María Caridad **Cepero de García**
Silvia **Restrepo Restrepo**
Ana Esperanza **Franco-Molano**
Martha **Cárdenas Toquica**
Natalia **Vargas Estupiñán**

BIOLOGÍA DE HONGOS



Universidad de los Andes
Facultad de Ciencias

INTRODUCCIÓN



Muchas veces no le damos importancia al papel de los hongos en nuestra vida y no nos damos cuenta de que pueden ser nuestros aliados o enemigos, proporcionarnos momentos gratos, ocasionarnos problemas y ayudar a recuperarnos de alguna enfermedad. ¿Quién no ha disfrutado comiendo un pan recién salido del horno o tomando una copa de vino o una cerveza? ¿A cuántos no les han aplicado penicilina? ¿A quién no se le han dañado zapatos, carteras, maletas o ropa en un armario a causa de la humedad? Muchos hemos comprado una hermosa planta ornamental y aunque la cuidemos empieza a marchitarse o sus hojas y tallos se vuelven amarillos y luego negros hasta que la planta muere. Algunos, después de ir a salidas de campo donde han usado botas de caucho por varios días, comienzan a sentir molestias en los pies como prurito, descamación y maceración de la piel. Todo esto puede ocurrir por acción de los hongos tanto **mohos**, que crecen en forma filamentosa, como **levaduras** que son unicelulares; estos son los organismos con los cuales iniciaremos este estudio. Finalmente, ¿quién no se ha maravillado cuando ve la diversidad en formas y colores de los llamados paraguas de sapos, las orejas de judas o las estrellas de la tierra, entre otros? Pues ellos también son hongos.

Con este libro pretendemos que los estudiantes se interesen en los hongos y que tengan una primera aproximación al entendimiento de su biología, fisiología, ecología, taxonomía y genética.

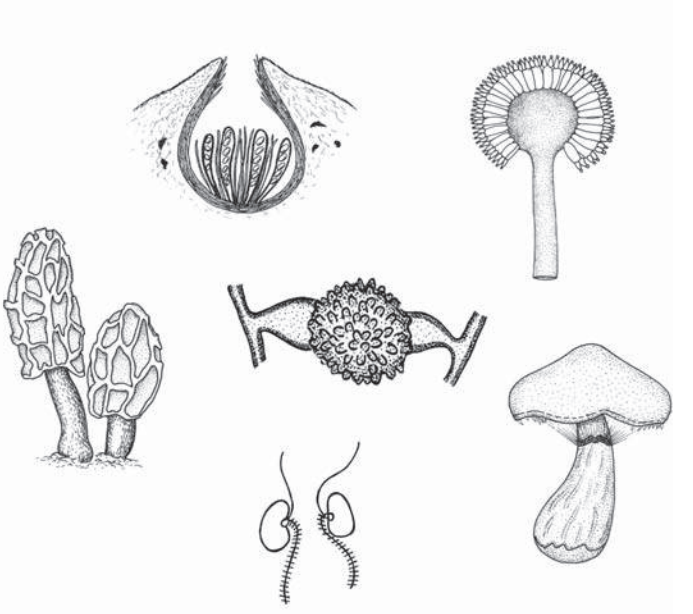
Estos organismos que llamamos hongos se conocen desde hace miles de años; su nombre proviene del griego *mikes*, que significa "setas". En la Biblia ya se hacía referencia a ellos (Amos 4.19) probablemente al mildeo y a mohos presentes en la casa (Lev. 14, 34-38). No obstante, el estudio de los hongos, **micetología** o **micología** sólo se ha desarrollado en los últimos 250 años (Ainsworth, 1965; Alexoupolus *et al.*, 1996).

La micología comienza a desarrollarse mucho antes de construirse el primer microscopio. A finales del siglo xv los médicos (herbólogos) escriben sobre los efectos benéficos y dañinos de las plantas y, frecuentemente, con ilustraciones, aparecen algunos hongos (como trufas y agaricales, los cuales eran considerados plantas). Charles de l'Escluse (1526-1609) incluye dentro del *Rariorum Plantarum Historia* un apéndice de 28 páginas relacionado con los hongos *Fungorum in Pannoniis Observatorum Brevis Historia*. La introducción del microscopio y el mejoramiento de los lentes fue un paso fundamental para la micología. Este último término, así como el de "micólogo", fueron usados por primera vez en 1836 por el reverendo M. J. Berkeley (Ainsworth, 1976).

A continuación nombramos algunos de los principales investigadores y los aportes realizados por ellos a esta disciplina.

BIOLOGÍA DE HONGOS

MARÍA CARIDAD **CEPERO DE GARCÍA**
SILVIA **RESTREPO RESTREPO**
ANA ESPERANZA **FRANCO-MOLANO**
MARTHA **CÁRDENAS TOQUICA**
NATALIA **VARGAS ESTUPIÑÁN**



Universidad de los Andes

Biología de hongos / María Caridad Cepero de García… [et ál.]. -- Bogotá: Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias Biológicas; Ediciones Uniandes, 2012.

520 pp.; 21,5 x 28 cm

Otros autores: Silvia Restrepo Restrepo, Ana Esperanza Franco-Molano, Martha Cárdenas Toquica, Natalia Vargas Estupiñán.

ISBN 978-958-695-701-4

1. Micología 2. Hongos I. Cepero de García, María Caridad II. Restrepo Restrepo, Silvia III. Franco-Molano, Ana Esperanza IV. Cárdenas Toquica, Martha Emiliana V. Vargas Estupiñán, Natalia VI. Universidad de los Andes (Colombia). Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias Biológicas.

CDD 589.25 SBUA

BIOLOGÍA DE **HONGOS**

Primera edición: junio del 2012

© María Caridad Cepero, Silvia Restrepo, Ana Esperanza Franco, Martha Emiliana Cárdenas, Natalia Vargas

© Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias Biológicas

Ediciones Uniandes
Carrera 1ª núm. 19-27, edificio Aulas 6, piso 2
Bogotá, D. C., Colombia
Teléfono: 339 4949, ext. 2133
http://ediciones.uniandes.edu.co/
infeduni@uniandes.edu.co

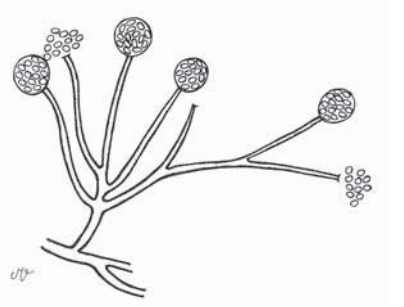
ISBN: 978-958-695-701-4 • ISBN eBook: 978-958-695-794-6

Corrección de estilo: María Fonseca
Diseño de cubierta y diagramación: Angélica Ramos
Imágenes de cubierta: María Caridad Cepero, Natalia Vargas, TEHO, LAMFU
Imágenes de portadillas: Édgar Medina, Jhon Jairo Colorado, Marleny Vargas, Natalia Vargas
Impresión: Panamericana Formas e Impresos S. A.
Teléfono: 430 21 10
Calle 65 núm. 95-28, Bogotá, D. C., Colombia

Impreso en Colombia - Printed in Colombia

Todos los derechos reservados. Esta publicación no puede ser reproducida ni en su todo ni en sus partes, ni registrada en o trasmitida por un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio sea mecánico, fotoquímico, electrónico, magnético, electro-óptico, por fotocopia o cualquier otro, sin el permiso previo por escrito de la editorial.

CONTENIDO



ABREVIATURAS XV

AGRADECIMIENTOS XVII

INTRODUCCIÓN XVIII

1. GENERALIDADES 1

ORGANISMOS QUE ESTUDIAREMOS 2
CARACTERÍSTICAS GENERALES 3
BIBLIOGRAFÍA 4

2. ESTRUCTURAS FÚNGICAS 5

ESTRUCTURAS MACROSCÓPICAS 6
Estructuras somáticas 6
Estructuras de reproducción 7
ESTRUCTURAS MICROSCÓPICAS 8
Estructuras somáticas 8
Hifa-micelio-modificaciones 8
Septos 9
Pared 10
Membrana plasmática 13
Organelos 13
Núcleo 13
Mitocondrias 14
Hidrogenosomas 14
Vesículas 14
Vacuolas 15
Ribosomas 15
Aparato de Golgi o dictiosoma 15
Retículo endoplasmático 15
Microtúbulos 15
Microfilamentos 16
Microcuerpos 16
Estructuras de reproducción 16
BIBLIOGRAFÍA 16

3. ECOLOGÍA 19

ESTRATEGIAS O HISTORIA DE VIDA DE LOS HONGOS 20
Modelo R-C-S 21
PAPEL DE LOS HONGOS EN LOS ECOSISTEMAS 22
HÁBITATS QUE LOS HONGOS PUEDEN OCUPAR 30
Hábitats terrestres 30
Acuáticos 32
Hongos en ambientes extremos 34
BIBLIOGRAFÍA 35

4. FISIOLOGÍA 39

CRECIMIENTO 40
Crecimiento en hongos miceliales 40
Zona de crecimiento apical 41
Zona de absorción 43
Zona de almacenamiento 43
Zona de senescencia 43
Crecimiento en hongos levaduriformes 44
NUTRICIÓN 45
Oxígeno e hidrógeno 45
Carbono 45
Nitrógeno 46
Azufre 47
Fósforo 47

Hierro 47
Factores de crecimiento: vitaminas 48
REQUERIMIENTOS FÍSICOS PARA EL CRECIMIENTO 48
Temperatura 48
Humedad 49
Concentración de iones de hidrógeno 49
Luz 49
Aereación 50
Digestión 50
Celulosa 51
Lignina 51
Quitina 51
Otras enzimas 51
TRANSPORTE 52
Traslocación de nutrientes 52
METABOLISMO 53
Metabolismo primario 54
Producción de energía 54
Glucólisis 54
Respiración aeróbica 55
Fermentación 55
Respiración anaeróbica 55
Gluconeogénesis: ruta anabólica 55
Síntesis de lisina 56
Metabolismo del nitrógeno 56
Metabolismo secundario 56
Poliquétidos 56
Péptidos no ribosomales 56
Terpenos 57
Alcaloides 57
DORMANCIA DE PROPÁGULOS 58
GERMINACIÓN DE PROPÁGULOS 59
DISPERSIÓN 60
DIMORFISMO 60
FOTOTROPISMO 62
Efecto de la luz en el esporangióforo de *Phycomyces blakesleeanus* 62
FISIOLOGÍA Y GENÓMICA 62
BIBLIOGRAFÍA 63

5. REPRODUCCIÓN 67

REPRODUCCIÓN EN LOS HONGOS 68
REPRODUCCIÓN SEXUAL 69
Tipos de esporas de reproducción sexual 69
Ascos y ascosporas 69
Basidios y basidiosporas 74
Cigospora 77
Oospora 78
BIBLIOGRAFÍA 81

6. REPRODUCCIÓN ASEXUAL 83

FISIÓN 84
GEMACIÓN 84
FORMACIÓN DE ESPORAS ASEXUALES 85
FORMACIÓN DE CONIDIOS 86
Origen del conidio 89
Origen de la pared del conidio 89
Orden de producción y arreglo de los conidios 90
Proceso de proliferación de la célula conidiógena 90
Características adicionales de las células conidiógenas y de los conidios 93
PARASEXUALIDAD 94
BIBLIOGRAFÍA 95

7. GENÉTICA DE HONGOS 97

INTRODUCCIÓN 98
GENÓMICA ESTRUCTURAL 98
GENÉTICA DE HONGOS 99
INTERACCIONES GENÓMICAS 99
Fusiones de hifas 99
Tipos de apareamiento (*mating types*): el caso de *Saccharomyces cerevisiae* Meyen 100
Mecanismos y análisis de recombinación durante la meiosis 101
Segregación de genes durante el ciclo de división mitótico 103
INTRODUCCIÓN A LA BIOTECNOLOGÍA DE HONGOS 103
Métodos celulares y moleculares para la manipulación de hongos 103
Aplicaciones biotecnológicas 104
BIBLIOGRAFÍA 104

8. CLASIFICACIÓN Y TAXONOMÍA 105

CLASIFICACIÓN BIOLÓGICA 106
Filogenia. Sistemática filogenética 106
Conceptos importantes 107
Sistemática filogenética (cladística) 107
Cladograma 108
Criterios de optimización 110
Tipos de grupos 110
TAXONOMÍA Y NOMENCLATURA 110
Concepto de especie 111
Concepto morfológico de la especie 111
Concepto biológico de especie 111
Concepto filogenético de especie 112
INTRODUCCIÓN A LA SISTEMÁTICA DE LOS HONGOS (REINOS HONGOS, STRAMINIPILA O CHROMISTA Y PROTOZOA) 112
Reino Hongos 112

Reino Straminipila o Chromista 115
Reino Protozoa 116
EL PROYECTO ÁRBOL DE LA VIDA:
CASO ESPECÍFICO DE LOS HONGOS 116
CÓDIGO INTERNACIONAL DE NOMENCLATURA
Y TIPIFICACIÓN 116
BIBLIOGRAFÍA 117

9. HONGOS ANAMÓRFICOS, CONIDIALES, MITOSPÓRICOS O "DEUTEROMYCETES" 119

INTRODUCCIÓN 120
HISTORIA DE LA CLASIFICACIÓN
DE LOS HONGOS ANAMÓRFICOS 121
GRUPOS DE HONGOS ANAMÓRFICOS
TRATADOS EN ESTE TEXTO 123
HIFOMYCETES 123
Géneros "moniliaceos" 123
Género Acremonium Link ex Fr. 123
Género *Beauveria* Vuill. 124
Género *Chrysosporium* Corda 124
Género *Cylindrocarpon* Wollenw 124
Géneros *Clonostachys* Corda y *Gliocladium* Corda 125
Género *Clonostachys* 125
Género *Gliocladium* Corda 126
Género *Chrysonilia Arx* 127
Género *Fusarium* Link ex Fr. 127
Género *Lecanicillium W.* Gams & Zare y *Verticillium* Nees 129
Género *Malbranchea* Sacc. 129
Género *Metarhizium* Sorokin 130
Géneros *Paecilomyces* Bainier e *Isaria* Pers. 131
Género *Scepedonium* Link 132
Género *Scopulariopsis* Bainer 132
Género *Trichoderma* Pers. 132
Géneros "dematiáceos" 133
Género *Alternaria* Nees Von Esenb. Ex Fries 133
Género *Aureobasidium* Viala & G. Voyer 135
Géneros *Bipolaris* Shoemaker, *Drechslera* S. Ito
y *Exserohilum* K. J. Leonard & Suggs 135
Género *Botrytis* P. Micheli ex Pers. 136
Género *Cladosporium* Link 137
Género *Curvularia* Boedijn 137
Género *Epicoccum* Link 138
Género *Exophiala* Carmichael 138
Género *Fonsecaea* Negroni. 138
Género *Gilmaniella* G. L. Barron 138
Género *Helminthosporium* Link.ex Fries. 139
Género *Humicola* Traaen 139
Género *Neoscytalidium* (Penz.) Crous & Slippers 140
Género *Nigrospora* Zimm. 140
Género *Phialophora* Medlar 140
Género *Pithomyces* Berk & Broome 141
Género *Rhinocladiella* Nannfeldt 142
Género *Scedosporium* Sacc. ex Castell. 142
Género *Sporothrix* Hektoen & C. F. Perkins 143
Género *Stachybotrys* Corda 143
Género *Stemphylium* Wallr. 144
Género *Thielaviopsis* Went 145
Género *Ulocladium* Preus 145
Género *Wallemia* Johan-Ols 145
Ecología de Hifomycetes 146
MICELIO ESTÉRIL (*MYCELIA STERILIA*
O *AGONOMICETALES*) 146
Género *Rhizoctonia* D.C. 147
Género *Sclerotium* Tode 147
Género *Sclerotinia* Fuckel 148
"COELOMYCETES" 148
Género *Cercospora* Fresen. 148
Género *Colletotrichum* Corda 149
Género *Pestalotia* De Not. *Pestalotiopsis* Stey.
y *Truncatela*. Stey. 149
Género *Pestalotiopsis* 151
Género *Truncatella* 151
Género *Phoma* Saccardo 152
Ecología de Coelomycetes 152
LEVADURAS ANAMÓRFICAS 153
Ecología de levaduras anamórficas 153
Género *Candida* Berkhout 153
Género *Cryptococcus* Vuill. 155
Género *Geotrichum* Link 155
Género *Rhodotorula* F. C. Harrison. 156
Género *Sporobolomyces* Kluyver & C.B Niel. 156
Género *Trichosporon* Behrend. 156
USO DE CLAVES TAXONÓMICAS 157
BIBLIOGRAFÍA 158

10. FILO ASCOMYCOTA 163

FILO ASCOMYCOTA 164
GENERALIDADES 164
ESTRUCTURAS VEGETATIVAS 166
REPRODUCCIÓN SEXUAl 166
Desarrollo del asco y las ascosporas 167
REPRODUCCIÓN ASEXUAL 168
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA DE ASCOMYCOTA 168
SUBFILO TAPHRINOMYCOTINA SYN.: ARCHIASCOMYCOTINA 170
Clase Pneumocystidomycetes 170
Orden Pneumocystidales 170
Familia Pneumocystidaceae 170
Clase Schizosaccharomycetes 171

Orden Schizosaccharomycetales 171
Familia Schizosaccharomycetaceae 171
Clase Taphrinomycetes 171
Orden Taphrinales 172
Familia Taphrinaceae 172
Género Taphrina 172
SUBFILO SACCHAROMYCOTINA 173
Clase Saccharomycetes 173
Orden Saccharomycetales 173
Familia Saccharomycetaceae 174
Género *Saccharomyces* Meyen ex Reess. 174
Género *Kluyveromyces* Van der Walt emend. Van der Walt. 175
Familia Pichiaceae 175
Género *Pichia* E.C. Hansen emend. Kurzman. 175
Familia Saccharomycodaceae 175
SUBFILO PEZIZOMYCOTINA 176
Clase Dothideomycetes 176
Subclase Dothideomycetidae 177
Orden Capnodiales 177
Familia Capnodiaceae 177
Familia Mycosphaerellaceae 177
Familia Piedraiaceae 177
Orden Dothideales 178
Familia Dothioraceae 178
Orden Myriangiales 179
Familia Elsinoaceae 179
Género Elsinoë Racib. 179
Subclase Pleosporomycetidae 179
Orden Pleosporales 180
Familia Phaeosphaeriaceae 180
Familia Pleosporaceae 180
Género *Cochliobolus* Drechsler. 180
Género *Lewia* M.E. Barr & E.G. Simmons. 180
Género *Pleospora* Rabenh. ex Ces. & De Not. 181
Género *Pyrenophora* Fr. 181
Género *Leptosphaerulina* McAlpine de ubicación incierta en la clase Dothidiomycetes 181
Familia Venturiaceae 181
Clase Eurotiomycetes 182
Subclase Eurotiomycetidae 182
Orden Coryneliales 182
Familia Eremascaceae 182
Orden Eurotiales 183
Familia Trichocomaceae 183
Género *Aspergillus* Micheli. 184
Género *Penicillium* Link. 184
Orden Onygenales 186
Familia Ajellomycetaceae 186
Familia Arthrodermataceae 188
Género *Arthroderma* Currey. 188
Género *Epidermophyton* Sabouraud. 189
Género *Microsporum* Gruby. 189
Género *Trichophyton* Malmsten. 189
Familia Ascosphaeraceae 191
Familia Onygenaceae 191
Clase Laboulbeniomycetes 192
Orden Laboulbeniales 192
Familia Ceratomycetaceae 194
Género *Ceratomyces* Thaxter 194
Familia Laboulbeniaceae 194
Género *Laboulbenia* Mont. & C.P. Robin 194
Familia Herpomycetacea 195
Orden Pyxidiophorales 195
Familia Pyxidiophoraceae 195
Género *Pyxidiophora* Bref. & Tavel 195
Clase Leotiomycetes 196
Orden Erysiphales 196
Orden Helotiales 198
Familia Dermateaceae 198
Familia Sclerotiniaceae 198
Género *Botryotinia* Whetzel 199
Género *Monilinia* Honey 200
Género *Sclerotinia* Fuckel 200
Familia Helotiaceae 202
Género *Chlorociboria* Server: Ramamurthi, Korf & Batra. 202
Clase Pezizomycetes 202
Orden Pezizales 202
Familia Ascobolaceae 203
Género *Ascobolus* Pers. 203
Género *Saccobolus* Boud. 203
Familia Caloscyphaceae 204
Género *Caloscypha* Boudier 204
Familia Discinaceae 204
Género *Gyromitra* Fries 204
Familia Helvellaceae 205
Género *Helvella* Linnaeus 205
Familia Morchellaceae 206
Género *Morchella* Dill. : Pers. 206
Género *Verpa* Swartz. 207
Familia Pezizaceae 207
Género *Peziza* (L.) Fr. 208
Familia Pyronemataceae 208
Género *Anthracobia* Boudier 208
Familia Sarcoscyphaceae 209
Género *Cookeina* Kuntze 209
Género *Phillipsia* Berk. 209
Familia Tuberaceae 210
Género *Tuber* P. Mich.: A. Wigg 210
Familia Sarcosomataceae 211
Género *Plectania* Fuckel 211

Clase Sordariomycetes 211
Subclase Hypocreomycetidae 212
Orden Hypocreales 212
Familia Bionectriaceae 213
Género *Bionectria* Spegazzini 213
Familia Clavicipitaceae 213
Género *Claviceps* Tul. 214
Familia Cordycipitaceae 214
Familia Ophiocordycipitaceae 216
Familia Hypocreaceae 216
Género *Hypocrea* Fries 216
Familia Nectriaceae 217
Género *Gibberella* Saccardo. 217
Género *Haematonectria* Samuels & Niremberg 217
Género *Albonectria* Rossman & Samuels. 217
Orden Microascales 218
Familia Ceratocystidaceae 218
Género *Ceratocystis* J. B. Ellis & Halsted 218
Familia Microascaceae 218
Familia Glomerellaceae de ubicación incierta en la subclase Hypocreomycetidae 219
Subclase Sordariomycetidae 219
Orden Diaporthales 219
Familia Cryphonectriaceae 219
Familia Diaphorthaceae 220
Orden Ophiostomatales 220
Familia Ophiostomataceae 220
Género *Ophiostoma* Syd. & P. Syd. 221
Orden Sordariales 221
Familia Chaetomiaceae G. Winter 221
Género *Chaetomium* Kunzen ex Fr. 221
Familia Sordariaceae G. Winter 222
Género *Neurospora* Shear & Dodge. 222
Género *Sordaria* Cesati & De Notaris. 223
Subclase Xylariomycetidae 224
Orden Xylariales 224
Familia Xylariaceae Tul. & C. Tul. 224
Género *Camillea* Fr. 224
Género *Daldinia* Ces. & De Not. 225
Género *Entonaema* Moell. 225
Género *Hypoxylon* Bull.:Fr. 226
Género *Kretzschmaria* Fr. 226
Género *Phylacia* Lev. 226
Género *Poronia* Willd.: S. F. Gray. 226
Género *Rosellinia* De Not. 227
Género *Thamnomyces* Ehrenb.: Sprengel. 228
Género *Xylaria* J. Hill : Schranck. 228
Familia Magnaporthaceae de ubicación incierta en la clase Sordariomycetes 228
Género *Magnaporthe* R.A. Krause & R.K. Webster 230
HONGOS LIQUENIZADOS 230
Tipos de talo 231
Reproducción 231
Química y sustratos 233
Clase Lecanoromycetes 234
Subclase Acarosporomycetidae 234
Orden Acarosporales 234
Familia Acarosporaceae 234
Subclase Ostropomycetidae 234
Orden Baeomycetales 235
Familia Baeomycetaceae 235
Orden Ostropales 235
Familia Coenogoniaceae 235
Subclase Lecanoromycetidae 235
Orden Lecanorales 235
Familia Cladoniaceae 236
Género *Cladonia* Hill ex. P. 236
Familia Lecanoraceae 236
Género *Lecanora* Ach. 236
Familia Parmeliaceae 237
Familia Ramalinaceae 237
Género *Ramalina* Ach. 237
Orden Peltigerales 237
Familia Coccocarpiaceae 237
Familia Lobariaceae 238
Género *Lobaria* (Schreb) Hoffm. 238
Género *Sticta* (Schreb) Ach. 238
Familia Peltigeraceae 238
Género *Peltigera* Willd. 239
Clase Lichinomycetes 239
Orden Lichinales 239
Familia Peltulaceae 239
BIBLIOGRAFÍA 239

11. FILO BASIDIOMYCOTA 247

FILO BASIDIOMYCOTA 248
GENERALIDADES 248
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA DE BASIDIOMYCOTA 250
SUBFILO AGARICOMYCOTINA 250
Estructura y morfogénesis de los basidiocarpos 252
Sistema hifal 252
Desarrollo de los basidiocarpos 254
Clase Agaricomycetes 254
Subclase Agaricomycetidae 254
Orden Agaricales 255
Familia Agaricaceae 256
Género *Agaricus* Fr. 258
Género *Bovista* Pers. 258

Género *Calvatia* Fr. 258
Género *Chlorophyllum* Massee. 259
Género *Coprinus S*. F Gray. 260
Género *Lepiota* (Pers.) Gray. 260
Género *Leucocoprinus* Patouillard. 261
Género *Lycoperdon* Pers. 262
Género *Macrolepiota* Singer 263
Familia Amanitaceae 263
Género *Amanita* Pers. 264
Género *Catatrama* Franco-Mol. 264
Género *Limacella* Earle. 264
Familia Bolbitiaceae 264
Género *Bolbitius* Fr. 265
Género *Panaeolus* (Fries) Quélet. 265
Familia Cortinariaceae 266
Género *Cortinarius* Fr. 266
Familia Entolomataceae 267
Género *Clitopilus* Kummer. 267
Género *Entoloma* Kummer. 268
Género *Leptonia* (Fr.) Kumm. 268
Familia Hydnangiaceae 268
Género *Hydnangium* Wallr. 269
Género *Laccaria* Berk. & Br. 269
Familia Hygrophoraceae 269
Género *Hygroaste* Singer. 269
Género *Hygrocybe* (Fr.) Kummer 270
Familia Hymenogastraceae 270
Género *Hymenogaster* Vittad. 271
Familia Marasmiaceae 271
Género *Crinipellis* Pat. 271
Género *Gymnopus* (Pers.) Roussel 271
Género *Marasmius* Fr. 272
Género *Campanella* Henn. 272
Familia Mycenaceae 273
Género *Mycena* (Pers. Ex Fr.) S. F. Gray. 273
Género *Xeromphalina* Kühner & Maire. 273
Familia Nidulariaceae 274
Género *Cyathus* Haller ex. Pers. 274
Género *Nidularia* Fr. & Nordholm. 274
Familia Physalacriaceae 274
Género *Armillaria* Fr. ex Fr. 275
Género *Gloiocephala* Massee. 276
Género *Oudemansiella* Speg. 276
Familia Pleurotaceae 276
Género *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. 277
Género *Hohenbuehelia* Schulzer. 277
Familia Pluteaceae 278
Género *Pluteus* Fr. 278
Género *Volvariella* Speg. 278
Familia Psathyrellaceae 278
Género *Psathyrella* (Fr.) Quél. 279
Familia Schizophyllaceae 279
Género *Schizophyllum* Fr. ex Fr. 279
Familia Strophariaceae 279
Género *Hypholoma* (Fr.) Kummer 280
Género *Pholiota* (Fr.) Kummer 280
Género *Psilocybe* (Fr.) Kummer 280
Familia Tricholomataceae 280
Género *Collybia* (Fr.) Staude. 281
Género *Lepista* (Fr.) W. G. Smith. 281
Género *Omphalina* Quél. 281
Género *Tricholoma* (Fr.: Fr.) Staude. 282
Orden Boletales 283
Familia Boletaceae Chevall. 283
Género *Austroboletus* Corner (Wolfe). 283
Género *Boletus* Fries. 284
Género *Leccinum* S. F. Gray. 284
Género *Phylloporus* Quél. 285
Género *Strobilomyces* Berkeley. 285
Género *Tylopilus* Karsten. 285
Familia Calostomataceae 286
Género *Calostoma* Desv. 286
Familia Suillaceae 286
Género *Suillus* S. F. Gray. 287
Subclase Phallomycetidae 287
Orden Geastrales 287
Familia Geastraceae 288
Género *Geastrum* Pers. 288
Género *Myriostoma* Desv. 288
Orden Gomphales 288
Familia Gomphaceae 289
Género *Gomphus* Persoon. 289
Orden Cantharellales 289
Familia Cantharellaceae 289
Género *Cantharellus* Adans. ex Fr. 290
Familia Clavulinaceae 290
Género *Clavulina* J. Schröt.. 291
Familia Hydnaceae 291
Género *Hydnum* L. 291
Orden Gloeophyllales 291
Familia Gloeophyllaceae 291
Género *Gloeophyllum* P. Karsten. 291
Género *Veluticeps* (Cooke) Pat. 292
Orden Hymenochaetales 292
Familia Hymenochaetaceae 292
Género *Phellinus* Quélet. 292
Familia Schizoporaceae 293
Género *Hyphodontia* J. Erikss. 293
Orden Phallales 293
Familia Phallaceae 294
Género *Phallus* Junius ex L. 294

