



Parc national  
de la Guadeloupe



# Première description des communautés d'hyphomycètes aquatiques de la Guadeloupe

Jabiol Jérémy<sup>1</sup> • Labeille Marion<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*HYFE Hydrobiologie et Fonctionnement des Ecosystèmes, Elven, France. E-mail : hyfe@ecomail.fr*

<sup>2</sup>*Sentinelle Lab, Bouillante, France (Guadeloupe)*

Septembre 2022



## INTRODUCTION

Les hyphomycètes aquatiques constituent un groupe polyphylétique de champignons aquatiques, principalement constitué d'Ascomycètes (quelques Basidiomycètes). Ils partagent la particularité de produire des conidies – qui assurent la reproduction asexuée et la dispersion dans les cours d'eau – dont la morphologie, variant d'une espèce à l'autre, permet généralement un diagnostic taxonomique au niveau spécifique (Descals 2005 ; Gulis et al. 2020). Ces champignons sont les principaux acteurs microbiens de la décomposition de la matière organique végétale dans les cours d'eau (Gessner & Chauvet 1994). Leur activité est également essentielle à l'activité de dégradation des détritux végétaux par les macro-invertébrés benthiques détritivores, qui se nourrissent en fait d'un mélange de détritux végétaux et de mycelium (Graça et al. 1993). Malgré ce rôle essentiel pour les cycles biogéochimiques et les réseaux trophiques des cours d'eau, les communautés d'hyphomycètes aquatiques restent relativement peu étudiées et documentées.

Bien que quelques espèces aient été décrites à une période antérieure, ce n'est qu'en 1942 que ce groupe de champignons a réellement été décrit pour la première fois, d'après l'examen de conidies produites sur de la litière d'aulne (Ingold 1942). Il s'en est suivi la « découverte » rapide d'un grand nombre d'espèces, initiée dans les milieux tempérés de l'hémisphère Nord puis rapidement étendue à d'autres zones biogéographiques. Encore à l'heure actuelle, la majorité des quelques centaines d'espèces connues (approximativement 300 ; Bärlocher 2016) a été décrite et étudiée dans les cours d'eau tempérés, bien qu'il soit reconnu que ces organismes sont largement répandus sur l'ensemble du globe (Duarte et al. 2016). En fait, notre connaissance actuelle de ces communautés suggère que la biodiversité des hyphomycètes aquatiques est maximale à des latitudes intermédiaires, correspondant à des milieux tempérés, et décroît à mesure que l'on s'éloigne vers les pôles ou l'équateur (Jabiol et al. 2013, Duarte et al. 2016, Graça et al. 2016). Les mécanismes responsables de cette répartition, qui contraste avec l'importante richesse des communautés tropicales en général (Scheiner & Willig 2007), ne sont pas très clairement établis. Il pourrait s'agir d'une contrainte liée à la température et une adaptation de ces organismes à des températures intermédiaires, ce qui est corroboré par des études en laboratoire montrant un déclin de la performance de souches d'hyphomycètes aquatiques au-delà d'une température de 15-25°C (selon les espèces) (Chauvet & Suberkropp 1998).

Des lacunes importantes demeurent toutefois dans notre connaissance de ces communautés à l'échelle mondiale, et de larges pans géographiques devraient être explorés afin de confirmer cette diversité moindre sous les tropiques. Ces lacunes en effet concernent en grande partie les cours d'eau tropicaux et les milieux insulaires, bien qu'un nombre croissant d'études pour ces 2 types de systèmes soit disponible (ex : Schoenlein-Crusius & Grandi 2003, Fiuza et al. 2017, Raposeiro et al. 2020). Dans les Antilles, des études ont porté sur ces champignons à Cuba, en Jamaïque, en République Dominicaine et à Puerto Rico (ex : Hudson & Ingold 1960, Marvanová & Marvan 1969, Santos-Flores & Betancourt-López 1997) attestant de la présence et de la richesse de ces communautés dans l'arc antillais. Aucune étude publiée toutefois n'a concerné les îles des Antilles françaises.

Ce projet vise à combler cette lacune en constituant un premier inventaire des hyphomycètes aquatiques pour la Guadeloupe. Les communautés d'hyphomycètes aquatiques ont été décrites sur 12 stations, avec 4 stations réparties le long d'un gradient longitudinal sur 3 rivières différentes. Sur chaque rivière, la station située la plus en aval est localisée au niveau d'un rejet de station d'épuration ou un rejet industriel, ce qui permettra de quantifier l'impact de la pollution sur ces communautés et d'évaluer leur potentiel en tant que bioindicateurs (Solé et al. 2008). Les stations localisées à différentes altitudes permettront par ailleurs d'explorer l'effet de la température sur la diversité des hyphomycètes aquatiques. Si cette diversité est en effet la plus importante à des températures

tempérées, la diversité des hyphomycètes aquatiques devrait être la plus importante à l'amont et décroître vers l'aval dans les cours d'eau tropicaux du fait de l'augmentation de la température.

## METHODES

### Présentation des stations d'étude

Les stations ont été sélectionnées sur 3 rivières (Figure 1) comprenant chacune 4 stations réparties le long d'un gradient longitudinal, avec une station amont dans le cœur du Parc National de la Guadeloupe (CP), une station intermédiaire (INT), et 2 stations à l'aval situées de part et d'autre d'un rejet industriel ou de station d'épuration (AV rejet et AM rejet). Sur chaque station, des analyses physico chimiques ont été réalisées *in situ* (pH, conductivité, oxygénation ; sonde multi-paramètres HQ40d, HACH, Loveland, CO, USA) et au laboratoire (ions majeurs, déterminés par chromatographie) à 3 reprises sur la période de déploiement des sacs à litières sur le terrain (voir ci-après), c'est-à-dire sur une période d'environ 3 semaines au cours du mois d'avril 2022. Par ailleurs la température de l'eau a été mesurée en continu (une mesure toutes les ½ heures ; sonde HOBO UA-001-64, Bourne, MA, USA) pendant ce même laps de temps (19-21 jours). Les résultats de ces analyses sont présentés dans le Tableau 1.

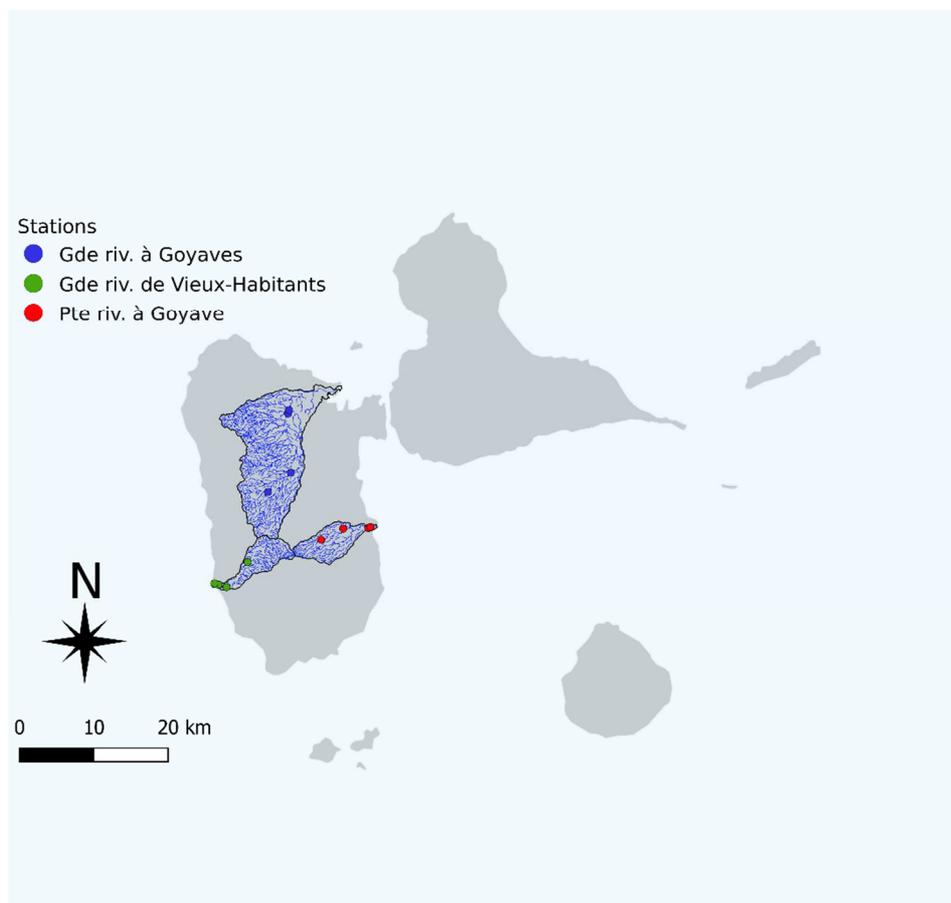


Figure 1 – Position des 3 rivières et des stations de l'étude sur l'île de la Guadeloupe. nb : les stations en amont et aval de rejets sont très proches et presque superposées à cette échelle

