sviluppo, che il tipo normale si riesce ad applicare con maggiore difficoltà. Non è improbabile che un accurato studio di tutti gli stadi di sviluppo di queste forme più complesse porterebbe a riconoscere che in tutte, o quasi, veramente la parte superiore della spora dà origine alla parte maschile mentre quella inferiore originerebbe le parti femminili. Infatti sarebbe strano che il tipo normale non fosse applicabile soltanto alle forme più complesse cioè a quelle che, sconosciute nella loro ontogenesi, più difficilmente si lasciano interpretare ontogeneticamente. Tanto più che in certi generi nei quali si hanno specie più semplici e specie morfologicamente più complesse, nelle prime è facilmente riconoscibile il tipo normale mentre non si può dire altrettanto per le seconde; il che è ben diverso dal dire che esso non è applicabile

a queste ultime. Solo pochissimi generi che addirittura potremmo ridurre a due (*Clonophoromyces* e *Scaphidiomycetes*) sembrano realmente allontanarsi dal tipo normale. In tal modo questo tipo normale troverebbe applicazione quasi universale nelle *Laboulbeniaceae homothallicae*.

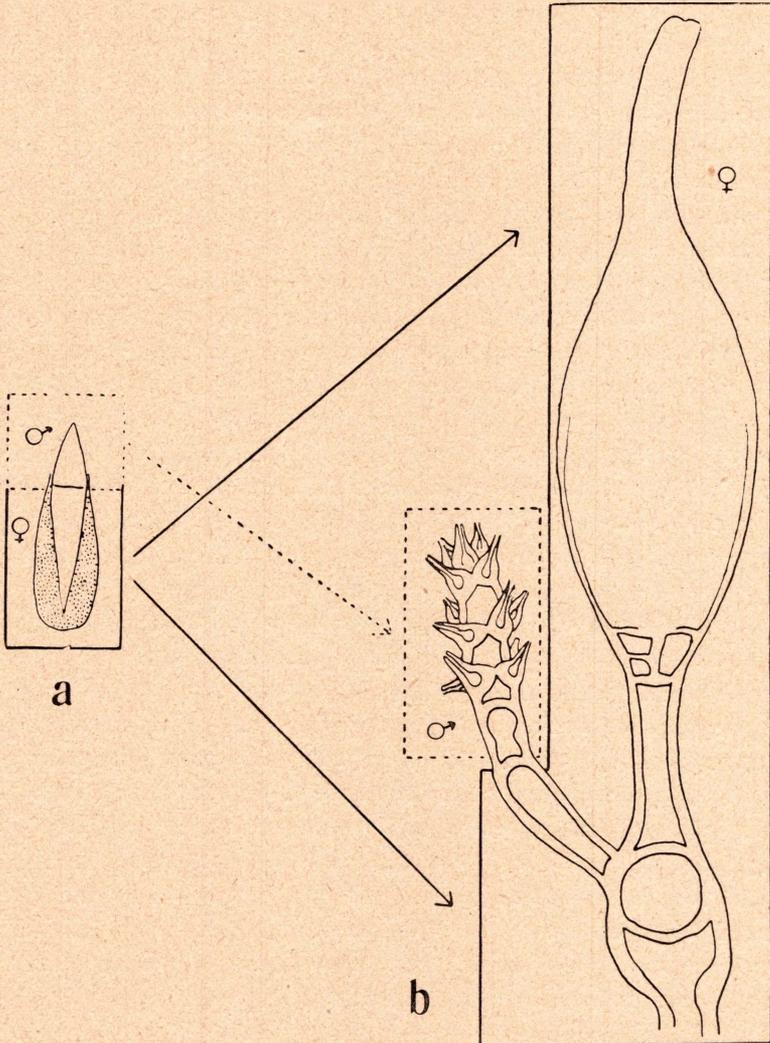


Figura 3

Schema dei rapporti ontogenetici che sussistono tra le due cellule della spora (a) di buona parte delle Laboulbeniacee omotalliche e le parti maschili e femminili dell'individuo che da esse si sviluppa (b). Notare la prospettiva maschile della cellula superiore della spora (delimitazione con linee tratteggiate) e la prospettiva femminile della cellula inferiore (delimitazione con linee intere).

Se poi consideriamo quanto si verifica nelle *Labouweniaceae heterothallicae*, constatiamo che anche in queste gli organi maschili si originano dalla cellula superiore della spora, mentre quelli femminili si sviluppano dalla cellula inferiore. L'unica differenza con le Labulbeniacee oimotalliche consiste nel fatto che, se in una spora la cellula superiore produce anteridi, quella inferiore, segmentandosi pochissime volte, rimane sterile, o viceversa. Ciò è molto evidente per i generi *Triandromyces*, *Dioicomycetes*, *Dicrandromyces*, *Tetrandromyces*, *Aporomyces* ed *Anatomyces* ed ha come conseguenza il dioicismo. Nei generi ora ricordati gli individui femminili sono forniti di una appendice di lunghezza varia, ma sempre ridotta, la quale rappresenta il rudimento dell'appendice anteridifera e deriva dalla evoluzione della cellula superiore della spora. Gli individui maschili, all'opposto, non presentano nessuna appendice sterile perchè quella primaria è anteridifera e dalla cellula subbasale del ricettacolo non si origina neanche un rudimento di organo femminile. In certe specie di *Aporomyces* gli individui femminili presentano le appendici impiantate sul peritecio. Ma è facile dimostrare che anche esse sono riportabili al tipo normale e cioè che l'appendice, ad onta della sua posizione, deriva in realtà dalla cellula superiore della spora mentre il peritecio si origina da quella inferiore. Infatti la ectopia di questa appendice è solo conseguenza di certi fenomeni di dissoluzione delle cellule frapposte. La stessa evidenza si ha pure in *Nanomyces* in cui anche l'individuo maschile presenta un'appendice sterile. Tale fatto si spiega facilmente considerando che sia essa sia l'appendice fertile si originano dalla cellula superiore. Allo stesso modo si potrebbe pensare anche per *Herpomyces* (1) solo ammettendo che il ricettacolo non si divida. Anche *Rhizopodomycetes* può entrare in questo schema e la mancanza di appendice sterile sull'individuo femminile si può interpretare come una riduzione, durante lo sviluppo, della cellula superiore della spora. Pertanto la posizione apicale del peritecio sarebbe solo apparente in questo genere. Tuttavia nulla di preciso può dirsi poichè non si conoscono stadi di sviluppo e la diagnosi di tale genere monotipico è basata sul solo esame di due coppie di individui adulti.

(1) Il THAXTER, considerando ootsporico questo genere, dice che in esso si verificherebbe il curioso fenomeno "della assoluta differenziazione del sesso all'ultima mitosi.". Ora, a meno che non si voglia ammettere una brachimeiosi, che, come fa rilevare il MARTENS e come vedremo meglio in seguito, è oggi da scartarsi, risulta molto più semplice il pensare che la reale separazione dei sessi si abbia dopo una normale meiosi e che il numero delle spore aumenti sol perchè sussiste una ulteriore divisione dei nuclei.