Orden Polyporales 294
Familia Ganodermataceae 295
Género *Amauroderma* Murrill. 295
Género *Ganoderma* P. Karst. 296
Familia Meruliaceae 296
Género *Phlebia* Fr. 296
Género *Podoscypha* Patouillard. 296
Familia Polyporaceae 297
Género *Lentinus* Fr. 297
Género *Polyporus* Fr. 297
Género *Pycnoporus* P. Karst. 297
Género *Trametes* Fr. 298
Orden Russulales 298
Familia Albatrellaceae Nuss 298
Género *Albatrellus* Gray 298
Familia Auriscalpiaceae 298
Género *Auriscalpium* Gray. 299
Familia Bondarzewiaceae 299
Género *Bondarzewia* Singer. 299
Género *Wrightoporia* Pouzar. 299
Familia Russulaceae 299
Género *Russula* Pers. 300
Familia Stereaceae 300
Género *Aleurodiscus* Rabenh. ex Schöt. 300
Género *Stereum* Hill ex Pers. 301
Orden Sebacinales 301
Familia Sebacinaceae 301
Género *Sebacina* Tul. & C. Tul. 301
Orden Trechisporales 301
Familia Sistotremataceae 301
Género *Sistotrema* Hill ex Pers. 302
CLASE DACRYMYCETES 302
CLASE TREMELLOMYCETES 302
Orden Cystofilobasidiales 302
Familia Cystofilobasidiaceae 302
Género *Cystofilobasidium* Oberwinkler & Bandoni. 302
Género *Itersonilia* Derx. 303
Orden Filobasidiales 303
Familia Filobasidiaceae 303
Género *Filobasidium* Olive. 303
Orden Tremellales 303
Familia Tremellaceae 304
Género *Tremella* Pers. 304
Género *Filobasidiella* Kwon-Chung 304
Orden Auriculariales 305
Familia Auriculariaceae 305
BIBLIOGRAFÍA 306
SUBFILO PUCCINIOMYCOTINA 310
Clase Pucciniomycetes 310
Orden Pucciniales 310
Tipos de ecio 314
Clasificaciones de los ciclos de vida de las royas 314
La clasificación de Laudon 314
Clasificación tradicional 315
Familia Cronartiaceae 316
Género *Cronartium* Fr. 316
Familia Melampsoraceae 316
Género *Melampsora* Castagne. 316
Familia Phragmidiaceae 316
Familia Pucciniaceae 316
Pucina Graminis Pers. 317
Familia Uncolaceae 319
Género *Uncol* Buriticá & Rodríguez. 319
Géneros de posición incierta dentro del orden Pucciniales 319
Género *Hemileia* Berk & Broome. 319
Hemileia vastatrix Berk. & Br. 319
Clase Microbotryomycetes 321
Orden Leucosporidiales 321
Familia Leucosporidiaceae 321
Género *Leucosporidium* Fell, Statzell, Hunter & Phaff. 321
Orden Microbotryales 322
Familia Microbotryaceae 322
Género *Microbotryum* Lév. 322
Género *Sphacelotheca* de Bary 322
Orden Sporidiobolales 322
Familia Sporidiobolaceae 322
BIBLIOGRAFÍA 323
SUBFILO USTILAGINOMYCOTINA 325
Ciclo de vida de un carbón 325
Clase Exobasidiomycetes 326
Orden Entylomatales 327
Familia Entylomataceae 327
Género *Entyloma* de Bary 327
Orden Tilletiales 327
Familia Tilletiaceae 327
Género *Tilletia* Tul. & C. Tul. 327
Clase Ustilaginomycetes 328
Orden Urocystidales 328
Familia Glomosporiaceae 328
Género *Thecaphora* Fingerh 328
Familia Urocystidaceae 328
Género *Urocystis* Rabenh ex Fuckel. 328
Orden Ustilaginales 329
Familia Anthracoideaceae 329
Familia Ustilaginaceae 329
Género *Ustilago* Pers. Roussel 329

Órdenes de ubicación incierta
en el subfilo Ustilaginomycotina 329
Orden Malasseziales 329
Género *Malassezia* Baill. 330
Clase Entorrhizomycetes de ubicación incierta
dentro del filo Basidiomycota 333
BIBLIOGRAFÍA 333

12. FILO "ZYGOMYCOTA" "GRUPOS ZYGOMYCETES Y TRICHOMYCETES" 335

INTRODUCCIÓN 336
SUBFILO MUCOROMYCOTINA 336
Orden Mucorales 337
Familia Cunninghamellaceae 338
Género *Cunninghamella* Matr. 338
Género *Gongronella* Ribaldi 338
Familia Mucoraceae 339
Género *Absidia* Tiegh. 339
Género *Mucor* Fresen. 339
Género *Rhizopus* Ehrenb. 340
Género *Rhizomucor* Lucet & Constantin 340
Género *Thamnidium* Link 341
Género *Zygorhynchus* Vuill. 342
Familia Phycomycetaceae 342
Género *Phycomyces* Burgeff 343
Familia Pilobolaceae 343
Familia Radiomycetaceae 344
Género *Saksenaea* S. B. Saksena. 344
Género *Apophysomyces* P. C. Misra 344
Familia Syncephalastraceae 345
Género *Syncephalastrum* Schröt 345
Familia Umbelopsidaceae W. Gams & W Meyer 346
Género *Umbelopsis* Amos & H. L. Barnett 346
Orden Endogonales 346
Familia Endogonacae 346
Orden Mortierellales 346
Familia Mortierellaceae 347
Género *Mortierella* Coemans 347
SUBFILO ENTOMOPHTHOROMYCOTINA 347
Orden Entomophthorales 347
Familia Ancylistaceae 347
Género *Conidiobolus* Brefeld 348
Familia Entomophthoraceae 348
Género *Entomophthora* Fresen. 348
Orden Basidiobolales 349
Familia Basidiobolaceae 349
Género *Basidiobolus* Eidam 349
SUBFILO ZOOPAGOMYCOTINA 350
Orden Zoopagales 350
Familia Piptocephalidaceae 350
Género *Syncephalis* Tiegh & Le Monn 351
SUBFILO KICKXELLOMYCOTINA 351
Orden Kickxellales 351
Familia Kickxellaceae Linder 351
Género *Coemansia* van Tiegh & Le Monn 352
Orden Harpellales 352
Familia Legeriomycetaceae 352
BIBLIOGRAFÍA 353

13. FILO GLOMEROMYCOTA 355

INTRODUCCIÓN 356
¿CÓMO SE ESTABLECE LA SIMBIOSIS DE LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES (MA) CON LAS RAÍCES DE LAS PLANTAS? 357
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA 358
FILO GLOMEROMYCOTA 358
Clase Glomeromycetes 358
Orden Paraglomerales 358
Familia Paraglomeraceae 358
Orden Diversisporales 359
Familia Acaulosporaceae 359
Familia Diversisporaceae 359
Familia Gigasporaceae 359
Familia Pacisporaceae 359
Orden Glomerales 359
Familia Glomeraceae 360
Género *Glomus* Tul. & C. Tul 360
Orden Archaeosporales 360
Familia Archaeosporaceae 360
Familia Appendicisporaceae 361
Familia Geosiphonaceae 361
BIBLIOGRAFÍA 361

14. GRUPO DE HONGOS "CHYTRIDIOMYCETES" 363

GENERALIDADES 364
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA DE LOS "CHYTRIDIOMYCETES" 366
FILO CHYTRIDIOMYCOTA 366
Clase Chytridiomycetes 367
Orden Chytridiales 367
Familia Chytridiaceae 368
Género *Chytriomyces* Karling 368
Familia Cladochytriaceae 368
Género *Nowakowskiella* Schröter 368
Familia Synchytriaceae 369
Género *Synchytrium* De Bary & Woronin 369

Género *Batrachochytrium* Longcore, Pessier & D.K. Nichols del orden Rhizophydiales de ubicación incierta 370
Familia Olpidiaceae de ubicación incierta no asignada a orden alguno 371
Género *Olpidium* (Braun) Schröter 371
Clase Monoblepharidomycetes 372
Orden Monoblepharidales 372
Familia Monoblepharidaceae 372
FILO NEOCALLIMASTIGOMYCOTA 373
Clase Neocallimastigomycetes 373
Orden Neocallimastigales 374
Familia Neocallimastigaceae 374
FILO BLASTOCLADIOMYCOTA 374
Clase Blastocladiomycetes 374
Orden Blastocladiales 375
Familia Blastocladiaceae 376
Género *Allomyces* Butler 376
Género *Blastocladiella* Matthews 376
Familia Coelomomycetaceae 376
Género *Coelomomyces* Keilin 376
FILO CRYPTOMYCOTA 378
Género *Rozella* Cornu 378
BIBLIOGRAFÍA 379

15. REINO STRAMINIPILA O CHROMISTA 381

INTRODUCCIÓN 382
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA 383
FILO OOMYCOTA 383
Clase Oomycetes 383
Ecología 385
Orden Albuginales 385
Familia Albuginaceae 385
Género *Albugo* (Pers.) Roussel 385
Orden Leptomitales 385
Familia Leptomitaceae 386
Orden Peronosporales 386
Familia Peronosporaceae 387
Género *Phytophthora* de Bary 388
Orden Pythiales 390
Familia Pythiaceae 390
Género *Pythium* Pringsh s.l. 391
Género *Lagenidium* Couch 392
Orden Saprolegniales 392
Familia Saprolegniaceae 393
Familia Leptolegniaceae 393
Género *Aphanomyces* de Bary 394
FILO HYPHOCHYTRIOMYCOTA 394
BIBLIOGRAFÍA 395

16. REINO PROTOZOA. GRUPOS "EUMYCETOZOA" Y "CERCOZOA" 397

INTRODUCCIÓN 398
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA 399
FILO MYXOMYCOTA (ZOOL.: MYCETOZOA) 399
Clase Dictyosteliomycetes (zool.: Dictyostelea) 399
Familia Dictyosteliaceae 400
Dictyostelium discoideum Raper 400
Clase Myxomycetes (zool.: Myxogastria) 401
Ciclo de vida de un myxomycete 403
Tipos de plasmodio 404
Partes de un cuerpo fructífero en mixomycetes 404
Tipos de cuerpos fructíferos 405
Desarrollo del cuerpo fructífero 405
Orden Echinosteliales 406
Familia Clastodermataceae 406
Familia Echinosteliaceae 407
Orden Liceales 407
Familia Liceaceae 407
Familia Tubiferaceae 408
Género *Lycogala* Pers. 408
Orden Trichiales 408
Familia Trichiaceae 408
Género *Hemitrichia* Rostaf. 408
Género *Perichaena* Fr. 408
Género *Trichia* Haller 408
Orden Physarales 409
Familia Didymiaceae 409
Género *Diderma* Pers. 409
Género *Didymium* Schrad. 410
Familia Physaraceae 410
Género *Physarum* Pers. 410
Orden Stemonitales 410
Familia Stemonitidaceae 410
Género *Comatricha* Preuss 410
Género *Lamproderma* Rostaf. 411
Género *Stemonitis* Gled. 411
Clase Protosteliomycetes (zool.: Protostelea) 411
Orden Protosteliales 411
Familia Ceratiomyxaceae 412
FILO PLASMODIOPHOROMYCOTA (zool.: Cercozoa) 412
Clase Plasmodiophoromycetes (zool.: Phytomyxea) 412
Orden Plasmodiophorales (zool.: Plasmodiophorida) 412
Familia Plasmodiophoraceae 412
Ciclo de vida general 412
Género *Plasmodiophora* Woronin. 413
Género *Polymyxa* Ledingham. 415
Género *Spongospora* Brunch. 415
BIBLIOGRAFÍA 415

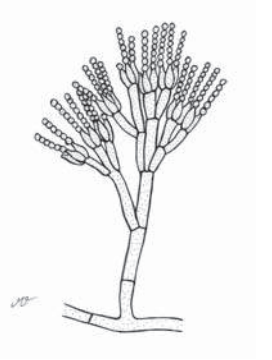
17. PRÁCTICAS DE LABORATORIO 419

PRÁCTICA 1: BIOSEGURIDAD 420
PRÁCTICA 2: PREPARACIÓN DE MEDIOS DE CULTIVO Y MATERIALES 422
PRÁCTICA 3: CARACTERÍSTICAS MACRO Y MICROSCÓPICAS 424
PRÁCTICA 4: TÉCNICAS DE AISLAMIENTO 427
PRÁCTICA 5: ASPECTOS FISIOLÓGICOS 430
PRÁCTICA 6: REPRODUCCIÓN SEXUAL 432
PRÁCTICA 7: REPRODUCCIÓN ASEXUAL 433
PRÁCTICA 8: HONGOS ANAMÓRFICOS, CONIDIALES O MITOSPÓRICOS 433
PRÁCTICA 9: LEVADURAS 438
PRÁCTICA 10: FILO ASCOMYCOTA-FILAMENTOSOS 440
PRÁCTICA 11: LÍQUENES 443
PRÁCTICA 12: BASIDIOMYCOTA 445
PRÁCTICA 13: ROYAS Y CARBONES 453
PRÁCTICA 14: FILO "ZYGOMYCOTA" 454
PRÁCTICA 15: FILO GLOMEROMYCOTA 457
PRÁCTICA 16: HONGOS ACUÁTICOS: FILO OOMYCOTA, FILO CHYTRIDIOMYCOTA, FILO BLASTOCLADIOMYCOTA 459
PRÁCTICA 17: FILOS MIXOMYCOTA Y PLASMODIOPHOROMYCOTA 463
BIBLIOGRAFÍA 464

GLOSARIO 465

ÍNDICE ANALÍTICO 485

ABREVIATURAS



AcCoA:	Acetil Co-enzima A
ADE:	Agua destilada estéril
AM:	Agar malta
ATP:	Adenosín trifosfato
CDP:	Corn meal - Dextrosa - Peptona
CM:	Corn meal, harina de maíz
CV:	Compatibilidad vegetativa
CZ:	Agar Czapek
Da:	Dalton
DS:	Dermatitis seborreica
FAD:	Flavín adenín dinucleótido
GTP:	Guanosina trifosfato
HE:	Hematoxilina eosina
kDa:	Kilo dalton
M:	Molar
M3:	Agar M3, (corn meal, almidón, dextrosa, peptona, extracto de levadura)
MAT:	Tipo de apareamiento
MET:	Microscopía electrónica de transmisión
MLC:	Microbodies Lipid Corpuscules (microcuerpos de glóbulos de grasa)
MPa:	Megapascales (unidades de presión)
NAD+:	Nicotinamida adenina dinucleótido, en su forma oxidada
NADH:	Nicotinamida adenina dinucleótido, en su forma reducida
NRP:	Non ribosomal peptide (péptidos no ribosomales)
NRPS:	Non ribosomal peptide synthase (sintasa de péptido no ribosomal)
OA:	Agar avena
PHAs:	Compuestos policíclicos aromáticos
PDA:	Agar papa dextrosa
PCD:	Programmed cell death (muerte celular programada)
PK:	Polyketides (poliquétidos)
PV:	Pitiriasis versicolor
PYG:	Peptona, extracto de levadura y glucosa
RB:	Rosa de Bengala
RE:	Retículo endoplasmático
ROS:	Reactive oxygen species (moléculas oxígeno-reactivas)
SAB:	Agar Sabouraud
SI:	Somatic Incompatibility
SMA:	Agar sintético mucor
SPB:	Spindle Pole Body
Spk:	Spitzenkörper
TG:	Triptona-Glucosa
s.s.:	sensu stricto
s.l.:	sensu lato
UDP:	Uridín difosfato
UV:	Luz ultravioleta
VCG:	Grupo de compatibilidad vegetativa
VIC:	Vegetative incompatibility (incompatibilidad vegetativa)
VIH:	Virus de la inmunodeficiencia adquirida
VLP:	Virus-like particles (partículas parecidas a virus)
YM:	Extracto de levadura y malta
YpSs:	Extracto de levadura-almidón soluble

AGRADECIMIENTOS

A Pedro Jiménez Morales, jefe del Departamento de Biología de la Universidad Militar Nueva Granada, por la evaluación académica del manuscrito. A Elizabeth Castañeda del Gordo, asesora del Instituto Nacional de Salud, por la lectura de varios capítulos y las sugerencias realizadas, así como por su aporte con varias fotografías. A Ángela Restrepo Moreno, directora científica de la Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB), por su participación con fotografías de hongos de importancia clínica. También a Roy E. Halling, curador de Micología del New York Botanical Garden, por su apoyo con algunas fotografías que se exponen en este libro. A Martha Lucía Arboleda Monroy, directora del Laboratorio Agrodiagnóstico, porque con ella siendo estudiante de maestría se comenzó hace veinte años la escritura de las prácticas de laboratorio (capítulo 17) del curso de Biología de Hongos de la Universidad de los Andes, así como por las numerosas fotografías y solución de inquietudes en fitopatógenos comunes en Colombia. A Eduardo Guerrero Forero, asesor de la Presidencia de la República en temas ambientales, por su colaboración con un esquema y con las fotografías de micorrizas arbusculares. A Leticia Sopo Prada, directora científica del Laboratorio Especializado de Micología Médica (LEMM) y a Ana María García Cepero, coordinadora de investigaciones de la Unidad de Biología Celular y Molecular (CIB), por sus valiosos aportes con fotografías de hongos de importancia en micología médica.

Asimismo queremos agradecer a varios integrantes del Centro de Biotecnología y Bioindustria de Corpoica (CBB): Fernando Rodríguez Villamizar por las fotografías de hongos anaeróbicos; a Camilo Beltrán Acosta por varias fotografías de su autoría y a Alba Marina Cotes Prado por el permiso que como directora del CBB nos otorgó de utilizar fotografías de este centro. Además, el aporte de Catalina Botero Larrarte, del Laboratorio Nacional de Diagnóstico Fitosanitario del Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), con fotografías de hongos fitopatógenos fue muy importante.

Agradecemos a todos nuestros estudiantes del Laboratorio de Micología y Fitopatología de la Universidad de los Andes (LAMFU) y del Laboratorio de Taxonomía y Ecología de Hongos (TEHO) que durante estos años han contribuido transcribiendo algunos apuntes y donando varias fotografías.

Finalmente queremos agradecer a Carlos Montenegro, decano de la Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes por su apoyo en la realización de este proyecto.

Investigador	Aporte
Robert Hooke	En *Mycrographia* (1665) describe y provee las primeras ilustraciones de un esporangio de *Mucor*.
Antony van Leeuwenhoek	Hacia la década de 1680 observó y dibujó con sus lentes las levaduras en la cerveza.
Pier Antonio Micheli	Fundador o padre de la micología. Describió, entre otros géneros, *Aspergillus* y *Botrytis.* Autor de *Nova Plantarum Genera* (1729), donde incluyó sus estudios sobre hongos.
Heinrich Julius Tode	Uno de los primeros en tener ceparios y colecciones; publica *Fungi Mecklenburgenses selecti* (*Selected Fungi from Mecklenburg*) (1790-1791).
Christian Hendrick Persoon	Autor de *Synopsis Methodica Fungorum* (1801), *Micologia Europaea* (1822-1828), ambos libros sobre la clasificación de hongos. Describió el género *Trichoderma.*
Heinrich Friedrich Link	Describió géneros como *Fusarium, Geotrichum, Epicoccum* y *Cladosporium* (1809-1816).
Elias Magnus Fries	Autor de *Systema Mycologium* (1821-1832). Realizó estudios taxonómicos avanzados de los órdenes Agaricales y Polyporales.
Rev. Miles Joseph Berkeley	Fue el primero en usar el término "mycology" en inglés. Pionero de la taxonomía de hongos en Inglaterra; propuso que un hongo era el causante del tizón tardío de la papa que afectó los cultivos en Irlanda (1845).
John Lindeley	Contradictor de la tesis de Berkeley sobre el origen del tizón tardío de la papa; él consideraba que el hongo no era la causa sino la consecuencia de la enfermedad (1845).
Joseph Henri Leveille	Estudió macromicetes e introdujo el término "basidio" (1837).
Louis y Charles Tulasne	Demostraron la germinación de las esporas (1853) y describieron tres tipos de esporas en las royas (1854).
August Carl Joseph Corda	Publica *Icones fungorum hucusque cognitorum* (1837-1842) donde describe numerosos géneros de hongos incluyendo *Stachybotrys.*
Robert Remark, Johanes Lukas Shoenlein y David Grugy	Fundadores de la micología médica. Fueron los primeros en demostrar la existencia de hongos microscópicos en lesiones de piel en humanos con su estudio de los dermatofitos (1841-1844).
Theodor Sluyter	Primero en diagnosticar una micosis sistémica al describir una infección pulmonar humana por *Aspergillus* (1847).
Mordecai Cubitt Cooke	Publicó el *Handbook of British Fungi* (1871) y *Handbook of Australian Fungi* (1892).
Heinrich Anton de Bary	Describió el desarrollo de algunos hongos del orden Peronosporales y la clase Ascomycetes (1863). Aclaró el ciclo de vida de las royas describiendo los cinco tipos de esporas que se presentan durante su desarrollo. Se considera el fundador de la fitopatología.
Pier Andrea Saccardo	Realizó los primeros estudios taxonómicos de los *Fungi imperfecti* o *Deuteromycetes*, que sirvieron como base para otras clasificaciones (1873-1882).
Carlo Luigi Spegazzini	Describió varias especies y géneros y escribió acerca de hongos de Argentina, Brasil, Chile y Uruguay (desde 1879).
A. H. Reginald Buller	Realizó la descripción detallada de la morfología y dispersión de esporas en los hongos de las clases Ascomycetes y Basidiomycetes (1933 y 1934).
Roland Thaxter	Describió hongos parásitos de insectos del orden Laboulbeniales. Publica una serie de monografías de estos hongos (1896-1931).

Investigador	Aporte
Raymond Sabouraud	Realizó un gran aporte al estudio de los dermatofitos e introdujo la técnica del cultivo puro al desarrollar un medio de cultivo que lleva su nombre. Publicó el libro *Les Teignes* en 1910.
Geoffrey Ainsworth	Escribió en 1937 *Las enfermedades de plantas de la Gran Bretaña*; entre 1965 y 1973 publicó en compañía de Sussman y Sparrow los cinco volúmenes de *The Fungi: An Advanced Treatise*. Se interesó en todo lo relacionado con la historia de la micología. En 1976 publicó *Introducción a la historia de la micología*; en 1981, *Introducción a la historia de la patología de plantas*; y en 1986, *Introducción a la historia de la micología médica y veterinaria*.
Charles Thom	Realiza estudios taxonómicos de los géneros *Aspergillus* y *Penicillium*. Publica su monografía *The Aspergilli* en 1926 y *The Penicillia* en 1930
Kenneth B. Raper	Realiza estudios taxonómicos de los géneros *Aspergillus* y *Penicillium*. En 1945 y 1949 publica, junto con Charles Thom, el *Manual of the Aspergilli* y el *Manual of Penicillia*, respectivamente.
Gary T. Cole y Bryce Kendrick	Realizaron estudios de conidiogénesis. Publican en 1981 *The Biology of Conidial Fungi*. Kendrick es autor de varias ediciones de *The Fifth Kingdom*.
R. H. Whittaker	Establece el quinto reino Fungi (1969).
Frederick Sparrow Jr., T. W. Johnson Jr., Ralph Emerson	Han realizado contribuciones importantes para el conocimiento de hongos acuáticos. Sparrow fue pionero en estos estudios; en 1943 escribió el libro *Aquatic Phycomycetes*. Johnson Jr. publica entre 1973 y 1974 *Aquatic fungi of Iceland*. Emerson fue pionero en desarrollar metodologías para estudiar hongos acuáticos en laboratorios de docencia, que fueron publicadas en la revista *Mycologia* en 1958 con el nombre *Mycological organization*.
George C. Carrol, Donald T. Wicklow	Realizan aportes en el estudio de la ecología de los hongos. Editan *The fungal community*, primera edición en 1981 y la segunda en 1992.
Constantine J. Alexopoulos	Autor del libro *Introductory Mycology* cuya primera edición fue publicada en 1952. Realizó importantes estudios y publicaciones sobre mohos mucilaginosos verdaderos.
Robert Kühner, Henri Romagnesi	Micólogos franceses que contribuyeron al conocimiento y taxonomía de los Agaricales y Russulales principalmente. En 1953 publican *Flore analytique des champignons supérieurs*.
Rolf Singer	Estudió los Agaricales, describió cerca de 2450 especies. Escribió el libro *Los Agaricales en la taxonomía moderna*, del cual se publicaron cuatro ediciones (1945, 1962, 1975 y 1986). También realizó importantes aportes en los campos de las micorrizas, las trufas y la nomenclatura.
D. L. Hawksworth	Micólogo inglés; autor de numerosas publicaciones. En 1991 hipotetiza que el número de especies de hongos es de cerca de un millón y medio.
P. O. Wainright	En 1993 estableció la cercanía de los hongos con los animales con técnicas de biología molecular.

Tabla 1. Algunos investigadores importantes que han contribuido al desarrollo de la micología

Leyendas

Egipcios	• Consumían bebidas fermentadas y consideraron la fermentación como un regalo del dios Osiris.
Griegos	• Celebraban la fiesta del vino en honor al dios Dionisio. • La leyenda de Ícaro narra el envenenamiento, por hongos, de su madre, hermanas e hijos. • La leyenda de la civilización micénica, cuyo nombre algunos relacionan con hongos.
Romanos	• Celebraban las robigalias en honor al dios Robigo, protector de las cosechas contra las royas. • Celebraban las bacanales en honor a Baco, dios del vino.
Nativos centroamericanos	• Utilizaron hongos alucinógenos en ceremonias religiosas. • Se han encontrado objetos arqueológicos en forma de hongos que datan de aproximadamente 1500 años a. C.
Nativos norteamericanos	• Emplearon hongos con fines medicinales y en ceremonias religiosas como incienso pero no hay evidencia de utilización de hongos alucinógenos. • Se han encontrado figuras de hongos talladas en madera que se usaban como guardianes en las tumbas de los chamanes.

Tabla 2. Principales mitos acerca de los hongos

En un principio, los hongos estaban rodeados por misticismo en culturas tan diversas como la egipcia, griega, romana y en el nuevo continente con los nativos de Centro y Norteamérica (tabla 2).

En la actualidad, los hongos se han desmitificado y son utilizados por el hombre en numerosas actividades. Se han usado en la industria alimenticia y farmacéutica, en biotecnología, como detoxificadores de pesticidas y como alimento. Algunos productos fúngicos utilizados comercialmente incluyen antibióticos, ácidos orgánicos, pigmentos, vitaminas y enzimas, entre otros (Moore-Landecker, 1996).

Debido a la abundancia y diversidad de los hongos, estos desempeñan un papel ecológico muy importante en los ecosistemas. Utilizan prácticamente cualquier material como sustrato, participan en el ciclaje de nutrientes y funcionan como recicladores y descomponedores de la materia orgánica, en especial de la vegetal. Por estas características, se considera que deben ser incluidos en los programas de conservación de biodiversidad y en planes de uso y manejo del suelo, donde muchas veces han sido ignorados (Hawksworth, 2001; Mueller *et al*., 2004).

Sin embargo, pese a los enormes beneficios que los hongos han traído a la humanidad (p. ej. la penicilina), ellos son responsables de grandes pérdidas económicas al dañar productos alimenticios e industriales, manufacturados o en proceso, y causar pérdidas en cultivos, cosechas y poscosechas, como lo sucedido en Irlanda a mediados del siglo xix, donde la gota de la papa ocasionó la muerte de un millón de personas y la emigración de aproximadamente 1,5 millones de irlandeses. En los humanos, los hongos causan varios tipos de enfermedades como las micosis, las alergias, los micetismos (ingestión de hongos venenosos) y la micotoxicosis por ingestión de un alimento que contenga micotoxinas (Moore-Landecker, 1996). Las actividades beneficiosas y dañinas para el hombre producidas por los hongos se resumen en la figura 1.

Según Hawksworth (1991) se estima que hoy en día existen alrededor de 1.500.000 especies de hongos de las cuales sólo se conoce aproximadamente el 5%. La diversidad fúngica es tan grande que de una muestra de unos pocos gramos de mantillo se pueden aislar de 80 a 145 especies diferentes. Esta enorme diversidad ha despertado el interés de muchos investigadores que se han dado a la tarea de conocerla y conservarla no únicamente a través de inventarios, sino teniendo en cuenta también las capacidades metabólicas de estos organismos para utilizarlos en un futuro con fines de bioprospección.

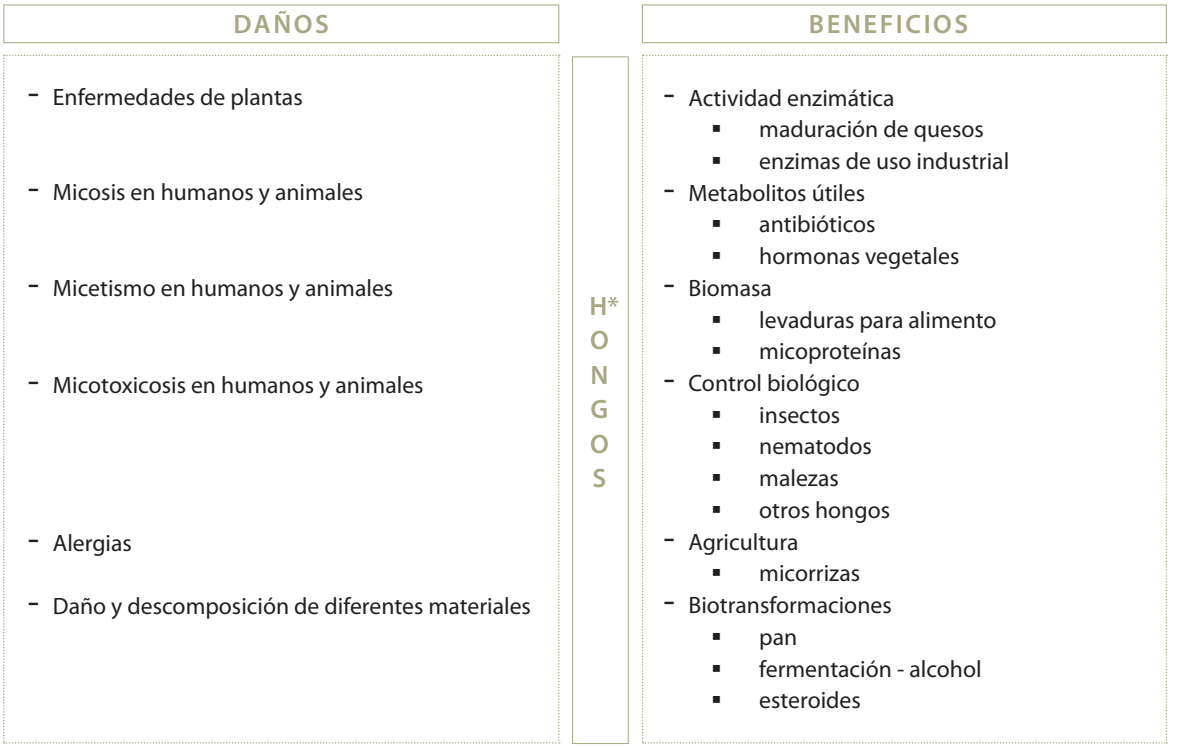


Fig. 1. Actividades que afectan al hombre y en las cuales participan hongos. *HONGOS son todos los organismos tratados en este libro.

