

**UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA**

**Identificación de los Hongos Anamórficos Asociados a la Hojarasca de la
Reserva Ecológica Cayalá**

Ricardo Andrés Figueroa Ceballos

QUÍMICO BIÓLOGO

Guatemala, mayo 2016

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

**Identificación de los Hongos Anamórficos Asociados a la Hojarasca de la Reserva
Ecológica Cayalá**

Proyecto de investigación

PRESENTADO POR
Ricardo Andrés Figueroa Ceballos

PARA OPTAR AL TÍTULO DE
QUÍMICO BIÓLOGO

Guatemala, mayo 2016

JUNTA DIRECTIVA

Dr. Rubén Dariel Velásquez Miranda	Decano
Licda. Elsa Julieta Salazar Meléndez de Ariza, M. A.	Secretaria
MSc. Miriam Carolina Guzmán Quilo	Vocal I
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	Vocal II
Lic. Carlos Manual Maldonado Aguilera	Vocal III
Br. Andreina Delia Irene López Hernández	Vocal IV
Br. Carol Andrea Betancourt Herrera	Vocal V

AGRADECIMIENTOS

Un singular agradecimiento debo a mis asesores, al Lic. Osberth Morales y a la Licda. María del Carmen Bran que me han orientado, apoyado y corregido con un interés y una entrega que han sobrepasado mis expectativas.

Me gustaría además agradecer al Dr. Rafael Castañeda por el apoyo brindado. Su pasión y dedicación me motivo a realizar esta investigación. También, a todas aquellas personas que de alguna manera se vieron involucradas durante la realización del presente trabajo.

Y, por supuesto, el agradecimiento más profundo a mis padres, por el amor recibido, la dedicación y la paciencia con la que cada día se preocupaban por mi avance y desarrollo.

Finalmente a Dios que ha forjado mi camino y ha estado en todo momento conmigo, por ser mi fortaleza en los momentos de debilidad y por brindarme una vida llena de aprendizajes experiencias y sobre todo felicidad.

ÍNDICE

I. Resumen.....	6
II. Ámbito de investigación.....	7
III. Antecedentes	8
A. El Reino Fungi	8
B. Estructura de los hongos miceliales.....	9
C. Hongos anamórficos.....	10
1. Reproducción asexual en los hongos anamórficos.....	11
2. Formación de cuerpos fructíferos	13
3. Aspectos ecológicos de la diseminación de conidios.....	14
D. Descomposición de la hojarasca.....	15
1. Hongos anamórficos y degradación de la hojarasca	16
2. Descomposición y mineralización de los nutrientes de la hojarasca	17
3. Metabolismo del nitrógeno y del fosforo.....	17
4. Enzimas fúngicas.....	18
E. Estudios realizados sobre taxonomía de hongos anamórficos	20
F. Importancia ecológica	21
G. Reserva Ecológica Cayalá	22
IV. Justificación	23
V. Objetivos	24
VI. Materiales y métodos	25
A. Universo y muestras	25
B. Recursos	25
C. Materiales.....	26
D. Procedimientos	28
VII. Resultados	32
A. Descripción taxonómica	32
B. Riqueza de especies.....	46
C. Relación de las especies con las variables ambientales	46
VIII. Discusión.....	51
IX. Conclusiones	55
X. Recomendaciones.....	56
XI. Referencias.....	57

I. RESUMEN

Los hongos anamórficos son un grupo diverso de microorganismos que se encuentran principalmente en el *Phylum* Ascomycota (Seifert, Morgan-Jones, Gams & Kendrick, 2011). Además, se cuentan dentro de los principales agentes de la descomposición de la materia orgánica en el suelo, que es proceso clave en el ciclo de los distintos elementos (Jensen, 1974).

La diversidad de hongos anamórficos en la mayor parte del neotrópico es un tema muy poco explorado y las características climáticas de la región la convierten en un área adecuada para encontrar una amplia diversidad (Heredia, et al., 2013). Sin embargo, en Guatemala han sido poco estudiados, por lo que este trabajo sienta las bases para el estudio de hongos anamorficos en el país y a la vez proporciona un valor biológico a la Reserva Ecológica Cayála, con el cual puede justificarse aún más su conservación.

En este estudio se lograron identificar 14 especies de hongos anamórficos: *Bactrodesmium longisporum*, *Beltrania rhombica*, *Cacumisporium pleuroconidiophorum*, *Cryptophiale guadalcanalensis*, *Ellisembia* sp., *Helicosporium* sp., *Junewangia globulosa*, *Mariannaea elegans*, *Neopodoconis megasperma*, *Physalidiella matsushimae*, *Synnemacrodictys stilboidea*, *Thozetella nívea*, *Vermiculariopsiella immersa* y *Yuccamyces cubensis*, por medio de extracción de estructuras fúngicas desarrolladas a partir de la hojarasca procedente de una parcela de 25 m², ubicada en la Reserva Ecológica Cayalá, de la Ciudad de Guatemala.

El análisis para relacionar las variables ambientales con las especies documentadas mostró que la fructificación de *B. longisporum*, *B. rhombica*, *J. globulosa* y *N. megasperma*, se vio principalmente influenciada por la temperatura del microambiente y la profundidad de la hojarasca, en tanto que para el resto de las especies, fue determinada por la humedad de la hojarasca, humedad del ambiente, humedad del microambiente y temperatura ambiente.

II. ÁMBITO DE INVESTIGACIÓN

Los hongos anamórficos son de gran importancia en los sistemas naturales, de manera que su estudio y conservación constituyen los primeros pasos para comprender su papel ecológico y posterior evaluación de los posibles usos biotecnológicos aplicables en la industria o en salud.

Este estudio propuso identificar la diversidad de géneros y especies de hongos anamórficos asociados a la hojarasca que se encuentra en la Reserva Ecológica Cayalá, un bosque urbano ubicado en la ciudad de Guatemala, el cual es de suma importancia valorar biológicamente para justificar su conservación, si se considera que no existen registros de su diversidad fúngica. Para ello, se estudió una parcela de esta reserva durante seis meses por medio de la toma de muestras de material vegetal y posterior identificación de dichos hongos en el laboratorio.

Por otro lado, este trabajo forma parte del proyecto diversidad de hongos de Guatemala que se desarrolla en la Unidad de Biodiversidad, Tecnología y Aprovechamiento de Hongos del departamento de Microbiología de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC).

III. ANTECEDENTES

A. El Reino Fungi

Los hongos, organismos que conforman el Reino Fungi, se consideran como un grupo megadiverso. Este pertenece al dominio Eukarya, conjuntamente con los Reinos Plantae, Animalia y muchos otros tales como Protistas y grupos similares. “El gran predominio de los hongos en la naturaleza, es el resultado de la combinación fortuita de características fisiológicas y anatómicas que a través del tiempo, les han permitido subsistir como organismos heterótrofos, no obstante su carencia de movilidad” (Heredia, 2008).

El Reino Fungi comparte con el Reino Animalia un ancestro común reciente, y se cree que ambos se separaron hace aproximadamente 1500 millones de años. Por lo tanto, filogenéticamente las células de los hongos y los animales se consideran como grupos afines. Se reconoce que los linajes fúngicos más antiguos lo constituyen los grupos Blastocladiomycota, Chytridiomycota y Neocallimastigomycota, los únicos dentro del reino en el que se producen esporas flageladas o zoosporas. Como consecuencia, la falta de flagelo en los otros grupos de hongos puede indicar que la movilidad es una característica que se ha perdido en distintos momentos y en diferentes linajes fúngicos (Hibbett, et al., 2007; Blackwell, 2011).

Por más de 200 años se ha intentado unificar la clasificación de los hongos, sin embargo, en la actualidad con las técnicas de secuenciación de ADN se ha logrado definir los siguientes *Phyla*: Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Monoblepharidiomycota, Neocallimastigomycota, Microsporida, Zygomycota 1, Zygomycota 2, Entomophthorales, Glomeromycota, Ascomycota y Basidiomycota (Blackwell, 2011).

Más del 60% de las especies del Reino Fungi son microscópicas, aunque se puede decir que todos los hongos tienen una parte que difícilmente puede ser captada a simple vista por el ojo humano. La fase somática o talo de los hongos, el cual puede ser multicelular (micelias) o unicelular (levaduriforme), realiza funciones vitales como alimentación, reproducción, respiración y excreción. En el caso de los hongos miceliales, este se compone

por delgados filamentos denominados hifas, las cuales se distribuyen sobre o dentro de los materiales que colonizan (Heredia, Castañeda y Cappello, 2008).

Asimismo, las esporas de todos los hongos son microscópicas y solo es posible percibir las cuando están en conjunto formando manchas de diferentes formas y colores. Lo que determina la condición macro o microscópica de las especies es el tamaño de los cuerpos fructíferos (estructuras donde se originan las esporas). Se consideran como hongos microscópicos aquellos que forman cuerpos fructíferos de un tamaño menor a un milímetro, por lo que es necesario el empleo de un microscopio para su observación detallada (Gams, 1992).

Los hongos habitan una gran variedad de hábitats, ya que están adaptados para la colonización de diversos sustratos. Existen hongos acuáticos, principalmente de agua dulce, aunque se conocen algunas especies marinas, sin embargo la mayoría son terrestres. Habitan en los suelos degradando materia vegetal, por lo que su función es muy importante. Un gran número de hongos son parásitos de plantas. De hecho, los hongos pueden causar muchas de las enfermedades de relevancia económica en plantas cultivadas. Algunos hongos causan enfermedades en animales, incluido el hombre, aunque en general los hongos son menos relevantes como patógenos de animales que otros organismos. Los hongos también pueden establecer asociaciones simbióticas (benéficas para ambos organismos) con muchas plantas, facilitándole a la planta la adquisición de minerales del suelo (Tehler, Farris, Lipscomb & Källersjö, 2000).

B. Estructura de los hongos miceliales

El talo o la fase somática de estos hongos está compuesta por hifas que al ramificarse forman el micelio. Las hifas pueden originarse a partir de diferentes propágulos como esporas, estructuras de resistencia y fragmentos de otras hifas que son dispersados mediante la acción del viento, lluvia, insectos o cualquier otro material orgánico vivo o inerte. Si las condiciones de temperatura y humedad son adecuadas, forman uno o varios tubos germinativos que se prolongan y ramifican para dar lugar al micelio. La apariencia de las

hifas es muy similar, sin embargo, dependiendo del tipo de hongo, existen ciertas variantes en la composición de la pared celular y en la forma en que se dispone el flujo del contenido citoplasmático, que puede ser continuo en las hifas sin septos (cenocíticas) o bien puede estar controlado por septos transversales (Heredia, et al., 2008a).

La estructura del micelio maximiza la relación entre la superficie y el volumen, lo que permite que la absorción de nutrientes sea más eficaz. El micelio crece con rapidez gracias al transporte de proteínas y otras sustancias sintetizadas por el hongo a través de la corriente citoplasmática hacia los extremos de las hifas. Aunque el micelio no posee movilidad, lo compensa creciendo rápidamente en los extremos de las hifas (Heredia, et al., 2008a).

Las hifas son generalmente uniformes en todos los grupos taxonómicos. En el *Phylum* Zygomycota por ejemplo, las hifas son generalmente cenocíticas y los núcleos se mantienen en una masa común de citoplasma. En los *Phyla* Ascomycota y Basidiomycota generalmente se observan hifas septadas y cada segmento contiene uno o dos núcleos. Si los núcleos son idénticos, como en el micelio generado por una espora uninucleada, el micelio es llamado homocariótico, pero cuando una célula contiene núcleos de diferentes genotipos el micelio se llama heterocariótico (Webster & Weber, 2007).

C. Hongos anamórficos

El estado anamórfico de los hongos se refiere a la forma de reproducción asexual o mitótica. La totalidad de los hongos anamórficos se encuentra repartida mayoritariamente en el *Phylum* Ascomycota y una menor parte en el *Phylum* Basidiomycota (Seifert, et al., 2011).

Según Kirk, Cannon, Minter y Stalpers (2008) se considera que hay tres grupos morfológicos dentro de los hongos anamórficos:

Hifomicetes (Hyphomycetes): formas miceliales que llevan conidios sobre hifas o agregaciones de hifas conocidas como conidiomas sinemáticos o esporodoquios.

Agonomycetes: formas miceliales estériles pero que producen clamidoconidios, esclerocios y/o estructuras vegetativas similares.

Coelomycetes: formas miceliales que producen conidios en picnidios, acérvulos o conidiomas estromáticos o cupulares.

1. Reproducción asexual en los hongos anamórficos

La reproducción asexual en los ascomicetes miceliales se lleva a cabo por clamidoconidios, esclerocios o conidios. Los clamidoconidios y esclerocios son considerados estructuras de resistencia pero no de diseminación, su formación garantiza la supervivencia del hongo bajo condiciones extremas (Alexopoulos, Mims & Blackwell 1996; Kirk, et al., 2008). Los conidios son esporas asexuales que carecen de movilidad y se forman a partir de células especializadas denominadas células conidiógenas (Webster & Weber, 2007).

Durante la producción de conidios se distinguen cinco etapas: conidiogénesis o iniciación, maduración, delimitación, separación del conidio y proliferación de la célula conidiógena o conidióforo para formar conidios (Webster & Weber, 2007). Muchos de los conocimientos actuales sobre la conidiogénesis se basan en estudios realizados por Hughes (1953) quien realizó sus observaciones con un microscopio óptico. Hughes clasificó el crecimiento de los conidios en un número limitado de formas. Los conocimientos con respecto a la conidiogénesis han ido ampliándose con la llegada del microscopio electrónico (Cole & Samson, 1979). Según Hoog & Guarro (1995) la conidiogénesis puede ocurrir de dos formas distintas: blástica o tálica.

a. Formación blástica

En este tipo de conidiogénesis los conidios se desarrollan por la ruptura de la pared celular, por lo general del ápice de la hifa aunque algunas veces esto puede ocurrir lateralmente a lo largo de la hifa. En este tipo de conidiogénesis, los conidios se desarrollan

siguiendo fundamentalmente dos tipos de proliferación, enteroblástica u holoblástica (Webster & Weber, 2007).