All'opposto realmente apicale è il peritecio in *Amorphomyces* che si distingue da tutte le altre Labulbeniacee per avere la spora unicellulare.

In questo caso il rudimento dell'appendice manca perchè manca la cellula superiore della spora.

In conclusione, anche nelle Labulbeniacee eterotalliche si ha una prova che la parte superiore delle spore sviluppa il sesso maschile mentre da quella inferiore si origina il sesso femminile (v. fig. 4).

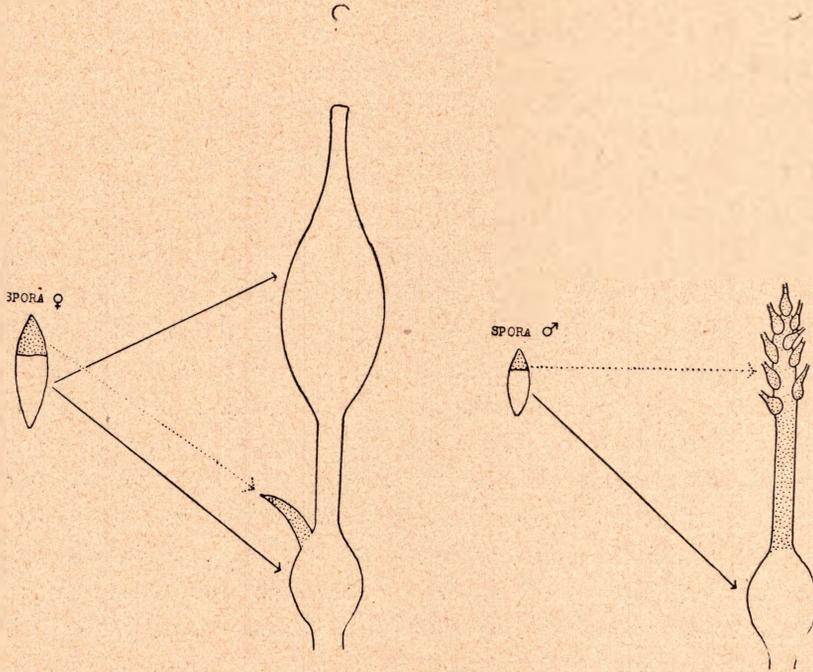


Figura 4

Schema dei rapporti ontogenetici esistenti tra le due cellule delle spore maschili e femminili di quasi tutte le Labulbeniacee eterotalliche e le diverse parti dei corrispondenti individui adulti. Nelle spore, il punteggiato indica la cellula che ha prospettiva maschile.

C) PROSPETTIVA E POLARITÀ SESSUALI NELLE SPORE BICELLULARI

Se si considera che quasi sempre nelle Labulbeniacee omotalliche la cellula superiore delle spore dà origine alla parte maschile e quella inferiore alla parte femminile del fungo e se, inoltre, si pensa che alla base del dioicismo delle Labulbeniacee eterotalliche

sussiste un meccanismo genetico (1), sorge spontanea l'idea che, nelle specie ermafrodite, i nuclei delle due cellule della spora, geneticamente diversi, possano avere diverso valore sessuale e cioè che l'uno sia maschile e l'altro femminile. Insomma, nelle Laboulbeniacee omotalliche, entrambi si troverebbero associati nella medesima spora dando così l'impressione di un omotallismo che in realtà poi non sarebbe tale. Un caso del genere sarebbe tutt'altro che nuovo in micologia essendo stato osservato qualcosa di analogo nel genere *Neurospora* (DODGE, 1927, 1936), in *Pleurage anserina* (AMES; DODGE, 1934), in *Sordaria fimicola* (PAGE), in *Gelasinospora tetrasperma* (DOWDING), in *Podospora minuta* (RIZEI). Soprattutto studiate sono alcune specie del genere *Neurospora* nelle quali, in seguito alle tre divisioni consecutive del nucleo di fusione della cellula madre dell'asco, si formano otto nuclei dei quali quattro hanno valore sessuale opposto agli altri quattro.

Durante la formazione delle ascospore si possono verificare diversi casi: o si formano otto spore uninucleate dalle quali si sviluppano miceli eterotallici uguali a quattro a quattro. Oppure si formano quattro spore binucleate; in tal caso o tutte danno origine ad individui omotallici (perchè ciascuno contiene i due tipi di nuclei) oppure si formano miceli eterotallici uguali a due a due. In quest'ultimo caso si pensa che i nuclei capitati nella medesima spora siano sessualmente uguali. Anche per i Basidiomiceti è stato osservato che nuclei di opposto valore sessuale possono trovarsi ora associati ora disgiunti nelle spore le quali, pertanto, danno origine rispettivamente a miceli omotallici od eterotallici. Così risulta dalle ricerche di SASS sulle Agaricacee e dalle osservazioni di VANDENDRIES, avendo entrambi dimostrato che quando una specie presenta due razze, l'una tetrasporica e l'altra bisporica, la prima è eterotallica mentre la seconda è omotallica. Il che si spiega con la presenza, nelle spore della seconda, di due nuclei geneticamente diversi. Considerazioni analoghe furono fatte da KÜHNER e YEN i quali, avendo notato che in *Mycena rubromarginata* si formano spore a prospettiva omo - ed eterotallica, spiegano questo fatto con l'esi-

(1) Molti fatti esposti qua e là nel corso di questo lavoro confermano ciò. Anche BENYAMIN e SHANOR, in seguito ad un accuratissimo studio sull'ontogenesi di *Laboulbenia formicarum* (dioica), giungono alla conclusione che la dioicia di questa specie ripeta un'origine genetica.

stenza di due tipi di nuclei che ora capitano insieme ora sono disgiunti. Anche per un altro genere di basidiomiceti (*Calocera*, omotallico con basidio a due spore binucleate) si è pensato che causa della omotalia sia la presenza in ciascuna spora di due nuclei l'uno + e l'altro —. Ricorderò infine che ancora altri basidiomiceti (*Coprinus ephemerus*, *Agrocybe semiorbicularis*, *Conocybe pubescens*, etc.) presentano forme eterotalliche con basidi portatori di due spore binucleate e forme eterotalliche con basidi a quattro spore uninucleate.

A parte le cause della omo - ed eterotalia, riposanti su di una diversa segregazione nucleare nelle spore, dai fatti precedentemente esposti risulta che alla base della sessualità dei funghi sussistono dei meccanismi genetici talora molto complessi. Di ciò è prova soprattutto il fatto che i nuclei dei due sessi son sempre in egual numero in ciascun asco o basidio.