Tableau 1 – Localisation et caractéristiques physico-chimiques des cours d'eau au niveau des stations étudiées. Pour les mesures physico-chimiques, la valeur présentée est la moyenne de 3 mesures, sauf pour les températures (une mesure toutes les ½ heures pendant ca. 20 jours). Les \* indiquent des échantillons pour lesquels certaines mesures étaient inférieures et d'autres supérieures à la limite de quantification. Les données de température manquent sur 2 stations en raison de la perte des enregistreurs.

		Coordonnées UTM 20N WGS 84		Altitude m	pH	Cond. µS/cm	Temp. °C	Oxy. %	Ca <sup>2+</sup> mg/L	N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> µg/L	N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> µg/L	N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> µg/L	P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> µg/L
		X	Y										
Gde Riv. à Goyaves	CP	639254	1788556	220	8.2	80.3	22.7	101.1	5.92	87.7	<8.0	1.1	6.5
	INT	642331	1791169	110	8.2	76.2	24.2	104.5	5.79	50.3	<8.0	1.3	7.7
	AM rejet	641948	1799186	5	7.9	81.1	27.0	105.1	5.76	71.0	8.0*	22.8	4.2
	AV rejet	642078	1799652	2	7.4	85.0	27.3	93.8	5.77	34.3	8.9	21.2	8.7
Pte Riv. à Goyave	CP	646400	1782069	230	8.1	56.1	21.6	103.1	6.95	29.7	<8.0	20.2	6.4
	INT	649367	1783569	63	8.2	91.1	24.5	103.3	10.43	49.3	8.7	45.3	5.9
	AM rejet	652750	1783670	1	8.0	95.5	26.1	107.9	9.39	44.7	8.0*	31.8	6.9
	AV rejet	653027	1783774	1	7.8	100.1	26.5	100.9	9.14	408.0	9.2	34.2	78.1
Gde Riv. de Vieux- Habitants	CP	636515	1779028	250	8.1	71.0	-	102.3	5.13	43.0	<8.0	6.9	5.8
	INT	633678	1775649	46	8.2	71.0	23.1	103.3	5.59	66.3	<8.0	6.2	5.8
	AM rejet	632612	1775970	16	8.2	71.7	22.9	101.1	6.01	49.3	8.0*	6.2	8.9
	AV rejet	632057	1776145	5	8.2	72.0	-	103.2	6.60	65.3	8.0*	11.9	7.9

### Protocole d'échantillonnage

Sur l'ensemble des 12 stations suivies, 2 méthodes d'échantillonnage complémentaires ont été utilisées pour décrire les communautés d'hyphomycètes aquatiques : la sporulation sur des litières de bambou et l'échantillonnage d'écume (protocoles adaptés de Gessner et al. 2003, Descals 2020, et Bärlocher 2020). L'utilisation de ces 2 approches permet d'échantillonner un nombre plus important d'espèces. La sporulation est une méthode standardisée qui permet la comparaison de la diversité et de la densité de conidies entre stations. En revanche, le nombre d'espèces est souvent moindre, et la diversité et la densité de conidies dépend fortement de l'espèce de litière et de son stade de décomposition (à priori comparable entre stations). Par ailleurs, un grand nombre de conidies est souvent piégé par les bulles d'air qui s'accumulent sous forme d'écume dans laquelle les conidies peuvent être identifiées et comptées. On y trouve généralement une diversité plus importante que dans les échantillons de sporulation. Cependant, cette méthode n'est pas standardisée car le nombre de conidies dépend de la présence, la taille et l'âge des paquets d'écume. Les conidies aux formes complexes sont par ailleurs préférentiellement captées par l'écume, introduisant un biais en leur faveur.

La sporulation consiste à induire la production de conidies sur des feuilles mortes incubées sur le terrain. Une même espèce de litière est utilisée et incubée dans le cours d'eau pour un temps équivalent entre stations afin de standardiser le protocole et pouvoir comparer les stations entre elles. Dans le cadre de cette étude, nous avons utilisé des litières de bambou (*Bambusa vulgaris* Schrad.) incubées pendant 19-21 jours sur les différentes stations. La litière a été récoltée sur la commune du Lamentin à proximité de la Grande Rivière à Goyaves puis séchée à l'air libre. Des lots de 3 g de litière ont ensuite été placés dans des filets de nylon (ca. 15 × 20 cm) de maille 0.5 mm, suffisamment large pour permettre l'accès aux conidies d'hyphomycètes aquatiques, mais suffisamment fine pour limiter la dégradation des litières par les invertébrés ou l'abrasion physique. Sur chaque station, 4 sacs à litière ont été déployés, et fixés à des fers à béton le 5 - 6 avril 2022 selon les stations.

Après 3 semaines d'exposition sur le terrain, les litières ont été transportées au laboratoire et nettoyées. Dix disques de 1 cm de diamètre ont été découpés sur les litières de chaque filet, et placés dans des boîtes de Petri en verre contenant 20 mL d'eau déminéralisée. Les boîtes de Petri ont ensuite été placées sous agitation constante (ca. 100 tours par minute) dans une pièce climatisée à une

température proche de celle de l'eau des cours d'eau (ca. 25 °C). Après 48 h, la suspension contenant les conidies produites par les litières a été récoltée dans des tubes Falcon et fixée au formol (concentration finale 2 %). Par ailleurs, 2 prélèvements d'écume ont été réalisés sur chaque station (lorsque cela était possible). L'écume a été prélevée à l'aide d'une cuillère, placée dans des tubes de centrifugeuse (2 mL) et fixée avec quelques gouttes de FAA (mélange de formol, éthanol et acide acétique). Pour l'ensemble des répliques pour les 2 méthodes, un aliquot (5 mL pour les sporulations, 0.5-1 mL pour les échantillons d'écume) a ensuite été filtré sur une membrane en nitro-cellulose de porosité 5 µm. La membrane est alors colorée au bleu Trypan (5 % de bleu Trypan dans de l'acide acétique à 60 %), placée entre lame et lamelle et observée au microscope. Les conidies présentes sur la membrane sont alors dénombrées et identifiées à l'aide de clés d'identification des espèces tempérées et tropicales (Santos-Flores & Betancourt-López 1997, Chan et al. 2000, Fiuza et al. 2017, Gulis et al. 2020) et de divers articles spécialisés.

Certains sacs à litières déployés sur le terrain n'ont pas été retrouvés (vandalisme, piquet emporté par le courant). Toutefois, au moins 2 échantillons ont pu être récupérés sur toutes les stations (2 pour 2 stations, 3 pour 5 stations, 4 pour 5 stations). En ce qui concerne l'écume, 2 prélèvements par station ont pu être réalisés entre le 25 et le 27 avril 2022, sauf sur 2 stations de la rivière de Vieux-Habitants sur lesquels 1 (en aval du rejet) et aucune (en amont du rejet) accumulation d'écume n'a été trouvée.