En la conidiogénesis enteroblástica, la pared del conidio crece y se extiende a través de un orificio de la capa externa de la pared de la célula conidiógena y pueden diferenciarse dos tipos de desarrollo, fialídico y anelídico (Alexopoulos, et al., 1996; Kirk, et al., 2008). En el desarrollo fialídico, una sucesión de conidios se desarrolla a partir de una célula conidiógena especializada, llamada fiálide, la cual por lo general posee forma de botella de cuello estrecho. Las fiálides se forman individuales o en racimos en el extremo de los conidióforos o rara vez de forma lateral. Inicialmente el primer fialidoconidio está rodeado por la pared apical de la fiálide (semejante a un desarrollo holoblástico). Durante la maduración de los fialoconidios, estos pueden incrementar su tamaño, la pared puede volverse más gruesa y cambiar la pigmentación por la melanina y otros compuestos. En algunos géneros de ascomicetes los conidios son secos y se forman en cadenas. Cuando la pared de la espora es húmeda, la sucesión de conidios puede persistir brevemente en la forma de una cadena corta (falsa cadena) o puede colapsar en bolas viscosas en las puntas de las fiálides (Webster & Weber, 2007).

En el desarrollo anelídico, la pared de la fiálide se rompe transversalmente cerca del ápice, y el primer conidio, rodeado por la pared recién formada y limitado por la pared de la punta rota de la fiálide, se empuja hacia fuera. El nuevo material de la pared que encierra el conidio es secretado en forma cilíndrica, proceso que se conoce como “construcción en anillo” (Minter, Kirk & Sutton, 1982). Antes de que el conidio se termine de desarrollar, un tabique se forma dentro de la anélide por debajo de su cuello, en la base del conidio. La parte superior de la pared de la anélide queda entonces abierta como un pequeño cuello, llamado el collarete. El núcleo o núcleos dentro de la anélide continúan dividiéndose mitóticamente. Un segundo conidio se desarrolla bajo el primero y está rodeado por nuevo material de pared que ha sido secretado. Este conidio también se delimita por un tabique y se empuja hacia afuera. Parte del material de la pared recién secretada puede persistir alrededor de la parte interior del cuello de la anélide como un engrosamiento periclinal (Hoog & Guarro, 1995).

En la conidiogénesis holoblástica todas las capas de la pared de la célula conidiógena están implicadas en la formación del conidio. Se forma un único conidio y la célula conidiógena crece lateralmente para formar otro más. Este proceso se repite muchas veces de tal modo que se logra una abundante proliferación. Luego de la liberación de los conidios quedan dentículos o cicatrices planas. Los conidios pueden resultar de una sola célula conidiógena o puede haber un proceso de segmentación y, como consecuencia, la producción de conidios a partir de varias células conidiógenas. Una forma especial de crecimiento simpodial se da en los hongos que presentan cicatrices de color oscuro, donde los conidios son forzados a través de un agujero en una pared celular rígida y son denominados poroconidios (Hoog & Guarro, 1995).

b. Formación tálica

En este tipo de conidiogénesis, la formación de conidios se genera por fragmentación de la hifa pre-existente. Se han identificado dos tipos de desarrollo tálico: holotálico y tálico-artrico (Kendrick & Nag Raj, 1979; Esser, Kubicek & Druzhinina, 2007; Kirk, et al., 2008).

En el desarrollo holotálico una porción de la hifa se separa por un septo y se convierte en un solo conidio por conidiogénesis tálica rexolítica (formación de un tabique en una dirección) o por fusión de tabiques en la base del conidio. En el desarrollo tálico-artrico, la hifa se convierte en una serie de conidios que se liberan luego de madurar. La producción abundante de conidios garantiza la dispersión de la especie. En condiciones favorables los conidios germinan a través de un tubo germinativo que se ramifica dando lugar al micelio (Webster & Weber, 2007).

2. Formación de cuerpos fructíferos

Los conidióforos son estructuras organizadas de producción de conidios. Los conidióforos que son estrechos y no diferenciados del micelio vegetativo se denominan micronematosos mientras que los que están claramente diferenciados se llaman macronematosos. Los conidióforos usualmente se presentan por separando a lo largo de la

hifa y algunas veces se agrupan en estructuras llamadas conidiomas (picnidios, acérvulos, sinemas y esporodoquios) (Webster & Weber, 2007).

Los conidiomas dependen de la agrupación de los conidióforos. Por ejemplo, algunas especies como *Penicillium claviforme* presentan conidióforos en haces paralelos (fascículos) llamados sinemas. Seifert (1985) distinguió varios tipos de sinemas, algunos simples y otros compuestos, algunos organizados en conidióforos paralelos y otros donde la hifa que forma el sinema se encuentra con un aspecto entretejido. En otros ascomicetes los conidióforos se desarrollan sobre o en un estroma, un agregado de células pseudoparenquimatosas, como por ejemplo en *Xylaria hypoxylon* (Webster & Weber, 2007).

El termino esporodoquio se utiliza para los conidiomas con morfología similar a una almohadilla, de manera que una masa apretada de conidióforos cortos, simples o ramificados, forman un grupo compacto a partir de las hifas subyacentes y nunca están cubiertos por la cutícula del hospedero. Los acérvulos poseen forma de platillo y se desarrollan dentro de los tejidos de la planta hospedadora y algunas veces en forma superficial. Los acérvulos subepidérmicos se desarrollan a partir de un estroma parenquimatoso y, cuando maduran, la epidermis exterior (del hospedero) se rompe para exponer los conidios formados por las células conidiógenas. En muchos ascomicetes los conidios se desarrollan dentro de formas parecidas a viales o botellas llamadas picnidios. Los picnidios pueden ser superficiales o estar embebidos dentro de los tejidos del hospedero. Pueden estar completamente cerrados o abiertos al exterior mediante un poro (o varios) llamado ostiolo y éste a su vez puede poseer un delgado cuello o no. Los conidios formados a partir de las células conidiógenas que recubren la pared interior del picnidio se mantienen juntas en masas viscosas que son expulsadas por el ostiolo (Sutton, 1980).

3. Aspectos ecológicos de la diseminación de conidios

La mayoría de conidios se transportan de forma aérea. En el aire se encuentran principalmente mezclas de conidios de las distintas especies saprobias, fitopatógenas e incluso patógenas para animales. La composición relativa de conidios en el aire libre está influenciada

por factores medioambientales tales como la temperatura (mínima, máxima y media), la velocidad del viento (mínima y máxima), la humedad relativa, las lluvias, la nieve y la radiación ultravioleta (UV). Los conidios de muchas especies reaccionan de forma similar a los cambios en el medio ambiente. El control en la producción de conidios según las condiciones medioambientales es muy importante para una adecuada distribución y para asegurar la supervivencia, la disponibilidad de sustrato y disminuir la competencia con otras especies. (Li & Kendrick 1995; Angulo, Mediavilla & Domínguez, 1999).

Los ascomicetes del suelo y sus anamorfos toleran mejor que otros grupos fúngicos la desecación, los choques térmicos y la radiación ionizante de baja energía. Los conidios, clamidoconidias, esclerocios, ascosporas y ascomas poseen compuestos melanizados en las paredes que los protegen de las radiaciones UV. Muchos de estos hongos también son capaces de tolerar cortas exposiciones a altas temperaturas (probablemente gracias a la composición y ultraestructura de la pared celular) o incluso son termotolerantes o termofílicos. El sobrecalentamiento ocasional del hábitat es un fenómeno natural, tal y como ocurre durante los incendios, superficies expuestas a una fuerte insolación o procesos de fermentación espontáneos (Dix & Webster, 1995; Sussman, 1981).

Durante el día, las proporciones de esporas sensibles a la luz UV varían. A medio día y en la tarde, las concentraciones de conidios resistentes a la luz UV son elevadas (>50%). Esto sugiere que los conidios son liberados dependiendo de las condiciones en que los hongos se encuentran a lo largo del día. La producción de conidios en especies transportadas por animales también está relacionada con las horas del día. Por ejemplo, algunos hongos aumentan la producción de conidios durante la mañana ya que las moscas son más activas en esas horas (Polak, Hermann, Kües & Aebi, 1997).

D. Descomposición de la hojarasca

Los nutrientes del suelo provienen parcialmente de la disolución de minerales de las rocas y de la descomposición de restos de plantas y animales. Los nutrientes contenidos en las plantas son devueltos a los suelos por la actividad de bacterias, hongos saprobios y la fauna

del suelo capaz de degradar compuestos orgánicos. La actividad de las enzimas extracelulares fúngicas es capaz de degradar grandes cantidades de hojarasca dispersa en los bosques. El proceso de descomposición inicia en la superficie de la hoja cuando esta envejece, y progresivamente continúa en la primera capa de hojarasca más cercana al suelo, donde los hongos interactúan con las bacterias, con los insectos y ácaros del suelo (Ponge, 1991).

En los bosques tropicales húmedos, el 7% del total de la hojarasca nunca alcanza el suelo, sino que queda atrapada en las copas de los árboles o en arbustos del sotobosque (área del bosque que crece más cercana al suelo) (Hedger, Lewis & Gitay, 1993). La hojarasca atrapada en la copa de los árboles es alcanzada allí por las hifas. El balance entre la cantidad de hojas atrapadas tiene relación con la masa de las hojas, la retención que ejercen las estructuras fúngicas y la pérdida de masa conforme avanza la descomposición. La mineralización libera nutrientes que son lavados por la lluvia para llegar hasta el suelo (Esser, et al., 2007).

1. Hongos anamórficos y degradación de la hojarasca

La descomposición de la materia orgánica en el suelo es un proceso clave en el ciclo de los distintos elementos. En un bosque, la hojarasca constituye la principal fuente de nutrientes para la vegetación, fauna y microorganismos. Cerca del 80 % de la degradación de la hojarasca es realizada por microorganismos, siendo los hongos anamórficos uno de los principales agentes (Jensen, 1974).

Una considerable cantidad de hongos anamórficos produce lacasas extracelulares. Estas enzimas pueden estar implicadas en procesos fisiológicos como la degradación y transformación de químicos recalcitrantes como lignina, taninos y otros compuestos fenólicos. La producción de estas enzimas permite a estos hongos desarrollarse sobre la hojarasca de una manera eficiente y los vuelve muy importantes en su función como degradadores (Rodríguez, Falcon, Carnicero, Perestelo, De La Fuente & Trojonowski 1996).

2. Descomposición y mineralización de los nutrientes de la hojarasca

La velocidad a la que la hojarasca se descompone depende de la composición química, la temperatura, la humedad y la colonización por organismos saprobios (Dighton, 1995; Heal, Anderson & Swift, 1997). La relación entre carbono y nitrógeno y la relación entre lignina y nitrógeno pueden ser indicadores de la resistencia a la descomposición y mineralización (Melillo, Aber & Muratore, 1982).

La descomposición es el resultado de la actividad enzimática, en donde los tipos de enzimas dependen del sustrato. La habilidad de diferentes especies de hongos para producir enzimas específicas predice, en parte, la sucesión de hongos que colonizan los sustratos. Además de las enzimas existen otros factores, como el crecimiento del hongo sobre el sustrato y la producción de antibióticos. Dickinson y Pugh (1974) propusieron múltiples ejemplos de cambios en las comunidades fúngicas conforme varía la disponibilidad de sustratos. En general, las especies que colonizan inicialmente utilizan carbohidratos solubles y luego estos son reemplazados por especies de hongos que tienen enzimas más especializadas capaces de degradar moléculas más complejas como la celulosa y la lignina. Las etapas tempranas de descomposición se caracterizan por cambios mínimos en la estructura de la hojarasca. Luego, la colonización fúngica se asocia al color café que adquieren las hojas y la descomposición de los nutrientes más fáciles de asimilar. Posterior a esto se observa una mayor invasión de los tejidos de la hoja por basidiomicetes y ascomicetes seguido por artrópodos del suelo y hongos micorrízicos (Esser, et al., 2007).

3. Metabolismo del nitrógeno y del fósforo

Estudios con modelos fúngicos han mostrado que la expresión de varias peptidasas y aminohidrolasas es controlada por un circuito regulatorio de nitrógeno (Marzluf, 1997). A nivel celular, este circuito es complejo. A nivel de comunidad, lo esencial es que altas concentraciones de amonio y glutamina dan como resultado una represión de la expresión de enzimas catabólicas, mientras que bajas concentraciones de estos mismos compuestos induce la expresión enzimática (Farley & Santosa, 2002).

Los hongos producen fosfatasas tanto ácidas como alcalinas, así como enzimas comúnmente llamadas fitasas que son capaces de hidrolizar el fosfato del inositol penta- y hexa-fosfato (Joner, Van Aarle & Vosatka, 2000; Yadav & Tarafdar, 2003). Debido a que las fosfatasas intracelulares juegan un papel predominante en el metabolismo celular, es difícil de determinar que parte de la actividad comunitaria es ocasionada por la secreción de enzimas extracelulares. Sin embargo las fosfatasas acidas son generalmente asociadas a esta actividad extracelular. A pesar de que la hojarasca está constituida principalmente por polisacáridos, la actividad de las fosfatasas y fitasas es importante para degradar aminoácidos de las proteínas de las células vegetales (Dighton, White & Oudemans, 2005).

4. Enzimas fúngicas

Los hongos contribuyen de manera importante al ciclo del carbono y en menor medida en los ciclos del nitrógeno y oxígeno. La organización de las hifas sobre los sustratos permite a los hongos asimilar los nutrientes de una manera más eficaz, sobre todo en el ápice de las hifas que es donde se da la mayor secreción de enzimas (Frey, Elliott & Six, 2003). Gracias a esta capacidad de colonización organizada del sustrato, los hongos son más eficientes que las bacterias tanto para colonizar como para aprovechar los nutrientes (Dighton, et al., 2005).

Las enzimas más ampliamente estudiadas son aquellas que median la degradación de polímeros o que catalizan la mineralización del nitrógeno y fosforo orgánico (Sinsabaugh, Carreiro & Alvarez, 2002). La producción de enzimas extracelulares por parte de las hifas consume cantidades significativas de carbono, nitrógeno y energía, esta inversión se pierde al salir la enzima de la célula fúngica. En consecuencia, la expresión de enzimas está asociada con factores ambientales que transmiten al hongo la disponibilidad de sustrato metabolizable (Dighton, et al., 2005).

a. Oxigenasas y Peroxidasas

Los hongos liberan enzimas oxidativas al ambiente para degradar compuestos aromáticos e hidrocarburos alifáticos. La función primaria de estas enzimas es la descomposición inicial

de la lignina de la hojarasca, obteniendo así, acceso a los polisacáridos protegidos (Higuchi, 1990).