Fatti del genere sono stati dimostrati anche nelle alghe: per esempio in *Dictyota dichotoma* SHREIBER provò che dalle quattro spore, morfologicamente uguali, di un tetrasporangio si sviluppano due individui maschili e due femminili. Ma tra le alghe mi piace ricordare il caso di una rodoficea (1): *il Caulacantus ustulatus* che, secondo quanto riferisce J. FELDMANN, in ogni tetrasporangio presenta quattro spore delle quali due più grandi e due più piccole; quindi molto probabilmente due maschili e due femminili, data la eterosporia maschile e femminile osservata per le spore di molte specie dioiche (ERNST-SCHWARZENBACH), comprese le Labulbeniacee. Anzi, a proposito della eterosporia delle Labulbeniacee dioiche con spore maschili più piccole di quelle femminili (THAXTER, BENYAMIN e SHANOR), faccio notare che nelle spore bicellulari delle Labulbeniacee omotalliche la cellula superiore a prospettiva maschile è più piccola di quella basale a prospettiva femminile (2). Ciò, unito ad altri fatti, potrebbe venire in appoggio alla tesi che, nelle Lab. omotalliche, considera sessualmente diversi i due nuclei della medesima spora.

Ad ogni modo, senza ulteriormente addentrarmi nel meccanismo - molto discusso - della segregazione dei sessi nelle spore di un asco, mi limiterò a ricordare che è stato tentato di applicare ad esso la teoria dei realizzatori sessuali del CORRENS.

(1) Si veda la nota di pagina 68.

(2) In pochi casi, come in *Zodiomyces* e *Compsomyces*, si verifica l'opposto.

Le considerazioni sopra esposte farebbero dunque pensare che l'ipotesi della coesistenza di due nuclei geneticamente differenti (l'uno maschile l'altro femminile) nelle spore bicellulari delle *Labulbeniaceae homothallicae* possa realmente corrispondere alla realtà. Tuttavia vi sono dei fatti che sembrano contraddirla: l'esistenza di alcune specie di Lab. omotali., sia pure pochissime, nelle quali l'appendice anteridifera si sviluppa, unitamente al peritecio, dalla cellula basale della spora (1); la constatazione che in alcuni Ascomiceti un singolo nucleo può essere bisessuale, essendosi dimostrato che in colture monoascosporiche una sola spora uninucleata può dare origine a miceli che producono periteci fertili.

Tali fatti, anche se non sono sufficienti a farci escludere senz'altro la ipotesi in questione, tuttavia consigliano di accoglierla con prudenza. Tanto più che possiamo dire praticamente mancanti dati citologici sulle *Laboulbeniales*. Infatti per poter discutere di queste cose bisognerebbe disporre di conoscenze citologiche molto più precise di quelle che in realtà abbiamo. Le uniche ricerche di questo

(1) Avevo già ampiamente sviluppata l'ipotesi in questione quando, leggendo uno dei lavori di DODGE (DODGE, 1927), ho constatato che a questo Autore, sia pure molto superficialmente, si affaccia la medesima idea. Anzi il Dodge non trova contraddizione all'ipotesi esposta neanche nel fatto che in certe specie di Labulbeniacee omotalliche l'appendice anteridifera si sviluppa, insieme al peritecio, dalla cellula basale della spora. Egli infatti pensa che, in questi casi, nella cellula basale della spora sia contenuto, oltre al normale nucleo femminile, anche un nucleo maschile. A me pare invece che in simili casi, sulla base di ricerche più recenti e che appena cominciavano a delinearsi quando DODGE scriveva, la prospettiva ermafrodita della cellula basale delle spore di tali Labulbeniacee possa anche interpretarsi senza ricorrere ad ipotetici e complicati meccanismi di segregazione nucleare. Per esempio si potrebbe anche pensare che, pure qui come in altri casi, i realizzatori sessuali siano localizzati, oltre che negli eterocromosomi, anche negli autosomi in modo che A contenga realizzatori sessuali maschili (M), X realizzatori sessuali femminili (F) e Y sia vuoto o contenga realizzatori sessuali femminili deboli (f). In altri termini sussisterebbe la seguente situazione:

Nucleo della cellula superiore della spora AY = Mf (o M solo) = ♂
 Nucleo della cellula inferiore della spora AX = MF = ♀ (o ♀)

La possibilità della cellula inferiore della spora di evolversi in senso femminile od ermafrodita dipenderebbe dai diversi valori relativi di F e di M cioè dal rapporto F: M. Ciò potrebbe trovar conferma nella constatazione che normalmente in nessuna specie di labulbeniacea omotallica si osserva sviluppo di organi femminili dalla cellula superiore della spora e che giammai dalla cellula inferiore della spora si originano soltanto organi maschili. Comunque questa ipotesi non sarebbe altro che la estensione al nostro caso di quanto si verificherebbe nelle Briofite ed in alcune piante superiori (per esempio *Rumex*).

tipo sulle Labulbeniacee sono quelle, oramai molto antiche, del FAULL, invero abbastanza incomplete perchè prive di diversi stadi e per giunta limitate a specie delle quali non si conoscono gli organi maschili. Ora, se noi consideriamo che, in micologia, persino per certi casi bene studiati citologicamente sussistono divergenze d'interpretazione tra i diversi A. A. i quali, sia pure con varia fedeltà, hanno seguito le scuole capeggiate da CLAUSSEN, DANGEARD, GWYNNE-VAUGAN e HARPER, ci rendiamo conto di quanto sia arduo discutere di fenomeni sessuali in un gruppo come quello delle *Laboulbeniales* le quali sono pochissimo studiate citologicamente. La causa di ciò è da ricercarsi nella difficoltà di procurarsi in natura materiale abbondante trattandosi di funghi che, almeno sin'ora, non si son lasciati coltivare. Tuttavia pare che la formazione delle spore segua l'andamento ben noto per altri ascomiceti vale a dire che nell'asco molto giovane si ha dapprima unione di due nuclei con formazione di un solo nucleo il quale, dividendosi, origina i nuclei delle spore. Gli otto nuclei che di solito, negli aschi maturi dei labulbeniomiceti, noi troviamo raggruppati in quattro spore bicellulari lascierebbero pensare che essi derivino dalle consuete tre divisioni del nucleo di fusione esistente nel giovane asco. Ma dalle ricerche di FAULL risulterebbe che, per lo meno per le poche specie da lui studiate, tali divisioni sono più di tre. Infatti, degli otto nuclei derivanti dalla terza divisione quattro degenererebbero mentre gli altri quattro funzionali si dividerebbero ancora nel corso o subito dopo la formazione delle spore originando, in tal modo, altrettante spore bicellulari. La minuta conoscenza delle modalità mediante le quali si attua questa ultima divisione che porta alla formazione di spore bicellulari ha una grande importanza. Se infatti essa si attua dentro spore già isolate allo stadio uninucleato di guisa tale che sia impossibile l'avvicinamento di due nuclei provenienti dalla divisione di nuclei differenti, la tesi in questione verrebbe a cadere a meno che non si voglia ammettere una brachimeiosi (1). Ma se la tesi

