

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA
ESCUELA DE QUÍMICA BIOLÓGICA

**ESTUDIO TAXONÓMICO DE MICROHONGOS ANAMÓRFICOS EN LA
HOJARASCA DEL BOSQUE NUBOSO DEL VOLCÁN ACATENANGO**

Hans Ivó Roche Villagrán

Estudiante de la carrera de
Química Biológica

Guatemala, noviembre de 2020

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA
ESCUELA DE QUÍMICA BIOLÓGICA

**ESTUDIO TAXONÓMICO DE MICROHONGOS ANAMÓRFICOS EN LA
HOJARASCA DEL BOSQUE NUBOSO DEL VOLCÁN ACATENANGO**

INFORME DE PROYECTO DE INVESTIGACIÓN

Presentado por

Hans Ivó Roche Villagrán

Estudiante de la carrera de
Química Biológica

Guatemala, noviembre de 2020

JUNTA DIRECTIVA

M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto	Decano
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	Vocal Primero
Dr. Roberto Enrique Flores Arzú	Vocal Segundo
Lic. Carlos Manuel Maldonado Aguilera	Vocal Tercero
Br. Giovanni Rafael Funes Tovar	Vocal Cuarto
Br. Carol Merari Caceros Castañeda	Vocal Quinto
Licda. Miriam Roxana Marroquín Leiva	Secretaria

ACTO QUE DEDICO

A mis amigos y a las personas que creyeron en mí.

A la licenciada María del Carmen Bran González por todos sus consejos y por compartir su conocimiento conmigo.

AGRADECIMIENTO

A Dios.

A mi familia.

A mis amigos por su indispensable ayuda en todo momento.

Finalmente, a todas aquellas personas que de alguna manera se vieron involucradas en la realización del presente trabajo.

ÍNDICE

I. RESUMEN.....	1
II. ÁMBITO DE LA INVESTIGACIÓN	2
III. ANTECEDENTES.....	3
A. El Reino Fungi	3
B. Hongos miceliales	4
1. Reproducción asexual	5
2. Formación de cuerpos fructíferos	9
3. Aspectos ecológicos de la diseminación de conidios	10
C. Descomposición de la hojarasca.....	11
1. Hongos anamórficos y degradación de la hojarasca	12
D. Estudios realizados sobre taxonomía de hongos anamórficos.....	13
E. Descripción del área de estudio	14
IV. JUSTIFICACIÓN.....	16
V. OBJETIVOS.....	17
VI. MATERIALES Y MÉTODOS	18
A. Universo y muestra.....	18
B. Recursos.....	18
C. Materiales	18
VII. RESULTADOS	24
A. Descripción taxonómica	24
B. Riqueza de especies.....	34
C. Relación de las especies con las variables ambientales.....	34
VIII. DISCUSIÓN	38
IX. CONCLUSIONES	41
X. RECOMENDACIONES	42
XI. REFERENCIAS	43

I. RESUMEN

Los hongos anamórficos, conidiales o mitospóricos son un grupo artificial de microorganismos heterogéneos agrupados por características morfológicas similares que se encuentran principalmente en el *Phylum* Ascomycota. Dichos hongos se encuentran dentro de los principales agentes de la descomposición de la hojarasca en el suelo de los bosques, lo que es esencial en el ciclo de la materia orgánica

Las especies de hongos anamórficos presentan gran diversidad en la naturaleza, sin embargo, los estudios de estos son muy escasos. En Guatemala han sido poco estudiados, este proyecto de investigación constituye el primero trabajo realizado en el bosque del volcán de Acatenango, lo cual evidencia parte del valor biológico de dicha área en beneficio de la conservación de este entorno natural.

Por lo anterior, esta investigación identificó taxonómicamente y registró hongos anamórficos que se desarrollan en la hojarasca, por medio de la observación de estructuras fúngicas, logrando documentar 7 especies y 3 géneros de hongos anamórficos: *Anungitea uniseptata*, *Cacomisporium pleuroconidiophorum*, *Candelabrum microsporum*, *Cladosporium* sp., *Gliocladiopsis elghollii*, *Helicosporium* sp., *Hobsonia mirabilis*, *Periconia byssoides*, *Phaeoisaria aquatica* y *Vermiculariopsiella* sp.

Los vínculos observados entre las variables ambientales y las especies reportadas mostraron que la presencia de *C. microsporum*, *H. mirabilis* y *P. aquatica* se correlacionó con la humedad del ambiente y de la hojarasca, mientras que el resto de los microhongos se correlacionaron con la temperatura del microambiente, la temperatura ambiental y la profundidad de la hojarasca.

II. ÁMBITO DE LA INVESTIGACIÓN

Los hongos anamórficos o conidiales son un grupo que se caracteriza por carecer de estado de reproducción sexual, es decir presentan únicamente esporulación mitótica, conidial asexual. De estos hongos existen muy pocas investigaciones en Guatemala, a pesar de que es muy rica en diversidad, la cual se encuentra en peligro por factores como la contaminación y deforestación, por lo que el estudio de estos microorganismos es muy importante.

Por lo anterior, en este estudio se propone identificar taxonómicamente hongos anamórficos encontrados en la hojarasca del bosque nuboso del volcán Acatenango, con el fin de incrementar el conocimiento de la diversidad fúngica del país y mostrar la importancia de su conservación, así mismo esta investigación forma parte del proyecto “Diversidad de macrohongos y microhongos de Guatemala” que se ejecuta en la unidad de biodiversidad, tecnología y aprovechamiento de hongos, del departamento de Microbiología de la Escuela de Química Biológica, de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

III. ANTECEDENTES

A. El Reino Fungi

Este Reino tiene una gran diversidad de organismos y se considera que contiene cerca de 3.8 millones de especies, lo cual lo hace uno de los grupos de mayor biodiversidad en el mundo, sin embargo, solamente se han descrito cerca de 120,000 especies (Hawksworth & Lücking, 2017). Actualmente está compuesto de diez filos: Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Entomophthorales, Glomeromycota, Monoblepharidomycota, Microsporidia, Neocallimastigomycota, Zygomycota 1 y Zygomycota 2 (Blackwell, 2011). Cabe mencionar que Ascomycota y Basidiomycota son por mucho los grupos más grandes en número de especies en este Reino (Petersen, 2013).

Los hongos pueden utilizar prácticamente cualquier material como sustrato, por lo que participan como recicladores y descomponedores de la materia orgánica, en especial de la vegetal (Mueller, Bills & Foster, 2004).

Algunas características generales de los hongos son: pared celular compuesta por glucanos y quitina, alimentación por absorción, estado vegetativo uni o multinucleado y esporas microscópicas (móviles en determinados grupos). Son ubicuos y están presentes en ambientes terrestres y en agua dulce más que en ambientes marinos, además tienen un papel ecológico importante como saprobios, simbióticos o parásitos (Webster & Weber, 2007).

Los hongos son organismos complejos con una gran variedad de estructuras somáticas y de reproducción que pueden ser macroscópicas o microscópicas. Dentro de las principales en los hongos filamentosos se encuentran las hifas, las cuales son estructuras microscópicas tubulares y en conjunto forman el micelio. Las hifas pueden ser incoloras o hialinas y oscuras o demateáceas; el color de estas últimas se debe a la presencia de melanina en la pared. En algunos casos se observa la formación de paredes transversales que dividen las hifas en segmentos o células, llamados septos, las cuales son características de filos Ascomycota y Basidiomycota (Cepero, Restrepo, Franco, Cárdenas y Vargas, 2012).

Durante el ciclo de vida, los hongos pueden presentar dos tipos de reproducción: sexual y asexual. Algunas especies tienen la capacidad de reproducirse en estas dos formas, mientras que otros solo se limitan a una de ellas. Dentro de las principales estructuras sexuales de reproducción macroscópicas destacan los ascocarpos o ascomas en el filo Ascomycota y los basidiocarpos o basidiomas en el filo Basidiomycota. También destacan diferentes estructuras microscópicas de reproducción asexual como los esporangios y células conidiogénicas, entre otras (Cepero et al., 2012).

B. Hongos miceliales

Los talos de estos hongos forman una red de hifas que forman una masa entrelazada llamada micelio. La estructura del micelio maximiza la relación entre la superficie y el volumen, lo que permite que la alimentación sea más eficaz. En tan solo un centímetro cúbico de suelo orgánico rico puede haber hasta un kilómetro de hifas. El micelio crece con tal rapidez gracias al transporte de proteínas y otras sustancias sintetizadas por el hongo a través de la corriente citoplasmática hacia los extremos apicales de las hifas. El hongo concentra la energía y los recursos en aumentar la longitud de las hifas y, por tanto, la superficie total de absorción, en vez de incrementar la circunferencia de estas. El micelio no es móvil, pero compensa la falta de motilidad al extenderse con velocidad hacia los extremos apicales de las hifas hacia nuevos territorios (Boswell, Jacobs, Davidson, Gadd & Ritz, 2003).

En Ascomycota y Basidiomycota las hifas están divididas por septos que poseen poros suficientemente grandes como para permitir el paso de ribosomas, mitocondrias e incluso de los núcleos de una célula a otra. En los hongos con hifas cenocíticas éstas se componen de una masa citoplasmática continua que posee cientos o miles de núcleos. Esta condición se forma por divisiones repetidas de los núcleos, pero no del citoplasma. Algunos hongos tienen hifas especializadas que les permiten alimentarse de nemátodos. Otras especies tienen hifas especializadas denominadas haustorios que les permiten penetrar en los tejidos de los hospederos, para establecer relaciones mutualistas entre estos hongos y las raíces de las plantas, que se denomina micorriza. Los hongos micorrízicos ayudan a las plantas a

captar iones fosfato y otros minerales que no son capaces de captar por sí solas, mientras que las estas proporcionan a los hongos nutrientes orgánicos (Bolan, 1991).

Los hongos anamórficos, conidiales o mitospóricos son un grupo artificial de microorganismos miceliaes agrupados por características morfológicas similares lo cual no implica relación filogenética. Con el fin de facilitar la identificación morfológica de estos hongos se organizaron en dos grupos: Hyphomycetes y Coelomycetes, los que se consideraban grupos taxonómicos que reunían a los organismos según semejanzas en las estructuras de reproducción (Seifert & Samuels, 2000).

El grupo de los Hyphomycetes son aquellos hongos miceliales que producen los conidióforos directamente en el micelio, en esporodoquios o en sinemas. Los miembros de este grupo son de inmensa importancia dada su naturaleza saprobia y son capaces de descomponer la materia orgánica presente en el suelo, aunque también hay algunos que son patógenos importantes para plantas, animales y humanos (Mehrotra & Aneja, 1990; Cepero, et al., 2012).

Grove (1919) introdujo el término Coelomycetes para acomodar en una sola categoría los tipos de fructificación denominados picnidio y acérvulo, como los que forman los hongos de los géneros *Phyllostica*, *Phomopsis* y *Phloeospora*. Este concepto se extendió luego a los hongos anamórficos en los que los conidios se forman dentro de una cavidad denominada conidioma, la cual está compuesta ya sea de tejido fúngico, tejido del anfitrión o una combinación de ambos (Grove, 1935, 1937; Mehrotra & Aneja, 1990).

1. Reproducción asexual

La reproducción de los hongos anamórficos es principalmente por conidios, ya que el estado de reproducción sexual se desconoce o no está presente. Estos hongos se distinguen por la estructura conidioma en la cual los conidios e hifas conidiógenas (conidióforos) se desarrollan. Los Hyphomycetes producen conidios expuestos que se dispersan libremente sobre la superficie del micelio o sobre agregados de hifas diferenciadas (conidióforos)

llamados sinemas y esporodoquios, como por ejemplo los observados en los géneros *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium*, entre otros. Los Coelomycetes producen conidios dentro de estructuras miceliales esféricas o en forma de botella (picnidios), o dentro del tejido del anfitrión (acérvulos), por ejemplo, en los géneros *Phoma*, *Botryodiplodia*, *Gleosporium*, entre otros (Hassan, 2010).