El tipo de oxidasa extracelular mayormente extendida son las lacasas. Las lacasas han sido definidas tradicionalmente como metaloenzimas que contienen cobre y que usan oxígeno molecular para oxidar difenoles. Cada enzima tiene cuatro átomos de cobre y cataliza la reducción del oxígeno a agua. Estas enzimas están ampliamente distribuidas tanto en los hongos como en las bacterias y las plantas (Glenn, Morgan, Mayfield, Kuwahara & Gold, 1983).

La segunda clase de enzimas extracelulares oxidativas ampliamente extendidas son las peroxidasas. Estas son proteínas que forman enlaces de coordinación con átomos de hierro en grupos prostéticos hemo. Las peroxidasas usan peróxido de hidrogeno para crear un intermediario lo suficientemente fuerte para extraer electrones de moléculas aromáticas no fenólicas. La función de las peroxidasas al igual que las lacasas, es colaborar en la descomposición inicial de la lignina de la hojarasca (Glenn, et al., 1983).

b. Glicosidasas

La degradación completa de la celulosa requiere tres tipos de enzimas hidrolíticas: exo-1,4- β -glucanasas (celobiohidrolasas), que son capaces de degradar la celobiosa o la glucosa desde las regiones no reductoras; endo-1,4- β -glucanasas que se unen de forma aleatoria a los dominios no cristalizables por medio de enlaces glucosídico y 1,4- β -glucosidasas que liberan la glucosa de los oligosacáridos (Dighton, et al., 2005).

La descomposición de la celulosa es el resultado de una interacción sinérgica entre exo y endo glucanasas; ninguna de ellas puede funcionar eficientemente por separado. Ambas glucanasas son secretadas principalmente por el ápice de la hifa mientras que las β -glucosidasas están asociadas a las paredes de la hifa (Cai, Chapman, Buswell & Chang, 1999).

E. Estudios realizados sobre taxonomía de hongos anamórficos

Allegrucci, Cabello & Arambarri (2008) presentaron una revisión de las especies de hongos anamórficos en bosques de Argentina. Este trabajo llegó a la conclusión de que el estudio de los microhongos en los ecosistemas nativos de Argentina es muy incompleto, ya que los bosques fluviales o ribereños han sido poco investigados a pesar de que cubren una extensión de 385 000 km² en Sur América. Los estudios realizados han brindado registros de especies fúngicas entre las que se incluyen *Gyothyrix verticiclada*, *Dematiocladium celtidis* e *Idriella tropicalis*.

Stchigel y Cano (2008) describieron el estado actual del conocimiento de los hongos anamórficos en España. En sus publicaciones se brinda información sobre los diferentes taxones identificados a partir de 1985 donde se incluyen miembros de las familias *Arthrodermataceae*, *Ascobolaceae*, *Ceratostomataceae*, *Bionectriaceae*, *Chaetomiaceae*, *Coniochaetaceae*, *Gymnoascaceae*, *Hypocreaceae*, *Lasiosphaeriaceae*, *Microascaceae*, *Monascaceae*, *Mycotrichaceae*, *Onygenaceae*, *Pleosporaceae*, *Pyronemataceae*, *Sordariaceae*, *Sporomiaceae*, *Thelebolaceae*, *Trichocomaceae* y *Xylariaceae*. Además mencionan que hasta el presente, unas 160 especies pertenecientes a 60 géneros han sido descritas para España (incluidas las islas Canarias). Los géneros más frecuentemente reportados y con una mayor diversidad de especies pertenecen a los órdenes Onygenales y Sordariales.

Heredia, Arias y Bacerra (2008) comunicaron nuevas especies de hongos anamórficos descritas para México entre las que se incluye a *Ancoraspora mexicana*, *Acremoniula triseptata*, *Acumisporea verruculosa*, *Alysidiopsis lignícola*, *Antromycopsis smithii* y otras que suman 35 taxones de hongos anamórficos.

Seifet, Morgan-Jones, Gams & Kendrick (2011) en su libro *The Genera of Hyphomycetes* presenta la descripción detallada de al menos 1400 especies de hongos anamórficos. En esta recopilación se describen especies de ecosistemas acuáticos, terrestres y parásitos de plantas y animales.

F. Importancia ecológica

Además de los aportes en cuanto a taxonomía se han realizado estudios referentes a la importancia ecológica de los hongos anamórficos. Godeas, Fracchia, Scervino y Rodríguez (2008) presentaron un estudio sobre las interacciones en el suelo, donde se menciona el papel de hongos y bacterias como sinergistas o antagonistas de una serie de mecanismos químicos en las raíces de las plantas, los cuales regulan la transferencia de carbono asimilado al suelo y la secreción de exudados tales como compuestos de bajo peso molecular, proteínas, carbohidratos, ácidos orgánicos, aminoácidos, amidas y vitaminas.

Valenzuela y Toro (2008) midieron la actividad de las amilasas, celulasas, fosfatasas ácida y alcalina, proteasas y ureasas en un amplia diversidad de cepas fúngicas aisladas de suelo rizosférico. En este estudio se logró determinar que *Penicillium chrysogenum* presenta actividad significativa de las 6 enzimas evaluadas.

Otros estudios sobre ecología mencionan la importancia de las poblaciones fúngicas en la reforestación, las asociaciones con diversos tipos de plantas, enzimas involucradas en la simbiosis arbuscular, el potencial biológico y la producción de químicos de importancia (Heredia, et al., 2008b).

Asimismo se han realizado estudios sobre las aplicaciones biotecnológicas de los hongos anamórficos. Gamboa y García (2008), realizaron un estudio sobre la utilidad de estos hongos para combatir importantes plagas de insectos de la zona centro-sur y sur de Chile donde se cultiva tomate y olivo. En este estudio se llegó a proponer a los hongos como una alternativa promisoriosa para el manejo de plagas en el extremo norte de Chile.

Además de contribuir con el control de plagas, los hongos anamórficos han sido utilizados para la transformación de residuos procedentes de cultivos, que aplicados como abono orgánico en concentraciones muy elevadas, pueden resultar fitotóxicos o, al ser incinerados, generan contaminación ambiental. Finalmente, otra aplicación biotecnológica es la producción de lacasas, enzimas que pueden estar implicadas en procesos fisiológicos como

la degradación y la transformación de químicos recalcitrantes como lignina, taninos y otros compuestos fenólicos (Heredia, et al., 2008b).

G. Reserva Ecológica Cayalá

La Reserva Ecológica Cayalá se encuentra en el kilómetro 2.5 Carretera a Santa Rosita, Zona 16 de la Ciudad de Guatemala y posee una extensión de 98 km². El área se ubica en un barranco orientado de este a oeste. La parte más alta del barranco está a 1265 metros sobre el nivel del mar y en el fondo posee una parte plana la cual se extiende por todo el largo del barranco, donde además es atravesado de extremo a extremo por el río Contreras. Actualmente la reserva constituye el primer modelo replicable para la protección manejo y aprovechamiento de los últimos remanentes boscosos del área metropolitana (Quiñonez, 2006).

La reserva es clasificada como un bosque húmedo montano bajo subtropical con una temperatura promedio anual entre los 20-25°C y humedad entre 75 y 80 %, con 100 a 125 días de lluvia anualmente. El bosque primario está dominado por *Quercus* sp. No obstante pueden encontrarse otras especies de árboles tales como *Delonix regia*, *Ceiba aesculifolia*, *Pinus oocarpa*, *Salix chilensis*, *Cupressus lusitanica*, *Eucalyptus globulus* y *Jacaranda mimosifolia*. Asimismo, en el lugar habitan una amplia diversidad de fauna entre reptiles, mamíferos, aves e insectos (Méndez, 1994).

Se han realizado estudios previos en la reserva sobre al menos 28 mamíferos, en su mayor parte roedores, aves y reptiles, así como de al menos 8 especies de árboles e incluso se han identificado algunas especies de algas (Quiñonez, 2006). En cuanto a hongos no existe ningún estudio.

IV. JUSTIFICACIÓN

Las funciones que los hongos anamórficos desempeñan en el ambiente son muy relevantes y variadas, ya que estos se encuentran directamente o indirectamente relacionados con procesos ecológicos como la descomposición y el reciclaje de compuestos de carbono y nitrógeno, esenciales para mejorar la estructura del suelo y la reutilización de materiales que de otra manera, se acumularían al punto de disminuir la productividad de los ecosistemas.

Los bosques urbanos se han propuesto como una medida de adaptación importante ante los efectos adversos del cambio climático, ya que resultan en una disminución de la vulnerabilidad de la población de las ciudades. Sin embargo, para lograr su conservación, no solamente se requiere una valoración social y económica, sino también biológica, que los posiciona como medida estratégica, con el fin de lograr no sólo su protección, sino su justificación como medida prioritaria de adaptación de las ciudades.

Son pocos los estudios que se han realizado para documentar la diversidad de los hongos anamórficos asociados a la hojarasca, principalmente en los bosques de los países tropicales, debido en parte a la falta de especialistas en el tema y por la gran cantidad de especies que se presume presentes en estos sitios.

A pesar de que Guatemala es un país megadiverso, no existen estudios acerca de los hongos anamórficos que se desarrollan en las reservas biológicas del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas, por lo que se hace necesario efectuar estudios que conlleven a identificar parte de la diversidad fúngica y de esta manera contribuir a incrementar su valor ecológico.

Por tal razón, este proyecto se propuso identificar y documentar parte de los hongos anamórficos asociados a la hojarasca en el bosque de la Reserva Ecológica Cayalá, con el fin de incrementar el conocimiento de la diversidad de hongos del país y el valor ecológico de los mismos en la ciudad y así contribuir con su conservación.

V. OBJETIVOS

A. General

Identificar los microhongos anamórficos que se asocian a la hojarasca de la Reserva Ecológica Cayalá, ubicado en la Ciudad de Guatemala.

B. Específicos

Documentar especies de microhongos anamórficos que se desarrollan en la hojarasca, a través de las características de las hifas, conidios y células conidiógenas.

Relacionar las especies identificadas con los tipos de sustrato, humedad y temperatura del ambiente y microambiente.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

A. Universo y muestras

1. Universo

Los hongos anamórficos asociados a la hojarasca de la Reserva Ecológica Cayalá ubicada en la ciudad capital de Guatemala.

2. Muestra

Una parcela de 25 m² subdividida en 25 subparcelas de 1m² en un terreno en un área central de la Reserva Ecológica Cayalá.

B. Recursos

1. Humanos

a. Asesores

Lic. Osberth Morales

Lida. María del Carmen Bran

b. Investigador

Br. Ricardo Figueroa

2. Institucionales

Departamento de Microbiología, Escuela de Química Biológica, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala

Unidad de Biodiversidad, Tecnología y Aprovechamiento de Hongos (UBioTAH), Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala.

C. Materiales

1. Equipo de laboratorio

- Láminas portaobjetos
- Láminas cubreobjetos
- Cajas de Petri de vidrio
- Erlenmeayer de 500 ml
- Jeringas de insulina de 1 ml
- Agujas de disección
- Hoja de bisturí No. 11
- Papel encerado
- Papel limpiantes
- Papel filtro
- Papel mayordomo
- Bolsas plásticas con cierre hermético
- Pala
- Guantes de latex largos
- Guantes de latex desechables
- Metro
- Recipiente de aislamiento hermético de 24L
- Atomizador
- Aireador
- Tubos PVC de 1mt

2. Equipo de oficina

- Marcador permanente punto fino
- Lapiceros
- Folder

- Ganchos para folder
- Papel bond tamaño carta
- Masking tape
- Grapas
- Bitácora de trabajo
- Regla de 30 cm

3. Equipo

- Microscopio óptico marca Zeiss calibrado en micrómetros (μm)
- Estereoscopio marca Motic con aumento desde 4x hasta 40x
- Cámara digital
- Fuente de luz de halógeno para estereoscopio
- Medidor de temperatura marca Digital Hygro-Thermometer
- Medidor de humedad marca Digital Hygro-Thermometer
- Horno con temperaturas hasta 80°C

4. Reactivos

- Azul de lactofenol
- Ácido láctico
- Glicerina
- Aceite de inmersión
- Agua desmineralizada
- Alcohol polivinílico

D. Procedimientos

1. Fase de campo

a. Recolección de muestras de hojarasca

Se delimitó una parcela de 25 mt² (N 14°37'7.57" y W 90°29'33.35") en un área dominada por *Quercus* sp. en la Reserva Ecológica Cayalá. Dicha parcela se subdividió en 25 sub-parcelas de 1mt². Los muestreos se realizaron en 10 subparcelas al azar, para un total de 40 muestras. En cada una de las 10 subparcelas se tomó aproximadamente 15.0 g de la hojarasca más próxima al suelo. La hojarasca incluyó hojas, ramitas y semillas. Las muestras se colocaron en bolsas plásticas con cierre hermético.

La parcela se muestreó cuatro veces de la forma anteriormente indicada, durante los meses de junio a noviembre (época lluviosa). Adicionalmente se tomaron mediciones del grosor de la capa de hojas, humedad y temperatura del microambiente en el sitio donde se tomó la muestra. Finalmente se tomaron mediciones de la humedad relativa y temperatura ambiental del área con un medidor marca Digital Hygro-Thermometer, las medidas en el suelo se realizaron por medio de una sonda. Las muestras se transportaron al laboratorio para su análisis, en un lapso no mayor a 24 horas (Heredia, Castañeda, Bacerra y Arias, 2006).