(1) Per chiarimenti su questa particolare meiosi si veda la nota a pag. 80 Naturalmente per le Labulbeniacee si dovrebbe pensare ad una brachimeiosi con la seconda riduzione realizzata alla terza divisione, cioè sul tipo di quella che si sarebbe voluta vedere in *Ascobolus magnificus* (GWYNNE-VAUGHAN e WILLIAMSON, 1932), *Humaria rutilans* (FRASER), *Helvella crispa* (CARRUTHERS), *Lachnea stercorea* (FRASER e BROOKS), *Morchella deliciosa* (WAKAYAMA). Infatti sarebbero state osservate anche brachimeiosi con seconda riduzione alla seconda divisione come in *Humaria granulata* (GWYNNE-VAUGHAN e WILLIAMSON, 1930), *Pyronema confluens* (GWYNNE-VAUGHAN e WILLIAMSON, 1931), *Lachnea scutellata* (GWYNNE-VAUGHAN e WILLIAMSON, 1933).

qui esposta corrisponde alla realtà, bisogna ammettere che il meccanismo della separazione dei sessi durante la ascosporogenesi sia il medesimo e per le *Laboulbeniaceae homothallicae* e per quelle *heterothallicae*, la differenza consistendo solo nel diverso modo di associarsi dei nuclei formati all'ultima divisione secondo costanti peculiarità specifiche (1).

Ora, ad onta della lamentata mancanza di dati citologici, è molto verosimile che nelle Labulbeniacee dioiche la separazione dei sessi si attui all'atto della meiosi (a tal proposito ricordo che in tali Labulbeniacee il numero delle spore maschili è sempre uguale al numero delle spore femminili). Ed è molto probabile che trattasi di una normale meiosi poichè sembra oramai dimostrato che così sia per certi ascomiceti, anche se per altri ascomiceti i pareri al riguardo sian discordi (2). Quindi, escludendo l'idea di una brachimeiosi, la tesi in questione troverebbe conferma solo se è possibile l'inclusione nella spora bicellulare di due nuclei che non siano fratelli cioè che non provengano dalla divisione dello stesso nucleo.

Comunque sia, anche se l'ipotesi in discussione secondo la quale nucleo superiore e nucleo inferiore della spora bicellulare delle labulbeniacee omotalliche non corrispondesse alla realtà, in tale spora sussiste sempre la costante prospettiva maschile della cellula superiore e la quasi costante prospettiva femminile della

(1) E che ci sia un certo orientamento prefisso e costante dei nuclei di un giovane asco ce lo conferma la constatazione che normalmente nelle Labulbeniacee eterotalliche le quattro spore sono riunite in due coppie ciascuna delle quali è costituita da una spora maschile e una femminile. Unica eccezione sembrerebbe rappresentata dall'*Herpomyces grenadinus* che presenta pochi maschi e moltissime femmine. Questo fenomeno, cui evidentemente va attribuita la rarità di periteci maturi in questa specie, andrebbe indagato ulteriormente.

(2) Per alcuni A. A., tra i quali mi limito a ricordare il nome di GWYNNE-VAUGHAN, durante l'evoluzione dell'asco si verificherebbe una brachimeiosi consistente in una particolare meiosi attuantesi in tre divisioni (quelle che, a partire dal nucleo di fusione del giovane asco, portano alla formazione di otto spore uninucleate) e caratterizzata da due divisioni riduzionali. Tali A. A. devono necessariamente ricorrere a questa interpretazione poichè ammettono che nel ciclo di sviluppo degli Ascomiceti, ad una prima unione di nuclei all'atto della fecondazione, ne segua un'altra all'atto della formazione della cellula ascogena. Di conseguenza, avendo quest'ultima un nucleo tetraploide, non altrimenti potrebbero spiegare l'aploidia delle spore. Ma esistono molte e fondate obiezioni a questa interpretazione e, come afferma MARTENS, la brachimeiosi, anche se esiste in natura, deve essere qualcosa di molto eccezionale.

cellula inferiore. Questa polarità sessuale della spora, non pertanto meno interessante, andrebbe allora interpretata su basi fisiologiche anzichè genetiche (1).

D) IL DIOICISMO DELLE LABOULBENIACEAE HETEROThALLICAE

Circa l'origine del dioicismo delle Laboulbeniacee eterotalliche come del resto è il caso anche di altri gruppi, non si può dire con sicurezza se esso sia primitivo o derivato. Al THAXTER pare di vedere nelle laboulbeniacee una tendenza verso la separazione dei sessi e, in tal caso, il dioicismo sarebbe da considerarsi derivato. Tuttavia egli dice impossibile ogni affermazione al riguardo sembrandogli contrastare con tale ipotesi diversi fatti tra i quali più importanti sono i seguenti: a) il genere *Amorphomyces* (dioico) ha una struttura molto semplice la quale perciò potrebbe ritenersi primitiva; b) la soppressione di un membro della coppia di spore (quello che dovrebbe essere maschile) che talora si osserva in alcune specie monoiche, dovrebbe ritenersi simultanea alla comparsa di anteridi sull'altro individuo; c) la struttura molto complessa di alcune Laboulbeniacee ermafrodite le quali pertanto debbono ritenersi più recenti. Certo che il pronunciarsi comunque in modo tassativo circa l'origine del dioicismo nel gruppo in questione non è possibile. Però a me pare che vi siano diversi motivi che permettono di ritenere molto probabile la secondarietà del dioicismo. Innanzi tutto, per rispondere alle considerazioni che maggiormente rendevano titubante il THAXTER, dirò che la semplicità di struttura del genere *Amorphomyces* (consistente soprattutto nella completa assenza del rudimento di appendice primaria maschile) è collegata ad un più perfetto dioicismo e come tale, può benissimo considerarsi secondaria.

(1) Si potrebbe pensare a meccanismi fisiologici analoghi a quelli che, intravisti da de BARY sin dal 1881, sono stati poi largamente studiati soprattutto da RAPER e dalla sua scuola. Questo Autore, infatti, ha dato ampia dimostrazione dei mutui rapporti induttivi che sussistono in certi funghi eterotallici tra organi maschili ed organi femminili sin dal loro primo abbozzarsi. Tali rapporti, in base a ricerche recentissime di questo Autore, si possono rilevare anche in certi funghi omutallici. Nel nostro caso, ad esempio, la diversa prospettiva sessuale delle due cellule della spora potrebbe essere conseguenza del fatto che una di tali cellule a differenziamento sessuale molto precoce, anche se non ancora rilevabile morfologicamente, indurrebbe la formazione del sesso opposto nell'altra cellula. Ma non è possibile dilungarsi su di una tale questione perchè, in mancanza di dati concreti, la discussione diverrebbe troppo teorica e le relative conclusioni gratuite.

In questo caso l'esistenza di spore unicellulari potrebbe essere una peculiarità di questo genere nel quale i quattro nuclei formati alla meiosi costituiscono direttamente altrettante spore, senza che in essi si verifichi una ulteriore divisione, come accade invece per tutte le altre Labulbeniacee che hanno aschi forniti di quattro spore bicellulari.