## RESULTATS ET DISCUSSION

### Identification

Sur l'ensemble des échantillons, un total de 44 morphotypes a été rencontré. Ils sont présentés dans le Tableau 2 et illustrés sur la Figure 2. L'affiliation à une espèce a pu être établie avec un niveau satisfaisant de certitude pour 21 d'entre eux, dont 9 sont nouveaux pour la France à notre connaissance. L'identification a en particulier été incertaine pour une partie des conidies sigmoïdes (Tableau 2), pour lesquelles les caractères diagnostiques ne sont pas toujours disponibles et/ou visibles. Ainsi, de nombreuses espèces présentent des caractéristiques très proches, et il peut être difficile voire impossible de les identifier sans équivoque sur la seule base de l'examen des conidies, une culture monosporique étant parfois nécessaire. Elle permet l'examen des colonies et cellules conidiogènes, mais aussi le séquençage des souches. Au vu du peu de données dont nous disposons sur les hyphomycètes aquatiques néotropicaux, il nous a semblé préférable de ne pas risquer d'attribution à ce stade pour ces morphes. Des propositions peuvent toutefois être faites, mais sont à considérer avec circonspection :

- Sigmoïde 1 : certaines conidies de ce morphe évoquent *Amniculicola longissima* (Sacc. & P. Syd.) Ingold, mais le critère diagnostique caractéristique de cette espèce (une cicatrice provenant du détachement de la conidie avec sa cellule conidiogène) n'a été observé sur aucune d'entre elles. D'autres conidies sont fortement arquées, évoquant *Anguillospora rosea* Descals. Les conidies observées dans les échantillons sont toutefois petites (80-130 µm de long et 2-4 µm de diamètre) par rapport aux conidies typiques d'*A. longissima* (200 – 350 µm de long et 5-6 µm de diamètre) et d'*A. rosea* (120 – 185 µm de long et 3-6 µm de diamètre) (Descals et al. 1998). Parmi ces deux espèces, seule *A. longissima* a été observée en zone néotropicale (ex : Schoenlein-Crusius & Grandi 2003, Bärlocher et al. 2010) à notre connaissance. En l'absence de critères morphologiques objectifs, il n'est pas clair si ce morphe contient une ou plusieurs espèces.

- Sigmoïde 2 : Ces conidies sont plus épaisses que celles du morphe sigmoïde 1 dans leur milieu et présentent des extrémités effilées. Leur aspect général évoque des conidies d'*Anguillospora furtiva* Descals, espèce par ailleurs connue des cours d'eau du Brésil (Sales et al. 2014). Toutefois, elles présentent des dimensions encore une fois faible en moyenne (80-120 µm de long et 3-6 µm de diamètre) par rapport au type (60-300 µm de long et 4.5-9.5 µm de diamètre), et une septation moins

dense. Les colonies d'*A. furtiva* présentent une coloration sombre caractéristique. Une mise en culture de ces conidies pourrait donc appuyer l'identification.

Tableau 2 – Morphes et espèces de conidies de champignons aquatiques observés lors de l'étude. La colonne Abr. donne l'abréviation utilisée pour la représentation graphique en Figure 2. Les croix dans la colonne FR indiquent les espèces encore jamais observées sur le territoire français. cf. indique une incertitude sur le nom d'espèce ou de genre qu'il précède. Pour les affiliations les plus certaines, la colonne Néotropiques indique les régions voisines où l'espèce a été mentionnée dans la littérature sur la base de ces articles et revues : Santos-Flores & Betancourt-López (1997), Fiuza et al. (2017), Smits et al. (2007), Bärlocher et al. (2010), Mathuriau & Chauvet (2002), Schoenlein-Crusius & Grandi (2003), Jabiol et al. (2013) et do Nascimento et al. (2021) (Br : Brésil, Co : Colombie, Cu : Cuba, Eq : Equateur, GF : Guyane Française, Ja : Jamaïque, Me : Mexique, Pa : Panama, Pe : Pérou, PR : Puerto Rico, RD : République Dominicaine, Ve : Venezuela). Les colonnes de droite indiquent la présence de chaque morphe/espèce dans les différentes stations, avec une coloration grise pour les espèces trouvées dans l'écume, et un point pour les espèces trouvées dans les échantillons de sporulation

Espèce ou morphe	Abr.	FR	Néotropiques	Grande Rivière à Goyaves				Petite Rivière à Goyave				Gde Riv. de Vieux-Habitants					
				CP	INT	AM rejlet	AV rejlet	CP	INT	AM rejlet	AV rejlet	CP	INT	AM rejlet	AV rejlet		
<i>Alatospora acuminata</i> Ingold	Al ac		Br, Co, Cu, Ja, Pa, PR, RD, Ve														
<i>Anguillospora crassa</i> Ingold	An cr		Br, Ja, Pa, PR, RD, Ve														
<i>Anguillospora</i> cf. <i>gigantea</i> Ranzoni	An gi		C, GF, PR,														
<i>Aquanectria penicillioides</i> (Ingold) L. Lombard & Crous	Aq pe	X	Br, Cu, Ja, PR, Ve														
<i>Blodgettia indica</i> Subram.	Bl in	X	Br		*	*				*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Brachiosphaera tropicalis</i> Nawawi	Br tr		Br, Pa, PR, RD, Ve														
<i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni	Ca ch		Br, Co, Cu, Ja, Pe, PR, RD, Ve	*		*			*	*		*	*	*	*	*	*
<i>Campylospora filicladia</i> Nawawi	Ca fi		Br, Eq, Pa, Pe, PR, Ve			*			*	*		*	*	*	*	*	*
<i>Campylospora</i> cf. <i>brasiliensis</i> Moro	Ca br ?	X	Br														
<i>Campylospora</i> sp. Ranzoni	Ca NI1								*	*		*	*	*	*	*	*
cf. <i>Cercospora</i> sp. Fresen. ex Fuckel	Ce NI																
<i>Clavariana aquatica</i> Nawawi	Cl aq	X	PR														
<i>Dendrospora</i> sp. Ingold	De NI																
<i>Diplocladiella scalarioides</i> G. Arnaud ex M.B. Ellis	Di sc		Pe, PR, Ve														
<i>Dwayaangam</i> sp. Subram.	Dw NI																
<i>Flabellospora crassa</i> Alas.	Fl cr	X	Br, PR, RD, Ve														
<i>Flabellospora multiradiata</i> Nawawi	Fl mu	X	Br, PR														
<i>Flabellospora verticillata</i> Alas.	Fl ve	X	Br, PR, RD														
<i>Flagellospora curvula</i> Ingold	Fl cu		Br, Co, GF, Pa, PR, Ve														
<i>Fusarium</i> sp. Link	Fu NI			*		*	*				*	*	*				
<i>Helicomyces</i> sp.	He NI																
<i>Helicomyces</i> cf. <i>torquatus</i> L.C. Lane & Shearer	He to		Pa, PR, Ve	*		*				*							
cf. <i>Heliscus submersus</i> H.J. Hudds	He su		Br, Co, Ja, Pa, PR, RD, Ve														
<i>Heliscus tentaculus</i> Umphlett	He te		Cu, Co, RD, PR														
<i>Isthmotricladiella gombakiensis</i> Nawawi	Is go	X	Cu, Me, Pa, PR, RD, Ve														
cf. <i>Lateriramulosa uniinflata</i> Matsush.	La un		Pa, PR														
<i>Lunulospora curvula</i> Matsush.	Lu cu		Br, Co, Cu, Ja, Pa, PR, RD, Ve	*										*	*		
<i>Monacosporium tentaculatum</i> A. Rubner & W. Gams	Mo te	X	Cu														
<i>Mycofalcella calcarata</i> Marvanová, Om-Kalth. & J. Webster	My ca		Br														
cf. <i>Phalangispora</i> sp. Nawawi & J. Webster	Ph NI																

Tableau 2 (suite)

Espèce ou morphe	Abr.	FR	Néotropiques	Grande Rivière à Goyaves				Petite Rivière à Goyave				Gde Riv. de Vieux-Habitants				
				CP	INT	AM rejct	AV rejct	CP	INT	AM rejct	AV rejct	CP	INT	AM rejct	AV rejct	
Sigmoïde 1	Si NI1			•	•	•				•	•	•	•	•	•	
Sigmoïde 2	Si NI2			•	•	•								•	•	•
Sigmoïde 3	Si NI3			•										•		
Sigmoïde 4	Si NI4									•						
<i>Tetracladium breve</i> A. Roldán	Te br		Br													
<i>Tetracladium marchalianum</i> De Wild.	Te ma		Br, Cu, GF, Ja, Pa, PR, RD, Ve													
<i>Tetraploa</i> sp. Berk. & Broome	Te NI														•	
<i>Tricladium angulatum</i> Ingold	Tr an		Br			•									•	•
<i>Tricladium</i> cf. <i>chaetocladium</i> Ingold	Tr ch		Br							•				•	•	•
<i>Tripaspermum</i> sp. Speg.	Tr NI															
cf. <i>Tripasporina yakuensis</i> Matsush.	Tr ya	?	Aucun													
<i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi	Tr ac		Br, Cu, GF, Pa, PR, RD, Ve											•		
<i>Triscelophorus monosporus</i> Ingold	Tr mo		Br, Cu, GF, Ja, Pa, PR, RD, Ve							•						
cf. <i>Trisulcosporium acerinum</i> H.J. Huds & B. Sutton	Tris?	?	Br, PR													

- Sigmoïde 3 : Ces conidies ressemblent à celle identifiée comme *Anguillospora* cf. *gigantea* mais présentent des dimensions moindres (120-200 µm de long et 1.5-2.5 µm de diamètre) et globalement inférieures à ce qui a été reporté précédemment pour cette espèce (150-750 µm ; Chauvet 1990).