Las estructuras de reproducción asexual se forman por división mitótica del núcleo lo que da como resultado la formación de conidios (Unger, Schniewind & Unger, 2001). Este proceso se divide en cinco pasos, los cuales son conidiogénesis, maduración, delimitación, separación del conidio y proliferación del conidióforo o célula conidiógena para formar más conidios (Webster & Weber, 2007). La conidiogénesis o formación de conidios ocurre en dos maneras: blástica o tálica (Minter, Kirk & Sutton, 1982, 1983; Minter, 1984).

Los conidios son propágulos de origen asexual no móvil que se desprenden fácilmente de la célula que los forman y como se mencionó anteriormente su origen puede ser blástico o tálico. La célula que origina un conidio se llama conidiógena o conidiogénica y el proceso o secuencia de eventos que resultan en la formación de una nueva espora se conoce como conidiogénesis. La hifa especializada, simple o ramificada, en la cual se forman los conidios se denomina conidióforo. En algunos hongos los conidios son producidos en estructuras multihifales, lo cual recibe el nombre de conidioma (Webster & Weber, 2007).

Existen varios tipos de conidiomas, como sinema, esporodoquio, acérvulo y picnidio, entre otros. El sinema es un conidioma en el cual los conidióforos se agregan y forman una columna. El esporodoquio presenta forma de cojín cubierto con conidióforos o células conidiógenas, así como por conidios. El picnidio tiene forma similar a una botella, generalmente abierta, la pared es de textura y grosor variable y su interior está recubierto de una capa de conidióforos. El acérvulo se conforma de un conjunto de conidióforos aceptados, estrechamente empaquetados sobre una superficie cóncava que se desarrolla dentro del tejido del anfitrión (Webster & Weber, 2007).

a. Conidiogénesis blástica

Muchos hongos desarrollaron una forma de producción de conidios que les permitió producir grandes números de esporas a partir de una sola célula conidiógena. Existen dos formas básicas de conidiogénesis blástica: 1) Holoblástica, en la cual la pared interna y la externa de la célula conidiógena forman el conidio, y 2) Enteroblástica en la cual el conidio se produce al romperse la pared externa de la célula conidiógena en tanto que la capa interna se extiende a través de una ruptura para convertirse finalmente en la pared de la espora (Versalovic et al., 2011).

En el desarrollo holoblástico todas las capas de la célula conidiógena contribuyen para formar a la pared del nuevo conidio. En algunos géneros con paredes relativamente gruesas los conidios se desarrollan holoblásticamente pero un estrecho canal que persiste en la pared de la célula conidiógena, a través de la cual el citoplasma se desplaza conforme se da la expansión de la espora (Webster & Weber, 2007). Este tipo de desarrollo ha sido descrito como porogénico (Luttrell, 1963) y los conidios algunas veces se denominan poroesporas o poroconidios (Carroll & Carroll, 1971; Ellis, 1971).

En algunos casos cada célula conidiógena produce un solo conidio holoblástico. En otros, el primer conidio formado produce un segundo conidio y el segundo un tercero y continúa así hasta que se produce una cadena de esporas con el último conidio en la punta, lo cual hace posible la formación de cadenas derivadas de esporas, por ejemplo, las producidas por algunas especies de *Cladosporium*. En otras, la célula conidiógena que produce la primera espora crece para producir una segunda (producción simpodial de esporas). Si este proceso se repite, resulta en el alargamiento de la célula conidiógena, conocido como conidióforo geniculado, con numerosos conidios laterales (Campbell, Johnson & Warmock, 2013).

En el desarrollo enteroblástico la pared de la célula conidiógena es rígida y se rompe, de manera que el conidio se empuja a través de una abertura y posteriormente es rodeado por una nueva pared. Se han descrito dos tipos de desarrollo enteroblástico: fialídico y

anelídico. En el desarrollo fialídico una sucesión de conidios se desarrolla de una célula conidiógena especializada, la fiálide, la cual usualmente tiene la forma de una botella con un cuello estrecho. Las fiálides se forman solitarias o en grupos en la punta del conidióforo o a veces raramente a un lado. Puede haber uno o varios núcleos en una sola fiálide. El primer fialoconidio formado está rodeado por la pared apical de la fiálide y es en realidad holoblástico. La pared de la fiálide se rompe transversalmente cerca de la punta y el primer conidio, el cual luego es rodeado por la formación de una pared nueva, y es empujado hacia afuera (Hawes & Beckett, 1977; Ingold, 1971).

En el desarrollo anelídico el nuevo material de la pared que reviste al fialoconidio se secreta en la forma de un cilindro desde la superficie del citoplasma junto con la fiálide, en un proceso conocido como construcción de pared anillo (Minter, et al., 1983). Antes que el conidio se estructure, se desarrolla un septo debajo del cuello de la fiálide, en la base del conidio. La parte superior de la pared que ahora se encuentra abierta en el extremo de la fiálide permanece como un pequeño collar llamado collarete. El núcleo o los núcleos dentro de la fiálide continúan dividiéndose mitóticamente, por lo que un segundo conidio se desarrolla debajo del primero. Este conidio también se corta con la formación de un septo y se empuja hacia afuera. Parte de la nueva pared secretada puede permanecer dentro del cuello de la fiálide como un engrosamiento periclinal. Este proceso se repite por lo que muchos fialoconidios se producen de una sola fiálide (Webster & Weber, 2007).

b. Conidiogénesis tálica

En la conidiogénesis tálica el conidio se produce a partir de una célula hifal. Esto ocurre por la ruptura de la hifa en secciones que forman células individuales (artroconidios) o cuando una célula desarrolla una pared gruesa para formar una espora resistente o clamidoconidio. Los artroconidios se derivan de la fragmentación de una hifa existente y representan la manera más simple de esporulación asexual. En la mayoría de las especies el septo separa dos células por la mitad, lo cual deja un rastro de la pared rota en un extremo de la espora. En algunas instancias los artroconidios se intercalan por células separadoras y

se liberan después que estas células se han disuelto. Esto deja una marca anular en el extremo del artroconidio separado (Cole, 1975).

Las aleurioesporas representan el estado intermedio entre la conidiogénesis tática y blástica. Estas esporas se forman en un costado o la punta de una hifa durante la fase inicial antes que un septo se forme, lo cual los hace semejar ramas cortas en las hifas. Como en el caso de la conidiogénesis tática genuina, no es posible que una segunda espora se forme en el mismo punto. Esta forma de conidio es una característica de los dermatofitos que también se encuentra en un número de hongos de importancia médica (Sigler, 1989).

c. Formación de cuerpos fructíferos

En algunos hongos anamorfos, las hifas pueden formar agregados altamente regulados para formar cuerpos fructíferos que a menudo les confieren características específicas de utilidad para la identificación (Webster & Weber, 2007). La iniciación y el desarrollo de los cuerpos fructíferos que ocurre usualmente fuera del sustrato puede ser influenciada por varios factores exógenos como la humedad, la temperatura, la luz, el estado de nutrición, la composición del aire y las interacciones con otros organismos. Por otra parte, los factores endógenos abarcan la participación de fenol oxidasas y otras enzimas tales como la adenosina monofosfato cíclica (AMP) y también los factores genéticos (Schmidt, 2006).

Dentro de estos hongos los cuerpos fructíferos pueden producir agregados miceliales que portan conidios. En algunos, existen crestas de conidióforos paralelos denominados sinemas, ejemplificado por *P. claviforme*. En los Coelomycetes, los conidios se desarrollan en cavidades con forma de botella denominados picnidios (Moore, Elhiti & Butler, 1979).

El término esporodoquio se usa para aquellos conidiomas o cuerpos fructíferos en forma de cojín que tiene una capa de conidióforos cortos. Otro tipo de conidioma es el acérvulo una fructificación en forma de plato que puede desarrollarse dentro del tejido de una planta hospedadora o puede ser superficial (Webster & Weber, 2007).

2. Aspectos ecológicos de la diseminación de conidios

Algunas esporas se diseminan violentamente desde los órganos que las contienen, la energía para esta dispersión proviene de las mismas esporas o de la estructura que las produce (Ingold, 1971). Sin embargo, muchas esporas se dispersan de manera pasiva por la acción del viento, la gravedad, corrientes agua, lluvia, o por la acción de animales, especialmente insectos. Las esporas pueden estar presentes en el aire en concentraciones tan grandes que pueden causar alergias respiratorias cuando se inhalan (Lacey, 1996).

En el agua dulce, las esporas producidas por hongos acuáticos que colonizan las hojas de los árboles que caen, pueden llegar a concentraciones de 10,000 a 20,000 esporas por litro. En la naturaleza algunas esporas pueden dispersarse por el aire incluso miles de kilómetros. Por ejemplo, las uredosporas del hongo de la roya del café *Hemileia vastatrix*, se cree que han viajado de África a Suramérica por el viento y las uredosporas de la roya del tallo negro del trigo (*Puccinia graminis*) se someten a una migración anual desde el borde del Golfo de México a las praderas de América del Norte y Canadá. Estas esporas están protegidas de los efectos nocivos de la radiación UV en la atmósfera por pigmentos en la pared (Webster & Weber, 2007).

Algunas esporas no se dispersan, pero sobreviven *in situ*, por ejemplo, las zigosporas de los Zygomycetes así como los clamidoconidios de los Glomerales y otros hongos las cuales pueden permanecer latentes durante muchos años, especialmente bajo condiciones secas y calientes (Sussman & Halvorson, 1966; Sussman, 1968). Un ejemplo extremo de supervivencia se muestra por la recuperación de las esporas viables de varios hongos en núcleos de hielo glacial, incluidas las de *Cladosporium cladosporioides* que se encontraron en muestras de hielo 4 500 años de antigüedad (Ma, Roger, Catranis & Starmer, 2000).

El tiempo de vida de las esporas en el aire se ve afectado por la temperatura, la humedad del viento, y la exposición al sol. Debido a que las esporas no pigmentadas son sensibles a la luz UV, las que tienen pigmentos predominan en el aire. Las esporas latentes exógenamente germinan solamente cuando las condiciones ambientales (nutrientes,

temperatura, valor de pH) son favorables. Las esporas endógenamente inactivas fallan en el proceso de germinación incluso bajo condiciones favorables, debido a factores dentro de la espora tales como la impermeabilidad de nutrientes o la presencia de inhibidores endógenos. La latencia dentro de estas esporas termina cuando los nutrientes comienzan a entrar o los inhibidores salen (Robson, 1999).

C. Descomposición de la hojarasca

La descomposición de la hojarasca es consecuencia de las interacciones entre la fragmentación, alteraciones químicas y disolución de sólidos. Tan pronto como las hojas caen son colonizadas por bacterias y las esporas de los hongos que son transportadas por el aire, germinan y el micelio comienza a romper la superficie. Conforme la hojarasca se descompone su masa disminuye de manera exponencial aproximadamente con el paso del tiempo. La hojarasca usualmente pierde entre 30 a 70 % de su masa en el primer año y del 20 a 30 % en los siguientes cinco a 10 años (Haynes, 1986). La descomposición varía ampliamente con el contenido del sustrato. Los azúcares, por ejemplo, permanece de horas o días, mientras que la lignina tiene un tiempo de permanencia de meses o años, según el ecosistema. La mayor parte de la descomposición ocurre en la superficie del suelo, donde la hojarasca está más compacta. Por lo tanto, las raíces tienden a crecer en la superficie de los suelos para acceder a estos nutrientes. La hojarasca más superficial está sometida a grandes cambios diarios de temperatura y humedad. Por lo que la descomposición en esta capa está dominada por los hongos que absorben nitrógeno de la parte baja (Chapin, Matson & Mooney, 2002).

La descomposición está controlada por tres tipos de factores: 1) el ambiente físico 2) la cantidad y la calidad del sustrato disponible para descomponer y 3) las características de la comunidad microbiana (Swift, Heal & Anderson, 1979). En algunos ecosistemas, como los bosques tropicales, cantidades significativas de hojarasca quedan atrapadas en plantas epífitas y ramas de las copas. En donde ocurre una descomposición y liberación de nutrientes substancial que es aprovechada por las raíces de las epífitas (Nadkarni, 1981).