2. Fase de laboratorio

b. Medición de la humedad del sustrato

Se tomaron 5.0 g de sustrato de cada una de las subparcelas muestreadas y se colocaron durante 48 horas en un horno a 85°C. Posteriormente se midió nuevamente la masa para obtener por medio de la diferencia el porcentaje de humedad, la ecuación utilizada para tal propósito fue: % humedad = (peso seco del sustrato/ peso húmedo del sustrato) x 100 (Ulloa y Hanlin, 1978).

c. Preparación de la cámara húmeda

El material biológico fue colocado en una cámara húmeda preparada en un recipiente con aislamiento hermético. La humedad fue generada con la adición en el fondo del recipiente de 500 ml de agua estéril adicionada con 5.0 ml de glicerina. Además se recubrió con papel filtro las paredes internas (Arias, Heredia y Mena-Portales, 2010).

d. Preparación de cajas de Petri para cultivo

Se esterilizaron 30 cajas de Petri a 121°C y 1.033 kg/cm² durante 15 minutos. Cada una de ellas contenía en su interior una pieza circular de papel de filtro que recubría por completo el fondo de las mismas. Posteriormente, se colocó de 2.0 g a 4.0 g de fragmentos de hojarasca repartida de forma homogénea. Se prepararon tres cajas de cada subparcela muestreada. A cada caja con hojarasca se le agregó 1 ml de agua estéril y posteriormente se colocaron dentro de la cámara húmeda (Ulloa y Hanlin, 1978).

e. Mantenimiento e incubación de las muestras

Las muestras fueron aireadas utilizando un ventilador, este procedimiento se realizó por lo menos cuatro veces al día. La cámara húmeda se mantuvo con agua tanto en el fondo como en el papel filtro que recubre las paredes y a 25°C. De esta forma se logró estimular el desarrollo de las estructuras fúngicas (García, 2005). Las muestras se mantuvieron de esta forma por un mes. La extracción de los conidióforos se inició a partir de las dos semanas de incubación.

f. Extracción de los conidióforos

Cada una de las cajas de petri con hojarasca se observó con un microscopio estereoscopio para facilitar la búsqueda y la extracción de los conidióforos. Una vez localizados los mismos, estos se extrajeron de los sustratos con una aguja de disección y se montaron en porta y cubre objetos con alcohol polivinílico o ácido láctico (Ulloa y Hanlin, 1978).

Las preparaciones se observaron en microscopio óptico en aumentos de 40x y 100x para su descripción.

Se indica que de las 40 muestras obtenidas solamente en 37 se observó el desarrollo de hongos anamórficos por lo que la riqueza se calculó con base en este número.

g. Descripción de los conidióforos

Las descripciones microscópicas incluyeron las siguientes estructuras y sus características:

- Hifas: color, forma, diámetro (μm), presencia de septos.
- Célula conidiógena: forma, color, tamaño (largo y ancho, μm).
- Conidios: forma, tamaño (largo y ancho, μm), color, conidiogénesis.

h. Documentación e identificación de las especies

Las características morfológicas de los conidióforos descritos anteriormente fueron comparadas con la literatura especializada para la identificación de las especies (Arias, et al., 2010).

La literatura a consultada fue Baker, Partridge, & Morgan-Jones (2002), Castañeda & Kendrick (1991), Delgado (2013), Ellis (1976), Goos (1987), Karandikar & Patwardhan (1986), Matsushima (1971), Olivera, Pascholati, & Costa (2008), Paulus, Gadek, & Hyde (2004), Pirozynski (1963), Rifai (2008), Samson (1974).

Finalmente se elaboró un listado de las especies identificadas.

i. Conservación de las muestras.

Las muestras de los sustratos que contenían conidióforos o conidiomas, se deshidrataron a 65°C por 24 horas, luego se congelaron a -8°C por 48 horas y posteriormente se deshidratarán nuevamente a 65°C por 24 horas (Ulloa y Hanlin, 1978). Luego se almacenaron en bolsas plásticas y se les asignó un número de herbario en la Micoteca MICG, del Departamento de Microbiología.

j. Análisis estadístico

1. Riqueza específica (S)

Este índice se define como el número total de especies obtenidas por un censo de la comunidad. En este estudio se elaboró un listado de las especies identificadas, el total de las cuales constituye la riqueza específica (S) de la parcela muestreada.

Asimismo, se estimó la riqueza máxima de especies esperada para el sitio muestreado, a través de la elaboración de una curva de acumulación y el índice de Chao 2, el cual se basa en la incidencia (presencia/ausencia) de una especie en una muestra dada (Moreno, 2001), para lo cual se utilizó el programa EstimateS[®].

2. Análisis multivariados

Se recurrió a este tipo de análisis para encontrar patrones en los datos, los cuales no era posible analizar con variables separadas. Se utilizaron graficas obtenidas en un espacio multidimensional.

Para relacionar las condiciones ambientales de las sub-parcelas en los cuatro muestreos (julio, agosto, septiembre, noviembre) se realizó un análisis de conglomerados, en el cual se especificó gráficamente la relación entre los muestreos (Moreno, 2001). Lo anterior se realizó en el programa Past[®].

Para determinar los patrones que relacionan las especies identificadas con las variables (presencia o ausencia en las fechas de muestreo, temperatura y humedad del microambiente, profundidad de la hojarasca, humedad de la hojarasca, temperatura y humedad del ambiente), se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) (Moreno, 2001), en el programa R-statistics[®].

VII. RESULTADOS

A. Descripción taxonómica

A continuación se describen e ilustran un total de 14 hongos anamórficos saprobios, todos ellos son nuevos registros para Guatemala.

***Bactrodesmium longisporum* M.B. Ellis** (Figura 1, A)

Sinónimos

Stigmina longispora (M.B. Ellis) S. Hughes

Stigmina longispora (M.B. Ellis) S. Hughes var. *longispora*

Bactrodesmium stilboideum R.F. Castañeda & G.R.W. Arnold

Stigmina longispora var. *stilboidea* (R.F. Castañeda & G.R.W. Arnold) J. Mena & Mercado

Conidióforos de 4.0-5.0 μm de ancho, macronematosos, rectos, rígidos, compactos, fasciculados, no ramificados, de pared gruesa, subhialinos a color café claro, agrupados en un sinema de 220.0- 250.0 μm de largo, 15.0 μm en su parte más angosta y 35.0 μm en su parte más ancha, color café oscuro que palidece hacia el ápice hasta un tono café claro. Células conidiógenas de 4.0-5.0 μm , que en su parte más ancha se encuentran integradas, terminales, monoblásticas, cilíndricas, con el ápice plano, color café claro. Conidios de 40.0-65.0 μm de largo y 6.0-7.0 μm en su parte más ancha, con 12-13 septos, fusiformes, truncados en la base y con ápice obtuso o levemente subulados, solitarios, de color café.

Sustrato: En ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 17 de noviembre de 2013. R. Figueroa 109 (MICG 4986) y 123 (MICG 4987).

Observaciones: Esta especie se caracteriza por producir cuerpos fructíferos tipo sinema y por sus conidios fusiformes multiseptados. Este género es de amplia distribución y la especie fue descrita originalmente de Gran Bretaña (Ellis, 1976). En este estudio fue encontrada dos veces en el mes de noviembre.

***Beltrania rhombica* Penz** (Figura 1, B)

Sinónimos

Beltrania indica Subram.

Beltrania multispora H.J. Swart.

Fructificación con dos conidióforos de 32.0-40.0 μm de largo desde la célula basal de la seta, simples, ligeramente torcidos, con un septo en el medio, hialinos a color café pálido. Conidios de 25.0-30.0 μm de largo y de 7.0-10.0 μm de ancho, continuos, rómbicos o bicónicos, de color oliva a café oscuro con una banda pálida transversal debajo de la parte más angosta, en tanto que la parte superior finaliza en una proyección hialina de 4.0-15.0 μm . En la base posee una espícula de 2.0 μm de largo. Seta simple de 130.0-131.0 μm de largo, recta, de pared delgada, sin septos en la parte inferior y con cinco en la parte superior, con el primer septo más definido que los siguientes, color café oscuro.

Sustrato: En hojas y ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 15 de septiembre de 2013, R. Figueroa 39 (MICG 4989). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 88 (MICG 4988).

Observaciones: *B. rhombica* sobresale por poseer conidios rómbicos o bicónicos. Ha sido citada de varios países de Asia, África y América del sur (Pirozynski, 1963). En esta investigación se encontró fructificando durante los meses de septiembre y noviembre.

***Cacumisporium pleuroconidiophorum* (Davydkina & Melnik) R.F. Castañeda, Heredia & Iturr.** (Figura 1, C)

Sinónimos

Pyriculariopsis pleuroconidiophora Davydkina & Melnik

Conidióforos de 200.0-215.0 μm de largo y 3.0-4.0 μm de ancho macronematosos, mononematosos, simples, solitarios, rectos de color café oscuro en la base que va palideciendo hacia el ápice, lisos, con dos o tres septos. Célula conidiógena de 15.0-30.0 μm de largo y 3.0-4.0 de ancho, flexuosa, integrada al conidióforo, terminal, percurrente.

Conidios de 25.0-30.0 μm de largo y 11.0-13.0 μm en su parte más ancha, elipsoidales con desarrollo holoblástico con tres septos, el segundo a 15.0 μm del primero y el tercero a 5.0-7.0 μm con respecto al segundo, presentan una espícula hacia el ápice y una base cóncava o recta, color café.

Sustrato: En hojas, ramitas y semillas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 14 de agosto de 2013, R. Figueroa 10 (MICG 4997) y 14 (MICG 4998). 15 de septiembre de 2013, R. Figueroa 21 (MICG 5002), 24 (MICG 5006), 31 (MICG 5000), 35 (MICG 5008), 38 (MICG 5003) y 44 (MICG 5007). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 79 (MICG 4996), 82 (MICG 5001), 98 (MICG 5004), 102 (MICG 5005) y 122 (MICG 4999).

Observaciones: *C. pleuroconidiophorum* se distingue por tener conidios de color café con tres septos y con una base cóncava. Ha sido citada en México y Venezuela (Castañeda, Heredia, Arias, Saikawa, Minter, & Stadler, 2007). En esta investigación se encontró fructificando durante los meses de agosto, septiembre y noviembre.

***Cryptophiale guadalcanalensis* Matsush** (Figura 1, D)

Setas de 180.0-185.0 μm de largo y 6.0-7.0 μm de ancho solitarias, rectas, simples, fértiles, en la parte superior infértiles en la parte inferior y ápice, septadas, de paredes gruesas, en el ápice presenta de 2-3 bifurcaciones de 30.0-42.0 μm , color café oscuro. Presenta una zona fértil en ambos laterales de 90.0-93.0 μm de largo y 4.0-5.0 μm de ancho compuesta por células fialídicas conidiogénicas de donde surgen conidios de 17.0-26.0 μm de largo y 1.0-1.5 μm de ancho, cilíndricos, en una masa hialina, subulados, con la base redondeada y el ápice atenuado.

Sustrato: En hojas y ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 15 de septiembre de 2013, R. Figueroa 30 (MICG 4994), 34 (MICG 4990) y 41 (MICG 4995). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 86 (MICG 4992), 89 (MICG 4991) y 121 (MICG 4993).

Observaciones: Este hongo destaca por presentar una masa de conidios hialina que fructifica a los laterales de la seta. Ha sido citada en algunos países de Oceanía (Matsushima, 1971). Se encontró fructificando durante los meses de septiembre y noviembre.

***Ellisembia* sp. Subram** (Figura 3, A)

Conidioforos de 40.0-60.0 μm de largo, de 6.0-10.0 μm de ancho en su parte más angosta y 12.0-13.0 μm en su parte más ancha macronematosos, mononematosos, solitarios, simples, rectos o flexuosos, cilíndricos, lisos, con 2-5 septos, de color café oscuro. Célula conidiógena integrada al conidióforo, terminal, cilíndrica, determinada, producción monoblastica, de color café oscuro. Conidios de 120.0-150.0 μm de largo, 10.0-14.0 μm en su parte más ancha y 8.0-10.0 μm en su parte más angosta, producidos de forma holoblastica, solitarios, acrógenos, rectos o levemente curvados, más angostos en la base, poseen de 10-15 septos, el ápice es plano o levemente redondeado, de color café.

Sustrato: En ramitas y semillas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 19 de octubre de 2013, R. Figueroa 55 (MICG 4985) y 64 (MICG 4983). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 83 (MICG 4981), 92 (MICG 4984), 95 (MICG 4982) y 99 (MICG 4980).

Observaciones: Se caracteriza por desarrollar conidios de gran tamaño, solitarios. Ha sido citada en Asia y América del Norte (Delgado, 2013). En esta investigación se encontró fructificando durante los meses de octubre y noviembre.

***Helicosporium* sp. Nees** (Figura 3, B)

Sinónimos

Helicotrichum Nees & T. Nees

Conidióforos macronematosos, mononematosos, no ramificados o vagamente ramificados, café pálido o hialinos. Células conidiógenas de 30.0-50.0 μm de largo y de 4.0-5.0 μm en su

parte más ancha y 2.0-3.0 μm en su parte más angosta, mono o poliblasticas, integradas, intercaladas y algunas veces terminales, ocasionalmente pequeñas y discretas, simpodiales, cilíndricas, denticuladas, hialinas o de color café pálido. Conidios de 120.0-140.0 μm de largo y 2.0-3.0 μm de ancho, solitarios, planos, con 12-16 septos plegados 2 o 3 veces sobre sí mismos con base cóncava y ápice en punta, hialinos o de color café pálido.

Sustrato: En ramitas y hojas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 15 de septiembre de 2013, R. Figueroa 23 (MICG 4974), 33 (MICG 4978) y 43 (MICG 4975). 19 de octubre de 2013, R. Figueroa 50 (MICG 4977). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 80 (MICG 4979) y 91 (MICG 4976).

Observaciones: El género *Helicosporium* se diferencia por la producción de conidios plegados sobre sí mismos, hialinos o de color café pálido. Este género es de amplia distribución y se han descrito 43 especies (Goos, 1987). En esta investigación se encontró fructificando durante los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre.

***Junewangia globulosa* (Tóth) W.A. Baker & Morgan-Jones** (Figura 1, E)

Sinónimos

Monodictys globulosa Tóth

Acrodictys globulosa (Tóth) M.B. Ellis

Conidioforos de 4.0-6.0 μm de ancho y 60.0-70.0 μm de largo macronematosos, mononematosos, separados o en agrupaciones de dos o tres, surgen a partir de hifas de pared delgada, rectos o curvados, ascendentes, algunas veces con una ligera curvatura en el medio, lisos con paredes gruesas, cilíndricos, menos angosto en el ápice que en el medio, septados de color café que palidece hacia el ápice. Células conidiógenas, integradas, terminales, monoblásticas, truncadas en el ápice, monoblásticas, de color café pálido. Conidios de 25.0-28.0 μm en su parte más ancha holoblásticos, solitarios, secos, globosos, con varios septos transversos y longitudinales, con paredes gruesas y una protuberancia característica de 3.0-4.0 μm de ancho y 1.0-2.0 μm de largo, de color café oscuro.