Inoltre, l'esistenza casuale di coppie di spore delle quali l'una è atrofica e l'altra produce un individuo ermafrodito non ci autorizza affatto a dire, come vorrebbe il THAXTER, che in origine la prima sia femminile mentre la seconda sia maschile. Tanto più che questo fatto si osserva come anomalia in specie nelle quali i due membri della coppia di spore danno origine a due individui ermafroditi. Potrebbero esservi tante spiegazioni più lecite di un tal fenomeno, non escluse quelle genetiche come, ad esempio, la presenza di fattori letali in una — quella atrofica, naturalmente — delle due spore che costituiscono la coppia dato che pare indiscutibile la loro diversa costituzione genetica perchè ciascuna deriva da uno dei due nuclei separatisi all'atto della meiosi. Anche la presenza di Labulbeniacee ermafrodite molto complicate strutturalmente, e per questo recenti, non costituisce un serio ostacolo a ritenere secondario il dioicismo. Secondarietà del dioicismo e giovinezza di specie ermafrodite sono due fenomeni che non si escludono a vicenda in tutte le Labulbeniacee (omo- ed eterotalliche) solo che non ci si ostini a volerle disporre in unica serie come elementi di un unico filum. In tal caso soltanto ci si troverà imbarazzati se porre le Lab. omotalliche prima o dopo delle Lab. eterotalliche. A me pare che queste ultime possano benissimo considerarsi distaccatesi dalle prime. E molti fatti ne potrebbero dar conferma. Innanzi tutto ricordo il rinvenimento relativamente frequente, in specie di Lab. omotalliche, di individui maschili per mancato sviluppo del peritecio.

Altro fatto che può essere considerato come preludio al dioicismo è la formazione, in certe specie, a partire da ogni coppia di spore, di due individui entrambi ermafroditi ma dei quali l'uno è più grosso, l'altro più piccolo. Quest'ultimo potrebbe essere considerato quello a tendenza maschile poichè in *Stigmatomyces sarcogagae*, normalmente omotallico, ma presentante talora coppie di individui dei quali l'uno ermafrodito e l'altro maschile, l'individuo maschile è più piccolo di quello ermafrodito. Ciò del resto si osserva normalmente nelle Labulbeniacee eterotalliche nelle quali, per l'appunto, l'individuo maschile è più piccolo di quello femminile.

La *Laboulbenia elongata* ci offre il caso molto raro di individui abnormemente unisessuali non per mancato sviluppo di uno dei due

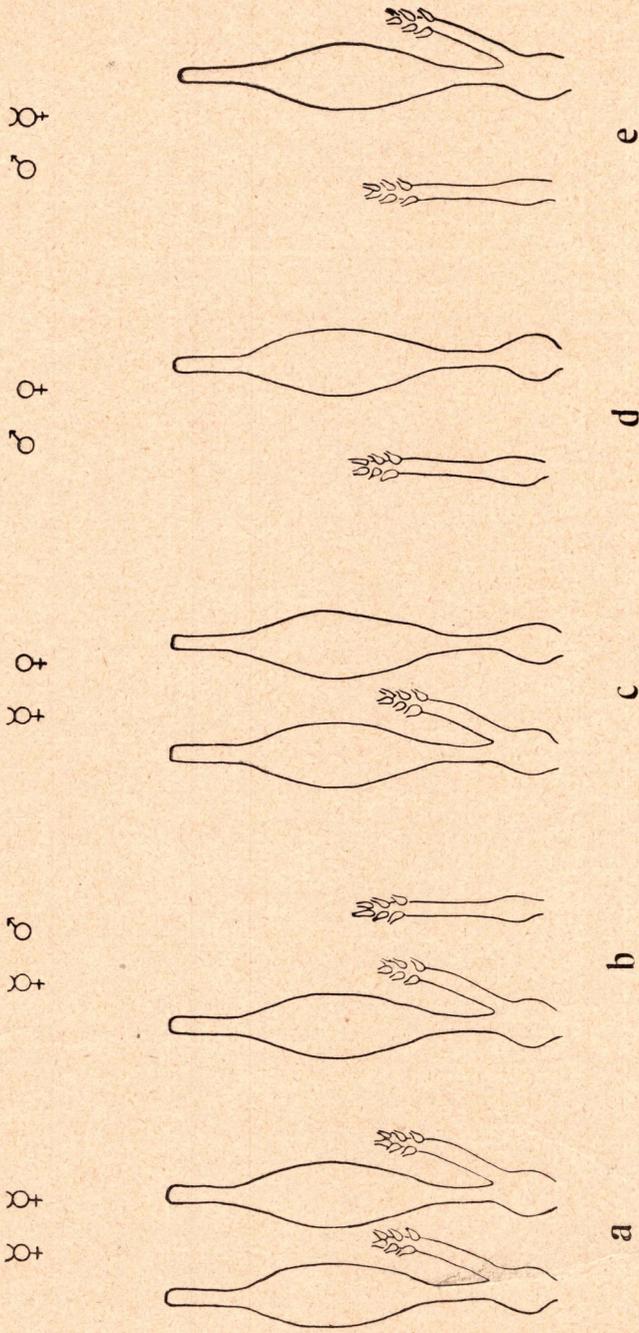


Figura 5
Rappresentazione schematica dei diversi casi, normali e teratologici, della distribuzione dei sessi nelle *Laboulbeniaceae*.
a) Lab. omotalliche (caso normale), b) Lab. omotalliche (caso teratologico), c) Lab. eterotalliche (caso teratologico), d) Lab. eterotalliche (caso normale), e) Lab. eterotalliche (caso teratologico).

sessi, come di solito accade, ma per sostituzione di uno di essi. Infatti in questa specie sono stati osservati individui completamente maschili perchè, oltre alla normale appendice primaria anteridifera, ne presentano un'altra, anch'essa maschile, al posto del peritecio. Questo caso, però, molto probabilmente non ha rapporti con il dioicismo per la interpretazione del quale, invece, hanno molta più importanza i casi teratologici precedentemente citati nei quali l'unisessualità si attua per inibizione e non per sostituzione del sesso assente. Tale ultima condizione è la più prossima a quanto si osserva nelle Labulbeniacee eterotalliche le quali, per l'appunto, sono unisessuali perché uno dei due sessi rimane allo stato rudimentale.

Ad ogni modo, i casi teratologici sopra ricordati (1) e riguardanti la formazione di individui maschili (o, a quanto pare, tendenzialmente tali) in specie di solito omotalliche si possono dire piuttosto frequenti.

Rarissimi (solo il caso da me qui descritto) sono invece i casi inversi nei quali, in una specie ermafrodita, si osserva la formazione di individui femminili per aborto del sesso maschile. In altri termini si può dire che in tutte le Labulbeniacee omotalliche si osserva una certa tendenza all'androdioicia. Questo fatto, che potremmo interpretare come espressione della maggiore facilità che ha il sesso maschile ad inibire il sesso femminile (o ad isolarsi da esso) durante il passaggio dal monoicismo al dioicismo, molto probabilmente ha un significato che tuttavia ci sfugge.