1. Hongos anamórficos y degradación de la hojarasca

En los bosques la degradación de la hojarasca es esencial en el ciclo de la materia orgánica, donde esta aporta principal fuente de nutrientes para los organismos. Los hongos anamórficos son uno de los principales grupos de microorganismos degradadores (Jensen, 1974). Una gran cantidad de estos hongos producen enzimas lacasas extracelulares, que pueden participar en la degradación y transformación de la lignina, taninos y otros compuestos fenólicos. Lo anterior hace que sean muy importantes como degradadores y les permite desarrollarse eficientemente en la hojarasca (Rodríguez et al., 1996).

Las enzimas lacasas que se encuentran principalmente en hongos e insectos exhiben un potencial redox bajo, aunque pueden oxidar una amplia variedad de sustratos (Thurston, 1994; Mayer & Staples, 2002; Baldrian, 2006). Algunas especies de hongos importantes como degradadores de lignina en los sistemas forestales son *P. chrysogenum*, *F. oxysporum* y *F. solani*. Estos hongos anamórficos mineralizaron 27.4, 23.5 y 22.6 % de la lignina de la madera, respectivamente (Rodríguez et al., 1996).

Los hongos anamórficos de pudrición blanda son eficientes en la degradación de la celulosa y la hemicelulosa (Adl, 2003). Algunas observaciones sugieren que hongos de los phylum Chytridiomycota y Zigomycota juegan un papel menor como descomponedores de hojarasca, mientras que los Ascomycetes, particularmente los Hyphomycetes, asumen el papel principal (Bärlocher, 1992).

Tradicionalmente se ha considerado que los hongos de pudrición blanda no degradan lignina, pero si actúan en la pared celular de la madera y la mayoría pertenece a Ascomycetes anamórficos. Actualmente está confirmado que si degradan la lignina. Experimentos de laboratorio indicaron que hasta un 44 % fue degradado con una pérdida de masa de la madera de un 77 % (Berg & McClaugherty, 2008).

Las bacterias son importantes en todos los ambientes, pero los hongos son relativamente más importantes en la degradación de la hojarasca. Las levaduras dominan el

ambiente acuático mientras que en tierra son más importantes los Ascomycetes y Basidiomicetes (Killops & Killops, 2004).

D. Algunos estudios realizados sobre taxonomía de hongos anamórficos en Guatemala y a nivel mundial

Shenoy, Jeewon & Hyde (2007) revisaron de forma histórica las limitaciones del sistema dual de clasificación (anamorfo/telomorfo) y resaltaron las utilidades de la secuenciación del ADN para desarrollar un sistema basado en las relaciones evolutivas y de ese modo proveer una clasificación filogenética para los hongos anamórficos. En este estudio llegaron a la conclusión que si bien el sistema tradicional presenta complicaciones y la secuenciación del ADN en la actualidad se utiliza de rutina para ubicar filogenéticamente a hongos anamórficos con estado telomorfo desconocido, aún falta desarrollar un sistema que llene todas las necesidades taxonómicas.

McKenzie (2001) en Australia indica que los hongos anamórficos son un grupo pobremente estudiado y que aún existen numerosos ambientes donde no se han descrito, clasificado o recolectado y considera que ese país tiene una vasta diversidad que aún se desconocen.

Seifert, Morgan-Jones, Gams & Kendrick (2011) presentaron un compendio donde detallaron 1,400 especies de hongos anamórficos aproximadamente, no sólo describieron terrestres sino también las que habitan ambientes acuáticos o que infectan a plantas y animales.

También se han realizado estudios sobre de las enzimas de los hongos anamórficos y las posibles aplicaciones. Por ejemplo, Gamboa y García (2008), describieron el uso de los de estos hongos para combatir plagas de insectos en la zona sur de Chile, específicamente en cultivos de tomate y olivo. Los propusieron como alternativa para el manejo de plagas.

En Guatemala Figueroa, Bran, Morales y Castañeda (2016), reportaron 12 nuevos registros de hongos anamórficos en la Reserva Ecológica Cayalá. Es importante mencionar que este fue el primer estudio realizado en el país y sentó las bases para futuras investigaciones en este campo.

E. Descripción del área de estudio: Volcán Acatenango

El volcán Acatenango se encuentra entre los departamentos de Chimaltenango y Sacatepéquez, latitud norte 14°30' y longitud oeste 90°53', cercano a los municipios de Acatenango, Antigua Guatemala y San Miguel Dueñas. Tiene dos picos y está cercano al volcán de Fuego. El pico mayor o central tiene una altura de 3976 msnm, en las faldas hay sembradíos de maíz, habas, arvejas, frijol y hortalizas, más arriba se encuentran grandes bosques húmedos y bosques de pino (Godoy, 1999).

Es el tercer volcán del país con mayor diversidad de plantas registradas Viñals (1993), la especie más común es *Pinus rudis* la cual se distribuye desde los 3 000 msnm hasta los 3 500 msnm. El bosque húmedo o nuboso se encuentra por debajo de este rango. Las especies de plantas más comunes son *Arctostaphylos cratericola*, *Bidens triplinervia*, *Calamagrostis vulcanica*, *Castilleja integrifolia* var. *alpigena*, *Haplopappus stoloniferus*, *Lupinus montanus* y *Senecio callosus*. También se encuentran *Agrostis vesca* y *A. vinosa* las cuales es poco común encontrarlas en otros volcanes.

Este volcán es una zona de recarga hídrica, de alta prioridad para el SIGAP (Sistema Guatemalteco de Aéreas Protegidas), así como una importante ruta turística (Godoy, 1999). Dentro de las características climáticas generales para el volcán Acatenango se encuentran precipitaciones anuales entre 2,066 a 3,900 mm (entre los 2,000 y 3,000 m s.n.m) y una temperatura media de 12.5 a 18.5 °C. La abundante materia orgánica es típica de estos suelos y tienden a ser ácidos, con pH de 4 a 6. La topografía de este ambiente es accidentada, en muchas ocasiones se presentan los bosques en laderas con pendientes pronunciadas, alta frecuencia de nubosidad todo el año (Islebe y Véliz, 2001).

Por la alta humedad relativa y la sombra, los helechos son muy abundantes y aparecen géneros como *Thelypteris*, *Polypodium*, *Adiantum* y *Asplenium*. También tiene abundantes especies de epífitas de la familia *Orchidaceae*, de las cuales los géneros *Epidendrum* y *Odontoglossum* son los más numerosos. Este volcán presenta una gran diversidad de plantas, se han registrado 490 especies de flores y 831 plantas vasculares, cerca del 10% de la diversidad descrita para Guatemala (Islebe y Véliz, 2001).

IV. JUSTIFICACIÓN

Los bosques nubosos son el hábitat de una gran diversidad de organismos, entre ellos las comunidades de microorganismos de los suelos, los cuales son de gran importancia para el ecosistema ya que utilizan la materia orgánica o inorgánica con lo que mineralizan sustancias simples que pueden ser devueltas al ambiente (Giller, 1996). Los hongos anamórficos pertenecen a dicha microbiota del suelo y tienen un papel importante en los procesos ecológicos como la descomposición y el reciclaje de compuestos de carbono y nitrógeno, que son esenciales para mejorar la estructura del suelo y la reutilización de materiales que, de otra manera, se acumularían y disminuiría la productividad de los ecosistemas (Lindahl et al., 2007).

Existen pocos estudios que hayan documentado la diversidad de los hongos anamorficos asociados a la hojarasca, principalmente en los bosques nubosos de los países tropicales, debido en parte al desconocimiento de los beneficios que estos pueden aportar a la humanidad y a la falta de especialistas que puedan aprovechar dicha diversidad fúngica.

A pesar de que Guatemala es un país con una gran riqueza biológica, se han realizado pocos estudios taxonómicos sobre la diversidad de los hongos anamórficos en el país (Figuroa et al., 2016), por lo que se hace necesario efectuar proyectos que conlleven a identificar parte de la diversidad fúngica y de esta manera poder no solo justificar la conservación de los ecosistemas, sino que también realizar investigaciones sobre el potencial biotecnológico de su diversidad. Por tales razones es de suma importancia realizar este estudio con el fin de aumentar el conocimiento de diversidad en los bosques nubosos, lo cual también ayudara a lograr medidas que den la protección necesaria a esta aérea invaluable, para asegurar la conservación tanto de este hábitat como de las especies presentes.

V. OBJETIVOS

A. General:

Documentar características taxonómicas de hongos anamórficos asociados a la hojarasca del bosque nuboso del volcán Acatenango ubicado en el departamento de Chimaltenango.

B. Específico

- Identificar taxonómicamente y registrar hongos anamórficos, que se desarrollan asociados a la hojarasca.
- 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

Hongos anamórficos asociados a la hojarasca del bosque nuboso del volcán Acatenango ubicado en el departamento de Chimaltenango.

2. Muestra

Una parcela de 25 metros cuadrados compuesta por 25 subparcelas de 1 m², en un área del bosque nuboso del volcán Acatenango, cercana al segundo descanso de la ruta de ascenso desde la aldea La Soledad, Chimaltenango.

B. Recursos

1. Humanos

a. Asesores

Lic. Osberth Isaac Morales Esquivel
Licda. María del Carmen Bran González

b. Investigador

Br. Hans Ivó Roche Villagrán

2. Institucionales

Unidad de Biodiversidad, Aprovechamiento y Tecnología de Hongos -UBIOTAH
Departamento de Microbiología, Escuela de Química Biológica, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala.

3. Materiales y métodos

a. Materiales y equipo para recolección de muestras

- Bolsas Ziploc®
- Tubo PVC de ½ pulgada
- Regla de 30 cm
- Palas de jardinero.
- Cinta plástica.

b. Materiales de uso en el laboratorio

- Atomizadores
- Cajas de Petri de vidrio de 60 x 15 mm
- Erlenmeayer de 250 ml
- Hielera de 32 L para cámara húmeda
- Jeringas de insulina de 1 ml
- Láminas cubreobjetos 22 x 22 mm
- Láminas portaobjetos 25 x 75 mm
- Papel encerado
- Papel filtro número 3
- Papel limpiantes
- Ventilador

c. Equipo de oficina

- Cuaderno media carta
- Marcador permanente punto fino
- Cinta adhesiva
- Papel Bond tamaño carta
- Regla de 30 cm

d. Equipo de uso en el laboratorio

- Estereoscopio con aumento desde 4x hasta 40x marca Motic modelo SMZ-168.
- Horno de convección con temperaturas hasta 90 °C marca Imperial modelo V, calibrado a 65 °C.
- Microscopio óptico binocular con cámara digital, objetivos de 4x, 10x, 20x, 40x, 100x y contraste de fases marca Leica modelo DM750.

e. Equipo para recolección de muestras

- Medidor de temperatura y humedad, Digital Hygro-Thermometer
- Metro
- Palas

f. Reactivos

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

C. PROCEDIMIENTO

1. Fase de campo

a. Área de muestreo

El área de estudio se ubica en el bosque nuboso del volcán Acatenango a una altura de 2987 msnm. Se delimitó una parcela de 25 m² en un área cercana al lugar conocido como el segundo descanso en la ruta de ascenso en el volcán Acatenango, para esto se hizo uso de tubos PVC de ½ pulgada y de 1.5 m de longitud los cuales se clavaron y se unieron con una

cinta plástica, de la misma manera se dividió esta parcela en 25 subparcelas de un metro cuadrado cada una.

b. Recolección de muestras

Las muestras se recolectaron cada mes en 10 de las subparcelas elegidas al azar, durante cuatro meses. Al inicio de cada recolección se utilizó un termohigrómetro para registrar la humedad relativa ambiental, la temperatura ambiente, la temperatura del microambiente y la humedad relativa del microambiente. También se midió la profundidad de la capa de hojarasca utilizando una regla de 30 cm en cada microambiente de donde se tomaron las muestras, las cuales fueron de 15 g de la hojarasca más próxima al suelo (hojas, ramitas y semillas) estas se colocaron en bolsas de papel y se transportaron al laboratorio (Heredia, Castañeda-Ruiz, Bacerra y Arias, 2006).