BIBLIOGRAFÍA

Ainsworth, G. C. 1965. Historical Introduction to Mycology, pp. 4-18. *En*: The Fungi an Advance Teatrise. Vol. 1. The Fungal Cell. Ainsworth, C.G. & A.S. Sussman (Eds.). Academic Press. New York, E.U.

Ainsworth, G. H. 1976. Introduction to the history of mycology. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims. & M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons, Inc. New York, E.U.

Gest, H. 2004. The Discovery of Microorganisms by Robert Hooke and Antoni van Leeuwenhoek, Fellows of the Royal Society. Notes and Records of the Royal Society of London, 58: 187-201.

Hawksworth, D.L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. Mycological Research, 95: 641-655.

Hawksworth, D.L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. Mycological Research, 109: 1422-1432.

Moore-Landecker, E. 1996. Fundamentals of the fungi. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey, E.U.

Mueller, G. M., G. F. Bills & M. S. Foster (Eds.). 2004. Biodiversity of Fungi. Inventory and Monitoring Methods. Elsevier Academic Press. Burlington, M.A., E.U.

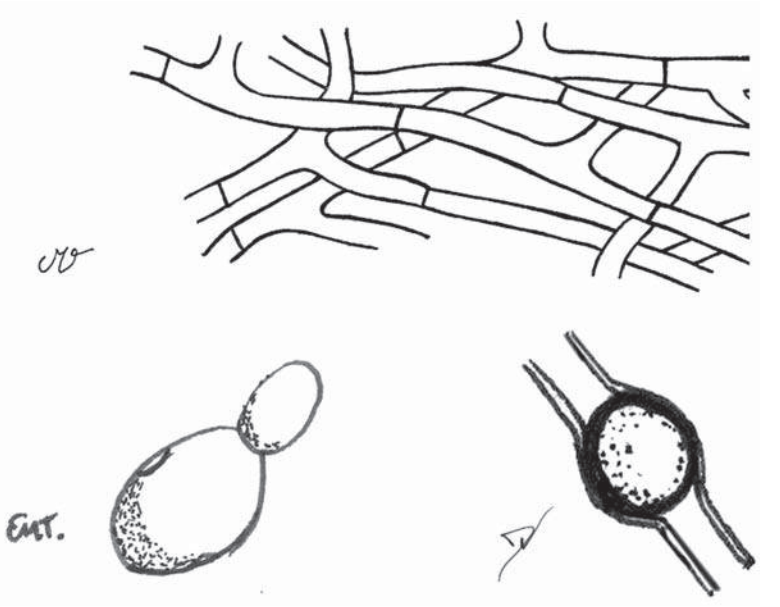
CAPÍTULO
1

GENERALIDADES

ORGANISMOS QUE ESTUDIAREMOS

CARACTERÍSTICAS GENERALES

BIBLIOGRAFÍA



ORGANISMOS QUE **ESTUDIAREMOS**

En el pasado los hongos fueron considerados como parte del reino vegetal, posteriormente, fueron clasificados por Whittaker (1969) en un quinto Reino que se conocía como Hongos o Fungi. Hoy en día los organismos estudiados tradicionalmente por los micólogos se ubican en tres reinos **Hongos** o **Fungi**, **Chromista** o **Straminipila** y **Protozoa.**

Alexopoulos *et al.* (1996) utilizan la palabra **hongos**, escrita con minúscula, para hacer referencia a todos los organismos pertenecientes a los tres reinos mencionados anteriormente. En este texto seguiremos esta directriz; cuando utilizamos la palabra **hongos** nos referimos a todos los organismos tratados en este texto, tanto hongos verdaderos (reino Hongos) como organismos similares a hongos (reinos Straminipila y Protozoa). Cuando hablamos de **Hongos**, escrita con mayúscula, nos referimos a los organismos pertenecientes al reino.

Una clasificación, *grosso modo*, de los organismos que llamamos hongos se encuentra en la figura 1.1. En el capítulo destinado a la taxonomía se ampliará con más detalle dicha clasificación. De igual forma sucederá cuando se trate cada uno de los grupos o filos. Sin embargo, una revisión actualizada de la clasificación de los hongos puede consultarse en Kirk *et al*. (2008).

hongos

Reino Hongos	**Reino Chromista o Straminipila**	**Reino Protozoa**
Filo Cryptomycota *		
Filo Blastocladiomycota		
Filo Chytridiomycota		
Filo Neocallimastigomycota	Filo Oomycota	Filo Acrasiomycota
Filo Zygomycota**	Filo Hyphochytriomycota	Filo Myxomycota
Filo Glomeromycota	Filo Labyrinthulomycota	Filo Plasmodiophoromycota
Filo Ascomycota		
Filo Basidiomycota		
Grupo Hongos Anamórficos***		

Fig. 1.1. Clasificación actual de los hongos

* Este filo ha sido validado recientemente por Jones *et al.* (2011).

** Grupo polifilético artificial no considerado actualmente como un filo.

*** Grupo artificial sinónimo: Hongos Conidiales, Mitospóricos, Deuteromycetes o Fungi Imperfecti.

CARACTERÍSTICAS **GENERALES**

Los organismos que se conocen como hongos presentan las siguientes características generales:

Poseen una membrana nuclear y otros organelos rodeados de membrana así como las demás características que definen a los eucariontes. Dentro del núcleo se encuentran uno o dos nucleolos pequeños y varios cromosomas (Deacon, 2006) (v. capítulo 2).

Necesitan carbohidratos complejos como fuente de energía ya que no tienen la capacidad de realizar fotosíntesis ni de fijar carbono, por lo tanto, son **heterótrofos.** Son **quimiorganótrofos** ya que necesitan de compuestos orgánicos preformados como fuente de energía. La mayoría de los hongos toman sus nutrientes por absorción obteniéndolos como resultado de la degradación de compuestos complejos por las exoenzimas que liberan al medio; realizando una digestión extracelular de estos, lo que les permite utilizar un gran número de sustratos como nutrientes y fuente de energía. Debido a esta característica los hongos intervienen de forma activa en los ciclos del carbono y el nitrógeno y, por ende, en el reciclaje de nutrientes. Sin embargo, es importante destacar que los organismos estudiados en este libro y que se ubican en el reino Protozoa, se nutren fagocitando diferentes nutrientes siendo estos **heterótrofos por engolfamiento** (v. capítulo 4).

La gran mayoría son aerobios estrictos porque necesitan para su crecimiento del oxígeno libre como aceptor de electrones. Sin embargo, algunos pueden ser anaerobios facultativos, es decir que pueden utilizar otras moléculas como aceptores de electrones. Adicionalmente, se conoce que un grupo de hongos que vive en el rumen de los herbívoros no posee mitocondria sino hidrogenosomas y son anaerobios estrictos (v. capítulo 2).

Son organismos no móviles, pues no poseen flagelos que les permitan el movimiento a excepción de las zoosporas y los planogametos de los hongos acuáticos. Las zoosporas se presentan tanto en organismos del reino Hongos como los Chytridiomycota y organismos pertenecientes al reino Straminipila como los Oomycota (v. capítulos 14 y 15).

La fase somática o vegetativa (talo) puede ser **unicelular** como en las levaduras (fig. 1.2) y algunos Chytridiomycota y Oomycota; **filamentosa** como en los mohos cuya fase somática está constituida por filamentos tubulares denominados **hifas** (fig. 1.3) y a cuyo conjunto se le conoce como **micelio**; y **plasmodial** característica de los mohos mucilaginosos *slime molds*, que es una masa de protoplasma multinucleada y móvil, rodeada por una membrana (fig. 1.4).

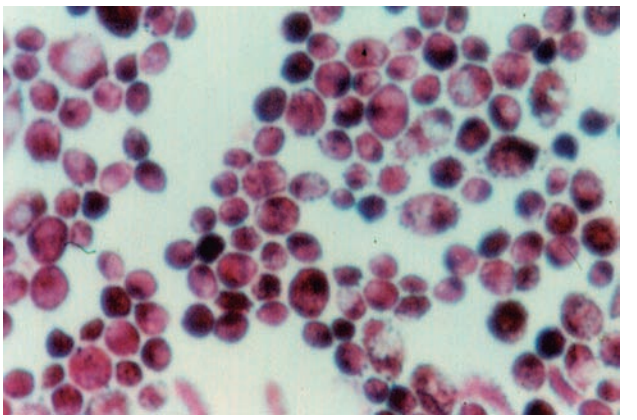


Fig. 1.2. Levaduras coloración Gram x 100
Fotografía: M. C. Cepero de García (LAMFU)

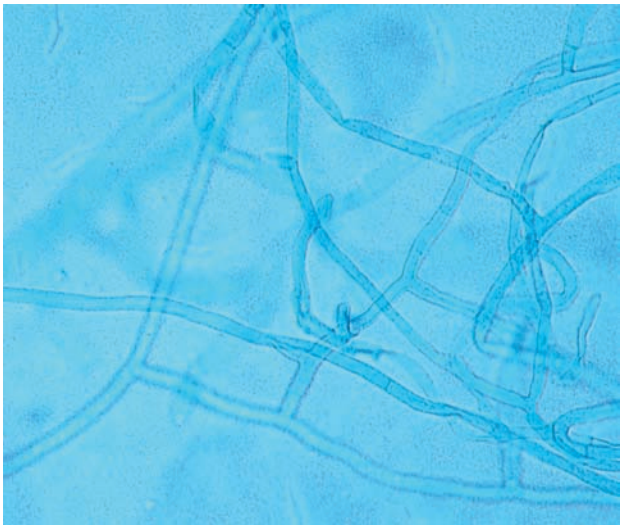


Fig. 1.3. Hifas-micelio, lámina con azul de lactofenol x 100
Fotografía: M. C. Cepero de García (LAMFU)



Fig. 1.4. Plasmodio creciendo sobre ramas caídas en el bosque La Merced (Cundinamarca)
Fotografía: M. C. Cepero de García (LAMFU)

Algunos tienen la capacidad de ser dimórficos, es decir que durante su ciclo de vida presentan dos fenotipos: unicelular (levadura) y filamentoso (micelial). Este es el caso de algunos patógenos humanos.

La pared de estos organismos está constituida principalmente por polisacáridos, proteínas y lípidos. El tipo de polisacárido es característico de cada grupo taxonómico, aunque el principal polisacárido presente es el glucano. En todos los organismos clasificados dentro del reino Hongos, el polisacárido característico es la quitina, variando en su concentración en los diferentes grupos. Otros compuestos como el quitosán son característicos de los Mucorales y en las levaduras relacionadas con Ascomycota, los mananos. En el caso de los Oomycota, estos poseen en su pared celulosa y un aminoácido característico, la hidroxiprolina (v. capítulo 2).

Los carbohidratos solubles y compuestos de reserva de estos organismos son diferentes a los de las plantas y similares a los de los animales, principalmente, los artrópodos, a excepción de los Straminipila que tienen compuestos similares a los de las plantas (v. capítulo 4).

Durante su ciclo de vida, los hongos pueden presentar dos tipos de reproducción: sexual y asexual. Algunos tienen la capacidad de reproducirse en estas dos formas, mientras que otros sólo se limitan a una de ellas. Adicionalmente, en algunos se ha observado el fenómeno de parasexualidad (v. capítulos 5 y 6).

Los ciclos de vida pueden ser sencillos o complejos, dependiendo de cada organismo. Pueden ser muy simples como en algunos hongos a los que sólo se les conoce fase asexual y otros, como las royas, presentan los ciclos de vida más complejos produciendo hasta cinco tipos de propágulos diferentes y requiriendo de uno o dos hospederos para completarlo (v. capítulo 11).

La división nuclear, mitótica o meiótica, es cerrada en los hongos verdaderos porque no se disuelve la membrana nuclear durante la profase. Existe un caso especial de división mitótica en los Plasmodiophoromycota (reino Protozoa) que se conoce como división crucífera, debido a la apariencia de cruz, en el momento de la división nuclear, dada por el alargamiento del nucleolo y la disposición de los cromosomas alrededor de éste (Alexopoulos *et al.*, 1996) (v. capítulo 16).

En la gran mayoría de los hongos los núcleos son haploides (n). Sin embargo, en el filo Oomycota los núcleos son diploides (2n). En un talo pueden coexistir núcleos haploides diferentes, lo que constituye el fenómeno de heterocariosis; a este estado se le conoce como heterocarión. Cuando las diferencias de los núcleos están en los genes de compatibilidad sexual se le llama **dicarión** (v. capítulo 7).

Respecto a la forma de vida de los hongos, la mayoría son saprótrofos, es decir, se alimentan de materia orgánica muerta. Otros pueden realizar asociaciones simbióticas de varios tipos con otros organismos y pueden ser mutualistas cuando el resultado de la asociación es benéfico para los organismos que intervienen en ella, por ejemplo, las micorrizas, los líquenes y los hongos endófitos. Cuando se establece un tipo de relación en la cual el único beneficiado es el hongo en detrimento de su hospedero, se denominan parásitos. Los hongos parásitos pueden ser obligados y en este caso son **biótrofos**, porque necesitan que las células que parasitan estén vivas; otros son parásitos facultativos. Los **necrótrofos** matan las células del hospedero y luego se alimentan de sus componentes (v. capítulo 3).

La distribución de los hongos es, en general, cosmopolita y se encuentran en el suelo, en el agua (dulce o marina), en madera viva o en descomposición, restos vegetales, excrementos y otros. Algunas especies tienen distribución restringida o son endémicas para determinado lugar debido a que dependen de su simbionte, de su hospedero o de un hábitat específico (Alexopoulos *et al.*, 1996; Moore-Landecker, 1996; Gams *et al*., 1998; Carlile *et al*., 2001; Deacon, 2006; Webster & Weber, 2007; Kirk *et al*., 2008) (v. capítulo 3).

BIBLIOGRAFÍA

Alexopoulos, C. J., C. W. Mims & M. Blackwell. **1996. Introductory** Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York, E. U.

Carlile, M. J., S.C. Watkinfon & G.W. Gooday. 2001. The Fungi. 2nd ed. Academic Press. San Diego, CA, E. U.

Deacon, J. 2006. Fungal Biology. 4th ed. Blackwell Publishing, Malden, MA, E. U.

Gams, W., E.S. Hoekstra & A. Aptroot. 1998. CBS Course of Mycology. 4th ed. Centraalbureau voor Schimmelcultures. Baarn, Holanda.

Jones, D. M., M., T.A. Richards, D. L. Hawksworth, and D. Bass. 2011. Validation and justification of the phylum name *Cryptomycota* phyl. nov. IMA Fungus 2: 173-175.

Kirk, P. M., P. F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th ed. CABI Publishing. Inglaterra.

Moore-Landecker, E. 1996. Fundamentals of the Fungi. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey, E. U.

Webster J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

Whittaker, R. H. 1969. New concepts of kingdoms or organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms. Science, 163: 150-160.

CAPÍTULO
2

ESTRUCTURAS **FÚNGICAS**

ESTRUCTURAS MACROSCÓPICAS

ESTRUCTURAS MICROSCÓPICAS



Los hongos son organismos complejos que presentan una gran variedad de estructuras macroscópicas y microscópicas que pueden ser somáticas o de reproducción. Algunas de las estructuras microscópicas pueden ser observadas con microscopía de luz o contraste de fase; otras estructuras, como los organelos, solamente son observables con microscopía electrónica de transmisión (MET). Las características de la superficie de algunas estructuras se observan únicamente mediante microscopía electrónica de barrido (MEB).

ESTRUCTURAS **MACROSCÓPICAS**

Estructuras somáticas

Entre las principales estructuras macroscópicas somáticas de los hongos se destacan las bandas de micelio, los rizomorfos (fig. 2.1) y los esclerocios (fig. 2.2).

Bandas de micelio: son agregados de hifas no diferenciadas que se observan con frecuencia en los hongos del filo Basidiomycota y en algunos de los hongos Ascomycota y "Deuteromycetes". La función de las bandas de micelio es la traslocación de materiales y el transporte de nutrientes (Webster, 1980; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

Rizomorfos: son estructuras comunes en los hongos del filo Basidiomycota y se caracterizan por ser agregados de hifas diferenciadas con apariencia de cordón, monocarióticas o dicarióticas, con o sin fíbula (v. capítulo 5), con diámetro variable entre 1 o varios mm, que poseen meristema apical para su crecimiento (v. capítulo 11), y su función es la de transportar nutrientes. Los rizomorfos pueden ser de dos tipos: tipo cilíndricos de color oscuro o tipo plano de color claro. En general, los rizomorfos están constituidos por una parte central compuesta por hifas elongadas de pared delgada, y alrededor, un anillo de células de pared gruesa generalmente con pigmento oscuro o pigmentos amarillos, rosados o de color blanco (Webster, 1980; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

Esclerocios: son estructuras de tamaño variable constituidas por agregados de seudoparénquima y su función es de reposo y resistencia, y le permite al hongo sobrevivir en estado de latencia, en condiciones adversas y posee reservas alimenticias. Estas estructuras son producidas por numerosos hongos, por ejemplo, *Botrytis* Micheli ex Haller, *Sclerotinia* Fuckel, *Claviceps*



Fig. 2.1. Rizomorfos
Fotografía: TEHO (inf.); LAMFU (sup.)

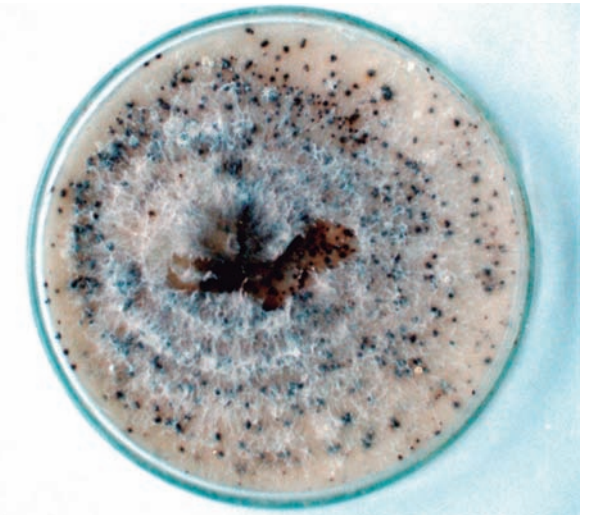


Fig. 2.2. Esclerocios. Se observan en un medio de cultivo como masas duras, oscuras, de forma irregular y diferente tamaño
Fotografía: M. C. Cepero de García, LAMFU

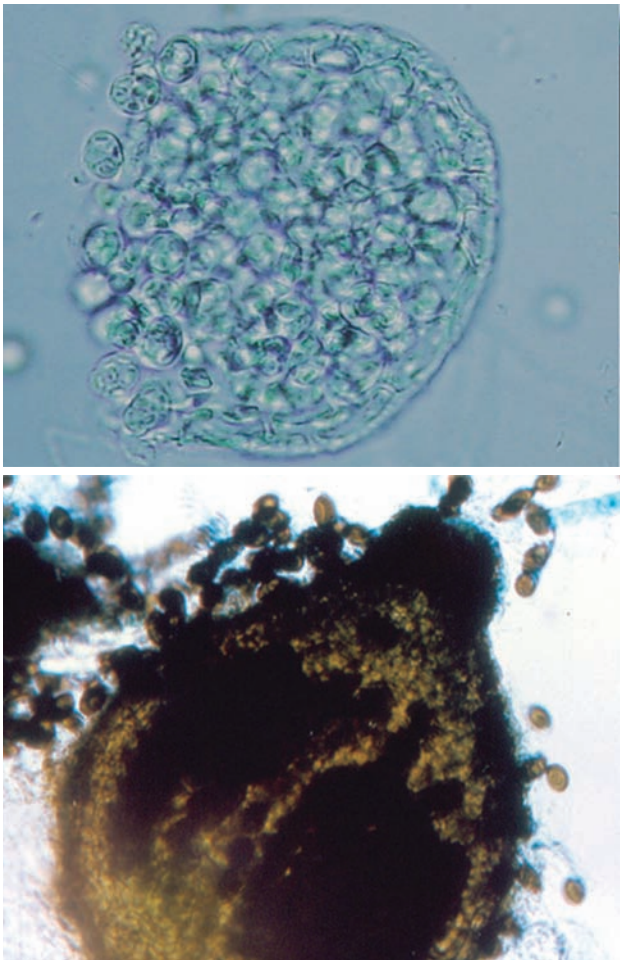


Fig. 2.3. Ascomas: cleistotecio de fase sexual de un *Aspergillus* (100x) (arriba); peritecio de *Sordaria* (40x) (abajo)
Fotografías: LAMFU

purpurea (Fries) Tulasne. La estructura interna de los esclerocios es variada, desde simples nudos de hifas pigmentadas con melanina como en el hongo *Rhizoctonia solani* Kühn hasta estructuras complejas en las cuales se diferencian varias partes como en los hongos *Sclerotinia* y *Sclerotium rolfsii* Sacc. En los esclerocios de estructura compleja se pueden observar las siguientes partes: **cutícula,** compuesta por residuos de pared celular; **epidermis,** formada por células de pared gruesa altamente melanizadas; **corteza,** compuesta por células de pared gruesa sin melanina y **médula,** constituida por hifas hialinas (Webster, 1980; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

Estructuras de reproducción

Los hongos presentan diferentes estructuras macroscópicas de reproducción las cuales son conocidas con el nombre de cuerpos fructíferos. Algunas de las principales



Fig. 2.4. Basidiocarpos: Cuerpo fructífero agaricoide de *Hygrocybe* sp. (izq.); cuerpo fructífero coraloide de *Clavicorona pyxidata* (der.)
Fotografías: TEHO

estructuras de reproducción macroscópicas son los ascocarpos o ascoma, en el filo Ascomycota, y los basidiocarpos o basidioma, en el filo Basidiomycota (figs. 2.3 y 2.4). Las características de estas estructuras se describen en detalle en los capítulos 5 y 6.

ESTRUCTURAS **MICROSCÓPICAS**

Estructuras somáticas

Hifa-micelio-modificaciones

Los hongos filamentosos tienen como estructura somática básica la **hifa**. Esta es una estructura tubular que se ramifica a medida que el hongo crece en forma apical (fig. 2.5). El conjunto de hifas que produce un hongo se conoce como **micelio**. Este micelio posee características microscópicas y macroscópicas (cuando forman colonias creciendo en un medio de cultivo o en la naturaleza) que son útiles para su identificación. Algunas de las características microscópicas del micelio y los propágulos dan origen al color de una colonia.

Las características microscópicas incluyen el color, diámetro y la presencia o no de septos en las hifas. En cuanto al color, las hifas pueden ser incoloras o **hialinas** y oscuras o **dematiáceas**; el color de estas últimas se debe a la presencia de melanina en la pared. Las hifas pueden tener diámetros diferentes siendo entonces anchas o delgadas; las anchas son las que tienen más de 7 µm de diámetro, mientras que en las delgadas el diámetro varía de 2 a 6 µm. Dependiendo de la formación de paredes transversales que dividen la hifa en segmentos o células, se pueden observar hifas regularmente **septadas** en los filos Ascomycota y Basidiomycota, o escasamente septadas o **cenocíticas** en el filo "Zygomycota" (Griffin, 1994; Alexopoulos *et al.,* 1996; Deacon, 2006).

El micelio puede presentar ciertas modificaciones que aunque no son características de un género o de una especie, en algunas ocasiones pueden servir de ayuda en la determinación de ciertos hongos, como en el caso de algunos patógenos humanos. Dentro de las modificaciones del micelio encontramos hifas en raqueta, hifas en espiral, hifas en cuerno de venado, apresorios, haustorios y tejidos o plecténquima.

La hifa en raqueta es originada por un ensanchamiento de los ápices de las hifas. Esta modificación es común en *Microsporum canis* Bodin ex Gueg.; la hifa con forma de espiral es característica de *Trichophyton mentagrophytes* (Robin) Sabour.; la hifa en cuerno de venado se observa cuando en el ápice de las hifas ocurre al mismo tiempo ensanchamiento y división; este tipo de modificación se presenta en *Trichophyton shoenleinii* (Lebert) Langeron & Miloch. ex Nann. El **apresorio** se forma por el ensanchamiento del ápice de un tubo germinal que se produce como resultado de la germinación de un conidio

o espora sobre una planta. Este hinchamiento le permite al hongo tener una mejor adhesión a su hospedero y constituye el primer paso a partir del cual se origina un gancho de penetración o hifa delgada. Esta estructura se presenta sobre todo en hongos fitopatógenos (fig. 2.6). El **haustorio** es una estructura que se observa en hongos que tienen la capacidad de crecer en forma intercelular en su hospedero. Esta modificación del micelio le permite al hongo alimentarse de su hospedero ejerciendo presión sobre la membrana plasmática sin romperla, realizando allí el intercambio de nutrientes (fig. 2.6). El **plecténquima** es la modificación del micelio para formación de tejidos. Estos tejidos son necesarios para producir los cuerpos fructíferos, pues son responsables de dar forma y sostén a las estructuras. Existen dos tipos principales de tejidos. El **prosénquima** (fig. 2.7), que es el tejido en el cual las hifas no pierden su individualidad y están dispuestas de forma paralela y son distinguibles. El **seudoparénquima** (fig. 2.7) en donde las hifas pierden su individualidad y se convierten en células ovales, esféricas o isodiamétricas (Webster, 1980; Griffin, 1994; Alexopoulos *et al.,* 1996; Moore-Landecker, 1996; Deacon, 2006; Ulloa & Hanlin, 2006; Arango, 2007; Webster & Weber, 2007).

Septos

Los septos son paredes transversales formadas por crecimiento centrípeto de la pared celular que dividen las hifas en compartimientos y dan origen al micelio septado. No obstante, algunos grupos de hongos que se conocen como escasamente septados o **cenocíticos**, sólo producen septos en la base de las células de reproducción, para separar la parte senescente del micelio o para aislar una sección que presente un rompimiento y evitar la pérdida de protoplasma (Webster, 1980; Alexopoulos *et al.,* 1996; Moore-Landecker, 1996; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

El septo no es una estructura maciza, posee aberturas o poros que permiten el flujo del citoplasma entre células adyacentes. Existen varios tipos de septos y cada uno es característico de un grupo taxonómico.

El **septo simple** se presenta en los hongos del filo Ascomycota y en sus fases asexuales agrupadas en los hongos Conidiales, Mitospóricos, Anamórficos o Deuteromycota. Este septo se caracteriza por presentar un poro en el centro por el cual circula el contenido citoplasmático. En las hifas en crecimiento, a cierta distancia del poro, se ubican los **corpúsculos de Woronin**, que son estructuras proteicas de diámetro entre 150 y 500 nm, esféricas, oblongas, hexagonales o rectangulares, rodeadas

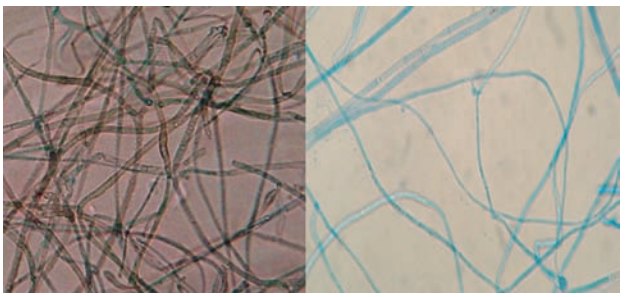


Fig. 2.5. Hifas: hifas dematiáceas (izq.); hifas hialinas, líquido de montaje azul de lactofenol (der.)
Fotografías: LAMFU

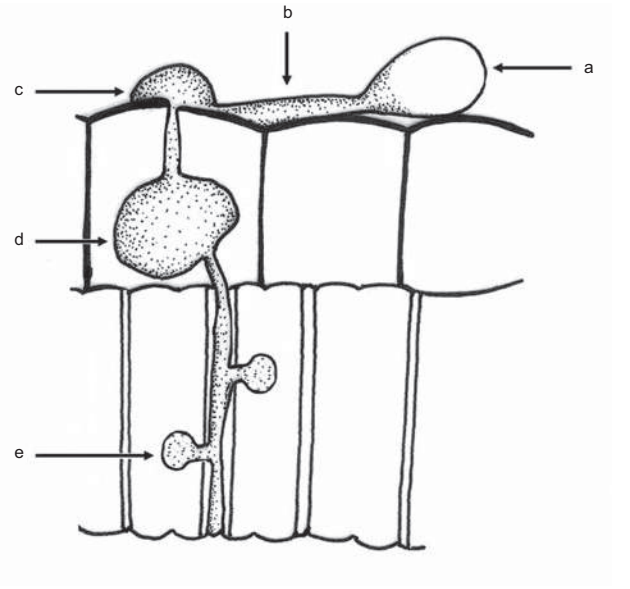


Fig. 2.6. Esquema de un hongo fitopatógeno penetrando directamente en una planta: a) propágulo; b) tubo germinal; c) apresorio; d) hifa de penetración y vesícula; e) haustorio
Esquema: Jhon Jairo Colorado

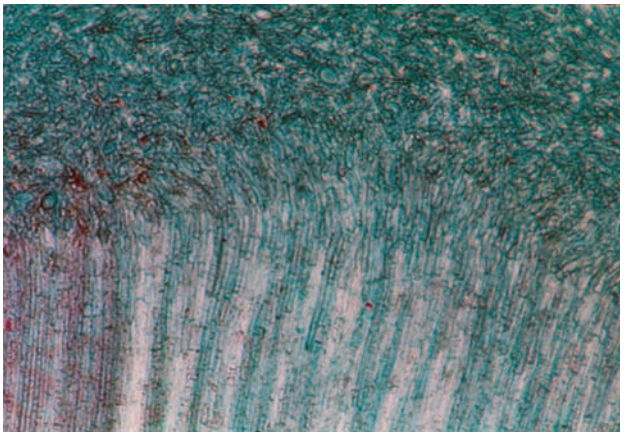


Fig. 2.7. Prosénquima y seudoparénquima en estroma de *Claviceps purpurea*
Fotografía: LAMFU

por una membrana sencilla. Estos corpúsculos se observan con microscopía electrónica de transmisión como zonas redondeadas densas a los electrones. Cuando las hifas son senescentes, estos corpúsculos taponan el poro, cerrando el flujo de citoplasma y separando zonas no viables o dañadas; estudios recientes en corpúsculos aislados de *Neurospora crassa* demuestran que este organelo presenta una zona central compuesta de subunidades hexagonales proteicas denominadas HEX-1, siendo estos organelos una nueva clase funcional de peroxisomas (Jeg & Chua, 2000; Dhavale & Jedd, 2007) (fig. 2.8).