Ricordo ancora che gli esempi ora riferiti possono essere interpretati come altrettanti stadi - certamente non tutti quelli esistiti in natura - i quali rappresentano delle fasi di transizione tra il dioicismo ed il monoicismo. Del medesimo parere sono anche GWYNNE-VAUGHAN e BARNES i quali però, ricollegandosi a quanto aveva già detto THAXTER, aggiungono che non è chiaro quale delle due condizioni sessuali debba essere considerata primitiva rispetto all'altra, potendosi pensare o che l'individuo maschile sia divenuto atrofico dopo che su quello femminile si sia insediato anche il sesso maschile (passaggio dal dioicismo al monoicismo) oppure che in individui ermafroditi si sia attuata la soppressione ora dell'uno ora dell'altro sesso (passaggio dal monoicismo al dioicismo).

In simili casi il pronunziarsi in modo decisivo non è cosa possibile però io mi orienterei più verso quest'ultima interpretazione (vedere in proposito anche CATALANO.)

Comparsa sporadica di individui unisessuali (maschili, rarissimamente femminili) più o meno frequenti a secoli da delle specie,

(1) Se ne potrebbero ricordare anche altri.

atrofia parziale di una delle due spore costituenti la coppia, sviluppo da ogni coppia di spore di due individui entrambi ermafroditi ma di dimensioni differenti, formazione da una coppia di spore di due individui dei quali l'uno più grosso è ermafrodito mentre l'altro più piccolo è maschile, son tutti fenomeni gradualisti che, rari per alcune specie e frequenti per altre, avrebbero come ultima tappa la formazione di una coppia disuguale di spore delle quali quella più grossa dà origine ad un individuo femminile mentre quella più piccola sviluppa l'individuo maschile. In tal modo si arriverebbe al più conclamato dioicismo che si riscontra in tutti quei labulbeniomietici che son riuniti nel gruppo delle *Laboulbeniaceae heterothallicae* (1).

Inoltre, le anomalie sopra ricordate starebbero anche ad indicare una origine piuttosto recente del dioicismo il quale addirittura potrebbe essere ancora in corso di attuazione in qualcuno di quei generi omotallici che presentano specie nelle quali la formazione di individui unisessuali, pur restando nel dominio della teratologia, è tuttavia un fatto frequente.

In favore della tesi che vorrebbe le Lab. eterotalliche derivate dalle omotalliche può aver valore anche l'osservazione che, nell'ambito delle anomalie sessuali, la scomparsa di un sesso in individui che dovrebbero essere ermafroditi è molto più frequente del caso inverso cioè della comparsa del sesso assente in individui che dovrebbero essere unisessuali. Infatti, al riguardo, non mi risulta che il caso di un individuo femminile di *Nanomycetes* (Lab. eterotallica) nel quale l'appendice primaria, solitamente sterile in questo sesso ed omologa dell'appendice anteridifera degli individui maschili, portava un anteridio.

Infine, sempre per avvalorare la tesi in questione, aggiungo che questo è il parere anche di BENIAMIN e SHANOR i quali hanno scoperto il dioicismo di *Laboulbenia formicarum*, unico esempio di specie costantemente eterotallica tra alcune centinaia di altre specie di *Laboulbenia* le quali, all'opposto, son tutte omotalliche. Tali A. A. infatti asseriscono che il caso di questa specie « may represent rather recent establishment of dioicism within this normally monoecious genus » (1949, pag. 475).

L'accurato esame di tutte le Labulbeniacee (omo - ed eterotalliche) non ci rende soltanto favorevoli alla secondarietà del dioicismo

(1) A maggior conferma di quanto sopra, aggiungerò che forse in tutte le *Laboulbeniales* il dioicismo deve essere considerato secondario. Infatti specie dioiche si ritrovano sia tra le *Laboulbeniales* ad anteridi semplici sia tra quelle ad anteridi composti. Ma su quest'ultimo gruppo mi riservo di ritornare in altra occasione.

ma ci fa anche pensare ad un polifiletismo delle Labulbeniacee eterotalliche. In favore di questa ipotesi, che tuttavia non mi risulta essere stata avanzata da altri, parlano diversi fatti altrimenti non spiegabili. In primo luogo ricordo che le Labulbeniacee eterotalliche non si lasciano seriare facilmente essendovi tra di esse dei generi che si distaccano da tutti gli altri. In secondo luogo faccio notare che altri generi di queste Labulbeniacee, pur essendo poco avvicinati tra di loro, sono invece facilmente ricollegabili a questo o quel genere delle Labulbeniacee omutalliche. Così la genesi degli anteridi di *Stigmatomyces* (Lab. omutallica) ricorda la genesi degli anteridi di *Tetrandromyces* (Lab. eterotallica). Così ancora è il caso del genere *Apatomyces* (Lab. eterotallica) il quale, secondo quanto asserì lo stesso THAXTER che per primo lo descrisse, è tanto vicino a certe specie di *Laboulbenia* (Lab. omutallica) da potersi considerare come una *Laboulbenia* in cui alcuni individui hanno perduto il peritecio (individui maschili) mentre altri hanno l'appendice primaria sterile (individui femminili).

Ma ancora più bello è il caso del genere *Herpomyces* (Lab. eterotalliche) che, diverso da tutte le altre Labulbeniacee eterotalliche, si può avvicinare a certe specie di *Dimorphomyces* (Lab. omutallica) solo ammettendo che i rami laterali abbiano prodotto rizoidi. Ed anche se questa non fosse la giusta interpretazione, essa non deve essere molto lontana da quella reale. Comunque è certo più plausibile del volersi ostinare a mettere il genere *Herpomyces* alla fine della serie di tutte le altre Labulbeniacee eterotalliche con le quali esso, pur essendo dioico, non pare abbia rapporti (1).

Conclusioni

Il giovane individuo di *Arthrorhynchus acrandros* (Labulbeniacee monoica in condizioni normali) qui descritto si presenta interessante perchè eccezionalmente solo femminile. Esso è caratterizzato dall'aver come unico organo di riproduzione un peritecio che si impianta apicalmente su di un ricettacolo costituito da tre cellule:

(1) In tal modo si troverebbe anche una risposta, pure se parziale, a quanto il THAXTER si chiedeva a proposito di *Herpomyces* e cioè come mai questo genere, pur essendo molto complesso morfologicamente e quindi presumibilmente recente, parassitasse i blattidi che sono tra i più antichi insetti. Per quanto io non veda perchè si debba escludere nel modo più categorico l'eventualità di una forma recente che parassiti un gruppo abbastanza antico.

la basale, la subbasale ed una terza piccola cellulina. Quest'ultima viene interpretata come il rudimento della cellula superiore atrofica della spora la quale, in condizioni normali, avrebbe dovuto dare origine, con le sue due cellule superiore ed inferiore, rispettivamente all'appendice anteridifera ed al peritecio. L'anomalia in questione, interpretata dunque come conseguenza della inibizione della cellula superiore (a prospettiva maschile) della spora, ricorda molto da vicino gli individui femminili di certe *Labulbeniaceae* dioiche nelle quali, per l'appunto, la cellula superiore della spora, anche qui bicellulare, rimane atrofica. Si pone così il problema dei rapporti che intercorrono tra *Laboulbeniaceae homothallicae* e *Laboulbeniaceae heterothallicae* per la discussione dei quali occorre considerare accuratamente la morfologia e la teratologia sessuale di entrambi questi due gruppi di *Labulbeniaceae*.