2. Fase de laboratorio

a. Preparación de cajas de Petri para cultivo

Se esterilizaron cajas de Petri con una pieza circular de papel filtro a 121°C y 1.0 Kg/cm² de presión durante 15 minutos. Luego en cada caja se colocaron de 2 a 4 g de fragmentos de hojarasca distribuida de forma homogénea, de cada una de las muestras de las subparcelas y se añadió 1 ml de agua estéril, se prepararon tres cajas por cada muestra. Cada caja fue identificada con una etiqueta (Ulloa y Hanlin, 1978).

b. Preparación de la cámara húmeda

Se utilizó una hielera como cámara húmeda, en la cual se colocaron 500 ml de agua desmineralizada estéril. En las paredes de la hielera se colocó papel filtro fijado con cinta adhesiva, al agua se añadió 5 ml de glicerina con el fin de disminuir la evaporación del agua y así favorecer un ambiente de humedad (Arias, Heredia y Portales, 2010).

c. Determinación del porcentaje de humedad

En un horno de convección a 80 °C se colocaron cajas de Petri de vidrio con 5 g de las muestras, durante 48 horas, las cuales fueron pesadas antes y después de ser secadas, para calcular el porcentaje de humedad por medio de la diferencia de pesos, el porcentaje se calculó con la ecuación $\% \text{ de humedad} = (\text{peso húmedo} - \text{peso seco}) * 100 / \text{peso húmedo}$ (Ulloa y Hanlin, 1978).

d. Incubación

Las cajas de Petri con las muestras de hojarasca se colocaron dentro de la cámara húmeda y se utilizó un ventilador para airearla cuatro veces al día, durante al menos media hora para favorecer el desarrollo de los hongos anamórficos (Sánchez, 2005).

e. Extracción de estructuras fúngicas

Las muestras fueron observadas con un estereoscopio y se extrajeron las estructuras fúngicas con el bisel de una aguja de jeringa de insulina para ser montadas en el portaobjetos y cubreobjetos con una gota de alcohol polivinílico. Posteriormente se observaron en el microscopio en aumentos de 40X y 100X para su descripción (Ulloa y Hanlin, 1978).

f. Descripción de las estructuras fúngicas

Las descripciones microscópicas de las estructuras fúngicas incluyeron color, forma, diámetro (μm) de las hifas; forma color, tamaño (largo y ancho, en μm) de las células conidiógenas y conidios. Detallando también el tipo de conidiogénesis. Todas estas características fueron comparadas con literatura especializada para la identificación de especies de hongos anamórficos, por ejemplo, Ellis (1976); Nawawi, Kuthubutheen, & Sutton (1990), Seifert y otros (2011).

g. Conservación

Las muestras de las cuales se obtuvieron hongos anamórficos fueron conservadas mediante un proceso de deshidratación, primero se colocaron en un horno a 65°C por 24 horas, luego se congelaron a -8 °C por 48 horas y finalmente se desecaron por 24 horas en un horno a 65°C. Para luego ser almacenadas en bolsas plásticas selladas (Ulloa y Hanlin, 1978).

D. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

1. Riqueza específica (S)

Es un índice que se define como el total de especies obtenidas en un censo de la comunidad. En esta investigación la riqueza específica (S) de la parcela muestreada se presentó como un listado de las especies identificadas. En este estudio también se determinó la riqueza máxima esperada de especies, elaborando una curva de acumulación y calculando el índice de Chao 2, este análisis se realizó con ayuda del programa EstimateS®. Dicha curva se basó en la incidencia (presencia/ausencia) de cada especie en una muestra (Moreno, 2001).

2. Análisis multivariados

Los análisis multivariados fueron necesarios para relacionar las condiciones ambientales medidas en las sub-parcelas durante los cuatro muestreos (abril, mayo, junio, julio). Para representar de forma gráfica la relación entre muestreos, se realizó un análisis de conglomerados con el programa Past®. Además, se llevó a cabo un análisis de correspondencia canónica (CCA) con el programa R-statistics® para determinar los patrones de relación entre las especies identificadas y las variables evaluadas: humedad del microambiente, humedad de la hojarasca, humedad del ambiente, presencia o ausencia de las especies en la fecha de muestreo, profundidad de la hojarasca y temperatura (Moreno, 2001).

VII. RESULTADOS

A. DESCRIPCIÓN TAXONÓMICA

A continuación, se describen e ilustran un total de 10 hongos anamórficos saprobios, seis de los cuales son nuevos registros para Guatemala.

Anungitea uniseptata Matsush. (Figura 1, A)

Conidióforos, solitarios, simples, erectos, rectos, septados, cilíndricos, marrones, de 83 a 125.5 μm de largo y de 4 a 5 μm de ancho. Células conidiogénicas integradas, terminales, simpodiales, denticulares, de color marrón claro, de 20 a 36 μm de largo y de 4 a 5 μm de ancho. Conidios cilíndricos en cadenas acropetales, de 2 a 3 por cadena, uniseptados, base truncada, ápice redondeado, gutulados, lisos, hialinos, de 15 a 18 μm de largo y de 2 a 3 μm de ancho.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 20 de abril de 2015, H. Roche M121, M111, M132, M141 y M145. 19 de mayo de 2015, H. Roche M225 M233. 15 de junio de 2015, H. Roche M3203, M3211.

Observaciones: El género *Anungitea* Sutton 1973 se caracteriza por sus conidios que se originan en sitios denticulados prominentes de las células conidiógenas y forman cadenas acropetales no ramificadas.

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

Sinónimos

Pyriculariopsis pleuroconidiophora Davydkina & Melnik 1989

Conidióforos de 230.0 a 320.0 μm de largo y 2.0 a 4.0 μm de ancho en la base mononematosos, macronematosos, simples, solitarios, rectos o flexuosos, con una o dos

extensiones percurrentes de color café oscuro en la base que va palideciendo hacia el ápice, lisos, con dos septos. Célula conidiógena de 22.0 a 28.0 μm de largo y 4.0 a 5.0 μm de ancho terminal, integrada al conidióforo, flexuosa, percurrente, denticulado. Conidios de 18.0 a 27.0 μm de largo y 7.0 a 8.0 μm en su parte más ancha, con pared delgada, elipsoidales con desarrollo holoblástico con tres septos, asimétricos presentan una espícula hacia el ápice y una base cóncava o recta, color café.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 20 de abril de 2015, H. Roche M115, M126, M137 y M140. 19 de mayo de 2015, H. Roche M275, M281 y M282. 15 de junio de 2015, H. Roche M2117, M2140 y M2125. 17 de Julio de 2015, H. Roche M4325, M4329, M4347 y M4351.

Observaciones: *C. pleuroconidiophorum* se distingue por tener conidios de color café con tres septos y con una base cóncava. Ha sido citada en Guatemala, México y Venezuela (Figuroa et al., 2016; Castañeda et al., 2007).

***Candelabrum microsporium* R.F. Castañeda & W.B. Kendr.** (Figura 1, C)

Conidióforos reducidos a células conidiogénicas. Célula conidiógena de 8 a 17 μm de largo y 1.5 a 2 μm de ancho, monoblástica, intercalar. Conidios de 32 a 56 μm de diámetro, complejos, altamente ramificados, generalmente en conjuntos formando una estructura esférica o subglobosa, de color marrón pálido a subhialino, proceden de una célula central la cual se ramifica repetidamente en patrones dicotómicos o tricotómicos que se extienden en tres dimensiones, los conidios terminales poseen tubérculos apicales diminutos.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 17 de Julio de 2015, H. Roche M198, M4275, M4276, M4280, M4286 y M4289.

Observaciones: Las especies del género *Candelabrum* comparten dos características principales del género: un cuerpo conidial con ramificaciones dicotómicas repetidas y

lóbulos extremos verrugosos, se diferencian claramente por la forma de los conidios (Voglmayr, 1998).

***Cladosporium* sp. Link** (Figura 1, D)

Sinónimos

Sporocladium 1826

Azosma 1831

Mydonosporium 1833

Myxocladium 1837

Heterosporium 1877

Polyrhizium 1889

Acrosporella 1977

Beejadwaya 1978

Conidióforos de 120 a 200 de μm largo y de 3 a 7 μm de ancho, mononematosos, por lo general macronematosos, solitarios, fasciculados, en fascículos grandes, densamente espitosos, erectos, ramificados, septados, pigmentados de color marrón, lisos, proliferación holoblástica y crecimiento simpodial. Células conidiógenas de 60 a 90 de μm largo y de 2 a 3 μm de ancho, integradas, terminales, monoblásticas, proliferación simpodial, cilíndricas, sinuosas geniculadas, sitios conidiógenos conspicuos, protuberantes, compuestos de una cúpula convexa central rodeada por un domo más convexo, refractivo; formación conidial holoblástica. Conidios de 1 a 2 μm de diámetro, en cadenas, acropetales, ramificadas, generalmente subglobosos, ovoides, obovoides, elipsoides, fusiformes, aceptados, subhialinos a pigmentados, lisos, cristalinos.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 20 de abril de 2015, H. Roche M19, M115, M136, M154. 19 de mayo de 2015, H. Roche M218, M227, M231 y M240. 15 de junio de 2015, H. Roche M330, M334, M339 y M348. 17 de julio de 2015, H. Roche M474, M481, M485 y M499.

Observaciones: Las especies de *Cladosporium* son de distribución cosmopolita y se encuentran comúnmente en todo tipo de plantas, a menudo se aíslan del suelo, alimentos, textiles y otras materias orgánicas (Ellis 1971, 1976). Este género se caracteriza por la

forma de los sitios que dan origen a los conidios (Bensch, Braun, Groenewald & Crous, 2012).

***Gliocladiopsis elghollii* L. Lombard & Crous** (Figura 1, E)

Conidióforos de 20 a 40 μm de largo y de 4 a 6 μm de ancho, penicilados, sin extensiones de estípites y vesículas terminales, hialinos. Aparato conidiógeno con varias series de ramificaciones hialinas: ramas primarias aseptadas o uniseptadas, de 17 a 35 μm de largo y de 3 a 5 μm de ancho; ramas secundarias aseptadas, de 12 a 20 μm de largo y de 2 a 4 μm de ancho, ramas terciarias aseptadas, de 8 a 16 μm de largo y de 2 a 3 μm de ancho; ramas cuaternarias abundantes, aseptadas, de 6 a 12 μm de largo y de 2 a 4 μm de ancho; fiálides cilíndricas, de 9 a 49 μm de largo y de 2 a 4 μm de ancho, terminales de 2 a 6 por rama, con pequeños collarettes. La fiálide central se extiende sobre el resto. Conidios cilíndricos, hialinos, lisos con extremos redondeados, rectos, aseptados o con un septo, 17 a 22 μm de largo y de 2 a 4 μm de ancho, sin una cicatriz de abscisión visible, pero frecuentemente con una base aplanada, sostenida en un racimo asimétrico incoloro.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 20 de abril de 2015, H. Roche M17. 15 de junio de 2015, H. Roche M393, M3114 y M3127. 17 de julio de 2015, H. Roche M4145, M4153 y M4159.

Observaciones: Según la descripción de Saksena (1954), *G. elghollii* se puede distinguir de *G. sagariensis* por sus ramas primarias más grandes (hasta 35 μm) y secundarias (hasta 20 μm) formadas en el aparato conidiógeno. La presencia de abundantes ramas cuaternarias en el aparato conidiógeno también distingue a *G. elghollii* de otras especies del género.

***Helicosporium* sp. Nees** (Figura 2, A)

Sinónimos

Helicotrichum Nees & T. Nees

Conidióforos macronematosos, no ramificados, de color marrón pálido o hialinos. Células conidiógenas de 25 a 45 μm de largo y de 3 a 4 μm en su parte más ancha y de 1 a 2 μm en

su parte más angosta, monoblásticas y en algunos casos poliblásticas, integradas, intercaladas y algunas veces terminales, ocasionalmente pequeñas y discretas, simpodiales, cilíndricas, denticuladas, hialinas o de color café pálido. Conidios de 100 a 120 μm de largo y 2 a 3 μm de ancho, solitarios, planos, presentan de 12 a 15 septos plegados 2 o 3 veces sobre sí mismos con base cóncava y ápice en punta, hialinos o de color café pálido.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 20 de abril de 2015, H. Roche M112 y M113. 19 de mayo de 2015, H. Roche M256, M262, M265 y M270. 15 de junio de 2015, H. Roche M390, M395, M398 y M3101. 17 de Julio de 2015, H. Roche M4105, M4111, M4126 y M4128.