- Sigmoïde 4 : Ces conidies pourraient correspondre à *Mycocentrospora* sp., un genre représenté par de nombreuses espèces terrestres souvent pathogènes pour les plantes, mais comprenant quelques espèces à affinité aquatique (Marvanová 1996).

Deux morphes de *Campylospora* n'ont pas été identifiés à l'espèce avec certitude. L'un d'entre eux, très largement représenté dans les échantillons d'écume semble correspondre aux descriptions de *Campylospora brasiliensis* récemment décrite (Moro et al. 2015) mais pour laquelle nous manquons de recul pour une identification formelle. En ce qui concerne de deuxième morphe, assez peu de conidies ont été observées. Elles pourraient se rapprocher de *Campylospora parvula* Kuzuha, mais l'ensemble des critères de diagnostic pour cette espèce ne sont pas réunis. Par ailleurs un certain nombre de conidies hélicoïdales (*Helicomyces* sp.) n'ont pas été identifiées, et se distinguent de l'espèce *H. torquatus* par leurs dimensions très nettement inférieures. La détermination des espèces d'*Helicomyces* de petite taille (ex : *H. lilliputeus*, *H. hyderabadensis*, *H. bellus*, *H. tenuis*) nécessite en effet un examen des conidiophores (Goos 1985).

L'identification est également demeurée incertaine pour un certain nombre de conidies observées à de rares reprises. En effet, l'identification nécessite parfois l'examen de plusieurs conidies afin de pouvoir observer et valider l'ensemble des critères diagnostiques. Il s'agit des conidies affiliées à *Dendrospora* sp. (1 conidie), *Dwayangam* sp. (2 conidies), *Heliscus submersus* (1 conidie), *Lateriramulosa uniinflata* (1 conidie), *Tripasporina yakuensis* (1 conidie) *Trisulcosporium acerinum* (1 conidie), et *Phalangispora* sp. (1 conidie). Des conidies de *Tetraploa* sp., et des conidies évoquant *Fusarium* sp. et *Cercospora* sp. ont également été trouvées, mais leur identification à l'espèce sort du cadre de cette étude. Ce ne sont pas des hyphomycètes aquatiques à proprement parler mais des espèces opportunistes, à affinité terrestre et régulièrement associées aux végétaux (endophytes et parasites).

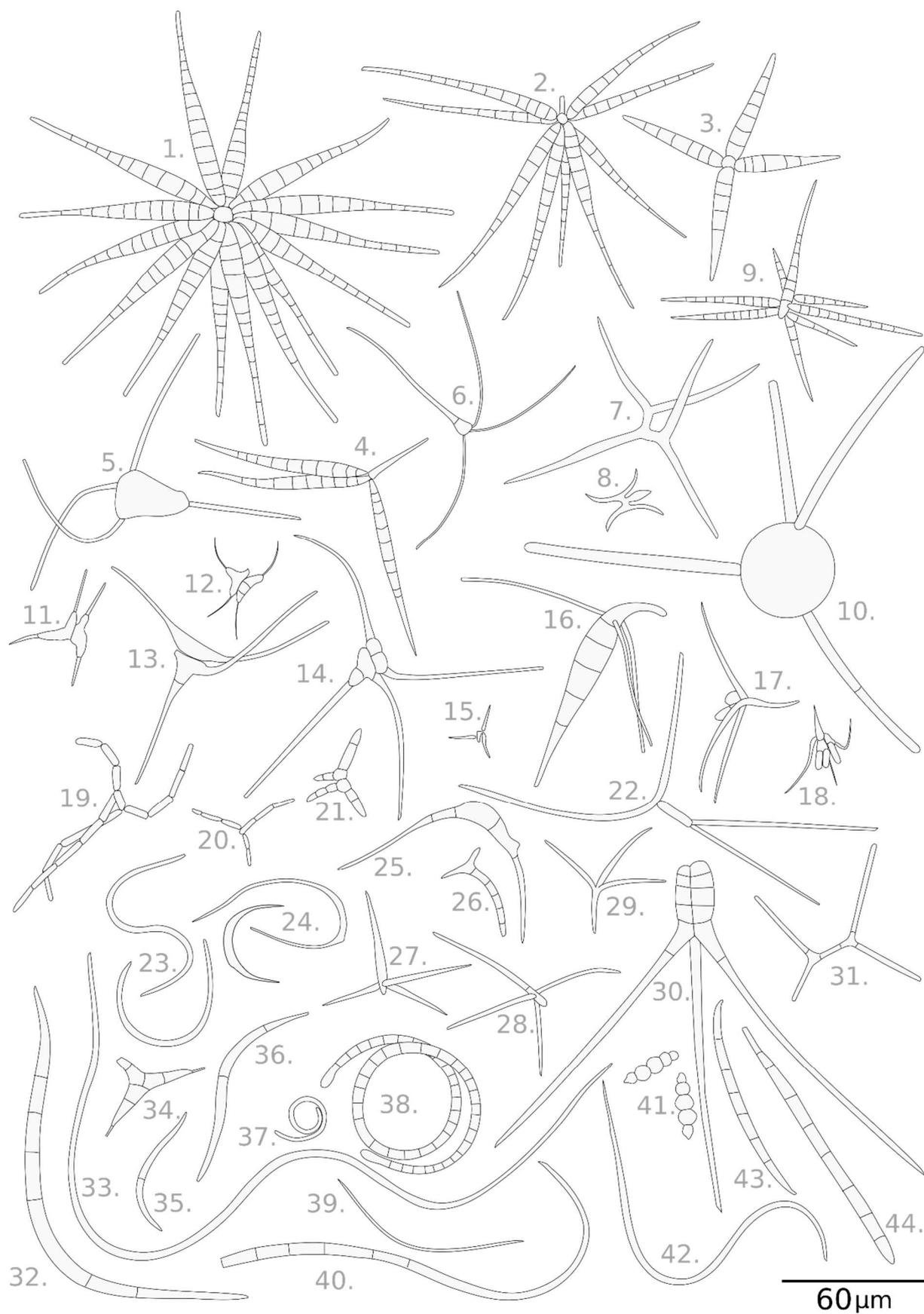


Figure 2 (page précédente) – Illustration des différents morphes et espèces d’hyphomycètes aquatiques observés au cours de l’étude. 1 : *Flabellospora multiradiata*, 2 : *Flabellospora verticillata*, 3 : *Flabellospora crassa* 4 : *Isthmotricladia gombakiensis*, 5 : *Clavariana aquatica*, 6 : *Heliscus tentaculus*, 7 : *Dwayaangam* sp., 8 : cf. *Triposporina yakuensis*, 9 : *Dendrospora* sp., 10 : *Brachiosphaera tropicalis*, 11 : *Campylospora* sp., 12 : *Campylospora filicladia*, 13 : *Campylospora* cf. *brasiliensis*, 14 : *Campylospora chaetoclada*, 15 : cf. *Lateriramulosa uniinflata*, 16 : *Monacrosporium tentaculatum*, 17 : *Tetracladium marchalianum*, 18 : *Tetracladium breve*, 19 : cf. *Phalangispora* sp., 20 : *Trisulcosporium acerinum*, 21 : *Tripospermum* sp., 22 : *Tricladium* cf. *chaetocladium*, 23 : Sigmoide non identifié #1, 24 : *Lunulospora curvula*, 25 : *Mycofalcella calcarata*, 26 : cf. *Heliscus submersus*, 27 : *Triscelophorus acuminatus*, 28 : *Triscelophorus monosporus*, 29 : *Alatospora acuminata*, 30 : *Tetraploa* sp., 31 : *Tricladium angulatum*, 32 : *Anguillospora crassa*, 33 : *Anguillospora* cf. *gigantea*, 34 : *Diplocladiella scalaroides*, 35 : *Aquanectria penicillioides*, 36 : Sigmoide non identifié #2, 37 : *Helicomycetes* sp., 38 : *Helicomycetes* cf. *torquatus*, 39 : *Flagellospora curvula*, 40 : cf. *Cercospora* sp., 41 : *Blodgettia indica*, 42 : Sigmoide non identifié #3, 43 : *Fusarium* sp., 44 : Sigmoide non identifié #4