El **septo doliporo** se presenta en muchos hongos del filo Basidiomycota y se caracteriza por tener, en ambos lados del poro septal, un engrosamiento en forma de anillo cubierto por membranas especializadas continuas con el retículo endoplasmático denominadas **parentesomas**, que pueden presentarse como capuchones de membranas simples o capuchones con extensiones tubulares, reticulares o cupulares y pueden ser continuos o perforados (uniperforados o multiperforados). El poro septal previene el movimiento de organelos de tamaño grande, como el núcleo, de un compartimiento a otro y está asociado a menudo con las fíbulas (Webster & Weber, 2007; Roberson *et al.,* 2010) (figs. 2.9a y 2.9b).

También se pueden presentar en los hongos septos con múltiples perforaciones muy pequeñas, similares a los plasmodesmos que comunican las células vegetales (Ulloa & Hanlin, 2006). En otros hongos, principalmente algunos acuáticos, se observan estructuras que semejan septos pero que son tapones de celulina, dividiendo la hifa en compartimientos (Alexopoulos *et al*., 1996; Kirk *et al*., 2008).

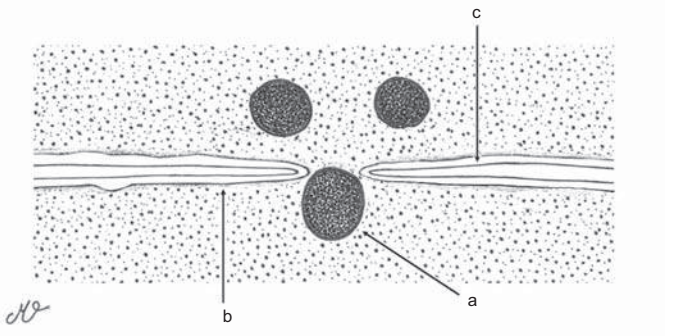


Fig. 2.8. Esquema de MET de un septo simple: a) corpúsculo de Woronin; b) membrana; c) pared del septo
Esquema: Marleny Vargas

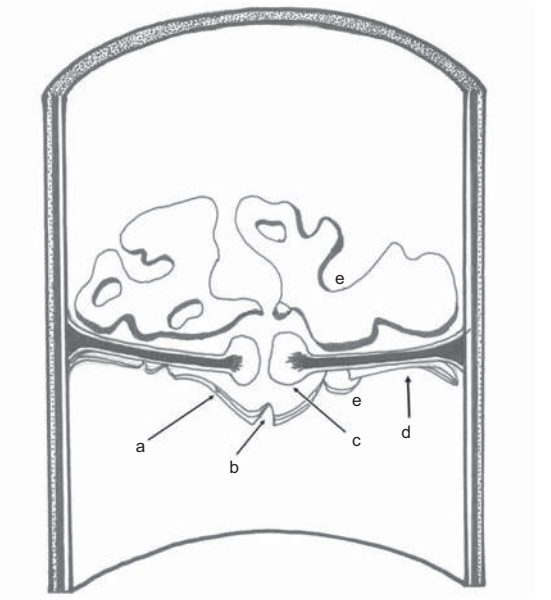


Fig. 2.9a. Esquema del septo doliporo en un hongo del filo Basidiomycota: a) cubierta del poro septal; b) discontinuidad en la cubierta del poro; c) hinchamiento del septo; d) septo; e) retículo endoplasmático
Esquema: Jhon Jairo Colorado

Pared

Los hongos al igual que las plantas y las bacterias poseen pared celular. Esta estructura representa el mayor porcentaje de su peso seco, y su grosor es menor en la fase somática que en los propágulos. El espesor de la pared varía de 200 a 300 nm en las levaduras y menos de 200 nm en los mohos.

El principal componente de la pared celular son los polisacáridos que pueden constituir entre el 80 y 90% de la pared. Otra parte importante son las proteínas, que muchas veces se encuentran unidas a los polisacáridos formando glucoproteínas. En los diferentes trabajos realizados sobre la composición de la pared se cita un pequeño porcentaje de lípidos, considerado como impurezas de la membrana plasmática y el citoplasma y no como componentes reales de ésta (Arango, 2007; Griffin, 1994).

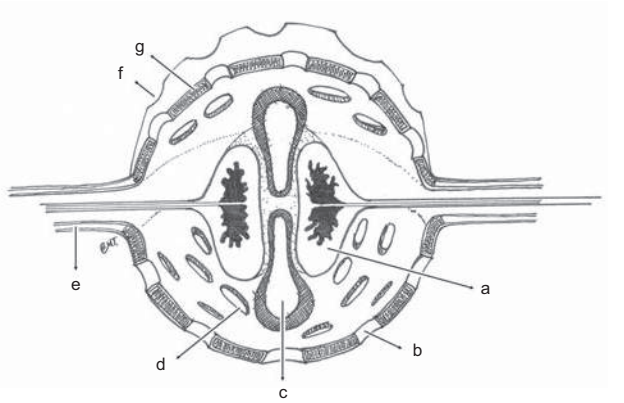


Fig. 2.9b. Esquema del septo doliporo: a) septo doliporo; b) y d) poros de membrana; c) microfilamentos de oclusión; f) retículo endoplásmico
Esquema: Edgar Medina. Tomado y modificado de Webster & Weber (2007)

En los propágulos se distinguen varias capas de pared, de afuera hacia adentro; en las basidiosporas pueden existir hasta cinco capas. En otros propágulos como los conidios este número puede ser menor. Entre las capas de la pared podemos encontrar el **perisporio** que es la capa más externa y envuelve la totalidad de la espora; el **exosporio** que es la capa que se encuentra por debajo del perisporio en las basidiosporas de pared compleja, el **episporio** se encuentra debajo del exosporio y el **endosporio** es la capa más interna del propágulo, que es la última en ser sintetizada y la menos gruesa de todas (Moore-Landecker, 1990) (fig. 2.10).

En la pared del micelio, cuando se observa con microscopía electrónica, se distinguen dos capas, una interna donde se encuentran los componentes fibrilares y una externa en que predominan los componentes amorfos. Es importante destacar que no todos los autores coinciden en el número de capas y algunos describen hasta cinco tipos diferentes cuando el estudio se realiza con enzimas que van degradando los componentes de la pared (Burnett, 1976).

La pared, responsable de la forma del hongo y que constituye la interfase entre el hongo y su medio, es generalmente una estructura permeable que no controla la salida o entrada de pequeñas moléculas, aunque las sales de Ag^+ son retenidas en ella, y realiza diversas funciones de vital importancia. Su principal función es la de proteger contra factores ambientales tales como el estrés, la lisis osmótica y los daños por acción de la luz ultravioleta y productos químicos; además, de servir como una barrera física contra la acción de otros organismos. La pared, le permite a los hongos adquirir variadas formas como por ejemplo, en las estructuras de penetración a un hospedero, ramificaciones o formación de propágulos En la pared se almacenan también algunas enzimas líticas que en el momento adecuado participan en el rompimiento de moléculas para proporcionar nutrientes al hongo. Adicionalmente, la pared tiene propiedades antigénicas que median la interacción con otros organismos y poseen algunas aglutininas que permiten al hongo la adhesión al sustrato y los apareamientos (Griffin, 1994; Gooday, 1995*a*; Latgé & Calderone, 2006; Ulloa y Hanlin, 2006).

Los constituyentes de la pared son polisacáridos, proteínas y otros compuestos en distintas proporciones.

Los polisacáridos que constituyen el 80 y el 90% de la pared son de diferentes tipos, resumidos en la tabla 2.1. Polisacáridos como la quitina, el quitosán y los β-glucanos conforman el componente fibrilar de la pared. Algunos β-glucanos, los α-glucanos y los mananos constituyen la matriz amorfa en la cual se encuentran embebidos los componentes fibrilares. Los β-glucanos establecen enlaces covalentes con las fibras de quitina originando la rigidez característica de la pared.

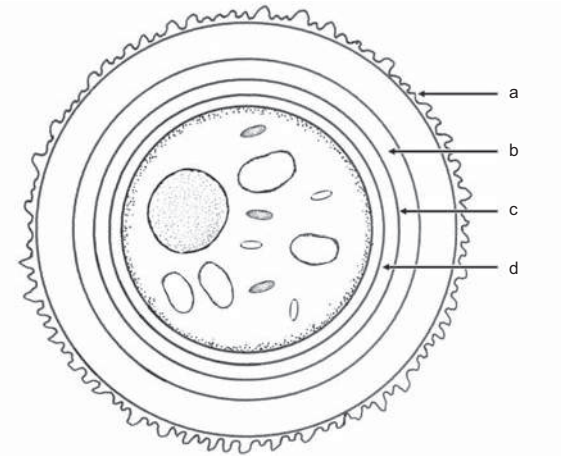


Fig. 2.10. Esquema de un propágulo con MET en que se señalan las diferentes capas de la pared: a) perisporio; b) exosporio; c) episporio; d) endosporio
Esquema: Jhon Jairo Colorado

Polisacárido	Origen	Enlace
Quitina	Polímero de N-acetil-glucosamina	(β 1-4)
Glucano ▪ β -glucano ▪ α-glucano	 Polímero de glucosa Polímero de glucosa	 (β 1-3) y (β 1-6) (α 1-3) y (α 1-4)
Manano	Polímero de D-manosa	(α 1-6), (α 1-2) y (α 1-3)
Celulosa	Polímero de D-glucosa	(β 1-4)
Quitosán	Polímero de glucosamina	(β 1-4)

Tabla 2.1. Tipos de polisacáridos encontrados en la pared de los hongos. Modificado de Griffin (1994)

La **quitina** es un aminopolisacárido cuyo monómero, la N-acetil-glucosamina, forma un polímero lineal con uniones β-1-4. Las moléculas lineales de quitina se unen entre sí mediante puentes de hidrógeno, formando las fibras del polímero que pueden ser visualizadas con microscopía electrónica de transmisión. Las cadenas de quitina pueden formar además enlaces covalentes con los glucanos, contribuyendo con esto a dar mayor rigidez a la pared. Este compuesto es abundante en la naturaleza y ocurre como polisacárido estructural en muchos invertebrados (Griffin, 1994).

En la biosíntesis de quitina, uno de los procesos más importantes en el metabolismo fúngico, participan las quitinas sintasas (v. capítulo 4). El quitosán, formado por la deacetilación enzimática de la N-acetil-glucosamina, es un polímero de la glucosamina con uniones β-1-4 y un compuesto fibrilar que se encuentra en las paredes de hongos del subfilo Mucoromycotina y, en cantidades menores, en las paredes de otros hongos. La deacetilación se lleva a cabo por la enzima quitina deacetilasa, que debe actuar en conjunto con la quitina sintasa para dar origen al quitosán. Los glucanos, que son los mayores componentes de las paredes celulares de los hongos de los filos Ascomycota y Basidiomycota, son polisacáridos cuya unidad estructural son residuos de glucosa con uniones β-1-3 y β-1-6 o, en otros, los enlaces son α-1-3 y α-1-4 exceptuando de ellos a la celulosa (v. capítulo 4).

La celulosa que es un polisacárido lineal compuesto de unidades de glucosa con uniones β-1-4, de composición fibrosa e insoluble en agua, es el componente fibrilar de los hongos del filo Oomycota y del filo Hyphochytriomycota; aunque los miembros de este último también presentan alguna cantidad de quitina en su pared.

Los mananos, polímeros de manosa, se han encontrado principalmente en las paredes celulares de las levaduras del filo Ascomycota. Desde el trabajo de Bartnicki-García (1968), se relaciona la presencia de dos polisacáridos principales en la pared, con el grupo taxonómico al cual pertenece el organismo, como se muestra en la tabla 2.2.

Polisacáridos en pared	Grupo taxonómico
Celulosa y glucano	Filo Oomycota
Quitina y quitosán	Subfilo Mucoromycotina
Quitina y glucano	Filo Chytridiomycota Filo Ascomycota Grupo "Deuteromycota" Filo Basidiomycota
Glucano y manano	Levaduras del filo Ascomycota
Quitina y manano	Levaduras del filo Basidiomycota
Celulosa y quitina	Filo Hyphochytriomycota
Galactosamina y galactanos	Subfilo Kickxellomycotina

Tabla 2.2. Polisacáridos de pared según el grupo taxonómico. Tomado y modificado de Gooday (1995a)

Las **proteínas** representan del 1 al 15% de la pared y constituyen parte del componente amorfo. Las principales proteínas que se observan en la pared son las glucoproteínas que funcionan como antígenos de superficie y que principalmente son manoproteínas, aunque también se pueden encontrar galactoproteínas (Sentandreu *et al.,* 1994). Las hidrofobinas, proteínas ricas en residuos de cisteínas, sólo se han encontrado en la pared de los mohos y no en la de las levaduras. Son un grupo muy estudiado en *Schizophyllum commune* Fr. y actualmente están en auge debido a su enorme potencial. Mientras que el hongo crece sumergido en el medio, secreta las hidrofobinas que permiten la adherencia del micelio a las superficies. Una vez el hongo va a producir estructuras de reproducción y emerge del medio, estas proteínas se polimerizan alrededor de las hifas formando una capa hidrofóbica, permitiendo así el desarrollo de estructuras aéreas (Wessels *et al*., 1995; Wessels, 1997; Kershaw & Talbot, 1998; Wessels, 2000; Van Wetter *et al.,* 2000; Cox & Hooley, 2008).

Entre otros compuestos encontrados en la pared de los hongos, tenemos la **melanina** y la **esporopolenina**. El primero es uno de los polímeros más comunes en la pared de muchos hongos, son pigmentos de color café oscuro a negro, sintetizados a partir de compuestos fenólicos, como la tirosina, el catecol y las catecolaminas, entre otros. La melanina es responsable del color marrón de algunos hongos (micelio, propágulos) y de la resistencia a la lisis enzimática, siendo un factor de virulencia en los hongos patógenos de plantas y de humanos. La esporopolenina es también un polímero aromático que se caracteriza por ser muy resistente a los ataques de agentes químicos y físicos; es característica de la pared de los granos de polen y está presente en algunas paredes de esporas fúngicas, especialmente en las cigosporas de *Mucor mucedo* y en las ascosporas de *Neurospora crassa* (Grove, 1976; Hawker & Madelin, 1976; Gooday, 1995*a*; Carlile *et al*., 2001; Haase & Brakhage, 2004; Agrios, 2005).

Los distintos componentes de la pared están distribuidos de forma estratégica y constituyen la arquitectura de la pared. En la parte o capa más interna de la pared se encuentran los componentes fibrilares, mientras que los amorfos se ubican en todos lados y preferiblemente hacia fuera. Las proteínas antigénicas y las aglutininas se encuentran dispuestas en la capa externa, en contacto directo con el ambiente (Griffin, 1994; Moor-Landecker, 1996; Carlile *et al*., 2001).

Algunas levaduras poseen **cápsula**, que es una capa de polisacárido que rodea la pared de las células. Esta cápsula, en el caso de *Cryptococcus neoformans* (San Felice) Vuill., está constituida de glucuronxilomanano y es

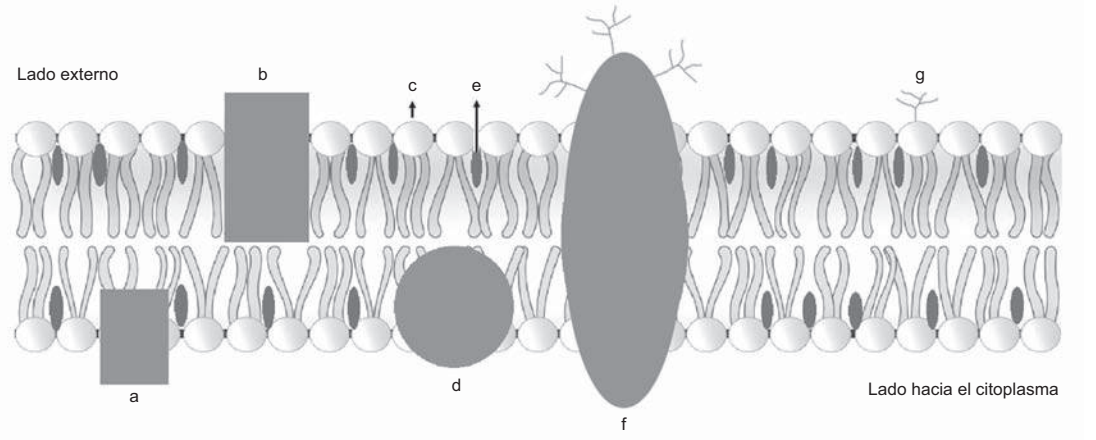


Fig. 2.11. Esquema de la membrana citoplasmática de un hongo: a) y d) proteínas internas; b) proteína externa; c) fosfolípidos; e) ergosterol; f) proteínas integrales; g) polisacáridos
Esquema: Edgar Medina

un determinante de patogenicidad ya que enmascara los antígenos de pared y el sistema inmune del hospedero no puede reconocerlo. La composición de la cápsula es un carácter que ha sido empleado en la sistemática de estos organismos (Phaff, 1998; Arango, 2007; Lizarazo y Castañeda, 2007).

Membrana plasmática

La membrana plasmática (fig. 2.11) es una capa bilipídica que constituye la verdadera interfase entre el hongo y el ambiente. Esta estructura presenta una región polar soluble en agua, una no polar soluble en lípidos y adicionalmente presenta algunas invaginaciones conocidas como lomasomas.

Las funciones de la membrana son proteger el citoplasma, regular la entrada y salida de solutos y facilitar la síntesis de pared y material capsular; a ella se fijan enzimas que intervienen en estos procesos; el proceso de transmisión de señales del exterior al interior de la célula, es conocido como transducción de señales (Garraway & Evans, 1984; Griffin, 1994).

La membrana está constituida principalmente por proteínas y lípidos en igual cantidad en promedio. Se conocen cerca de 200 tipos de proteínas presentes en la membrana, entre ellas se encuentran las glucoproteínas (Garraway & Evans, 1984).

De acuerdo con la ubicación, las proteínas de la membrana pueden clasificarse en periféricas y transmembranales. Las periféricas están implicadas en las rutas de señalización de la proteína G y las transmembranales son aquellas que atraviesan completamente la membrana, entre éstas se destacan receptores, proteasas, fosfolipasa y adenilato ciclasa, entre otras (Gooday, 1995*b*).

En cuanto a los lípidos, en la membrana se presentan fosfolípidos, glucolípidos y lípidos neutros como los esteroles (ergosterol y zimosterol) los triglicéridos y los ácidos grasos. De hecho la principal diferencia de la membrana celular de los hongos con la de las células animales es la presencia de ergosterol en lugar de colesterol. Por esta razón este esterol ha sido empleado como blanco de antifúngicos (Carlile *et al*., 2001).

Organelos

Los organismos que consideramos hongos poseen como todos los eucariontes, una serie de estructuras intracelulares delimitadas por una membrana que se conocen como **organelos**. Debido a que estos organismos no son fotosintéticos no presentan cloroplastos. La estructura de la célula fúngica y sus principales constituyentes se observan en la figura 2.12.

Núcleo

El núcleo de los hongos tiene un menor tamaño (1-3 µm de diámetro) comparado con el de los demás eucariontes (3-10 µm de diámetro) y está directamente relacionado con la menor cantidad de ADN que estos organismos poseen.

El núcleo se encuentra delimitado por una membrana doble con poros muy pequeños conectada o

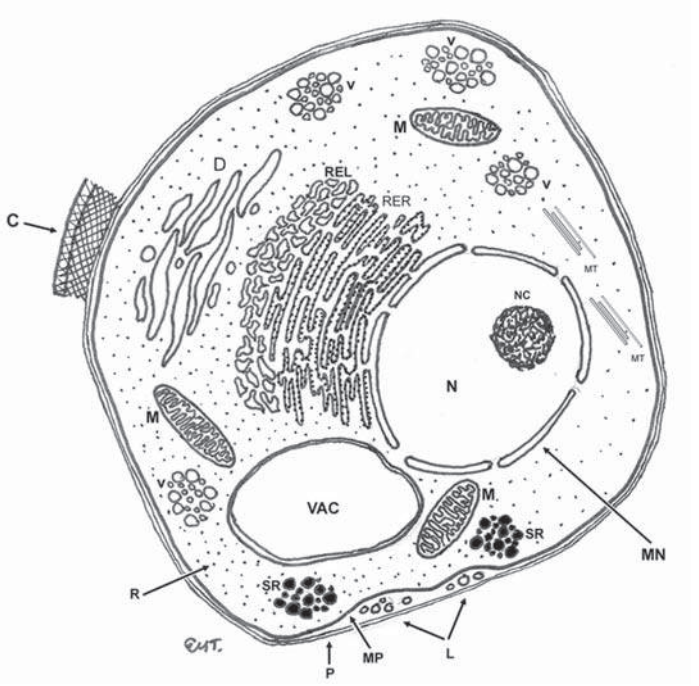


Fig. 2.12. Esquema de una célula fúngica y sus principales constituyentes. N. núcleo, NC. nucleolo, MN. membrana nuclear, VAC. vacuola, M. mitocondria, V. vesículas, SR. sustancias de reserva, D. dictiosoma, REL. retículo endoplásmico liso, REG. retículo endoplásmico rugoso, R. ribosomas citoplasmáticos, MP. membrana plasmática, L. lomasomas, P. pared, C. cápsula, MT. microtúbulo
Esquema: Edgar Medina

continua con el retículo endoplasmático. Esta membrana no desaparece durante la profase de la mitosis (mitosis cerrada) y a la cual no se unen los ribosomas. El núcleo se mueve libremente en el citoplasma de las hifas aun tanto en las hifas septadas como en las cenocíticas. Este organelo contiene uno o dos nucleolos pequeños involucrados en la síntesis de ARN ribosomal y el ADN asociado con las histonas H2A, H2B, H3 y H4, el nucleosoma, que se organiza en cromosomas pequeños cuyo número varía de 3 a 17 dependiendo del género y la especie y representa del 0,15 al 0,3% del peso seco (Griffin, 1994; Roberson *et al*., 2010).

Existen unas estructuras asociadas con el núcleo que en los hongos verdaderos son conocidas como cuerpos polares del núcleo o *Spindle-Pole-Bodies* (SPB) ubicadas cerca de la membrana nuclear y que funcionan como centro de organización de los microtúbulos durante la meiosis y la mitosis. En los hongos zoospóricos del filo Oomycota son conocidas como centro de organización de los microtúbulos o *Microtubules Organization Center* (MTOC), donde el MTOC nuclear es un centrosoma, que al igual que en las células animales, está compuesto por un par de centriolos en forma de barril embebidos en una matriz pericentriolar (Griffin, 1994; Markham, 1995; Roberson *et al.,* 2010).

Mitocondrias

La mitocondria en los hongos como en el resto de los eucariontes está rodeada por una membrana bilipídica y es allí donde se realiza la respiración oxidativa. A diferencia de los demás eucariontes, la mitocondria de los hongos tiene una forma alargada, alcanzando hasta 15 µm de largo. Adicionalmente, las mitocondrias en los hongos poseen membranas internas organizadas en láminas paralelas al eje del organelo y de la hifa y, al igual que el núcleo, se pueden mover libremente en el micelio y pasar de un compartimiento a otro a través del poro septal. Las crestas son aplanadas en los hongos verdaderos mientras que en el filo Oomycota son tubulares. En una hifa se pueden encontrar una o varias mitocondrias y el número muchas veces depende de las condiciones ambientales. Las mitocondrias no se originan de "novo", sino de una preexistente que se divide en dos y presenta ribosomas y ADN (Markham, 1995; Alexopoulos *et al*., 1996; Carlile *et al*., 2001).

Hidrogenosomas

Estos son organelos rodeados de membrana que contienen enzimas, que normalmente se encuentran en protozoos y no tienen mitocondria; están presentes en algunos hongos anaerobios obligados en el filo Neocallimasticomycota y realizan la misma función de las mitocondrias en los demás hongos: generar energía por transporte de electrones. Entre las enzimas que contienen están la hidrogenasa málica y ferridoxín oxidorreductasa, entre otras (Munn, 1994; Markham, 1995; Kiel, 2009).

Vesículas

Las **vesículas** son muy numerosas y su función es el transporte de diferentes componentes celulares: enzimas, lípidos, proteínas estructurales, polisacáridos, etcétera, y se requiere de microscopía electrónica para su observación. Morfológicamente hay dos categorías de vesículas, las más pequeñas son denominadas **microvesículas** y miden entre 30-50 nm de diámetro, y las vesículas apicales o macrovesículas que miden entre 70-100 nm de diámetro. Dentro de las microvesículas están los **quitosomas** que contienen quitina sintasa en forma zimogénica. De igual forma, en el ápice de las hifas en crecimiento se pueden encontrar agrupaciones densas de

microvesículas que se conocen con el nombre de **Spitzenkörper** (Spk) que significa cuerpo apical (v. capítulo 4); la distribución de ellas es característica de los diferentes filos de hongos, principalmente Ascomycota y Basidiomycota (Markham, 1995; Bartnicki-García, 2006; Roberson *et al*., 2010).

Vacuolas

Son organelos de almacenamiento de aminoácidos, iones, fósforo inorgánico y metabolitos como pigmentos y ácidos. También pueden remover del citoplasma iones potencialmente tóxicos como Sr^{2+}, Co^{2+}, Pb^{2+}. En el hongo ectomicorrízico *Pisolithus tintorius* (Mont.) E. Fisch se han observado en las hifas cuatro zonas con vacuolas de formas variables: en la zona apical pocas o ninguna, en la zona subapical predominan las pequeñas ovoides a esféricas, en la zona nuclear predominan las tubulares y en la zona basal las esféricas y grandes. Durante el crecimiento de un hongo, las vacuolas desempeñan tres papeles principales: 1) almacenaje de metabolitos y cationes; 2) reguladores de pH y homeostasis de iones en el citoplasma; 3) son el equivalente de los lisosomas de los mamíferos ya que contienen enzimas hidrolíticas en un medio ácido. Generalmente es el más obvio de los componentes celulares observados con microscopía de luz (Markham, 1995; Carlile *et al.,* 2001; Bowman & Bowman, 2010).

Ribosomas

Son pequeñas partículas que se encuentran en el citosol y en las mitocondrias y en ellas ocurre la síntesis de proteínas. Los ribosomas citosólicos están suspendidos libremente y se asocian a elementos del retículo endoplasmático y de la membrana nuclear. Los ribosomas mitocondriales se encuentran entre las cisternas mitocondriales y se distinguen de los ribosomas citosólicos en el % G+C y en el tamaño molecular S. Los ribosomas están constituidos por ARN y proteínas y son 80 S excepto en el filo Oomycota. Los ribosomas están constituidos por dos subunidades la 60 S (25-28 S, 5.8 S y 5 S) y la 40 S (18 S). En las mitocondrias también encontramos ribosomas. Los ribosomas se originan en el nucleolo (compartimiento del núcleo), a partir de la síntesis de "novo" (Griffin, 1994; Fromont-Racine *et al*., 2003).

Aparato de Golgi o dictiosoma

En el filo Oomycota se puede reconocer un organelo similar al aparato de Golgi de los demás eucariontes, compuesto de cisternas aplanadas con márgenes vesiculares, estructura que se conoce como dictiosoma. En los "Zygomycota", Ascomycota y Basidiomycota, los dictiosomas se reducen a uno o pocos elementos vesiculares muchas veces asociados con el retículo endoplasmático. La principal característica de este organelo es su morfología simple y la presencia de cisternas sencillas. Su función es la de empacar, en las vesículas, diferentes tipos de materiales (Markham, 1995; Alexopoulos *et al.,* 1996; García-Rodríguez *et al.,* 2006).

Retículo endoplasmático

El retículo endoplasmático (RE) de los hongos es un organelo delimitado por una membrana continua, donde ocurre la biosíntesis de lípidos y es esencial para la secreción de proteínas. El retículo endoplásmico se caracteriza por ser contiguo a la membrana nuclear y no a la plasmática y por formar túbulos y vacuolas. Las membranas del retículo endoplásmico pueden tener ribosomas asociados y entonces se llaman RE rugoso, o no tener ribosomas asociados y llamarse RE liso. El retículo endoplásmico puede estar en contacto físico con las membranas de otros organelos como las vacuolas y hacer parte de un sistema dinámico de secreción para enviar enzimas a la superficie celular y a las vacuolas para almacenaje de diferentes sustancias. Sin embargo, se sabe, por observación con microscopía electrónica, que en muchos casos este sistema de membrana es discontinuo con los otros organelos dentro del citoplasma (Markham, 1995; García-Rodríguez *et al.,* 2006).