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 en el material recolectado durante agosto, septiembre, octubre y noviembre.

***Hobsonia mirabilis* (Peck) Linder** (Figura 2, B)

Sinónimos:

Helicomyces mirabilis 1883

Conidiomas esporoquiales, de 1200 a 2000 μm de diámetro, de color blanco lechoso, gelatinosos cuando están frescos, consisten en conidióforos micronematosos y numerosos conidios. Conidióforos de 2 a 3 μm de diámetro en el medio, hialinos, delgados, a veces ramificados, septados, de paredes lisas. Células conidiógenas de 2 a 3 μm de diámetro, monoblásticas, integradas, terminales, determinadas, enrolladas o contorsionadas, delimitadas de los conidióforos por un tabique transversal. Conidios de 44 a 80 μm de diámetro, simples, hialinos a amarillo pálido, trasversalmente septados, helicoidales, formados por 2 a 4 hélices, o enrollados de forma irregular formando nudos enredados, gruesos y de paredes lisas, a menudo gutulados.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 17 de Julio de 2015, H. Roche M4214 M4228 M4234 M4236 y M4239.

Observaciones: Los conidióforos de *H. mirabilis* se caracterizan por ser micronematosos y helicoidales, presenta conidios enroscados en varios planos, formando espirales que pueden adquirir formas con apariencia de nudos esféricos. *H. mirabilis* es una especie ampliamente distribuida, desde Estados Unidos de América, hasta Venezuela se encuentra en una amplia gama de sustratos de origen vegetal (Udagawa & Uchiyama, 2000).

***Periconia byssoides* Pers.** (Figura 2, C)

Sinónimos

Sporocybe byssoides 1832

Cephalotrichum byssoides 1898

Periconia pycnospora 1850

Periconia pycnospora f. citri 1882

Periconia pycnospora f. israelitica 1958

Conidióforos de 250 a 1300 μm de largo, de 10 a 20 μm ancho en la base y de 8 a 15 μm directamente debajo de la célula apical, simples o en pequeños grupos, macronematosos, rectos o ligeramente curvados con 2 a 8 septos, de color ligeramente marrón. Los esporodocios miden de 40 a 100 μm de diámetro, globosos a ovalados, de color marrón oscuro. Célula apical de 10 a 24 μm de largo y de 10 a 26 μm de ancho, separada del conidióforo por un septo y la parte del conidióforo debajo de este septo formando un ligero collarate. Células conidiógenas de 8 a 10 μm de diámetro, esféricas, provenientes de toda la superficie de la célula apical, células inmaduras hialinas, lisas, células maduras y de pared rugosa. Conidios de 10 a 15 μm de diámetro, esféricos, con pared de 1 a 2 μm de grueso y superficie verrucosa y equinulada, de color marrón.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 20 de abril de 2015, H. Roche M14, M116 y M119. 19 de mayo de 2015, H.

Roche M221, M222, M228 y M234. 17 de julio de 2015, H. Roche M496, M4137, M4142, M4150, M4156 y M4170.

Observaciones: Las especies de *Periconia* difieren entre sí por características como el color, el modo de conidiogénesis. *P. byssoides* se distingue de *P. pseudobyssoides* por presentar conidios con una superficie verrucosa más regular y aplanada (Markovskaja & Kacergius, 2014).

***Phaeoisaria aquatica* Z.L. Luo, X.J. Su & K.D. Hyde** (Figura 2, D)

Sinemas, indeterminados, dispersos, erectos, rígidos, de color marrón oscuro a negro, compuestos de conidióforos compactados y paralelos. Conidióforos de 1000 a 1250 µm de largo y 3 a 4 µm de ancho, macronematosos, sinematos, lisos, erectos, rígido, de color marrón oscuro a negro. Células conidiógenas poliblasticas, terminales e intercalares, en su mayoría discretas, a veces integradas, recurvadas, lisas, extendidas de forma simpodial, denticuladas, subhialinas a marrón pálido, cada una con uno a varios sitios conidiógenos denticulados. Conidios de 6 a 8 µm de largo y de 2 a 3 µm de ancho, obovoidales, redondeadas en el ápice, hialinas, aseptados, gutulados, de paredes lisas.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 15 de junio de 2015, H. Roche M352, M354, M361 y M366.

Observaciones: *Phaeoisaria aquatica* se asigna a dicho género en función de sus típicos sinemas indeterminados con conidióforos monomíticos, paralelamente adheridos (Seifert y Okada 1990). Sus conidios son de tamaño, forma y tabique similares a *Phaeoisaria fasciculata*, pero difieren de *P. fasciculata* en tener conidióforos más largos 1028 a 1262 µm de largo y 3.5 a 4.5 µm de ancho vs. 25 a 65 µm de largo 3.0 a 3.5 µm de ancho (Luo et al., 2018).

Vermiculariopsiella sp. Bender (Figura 2, E)

Sinónimos

Singera 1960

Conidiomas esporoquiales, dispersos, solitarios, de hasta 100 μm de diámetro, amarillentos, del cual surgen hasta 15 setas de 200 a 250 μm de largo y de 5 a 7 μm ancho en la base, hialinas, afiladas, estrechándose de 1 a 2 μm en la punta, con 4 a 6 septos. Conidióforos de 8 a 10 μm de largo y de 1 a 2 μm de ancho, densamente agrupados, escasamente ramificados, cilíndricos, de color amarillo pálido. Células conidiógenas de 16 a 26 μm de largo y de 1 a 2 μm en la parte más ancha dispuestas en columnas compactas, cilíndricas, monofialídicas, integradas, de color amarillo pálido en la parte inferior, hialinas en la parte superior, lisas, estrechándose hacia el extremo terminal. Conidios hialinos, aseptados lisos, gutulados, rectos, cilíndricos de 4 a 6 μm de largo y de 1 a 2 μm de ancho.

Sustrato: hojarasca.

Material estudiado: Departamento de Chimaltenango, municipio de Acatenango, volcán Acatenango. 19 de mayo de 2015, H. Roche M241, M244, M263, M267 y M276. 17 de julio de 2015, H. Roche M496, M4137, M4142, M4150 y M4170.

Observaciones: El género se caracteriza por la producción de esporoquios y setas, con conidióforos simples o ramificados que portan células conidiógenas subcilíndricas con collarettes (Bender 1932). Las especies se diferencian en el tamaño y la forma de las setas, conidióforos, células conidiógenas y conidios (Gawas, Shenoy, Hyde & Bhat, 2006).

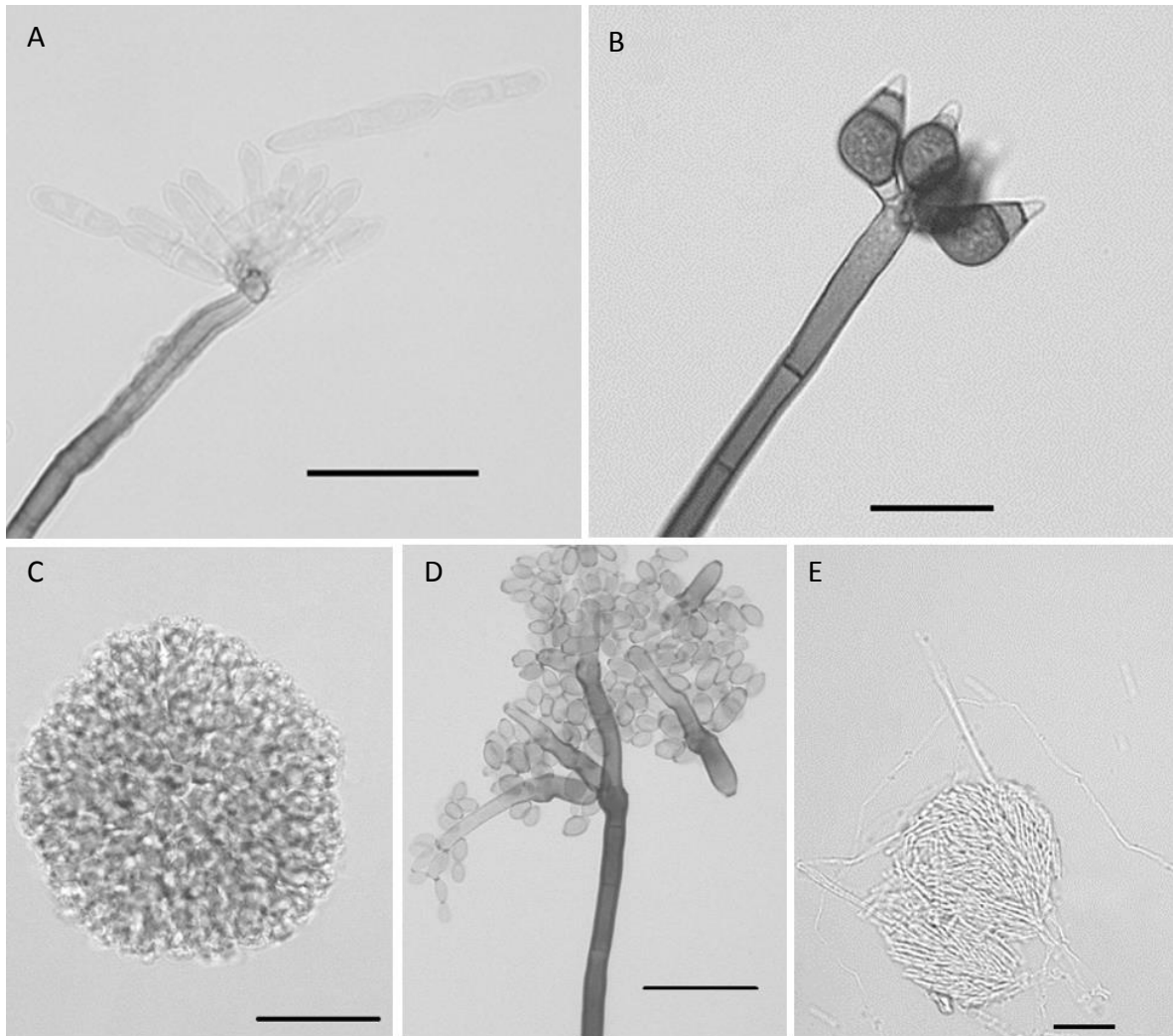


Figura 1. Hongos anamórficos del volcán de Acatenango. A. Conidioforo y conidios uniseptados de *A. uniseptata*. B. Conidióforo, célula conidiógena y conidios *C. pleuroconidiophorum*. C. Célula conidiógena y conidios ramificados de *C. microsporum*. D. Conidióforos, células conidiógenas y conidios de *Cladosporium* sp. E. Esporodocio, fiálides, células conidiógenas y conidios *G. elongii*. (Barras = 20 µm).