Pour finir, l’identification proposée de *Tricladium* cf. *chaetocladium* Ingold reste largement incertaine. Les conidies du morphe observé ont un certain nombre de caractéristiques rappelant *T. chaetocladium* mais s’en distinguent par plusieurs détails morphologiques (constriction des bras à l’insertion, épaisseur et courbure des bras). Il est intéressant de noter que les conidies observées et illustrées par Hudson et Ingold en 1960 en Jamaïque semblent correspondre tout à fait à celles trouvées dans le cadre de cette étude. A l’époque, la conidie a été identifiée comme *Tricladium* sp. (*T. chaetocladium* n’avait pas encore été décrite alors). Santos-Flores & Betancourt-López (1997) observent aussi des conidies semblables qu’ils nomment *Scorpiosporium* sp. et distinguent explicitement de *Scorpiosporium chaetocladium* (= *Tricladium chaetocladium*). Il serait sans doute pertinent de cultiver des souches de ces hyphomycètes et de confronter leurs séquences ADN avec des séquences connues de *T. chaetocladium*, afin de déterminer s’il s’agit d’une espèce non décrite. A noter que la présence de *T. chaetocladium* a été reportée au Brésil (Rosa et al. 2009). En absence d’illustrations, il n’est pas clair si les conidies observées lors de l’étude de Rosa et al. (2009) est similaire à celles que nous avons observé.

### Comparaison des méthodes

La sporulation et la récolte d’écume sont des méthodes reconnues pour leur complémentarité pour l’étude des communautés d’hyphomycètes aquatiques (Gessner et al. 2003). Les échantillons d’écume contiennent souvent le plus grand nombre d’espèces. Toutefois, la densité et la diversité des conidies dans ces échantillons dépendent de la présence d’écume, et de l’âge et la taille des accumulations prélevées. Elle ne constitue donc pas une méthode quantitative et peut rendre délicate la comparaison entre stations. Au contraire, les échantillons de sporulation contiennent souvent moins d’espèces mais sont issus d’un protocole standardisé a priori comparable entre différentes stations. Dans cette étude, la densité et la diversité des conidies observées dans les échantillons de sporulation sont extrêmement faibles, rappelant des résultats antérieurs obtenus en Guyane Française (Jabiol et al. 2013), et très variable d’une réplique à l’autre. Seul un petit sous-échantillon du pool d’espèces observé dans l’écume se retrouve dans les communautés associées aux litières. A titre d’exemple, la diversité moyenne par station est de 5.7 espèces (toutes répliques confondues) contre 16 espèces pour les échantillons d’écume. Les échantillons de sporulation sont dominés par 6 espèces en particulier qui représentent ensemble 95 % des conidies observées, les autres apparaissant de manière sporadique. Il s’agit de *Campylospora chaetoclada*, *Campylospora filicladia*, *Tricladium angulatum*, les morphes sigmoïdes 1 et 2, ainsi qu’une espèce jamais rencontrée dans les échantillons d’écume et identifiée comme étant *Blodgettia indica*. L’absence de cette espèce dans l’écume pourrait suggérer qu’elle était associée aux litières de bambou avant leur exposition dans les cours d’eau. Toutefois, l’absence de l’espèce sur certaines stations ainsi que son absence dans des échantillons témoins (litières mises à sporuler mais non exposées dans un cours d’eau) tendent à relativiser la probabilité de cette

interprétation. Il se peut que sa morphologie ne favorise pas son piégeage et son accumulation par les bulles d'air dans l'écume.

La diversité supérieure dans les échantillons d'écume peut s'expliquer par le fait que 1) toutes les espèces trouvées dans l'écume ne se développent pas nécessairement sur la litière, 2) la sporulation de certaines espèces peut ne pas être favorisée par le protocole expérimental qui a été développé pour les espèces tempérées, et 3) l'identité et le nombre de conidies produites sur les litières dépend de la qualité de la litière, et en particulier de son stade de décomposition. Ainsi, un échantillonnage plus exhaustif pourrait s'appuyer sur le déploiement de plusieurs espèces de litière récoltées à plusieurs reprises au cours du processus de décomposition. Pour les analyses à suivre, nous n'avons considéré que les échantillons d'écume qui, malgré le fait qu'ils ne soient pas quantitatifs, nous ont semblé fournir une image plus fidèle de la diversité en hyphomycètes aquatiques dans ces cours d'eau.

### Composition taxonomique des communautés

Dans une première analyse, nous avons comparé la composition taxonomique des communautés dans les différentes stations par le biais d'une méthode de classification multidimensionnelle (NMDS). Pour cette analyse, nous avons rassemblé les conidies observées sur les 2 échantillons d'écume afin de garantir un nombre de conidies minimum par échantillon. Par ailleurs, les espèces rares pouvant influencer l'analyse de manière démesurée, nous n'avons considéré dans cette analyse que les espèces rencontrées dans au moins 3 échantillons et présentant un nombre d'individus total au moins égal à 3. Après exclusion des espèces rares, l'analyse porte sur un total de 31 espèces ou morphes.

Les résultats de l'analyse NMDS suggèrent une claire organisation des communautés le long du gradient longitudinal. Pour les 3 rivières, les stations en cœur de Parc sont regroupées à gauche de la Figure 3, et la position se décale vers la droite à mesure que l'on se déplace vers l'aval. Il est intéressant de noter que parmi les espèces fortement associées aux stations en cœur de Parc (sur la gauche de la figure) se trouvent des espèces communes en cours d'eau tempéré telles que *Alatospora acuminata*, *Tetracladium marchalianum* et *Anguillospora crassa*. La présence de ces espèces en altitude pourrait signifier que la température de l'eau est un facteur déterminant pour leur répartition, les températures relevées en cœur de Parc durant notre étude se rapprochant des valeurs estivales de température pour des cours d'eau de plaine en zone tempérée. Il serait intéressant de prospecter les zones situées plus à l'amont, afin de déterminer si la densité relative de ces espèces augmente avec l'altitude. D'autres espèces rencontrées (*Lunulospora curvula*, *Triscelophorus* spp., *Campylospora chaetoclada*, *Tricladium angulatum*, *Heliscus tentaculus*) sont également familières des cours d'eau tempérés, mais s'y rencontrent moins systématiquement. Ces dernières sont le plus souvent associées aux conditions estivales en milieu tempéré (Chauvet 1991), ou aux cours d'eau de basse altitude, ce qui coïncide avec une influence de la température de l'eau sur ces organismes. D'autres espèces enfin participent à l'originalité de ces assemblages pour le territoire national puisqu'elles sont largement associées aux milieux tropicaux. C'est sans doute le cas de l'espèce non identifiée de *Campylospora*, mais aussi celui de *Clavariana aquatica*, *Brachiosphaera tropicalis*, les 3 espèces de *Flabellospora*, et *Isthmotricladia gombakiensis*.

Des différences entre rivières apparaissent également sur la Figure 3, avec la rivière de Vieux-Habitants dans la partie haute, et la Grande Rivière à Goyaves dans la partie basse de la figure. L'effet des rejets sur la Grande et Petite Rivière à Goyaves semble avoir un impact sur les communautés, qui se caractérise par un déplacement des points vers le bas et la droite de la figure. Dans cette zone les communautés sont dominées par *Tricladium angulatum*, également associé en milieu tempéré aux cours d'eau de plaine (Chauvet 1991), et par plusieurs taxons de champignons opportunistes, non strictement inféodés au milieu aquatique et pour certains potentiellement associés aux cultures (*Fusarium*, cf. *Mycocentrospora*, *Tetraploa*, *Helicomycetes*). La très nette distance écologique entre les stations à l'amont et à l'aval de la station de traitement de Ste Claire (Petite Rivière à Goyave) pourrait

indiquer que ce rejet à l'impact écologique le plus marqué parmi les 3 rejets étudiés. Toutefois, le faible nombre de conidies observées en aval du rejet (probablement lié à une faible présence d'écume) rend délicate cette interprétation.