Microtúbulos

Los microtúbulos forman parte del citoesqueleto de las células fúngicas. Son estructuras tubulares constituidas por heterodímeros de α y β-tubulina, que al ensamblarse extremo con extremo forman trece protofilamentos paralelos conectados lateralmente, constituyendo un cilindro hueco no flexible de 20-24 nm de diámetro. Los microtúbulos tienen un rango de longitud de 0,1 a 20 µm, están dispersos en el citoplasma: en la región subapical están orientados principalmente de forma paralela a la dirección longitudinal de la hifa y de las gemaciones, en el caso de las levaduras; en la región central del citoplasma tienden a concentrarse en mazos o formar uniones entre microtúbulos cercanos creando una red laxa. Los microtúbulos que se encuentran en los hongos son considerablemente más pequeños de los que ocurren en los animales (Griffin, 1994; Heath, 1995; Roberson *et al*., 2010).

Microfilamentos

Los microfilamentos, que con los microtúbulos forman el citoesqueleto, están compuestos por actina, que es una proteína contráctil. El monómero de esta proteína es la actina globular (G-actina) de 42 kDa que se polimeriza en actina filamentosa (F-actina). Los filamentos de actina tienen un diámetro aproximado de 7 nm. La observación con microscopía electrónica es difícil porque es un polímero que no se conserva en las condiciones necesarias para la preparación del montaje; sin embargo, imágenes de los microfilamentos revelan que estos pueden presentar varios arreglos, incluyendo agrupaciones o manchas corticales, cables longitudinales y anillos contráctiles, asociados con la formación del septo (Griffin, 1994; Walker & Garril, 2006; Roberson, *et al.,* 2010).

Microcuerpos

Los microcuerpos son organelos pequeños cuyo contenido puede observarse denso con una matriz granular y están rodeados de una membrana similar a la del retículo endoplasmático, se encuentran en las levaduras y en los hongos miceliales. Como ejemplo tenemos los **peroxisomas** que son organelos generalmente redondos y pequeños (≤ 1 µm), y que contienen catalasas y oxidorreductasas productoras de peróxido de hidrógeno (Carson & Cooney, 1990).

En general, los microcuerpos contienen diferentes tipos de enzimas y probablemente sólo en esto se diferencian unos de otros; cuando la enzima es una catalasa y una oxidasa productora de peróxido de hidrógeno, el microcuerpo se conoce con el nombre de **peroxisoma**. Otros son llamados **glioxisomas** por contener enzimas para la b oxidación de ácidos grasos y los **glicosomas** que contienen enzimas glicolíticas. También son considerados microcuerpos los **hidrogenosomas,** que se encuentran en los hongos anaerobios estrictos del rumen de los herbívoros, y los corpúsculos de Woronin los cuales son los únicos microcuerpos a los que se les conoce una función estructural (Markham, 1995; Kiel, 2009).

Estructuras de reproducción

Los hongos presentan diferentes estructuras microscópicas de reproducción entre las cuales se destacan los órganos sexuales denominados **gametangios** como el oogonio o gametangio ♀ y el anteridio o gametangio ♂ de los Oomycota (fig. 2.13), y estructuras de reproducción asexual como los esporangios (fig. 2.14) y células conidiogénicas, entre otras. Las características de estas estructuras se describen en detalle en los capítulos 5 y 6.



Fig. 2.13. Anteridio (a) y Oogonio (b) x 40
Fotografía: LAMFU

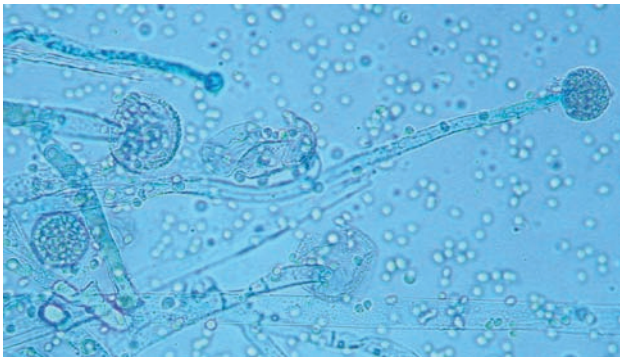


Fig. 2.14. Esporangio x 40
Fotografía: LAMFU

BIBLIOGRAFÍA

Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology. 5th ed. Elsevier Academic Press. New York, E.U.

Alexopoulos, C. J., C. W. Mims & M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. Johns Wiley & Sons Inc. New York, E.U.

Arango, M. 2007. Dermatofitos. Pp. 712-728. *En:* Restrepo, A., F.J. Díaz, SW. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A. E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo & J. Robledo (Eds.). Fundamentos Básicos de Medicina: *Microbiología de las Infecciones Humanas*. CIB. Medellín, Colombia.

Bartnicki-García, S. 2006. Chitosomes: past, present and future. FEMS Yeast Research, 6: 957-965.

—. 1968. Cell wall chemistry, morphogenesis, and taxonomy of Fungi. Annual Review of Microbiology, 22: 87-108.

Burnett, J. H. 1976. Fundamentals of Mycology. 2nd ed. Edward Arnold. London, Inglaterra.

Carlile, M. J., S. C. Watkinson, G.W. Gooday. 2001. The Fungi. 2nd ed. Academic Press. London, Inglaterra.

Carson, B.D & J.J. Cooney. 1990. Microbodies in fungi: a review. Journal of Industrial Microbiology, 6: 1-18.

Cox, P. W. & P. Hooley. 2008**.** Hydrophobins: New prospects for biotechnology. Fungal Biology Reviews, 23: 40-47.

Deacon, J. 2006. Fungal Biology. 4th ed. Blackwell Publishing. Malden, E.U.

Dhavale, T. & G. Jedd. 2007. The fungal woronin body. Pp. 90. *En*: Howard R. J. & N. A. Gow (Eds). The Mycota VIII, Biology of the fungal cell - 2nd ed. Springer, Berlín, Alemania.

Fromont-Racine, M., B. Senger, C. Saveanu & F. Fasiolo. 2003. Ribosome assembly in eukaryotes. Gene, 313: 17-42.

García-Rodríguez, L. J., A.C. Gay & L.A. Pon. 2006. Organelle inheritance in yeast and other fungi. Pp. 21-36. *En:* Kües, U. & R: Fischer (Eds.). The Mycota I. Growth, Differentiation and Sexuality. 2nd ed. Springer–Verlag Berlin. Berlín, Alemania.

Garraway, M.O & R.C. Evans. 1984. Fungal nutrition and physiology. John Wiley & Sons. New York, E.U.

Gooday, G.W. 1995a. Cell walls. Pp. 43-62. *En:* Gow N.A. R. & G. M Gadd. (Eds.). The Growing Fungus. Chapman & Hall. London, Inglaterra.

—. 1995b. Cell membrane. Pp. 63-74. *En:* Gow N.A. R. & G. M Gadd. (Eds.). The Growing Fungus. Chapman & Hall. London, Inglaterra.

Griffin, D. H. 1994. Fungal Physiology. 2nd ed. Wiley-Liss. A John Wiley & Sons, Inc. New York, E.U.

Grove, S. N. 1976. Form and function in Zygomycetes spores. Pp. 559-592. *En:* J. D Weber & W. M. Hess (Eds.). The Fungal spore: Form and Function. John Wiley and Sons. New York, E.U.

Haase, G. & A. A. Brakhage. 2004. Melanized fungi infecting humans: Function of melanin as a factor in pathogenesis. Pp. 67-87. *En:* Domer J. E. & G.S. Kobayashi (Eds.). The Mycota XII: Humans Fungal Pathogens. Springer-Verlag. Berlín, Alemania.

Hawker, L.E. & M.F. Madelin. 1976. The Dormant Spore. Pp. 1-72. *En:* Weber D. J. & W. M. Hess (Eds.). The Fungal spore: form and function. John Wiley and Sons. New York, E.U.

Heath, I.B. 1995. The cytoskeleton. Pp. 99-134. *En:* Gow N.A. R. & G. M Gadd. (Eds.). The Growing Fungus. Chapman & Hall. London, Inglaterra.

Jedd, G. & N. Chua. 2000**.** A new self-assembled peroxisomal vesicle required for efficient resealing of the plasma membrana. Nature Cell Biology, 2: 226-231.

Kershaw, M. J. & N. J. Talbot. 1998**.** Hydrophobins and repellents: proteins with fundamental roles in fungal morphogenesis. Fungal Genetics and Biology, 23: 18-33.

Kiel, A. K.W.J. & I. J.van der Klei. 2009. Proteins involved in microbody biogenesis and degradation in *Aspergillus nidulans*. Fungal Genetics and Biology, 46: S62-S71.

Kirk, P. M, P.F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th Edition. CABI Publishing. Inglaterra.

Latgé, J. P. & R. Calderone. 2006. The fungal cell wall. Pp. 73-104. *En:* Kues, U. & R. Fischer (Eds.). The Mycota I: Growth, differentiation and sexuality. 2nd ed. Springer. Berlín, Alemania.

Lizarazo, J & E. Castañeda. 2007. El complejo *Cryptococcus neoformans*. Pp. 666-677. *En:* Restrepo, A., F.J. Diaz, S.W. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A. E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo & J. Robledo (Eds.). Fundamentos Básicos de Medicina: *Microbiología de las Infecciones Humanas*. CIB. Medellín, Colombia.

Markham, P. 1995. Organelles of filamentous fungi. Pp. 75-98. *En:* Gow N.A. R. & G. M. GDA (Eds.). The Growing Fungus. Chapman & Hall. London, Inglaterra.

Moore-Landecker, E. 1996. Fundamentals of the Fungi. 4th ed. Prentice Hall. New Jersey, E. U.

Munn, E. A. 1994. The ultrastructure of anaerobic fungi. Pp. 47-105. *En:* Mountfort, D.O. & C.G. Orpin (Eds.). Anaerobic fungi: Biology, ecology and function. Marcel Dekker Inc. New York, E. U.

Phaff, H.J. 1998. Chemotaxonomy based on the polysaccharide composition of cell walls and capsules. *En*: Kurtzman C.P. & J. W. Fell (Eds.). The yeasts a taxonomic study. 4th ed. Elsevier. Ámsterdam, Holanda.

Riquelme, M. & S. Bartinicki-García. 2008. Advances in understanding hyphal morphogenesis: Ontogeny, phylogeny and cellular localization of chitin synthases. Fungal Biology Reviews, 22: 56-70.

Roberson, R. W., M. Abril, M. Blackwell, P. Letcher, D. McLaughlin, R. Mouriño-Pérez, M. Riquelme & M. Uchida. 2010. Hyphal structure. Pp. 8-24. *En*: Borkovih, K. & D. Ebbole (Eds.). Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. ASM Press, New York, E. U.

Sentandreu R., S. Mormeneo & J. Ruiz-Herrera. 1994. Biogenesis of the fungal cell wall. Pp. 111- 124. *En:* Wessels, J.G.H & F. Meinhardt (Eds.) The Mycota I: Growth, Differentiation and Sexuality. Springer-Verlag. Berlín, Alemania.

Ulloa, M. & R. T. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

Walker, S.K. & A. Garril. 2006. Actin microfilaments in fungi. Mycologist, 20: 26-31.

Webster J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3th ed. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

Webster J. 1980. Introduction to Fungi. 2nd ed. Cambridge University Press. London, Inglaterra.

Wessels, J. G. H. 2000. Hydrophobins, unique fungal proteins. Mycologist, 14: 153-159.

—. 1997. Hydrophobins: Proteins that change the nature of fungal surface. Advance in Microbial Physiology, 38: 1-45.

—, S. A. Ásgeirsdóttir, K. U. Birkenkamp, O. M. de Vries, L. G. Lugones, F. H. J. Schuren, T. A. Schuurs, M.-A. van Wetter, & H. A. B Wösten. 1995. Genetic regulation of emergent growth in *Schizophyllum commune*. Canadian Journal of Botany, 73**:** S273-S281.

Wetter van, M.A. H.A. B. Wösten, J.H. Sietsma & J.G. Wessels. 2000. Hydrophobin gene expression affects hyphal wall composition in *Schizophyllum commune*. Fungal Genetic and Biology, 31:99-104.

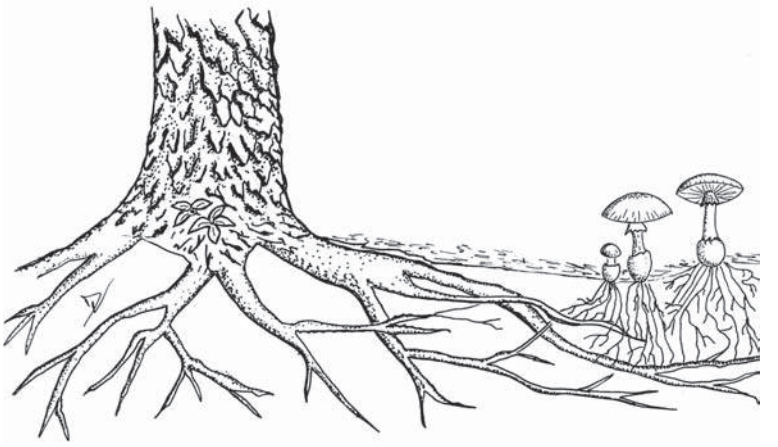
CAPÍTULO
3

ECOLOGÍA

ESTRATEGIAS O HISTORIA DE VIDA DE LOS HONGOS

PAPEL DE LOS HONGOS EN LOS ECOSISTEMAS

HÁBITATS QUE LOS HONGOS PUEDEN OCUPAR



Los hongos desempeñan un papel importante en todos los ecosistemas (como descomponedores principalmente) y prácticamente en todas las actividades relacionadas con el ser humano (v. "Introducción") (fig. 3.1); por este motivo el estudio de los hongos desde el punto de vista de su entorno, es decir, de la ecología, se hace muy interesante. Actualmente se estima que existen cerca de 1.5 millones de especies de hongos de las cuales sólo se tiene conocimiento, aproximadamente, del 5% (Hawksworth, 2001); aunque este número ha sido muy cuestionado, es utilizado por varios autores (Mueller & Schmit, 2007). Este capítulo es una primera aproximación a la ecología de los organismos que consideramos hongos e intenta darle al estudiante un vistazo general de las estrategias o historias de vida de los hongos, así como del papel que desempeñan en los ecosistemas, de los diferentes hábitats que pueden colonizar y de las relaciones que pueden establecer con otros organismos.

ESTRATEGIAS O HISTORIA **DE VIDA DE LOS HONGOS**

Los hongos, dada su información genética, tienen un comportamiento característico de acuerdo con la disponibilidad de sustratos, las variables ambientales y sus relaciones de competencia con otros organismos. Este comportamiento puede variar durante la vida de un individuo a medida que sus necesidades y las condiciones que ofrecen el sustrato y el ambiente cambien, ya que la variación es una estrategia adaptativa o conjunto de adaptaciones en el ciclo de vida que garanticen al máximo que sobrevivan y dejen descendencia.

Durante su ciclo de vida los hongos producen propágulos, que según su función pueden presentar dos estrategias principales: de dispersión, denominados **xenosporas**, como los conidios, esporangiosporas, basidiosporas, ascosporas y zoosporas, y de supervivencia denominadas **memnosporas**, como las clamidosporas, teliosporas, cigosporas, ascosporas y oosporas (Dix & Webster, 1995).

Para estudiar al comportamiento de los hongos se han utilizado varias formas de selección que se denominan como los modelos r- K- y R-C-S, definidos por Pianka en 1970 y por Grime en 1977, respectivamente. El modelo R-C-S (estrategia ruderal combativa de tolerancia al estrés) es el concepto teórico más útil que se ha aplicado en hongos (Dighton, 2003).

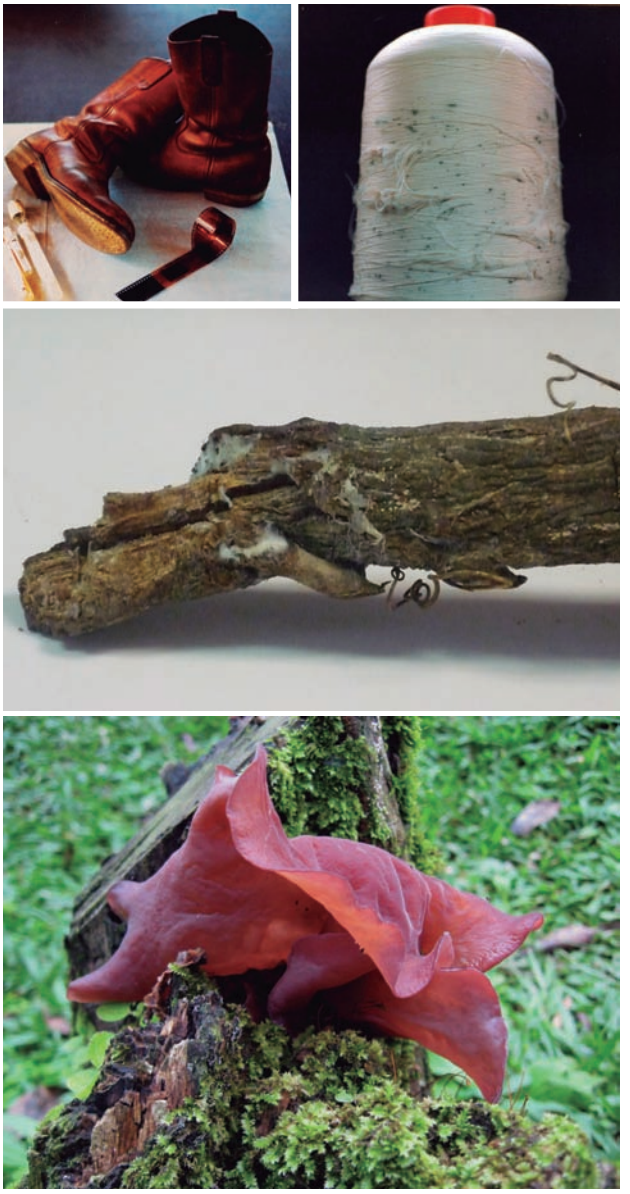


Fig. 3.1. Sustratos en los cuales se pueden encontrar hongos: botas y películas fotográficas (arriba. izq.); hilo (arriba. der.); micelio colonizando tronco en descomposición (centro); cuerpo fructífero de *Auricularia* sobre un tronco cortado (abajo)
Fotografías: LAMFU

Antes de introducir el modelo R-C-S, aclararemos algunos términos que están involucrados en el entendimiento del comportamiento de los hongos en sus estrategias de vida:

- **Estrés**: considerado como cualquier forma de condición extrema presente continuamente en el ambiente, que puede ser causado por cambios de temperatura, pH, disponibilidad de agua, de nutrientes o presencia de compuestos inhibitorios, entre otros.
- **Disturbio**: implica cualquier interrupción en el hábitat normal de un hongo que genere una reducción en su biomasa o una superposición de un nuevo ambiente.
- **Competencia**: es la demanda que presentan dos o más individuos de la misma o de diferentes especies por el mismo recurso (agua, oxígeno o espacio, entre otros).
- **Captura primaria**: es el proceso por el cual el hongo tiene acceso a un recurso disponible. Como ocurre en la germinación rápida de esporas o conidios o el crecimiento micelial acompañado de producción de enzimas y de antibióticos que limitan el crecimiento de otros organismos.
- **Combativo**: es la defensa de los recursos que han sido capturados. La captura secundaria se considera como la captura de recursos que previamente habían sido tomados por otro organismo (Dix & Webster, 1995).

Modelo R-C-S

Selección R (estrategia ruderal): selección de ciclos de vida cortos para ambientes perturbados pero productivos. Son los hongos que se establecen y crecen rápido en condiciones apropiadas y rápidamente producen descendencia pero con bajo éxito reproductivo, que se caracterizan por ser efímeros y capaces de utilizar recursos de fácil asimilación. Muchos miembros de los Mucoromycotina, se reproducen rápida y prolíficamente (generalmente en dos días) pero una vez los nutrientes se agotan, el micelio sufre lisis y sobreviven por la formación de aplanosporas, clamidosporas o, en algunos casos, por cigosporas (Dix & Webster, 1995; Dighton, 2003; Deacon, 2006; Magan, 2007).

Selección C (estrategia combativa): está dada por la habilidad del organismo para competir dependiendo de su máximo crecimiento en ambientes no perturbados. Son los hongos que por su comportamiento combativo se desarrollan lentamente, viven más tiempo, producen menos descendencia, pero tienen mayor oportunidad de establecerse en nuevos ambientes. Este tipo de estrategia es común en macrohongos (Ascomycota y Basidiomycota), que se caracterizan por ser persistentes y de larga vida, capaces de defender el recurso capturado con o sin crecimiento rápido y germinación de esporas, su reproducción es lenta o intermitente y poseen enzimas que los hacen competitivos (Dighton, 2003; Deacon, 2006; Magan, 2007).

Selección S (estrategia de tolerancia al estrés): es la selección de adaptaciones que permitan resistir condiciones ambientales de estrés y la falta de recursos. Estos hongos persisten mientras las condiciones de estrés se mantengan, están sujetos a ser reemplazados si las condiciones de estrés terminan, no necesariamente son rápidos en su crecimiento, germinación de esporas o velocidad de reproducción. Como ejemplo, esta estrategia la presentan algunos basidiomycetes que causan pudrición blanca con alta tolerancia a compuestos fenólicos; algunas especies de *Penicillium* Link también presentan alta tolerancia a estos compuestos y a bajos potenciales hídricos (Dix & Webster, 1995; Dighton, 2003; Deacon, 2006; Magan, 2007).

PAPEL DE LOS HONGOS **EN LOS ECOSISTEMAS**

Los hongos contribuyen a la dinámica de los ecosistemas desempeñando un papel esencial en su desarrollo, estabilidad y función. Además, los hongos son parte importante para determinar la biodiversidad en la superficie y en el interior del suelo. Entender la actividad espacial y temporal de los hongos en un sistema ecológico es necesario para evaluar su papel en el funcionamiento de los ecosistemas.

Como **saprótrofos**, los hongos se encuentran en todos los entornos terrestres y acuáticos, utilizando restos de organismos muertos (vegetales, animales), como sustrato para adquirir los nutrientes necesarios para vivir y devolviendo al suelo nutrientes inorgánicos que puedan ser tomados por las plantas. Los hongos son responsables del reciclaje de los componentes de las plantas muertas y de la descomposición de los restos de animales y microorganismos (incluyéndose ellos mismos); esto lo realizan junto con otros organismos, principalmente bacterias. Los hongos saprótrofos son responsables de mantener otros organismos, ya que intervienen en los ciclos del carbono, nitrógeno, fósforo y potasio; por esto, de forma general, se les considera como organismos recicladores por excelencia o "ingenieros sanitarios naturales" (Dix & Webster, 1995; Dighton, 2003; Morris & Robertson, 2005; Magan, 2007).

Los hongos **saprótrofos** son los mejores descomponedores del material insoluble de las plantas, principalmente la lignina. Como degradadores de la madera, estos hongos producen tres tipos de pudrición: **pudrición blanca** (*white rot*) que degrada celulosa, hemicelulosa y lignina. Entre los hongos de pudrición blanca están algunos Ascomycota como *Xylaria* Hill ex Schrank y *Daldinia* Ces. & De Not. Entre otros y muchos Basidiomycota como *Schizophyllum commune* Fries, *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm., *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler, *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer, *Polyporus* P. Micheli ex Adans. y *Ganoderma* P. Karst., entre otros; **pudrición marrón** (*brown rot*) es la que degrada celulosa, hemicelulosa y nada o muy poca lignina, a la cual le pueden cambiar la estructura. Los hongos de pudrición marrón son principalmente Basidiomycota (*Piptoporus* P. Karst. y *Gloeophyllum* P. Karst. entre otros) así como algunos Ascomycota; y **pudrición blanda** (*soft rot*) es la que afecta la superficie de la madera que se encuentra en ambientes muy húmedos o en agua y degradando la celulosa y la hemicelulosa. Entre los hongos que causan este tipo de pudrición están varias especies de *Chaetomiun* Kunze, *Alternaria* Nees, *Phialophora* Medlar, *Ceratocystis* Ellis & Halst., *Doratomyces* Corda, entre otros (Alexopoulos *et al.*, 1996; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007) (tabla 3.1).

Como **saprótrofos** los hongos también tienen un gran impacto en los **procesos geológicos** alterando rocas y minerales, interviniendo en la acumulación de metales, en los ciclos de nutrientes e influenciando la proliferación de las comunidades de microorganismos que se desarrollan en ellos. Aunque se han hecho relativamente pocos estudios para conocer el papel que los hongos han desempeñado, y desempeñan, en los procesos geológicos o **geomicología**, se destaca su importancia en biotecnología ambiental y principalmente en biorremediación (Burford *et al*., 2003; Gadd, 2007; Rosling *et al*., 2009). El tema ha tomado tal importancia que *Fungal Biology Reviews* le ha dedicado el volumen 23 (4) del 2009.

Como **simbiontes**, término utilizado por primera vez por Anton de Bary a mitad del siglo XIX, para indicar la asociación entre especies, generalmente dos, que viven en estrecha relación, los hongos pueden ser mutualistas, comensales o parásitos.

Mutualismo: es una asociación entre especies (usualmente dos) que brinda beneficios mutuos a las especies asociadas como ocurre en los **líquenes, micorrizas** y **endófitos**. Esta característica ecológica permite a ambos organismos beneficiarse con su asociación y se crea una relación de interdependencia en su existencia (Carrol, 1992).

Los **líquenes** (fig. 3.2), son una asociación entre un hongo y uno o más organismos fotosintéticos (algas verdes o cianobacterias), que resulta en una entidad con morfología propia. Numerosos hongos y pocas algas y cianobacterias entran a formar estas simbiosis.

Pudrición	Efecto	Ejemplo de agentes
Pudrición blanca (*white rot*)	Degradan celulosa, hemicelulosa y lignina	**Ascomycota** *Xylaria* Hill ex Schrank *Daldinia* Ces. & De Not. **Basidiomycota** *Schizophyllum commune* Fries *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer *Polyporus* P. Micheli ex Adans *Ganoderma* P. Karst.
Pudrición marrón (*brown rot*)	Degradan celulosa, hemicelulosa y nada o poca lignina, cambiándole su estructura	**Basidiomycota** *Piptoporus* P. Karst *Gloeophyllum* P. Karst. algunos **Ascomycota**
Pudrición blanda (*soft rot*)	Afectan la superficie cuando se encuentra en ambientes muy húmedos o en agua. Degradan la celulosa y la hemicelulosa	*Chaetomiun* Kunze, *Alternaria* Nees, *Phialophora* Medlar, *Ceratocystis* Ellis & Halst., *Doratomyces* Corda

Tabla 3.1. Resumen de tipos de pudrición de los hongos como degradadores de la madera

Los líquenes están formados por dos integrantes: el **micobionte**, que corresponde al hongo y cuya función es obtener agua y minerales, y que a su vez forma un talo y produce estructuras de reproducción sexual y asexual, y el **ficobionte**, es decir, el alga o cianobacteria que vive y fotosintetiza dentro del talo del hongo y proporciona el alimento para los dos. En la actualidad los líquenes se emplean como bioindicadores de contaminación ambiental y en la industria textil ya que de forma artesanal, de ellos se extraen colorantes (Alexopoulos *et al.*, 1996; Ulloa & Hanlin, 2004; Seymour *et al*., 2005; Webster & Weber, 2007). Los hongos liquenizados se encuentran principalmente en el filo Ascomycota en varias de sus clases y algunos en el filo Basidiomycota (Ott & Lumbsch, 2001; Lumbsch & Huhndorf, 2007; Cannon & Kirk, 2007) (v. capítulo 10).

Las **micorrizas** son una simbiosis mutualista entre algunos hongos del suelo y las raíces de las plantas. Esta simbiosis se conoce desde el siglo XIX. Albert Bernard Frank, en 1885, las describe como "fenómeno frecuente resultante de la unión íntima entre las raíces de las plantas y micelio fúngico, que establece una dependencia fisiológica recíproca" y Siqueira & Franco, en 1988, la definen como "simbiosis endofíticas, biotróficas y mutualistas caracterizadas por el contacto íntimo entre hongo-planta, por la regulación funcional e intercambio de metabolitos, con beneficios mutuos" (Sánchez de Prager, 1999).



Fig. 3.2. *Lobaria* sp. Ascoliquen que forma simbiosis tripartita con especies ficobiontes de los géneros *Nostoc* (cianobacteria) y *Coccomyxa* (alga verde) (abajo); *Dyctionema* sp., Basidioliquen (arriba)
Fotografías: las autoras

Las micorrizas, en las que participa el 80% de las plantas vasculares, son el producto de un proceso de coevolución, en el avance colonizador de las plantas acuáticas primitivas hacia el medio ambiente terrestre (Simon *et al*., 1993), en las que participan hongos de los filos Basidiomycota, Ascomycota y Glomeromycota (Harley & Smith, 1983; Kendrick, 2000; Brundrett, 1991). En esta asociación el suministro y transporte de fotosintatos de la planta al hongo y nutrientes minerales del hongo a la planta llevan a un mejor crecimiento de la planta relacionado con la tasa de micorrización y ligado al intercambio bidireccional de C y P.

Varios tipos de micorrizas son reconocidos y se describen brevemente a continuación (fig. 3.3):

Las **ectomicorrizas**, donde las hifas del hongo envuelven las raíces colonizadas formando un manto del cual salen hifas y rizomorfos que colonizan el medio y originan los cuerpos fructíferos. Otras hifas penetran la raíz, entre las células de la corteza, y forman la red de Hartig. Las ectomicorrizas, se pueden observar a simple vista por la modificación de las raicillas y en ellas participan hongos de los filos Basidiomycota y Ascomycota (Marx, 1972; Harley & Smith, 1983, Sánchez de Prager, 1999). Se encuentran en bosques de coníferas en zonas templadas y en especies arbóreas tropicales. En Colombia, este tipo de micorriza la forman árboles de los géneros *Quercus*, *Colombobalanus, Pseudomonotes y Alnus,* entre otros, con especies de hongos de los géneros *Amanita* Pers.*, Boletus* Fr.*, Cortinarius* (Pers.) Gray*, Lactarius* Pers. y *Russula* Pers. entre otros.