Sustrato: En ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 85 (MICG 4949).

Observaciones: Se diferencia por desarrollar conidios globosos con varios septos transversos y longitudinales. Ha sido citada en algunos países de México y América del Sur (Baker, et al., 2002). Se encontró fructificando durante noviembre.

***Synnemacrodictys stilboidea* (J. Mena & Mercado) W.A. Baker & Morgan-Jones, Mycotaxon 110: 107 (2009). (Figura 1, F)**

Sinónimos

Sclerographium magnum Boedijn

Conidióforos de 300.0-400.0 μm de largo y 14.0-16.0 μm en su parte más ancha, macronematoso, liso, no ramificado, sinema, recto, septado con paredes gruesas, ligeramente más pálido en el ápice. Célula conidiógena de 10.0-11.0 μm de largo y 13.0-14.0 μm de ancho, recta o curvada, monoblástica, integrada, de pared delgada, esférica, hialina o de color café pálido. Conidios de 34.5-69.0 μm de largo y 19.0-52.0 μm ancho, solitarios, elipsoidales, muriformes compuestos por 7-8 células, de color café claro.

Sustrato: En ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 19 de octubre de 2013, R. Figueroa 48 (MICG 4946) y 67 (MICG 4947). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 97 (MICG 4948).

Observaciones: *S. stilboidea* se caracteriza por producir cuerpos fructíferos tipo sinema y por desarrollar conidios elipsoidales. Ha sido citada en algunos países de Asia (Karandikar & Patwardhan, 1986). Se encontró fructificando durante octubre y noviembre.

***Mariannaea elegans* G. Arnaud** (Figura 1, G)

Sinónimos

Penicillium elegans Corda

Hormodendrum elegans (Corda) Bonord

Spicaria elegans (Corda) Harz

Paecilomyces elegans (Corda) E.W. Mason & S. Hughes

Mariannaea elegans (Corda) Samson

Conidióforos de 390.0-400.0 μm de largo y 3.0-4.0 μm de ancho irregulares, complejos, compuestos de tallos verticilados, ásperos o ligeramente verrucosos, especialmente cerca de la base, poseen ramas cortas con 3-5 fiálides, hialinos. Fiálides de 12.0-20.0 μm de largo y 3.0-4.0 μm en su parte más ancha, con forma de botellas, paredes delgadas, hialinas. Conidios de 4.0-5.0 μm de largo y 1.0-3.0 μm de ancho, elipsoidales, fusiformes, de pared delgada, adoptan formaciones en cadena, hialinos.

Sustrato: En hojas, ramitas y semillas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 24 de agosto de 2013, R. Figueroa 16 (MICG 4941). 19 de octubre de 2013, R. Figueroa 47 (MICG 4942) y 61 (MICG 4944). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 87 (MICG 4943) y 116 (MICG 4945).

Observaciones: Se distingue por fructificar conidióforos largos y hialinos, por sus fiálides y por desarrollar conidios elipsoidales y fusiformes. Este género es de amplia distribución (Samson, 1974). Se encontró fructificando durante agosto, octubre y noviembre.

***Neopodoconis megasperma* (Boedijn) Rifai** (Figura 2, A)

Conidióforos de 450.0-480.0 μm de largo y 8.0-15.0 μm de ancho, separados, cilíndricos, no ramificados, rectos o flexuosos, de pared delgada, con un septo, color café oscuro que palidece levemente hacia el ápice. Célula conidiógena de 10.0-15.0 μm de ancho, integrada al conidióforo, posee un poro terminal del cual surgen de forma acrópeta los conidios. Conidios de 80.0-90.0 μm de largo, 20.0-23.0 μm en su parte más ancha y 3.0-5.0 μm en el ápice,

obclavados, con una cicatriz oscura en la base, de paredes delgadas, con 4-7 septos, rostrados, color café oscuro.

Sustrato: En hojas, ramitas y semillas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 94 (MICG 4939) y 118 (MICG 4940).

Observaciones: Los conidios de grandes dimensiones y de color café oscuro son característicos de esta especie. Se conoce únicamente de Indonesia (Rifai, 2008). Se encontró fructificando durante noviembre.

***Physalidiella matsushimae* R.F. Castañeda & W.B. Kendr.** (Figura 2, B)

Sinónimos

Physalidium matsushimae R.F. Castañeda & W.B. Kendr.

Conidióforos de 290.0-300.0 μm de largo y 5.0-6.0 μm de ancho, rectos, septados, con ramas laterales que salen debajo de los septos, de color café oscuro en la base que palidece hacia el ápice. Células conidiógenas de 9.0-10.0 μm de largo y 1.0-2.0 μm de ancho, distribuidas de la parte media del conidióforo hacia el ápice, monoblásticas discretas, opuestas, verticiladas, de color café pálido. Conidios formados por 3 células, la intermedia de 2.0-3.0 μm en su parte más ancha, fusiforme, ventricosa o bicónica, lisa, mamilada en la base, de color café oscuro, las dos células laterales de 1.0-2.0 μm en su parte más ancha, obturbinadas, lisas, subhialinas, de color café.

Sustrato: Ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 19 de octubre de 2013, R. Figueroa 62 (MICG 4964). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 108 (MICG 4965).

Observaciones: Esta especie desarrolla conidióforos con ramas laterales y células conidiógenas distribuidas de la parte media al ápice lo que la hace característica. Ha sido reconocida en México y Cuba (Heredia, Reyes, Arias, Mena-Portales, & Mercado, 2004). Se encontró fructificando durante octubre y noviembre.

***Thozetella nivea* (Berk.) Kuntze** (Figura 2, C)

Sinónimos

Thozetia nivea Berk.

Conidioforos de 2.0-3.0 μm de ancho, finalizan en células conidiogenas de desarrollo fialídico que producen conidios y microaristas, agrupados en un sinema de 250.0-260.0 μm de diámetro, solitario, largo, hialino. Los conidios miden de 17.0-24.0 μm de largo y 3.0-4.0 μm de ancho, falcados, curvados, sin septos, poseen una sétula de 6.0-7.0 μm de largo en ambos extremos, hialinos. Microaristas de 50.0-55.0 μm de largo y 3.0-4.0 μm de ancho, curvadas, lisas y sin septos.

Sustrato: En hojas y ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 24 de agosto de 2013, R. Figueroa 1 (MICG 4957), 4 (MICG 4955) y 11 (MICG 4956). 15 de septiembre de 2013, R. Figueroa 20 (MICG 4953), 22 (MICG 4958), 36 (MICG 4959), 40 (MICG 4951) y 45 (MICG 4954). 17 de noviembre de 2013 R. Figueroa 90 (MICG 4950), 101 (MICG 4960), 104 (MICG 4952), 110 (MICG 4962), 115 (MICG 4963) y 119 (MICG 4961).

Observaciones: La producción de conidióforos agrupados en sinemas y de microaristas es característica del género. Esta especie es de amplia distribución en el mundo, fue descrita originalmente en Alemania (Paulus, et al., 2004). Se encontró fructificando durante agosto, septiembre y noviembre.

***Vermiculariopsiella immersa* (Desm.) Bender** (Figura 2, D)

Sinónimos

Dinemasporium immersum (Desm.) Sacc.

Excipula immersa Desm.

Vermiculariopsiella immersa (Desm.) Bender var. *Immersa*.

Vermiculariopsiella immersa var. *spiralis* Crous, M.J. Wingf. & W.B. Kendr.

Vermiculariopsis immersa (Desm.) Höhn.

Esporodoquio de 270.0-275.0 µm de diámetro, solitario, setoso, con una masa blanca de conidios supra yacente. Setas de 354.0-690.0 µm de largo, 9.0-11.0 µm de ancho, en el primer septo hasta 4.0-5.0 µm en el último septo, se desarrollan desde el estroma, con 7-10 septos, de 17-20 por esporodoquio, rectas o ligeramente curvadas, estrechándose hacia el ápice, de color café oscuro que va palideciendo hacia la parte superior. Conidióforos compactos en el esporodoquio, cortos, cilíndricos, de color café claro. Células conidiogénicas de 16.0-20.0 µm de largo y 4.0-5.0 µm de ancho, organizadas en columnas, monofialídicas, subcilíndricas, con paredes delgadas, que finalizan en un collarete acampanado, hialinas. Conidios de 13.5-20.0 µm de largo y 2.0-3.0 µm de ancho, en una masa blanca glutinosa, lisos, sin septos, cilíndricos con el ápice levemente curvado, con la base redondeada, hialinos.

Sustrato: En hojas y ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 15 de septiembre de 2013, R. Figueroa 28 (MICG 4973) y 32 (MICG 4972). 19 de octubre de 2013, R. Figueroa 57 (MICG 4971) y 73 (MICG 4970). 17 de noviembre de 2013, R. Figueroa 120 (MICG 4969).

Observaciones: *V. immersa* se caracteriza por fructificar en esporodoquios setosos con una masa de conidios hialinos. Esta especie ha sido reportada en Asia y América del Sur (Olivera, et al., 2008). Se encontró fructificando durante septiembre, octubre y noviembre.

***Yuccamyces cubensis* (R.F. Castañeda) R.F. Castañeda** (Figura 3, C y D)

Sinónimos

Sphaeridium cubense R.F. Castañeda [as '*cubensis*']

Esporodoquios de 290.0-300.0 μm de largo y 150.0-220.0 μm de ancho, dispersos, superficiales, pulvinados, rosáceos. Conidióforos de 35.0-37.0 μm de largo y 3.0-4.0 μm de ancho en la base, macronematosos, fasciculados, septados, ramificados, irregulares, erectos, rectos o flexuosos, lisos, hialinos. Células conidiógenas de 15.0-17.0 μm de largo y 2.0-3.0 μm de ancho poliblasticas, incorporadas en los conidióforos, terminales, simpodiales, cilíndricas, hialinas. Conidios de 18.0-22.0 μm de largo y 1.0-1.5 μm de ancho, cilíndricos hasta fusiformes, sin septos, catenulados, lisos, hialinos.

Sustrato: En hojas y ramitas de *Quercus* sp.

Material estudiado: Departamento de Guatemala, municipio de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Kilómetro 2.5 carretera a Santa Rosita y Calzada la Paz, zona 16, Parque Ecológico Cayalá. 24 de agosto de 2013, R. Figueroa 8 (MICG 4968) y 17 (MICG 4967). 19 de octubre de 2013, R. Figueroa 75 (MICG 4966).

Observaciones: *Y. cubensis* sobresale por fructificar en esporodoquios solitarios de color rosado y por sus conidios catenulados. Este género es de amplia distribución, se ha reportado en Cuba, América del Norte y América del Sur (Castañeda & Kendrick, 1991). Se encontró fructificando durante agosto y octubre.

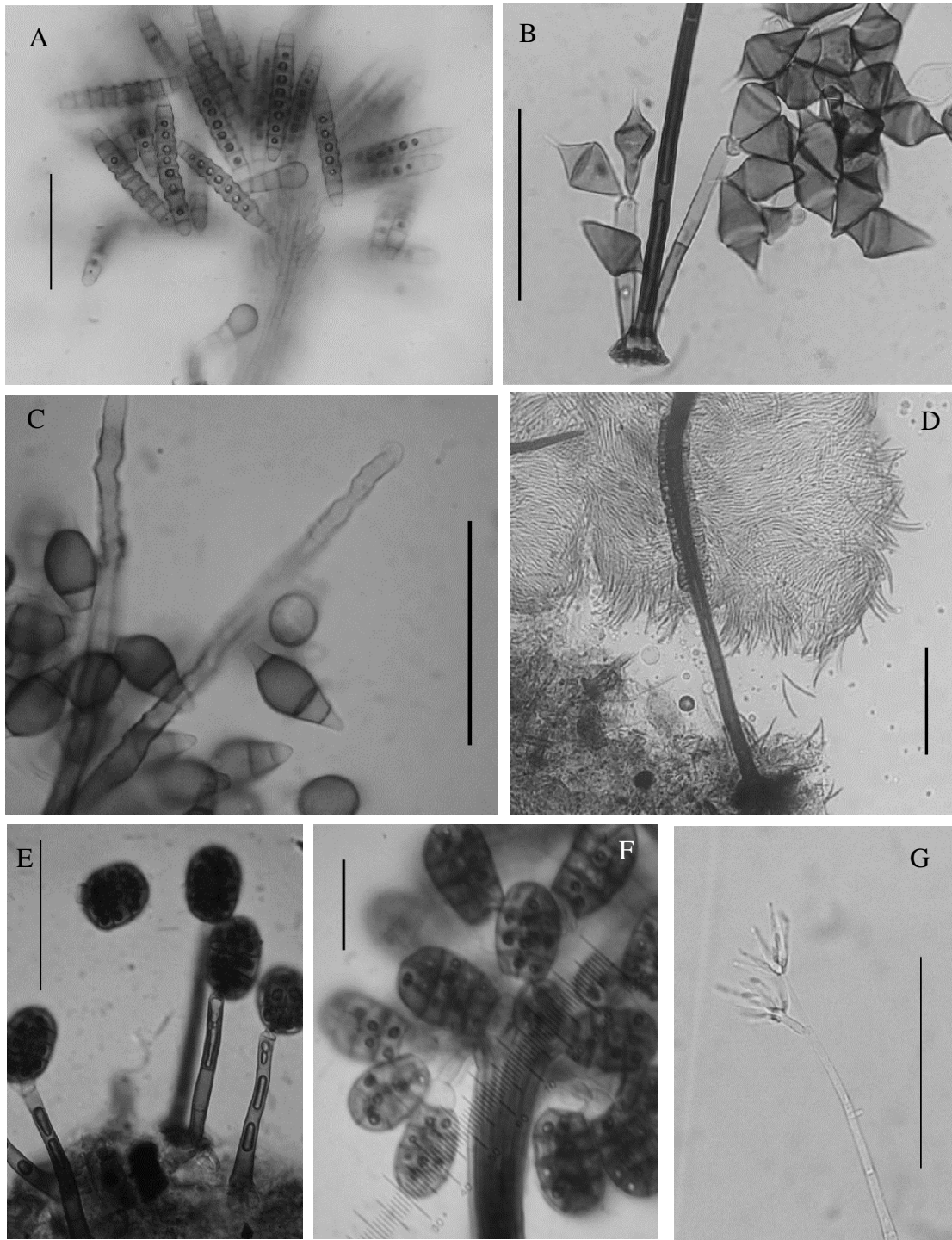


Figura 1. Hongos anamórficos de la Reserva Ecológica Cayalá. A. Sinema y conidios fusiformes multiseptados de *B. longisporum*. B. Conidióforos, seta y conidios rómbicos o bicónicos de *B. rombica*. C. Células conidiógenas y conidios de *C. pleuroconidiophorum*. D. Seta y conidios subulados de *C. guadalcanalensis*. E. Células conidiógenas y conidios globulosos de *J. globulosa*. F. Sinema y conidios elipsoidales muriformes de *S. stilboidea*. G. Conidióforo y fiálides de *M. elegans*. (Barras = 50 μm)