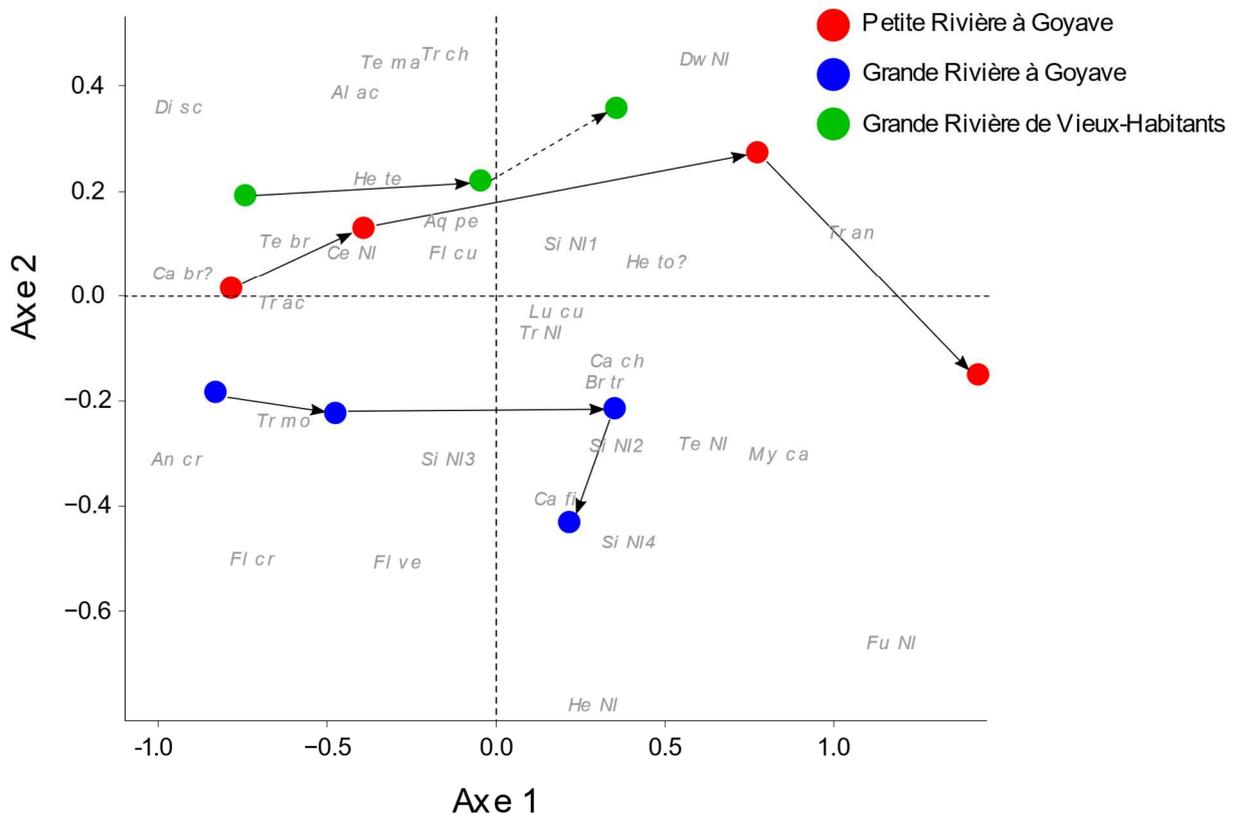


Figure 3 – Analyse multidimensionnelle (NMDS) des communautés d'hyphomycètes aquatiques. Les flèches noires matérialisent le gradient longitudinal et pointent vers l'aval. Le texte gris indique la position des différents morphes et espèces avec les abréviations fournies dans le Tableau 2

### Analyse de la biodiversité

Au total, 44 morphotypes et espèces ont été observés dans le cadre de nos échantillonnages. La courbe de raréfaction en Figure 4 suggère que ce nombre pourrait être porté à une cinquantaine en incluant une dizaine de stations supplémentaires. Toutefois, cette analyse n'est pertinente que si l'on considère uniquement des échantillonnages réalisés dans les mêmes conditions que les nôtres, c'est-à-dire avec la même méthodologie, durant la même période de l'année et surtout dans des stations dont l'altitude est inférieure à 250 m. Il est fort probable qu'un nombre bien plus conséquent d'espèces pourraient s'y ajouter si des zones d'altitude ou des zones aux conditions particulières (abords des sources chaudes) sont prospectées, de même que si des prospections sont réalisées à une autre période de l'année et par d'autres méthodologies (ex : filtration de l'eau des cours d'eau, récolte de litières naturelles). Certaines espèces typiquement tropicales et connues sur les Antilles (Santos-Flores & Betancourt-López 1997) n'ont par exemple pas été retrouvées (ex : *Condylospora* spp., *Clavariopsis brachycladia*, *Lunulospora cymbiformis*, *Beltrania rhombica*). La prospection vers l'amont pourrait aussi augmenter la détection d'espèce plus typiques des régions tempérées.

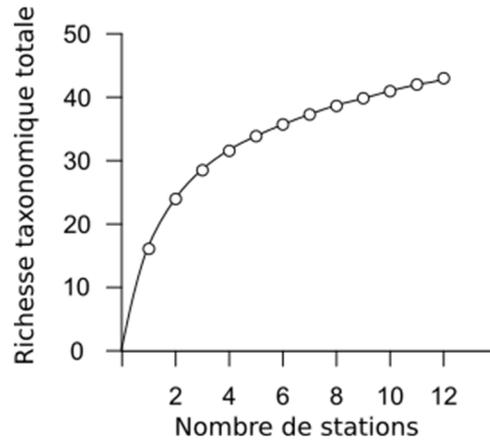


Figure 4 – Courbe de raréfaction montrant l'augmentation du nombre d'espèces rencontrées avec le nombre de stations prospectées

Le nombre d'espèces observées varie d'une station à l'autre. D'après la Figure 5A il semble atteindre un maximum dans les stations en amont (Vieux-Habitants, Petite Rivière à Goyave) ou en aval (Grande Rivière à Goyaves) des cours d'eau. Toutefois, le prélèvement d'écume n'est pas une méthode quantitative, et il apparaît sur la Figure 5B que le nombre de conidies comptées varie grandement d'une station à l'autre, pouvant biaiser les résultats. En effet, plus le nombre de conidies identifiées est important, plus la probabilité de détecter les espèces rares est importante. On surestime donc la diversité dans les stations sur lesquelles un grand nombre de conidies est compté, ce qui s'avère être le cas pour la station en cœur de Parc pour les 3 rivières. Cela peut provenir d'une densité plus importante de conidies dans l'eau du cours d'eau, possiblement liée au caractère forestier (et donc de l'abondance de ressources sous forme de litières) de ces stations. Cela peut également être dû au caractère torrentiel des cours d'eau à l'amont, qui favorise le piégeage des conidies dans des bulles d'air ainsi que la formation de larges accumulations d'écume.