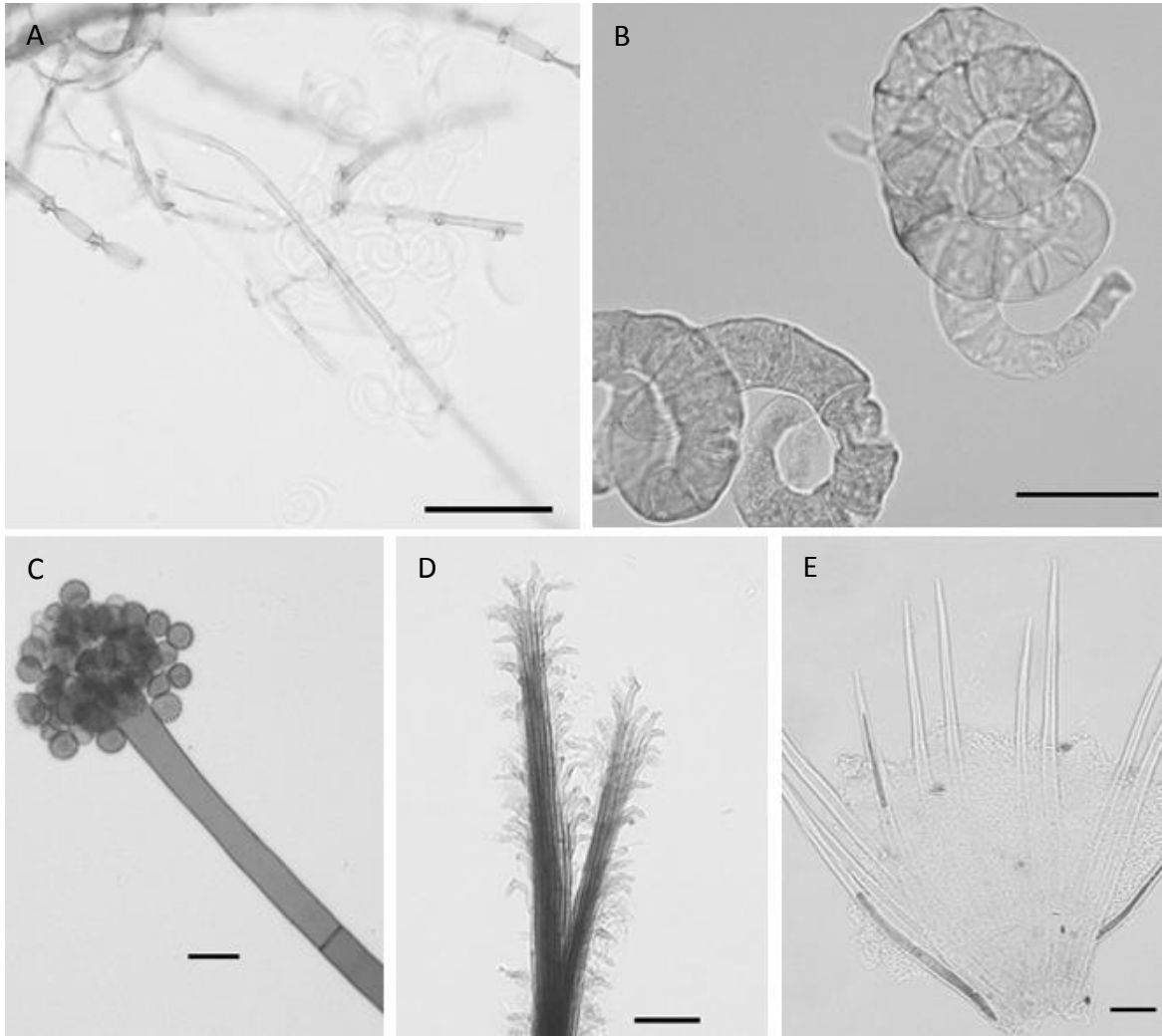


Figura 2. Hongos anamórficos del volcán de Acatenango. A. Conidióforos, células conidiógenas y conidios helicoidales de *Helicosporium* sp. B. Conidios helicoidales septados de *H. mirabilis*. C. Conidióforo, célula conidiógena y conidios esféricos de *P. byssoides*. D. Sinema y células conidiógenas de *P. aquatica*. E. Esporodocio, setas septadas y conidios cilíndricos de *Vermicularopsiella* sp. (Barras = 20 µm)

B. Riqueza de especies

La riqueza máxima de especies de microhongos en la parcela muestreada se determinó por medio de la curva de acumulación de especies. Se observó que el número de especies aumentó desde el primer muestreo hasta el muestreo 33, a partir del cual se logró alcanzar la asíntota.

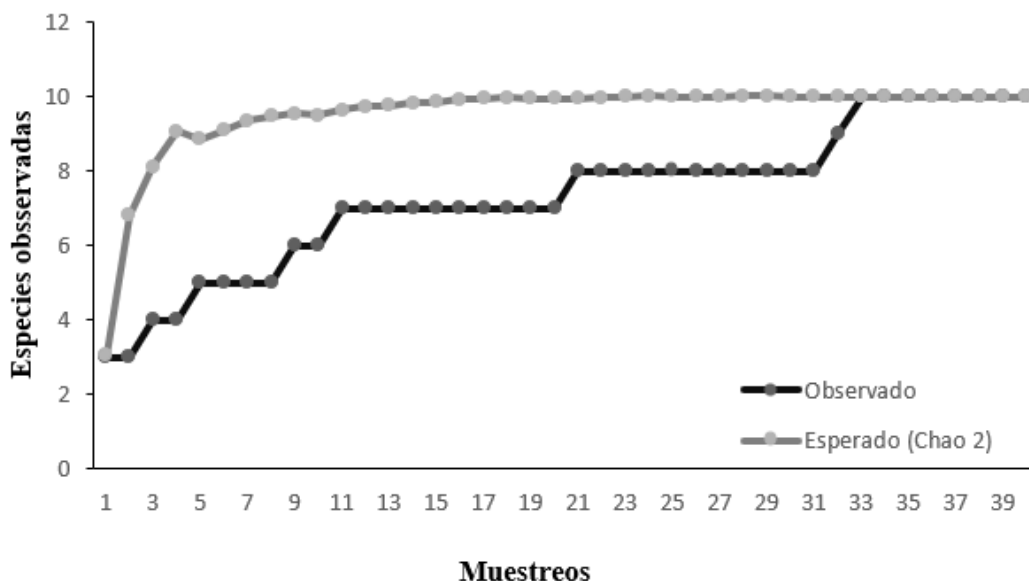


Figura 3. Curva de acumulación de especies. La línea gris punteada describe la riqueza esperada durante los muestreos, la línea negra describe la riqueza observada por el índice de Chao 2 (95% de intervalo de confianza).

C. Relación de las especies con las variables ambientales

Las variables ambientales medidas, se relacionaron con las fechas de los muestreos mediante un análisis de conglomerados, para evidenciar patrones. Como resultado se obtuvo la formación de dos grupos, el primero abarcó los muestreos realizados en los meses de abril, mayo y junio, caracterizándose por un promedio de humedad ambiental de 68% y de humedad de microambiente de 78.36%, así como temperaturas que variaron entre 18 y 21°C. El segundo grupo comprendió los muestreos de mayo, junio y julio se caracterizó por un valor promedio en las humedades de los ambientes por encima del 80% y humedad de la hojarasca del 70% (Tabla 1, Figura 4).

Tabla 1
Variables ambientales registrados durante los muestreos

Parámetro	Mes			
	Abril	Mayo	Junio	Julio
Humedad del microambiente (%)	73.9 ± 3.9 ¹	80.7 ± 3.7	80.5 ± 5.5	83.4 ± 6.3
Temperatura del microambiente (°C)	12.6 ± 1.3	13.1 ± 1.3	11.8 ± 1.4	10.8 ± 1.4
Humedad del ambiente (%)	64.0 ± 0.0	72.0 ± 0.0	68.0 ± 0.0	85.0 ± 0.0
Temperatura ambiente (°C)	18.4 ± 0.0	20.0 ± 0.0	21.2 ± 0.0	17.6 ± 0.0
Humedad de la hojarasca (%)	63.6 ± 1.0	65.7 ± 2.7	69.0 ± 0.9	73.7 ± 3.9
Profundidad de la hojarasca (cm)	4.9 ± 0.8	5.1 ± 1.0	6.4 ± 0.7	7.4 ± 0.9

¹Media ± la desviación estándar.

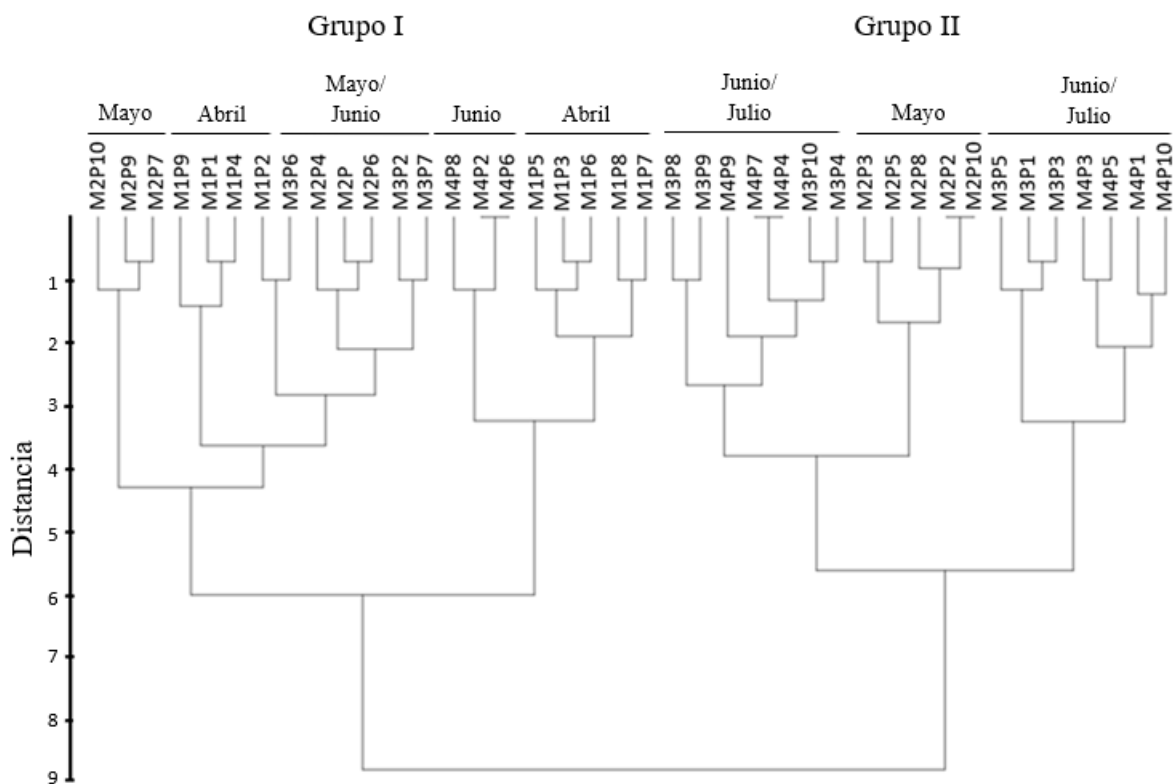


Figura 4. Análisis de conglomerados de las variables ambientales relacionadas con las fechas de muestreo. El dendrograma fue construido con base en distancias euclidianas.

Las variables ambientales y su efecto sobre la presencia de las especies evidenciaron que *C. pleodoniforme*, *G. elghollii* y *H. mirabilis* se relacionan en mayor medida con la temperatura ambiente y la profundidad de la hojarasca, *P. acuática* con la humedad ambiental y del microambiente, encontrándose únicamente en junio. La presencia de *A. uniseptata* se relacionó con la temperatura del microambiente y la humedad ambiental. Las demás especies fueron encontradas en condiciones similares de temperatura ambiente, humedad de la hojarasca, humedad ambiente y humedad del microambiente (Tabla 2, Figura 4).