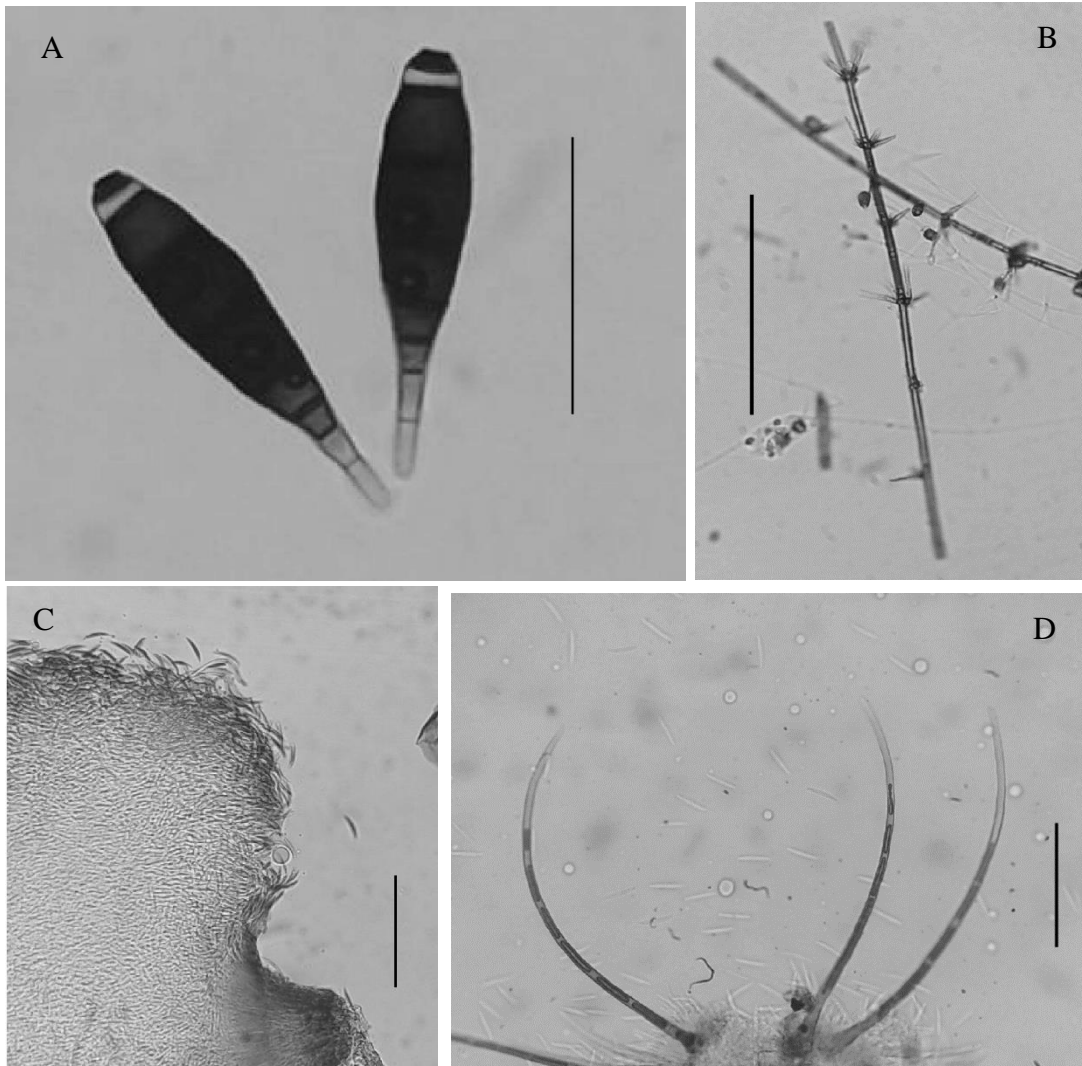


Figura 2. Especies de hongos anamórficos de la Reserva Ecológica Cayalá. A. Conidios obclavados de *N. megasperma*. B. Conidióforos y células conidiógenas opuestas y verticiladas de *P. matsushimae*. C. Sinema de *T. nivea*. D. Esporodocio, setas curvadas y conidios cilíndricos de *V. immersa*. (Barras = 50 μ m)

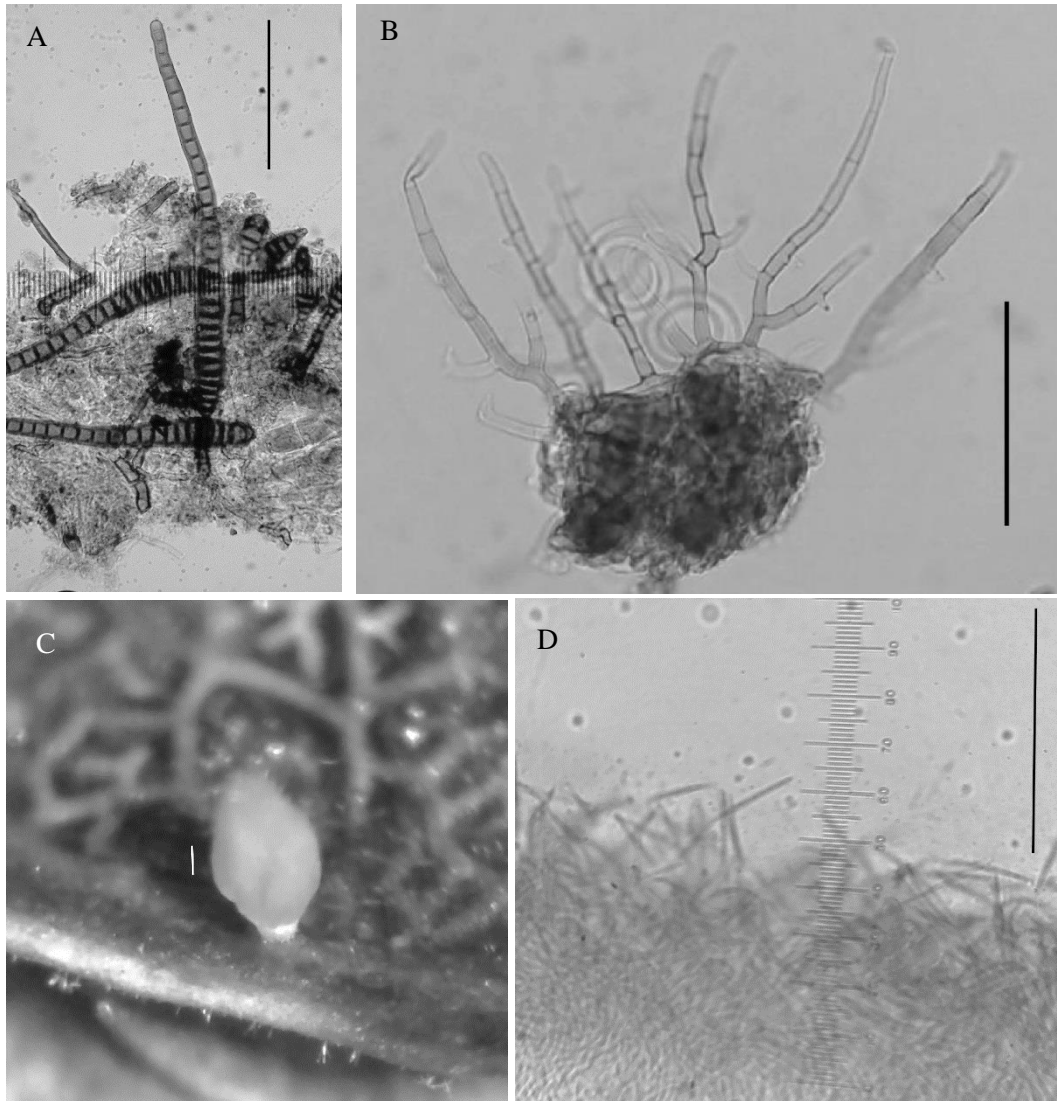


Figura 3. Hongos anamórficos de la Reserva Ecológica Cayalá. A. Conidióforos y conidios levemente curvados de *Ellisembia* sp. B. Conidióforos, células conidiógenas y conidios plegados de *Helicosporium* sp. C. Esporodocio de *Y. cubensis* sobre una hoja. D. Conidios alargados y cilíndricos de *Y. cubensis*. (Barras = 50 μ m)

B. Riqueza de especies

La riqueza máxima en la parcela muestreada se determinó por medio de una curva de acumulación de especies. Se observó que el número de especies aumentó desde el primer muestreo hasta el muestreo 31 a partir del cual alcanzó la asíntota.

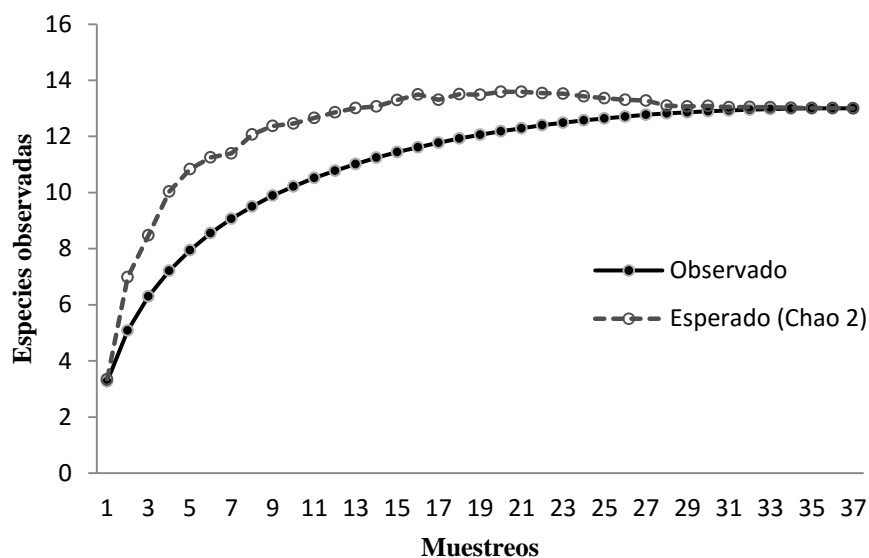


Figura 4. Curva de acumulación de especies, la línea gris punteada describe la riqueza esperada durante los muestreos, la línea negra describe la riqueza observada por el índice de Chao 2 (95% de intervalo de confianza).

C. Relación de las especies con las variables ambientales

Se realizaron dos análisis, uno de conglomerados para evidenciar la relación entre las variables ambientales y las fechas de muestreo y un análisis de correspondencia canónica (CCA) para mostrar la relación de dichas variables con la fructificación de las especies.

Las variables ambientales se relacionaron con las fechas de muestreo por medio de un análisis de conglomerados, el cual mostró la formación de dos grupos claramente separados. El primero fue constituido por los muestreos realizados en los meses de julio-septiembre y se caracterizó por valores de humedad del ambiente y microambiente arriba del 80% y temperaturas entre 19-22°C, principalmente. Por el contrario, el segundo grupo comprendió el muestreo del mes de noviembre, se caracterizó por un valor de humedad del ambiente de

79.5%, humedad de la hojarasca del 53.7% y una menor temperatura ambiente con respecto al primer grupo (Tabla 1, Figura 4).

Tabla 1. Variables ambientales registrados durante los muestreos

Parámetro ¹	Mes			
	Julio	Agosto	Septiembre	Noviembre
Humedad del microambiente (%)	85.7 ± 3.	83.7 ± 2.	84.1 ± 0.8	79.5 ± 1.5
Temperatura del microambiente (°C)	22.8 ± 0.	21.5 ± 0.	20.4 ± 0.4	20.7 ± 1.2
Humedad del ambiente (%)	85.0 ± 0.	83.0 ± 0.	87.0 ± 0.0	78.0 ± 0.0
Temperatura ambiente (°C)	22.0 ± 0.	20.0 ± 0.	19.0 ± 0.0	18.0 ± 0.0
Humedad de la hojarasca (%)	72.2 ± 4.	75.4 ± 3.	79.2 ± 2.2	53.7 ± 1.7
Profundidad de la hojarasca (cm)	1.8 ± 0.5	2.7 ± 0.7	3.4 ± 1.0	3.1 ± 0.9

¹ Media ± la desviación estándar.