Las **micorrizas arbusculares** (**MA**) conocidas como un tipo de endomicorrizas, son las micorrizas más comunes y se encuentran asociadas a cultivos, plantas herbáceas silvestres, árboles, muchos helechos y algunas briofitas. Su principal función es la de proveer nutrientes minerales, especialmente, fósforo a la planta mientras que el hongo recibe azúcares. Los hongos involucrados en esta asociación producen hifas especializadas que penetran en y entre las células de la corteza de la planta, formando arbúsculos y en algunos géneros formando también vesículas, por esta razón, antes se denominaban micorrizas vesículo-arbusculares (Guerrero, 1996; Deacon, 2006). Esta simbiosis se caracteriza por ser la parte más activa de los órganos de absorción de la planta y muy efectiva en la captación de nutrientes y agua del suelo (Azcón, 2000), ya que el micelio actúa como extensión de la raíz, aumenta el área superficial de ésta y explora un mayor número de microhábitats.

Las **micorrizas ericoides,** también consideradas un tipo de endomicorrizas, desarrollan una infección intracelular que se caracteriza por la presencia de hifas septadas y el desarrollo de ensortijamientos (en inglés *coils*) intracelulares en la epidermis de la raíz de algunos géneros, principalmente, de la familia Ericaceae que crecen en ambientes extremos con suelos anegados, orgánicos y ácidos. Esta micorriza es ocasionada por micobiontes como el ascomycete *Pezoloma ericae* (D.J. Read) Baral (Leotiaceae - Ascomycota) y su principal papel es proveer nitrógeno a la planta (Guerrero, 1996; Deacon, 2006).

Las **ectendomicorrizas**, son otro tipo de micorrizas con características de ectomicorrizas como la formación de manto y red Hartig pero también presentan penetración intracelular y, por lo tanto, algunos autores las consideran endomicorrizas mientras que otros las consideran como ectomicorrizas por la cercanía filogenética con hongos formadores de ectomicorrizas de los filos Ascomycota y Basidiomycota. Estas asociaciones las forman algunas Pinaceae y Ericaceae de los géneros *Arbutus* (**micorriza arbutoide**) y *Monotropa* (**micorriza monotropoide**) (Guerrero, 1996; Sánchez de Prager, 1999).

Las **micorrizas de orquídeas** son la asociación de hongos del tipo *Rhizoctonia* D.C. con las semillas de orquídeas, ya que por el tamaño pequeño que éstas presentan necesitan del hongo para realizar la germinación. El hongo penetra el embrión de la semilla formando ensortijamientos de hifas (*coils*) que están rodeados por la membrana celular del hospedero; estas estructuras son de corta duración, degeneran y se forman otras. Aunque esta asociación simbiótica es indispensable en los primeros estadios de desarrollo de la planta, en la madurez puede conservarse o no. El hongo le suministra carbohidratos a la semilla durante la germinación, por lo tanto, es un caso especial de este tipo de simbiosis (Guerrero, 1996; Deacon, 2006; Bonnardeaux *et al*., 2007).

Los hongos micorrízicos estuvieron presentes en paleoecosistemas terrestres antes del surgimiento de plantas vasculares (Blackwell, 2000). Las asociaciones micorrízicas son muy antiguas y se acepta que los hongos y las plantas primitivas formaron asociaciones simbióticas durante la colonización de las plantas en hábitats terrestres. Todos los grupos mayores de hongos modernos han sido encontrados en sustratos del período Devónico demostrando que los hongos invadieron la tierra y se diversificaron mucho antes que los primeros vertebrados salieran del agua a colonizar la tierra (Remy *et al.,* 1994*a*; Remy *et al.,* 1994*b*; Kenrick & Crane, 1997; Taylor *et al.,* 1999).

Los **endófitos** constituyen un tipo de relación mutualista en la cual los hongos habitan dentro de hojas o tallos de plantas, sin ocasionar enfermedad ni síntomas en ellas. Además de los hongos que se encuentran en las hojas y tallos, algunos autores denominan endófitos a todos los hongos asociados a las raíces de las plantas:

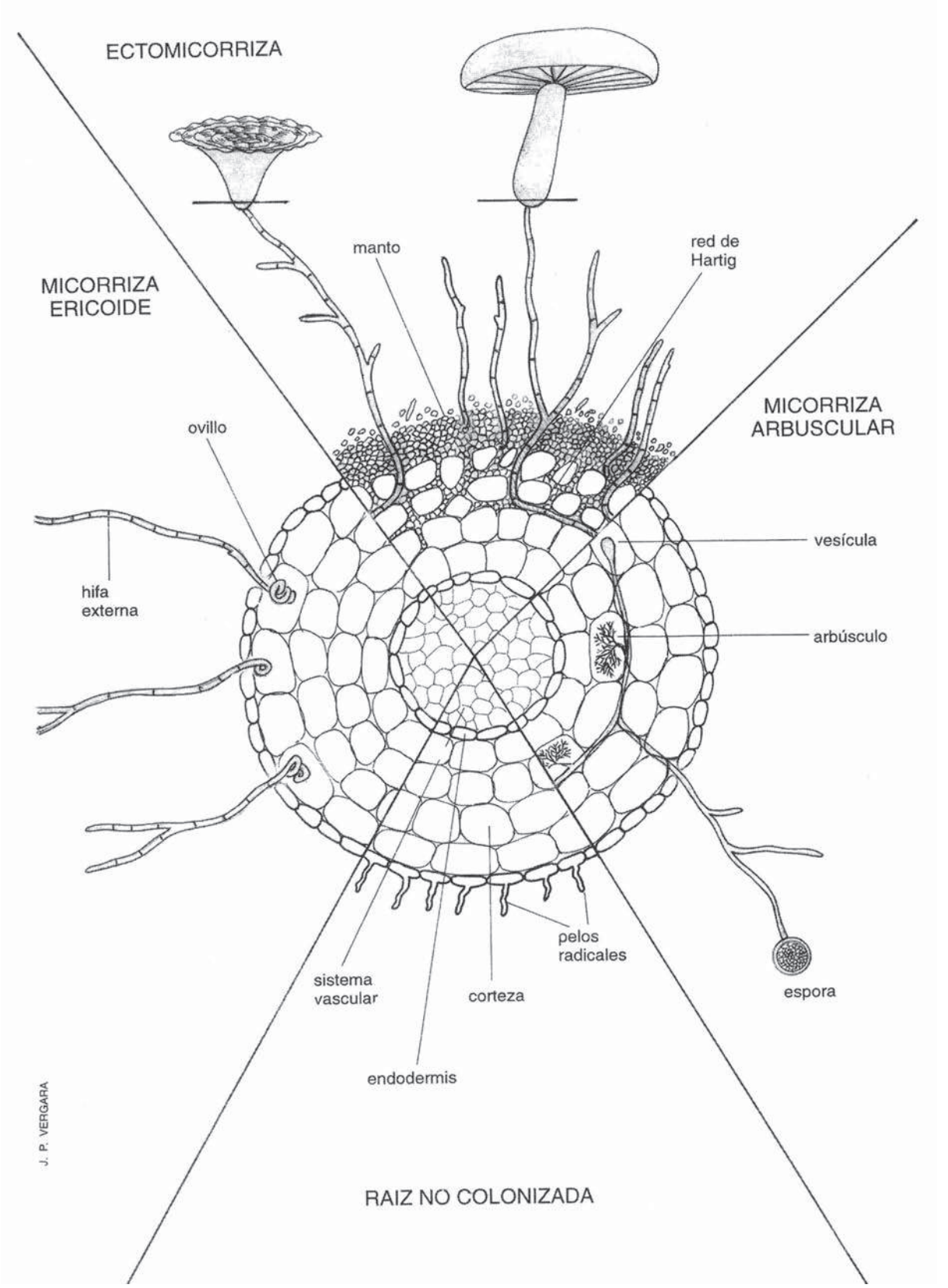


Fig. 3.3. Esquema de los diferentes tipos de micorrizas
Fuente: Guerrero (1996)

tanto los micorrízicos como los no micorrízicos. El hongo se alimenta de la planta y al parecer la protege de la colonización por otros microorganismos, hongos o bacterias, que podrían ser patógenos y de la herbivoría ya que al producir algunas sustancias, impiden que las plantas sean consumidas por los animales. Los endófitos se localizan en las partes vegetativas de las plantas por largos períodos de tiempo, permaneciendo en ellas con poca cantidad de biomasa fúngica (Carrol, 1988; Stone *et al.,* 2004). Estudios realizados en los últimos veinte años demuestran que los hongos endófitos son ubicuos y que no sólo se asocian a gramíneas, sino que también se asocian a dicotiledoneas aunque han sido poco estudiados y la mayoría no se conoce.

Los hongos endófitos han sido estudiados en su relación con las gramíneas desde los años cincuenta con un gran incremento en los setenta, cuando se reportaron casos de intoxicaciones de ganado alimentado con el pasto *Festuca arundinacea* que presentaba *Epichloë typhina* (Pers.) Tul. & C. Tul. (Bacon *et al.*, 1977). Los endófitos de gramíneas incrementan las habilidades competitivas (alelopatía), el éxito de la germinación y la resistencia a sequía y estrés hídrico y se caracterizan por ser pocas especies (algunas muy específicas), presentar dispersión vertical (por las semillas) y pocas veces horizontal, y producir alcaloides tóxicos (Bacon & Hill, 1996; White *et al.,* 2000). Los endófitos se encuentran en plantas herbáceas de distintos hábitats incluyendo xéricos, árticos y alpinos.

Estos hongos son abundantes en casi todos los tipos de plantas tropicales, templadas y de bosques boreales y muy diversos en plantas complejas y perennes, con las que viven en simbiosis mutualista y producen sustancias bioactivas involucradas en la relación hospedero-endófito. En Colombia se han aislado hongos endófitos de rosas (Salgado & Cepero de García, 2005) (fig. 3.4) y de frailejones del páramo de Cruz Verde (Pardo, 2001). Estos últimos se han estudiado para la búsqueda de posibles controladores de fitopatógenos (Ávila & Lopera, comunicación personal 2009).

Asimismo, los hongos endófitos tienen los mismos atributos de otras macrocomunidades (estacionalidad, cambios sucesionales, especies poco frecuentes y dominantes) y están recibiendo especial atención por los metabolitos biológicamente activos que producen y que pueden ser utilizados en la agricultura, la industria y la medicina. Entre los compuestos aislados de hongos endófitos están: cryptocandina A, que es un péptido antifúngico contra *Candida* Berkhout y dermatofitos, producido por *Cryptosporiopsis quercina* Petr., anamorfo de *Pezicula cinnamomea* (DC.) Sacc., hongo endófito asociado a

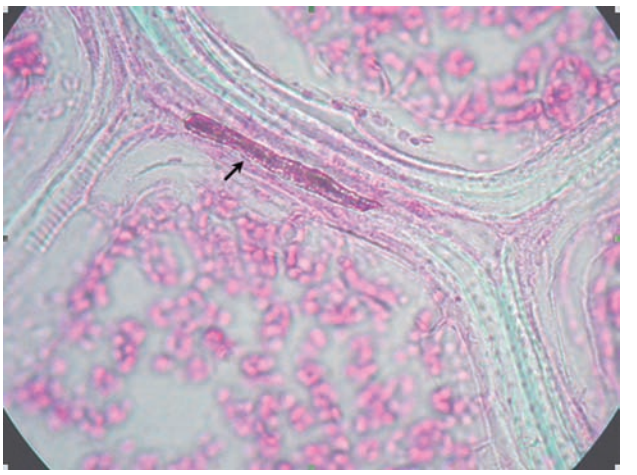


Fig. 3.4. Corte histológico de hoja de rosa con un hongo endófito (flecha) coloreado con la técnica Pianese IIIB
Fotografía: LAMFU

árboles de madera dura en Europa. Cryptocina, ácido tetrámico producido por *Cryptosporiopsis quercina* con gran actividad contra *Pyricularia oryzae* Cavara (causante del añublo del arroz). Antibióticos volátiles, producidos por: *Muscodor albus* Worapong, Strobel & W.M. Hess aislado en Honduras de un árbol de canela *Cinnamomum zeylanicum* y que inhibe el crecimiento de ciertas bacterias y hongos. Jesterona, que es una ciclohexenona epóxida producida por *Pestalotiopsis jesteri* Strobel, J.Yi Li, E.J. Ford & W.M. Hess, aislada en Papúa Nueva Guinea, tiene actividad antioomycetes (Strobel, 2003).

Entre los hongos y los animales también existen simbiosis mutualistas, siendo muy conocidas las establecidas con diferentes tipos de insectos. El primer ejemplo lo constituyen las hormigas micófagas, cortadoras de hojas, pertenecientes a la tribu *Attini* (géneros *Atta* y *Acromyrmex*), que cultivan, en sus nidos, el hongo *Leucoagaricus gongylophorus* (Möller) Singer, al que alimentan con las hojas que cortan y transportan y que a la vez son degradadas por las celulasas producidas por el hongo; las hormigas se alimentan de la biomasa del hongo, por lo menos en sus estadios larvarios. *Lepiota* (Pers.) Gray, *Xylaria* Hill ex Schrank y *Auricularia* Bull ex Juss son otros ejemplos de hongos cultivados por estos insectos (Chapela *et al.*, 1994; Currie *et al.*, 1999).

Los escarabajos de las familias Scolytidae, Platypodidae y Lymexilidae perforadores de túneles de troncos de árboles, también entablan una relación especial con algunos hongos denominados "hongos de ambrosía". Estos insectos poseen estructuras especializadas llamadas **micangios**, en las cuales transportan el hongo cuando viajan de un árbol a otro. Los hongos que son introducidos

a los árboles en los túneles hechos por los escarabajos hembras degradan la madera, crecen y esporulan y sirven de alimento a las larvas ya que éstas no pueden digerir la madera. Los hongos aislados de estos túneles pertenecen a especies de levaduras de los géneros *Endomyces* Reese*, Saccharomyces* Meyen ex E. C. Hansen*, Dipodascus* Lagerh., a mohos principalmente de los géneros *Ambrosiella* Brader*, Acremonium* Link*, Diplodia* Fr.y *Scopulariopsis* Bainier y algunos Basidiomycota y sus formas conidiales (Murrin, 1996; Kendrick, 2000; Deacon, 2006).

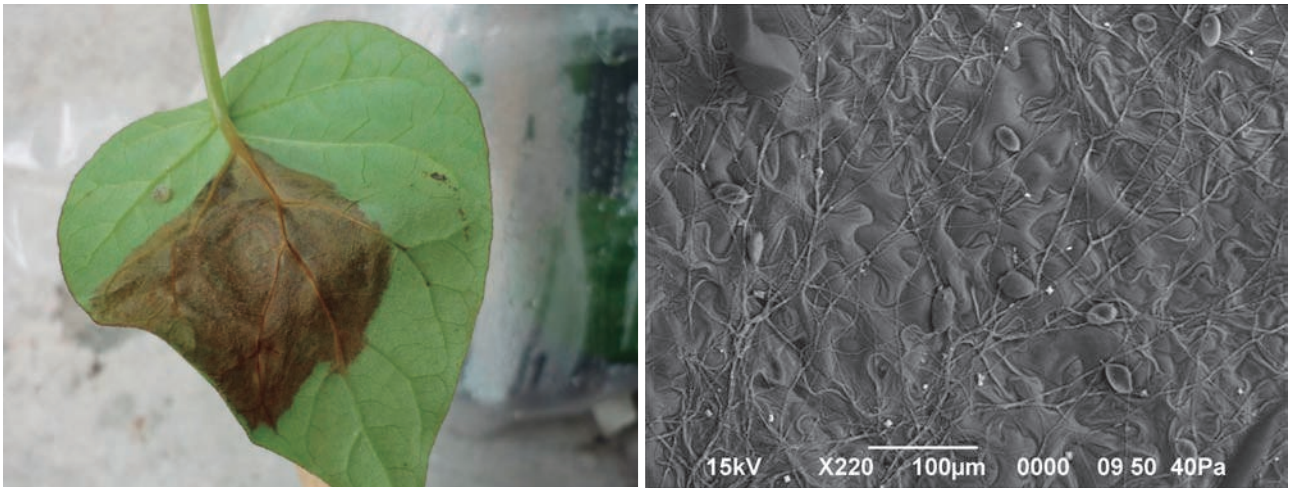
De forma parecida, las termitas del género *Pseudacanthotermes* (subfamilia Macrotermitinae) en África y sudeste de Asia, que no pueden digerir la madera, ya que no poseen protozoos celulolíticos en su tracto digestivo, han desarrollado una simbiosis con especies de *Termytomyces* R. Heim (Basidiomycota) que cultivan en jardines de hongos en sus nidos y que alimentan constantemente con detritos vegetales. Esta asociación es muy especializada ya que los hongos de este género (*Termytomyces*) sólo se encuentran en nidos de termitas donde pueden formar cuerpos fructíferos de gran tamaño que por ser comestibles son comercializados para consumo humano (Kendrick, 2000; Deacon, 2006).

Los animales herbívoros como vacas, ovejas, etcétera, dependen para su supervivencia de la relación simbiótica con microorganismos presentes en el rumen ya que por sí mismos no son capaces de digerir su alimentación rica en carbohidratos como celulosa y hemicelulosa. Entre estos microorganismos se encuentran los hongos del filo Neocallimastigomycota (anaerobios estrictos) (v. capítulo 14) (Orpin, 1994; Webster & Weber, 2007).

En ecología se considera que puede haber mutualismo entre diferentes tipos de organismos sin que estén en íntima asociación (sin simbiosis); entre hongos y animales puede ocurrir, como ejemplo tenemos los conidios de *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. (filo Ascomycota) que emergen del ovario de las flores del centeno junto con una secreción pegajosa y dulce que atrae los insectos que se encargan de diseminar los conidios; y los cuernos malolientes del género *Phallus* Junios ex L. (Basidiomycota) e insectos (*Musca domestica*), los cuales son atraídos por el olor nauseabundo y se llevan en sus patas las esporas dispersándolas (Begon *et al.,* 2006).

Comensalismo: es un tipo de simbiosis en la que uno de los organismos obtiene un beneficio mientras que el otro no se ve perjudicado ni beneficiado. Los hongos que se encuentran adheridos a la superficie externa del hospedero son denominados como **ectocomensales** y los hongos **endocomensales** son los que se hallan en el interior del hospedero. Como ejemplo de endocomensal nombraremos los géneros *Harpella* L. Léger & Duboscq, que crece en el intestino de varios artrópodos y *Smittium culisitae* Lichtw, que crece en intestino de larvas de Dípteros (Beard *et al*., 2003, Ulloa & Hanlin, 2006). En el hombre y algunos animales de sangre caliente los hongos del género *Malassezia* son ectocomensales de la piel en las zonas ricas en glándulas sebáceas. La especie *Candida albicans* es endocomensal de mucosas; bajo ciertas condiciones ambos hongos pueden volverse patógenos produciendo diferentes tipos de lesión (Hay & Midgley, 2010)

Parasitismo*:* los hongos establecen relaciones simbióticas llamadas **parasitismo** con plantas y con animales vivos, en las cuales el parásito se beneficia y produce diferentes tipos de daño en los hospederos. Los parásitos de plantas pueden atacar cualquiera de sus partes, aéreas o raíces, y causar enormes pérdidas económicas para los agricultores. Los hongos **fitopatógenos obligados** o **biótrofos** requieren necesariamente de un hospedero vivo, por lo tanto, no son cultivables; los mejores representantes de este tipo de patógenos son las royas (*Puccinia* Pers.) y los mildeos vellosos y polvosos (*Peronospora* sp. y *Erysiphe* sp. respectivamente). Los **patógenos facultativos** son aquellos que viven en materia orgánica muerta pero que pueden afectar a las plantas, a los animales y al hombre y son cultivables en el laboratorio; un ejemplo de ellos es *Fusarium oxysporum* E.F. Sm. & Swingle que produce marchitamiento vascular en numerosas plantas. *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary (Oomycota), como otros hongos, es un patógeno hemibiotrófico que al comienzo de la infección se comporta como biótrofo y más adelante es **necrótrofo** ya que se alimenta de las células o tejidos del hospedero que mató. En fitopatología se denomina **signo** de la enfermedad a las estructuras fúngicas observadas en las lesiones y los síntomas que pueden causar estos en las plantas son variados, entre ellos nombramos: las **manchas foliares**, que consisten de células muertas y colapsadas en zonas localizadas en las hojas; los **tizones** son lesiones que causan el marchitamiento repentino y la muerte de una planta o de alguna de sus partes (fig. 3.5); los **chancros** son lesiones necróticas hundidas y localizadas principalmente en los tallos de plantas leñosas; **muerte descendente** es una necrosis generalizada de las ramas de una planta que se inicia en el ápice y se extiende hasta la base; las **pudriciones** que son de diferentes tipos, una es la **pudrición radicular** que es la desintegración del sistema radical o parte de él, y la **pudrición basal del tallo**, que es la desintegración de la parte basal del tallo, las pudriciones pueden ser blandas si llevan maceración de los tejidos o secas si el tejido se desintegra sin que se observe maceración. La **antracnosis** es una lesión necrótica profunda que parece



a b

Fig. 3.5. a) hoja de tomate de árbol con tizón; b) microscopía electrónica de barrido de zoosporangios de *Phytophthora* germinando sobre tejido foliar
Fotografías: LAMFU



a b

Fig. 3.6. a) *Metarhizium* sp. como entomopatógeno de langosta *(Schistocerca gregaria)*; b) cuerpos fructíferos de *Ophiocordyceps amazonica* Henn. atacando a saltamontes adulto de la familia Acrididae
Fotografías: a) LAMFU; b) Tatiana Sanjuán, LAMFU

una úlcera y se presenta en tallo, hojas, flores y frutos; la **sarna** que se produce sobre frutos, hojas, tubérculos y tiene apariencia costrosa; y las **agallas** son crecimientos anormales del tejido de las plantas donde se encuentra el patógeno (Agrios, 2005).

Los animales también pueden ser blanco de hongos parásitos (fig. 3.6). Los peces de agua dulce son atacados por *Saprolegnia* Nees (Oomycota) y *Pythium* Nees (Oomycota), puede causar una patología en los caballos y, en los últimos años, la diversidad de anfibios ha disminuido debido a una enfermedad ocasionada por *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, Pessier & Nichols (Chytridiomycota) que ha llevado a la extinción de un gran número de especies (v. capítulo 14). Recientemente, los corales han sido objeto de atención por parte de los investigadores, debido a que algunos de ellos como *Gorgonia ventalina* están sufriendo de una enfermedad conocida como **aspergilosis** ocasionada por *Aspergillus sydowii* (Bainier & Sartory) Thom & Church y que a finales del siglo pasado causó enormes daños en los arrecifes coralinos caribeños (Alker *et al.,* 2001; Kim & Harvell, 2004). En el Caribe, además de *Aspergillus sydowii*, se han encontrado *A. flavus* Link, *A. terreus* Thom, *A. niger* Tiegh y varias especies de *Penicillium* y *Trichoderma* Pers. afectando

Gorgonia (Toledo-Hernández *et al*., 2008). El hongo *Metarhizium* Sorokïn puede comportarse como entomopatógeno e *Histoplasma capsulatum* Darling puede producir micosis en el hombre y animales superiores.

En el caso del ser humano los hongos producen cuatro tipos de patologías: **micosis**, **alergias, micotoxicosis** y **micetismo**.

Las **micosis**, que implican el crecimiento del hongo en el hospedero, se clasifican según los tejidos que afecten: **cutáneas**, que afectan los tejidos más externos de la piel, como ocurre en las dermatofitosis, dermatomicosis, pitiriasis versicolor y tiña negra; **subcutáneas**, que afectan el tejido celular subcutáneo, como en la esporotricosis, cromoblastomicosis (fig. 3.7) y micetoma eumicótico y **sistémicas**, que afectan órganos internos, producidas por hongos dimórficos endémicos, como ocurre en la histoplasmosis, paracoccidioidomicosis, blastomicosis y coccidioidomicosis y micosis sistémicas producidas por hongos oportunistas como ocurre en la candidiasis, aspergilosis, criptococosis, mucormicosis, entre otras. En el hombre las enfermedades producidas por los hongos son menos frecuentes que las bacterianas, sin embargo, en los últimos años su incidencia ha aumentado debido a que los hongos son organismos oportunistas y aprovechan la existencia de enfermedades de base que comprometen el sistema inmune (Arenas, 1993; Deacon, 2006).

En teoría, todos los hongos capaces de crecer a 37 °C son potencialmente patógenos y el número de especies de hongos involucradas en micosis oportunistas, cada día aumenta debido a deficiencias en la inmunidad celular como en el sida o inmunidad humoral como en la leucemia y el mieloma; por alteraciones de la fagocitosis como en el lupus y la diabetes; por terapias con agentes citotóxicos y radioterapia; por la administración de glucocorticoides y quimioterapia en personas con trasplantes y también aparecen en personas con quemaduras graves y pacientes con hiperalimentación parenteral y catéteres intravasculares (Arenas, 1993; Deacon, 2006).

Las **alergias** son una hipersensibilidad a la inhalación de propágulos de los hongos (esporas y conidios) que puede manifestarse de diferentes maneras. En individuos atópicos la sensibilidad se puede presentar como asma bronquial y los alérgenos son conidios de hongos del suelo que se encuentran en el aire. Eventualmente, esta hipersensibilidad se puede desarrollar en individuos normales que se encuentran crónicamente expuestos a estos conidios. Entre los hongos cuyos conidios producen alergias podemos mencionar *Aspergillus* P. Micheli ex Link*, Alternaria* Nees*, Cladosporium* Link y *Penicillium* (Rippon, 1982).



Fig. 3.7. Cromoblastomicosis ocasionada por *Fonseca pedrosoi* (Brumpt) Negroni con dos años de evolución de la enfermedad
Fotografía: LAMFU

El **micetismo** o envenenamiento por hongos ocurre por el consumo de cuerpos fructíferos de macrohongos de los filos Ascomycota y Basidiomycota. Los efectos que estos hongos producen varían desde alteraciones gastrointestinales, alucinaciones, delirios, pérdida de memoria y la muerte. Según los ingredientes activos que se encuentren en los carpóforos estos envenenamientos pueden deberse principalmente a compuestos ciclopeptídicos como las amatoxinas y falotoxinas, monometil hidracinas como la giromitrina y muscarina, ácido iboténico, muscimol y psilocibina. Uno de los ejemplos más mencionados es el envenenamiento con *Amanita phalloides* Secr. o ángel de la muerte; también es considerado como un micetismo, la intoxicación por el consumo de algunas especies de *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm (Rippon, 1982).

Las **micotoxicosis** son intoxicaciones ocasionadas por la ingestión de alimentos contaminados con algunos metabolitos secundarios tóxicos excretados por microhongos. Estas sustancias son termotolerantes y permanecen en los alimentos aun después de su cocción. La producción de estas sustancias o metabolitos secundarios depende del sustrato donde se desarrolle el hongo contaminante, de las condiciones ambientales y de su capacidad para producir los metabolitos. Un buen ejemplo es la producción de aflatoxinas, un grupo de micotoxinas hepatotóxicas producidas por *Aspergillus parasiticus* Speare o *A. flavus;* las principales aflatoxinas son B_1, B_2, G_1 y G_2 se producen sobre granos; la aflatoxina M_1 se encuentra principalmente en tejido animal y fluidos como la leche y la orina. Diferentes especies de *Fusarium* Link son productoras de numerosas micotoxinas tales como la zearalenona y algunos tricotecenos como el deoxinivalenol. Las micotoxinas son de bajo peso molecular, por

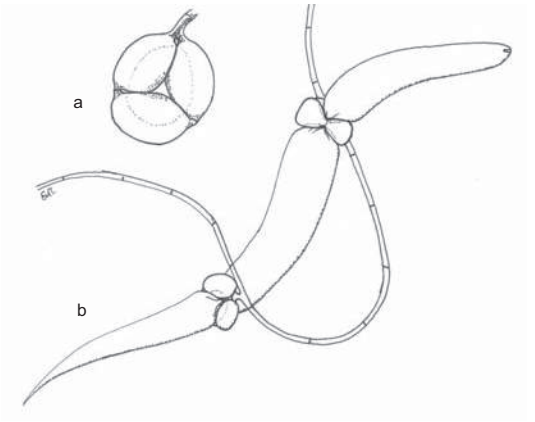


Fig. 3.8. a) Esquema de nematodo atrapado por los anillos constrictores de un hongo; b) Esquema del anillo
Esquema: Edgar Medina

tal razón para su detección se necesita de metodologías muy precisas como técnicas de cromatografía líquida de alta resolución, cromatografía de gases y técnicas de Elisa, entre otras (Rippon, 1982; Marasas *et al*., 1984; Richard, 2007).

Predación: en los hongos ésta parece haber surgido de la necesidad de obtener nutrientes, de organismos vivos como suplemento por escasez. Esta relación ha sido aprovechada por el hombre para el control biológico de pequeños animales que se han convertido en plaga de cultivos. Los organismos más comúnmente empleados como blanco por los hongos entomopatógenos son los insectos plaga y vectores de enfermedades en el hombre. Unos de los más empleados son *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokïn, para el control de chinches, cucarachas, garrapatas y langostas; *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., para controlar la broca del cafeto; *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare & W. Gams, para el control de la mosca blanca y de áfidos. En la naturaleza existen **hongos nematófagos**, capaces de producir estructuras particulares que mediante diferentes mecanismos les permite atrapar nematodos. Dentro de estas estructuras, una de las más sofisticadas son los anillos constrictores formados por especies de *Arthrobotrys* Corda y *Dactylella* Grove y que están constituidos por tres células que al recibir un estímulo químico originado por el mismo nematodo, empiezan a aumentar su volumen hasta reducir la luz del anillo de tal forma que el nematodo queda atrapado (fig. 3.8). Posteriormente, el hongo coloniza al nematodo para alimentarse de él. Otras estructuras formadas por los hongos nematófagos son hifas, ramas hifales, botones pegajosos, redes adhesivas y nudos no constrictores, entre otras (Barron, 1992; Kendrick, 2000; Deacon, 2006).