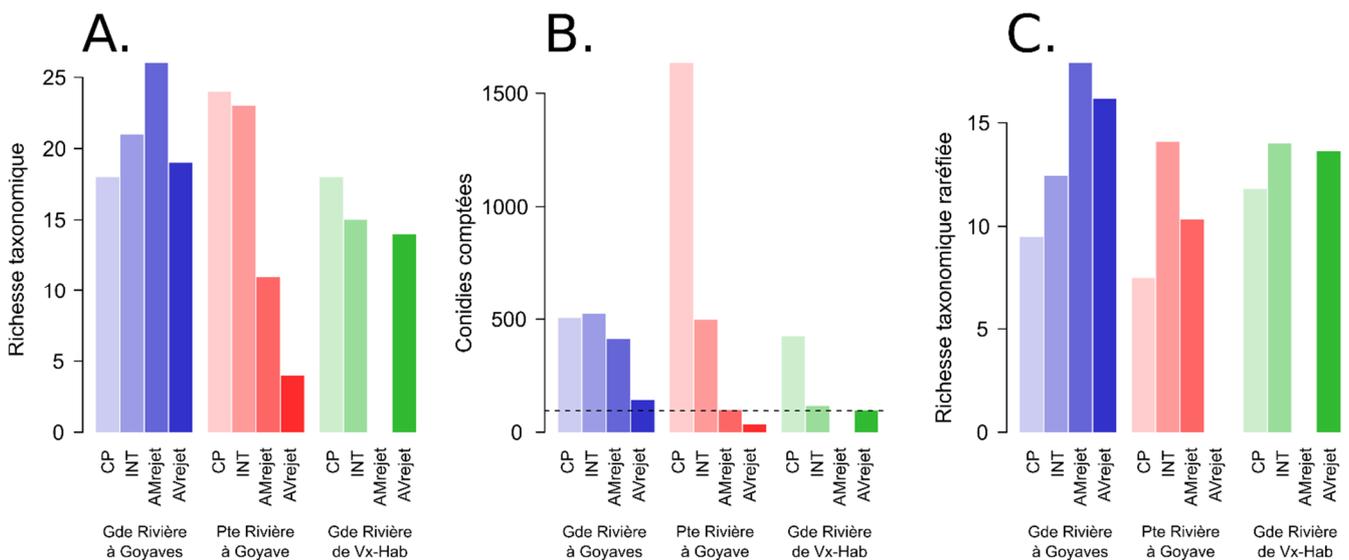


Figure 5 – Histogrammes présentant la richesse taxonomique (A), le nombre de conidies comptées (B) et la richesse taxonomique raréfiée pour 90 conidies (C) dans les différentes stations. La ligne en pointillés en B matérialise la quantité de 90 conidies utilisée pour la raréfaction

Pour corriger ce biais, nous avons calculé une richesse taxonomique raréfiée, qui estime le nombre d'espèces trouvées pour un nombre fixe de conidies observées. Ce nombre a été fixé à 90 afin de pouvoir inclure un maximum de stations dans cette analyse (la station en aval du rejet sur la Petite Rivière à Goyave, sur laquelle moins de 90 conidies ont été trouvées, a donc été exclue de cette analyse ; Figure 5B). En comparant la richesse taxonomique raréfiée entre station, on s'aperçoit que cette dernière est la plus importante dans les stations intermédiaires, voire dans les portions aval des cours d'eau mais jamais dans le cœur de Parc (Figure 5C), ce qui ne concorde pas avec nos hypothèses. Afin d'élucider les causes potentielles de ce gradient, nous avons comparé cette richesse taxonomique raréfiée le long de gradients environnementaux.

Les résultats de ces analyses sont présentés en Figure 6. Bien qu'un effet positif de la température soit suggéré en Figure 6A, les résultats présentés en Figure 6B sont plus convaincants statistiquement, et constituent une explication plausible pour ce gradient de diversité. D'après ce modèle (à considérer avec prudence au vu du nombre de stations relativement faible), la diversité des hyphomycètes aquatiques serait limitée à l'amont par les très faibles concentrations en nitrates, qui sont une source essentielle d'azote pour les hyphomycètes aquatiques. La diversité augmente vers l'aval, favorisée par l'augmentation des quantités d'azote disponibles, qu'il soit d'origine naturelle ou anthropique. L'effet de la disponibilité en azote sur les décomposeurs microbiens et en particulier les hyphomycètes aquatiques est très bien documenté, et une concentration inférieure à  $0.1 \text{ mgN.L}^{-1}$  (soit  $0.45 \text{ mg}$  de nitrates) apparaît limitante pour leur activité (Ferreira et al. 2006). Une expérience réalisée sur un cours d'eau oligotrophe (moins de  $0.03 \text{ mgN.L}^{-1}$ ) tempéré a d'ailleurs permis de montrer qu'un apport de nutriments (azote et phosphore) augmentait l'abondance des conidies et leur diversité dans l'eau du cours d'eau (Gulis & Suberkropp 2004).

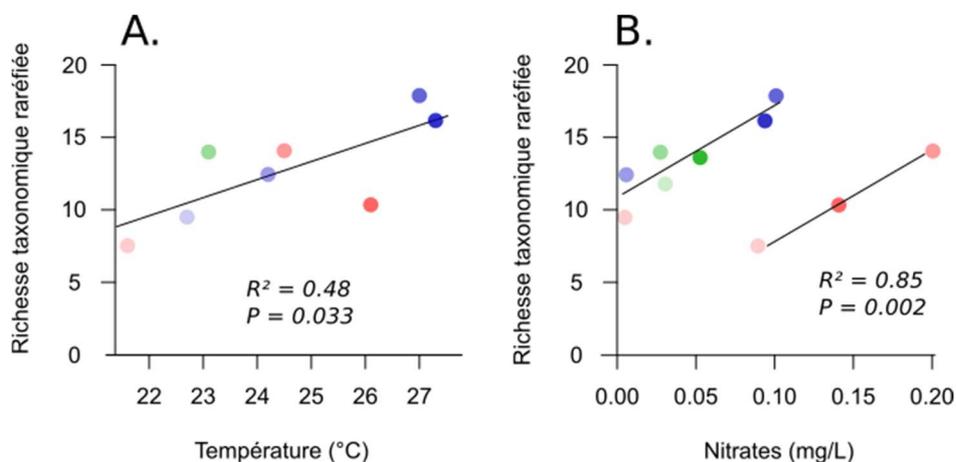


Figure 6 – Relation entre gradients environnementaux (A : température et B : nitrates) et la diversité des hyphomycètes aquatiques. Les lignes ainsi que les valeurs statistiques correspondent aux résultats d'une régression linéaire (A) et d'une analyse de covariance (B)

On observe par ailleurs une diversité moindre sur la Petite Rivière à Goyave, possiblement à relier avec une physico-chimie (ex : concentration supérieure en  $\text{Ca}^{2+}$ ) qui contraste avec les 2 autres rivières. Il est en effet connu que la minéralisation des cours d'eau a un effet négatif sur la diversité des hyphomycètes aquatiques (ex : Wood-Eggenschwiler & Bärlocher 1983).

Pour finir, les impacts environnementaux que représentent les rejets sur les 3 rivières étudiées n'ont pas pu être pleinement évalués. L'absence d'écume en amont du rejet de la Grande Rivière de Vieux-Habitants et le faible nombre de conidies comptées en aval du rejet sur la Petite Rivière à Goyave rendent impossible cette évaluation. Sur la Grande Rivière à Goyaves on note une diminution très modérée et probablement fortuite de la diversité à l'aval du rejet industriel. Il semble toutefois qu'au-delà du nombre d'espèces il puisse y avoir un impact sur leur identité, avec une sélection d'espèces

tolérantes plus généralistes en aval des rejets (Figure 3), mais ces conclusions restent équivoques en raison des limites soulevées ci-dessus.

## CONCLUSION

Un nombre assez important d'espèces d'hyphomycètes aquatiques a été observé compte tenu du nombre modeste de rivières et stations prospectées. Des études complémentaires seraient nécessaires pour prospecter davantage de stations, étudier la variabilité saisonnière de ces communautés, et valider nos résultats. En effet, l'observation d'une diversité moindre et de l'abondance croissante des espèces « tempérées » vers l'amont serait à confirmer en prospectant des stations plus à l'amont – malgré des conditions d'accès et de prospection difficiles. En effet, les rivières prospectées dans cette étude prennent leur source à une altitude d'environ 1000 m, et la portion étudiée (max. 250 m d'altitude) ne constitue qu'une petite fraction du gradient d'altitude. Plutôt que la température, la disponibilité en azote semble responsable de l'augmentation de la diversité vers l'aval. L'inclusion dans de futures études de cours d'eau plus riches en nitrates (d'origine naturelle ou anthropique) serait nécessaire pour renforcer et affiner cette conclusion, puisque les cours d'eau de Guadeloupe sont globalement extrêmement pauvres en nitrates. De manière générale, d'autres îles de l'arc antillais (ex : Martinique) pourraient constituer des contextes environnementaux et anthropiques contrastés et propres à fournir des gradients de plus grande amplitude, notamment pour les nitrates. Enfin, il serait essentiel de cultiver les souches de ces espèces, afin de confirmer les identifications, alimenter les bases de données en séquences génétiques, explorer les relations phylogénétiques de ces espèces/souches avec celles issues de cours d'eau tempérés, et le cas échéant décrire les éventuelles espèces nouvelles pour la science.