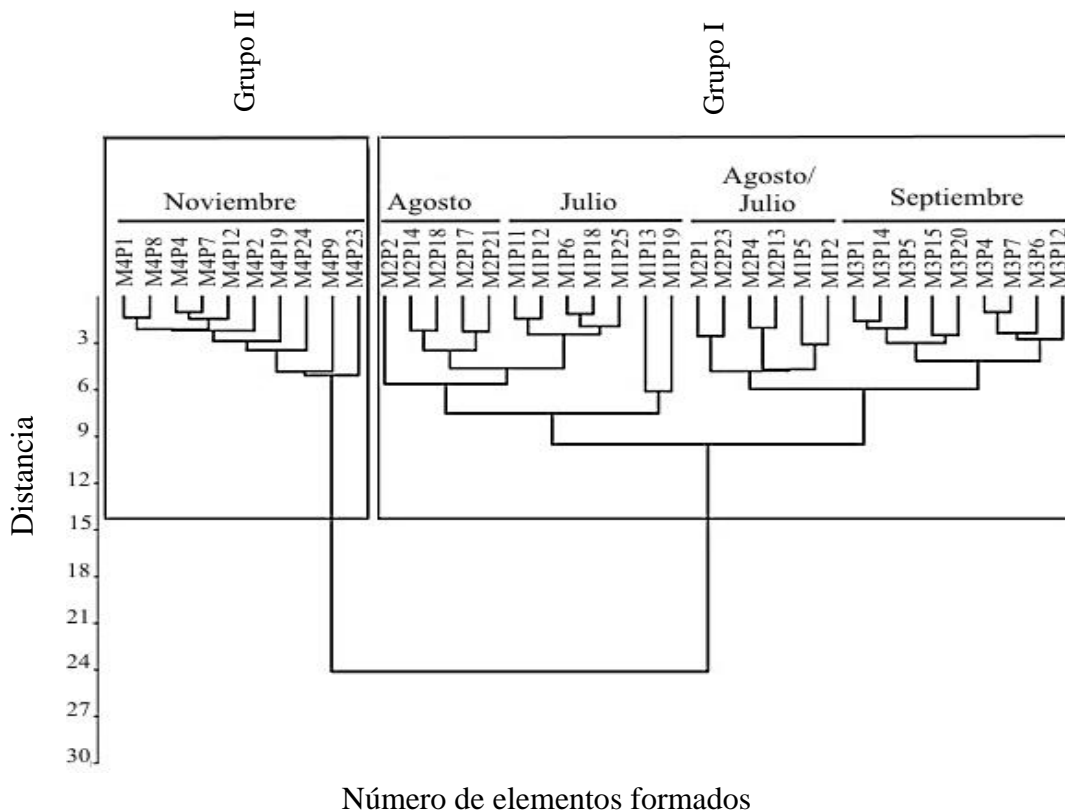


Figura 5. Análisis de conglomerados de las variables ambientales medidas en los muestreos. El dendrograma fue construido con base en distancias euclidianas. Los enmarcados en recuadro asocian condiciones ambientales similares.

La relación de las variables ambientales y su efecto sobre las especies mostró que la fructificación de *B. longisporum*, *B. rhombica*, *N. megasperma* y *J. globulosa* estuvo mayoritariamente influenciada por la temperatura del microambiente y la profundidad de la hojarasca, además de que se desarrollaron únicamente en el mes de noviembre. El resto de especies se desarrollaron en condiciones similares de temperatura ambiente, humedad de la hojarasca, humedad ambiente y humedad del microambiente y la mayoría fructificó durante todo el muestreo (Tabla 2, Figura 5).

Tabla 2. Fructificación de los hongos anamórficos por mes de muestreo

Especie	Mes			
	Julic	Agosto	Septiembre	Noviembre
<i>B. longisporum</i>				+ ¹
<i>B. rhombica</i>				+
<i>C. pleuroconidiophorum</i>	+	+	+	+
<i>C. guadalcanalensis</i>	+	+	+	+
<i>Ellisembia sp.</i>	+		+	+
<i>Helicosporium sp.</i>	+	+	+	+
<i>J. globulosa</i>				+
<i>S. stilboidea</i>			+	+
<i>M. elegans</i>	+	+	+	+
<i>N. megasperma</i>				+
<i>P. matsushimae</i>			+	+
<i>T. nivea</i>	+	+	+	+
<i>V. immersa</i>		+	+	
<i>Y. cubensis</i>	+		+	
Total	7	6	10	12

¹ Indica que la especie fue encontrada durante los muestreos realizados en dichos mese

Tabla 3. Frecuencia de los hongos anamórficos por sustrato¹

Especie	Sustrato (%)		
	Ramita	Semilla	Hoja
<i>B. longisporum</i>	100.0	0.0	0.0
<i>B. rhombica</i>	50.0	0.0	50.0
<i>C. pleuroconidiophorum</i>	88.5	7.6	3.9
<i>C. guadalcanalensis</i>	77.8	0.0	22.2
<i>Ellisemia sp.</i>	90.0	10.0	0.0
<i>Helicosporium sp.</i>	60.0	0.0	40.0
<i>J. globulosa</i>	100.0	0.0	0.0
<i>S. stilboidea</i>	100.0	0.0	0.0
<i>M. elegans</i>	27.3	9.1	63.3
<i>N. megasperma</i>	33.4	33.3	33.3
<i>P. matsushimae</i>	100.0	0.0	0.0
<i>T. nivea</i>	14.3	0.0	85.7
<i>V. immersa</i>	40.0	0.0	60.0
<i>Y. cubensis</i>	0.0	0.0	100.0

¹El porcentaje fue calculado con base en la presencia de las especies en los diferentes sustratos a lo largo del muestreo

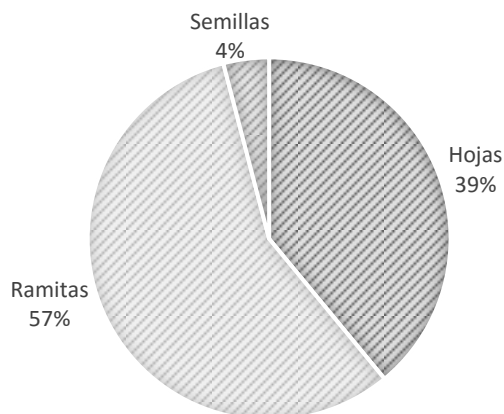


Figura 7. Preferencia de sustratos de los hongos anamórficos estudiados. Las secciones del gráfico circular describen los porcentajes de presencia de hongos anamórficos en los diferentes sustratos durante los cuatro muestreos realizados.

VIII. DISCUSIÓN

En este estudio se realizó la descripción taxonómica, la determinación de la riqueza de especies de microhongos anamórficos que se asocian a la hojarasca de la Reserva Ecológica Cayalá, ubicado en la Ciudad de Guatemala y además las especies encontradas se relacionaron con las variables ambientales, preferencia de sustrato y temporalidad de fructificación. Es importante resaltar que todas las especies identificadas son nuevos registros para el país.

Para verificar la distribución geográfica de las especies identificadas, se consultaron las bases de datos Mycotaxon, Cybernome y Cyberliber, en las cuales se comprobó que *B. longisporum*, *Helicosporium* sp., *M. elegans*, *T. nivea* y *Y. cubensis* han sido reportadas en todos los continentes. Además, *B. rhombica*, *C. pleuroconidiophorum*, *J. globulosa*, *P. matsushimae* y *V. immersa*, se han encontrado solo en climas tropicales y neotropicales, por lo que no es raro que estén presentes en Guatemala. *C. guadalcanalensis* y *N. megasperma* han sido reportadas en regiones tropicales de Indonesia y Oceanía, sin embargo no han sido encontradas con anterioridad en América, por lo que su hallazgo es de suma importancia para la distribución global de estas especies (Rifai, 2008). Otras especies como *Ellisemia* sp. y *S. stilboidea* no habían sido recolectadas en el neotrópico, por lo que constituyen también un nuevo registro para esta área (Karandikar & Patwardhan, 1986; Delgado, 2013).

En el análisis de la riqueza, la curva de acumulación de especies estimada por el índice Chao 2 fue mayor que la observada en los primeros muestreos realizados (meses de julio, agosto y septiembre). Esto pudo deberse a que en un principio la técnica utilizada para extraer las estructuras fúngicas aún no había sido perfeccionada, por lo que fueron pocas las especies identificadas. Sin embargo, conforme transcurrió el tiempo, la técnica fue mejorada y la cantidad de hongos identificados aumentó, tal y como lo demostró dicha curva.

Es interesante mencionar que la asíntota de la curva de acumulación de especies se alcanzó a partir de los muestreos realizados en el mes de noviembre. Aunque es muy difícil que en los estudios de microhongos se logre llegar a este punto (Bills & Polishook, 1994), en este estudio esto se debió a que la cantidad de muestreos realizados permitió recolectar e

identificar la mayor cantidad de especies (Ludwing & Reynolds, 1988). También, pudo deberse a que el tamaño de la parcela indicado en la literatura es en realidad apropiado para muestrear este tipo de hongos (Ulloa y Hanlin, 1978). Por último, el hecho que las muestras de hojarasca provenían solo de *Quercus* sp., las especies encontradas debían tener la capacidad de colonizar este sustrato específico, lo cual restringió el número de especies que podrían ser encontradas en el mismo (Castañeda, Osorio, Canal y Galeano, 2010).

Con respecto a la temporalidad de fructificación, doce especies se desarrollaron durante los meses de julio, agosto y septiembre, cuando las condiciones climáticas y del microambiente fueron similares y, además, fue en ese lapso en el que se encontraron tanto hongos con hifas de color oscuro, así como dos especies con hifas hialinas (*Y. cubensis* y *V. immersa*), las cuales ya no se observaron en noviembre. Lo anterior concuerda con Castañeda, et al. (2010) quienes indicaran que la presencia de células conidiógenas, conidios hialinos y paredes delgadas, los hace más vulnerables a la disminución de la humedad y temperatura, ya que carecen de la protección que brinda la melanina

Como se mencionó, en noviembre se observó un descenso en la temperatura y humedad del ambiente y microambiente y fue en este lapso que aparecieron por primera vez *B. longisporum*, *B. rhombica*, *J. globulosa* y *N. megasperma*, todas ellas con hifas de color oscuro, paredes gruesas en los conidios, conidióforos o células conidiógenas y en el caso de *B. longisporum* formación de sinemas. Por tales características estas especies pueden ser más resistentes a la desecación y a la exposición a la luz solar, ya que en las paredes celulares contienen melanina que tiene la capacidad de absorber y disipar la luz ultravioleta (Heredia, Alarcón, Hernández, Ferrera y Almaraz, 2014).

Lo anterior también fue comprobado por el análisis de correspondencia canónica, este indicó que la variación de las condiciones macro y micro ambientales observadas conforme transcurrió la época lluviosa, se asoció con los diferentes estadios de degradación del material vegetal, ya que las especies fúngicas experimentan una sucesión en cuanto a la fructificación. A medida que la hojarasca se degrada, las comunidades fúngicas sufren cambios secuenciales en su composición y potencial de degradación, debido a variaciones en la disponibilidad de

nutrientes, humedad, pH, tensión de oxígeno y temperatura, etc. (Valenzuela, Leiva y Godoy, 2001).

Además, es probable que las especies más comunes y que aparecieron durante todo el lapso de muestreo (*C. guadalcanalensis*, *C. pleuroconidiophorum*, *Helicosporium sp.*, *M. elegans* y *T. nivea*), podrían exhibir una estrategia de vida tolerante al estrés, lo que les permite crecer en condiciones ambientales adversas y con pocos nutrientes, comparado con otras comunidades de hongos anamórficos. Por el contrario, *B. longisporum*, *B. rhombica*, *J. globulosa* y *N. megasperma* que solo se encontraron en el mes de noviembre, puede deberse a que son ruderales con periodos de vida cortos pero con un alto potencial reproductivo. Además se relacionaron en su mayoría con la profundidad de la hojarasca, lo que puede asociarse al mayor porcentaje de humedad que se almacena en esta capa de sustrato y temperatura ambiente que fue menor en el mes de noviembre en comparación con los demás muestreos (Cannon & Sutton, 2004).

En cuanto a preferencia de sustrato, las diferencias entre las especies puede deberse a que la distribución de estos hongos en los restos vegetales no es homogénea, ya que algunas especies se especializan en colonizar sustratos con determinadas características físico químicas, de manera que las diferentes comunidades fúngicas puedan realizar los procesos de degradación de forma eficiente (Lodge, 1997; Cannon & Sutton, 2004). Asimismo, la preferencia de sustrato podría contribuir a la heterogeneidad espacial de la comunidad fúngica (Lodge & Cantrell, 1995).

Por otro lado, el hecho de haber identificado solo 14 especies se debió a que se usó el método de la cámara húmeda, sin embargo en este estudio fue suficiente para lograr reconocer la mayor cantidad de especies que fructifican sobre del sustrato. Otros métodos tales como el aislamiento de hongos anamórficos en medios de cultivo, a partir de filtrados de hojarasca pueden encontrar una cantidad más grande de especies, sin embargo se limitan solo a aquellas que son susceptibles de ser aisladas por estas metodologías, como lo demostró un estudio realizado con muestras de hojarasca provenientes de la península de Osa, Costa Rica, en la cual se aislaron entre 78 y 134 especies, respectivamente (Bills & Polishook, 1994).

La diversidad de hongos anamórficos en la mayor parte del neotrópico es un tema muy poco explorado y las características climáticas de la región la convierten en un área adecuada para encontrar una amplia riqueza (Heredia, et al., 2013). Debido a su pequeño tamaño, dichos hongos ocupan sitios diminutos dentro del hábitat, de manera que los microhabitats son importantes en su estudio. Esta es una de las razones por las cuales son poco estudiados y en particular en Guatemala que se carece de investigaciones al respecto. Por tal razón este trabajo sienta las bases para el estudio de hongos anamorficos en el país y a la vez proporciona un valor biológico a la Reserva Ecológica Cayála, con el cual puede justificarse aún más su conservación. Como se mencionó antes es importante resaltar que todas las especies identificadas son nuevos registros para el país.

IX. CONCLUSIONES

- Se documentaron 14 especies de hongos anamórficos, las cuales fueron *B. longisporum*, *B. rhombica*, *C. pleuroconidiophorum*, *C. guadalcanalensis*, *Ellisembia* sp., *Helicosporium* sp., *J. globulosa*, *S. stilboidea*, *M. elegans*, *N. megasperma*, *P. matsushimae*, *T. nívea*, *V. immersa* y *Y. cubensis*.
- La fructificación de *B. longisporum*, *N. megasperma*, *J. globulosa* y *B. rhombica* se vio principalmente influenciada por la temperatura del microambiente y la profundidad de la hojarasca, en tanto que para el resto de las especies fueron influenciadas por la humedad de la hojarasca, humedad y temperatura del ambiente y humedad del microambiente.

X. RECOMENDACIONES

- Incluir mayor número de muestreos para encontrar otras asociaciones con las variables ambientales y su influencia en la fructificación de las especies.
- Evaluar el potencial enzimático de las especies encontradas y su aplicación biotecnológica.
- Evaluar otros factores que influyen en el crecimiento de los hongos anamorficos tales como la concentración de oxígeno, pH, composición de los nutrientes, niveles de CO₂, relación carbono nitrógeno de los sustratos, etc.
- Fomentar y continuar con estudios que aporten datos sobre la diversidad de hongos anamórficos en distintos ecosistemas de Guatemala.