Los hongos también tienen la capacidad de parasitar o atacar otros hongos y se les conoce como **micoparásitos**. Al igual que con las otras relaciones de predación estos se han estudiado con fines de control biológico y como ejemplo está *Trichoderma viride* Pers. que controla a *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn y *Trichoderma harzianum* Rifai que controla a *Sclerotium rolfsii* Sacc. (Kendrick, 2000). Adicionalmente, algunas especies del género *Trichoderma* pueden atacar cultivos de hongos producidos comercialmente como *Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach ocasionando pérdidas económicas en su cultivo y comercio (Mohammadi Goltapeh & Danesh, 2006).

HÁBITATS QUE LOS HONGOS **PUEDEN OCUPAR**

Los hongos constituyen un grupo de organismos muy variados que se encuentran prácticamente en cualquier nicho ecológico, terrestre o acuático, en el cual se disponga de carbono orgánico. Por esta razón, los hongos tienen una distribución mundial y prácticamente no existe un lugar en donde no se hayan encontrado hongos. Se hará mención de los hábitats más importantes y comunes.

Hábitats terrestres

Dentro de los hábitats terrestres colonizados con mayor frecuencia por los hongos se encuentra el suelo. Éste constituye, tal vez, el nicho ecológico más estudiado por los ecólogos de hongos. Existen reportes de aislamientos de hongos de suelo, prácticamente de todas las regiones geográficas del mundo, en todas las altitudes y zonas climáticas.

El suelo se refiere al material exterior, poco compacto, de la superficie terrestre, formado por materia mineral, orgánica (restos de plantas y animales), agua, aire y organismos vivos (bacterias, actinomycetes, hongos, protozoos, nematodos, microartrópodos y otros animales muy pequeños). Es importante destacar que los líquenes junto con otros factores contribuyen a la formación del suelo a partir de rocas (Alexander, 1994; Dighton, 2003).

Al realizar un corte vertical del suelo se puede observar su perfil en el cual se destacan capas horizontales denominadas **horizontes**. Cada horizonte está definido con letras, empezando desde la superficie hacia adentro:

el horizonte *O* está conformado por materia orgánica que proviene de hojarasca y ramas que caen de los árboles, cadáveres de vertebrados o invertebrados, excrementos etcétera; el horizonte *A,* también conocido como zona de lavado o eluvial, se caracteriza por presentar materia mineral, una cantidad de materia orgánica menor que en el anterior y la mayor densidad de raíces, animales pequeños y microorganismos; en el horizonte *B*, también llamado zona de acumulación iluvial, se acumulan minerales y nutrientes; y el horizonte *C* corresponde a la roca madre que le da origen al suelo. Es importante aclarar que no todos los suelos presentan todos los horizontes ni su espesor es igual (Hartel, 2005; Alexander, 1994).

El suelo, por la cantidad de microhábitats que posee, es fácilmente colonizado por hongos que pueden estar activos metabólicamente o en forma de estructuras de resistencia. Sin embargo, la principal característica del suelo que lo hace tan atractivo para los hongos y otros organismos es la disponibilidad de materia orgánica. Además, es en el suelo donde se completa el ciclo del carbono y los hongos intervienen en éste por medio de la descomposición de la materia orgánica acumulada. Los hongos que predominan en el horizonte *O* son los que utilizan la hojarasca como sustrato para su crecimiento, mientras que en el horizonte *A* estos son reemplazados por hongos que típicamente habitan el suelo entre los cuales están *Trichoderma*, *Penicillium*, *Mucor* Fresen. y *Fusarium* Link (Dix & Webster, 1995; Hartel, 2005; Deacon, 2006).

En general, la distribución de los hongos en el suelo está determinada por la materia orgánica y por la disponibilidad del oxígeno, es decir que en las capas superficiales del suelo se encontrará un mayor número de hongos y una mayor diversidad que en las capas más profundas, siendo el límite 30 cm de profundidad. Aunque los hongos no son los microorganismos más abundantes en el suelo (10^4 a 10^6 ufc de hongos/g de suelo *vs* 10^8 a 10^9 ufc de bacterias/g de suelo), contribuyen en mayor número a la biomasa de microorganismos, cumplen papeles ecológicos importantes y reflejan los cambios en las condiciones físicas y químicas en los horizontes de éste, como ocurre con las redes miceliales fúngicas que desempeñan un papel importante en el suelo, ya que ayudan a la unión de partículas de suelo manteniendo una buena estructura para el crecimiento de las plantas (Dix & Webster, 1995; Maier & Pepper, 2009).

En los horizontes donde predomina la materia mineral, la germinación de los propágulos fúngicos está determinada por las pequeñas concentraciones de materia orgánica distribuidas de forma dispersa y escasa, y por la presencia de raíces de plantas superiores, en cuyas superficies se crean ambientes de interacción entre microorganismos metabólicamente activos, compuestos inorgánicos y algunos orgánicos; a este ambiente único que está bajo la influencia de las raíces se denomina **rizosfera**. La propiedad antagonista inhibitoria que pueden presentar algunos suelos en la germinación de los propágulos fúngicos se conoce como **fungistasis** (Alexander, 1994; Dix & Webster, 1995).

Estudios basados en la estructura de las comunidades fúngicas que se han llevado a cabo en varios sustratos han demostrado que a medida que transcurre el tiempo, hay cambios en la composición, abundancia y distribución de especies que componen las comunidades fúngicas, a estos cambios se les conoce como **sucesión**. En estudios de colonización en ambientes rizosféricos de raíces de *Phaseolus vulgaris*, los primeros colonizadores de los ápices de los radículos emergentes son poblaciones de *Penicillium* y *Trichoderma*, entre otros, cuya ocurrencia disminuirá con el tiempo dando lugar a poblaciones fúngicas como *Gliocladium* Corda y *Fusarium,* que dominarán las zonas más viejas del sistema radicular (Dix & Webster, 1995; Jumpponen & Egerton-Warburton, 2005).

Una de las sucesiones más estudiadas son las que se dan en sustratos como excrementos de herbívoros. Los hongos que se han adaptado a las condiciones nutricionales y ambientales presentes en el excremento reciben el nombre de hongos **coprófilos**. Para explicar la sucesión en este sustrato Dix & Webster (1995) sugieren que los hongos que fructifican temprano es porque germinan y crecen más rápido que aquellos que fructifican más tarde. Los mucorales dependen de las fuentes de carbohidratos más simples de fácil disposición en el sustrato, por lo tanto, su colonización es temprana agotando rápidamente este recurso; mientras que los ascomycetes como *Ascobulos* Pers., *Chaetomium* Kunze y *Sordaria* Ces. & De Not., entre otros, en y basidiomycetes como *Panaeolus* (Fr.) Quél., *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm., *Coprinus* Pers. y *Cyathus* Haller, entre otros, que presentan colonización tardía por crecer a expensas de la disponibilidad de celulosa y lignina. El orden de fructificación de estos hongos en el tiempo puede explicarse también por el tamaño del cuerpo fructífero que debe desarrollar cada hongo: el carpóforo de un basidiomycete toma más tiempo que el de un mucoral para desarrollarse. Cabe mencionar que otros hongos como algunos mohos mucilaginosos verdaderos y mohos celulares mucilaginosos se pueden encontrar en estos sustratos (Delgado *et al.,* 2005).

Como ya se ha mencionado anteriormente, la capacidad de colonizar o de degradar un sustrato depende de la batería enzimática que posea el hongo y también de las condiciones ambientales presentes en el ambiente.

En los medios terrestres existen otras fuentes de nutrientes para los hongos diferentes a la materia orgánica del suelo en descomposición y que en condiciones de alta humedad, son un sustrato adecuado para que los hongos se desarrollen y colonicen algunos productos manufacturados por el hombre, que tienen como materia prima derivados de plantas o animales, ocasionando su deterioro. Es así como se han encontrado en regiones tropicales húmedas, objetos como botas de cuero o textiles de algodón completamente deteriorados por hongos. Desde el más antiguo y tradicional, el pergamino, el papel, hasta los más modernos y de vanguardia como son las películas fotográficas y los discos compactos, todos ellos pueden ser utilizados como fuente de nutrientes por algunos hongos como *Cladosporium, Aspergillus* P. Micheli ex Link. y *Penicillium* que se han aislado de estos sustratos, generando enormes pérdidas, no sólo económicas sino también del patrimonio histórico y cultural. Los monumentos también pueden ser deteriorados por los hongos ambientales y se reportan *Alternaria*, *Cladosporium* y *Epicoccum* Link aislados de superficie de mármol y resinas sintéticas (Cappitelli *et al*., 2007; Rojas *et al.,* 2009).

Pese a las enormes molestias que estos organismos ocasionen al hombre por su enorme actividad enzimática, es gracias a ella que los hongos o sus enzimas han sido empleados como biodegradadores de compuestos presentes en suelos alterados por contaminantes de diferentes tipos, proceso denominado **biorremediación**. Este proceso se ha aplicado en ambientes contaminados con hidrocarburos policíclicos aromáticos (en inglés PHAs) y otros xenobióticos como compuestos monoaromáticos clorados o pesticidas. *Phanerochaete chrysosporium* Burds (Basidiomycota) es el hongo que más ha sido estudiado para detoxificar estos ambientes; este campo sigue siendo ampliamente estudiado por el gran impacto que puede tener en la conservación de los ambientes naturales (Bennett *et al*., 2001).

Acuáticos

En los ambientes acuáticos los hongos pueden vivir tanto en cuerpos de agua dulce como de agua salada. En general, estos hongos son conocidos como acuáticos. Los hongos acuáticos pueden considerarse permanentes y transitorios. Aquellos que completan su ciclo de vida en el agua, o por lo menos parte de ella, se conocen como **permanentes.** Algunos hongos pertenecientes al filo Chytridiomycota pueden vivir en aguas marinas o aguas dulces como parásitos de las diatomeas de fitoplancton; estos incluyen a *Rhizophydium planktonicum* Canter y *Zygorhizidium planktonicum* Canter. Los hongos conocidos como **mohos acuáticos aerobios** pertenecientes a los órdenes Saprolegniales y Leptomitales (Oomycota) como *Saprolegnia* Nees, *Achlya* Nees y *Leptomitus* C. Agardh habitan principalmente las orillas de aguas lénticas como lagos y lagunas, siendo menos frecuentes en ríos y riachuelos con poca corriente y en sedimentos en zonas poco profundas de aguas lénticas; las especies estrictamente acuáticas son parásitas de algas y de invertebrados; su presencia en aguas marinas y salobres es baja. El único anaerobio obligado representante del orden Rhipidiales (Oomycota) es *Aqualinderella fermentans* R. Emers. & W. Weston que se encuentra en frutos en descomposición sumergidos en lagos y lagunas de climas cálidos (Emerson & Weston, 1967; Dix & Webster, 1995; Johnson *et al*., 2002).

Los **hifomycetes acuáticos** son un grupo numeroso de hongos anamórficos que habitan aguas dulces. Son principalmente saprótrofos pero algunas especies son biótrofas como *Mycocentrospora acerina* (R. Hartig) Deighton y otros pueden ser micoparásitas como *Crucella subtilis* Marvanová & Suberkr. Filogenéticamente, la gran mayoría están relacionados con hongos del filo Ascomycota, aunque un pequeño número de estos está relacionado con hongos del filo Basidiomycota. La relación anamorfo-teleomorfo se ha probado en cultivos puros o por estudios de biología molecular. Los hifomycetes acuáticos son llamados **ingoldianos** cuando predominan en aguas corrientes y **aeroacuáticos** cuando se encuentran colonizando hojas y ramitas sobre la superficie de aguas tranquilas o de corrientes muy suaves (Webster & Descals, 1981; Shearer *et al.,* 2007).

El estudio de los hongos **ingoldianos** comienza en 1942 con C. T. Ingold quien concentró su atención en los hongos encontrados en ríos y quebradas con corrientes. Él encontró conidios tetrarradiados y sigmoides, cuyas formas fueron interpretadas como mecanismos para poder adherirse a sustratos presentes en las corrientes de agua. En 1975 publicó una guía ilustrada con las especies comúnmente encontradas en estos ambientes (Bärlocher, 2005). El micelio y los conidios de estos hongos son en su gran mayoría hialinos, pero algunos pueden presentar micelio y conidios dematiáceos, como en el caso de *Tricladium splendens* Ingold (Webster & Weber, 2007). Los hongos ingoldianos presentan periodicidad estacional por lo cual han sido estudiados principalmente en zonas templadas donde colonizan las hojas de árboles caducifolios (Webster & Descals, 1981). A este tipo de hongos pertenecen entre otros, los géneros

Anguillospora Ingold, *Clavariopsis* De Wild., *Flabellospora* Alas. e *Ingoldiella* D.E. Shaw.

El segundo grupo de hongos es el que se encuentra en agua dulce de hábitat léntico y que utiliza como sustrato los nutrientes disponibles en este ambiente acuático. Estos hongos fueron descritos por primera vez por Park en 1972. Más tarde Fisher, en 1977, utilizando las ideas de Park, los denominó hongos **aeroacuáticos**. Estos hongos se caracterizan por la producción de micelio vegetativo en sustratos sumergidos aunque en estas condiciones no completan totalmente su ciclo de vida; formando los conidios sólo cuando el sustrato está expuesto a una atmósfera húmeda. Los conidios por su coloración pueden ser hialinos o dematiáceos y sus formas pueden ser espirales cilíndricas o en forma de barril. La dirección en la que se forma la espiral es típica de cada especie. Otros conidios presentan una formación de propágulos globosos conformados por fragmentos de hifas muy ramificadas y curvadas. Este es el caso de *Spirosphaera minuta* Hennebert. Son numerosos los hongos conidiales con este tipo de adaptación, cuyos hábitats principales son aguas estancadas, quebradas lodosas, hojas y ramitas que se encuentran sobre estas superficies. También pueden estar presentes en el suelo, en madera podrida, en ríos, etcétera. Como ejemplos nombraremos *Helicosporium* Nees, *Cancellidium* Tubaki y *Helicodendron* Peyronel (Webster & Descals, 1981; Webster & Weber 2007, Shearer *et al.,* 2007).

Hay autores que consideran un conjunto que denominan "ascomycetes mitospóricos miscelánea" y los ubican en dos principales grupos. Los hongos residentes acuáticos porque sólo han sido aislados de hábitats acuáticos, como *Aquaphila albicans* Goh, K.D. Hyde & W.H. Ho y *Conioscyphopsis australiensis* Goh & K.D. Hyde, y los hongos transitorios que han sido aislados tanto de hábitats terrestres como de aguas dulces, como los géneros *Arthrobotrys* Corda, *Dictyosporium* Corda*, Trichocladium* Harz*, Acremonium* Link, entre otros. Estos grupos incluyen hongos hialinos y dematiáceos, cuyos conidios no han sido modificados por el ambiente acuático y son hongos de hábitat terrestre (Shearer *et al.,* 2007).

Se ha reconocido que los hifomycetes acuáticos tienen un papel muy importante en las redes tróficas de las comunidades presentes en corrientes acuáticas, ya que por medio de la descomposición de hojarasca sumergida en el agua, proporcionan nutrientes asimilables para otros organismos (Bärlocher, 2005). En contraste a los ambientes terrestres, la continua disponibilidad de agua y de esta forma la mayor disolución de nutrientes, crean condiciones que son particularmente favorables para la actividad y crecimiento fúngico (Gessner *et al.,* 2007).

Hongos transitorios se consideran a los que llegan por accidente a los hábitats acuáticos y están en un estado latente no activo, por ejemplo, en forma de esporas, conidios, etcétera. Varios géneros de hongos transitorios se han aislado por las técnicas de filtración, siembras directas de agua y por las usadas para hongos acuáticos permanentes, dentro de los cuales están *Aspergillus* y *Penicillium* aislados de reservorios tróficos, *Trichoderma* que predomina en lagos y lagunas eutróficas (aguas ricas en nutrientes y con poca incidencia de luz), el género *Phoma* aislado de zonas superficiales y *Mucor* y *Rhizopus* Ehrenb. encontrados en zonas litorales de lagunas, entre otros. Estos hongos generalmente provienen de los suelos y llegan al agua con restos vegetales o arrastrados por la lluvia y el viento (Rankovic, 2005).

En aguas marinas y salobres se han descrito hifomycetes desde fines del siglo XIX. El primer hongo descrito fue *Camarosporium roumeguerii* Sacchardo a partir de *Salicornia herbacea* L. presente en aguas salobres de marismas. Más adelante Kholmeyer & Kholmeyer en 1979, describen numerosas especies de hábitats marinos. Estos pueden ser saprótrofos o simbiontes de algas y algunos pueden llegar a ser patógenos. Mencionaremos a *Cremasteria* Meyers & R.T. Moore y *Cirrenalia* Meyers & R.T. Moore como ejemplos de este grupo (Kohlmeyer, 1981).

En las aguas saladas estos organismos se han dividido en dos grandes grupos: los hongos marinos obligados que corresponden a los hongos que crecen y esporulan exclusivamente en un ambiente marino o estuarino y los hongos marinos facultativos, aquellos de agua dulce o terrestres que pueden crecer y posiblemente también esporular en ambientes marinos (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979; Hyde *et al*., 1998). Aquellos hongos que colonizan las partes aéreas de árboles de mangle o plantas costeras de la orilla, son considerados de hábitat terrestre, sin embargo, aquellos hongos que crecen sobre partes sumergidas del mangle son considerados hongos acuáticos marinos (Hyde *et al*., 2000).

Los hongos marinos realizan una gran variedad de actividades: son los principales descomponedores de madera y hoja de mangle; *Halophytophtora* invade hojas caídas y sumergidas de mangle (Abdel-Wahab & El-Sharouny, 2002; Besitulo *et al.*, 2002; Kumaresan *et al.,* 2002; Leaño, 2002; Nakagiri, 2002). Otros entablan relaciones endofíticas simbióticas con algas y pastos marinos, entre ellos se han aislado como endófitos numerosos hongos anamórficos, entre ellos *Acremonium* Link, *Arthrinium* Kunze, *Fusarium* y *Trichoderma* y algunos micelios estériles (Alva *et al.*, 2002). Otros hongos, generalmente terrestres, han mostrado adaptación a hábitats marinos como

Aspergillus sydowii (acuático facultativo), responsable de la **aspergilosis** enfermedad que afecta corales como *Gorgonia ventalina* y *G. flabellum*, presentes en el Caribe; se ha propuesto que el mecanismo de esta especie fúngica para llegar a hábitats marinos ha sido por la dispersión de conidios que viajan en tormentas de polvo desde África hacia el mar Caribe, otros autores proponen que este hongo siendo de hábitat terrestre ha sido llevado al mar en partículas de suelo, sin embargo, esta especie ha sido cultivada de otras zonas oceánicas (Rosenberg & Ben-Haim, 2002; Sutherland *et al.,* 2004; Weir-Brush *et al.,* 2004).

En los ambientes marinos se encuentran representantes de todos los taxa que agrupan los organismos que conocemos como hongos (Fungi, Straminipila y Protozoa). La mayoría de los hongos marinos son microscópicos y pertenecen al filo Ascomycota (Hyde *et al*., 1998), entre los que nombraremos a *Corollospora* Werderm (Halosphaeriaceae) comúnmente encontrado en granos de arena, *Caryosporella rhizophorae* Kohlm. (Melanommataceae) que crece en madera en descomposición de mangle y *Antennospora quadricornuta* (Halosphaeriaceae) restringido al trópico. Los representantes del filo Basidiomycota pueden producir cuerpos fructíferos cuyo máximo tamaño alcanza apenas unos cuantos milímetros debido evidentemente a las características abrasivas de este ecosistema, lo que impide la formación de cuerpos carnosos y de un mayor tamaño; *Halocyphina villosa* Kohlm. & E. Kohlm. y *Calathella* D. A. Reid, representantes de este filo, están asociados a árboles de mangle tropicales. Los hifomycetes en ambientes marinos son el grupo más difícil de identificar, algunos de los hifomycetes más comúnmente aislados en este medio son *Cirrenalia* Meyers & R.T. Moore y *Trichocladium* Harz (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979; Ginns & Malloch, 1977; Hyde *et al.,* 2000; Nambiar & Raveendran, 2009).

Hongos en ambientes extremos

Hasta ahora hemos visto ejemplos de la actividad de hongos en condiciones ambientales no extremas. Sin embargo, estos organismos tienen la capacidad fisiológica de colonizar ambientes extremos. Es así como los ambientes extremos de temperatura pueden constituir un hábitat para algunos hongos. Allí se encuentran los hongos termotolerantes o **termófilos** (v. capítulo 4). Un hongo termófilo se define como aquel que tiene un mínimo de crecimiento a 20 °C y un máximo de crecimiento a 50 °C o más. Dentro de las hipótesis que propuso Crisan en 1973 que explican el fundamento de la termofilia, está la de la termoestabilidad ultraestructural, la cual se explica por la composición de los lípidos celulares cuyos ácidos grasos saturados presentan puntos de ebullición mayores que los de los hongos mesófilos, y que mantienen la integridad celular a altas temperaturas de los hongos termófilos (Magan, 2007).

Entre los ambientes extremos de temperatura podemos considerar el compost y los suelos solarizados. El **compostaje** es un proceso que involucra un incremento de la temperatura hasta alcanzar 55-60 °C y el producto obtenido se emplea como abono o como sustrato en el cultivo de hongos comestibles. Los hongos que crecen en estas condiciones pueden representar un problema para los cultivadores de setas ya que pueden competir con los hongos de importancia comercial e incluso colonizar los cuerpos fructíferos. Algunos ejemplos de este tipo de hongos son: *Aspergillus fumigatus* Fresen., *Chrysosporium* Corda, *Humicola insolens* Cooney & R. Emers, *Paecilomyces* Bainier y *Penicillium*. En cuanto a los **suelos solarizados**, esta técnica empleada generalmente por los agricultores consiste en cubrir con polietileno el suelo húmedo y mantenerlo en estas condiciones durante unas 16 semanas para aumentar la temperatura en los primeros 5 cm de profundidad del suelo, alcanzando una temperatura hasta de 52 °C. De esta manera, se puede llegar a inactivar muchos fitopatógenos y otros microorganismos del suelo; sin embargo, dentro de los hongos que resisten las condiciones de esta técnica están *Macrophomina* y *Synchytrium* (Dix & Webster, 1995; Agrios, 2005).

En los ambientes de bajas temperaturas, los hongos que se encuentran allí son considerados **psicrófilos** y **psicrotolerantes**. Los psicrófilos se definen como organismos que tienen un óptimo de crecimiento a no más de 16 °C y un máximo de alrededor de 20 °C. Los psicrotolerantes pueden sobrevivir en estas condiciones pero no desarrollan crecimiento activo. Dentro estos organismos se pueden mencionar levaduras psicrófilas como algunas especies de *Candida* y *Cryptococcus* y hongos miceliales como *Cylindrocarpon magnusianum* Wollenw. y algunas especies de *Mucor* presentes en zonas permanentemente frías como son las tundras y las regiones antárticas y subantárticas, entre otras. Algunos de estos pueden causar daño en carne almacenada como *Thamnidium* Link, *Mucor* y *Rhizopus* afectando de esta forma la industria de alimentos. Los "mohos de nieve" son fitopatógenos que afectan gran variedad de pastos cuando los cubre la nieve, proporcionando las condiciones óptimas de crecimiento. Sobreviven en primavera y verano como esclerocios en el suelo y hojas muertas, p. ej. *Microdochium nivale* (Dix & Webster, 1995; Magan, 2007).

Los hongos que son capaces de soportar condiciones ambientales donde el agua es escasa debido a altas concentraciones de sal y azúcar se consideran **osmofílicos**, como algunas levaduras y hongos miceliales que pueden vivir en alimentos con una alta concentración de solutos y con una humedad relativa baja, como ocurre con *Xeromyces bisporus* L.R. Fraser entre otros. Los hongos **xerofílicos** son aquellos que pueden crecer en sustratos muy secos con un potencial hídrico bajo; son importantes en ambientes secos porque bajo este tipo de estrés físico dañan productos almacenados, especialmente granos. Estos hongos pueden producir agua metabólica por degradación de almidón, *Eurotium amstelodami* L. Mangin, *Aspergillus glaucus* (L.) Link, *A. restrictus* G. Sm. y *Zygosaccharomyces rouxii* (Boutroux) Yarrow constituyen ejemplos de este caso particular de metabolismo. Aunque la mayoría de los hongos no soportan el estrés hídrico, algunos sí resisten la alternancia de períodos de sequedad y humedad, como en el caso de los que colonizan las hojas como ocurre en especies de *Cladosporium*, *Alternaria* y *Aureobasidium* (Dix & Webster, 1995, Magan, 2007).

Otros ambientes extremos a los que se han adaptado los hongos son los que presentan concentraciones de iones hidrógeno muy alto cuyo pH es menor a dos o concentraciones muy bajas de iones hidrógeno cuyo pH es cercano a diez. Los hongos **acidófilos** son aquellos que pueden crecer activamente en pH menor a dos; ejemplos de estos son algunas especies de levaduras como *Candida krusei* (Castell.) Berkhout y *Rhodotorula mucilaginosa* (A. Jörg.) F.C. Harrison. Dentro de los hongos miceliales acidófilos están algunas especies como *Acontium velatum* Morgan (pH 0,2-0,7), *Aspergillus oryzae,* (crece desde un pH 1,9) y *Dactylaria gallipava* (W.B. Cooke) G.C. Bhatt & W.B. Kendr (crece desde un pH 1,9). Los hongos **alcalófilos** crecen en hábitats como suelos desérticos y depósitos y manantiales alcalinos, donde el pH es cercano a diez. Algunos de estos hongos pertenecen a los géneros *Colletotrichum*, *Fusarium* y *Paecilomyces* Bainer; dentro de las levaduras alcalófilas están *Candida pseudotropicalis* (Castell) Basgal y *Saccharomyces fragilis* A. Jörg. (Gross & Robbins, 2000; Magan, 2007).

BIBLIOGRAFÍA

Abdel-Wahab, M. A. & El-Sharouny, H. M. 2002. Ecology of subtropical mangrove fungi with enphasis on *Kadelia candel* mycota. Pp. 247-265. *En*: Hyde, K.D. (Ed.). Fungi in Marine Environments. Fungal Diversity Press, Hong Kong, China.

Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology. 5th ed. Elsevier Academic Press. New York, E. U.

Alexander, M. 1994. Introducción a la *microbiología* del suelo. AGT Editor S. A. México

Alexopoulos, C. J., C.W. Mims & M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York., E. U.

Alker, A. P., G. W. Smith & K. Kim. 2001. Characterization of *Aspergillus sydowii* (Thom et Church), a fungal pathogen of Caribbean sea fan corals. Hidrobiología, 460: 105-111.

Alva, P., McKenzie, E. H. C., Pointing, S. B., Pena-Muralla, R. & Hyde, K. D. 2002. Do sea grasses harbour endophytes?. Pp. 167-178. *En*: Hyde, K.D. (Ed.). Fungi in Marine Environments. Fungal Diversity Press, Hong Kong, China.

Arenas, R. 1993. Micología Médica Ilustrada. Interamericana, McGraw Hill. México.

Azcón, R. 2000. Papel de la simbiosis micorrízica y su interacción con otros microorganismos rizosféricos en el crecimiento vegetal y sostenibilidad agrícola. Pp. 1-15. *En*: Alarcón, A., & R. Ferrero-Cerrato (Eds.). Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular. Mundi Prensa, México.

Bacon, C. W. & N.S. Hill. 1996. Symptomless grass endophytes: products of coevolutionary symbioses and their rol in the ecological adaptations of grasses. Pp. 155-178. *En:* Redlin S.C. & L.M. Carris (Eds.). Endophytic fungi in grasses and woody plants. APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

—, J. K. Porter, J. D. Robbins & E. S. Luttrell. 1977. *Epichloë typhina* from Toxic Tall Fescue Grasses. Applied and Environmental Microbiology, 34: 576-581.

Bärlocher, F. 2005. Freshwater Fungal Communities. Pp. 39-59. *En*: Dighton, J., J. White & P. Oudemans (Eds). The Fungal Community. 3rd edition. Taylor & Francis Group.

Barron, G.L. 1992. Lignolitic and cellulolytic fungi as predators and parasites. Pp. 311-326. *En:* Carrol, G. C. & D. T. Wicklow (Eds). The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem. 2nd ed. Marcel Dekker Inc. New York, E. U.

Beard, C., J. McCreadie & P. H. Adler. 2003.Prevalence of the trichomycete fungus *Harpella melusinae* (Harpellales: Harpellaceae) in larval black flies (Diptera: Simuliidae) across a heterogeneous environment. Mycologia, 95: 577–583.

Begon, M. C.R. Townsend &. J.L. Harper. 2006. Symbiosis and mutualism. Chapter 13. Pp. 381-409. Ecology. From Individuals to ecosystems. 4th ed. Blackwell Science Ltd. London, Inglaterra

Bennet, J. W., W. J. Connick, D. Daigle & K. Wunch. 2001. Formulation of fungi *in situ* bioremediation. Pp. 97-112. *En*: Gadd, G. M (Ed.). Fungi in Biorremediation. Cambridge, New York, E. U.

Besitulo, A. D., V.V. Sarma & K. D. Hyde. 2002. Mangrove fungi from Siargio Island, Philippines. Pp. 267-283. *En*: Hyde, K.D. (Ed.). Fungi in Marine Environments. Fungal Diversity Press, Hong Kong, China.