Innanzitutto viene stabilita la quasi generale costanza del fatto che nelle *Labulbeniaceae* omoitalliche la cellula superiore della spora dà origine all'appendice anteridifera mentre da quella inferiore si origina il peritecio. In conseguenza di ciò ed in analogia con quanto le ricerche citologiche nonché genetiche su certi altri funghi, ascomiceti in particolare, han messo in evidenza, è prospettata e discussa l'ipotesi che i due nuclei di una spora omoitallica siano sessualmente differenti; dell'unico fatto contraddittorio (formazione in qualche specie di appendici anteridifere anche dalla cellula basale della spora) viene fornita una interpretazione (v. nota a pag. 78) alla luce della quale l'ipotesi in questione non è infirmata. Tuttavia, anche se tale ipotesi, da accogliersi comunque con riserva, dovesse dimostrarsi inconsistente, la polarità sessuale della spora, così come si è rivelata al minuzioso esame esteso qui a tutte le specie di *Labulbeniaceae* omoitalliche, conserva sempre tutto il suo interesse. Solo che essa dovrà allora essere interpretata su base fisiologica anziché genetica. Anche nelle *Labulbeniaceae* eterotalliche si osservano le tracce di questa polarità sessuale poichè, nelle spore femminili, i periteci si formano solo dalla cellula inferiore mentre la cellula superiore rimane sterile; l'opposto si verifica per le spore maschili nelle quali l'appendice anteridifera si forma dalla cellula superiore mentre la cellula inferiore è sterile.

A proposito delle *Labulbeniaceae* eterotalliche, si mette anche in risalto che esse offrono forse il più bell'esempio di determinazione genetica del sesso osservabile direttamente in natura, senza alcun intervento sperimentale, e che può stare alla pari con la « tetradenanalyse », tecnicamente molto complessa. Infatti, in queste *Labulbeniaceae*, ogni asco contiene quattro spore riunite in due coppie

ciascuna delle quali, a sua volta, è costituita da una spora più grande (quella femminile) ed una più piccola (quella maschile).

Da quanto è stato detto precedentemente si deducono gli intimi rapporti genetici che sussistono tra *Lab. homothallicae* e *Lab. heterothallicae*. Volendo poi dare ulteriori precisazioni al riguardo, ci si orienta più verso una secondarietà del dioicismo il quale, pertanto, sarebbe da considerarsi derivato dal monoicismo. Molte osservazioni parlano in favore di tale interpretazione. Mi limito a ricordare i numerosi casi teratologici sessuali già menzionati e da me stralciati da tutta la letteratura sistematica; essi riguardano soprattutto la sterilità della cellula inferiore della spora con conseguente formazione, nelle *Lab.* omotalliche, di individui maschili invece che ermafroditi. Queste anomalie, in talune specie, si manifestano con una certa frequenza, entro determinati limiti, costante per ciascuna di esse quasi alla base del fenomeno vi fosse un meccanismo genetico che, affermandosi sempre più, conduce al dioicismo. Ma i casi teratologici ricordati denotano una tendenza alla androdioicia mentre l'individuo da me qui descritto, rappresentando il caso parallelo ed opposto, del resto prevedibile anche a priori, completa il quadro di quelle anomalie - soppressione di uno dei sessi - che fanno ritenere il dioicismo derivato dal monoicismo per aborto di uno dei sessi. Si noti inoltre la rarità (un solo caso) di anomalie opposte alle precedenti, cioè di distrofie che, nelle *Labulbeniaceae* eterotalliche, portano alla formazione di individui abnormemente ermafroditi invece che unisessuali.

In conclusione, dopo aver riassunta ed accuratamente discussa la condizione sessuale delle *Labulbeniaceae* omo - ed eterotalliche sin'ora, a torto, quasi completamente non considerate sotto questo riguardo, risulta chiaro che l'un gruppo debba considerarsi derivato dall'altro. E, sussistendo solo dubbi circa l'orientamento di questa derivazione, parrebbe di dover ritenere il dioicismo secondario piuttosto che primario. Anzi, dalla documentazione riportata nel corso di questo lavoro, sembrerebbe che tutto il gruppo delle *Laboulbeniaceae heterothallicae* debba esser considerato polifiletico data la impossibilità di seriare tutte le sue specie e data, invece, la affinità discontinua di ciascuna di esse con questo o quel genere delle *Laboulbeniaceae homothallicae*.

Riassunto

In questa nota viene descritto un individuo di *Arthrorhynchus acrandros* (Labulbeniaceae omothallica) eccezionalmente unisessuale (femminile). Partendo da tale caso teratologico di tipo sin'ora non descritto nonchè da altre aberrazioni sessuali già note per questi funghi, viene discussa l'origine del dioicismo delle *Laboulbeniaceae heterothallicae*. Se ne conclude che questo dioicismo, molto probabilmente, deve essere considerato secondario e cioè che le Labulbeniacee eterotalliche siano derivate dalle Labulbeniacee omothalliche. Inoltre, è molto verosimile che le Labulbeniacee eterotalliche, sin'ora raggruppate e tenute distinte sistematicamente sol perchè dioiche, costituiscano in realtà un gruppo artificiale polifiletico. Infatti le singole specie ad esse appartenenti, talora molto lontane tra di loro, si possono invece facilmente collegare ora a questa ora a quella specie omothallica.

L'A. coglie l'occasione per stralciare dalla letteratura quasi esclusivamente sistematica la condizione sessuale, a torto trascurata, di questo piccolo gruppo di funghi mettendone in evidenza gli aspetti più interessanti come, ad esempio, la polarità sessuale delle spore bicellulari.

Summary

An exceptionally unisexual (female) individual of *Arthrorhynchus acrandros* (*Laboulbeniaceae homotallicae*) is described. After a description of this hitherto unknown theratological case and of other sexual aberrations already known in these Fungi, the origin of dioicism in the *Laboulbeniaceae heterothallicae* is discussed. It is concluded that dioicism is very probably secondary, that is *Lab. heter.* are derived from *Lab. homoth.*. It is also very probable that the *Lab. heter.*, until grouped and kept distinct only because they are dioicious, constitute an artificial polyphiletic groupement. In fact, the different species belonging to this group - often very far from each other - can easily be approached to one or other omothallic species.

In this occasion the literature concerning the sexual conditions of this small group of Fungi is reviewed.