Tabla 2
Fructificación de los hongos anamórficos por mes de muestreo

Especie	Mes			
	Abril	Mayo	Junio	Julio
<i>A. uniseptata</i>	+ ¹	+	+	
<i>C. pleodoniforme</i>	+	+	+	+
<i>C. microsporum</i>				+
<i>Cladosporium</i> sp.	+	+	+	+
<i>G. elghollii</i>	+		+	+
<i>Helicosporium</i> sp.	+	+	+	+
<i>H. mirabilis</i>			+	+
<i>P. byssoides</i>	+		+	+
<i>P. acuatica</i>				+
<i>Vermiculariopsiella</i> sp.		+		+
Total	6	5	7	8

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

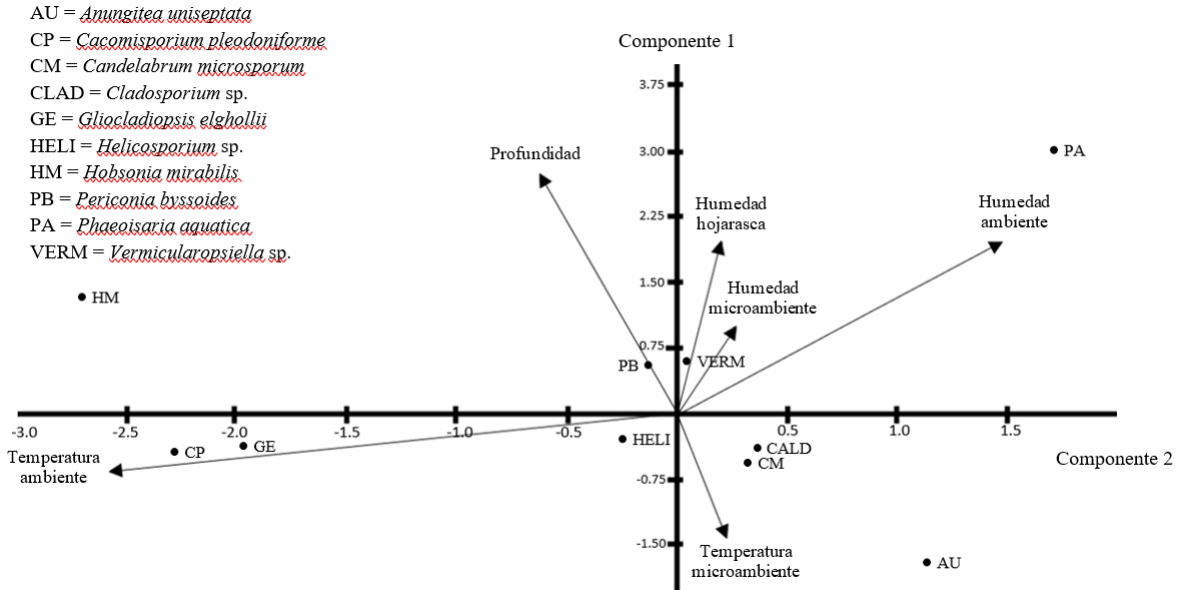


Figura 5. Análisis de correspondencia canónica. Las flechas describen las variables ambientales, los puntos describen las especies (componente 1, 41% de la varianza, componente 2, 35% de la varianza).

El análisis de la preferencia de sustrato mostró que el 65% de hongos se desarrollaron en ramitas, el 26% en hojas y el 9% en semillas. Además, se observó que *A. uniseptata*, *Helicosporium* sp. y *P. byssoides* y *Vermiculariopsiella* sp. se desarrollaron en hojas, ramitas y semillas, mientras que *C. microsporium*, *Cladosporium* sp., *G. elghollii*, *H. mirabilis*, se encontraron solamente en hojas y ramitas. Por otra parte *C. pleodoniforme* y *P. acuatica* se desarrollaron solamente en ramitas (Tabla 3).

Tabla 3
 Frecuencia de los hongos anamórficos por sustrato¹

Especie	Sustrato (%)		
	Ramitas	Semillas	Hojas
<i>A. uniseptata</i>	30.8	30.8	38.5
<i>C. pleodoniforme</i>	100.0	0.0	0.0
<i>C. microsporium</i>	55.0	0.0	45.0
<i>Cladosporium</i> sp.	76.5	0.0	23.5
<i>G. elghollii</i>	62.5	0	37.5
<i>Helicosporium</i> sp.	63.2	15.8	21.1
<i>H. mirabilis</i>	75.0	0.0	25.0
<i>P. byssoides</i>	64.7	11.8	23.5
<i>P. acuatica</i>	100.0	0.0	0.0
<i>Vermiculariopsiella</i> sp.	77.5	12.5	10.0

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

VIII. DISCUSIÓN

Este estudio incluye la identificación taxonómica y la determinación de la riqueza de especies de microhongos anamórficos que se asocian a la hojarasca del bosque nuboso del volcán de Acatenango, ubicado en el departamento de Chimaltenango y el análisis de la relación de la riqueza con las variables ambientales, así como la preferencia de temporalidad y sustrato de la fructificación de las especies encontradas. La identificación de las especies mostró que seis constituyen nuevos registros para el país.

Se consultaron bases de datos (Researchgate, Cybernome y Cyberliber), para comprobar la distribución geográfica de las especies encontradas, se verificó que *A. uniseptata* ha sido reportada en los continentes de América, Asia y Europa, *C. microsporum* América, Oceanía y regiones tropicales (Voglmayr & Delgado-Rodríguez, 2003). *G. elghollii* en América, Europa, Asia y Oceanía. *H. mirabilis* América y Europa. *Helicosporium* sp., *P. byssoides* y *Vermicularopsiella* sp. han sido reportadas en todos los continentes (Castañeda-Ruiz et al., 2007). *P. aquatica* ha sido reportada únicamente en Asia, para Guatemala constituye un nuevo registro (Luo et al., 2018).

También se observó que el número de especies encontradas durante los primeros muestreos (abril, mayo y junio) fue menor a las especies estimadas por la curva de acumulación de especies calculada por el índice Chao 2 sin embargo, al finalizar los muestreos se logró alcanzar el número de especies estimadas.

Es importante mencionar que el hecho de haber alcanzado la asíntota de la curva de acumulación de especies pudo deberse a que el tamaño de la parcela fue el adecuado (Ulloa y Hanlin, 1978). También influyó la cantidad de muestreos realizados ya que algunas especies pudieron haberse desarrollado en el campo al inicio del muestreo y otras durante el transcurso de este. Otro factor que contribuyó fueron las técnicas de incubación en cámara húmeda, utilizadas para recuperar más microhongos (Heredia et al., 2006).

También se observó que siete especies fueron encontradas en los meses de abril y mayo, meses en que se registraron condiciones ambientales similares, *H. mirabilis* se

encontró por primera vez en junio, mes en el que se registró un incremento en la humedad ambiental, mientras que *P. aquatica* y *C. microsporium* y fueron recolectados únicamente en el mes de julio, el cual se presentó con mayor porcentaje de humedad. Es importante mencionar que la humedad ambiental promedio en la parcela muestreada se mantuvo en un porcentaje alto de 72 % durante todos los meses del estudio, lo cual permitió recolectar, incluso en meses sin lluvia microhongos con conidios hialinos y paredes delgadas, los cuales son más vulnerables a la disminución de la humedad y temperatura, ya que carecen de la protección que brinda la melanina (Castañeda, Osorio, Canal y Galeano, 2010).

Lo anterior puede estar relacionado con el hecho que los bosques nubosos o de niebla tienen condiciones climatológicas favorables y una gran diversidad de sustratos de restos vegetales que proporcionan nichos que pueden albergar una vasta diversidad de microhongos (Arias, Heredia y Castañeda, 2015), Esto concuerda también con el análisis de correspondencia canónica donde se observó que la mayoría de las especies fueron encontradas durante todo el muestreo y en los meses de junio y julio en los cuales se incrementó la humedad ambiental por lo que fue posible encontrar especies como *P. aquatica* y *C. microsporium* las cuales están asociadas en mayor medida a la humedad ambiental. La fructificación de *C. microsporium* en el mes con mayor humedad ambiental concuerda con el hecho que este microorganismo forma parte de los hongos aeroacuáticos los cuales se definen ecológicamente por habitar hojarasca sumergida periódicamente y producir conidios en sustratos expuestos al aire (Voglmayr & Delgado-Rodríguez, 2003).

Las especies que aparecieron en todos los meses (*A. uniseptata*, *C. pleuroconidiophorum*, *Caldosporium* sp. y *Helicosporium* sp.) probablemente son más tolerantes a las variaciones en la humedad y temperatura ambiental, lo que les permite desarrollarse en condiciones adversas para otras especies y de esta manera colonizar una mayor parte de los sustratos disponibles (Delgado y Mena, 2004; Bensch et al, 2012).

Además, algunos microhongos colonizan y degradan materiales vegetales de distintas composiciones químicas en específico (Lodge, 1997; Cannon & Sutton, 2004), por lo cual conjuntamente al resto de microorganismos logran la degradación eficiente de los

diferentes sustratos, lo anterior se demuestra en la preferencia de sustrato, ya que algunas especies estuvieron presentes únicamente en ramitas, otras en ramitas y hojas, mientras otras especies (*A. uniseptata*, *Helicosporium* sp. y *Vermiculariopsiella* sp.) se desarrollaron sobre los tres sustratos, ramitas, hojas y semillas.

Es importante mencionar que las especies de microhongos presentan mayor diversidad en la naturaleza, en comparación con los macrohongos, sin embargo, los estudios de estos hongos son muy escasos (Heredia et al., 2008). En Guatemala aún quedan muchas más especies de hongos anamórficos para ser encontradas, las cuales podrían ser también nuevos registros para el mundo. Este trabajo aumenta el conocimiento de hongos anamórficos al ser el primero realizado en un bosque ubicado en un volcán del país. Los resultados de este trabajo han dado una idea de la diversidad y la magnitud de la riqueza de hongos anamórficos asociados a la hojarasca en el bosque nuboso del volcán Acatenango, con lo cual puede justificarse aún más su conservación, este volcán es el hábitat de una gran biodiversidad (Islebe y Véliz, 2001) por lo cual es de suma importancia realizar estudios que ayuden a evidenciar el valor biológico y así preservar las todas las especies que forman parte de este ecosistema.

IX. CONCLUSIONES

- Se documentaron siete especies de hongos anamórficos: *A. uniseptata*, *C. pleodoniforme*, *C. microsporum*, *G. elghollii*, *H. mirabilis*, *P. byssoides* y *P. aquatica*. Y tres géneros: *Cladosporium sp.* *Helicosporium sp.* *Vermicularopsiella sp.*
- Los nuevos registros para Guatemala son: *A. uniseptata*, *C. microsporum*, *G. elghollii*, *H. mirabilis*, *P. byssoides* y *P. aquatica*.
- La presencia de *C. microsporum*, *H. mirabilis* y *P. aquatica* se vio principalmente influenciada por la humedad del ambiente y de la hojarasca, mientras que la fructificación del resto de las especies recibió mayor influencia de la temperatura del microambiente, profundidad de la hojarasca y temperatura ambiente.

X. RECOMENDACIONES

- Incluir mayor número de muestreos para encontrar más especies, asociaciones con las variables ambientales y su influencia en la fructificación.
- Investigar otros factores que influyen en el desarrollo y fructificación de los hongos anamórficos como la disposición de oxígeno, el pH, y la relación carbono nitrógeno de los sustratos entre otros.
- Aislar en cultivos axénicos las especies de hongos encontradas para su posterior secuenciación y futura investigación de su potencial biotecnológico en beneficio del desarrollo del país.
- Realizar más investigaciones que contribuyan con datos sobre la biodiversidad y riqueza de los hongos anamórficos en ecosistemas de Guatemala.

XI. REFERENCIAS

- Adl, S. (2003). *The ecology of soil decomposition*. London: CABI Publishing.
- Arias, R., Heredia, G. y Portales, J. (2010). Adiciones al conocimiento de la diversidad de los hongos anamorfos del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz. *Acta Botánica Mexicana*, 90, 19-42.
- Arias R., Heredia, G., y Castañeda, R. (2015). Adiciones al conocimiento de la diversidad de los hongos conidiales saprobios del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz IV. *Acta Botánica Mexicana* 113, 87-101.
- Baldrian, P. (2006). Fungal laccases: Occurrence & properties. *FEMS Microbiology Reviews*, 30(2), 215–242.
- Bärlocher, F. (1992). *The ecology of aquatic hyphomycetes*. New York: Springer.
- Bender, H. (1932). The genera of fungi imperfecti. *Mycologia*, 24 (4), 410–412.
- Bensch, K., Braun, U., Groenewald, J. & Crous, P. (2012). *Studies in Mycology*, 72, 1-401.
- Berg, B. & McClaugherty, C. (2008). *Plant litter decomposition, humus formation, carbon sequestration*. (3^a Ed.). New York: Springer.
- Blackwell, M. (2011). The Fungi: 1, 2, 3... 5.1 million species? *American Journal of Botany*, 98(3), 426 – 438.
- Bolan, N. (1991). A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil*, 134(2), 189-207.