## REMERCIEMENTS

Cette description des communautés d'hyphomycètes aquatiques de la Guadeloupe a été financée par l'UMS Patrinat (OFB, CNRS, MNHN) dans le cadre de l'appel à projet pour la connaissance naturaliste 2022. Par ailleurs, la caractérisation des stations et le déploiement des sacs à litières ont été réalisés dans le cadre du projet DELICE, financé par l'Office de l'Eau de la Guadeloupe (convention n°286) et le Parc National de la Guadeloupe dans le cadre de l'appel à projets scientifiques soutenu par le dispositif France Relance. Nous remercions la direction et les agents de l'INRAE Duclos – UR ASSSET (Nathalie Mandonnet et Dalila Feuillet) pour leur accueil et la mise à disposition de locaux pour le traitement des échantillons de litière et la sporulation des hyphomycètes aquatiques. Les analyses physico-chimiques des échantillons d'eau ont été réalisées par le Plateau d'Analyses Physico-Chimiques du laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement de Toulouse (UMR 5245). Merci également à Eric Chauvet pour ses échanges et son aide à l'identification des conidies.

## RÉFÉRENCES

- Bärlocher F (2016) Aquatic hyphomycetes in a changing environment. *Fungal Ecology* **19**: 14–27
- Bärlocher F (2020) Leaf mass loss estimated by the litter bag technique. Dans “Methods to study litter decomposition – A practical guide” (éditeurs : F Bärlocher, MO Gessner & MAS Graça). Springer, Cham, pp. 43–51
- Bärlocher F, Helson JE, Williams DD (2010) Aquatic hyphomycete communities across a land-use gradient of Panamanian streams. *Fundamental and Applied Limnology* **3**: 209-221
- Chan SY, Goh TK, Hyde KD (2000) Ingoldian fungi in Hong Kong. *Fungal Diversity* **5**: 89–107

- Chauvet E (1990) Hyphomycètes aquatiques du Sud-Ouest de la France. *Gaussenia* **6**: 3–31
- Chauvet E (1991) Aquatic hyphomycete distribution in South-Western France. *Journal of Biogeography* **18**: 699–706
- Chauvet E, Suberkropp K (1998) Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes. *Applied and Environmental Microbiology* **64**: 1522–1525
- Descals E (2005) Diagnostic characters of propagules of Ingoldian fungi. *Mycological Research* **109**: 545–555
- Descals E (2020) Techniques for handling Ingoldian fungi. Dans “Methods to study litter decomposition – A practical guide” (éditeurs : F Bärlocher, MO Gessner & MAS Graça). Springer, Cham, pp. 197–209
- Descals E, Marvanová L, Webster J (1998) New taxa and combinations of aquatic hyphomycetes. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1647–1659
- Do Nascimento EGR, Barbosa MA, Tavares WL, Malosso E (2021) Diversity of hyphomycetes on submerged leaf litter in two Atlantic Forest areas in the Northeast of Brazil with comments on the water quality. *Acta Limnologica Brasiliensia* **33**:e30
- Duarte S, Bärlocher F, Pascoal C, Cássio F (2016) Biogeography of aquatic hyphomycetes: Current knowledge and future perspectives. *Fungal Ecology* **19**: 169–181
- Ferreira V, Gulis V, Graça MAS (2006) Whole-stream nitrate addition affects litter decomposition and associated fungi but not invertebrates. *Oecologia* **149**: 718–729
- Fiuza PO, Cantillo-Pérez T, Gulis V, Gusmão LFP (2017) Ingoldian fungi of Brazil: some new records and a review including a checklist and a key. *Phytotaxa* **306**: 171–200
- Gessner MO, Bärlocher F, Chauvet E (2003) Qualitative and quantitative analyses of aquatic hyphomycetes in streams. *Fungal Diversity Research Series* **10**: 127–157
- Gessner MO, Chauvet E (1994) Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* **75**: 1807–1817
- Goos RD (1985) A review of the anamorph genus *Helicomyces*. *Mycologia* **77**: 606–618
- Graça MAS, Maltby L, Calow P (1993) Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus*. *Oecologia* **96**: 304–309
- Graça MAS, Hyde K, Chauvet E (2016) Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical – subtropical low order streams. *Fungal Ecology* **19**: 182–189
- Gulis V, Marvanová L, Descals E (2020) An illustrated key to the common temperate species of aquatic hyphomycetes. Dans “Methods to study litter decomposition – A practical guide” (éditeurs : F Bärlocher, MO Gessner & MAS Graça). Springer, Cham, pp. 223–239
- Gulis V, Suberkropp K (2004) Effects of whole-stream nutrient enrichment on the concentration and abundance of aquatic hyphomycete conidia in transport. *Mycologia* **96**: 57–65
- Hudson HJ, Ingold CT (1960) Aquatic hyphomycetes from Jamaica. *Transactions of the British Mycological Society* **43**: 469–478
- Ingold CT (1942) Aquatic hyphomycetes of decaying alder leaves. *Transactions of the British Mycological Society* **25**: 339–417
- Jabiol J, Bruder A, Gessner MO, Makkonen M, McKie BG, Peeters ETHM, Vos VCA, Chauvet E (2013) Diversity patterns of leaf-associated aquatic hyphomycetes along a broad latitudinal gradient. *Fungal Ecology* **6**: 439–448
- Marvanová L (1996) Concerning *Pseudoanguillospora* and water-borne *Mycocentrospora* spp. *Czech Mycologie* **49**: 7–20
- Marvanová L, Marvan P (1969) Aquatic hyphomycetes from Cuba. *Ceska Mycologie* **23**, 135–140
- Mathuriau C, Chauvet E (2002) Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* **21**: 384–396
- Moro LB, Schoenlein-Crusius IH, De Jesus AL, Pires-Zotarelli CLA (2015) *Campylospora brasiliensis*, a new species of freshwater fungi from Brazil. *Phytotaxa* **208**: 287–295
- Raposeiro PM, Faustino H, Ferreira V, Gonçalves V (2020) Aquatic hyphomycetes from streams of Madeira Island (Portugal) *Biodiversity Data Journal* **8**: e53690
- Rosa CA, Rosa LH, Medeiros AO, Fonseca FG (2009) Diversidade Microbiana. Dans “Biota Minas-Diagnóstico do Conhecimento sobre a Biodiversidade no Estado de Minas Gerais” (éditeurs : Drummond GM, Martins CS, Greco MB, Vieira F). Fundação Biodiversitas, Brazil, pp. 43–65

- Sales MA, Gonçalves JF Jr, Dahora JS, Medeiros AO (2014) Influence of leaf quality in microbial decomposition in a headwater stream in the Brazilian cerrado: a 1-year study. *Microbial Ecology* **69**: 84–94
- Santos-Flores CJ, Betancourt-López (1997) Aquatic and water-borne hyphomycetes (Deuteromycotina) in streams of Puerto Rico (including records from other neotropical locations). *Caribbean Journal of Science* **2**:1–116
- Scheiner SM, Willig MR (2007) A general theory of ecology. *Theoretical Ecology* **1**: 21–28
- Schoenlein-Crusius IH, Grandi RAP (2003) The diversity of aquatic hyphomycetes in South America. *Brazilian Journal of Microbiology* **34**: 183–193
- Solé M, Fetzer I, Wennrich R, Sridhar KR, Harms H, Krauss G (2008) Aquatic hyphomycete communities as potential bioindicators for assessing anthropogenic stress. *Science of the Total Environment* **389**: 557–565
- Smits G, Fernández R, Cressa C (2007) Preliminary study of aquatic hyphomycetes from Venezuelan streams. *Acta Botanica Venezuelica* **30**: 345–355
- Wood-Eggenschwiler S, Bärlocher F (1983) Aquatic hyphomycetes in sixteen streams in France, Germany and Switzerland. *Transactions of the British Mycological Society* **81**: 371–379