Bibliografia

- AMES, L. - An hermaphrodite self-sterile but cross-fertile condition in *Pleurae anserina*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1932, 59, 341.
- BENYAMIN, R. K. and L. SHANOR. - Discovery of dioecism in *Laboulbenia formicarum*. *Science*, 1950, III, 33.
- BENYAMIN, R. K. and L. SHANOR. - The development of male and female individuals in the dioecious species *Laboulbenia formicarum* Thaxter. *Amer. Jour. Bot.*, 1950, 37, 471.
- BENYAMIN, R. K. and SHANOR L. - Sex of host specificity of certain species of *Laboulbenia* on *Bembidion pictipes*. *Amer. Jour. Bot.*, 1952, 39, 125.
- CARRUTHERS, D. - Contributions to the cytology of *Helvella crispa*. *Ann. of Bot.*, 1911, 25, 243.
- CATALANO, G. Ricordi di filosofia agraria. Parte terza, cap. 10. *Delpinoa* (N. S. *Bull. Ort. Bot. Univer. Napoli*), 1952, V, 174.
- DE BARY, A. *Beit. z. Morph. und Physiol. der Pilze*, 4, Leipzig, 1881.
- DODGE, B. O. - Nuclear phenomena associated with heterothallism in the ascomycete *Neurospora*. *J. Agr. Res.*, 1927, 35, 289.
- DODGE, B. O. - Hermaphroditism involving self-sterility and cross-fertility in *Pleurae anserina*. *Mycologia*, 1934, 26, 392.
- DODGE, B. O. - Facultative and obligate heterothallism in Ascomycetes. *Mycologia*, 1936, 28, 399.
- DOWDING, E. S. - *Gelasinospora*, a new genus of Pyrenomycetes, with pitted spores. *Canad. Jour. of Res.*, 1933, 9, 294.
- ERNST-SCHWARZENBACH, M. - Zur Kenntnis des sexuellen Dimorphismus der Laubmoose. *Archiv der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungs- und Sozialantropologie und Rassenhygiene Zürich*, 1939, XIV, 361.
- FAULL, J. H. - A preliminary note on ascus and sporeformation in the Laboulbeniales. *Science*, 1906, XXIII, 134 e 152.
- FAULL, J. H. - The cytology of Laboulbeniales. *Amer. Jour. Bot.*, 1911, 25, 649.
- FAULL, J. H. - The cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. gyrinidarum*. *Ann. of Bot.*, 1912, 26, 325.
- FAULL, J. H. - The cytology of *Laboulbenia chaetophora*. *Amer. Jour. Bot.*, 1912, 25.
- FELDMAN, J. - Sur le développement des tétraspoires du *Caulacantus ustulatus* (Mertens) Kützing (Rodophyceae). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 1938, 29, 298.

- FRASER, H. C. J. - Contributions to the cytology of *Humaria rutilans*, *Ann. Bot.*, 1908, 22, 35.
- FRASER, H. C. J. and BROOKS, W. E. - Further studies on the cytology of the ascus. *Ann. of Bot.*, 1909, 23, 537.
- GAUMANN, E. Les voies de l'Evolution chez les Champignons. Contribution à une discussion. Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, Evolution et Phylogénie chez les végétaux, Paris, Mai 1952, 47.
- GAUMANN, E. and DODGE, C. W. - Comparative morphology of the fungi. Mc. Graw-Hill, New York and London, 1928.
- GWYNNE-VAUGHAN, H. C. J. and BARNES, B. - The structure and development of the fungi, II ed., Cambridge University press, 1948.
- GWYNNE-VAUGHAN, H. C. J. and WILLIAMSON, H. S. - Contributions to the study of *Humaria granulata*. *Ann. of Bot.*, 1930, 44, 127.
- GWYNNE-VAUGHAN, H. C. J. and WILLIAMSON, H. S. - Contributions to the study of *Pyronema confluens*. *Ann. of Bot.*, 1931, 45, 355.
- GWYNNE-VAUGHAN, H. C. J. and WILLIAMSON, H. S. - The cytology and development of *Ascobolus magnificus*. *Ann. of Bot.*, 1932, 46, 653.
- GWYNNE-VAUGHAN, H. C. J. and WILLIAMSON, H. S. - The asci of *Lachnea scutellata*. *Ann. of Bot.*, 1933, 47, 375.
- HARTMANN, - Die Sexualität. Fischer, Jena, 1943.
- HEIM, R. Les voies de l'Evolution chez les Champignons. Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, Evolution et Phylogénie chez les végétaux, Paris, Mai 1952, 47.
- KNIEP, H. - Die Sexualität der niederen Pflanzen-Fischer, Jena, 1928.
- KÜKNER, R. et YEN, H. C. - *Mycena rubromarginata*. Caractère distinctif de l'espèce; production de spores unisexuées et bisexuées par un même carpophore. *Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord. Travaux Botaniques dédiés à R. Maire*, Algeri, 1949, 193.
- MARTENS, P. - Cycle de développement et sexualité des Ascomycètes. *La cellule*, 1946, L, 123.
- MEROLA, A. - Interessante ritrovamento di labulbeniologia cavernicola: *Arthrorhynchus acrandros* n. sp. (con considerazioni sul genere *Arthrorhynchus*). *Studi speleologici e faunistici sulla Italia meridionale. N. 16. Supplemento al Boll. Soc. Nat. in Napoli*, 1951, LX, I.
- PADOA, E. - Storia naturale del sesso. Torino, Einaudi, 1948.
- PAGE, W. - Contribution to the life-history of *Sordaria fimicola*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1933, 17, 296.
- RAPER, J. R. Chemical regulation of sexual processes in fungi. In Skoog: « Plant Growth substances », Univ. Wisconsin Press, 1951, 301.
- RAPER, J. R. Chemical regulation of Sexual processes in the Thallophytes. *Bot. Rev.* 1952, 18, 447.

- RIZET, G. - Sur les diverses formes de la distribution des sexes chez *Podospora minuta*.
C. Ren. Soc. Biol., 1940, 133, 31.
- SASS, E. - The cytological basis for homotallism and heterotallism in the Agaricaceae.
Amer. Jour. Bot., 1929, 16, 663.
- SCHREIBER, E. - Ueber Kultur und Geschlechtsbestimmung von *Dictyota dichotoma*.
Planta, 1935, 24, 266.
- THAXTER, R. - I Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. *Mem.*
Amer. Ac. Arts and Sc., 1896, XII, 197.
- THAXTER, R. - II. Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. *Mem.*
Amer. Ac. Arts and Sc., 1908, XIII, 217.
- THAXTER, R. - III. Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. *Mem.*
Amer. Acad. Arts and Sc., 1924, XIV, 315.
- THAXTER, R. - IV. Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. *Mem.*
Amer. Acad. Arts and Sc., 1926, XV, 431.
- THAXTER, R. - V. Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. *Mem.*
Amer. Acad. Arts and Sc., 1931, XVI, 5.
- VANDENDRIES, R. - Sur la sexualité des basidiomycetes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1936,
203, 1284.
- WAKAYAMA, K. - Contributions to the cytology of the fungi, II, *Morchella*. *Cytologia*,
1930, 2, 26.