XI. REFERENCIAS

- Alexopoulos, C., Mims, C. & Blackwell, M. (1996). *Introductory mycology*. (4th Ed.). New York: John Wiley and Sons Inc.
- Allegrucci, N., Cabello, M. & Arambarri, A. (2008). Diversity of saprotrophic anamorphic ascomycetes from native forests in argentina: an updated review. *Darwiniana*, 47(1), 108-124.
- Arias, R., Heredia, G. y Mena-Portales, J. (2010). Adiciones al conocimiento de la diversidad de los hongos anamorfos del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz III. *Acta Botánica Mexicana*, 90, 19-42.
- Baker, W., Partridge, E. & Morgan-Jones, G. (2002). Notes on Hyphomycetes. LXXXV. *Junewangia*, a genus in which to classify four *Acrodictys* species and a new taxon. *Mycotaxon*, 81, 293-319.
- Blackwell, M. (2011). The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species?. *American Journal of Botany*, 98(3), 426-438.
- Bills, G. & Polishook, J. (1994). Abundance and Diversity of Microfungi in Leaf Litter of a Lowland Rain Forest in Costa Rica. *Mycologia*, 86(2), 187- 198.
- Cai, Y., Chapman, S., Buswell, J. & Chang, S. (1999). Production and distribution of endoglucanase, cellobiohydrolase and β -glucosidase components of the cellulolytic system of *Volvariella volvacea*, the edible straw mushroom. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(2), 553–559.
- Cannon, P. & Sutton, B. (2004). Microfungi on wood and plant debris (Pp. 217-239). In Mueller, G., Bills, G. & Foster, M. *Biodiversity of Fungi, Inventory and Monitoring Methods*. Burlington: Elsevier Academic Press.
- Castañeda, M., Osorio, A., Canal, N. y Galeano, P. (2010). Especies, distribución y hospederos del género *Anastrepha schiner* en el departamento del Tolima, Colombia. *Agronomia Colombianam*, 28(2), 265-271.

- Castañeda, R. & Kendrick, B. (1991). Ninety-nine conidial fungi from Cuba and three from Canada. *University of Waterloo Biology Series*, 35, 1-132.
- Castañeda, R., Heredia, G., Arias, R., Saikawa, M., Minter, D., & Stadler, M. (2007). Anamorphic fungi from submerged plant material: *Phaeomonilia pleiomorpha*, *P. corticola* and *Cacumisporium pleuroconidiophorum*. *Mycotaxon*, 100, 327-336.
- Cole, G. & Samson, R. (1979). *Patterns of development in conidial fungi*. London: Pitman Publishing Limited.
- Delgado, G. (2013). South Florida microfungi: a new species of *Ellisembia* (hyphomycetes) with new records from the U.S.A. *Mycotaxon*, 123, 445-450.
- Dickinson, C. & Pugh, G. (1974). *Biology of plant litter decomposition*. London: Academic Press.
- Dighton, J. (1995). Nutrient cycling in different terrestrial ecosystems in relation to fungi. *Canadian Journal of Botany*, 73, 1349–1360.
- Dighton, J., White, J. & Oudemans, P. (2005). *The Fungal Community: its organization and role in the ecosystem*. (3rd Ed.). Florida: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Dix, N. & Webster, J. (1995). *Fungal ecology*. London: Chapman y Hall.
- Ellis, M. (1976). *Demateaceus Hyphomycetes*. England: Commonwealth Mycological Institute.
- Esser, K., Kubicek, C. & Druzhinina, I. (2007). *The Mycota IV: Environmental and Microbial Relationships*. (2nd Ed.). Viena: Springer.
- Farley, C. & Santosa, S. (2002). Regulation of expression of the *Rhizopus oryzae* uricase and urease enzymes. *Canadian Journal of Microbiology*, 48(12), 1104–1108.
- Frey, S., Elliott, E. & Six, J. (2003). Reciprocal transfer of carbon and nitrogen by decomposer fungi at the soil-litter interface. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 1001–1004.

- Gamboa, M. y García, R. (2008). Potencial biológico y creatividad química de hongos microscópicos del trópico americano (Pp. 20-38). En Heredia, G. *Tópicos sobre diversidad, ecología y biotecnología de los hongos microscópicos*. Veracruz: Prograf S.A. de C.V.
- Gams, W. (1992). *The analysis of communities of saprophytic microfungi with special reference to soil fungi*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- García, D. (2005). Taxonomía de los hongos Ascomicetos del suelo. (Tesis de doctorado), Universidad Rovira i Virgili, Facultad de Medicina y Ciencias de la Salud, España.
- Glenn, J., Morgan, M., Mayfield, M., Kuwahara, M. & Gold, M. (1983). An extracellular H₂O₂-requiring enzyme preparation involved in lignin biodegradation by the white-rot basidiomycete *Phanerochaete chrysosporium*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 114, 1077–1083.
- Godeas, A., Fracchia, S., Scervino J. & Rodríguez, M. (2008). Interacciones en el suelo (Pp. 147-160). En Heredia, G. *Tópicos sobre diversidad, ecología y biotecnología de los hongos microscópicos*. Veracruz: Prograf S.A. de C.V.
- Goos, R. (1987). Fungi with a twist: The Helicosporous Hyphomycetes. *Mycologia*, 79, 1-22.
- Heal, W., Anderson, M. & Swift, M. (1997). Plant litter quality and decomposition: an historical overview (Pp. 3-30). In Cadisch, G. & Giller, K. *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. Wallingford: CABI.
- Hedger, J., Lewis, P. & Gitay, H. (1993). *Litter trapping by fungi in moist tropical forest*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Heredia, C., Alarcón, A., Hernández, L., Ferrera, R. y Almaraz, J. (2014). Diversidad, ecología e importancia potencial de los hongos endófitos septados oscuros en México. *Botanical Sciences*, 92(3), 321-333.
- Heredia, G., Castañeda, R. y Cappello, S. (2008a). Biología e importancia de los hongos microscópicos filamentosos (Pp. 8-28). En Heredia, G. *Tópicos sobre diversidad,*

ecología y biotecnología de los hongos microscópicos. Veracruz: Prograf S.A. de C.V.

Heredia, G. (2008). *Trópicos sobre diversidad, ecología y uso de los hongos microscópicos*. Veracruz: Prograf S.A. de C.V.

Heredia, G., Arias, M. y Bacerra, C. (2008b). Análisis del conocimiento de los hongos anamorfos saprobios en México (Pp. 84-87). En Heredia, G. *Tópicos sobre diversidad, ecología y biotecnología de los hongos microscópicos*. Veracruz: Prograf S.A. de C.V.

Heredia, G., Castañeda, R., Becerra C. y Arias, R. (2006). Contribución al conocimiento de los hongos anamorfos saprobios del estado de Tabasco. *Revista Mexicana de Micología*, 23, 53-62.

Heredia, G., Mena, J., Mercado, A. y Gómez, M. (2013). Nuevos registros de hongos anamorfos tropicales asociados a restos vegetales para México. *Revista Mexicana de Micología*, 37, 69-81.

Heredia, G., Reyes, M., Arias, R., Mena-Portales, J. y Mercado, A. (2004). Adiciones al conocimiento de la diversidad de los hongos conidiales del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz. *Acta Botánica Mexicana*, 66, 1-22.

Hibbett, D., Binder, J., Bischoff, M., Blackwell, P., Cannon, O., Eriksson, S., Huhndorf, T., ... Zhang, N. (2007). A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research* 111, 509-547.

Higuchi, T. (1990). Lignin biochemistry: biosynthesis and biodegradation. *Wood Science and Technology*, 24, 23-63.

Hoog, G. & Guarro, J. (1995). *Atlas of Clinical Fungi*. Baarn: Centraalbureau voor Schimmelcultures.

Hughes, S. J. (1953). Conidiophores, conidia and classification. *Canadian Journal of Botany*, 31(5), 577-659.

- Jensen, V. (1974). Decomposition of angiosperm tree leaf litter (Pp. 69-104). In Dickinson, C. & Pugh, G. *Biology of plant litter decomposition I*. London: Academic Press.
- Joner, E., Van Aarle, I. & Vosatka, M. (2000). Phosphatase activity of extra-radical arbuscular mycorrhizal hyphae. *Plant Soil*, 226, 199–210.
- Karandikar, K. & Patwardhan, P. (1986). Two new generic reports to fungi of India. *Current Science*, 55(4), 197-198.
- Kendrick, B. & Nag Raj, T. (1979). Morphological Terms in Fungi Imperfecti (Vol. 1, Pp. 43-55). In Kendrick, B. *The whole fungus*. Ottawa: National Museums of Canada and the Kananaskis Foundation.
- Kirk, P., Cannon, P., Minter, D. & Stalpers, J. (2008). *Dictionary of the Fungi*. (10th Ed.). London: CABI.
- Li, D. & Kendrick, B. (1995). A year-round study on functional relationships of airborne fungi with meteorological factors. *International Journal of Biometeorology*, 39, 74–80.
- Lodge, D. (1997). Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 6(5), 681-688.
- Lodge, D. & Cantrell, S. (1995). Fungal communities in wet tropical forests: variation in time and space. *Canadian Journal of Botany*, 73(1), 1391-1398.
- Ludwing, J. & Reynolds, J. (1988). *Statistical ecology. A primer on methods and computing*. New York: John Wiley & Sons.
- Marzluf, G. (1997). Genetic regulation of nitrogen metabolism in the fungi. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 61(1), 17–32.
- Matsushima, T. (1971). *Microfungi of the Solomon Islands and Papua-New Guinea*. Osaka: Nippon Printing Publishing.

- Méndez, A. (1994). Parques ecológicos en la ciudad de Guatemala. (Tesis de graduación: Biólogo). Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Guatemala.
- Melillo, J, Aber J. & Muratore, J. (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63(3), 621–626.
- Minter, D., Kirk, P. & Sutton, B. (1982). Thallic phialides. *Transactions of the British Mycological Society*, 80, 39-66.
- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza: M&T-Manuales y Tesis.
- Olivera, M., Pascholati, L. & Costa, L. (2008). Espécies de *Vermiculariopsiella* (Hyphomycetes) asociadas a substratos vegetais em fragmento de Mata Atlântica, Serra da Jibóia, Estado da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 31(4), 659-665.
- Paulus, B., Gadek, P. & Hyde, K. (2004). Phylogenetic and morphological assessment of five new species of *Thozetella* from an Australian rainforest. *Mycologia*, 96(5), 1074–1087.
- Pirozynski, K. (1963). *Beltrania* and related genera. *Mycological Papers*, 90, 7-11.
- Polak, E., Hermann, R., Kües, U. & Aebi, M. (1997). Asexual sporulation in *Coprinus cinereus*: structure and development of conidiophores and conidia in an Amut Bmut homokaryon. *Fungal Genetics and Biology*, 22(2), 112–126.
- Ponge, J. (1991). Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter. *Plant Soil*, 138, 99–113.
- Quiñonez, J. (2006). Estudio sobre la riqueza y la abundancia de especies de aves en dos áreas de bosque con diferente grado de perturbación antropogénica. (Tesis de graduación: Biólogo). Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Guatemala.

- Rifai, M. (2008). Another note on *Podoconis megasperma* Boedijn (Hyphomycetes). *Reinwardtia*, 12(4), 277-279.
- Rodríguez, A., Falcon, M., Carnicero, A., Perestelo, F., De La Fuente, G. & Trojanowski, J. (1996). Laccase activities of *Penicillium chrysogenum* in relation to lignin degradation. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 45, 399-403.
- Angulo, J., Mediavilla, A. & Domínguez, E. (1999). Conidia of *Alternaria* in the atmosphere of the city of Cordoba, Spain in relation to meteorological parameters. *International Journal of Biometeorology*, 43, 45–49.
- Samson, R. (1974). *Paecilomyces* and some allied Hyphomycetes. *Studies in Mycology*, 6, 1-119.
- Seifert, K. (1985). A monograph of *Stilbella* and some allied Hyphomycetes. *Studies in Mycology*, 27, 1-235.
- Seifert, K., Morgan-Jones, G., Gams, W. & Kendrick, B. (2011). *The genera of Hyphomycetes*. Hong Kong: APS press.
- Sinsabaugh, R., Carreiro, M. & Alvarez, S. (2002). Enzyme and microbial dynamics during litter decomposition (Pp. 249-266). In Burns, R. & Dick, R. *Enzymes in the Environment*. New York: Marcel Dekker.
- Stchigel, A. y Cano, J. (2008). Estado actual del conocimiento de los hongos ascomicetos del suelo en España (Pp. 65-78). En Heredia, G. *Tópicos sobre diversidad, ecología y biotecnología de los hongos microscópicos*. Veracruz: Prograf S.A. de C.V.
- Sussman, A. (1981). Environmental controls: ecological aspects discussant's introduction (Pp. 377-384). In Turian, G. & Hohl, H. *The fungal spore morphogenetic controls*. London: Academic Press Ltd.
- Sutton, B. (1980). *The Coelomycetes. Fungi Imperfecti with Pycnidia, Acervuli and Stromata*. Surrey: Commonwealth Mycological Institute.

- Tehler, A., Farris, J., Lipscomb, D. & Källersjö, M. (2000). Phylogenetic analyses of the fungi based on large rDNA data sets. *Mycologia*, 92(3), 459-474.
- Ulloa, M. y Hanlin, R. (1978). *Atlas de Micología básica*. México: Concepto, S.A.
- Valenzuela, E., Leiva, S. y Godoy, R. (2001). Variación estacional y potencial enzimático de microhongos asociados con la descomposición de hojarasca de *Nothofagus pumilio*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74(4), 737-749.
- Valenzuela, E. y Toro, V. (2008). Hongos rizosféricos y actividad enzimática (Pp. 35-48). En Heredia, G. *Tópicos sobre diversidad, ecología y biotecnología de los hongos microscópicos*. Veracruz: Prograf S.A. de C.V.
- Webster, J. & Weber, R. (2007). *Introduction to Fungi*. (3rd Ed.). England: Cambridge University Press.
- Yadav, R. & Tarafdar, J. (2003). Phytase and phosphatase producing fungi in arid and semi-arid soils and their efficiency in hydrolyzing different organic compounds. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 745–751.

Ricardo Andres Figueroa Ceballos

Autor

Licda. María del Carmen Bran González

Asesor

Lic. Osberth Isaac Morales Esquivel

Asesor

MSc. Alba Marina Valdes de García

Revisora

MSc. Alba Marina Valdes de García
Directora de Escuela Química Biológica

Dr. Rubén Velásquez Miranda, PhD

Decano