- Boswell, G., Jacobs, H., Davidson, F., Gadd, G. & Ritz, K. (2003). *Bulletin of Mathematical Biology*, 65, 447–477.
- 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 Colombiana*, 28(2), 265-271.
- 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.
- Cannon, P. & Sutton, B. (2004). Microfungi on wood and plant debris (Pp. 217-239). In Mueller, G., Bills, G. & Foster, M. (Eds). *Biodiversity of Fungi, Inventory and Monitoring Methods*. Burlington: Elsevier Academic Press.
- Campbell, C., Johnson, E. & Warnock, D. (2013). *Identification of pathogenic fungi*. (2^a Ed.). London: Wiley-Blackwell.
- Carroll, F. & Carroll, G. (1971). Fine structural studies on ‘poroconidium’ formation in *Stemphylium botryosum*. (Pp. 75-91). In W. Kendrick. (Ed). *Taxonomy of fungi imperfecti*. Toronto: Toronto University Press.
- Cepero, M., Restrepo, S., Franco-Molano, A., Cárdenas, M. y Vargas, N. (2012). *Biología de hongos*. Bogotá: Ediciones Uniandes.
- Chapin, F., Matson, P. & Mooney, H. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York: Springer.
- Cole, G. (1975). The thallic mode of conidiogenesis in the fungi imperfecti. *Canadian Journal of Botany*, 53(24), 2983-3001.

- Delgado, G. y Mena, J. (2004). Hifomicetos aero-acuáticos e ingoldianos de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (Cuba). *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid*, 28(7), 64-73.
- Ellis, M. (1971). Porospores. (Pp. 4-71). In W. Kendrick. (Ed.). *Taxonomy of fungi imperfect*. Toronto: University of Toronto Press.
- Ellis, M. (1976). *Dematiaceous hyphomycetes*. Surrey: Commonwealth Mycological Institute.
- Figueroa, R. Bran, M. Morales, O. y Castañeda, R. (2016). Nuevos registros de hongos anamórficos para Guatemala. *Revista Científica*, 26(1), 40-50.
- Gamboa, M. y García, R. (2008). Potencial biológico y creatividad química de hongos microscópicos del trópico americano. (Pp. 20-38). En G. Heredia. (Ed.). *Tópicos sobre diversidad, ecología y biotecnología de los hongos microscópicos*. Veracruz: Prograf, SA de CV.
- Gawas, P., Shenoy, B., Hyde K. & Bhat, D. (2006). *Echinosphaeria macrospora* sp. nov., teleomorph of *Vermiculariopsiella endophytica* sp. nov. *Cryptogamie Mycologie*, 27, 11–20.
- Godoy, J. (1999). *Los volcanes de Guatemala: Identificación y priorización para su manejo dentro de la estrategia de desarrollo del sistema nacional de aéreas protegidas*. Guatemala: Conap.
- Goos, R. (1985). The anamorph genus *Zalerion*. *Mycotaxon* 23, 445-449.
- Goos, R. (1987). Fungi with a twist: The Helicosporous Hyphomycetes. *Mycologia*, 79, 1-22.

- Grove, W. (1919). Species placed by Saccardo in the genus *Phoma*. Part 2. *Bulletin of Miscellaneous Informations of the Royal Botanical Gardens Kew*, 1919 (10), 425-445.
- Grove, W. (1935). *British stem and leaf-fungi (Coelomycetes)*, Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press.
- Grove, W. (1937). *British stem and leaf-fungi (Coelomycetes)*, Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press.
- Giller, P. (1996). The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity & Conservation*, 5(2), 135–168.
- Hassan, G. (2010). *Soil Microbiology and Biochemistry*. New Delhi: New India Publishing Agency.
- Hawes, C. & Beckett, A. (1977). Conidium ontogeny in *Thielaviopsis basicola*. *Transactions of the British Mycological Society*, 68(2), 304-307.
- Hawksworth, D. & Lücking, R. (2017). Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiology Spectrum*, 5(4): 1-17.
- Haynes, R. (1986). *Mineral nitrogen in the plant-soil system*. Orlando: Academic Press.
- Heredia, G., Castañeda-Ruiz, 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., Arias, M. y Bacerra, C. (2008). Análisis del conocimiento de los hongos anamorfos saprobios en México (Pp. 84-87). En Heredia, G. (Ed). *Tópicos sobre*

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

- Ingold, C. (1971). *Fungal spores. Their liberation and dispersal.* Oxford: Clarendon Press.
- Jensen, V. (1974). Decomposition of angiosperm tree leaf litter. Dickinson. (Pp. 69-104).
In: C. Dickinson & G. Pugh. (Eds.). *Biology of plant litter decomposition I.*
New York: Academic Press.
- Islebe, G. y Véliz, M. (2001). Guatemala. (Pp. 231- 239). En M. Kappelle y A. Brown.
(Eds). *Bosques nublados del neotrópico.* Heredia: Instituto Nacional de
Biodiversidad, INBio.
- Killops, S. & Killops, V. (2004). *Introduction to organic geochemistry.* (2ª Ed.). Malden:
Blackwell publishing.
- Lacey, J. (1996). Spore dispersal - its ecology and disease: the British contribution to
fungal aerobiology. *Mycological Research*, 100(6), 641-660.
- Lindahl, B., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S., Hogberg, P., Stenlid, J. & Finlay, R.
(2007). Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen
uptake in a boreal forest. *New Phytologist*, 173(3), 611-620.
- Lodge, D. (1997). Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical
forests. *Biodiversity and Conservation*, 6(5), 681-688.
- Luo, ZL., Hyde, KD., Bhat, DJ., Jeewon, R. Maharachchikumbura, SSN. Bao, DF., Li,
WL., Su, XJ., Yang, XY. & Su, HY. (2018). Morphological and molecular
taxonomy of novel species Pleurotheciaceae (Pleurotheciales) from freshwater
habitats in Yunnan, China. *Mycological Progress* 17(5), 511-530.
- Luttrell, E. (1963). Taxonomic criteria in *Helminthosporium*. *Mycologia*, 55(5), 643-674.

- Ma, L., Rogers, S., Catranis, C. & Starmer, W. (2000). Detection and characterization of ancient fungi entrapped in glacial ice. *Mycologia*, 92(2), 286-295.
- Markovskaja, S. & Kacergius, A. (2014). Morphological and molecular characterization of *Periconia pseudobyssoides* sp. nov. and closely related *P. byssoides*. *Mycological Progress*, 13 (2), 291–302.
- Mayer, A. & Staples, R. (2002). Laccase: new functions for an old enzyme. *Phytochemistry*, 60(6), 551–565.
- Mckenzie, E. (2001). Fungi anamorphic in Australasia. *Australian Systematic Botany*, 14(3), 485-500.
- Mehrotra, R. & Aneja, K. (1990). *An introduction to Mycology*. New Delhi: New Age International Publishers.
- Minter, D., Kirk, P. & Sutton, B. (1982). Holoblastic phialides. *Transactions of the British Mycological Society*, 79(1), 75-93.
- Minter, D., Kirk, P. & Sutton, B. (1983). Thallic phialides. *Transactions of the British Mycological Society*, 80(1), 39-66.
- Minter, D., Sutton, B. & Brady, B. (1983). What are phialides anyway? *Transactions of the British*, 81(1), 109-120.
- Minter, D. (1984). New concepts in the interpretation of conidiogenesis in Deuteromycetes. *Microbiological Sciences*, 1(1), 86-89.
- Moore, D., Elhiti, M. & Butler, R. (1979). Morphogenesis of the carpophore of *Coprinus cinereus*. *New Phytologist*, 83(3), 695-722.

- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza: M&T-Manuales y Tesis.
- Mueller, G., Bills, G. & Foster, M. (2004). *Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods*. London: Elsevier Academic Press.
- Nadkarni, N. (1981). Canopy roots: convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science*, 214(4524):1023-4.
- Nawawi, A., Kuthubutheen, A. & Sutton, B. (1990). New species and combinations in *Vermiculariopsiella* (Hyphomycetes). *Mycotaxon*, 37, 173–182.
- Petersen, J. (2013). *The Kingdom of fungi*. Princeton: Princeton University Press.
- Robson, G. (1999). Hyphal cell biology. (Pp. 164-184). In R. Oliver, M. Schweizer. (Eds.). *Molecular fungal biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- 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(3), 399-403.
- Saksena S. (1954). A new genus of *Moniliaceae*. *Mycologia*, 46, 660–666.
- Sánchez, D. (2005). *Taxonomía de los hongos Ascomicetos del suelo*. Reus: Universidad Rovira I Virgili.
- Schmidt, O. (2006). *Wood and tree fungi biology, damage, protection, and use*. New York: Springer.
- Seifert, K., Morgan-Jones, G., Gams, W. & Kendrick, B. (2011). *The genera of Hyphomycetes*. Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre.

- Seifert, K. & Samuels, G. (2000). How should we look at anamorphs?. *Studies in Mycology*, 45, 5-18.
- Seifert, K. & Okada, G. (1990). Taxonomy implications of conidiomatal anatomy in synnematous hyphomycetes. *Studies in Mycology*, 32, 29–40.
- Shenoy, B. Jeewon, R. & Hyde, K. (2007). Impact of DNA sequence-data on the taxonomy of anamorphic fungi. *Fungal Diversity*, 26(1), 1-54.
- Sigler, L. (1989). Problems in application of the terms ‘blastic’ and ‘thallic’ to modes of conidiogenesis in some onygenalean fungi. *Mycopathologia*, 106(3), 155-161
- Sussman, A. & Halvorson, H. (1966). *Spores: their dormancy and germination*. New York: Harper & Row.
- Sussman, A. (1968). Longevity and survivability of fungi. (Pp. 447-86). In G. Ainsworth & A. Sussman (Eds.). *The Fungi an advanced treatise III: the fungal population*. New York: Academic Press.
- Sutton, B. (1973). Hyphomycetes from Manitoba and Saskatchewan, Canada. *Mycological Papers*, 132, 1-143.
- Swift, M., Heal, O. & Anderson, J. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems*. London: Blackwell Scientific Publications.
- Thurston, C.F. (1994). The structure and function of fungal laccases. *Microbiology*, 140(1), 19–26.
- Udagawa, S. & Uchiyama, S. (2000). Materials for the fungus flora of Japan. *Mycoscience*, 41, 515-518.
- Ulloa, M. y Hanlin, R. (1978). *Atlas de Micología básica*. México, D.F.: Concepto, S.A.

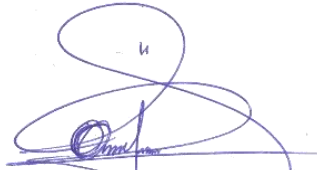
- Unger, A., Schniewind, A. & Unger, W. (2001). *Conservation of wood artifacts a handbook*. New York: Springer.
- Versalovic, J., Carroll, K., Funke, G., Jorgensen, J., Landry, M. & Warnock, D. *Manual of clinical Microbiology II*. (10^a Ed.). Washington, D.C.: American Society for Microbiology.
- Viñals, J. (1993). *Estudio de la composición florística de las cimas de los volcanes Acatenango, Agua, Atitlán, Fuego, Santa María, Santo Tomás, Tacaná, Tajumulco y Zunil, en la República de Guatemala*. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Guatemala.
- Voglmayr, H. (1998). *Candelabrum desmidiaceum* and *Candelabrum clathrosphaeroides* spp. nov., additions and key to *Candelabrum*. *Mycological Research*, 102 (4), 410-414.
- Voglmayr, H. & Delgado-Rodríguez, G. (2003). New species, notes and key to the aeroaquatic genera *Beverwykella* and *Ramicephala* gen. nov. *Mycological Research*, 107 (2), 236–244.
- Webster, J. & Weber, R. (2007). *Introduction to fungi*. (3^a Ed.). Cambridge: Cambridge University Press.



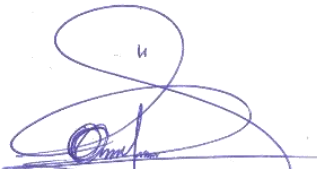
Hans Ivó Roche Villagrán
Autor



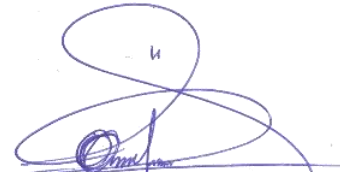
Licda. María del Carmen Bran González
Asesor



MSc. Osberth Isaac Morales Esquivel
Asesor



MSc. Osberth Isaac Morales Esquivel
Revisor



MSc. Osberth Isaac Morales Esquivel
Director



M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto
Decano