Blackwell, M. 2000. Terrestrial life – Fungal from the Start? Science, 289: 1884 – 1885.

Bonnardeaux, Y., M. Brundrett; A.L. Batty, K. W. Dixon, J. Koch, K. Sivasithamparam. 2007. Diversity of mycorrhizal fungi of Western Australien terrestrial orchids: compatibility webs, brief encounters, lasting relationships and alien invasions. Mycological Research, 111: 51-61.

Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in Natural Ecosystems. P.p. 171-313. *En*: Begon, M., A. H., Fitter & A. Macfadyen (Eds.). Advances in Ecological Research, 21: Academic Press

Burford, E.P., M. Kierans & G.M. Gadd. 2003. Geomycology: fungi in mineral substrata. Mycologist 17: 98-107.

Cannon P.F. & P.M. Kirk. 2007. Fungal Families of the world. CABI UK Center. Egham, Inglaterra.

Cappitelli, F., J. D. Nosanchuk, A. Casadevall, L. Toniolo, L. Brusetti, S. Florio, P. Principi, S. Borin & C. Sorlini. 2007. Synthetic consolidants attacked by melanin-producing fungi: case study of the Biodeterioration of Milan (Italy) Cathedral marble treated with acrylics. Applied and Environmental Microbiology, 73: 271–277.

Carrol, G. C. 1992. Fungal mutualism. Pp. 327. *En*: Carrol, G.C & D. T. Wicklow (Eds). The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem. Second Edition. Marcel Dekker Inc. New York, E. U.

—. 1988. Fungal endophytes in stem and leaf: from latent pathogen to mutualistic symbiont. Ecology, 69: 2-9.

Chapela, I. H., S. A. Rehner, T. R. Schultz & U. G. Mueller. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. Science, 266: 1691-1694.

Currie, C. R., J. A. Scott, R. C. Summerbell, & D. Malloch. 1999. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. Nature, 398: 701-704.

Deacon, J. 2006. Fungal Biology. 4th ed. Blackwell Publishing, MA, E. U.

Delgado, A., L. Urdaneta & A. Piñeiro. 2005. Hongos coprofílicos del estado Zulia, Venezuela. Divisiones: Myxomycota, Zygomycota y Basidiomycota. Revista Científica, FCV-LUZ / XV: 57-63.

Dighton, J. 2003. Fungi in Ecosystem Processes. Marcel Dekker, Inc. New York, E. U.

Dix, N. & J. Webster. 1995. Fungal Ecology. Chapman & Hall. New York, E. U.

Emerson, R. & W. H. Weston. 1967. *Agualinderella fermentans* gen. et sp. nov. a phycomycete adapted to stagnant waters. I. Morphology and ocurrente in nature. American Journal of Botany, 54: 702-719.

Gadd, M. G. 2007. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation. Mycological Research: 111: 3-49.

Gessner, M. O., V. Gulis, K. A, Kuehn, E. Chauvet & K. Suberkropp. 2007. Fungal decomposers of Plant litter in Aquatic Ecosystems. Pp. 301-324. *En*: Kubicek, C & I. Druzhinina (Eds). The Mycota, Vol. IV, Springer, Berlín, Alemania

Ginns, J. & D. Malloch. 1977. *Halocyphina*, a Marine Basidiomycete (Aphyllophorales). Mycologia, 69: 53-58.

Gross, S. & E. I. Robbins. 2000. Acidophilic and acid-tolerant fungi and yeasts. Hydrobiologia, 433: 91–109

Guerrero, E. 1996. Micorrizas: fundamentos biológicos y estado del arte. P.p. 1-46. *En*: Guerrero, E., Azcón, C., Barea, J. M. Moyersonen, B., Orozco, C., Cano, C., Mejía, D., Mayer, J., Rivillas, C., & Rivera de Bustos, E. L. (Eds.). Micorrizas, Recurso Biológico del Suelo. Fondo FEN Colombia, Bogotá, Colombia.

Harley, J. L. & S. E. Smith. 1983. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London, Inglaterra.

Hartel, P. G. 2005. The Soil Habitat. Pp. 26-53. *En:* Sylvia, D. M., J. J. Fuhrmann, P. G. Hartel & D. A. Zuberer (Eds.). Principles and Applications of Soil Microbiology. 2nd ed. Pearson - Prentice Hall. New Jersey, E. U.

Hawksworth, D. L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1·5 million species estimate revisited. Mycological Research, 105:1422-1432.

Hay, R. & G. Midgley. 2010. Introduction: *Malassezia* Yeasts from a Historical Perspective. Pp. 1. *En*: Boekhout, T, P. Mayser, E. Guého-Kellermann & A. Velegraki (Eds). *Malazzesia* and the skin. Springer-Verlag. New York, E. U.

Hyde, K. D., V. Ventakateswara & E. B. Gareth. 2000. Morphology and taxonomy of higher marine fungi. Pp. 172-186. *En*: Hyde, K. D. & S. B. Pointing (Eds.). Marine Mycology, a practical Approach. Fungal Diversity Press, Hong Kong, China.

—, E.B.G. Jones, E. Leaño, S.B. Pointing, A.D. Poonyth & L.L.P. Vrijmoed. 1998. Role of fungi in marine ecosystems. Biodiversity and Conservation, 7: 1147-1161.

Johnson, T. W, Jr., R. L. Seymour & D. E. Padgett. 2002. Biology and Systematics of the Saprolegniaceae. [En línea]. Disponible en: http://www.uncw.edu/people/padgett. [Consulta: 22 de abril de 2010]

Jumpponen, A. & L. M. Egerton-Warburton. 2005. Mycorrhizal Fungi in successional environments: a community assembly model incorporating host plant, environmental, and biotic filters. Pp. 139-168. *En*: Dighton, J., J. White & P. Oudemans (Eds.). The Fungal Community, its organization and roles in the ecosystem 3th ed. Taylor & Francis, Boca Ratón, Florida, E. U.

Kendrick, B. 2000. The Fith Kingdom. 3rd ed. Focus Publishing, R. Pullins Company, Newburyport, E. U.

Kenrick, P. & P. R. Crane. 1997. The origin and early evolution of plant on land. Nature, 389: 33-39.

Kim, K. & Harvell, C. D. 2004. The Rise and Fall of a Six -Year Coral-Fungal Epizootic. The American Naturalist, 164: S52-S63.

Kohlmeyer, J. 1981. Marine fungi from Martinique. Canadial Journal of Botany, 59: 1314-1321.

Kohlmeyer, J. & E. Kohlmeyer. 1979. Marine Mycology. The Higher Fungi. Academic Press. New York, E. U.

Kumaresan, V. T. S. Suryanarayanan & J.A. Johnson. 2002. Ecology of mangrove endophytes. Pp. 145-166. *En*: Hyde, K.D. (Ed.). Fungi in Marine Environments. Fungal Diversity Press, Hong Kong, China.

Leaño, E. 2002. Ecology of straminipiles from mangrove habitats. Pp. 111-134. *En*: Hyde, K.D. (Ed.). Fungi in Marine Environments. Fungal Diversity Press, Hong Kong, China.

Lumbsch H. T. & S. M. Huhndorf. 2007. Whatever happened to the pyrenomycetes and loculoascomycetes? Mycogical Research 111:1064-1074.

Magan, N. 2007. Fungi in extreme environment. Pp. 85-103. *En*: Kubicek, C. & I. Druzhinina (Eds.). The Mycota IV: Environmental and Microbial Relationship 2nd ed. Springer, Berlín, Alemania.

Maier, R.M. & I.L. Pepper. 2009. Earth Environments. Pp. 57-82. *En:* Maier, R. M., I.L. Pepper & C.P. Gerba (Eds.). Environmental Microbiology. 2nd ed. Elsevier – Academic Press. New York, E. U.

Marasas, W. F., P. E. Nelson & T. A.Toussoun 1984. Toxigenic *Fusarium* Species, identity and micotoxicology. Penn. State University Press, E. U.

Marx, D. 1972. Ectomicorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. Annual Review of Phytopatology, 10: 429-434.

Mohammadi Goltapeh, E. & Y.R Danesh. 2006. Pathogenic interactions between *Trichoderma* species and *Agaricus bisporus*. Journal of Agricultural Technology, 2: 29-37.

Morris, S.J. & G. P. Robertson. 2005. Linking function between scales of resolution. Pp. 13- 26. *En:* Digtho J., J. F. White & P. Oudemans (Eds.). The Fungal Community: Its organization and role in the ecosystem. 3rd ed. CRC Press, Boca Ratón, E. U.

Mueller, G. & J.P. Schmit. 2007. Fungal Biodiversity: what we know? What we can predict?. Biodiversity Conservation, 16: 1-5.

Murrin, F. 1996. Fungi and insects. Pp. 365-388. *En:* Howard D.H. & J.D. Miller (Eds.). The Mycota VI: Human and animal relationships. Springer, Berlín, Alemania.

Nakagiri, A. 2002. *Halophytophthora*, species from tropical and subtropical mangroves: A review of their characteristics. Pp. 1. *En*: Hyde, K.D. (Ed.). Fungi in Marine Environments. Fungal Diversity Press, Hong Kong, China.

Nambiar, G. R. & K. Raveendran. 2009. Manglicolous Marine Fungi of Kerala (South India). Botany Research International, 2: 206-210

Orpin, C. G. 1994. Anaerobic fungi: Taxonomy, Biology and distribution in Nature. Pp. 1-45. *En:* Mountfort, D. O. & C.G. Orpin (Eds.). Anaerobic fungi: biology, ecology and function. Marcel Dekker. New York, E. U.

Ott, S. & H.T. Lumbsch. 2001. Morphology and phylogeny of ascomycete lichens. Pp. 189-210. *En*: Hock, B. (Ed.). The Mycota IX: Fungal Associations. Springer- Verlag, Berlín, Alemania.

Pardo, S. C. 2001. Microhongos endófitos aislados de hojas de *Espeletia grandiflora* y *Espeletia corymbosa*, en el páramo de Cruz Verde. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias-Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.

Rankovic, B. 2005. Five Serbian reservoirs contain different fungal propagules. Mycologia, 97: 50–56.

Remy, W., T. N. Taylor & H. Hass, H. 1994a. Early Devonian fungi: A blastocladalean fungus with sexual reproduction. American Journal of Botany, 81: 690-702.

—. T. N. Taylor, H. Hass & H. Kerp. 1994b. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. Plant Biology, 91: 11841-11843

Richard, J. 2007. Some major mycotoxins and their mycotoxicoses - An overview. International Journal of Food Microbiology, 119: 3-10

Rippon, J.W. 1982. Medical Mycology: The Pathogenic Fungi and the Pathogenic Actinomycetes. 2nd ed. W. B. Saunders Company, Philadelphia, PA. E. U.

Rojas, J. A., C. Cruz, J. F. Mikan, L. S. Villalba, M. C. Cepero de García & S. Restrepo. 2009. Isoenzyme characterization of proteases and amylases and partial purification of proteases from filamentous fungi causing biodeterioration of industrial paper. International Biodeterioration & Biodegradation, 63:169–175.

Rosenberg, E. & Y. Ben-Haim. 2002. Microbial diseases of corals and global warming Environmental Microbiology, 4: 318–326.

Rosling, A., D. Finlay & G. Gadd. 2009. Geomycology. Fungal Biology Review, 23: 90-93.

Salgado, C. & M.C. Cepero de García. 2005. Endophytic fungi in rose (*Rosa hybrida*) in Bogotá, Colombia. Revista Iberoamericana de Micología, 22: 99-101.

Sánchez de Prager, M. 1999. Endomicorrizas en Agrosistemas Colombianos. Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.

Seymour, F.A., P. D. Crittenden & P. S. Dyer. 2005. Sex in the extremes: lichen-forming fungi. Mycologist 19: 51-58.

Shearer, C.A. E. Descals, B. Kohlmeyer, J. Kohlmeyer, L. Marvanova´, D. Padgett, D. Porter, H A. Raja, J.P. Schmit, H. A. Thorton & H. Voglymayr. 2007. Fungal biodiversity in aquatic habitats. Biodiversity Conservation, 16:49–67.

Simon, L., J. Bousquet, R. C. Lévesque & M. Lalonde. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. Nature, 363: 67–69.

Stone, J. K., J. D Polishook & J. F. White. 2004. Endophytic Fungi. P.p. 241-270. *En*: Mueller, G., G.F.Bills & M.S. Foster (Eds.). Biodiversity of Fungi, Inventory and Monitoring methods. Elsevier Academic Press, San Diego, California, E. U.

Strobel, G. & B. Daisy. 2003. Bioprospecting for Microbial Endophytes and Their Natural Products. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 67: 491–502

Sutherland, K. P., J. W. Porter & C. Torres. 2004. Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. Marine Ecology Progress Series, 266: 273–302.

Taylor, T. N., H. Hass & H. Kerp. 1999. The oldest fossil ascomycetes. Nature, 399: 648.

Toledo-Hernández, C., A. Bones-González, O. Ortiz-Vázquez, A. Sabat & P. Bayman. 2007. Fungi in the sea fan *Gorgonia ventalina*: diversity and sampling strategies. Coral Reefs, 26: 725-730.

Ulloa, M. & R. T. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3rd ed. Cambridge University Press. New York, E. U.

Webster, J. & E. Descals, 1981. Morphology, Distribution and Ecology of conidial Fungi in Fresh water habitats. En: Cole, G.T. & B. Kendrick. (Eds). Biology of Conidial Fungi. Vol. 1. Academic Press. New York. E. U.

Weir-Brush, J.R., V.H. Garrison, G.W. Smith & E.A. Shin. 2004. The relationship between gorgonian coral (*Cnidaria*: Gorgonacea) diseases and African dust storms. Aerobiología 20: 119–126.

White, J.F., P.V. Reddy & C. W. Bacon. 2000. Biotrophic endophytes of grasses: A systematic appraisal. Pp. 49-62. *En:* Bacon, C.W. & J. White (Eds). Microbial endophytes. Marcel Dekker, Inc. New York, E. U.

CAPÍTULO
4

FISIOLOGÍA

CRECIMIENTO

NUTRICIÓN

REQUERIMIENTOS FÍSICOS PARA EL CRECIMIENTO

TRANSPORTE

METABOLISMO

DORMANCIA DE PROPÁGULOS

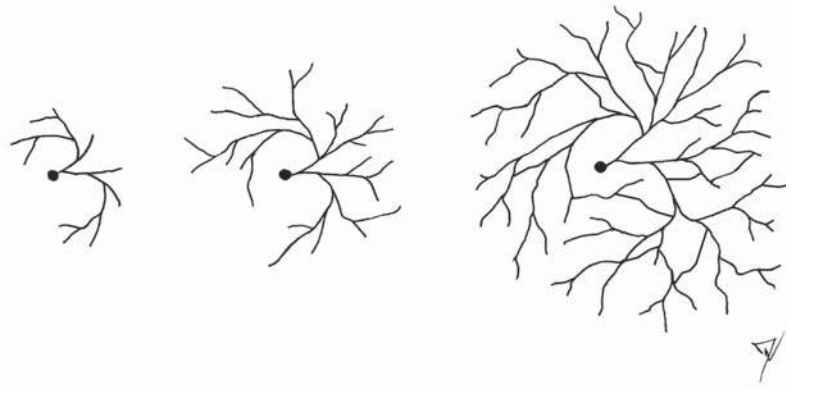
GERMINACIÓN DE PROPÁGULOS

DISPERSIÓN

DIMORFISMO

FOTOTROPISMO

FISIOLOGÍA Y GENÓMICA



Los procesos fisiológicos de los hongos presentan aspectos en común con otros organismos eucariontes, aunque también difieren en procesos bioquímicos que les son característicos. Generalmente estos procesos y actividades están relacionados con la interacción de los hongos con el ambiente que los rodea. Conocer la fisiología de un hongo es importante no sólo por entender el funcionamiento celular, sino por la importancia en la aplicación de los hongos en numerosos procesos industriales. En este capítulo nos aproximaremos de manera tradicional al crecimiento, nutrición, metabolismo y fenómenos como el fototropismo y dimorfismo que presentan algunos hongos. Asimismo, dejaremos planteado cuál es la perspectiva futura en la fisiología de los hongos utilizando herramientas de análisis como la genómica, metabolómica, proteómica y transcriptómica.

CRECIMIENTO

El crecimiento es un proceso complejo que se entiende como el aumento irreversible en la masa de un organismo, sin embargo, debido a la complejidad de este proceso no se puede dar una definición precisa de éste. En los hongos se puede medir por diferentes métodos, según sean filamentosos o unicelulares. En los hongos filamentosos el crecimiento se mide generalmente por peso seco, por tasa de crecimiento hifal o por el aumento en el diámetro o radio de las colonias; en los hongos unicelulares se mide por turbidez o por conteo de células (Griffin, 1994; Kendrick, 2000).

Crecimiento en hongos miceliales

El crecimiento vegetativo en hongos filamentosos requiere el control de la síntesis de la pared celular, transporte de vesículas, exocitosis, endocitosis, cambio en la posición de organelos y migración citoplasmática. Este crecimiento se da por la extensión del extremo o ápice de las hifas que se desarrollan sobre o a través del sustrato. Debido a que los ápices son la única zona que puede realizar este proceso, se dice que los hongos filamentosos tienen un crecimiento apical; sin embargo, en endófitos como *Neotyphodium* Glenn, Bacon & Hanlin y *Epichloë* (Fr.) Tul. & Tul., colonizadores de gramíneas, se ha demostrado que el crecimiento de las hifas somáticas dentro de

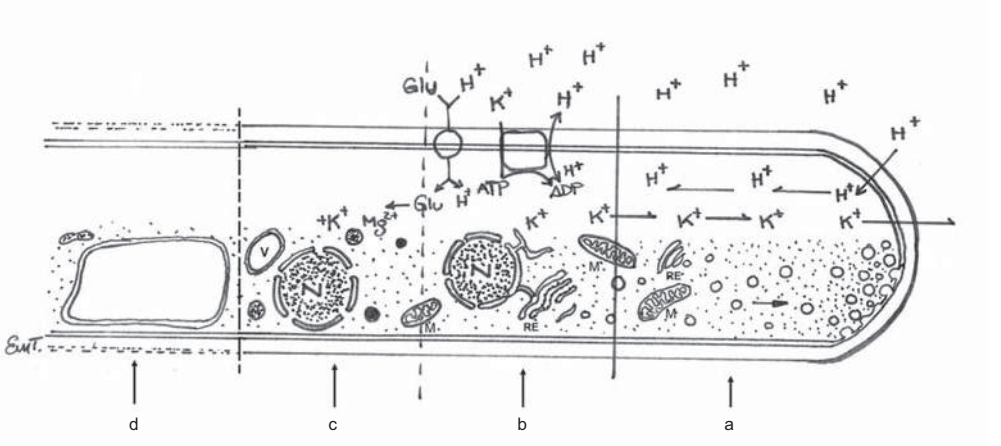


Fig. 4.1. División de una hifa en zonas. a) zona de crecimiento apical; b) zona de absorción; c) zona de almacenamiento; d) zona de senescencia
Esquema: Edgar Medina. Tomado y modificado de Jennings & Lysek (1996)

las hojas en crecimiento es intercalar al igual que el de las hojas que le sirven de hospedero (Kendrick, 2000; Christensen *et al*., 2008; Roberson *et al*., 2010).

La hifa, a medida que crece, va produciendo ramas que originan una red de filamentos conocidos como **micelio**; este micelio se extiende a partir del crecimiento polar de todos los ápices. Este crecimiento puede ser muy extenso y puede estar limitado por los nutrientes y condiciones medioambientales, sin embargo, con el paso del tiempo puede haber cambios en el micelio y algunas partes se vuelven senescentes. La hifa de un hongo se puede dividir en cuatro zonas, partiendo del extremo apical y siguiendo un eje longitudinal. El tamaño del extremo apical puede variar de 1-2 µm (Garraway & Evans, 1984; Jennings & Lysek, 1996). Hay que aclarar que cuando ocurren ramificaciones cada una de ellas presenta zona apical de similar tamaño al mencionado anteriormente. Las otras zonas, aunque esquemáticamente las representamos con poco tamaño, su extensión puede ser muy variable (fig. 4.1).

Zona de crecimiento apical

La extensión de la hifa se da gracias a la síntesis de pared en el ápice, lo que se evidencia con microscopía electrónica por la presencia de un gran número de vesículas en esta zona. La agrupación densa de vesículas, componentes del citoesqueleto y proteínas de señalización que se encuentran en la zona apical de las hifas es conocida con el nombre de **Spitzenkörper** (Spk). El primer estudio lo inició Girbardt en 1957 quien a partir de las primeras observaciones de esta estructura, se dio cuenta de que el Spk estaba presente sólo en los ápices del micelio vegetativo en crecimiento, en los puntos por donde germinaban las esporas y donde se iniciaba la ramificación de las hifas. El Spk se ha evidenciado principalmente en los filos Ascomycota y Basidiomycota, sin embargo, en 1993 Vargas *et al*. demostraron la presencia de esta estructura en *Allomyces macrogynus* (Blastocladiomycetes). En los grupos Oomycetes y Mucoromycotina, gracias a microscopía electrónica de ápices de algunos representantes de estos grupos, se evidencia la acumulación de vesículas en la región apical aunque no corresponden a un Spk verdadero, razón por la cual algunos autores consideran que el Spk es exclusivo de los hongos superiores. No obstante, al menos en algunos oomycetes, estas vesículas parecen estar involucradas en la síntesis de pared celular (Harris *et al*., 2005; Grove & Bracker, 1970; Roberson *et al*., 2010).

El papel del Spk es muy importante en la extensión de la hifa ya que éste actúa como un centro de organización dinámico que recibe vesículas secretorias de la región subapical y las lleva hacia la zona apical. La forma, el tamaño y la posición del Spk varía debido a su naturaleza o a factores endógenos y a señales medioambientales que pueden influenciar el número y tipo de vesículas asociadas a éste. En observaciones con microscopio de contraste de fase de hongos septados, el Spk aparece como un cuerpo oscuro que equivale a una zona de agregación densa de vesículas secretorias, cubriendo parcial o completamente un centro claro diferenciado que equivale a una zona con pocas vesículas (Dieguez-Uribeondo *et al*., 2004, Riquelme & Bartnicki, 2008; Roberson *et al*., 2010).

La distribución de las vesículas es diferente en cada grupo de hongos (fig. 4.2). Estas vesículas se producen en la región subapical, en el aparato de Golgi y son transportadas hacia el ápice donde se fusionan con la membrana plasmática, liberando su contenido. Las vesículas

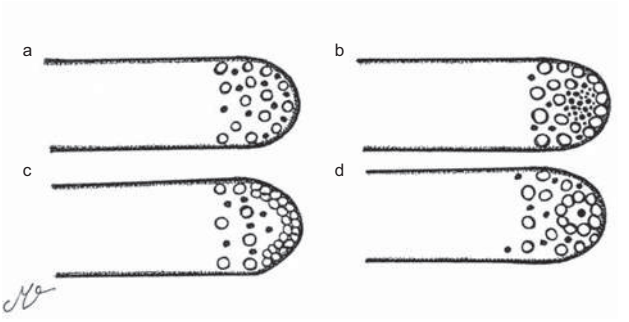


Fig. 4.2. Distribución de las vesículas en los ápices de crecimiento en diferentes grupos de hongos: a) Oomycetes; b) Ascomycota; c) Mucorales; d) Agaricomycotina
Esquema: Marleny Vargas. Modificado de Jennings & Lysek (1996)

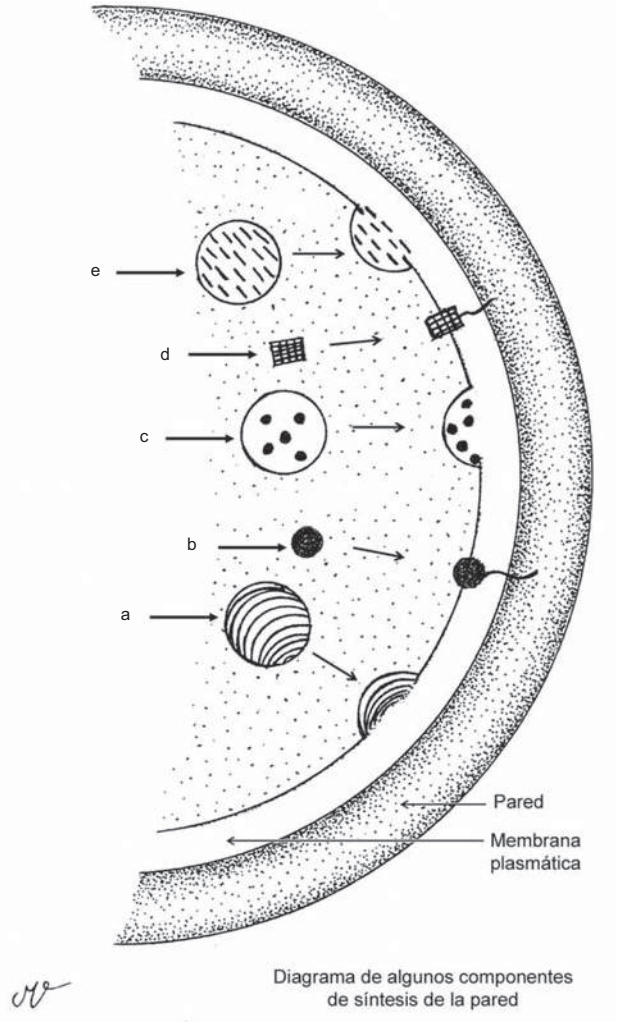


Fig. 4.3. Esquema de la síntesis de pared y los diferentes elementos que intervienen en ésta: a) cuerpos vesiculares; b) quitosoma; c) enzimas líticas de la pared; d) glucano sintasa; e) manoproteínas
Esquema: Marleny Vargas. Modificado de Deacon (2006)

contienen los precursores necesarios para la síntesis de pared al igual que las enzimas, de tal forma que al realizarse la fusión con la membrana, su contenido queda al exterior de ésta, permitiendo que la pared pueda extenderse. Hacia esta zona se mantiene un flujo constante de citoplasma que provee los sustratos adicionales para la síntesis de pared como son: UDP-N-acetilglucosamina y UDP-glucosa. Asimismo, llegan algunos catalizadores como GTP e inhibidores de enzimas (Garraway & Evans, 1984; Weber, 2002) (fig. 4.3).

El papel de la quitina en el mantenimiento e integridad de la hifa es crucial, aunque no es el mayor componente en la pared celular. En el proceso de síntesis de pared, un sistema complejo de proteínas, las enzimas quitina sintasas, catalizan la síntesis de las cadenas de quitina en el ápice de la hifa y son transportadas en forma zimogénica en organelos llamados **quitosomas**. Una vez en la membrana, el sistema de enzimas requiere de proteasas que actúan como activadores. El sustrato de la enzima activada es UDP-N-acetilglucosamina. La reacción es regulada no solamente por la disponibilidad de activadores y del sustrato, sino también por un inhibidor que se encuentra en el citoplasma. Estudios moleculares han revelado los genes que codifican para las quitina sintasas, clasificados actualmente en siete clases según la secuencia de aminoácidos, y cuya distribución varía considerablemente tanto entre hongos filamentosos y levaduras como entre especies fúngicas (Bartnicki-García, 2006; Riquelme & Bartnicki-García, 2008).

La glucano sintasa cuyo sustrato es la UDP-glucosa es la responsable de la síntesis de β-1-3-glucano (mayor componente de la pared celular). La enzima posee dos subunidades: la subunidad catalítica y la subunidad reguladora que es activada por el GTP. En las levaduras, principalmente, las cadenas de β-1-3-glucanos son modificadas posteriormente ramificándose con uniones β-1-6 glucano (Osherov & Yarden, 2010).

Existen dos modelos referentes al crecimiento, uno propuesto por Bartnicki-García *et al.* (1989) que se basa en la existencia de un **centro de suministro de vesículas** (*Vesicle Supply Center* [**VSC**]) que coordina y dirige la distribución aleatoria de vesículas hacia la zona de extensión. En este modelo se plantea la existencia de un equilibrio entre la lisis de pared existente y la síntesis de la nueva, para lo cual en el ápice de las hifas deben ser liberados precursores, enzimas líticas (quitinasas, glucanasas y celulasas en el caso de los Oomycota) y enzimas de síntesis (quitina sintasas y glucano sintasas), transportadas en vesículas y coordinadas por el VSC, permitiendo de esta manera la extensión de la pared. El otro modelo propuesto por Wessels (1990), sugiere que la pared del ápice

es viscoelástica y delgada y que sufre modificaciones a medida que va madurando, es decir, se va volviendo rígida porque se generan nuevos enlaces entre las moléculas, manteniendo la rigidez en la zona posterior a la zona apical. Sin embargo, teniendo en cuenta que algunas de las bases de las dos teorías no han podido comprobarse, algunos investigadores sugieren, según los hechos comprobables de la una como de la otra, una nueva teoría que correspondería a un híbrido entre las dos (Prosser, 1995; Deacon, 2006).

La zona apical es el sitio donde se liberan al medio las enzimas necesarias para la degradación de compuestos que de no ser degradados previamente en el exterior no podrían ser utilizados por el hongo (Jennings & Lysek, 1996; Deacon, 2006).

Zona de absorción

El aprovisionamiento de nutrientes a través de la membrana citoplasmática se lleva a cabo en esta zona. Sean o no el resultado de la acción de las exoenzimas secretadas en el ápice, de estos nutrientes depende la producción de las vesículas y de sus contenidos para que se realice el crecimiento de la hifa.

El transporte de los nutrientes hacia el interior de la hifa se produce por la existencia de un gradiente eléctrico. Los iones (H^+) que son bombeados inicialmente hacia el exterior de la célula por bombas ATPasas dependientes de ATP, luego vuelven a ser internalizados, junto con solutos como glucosa y algunos aminoácidos, por la acción de proteínas transportadoras (*carrier*). En los hongos se considera que las ATPasas están ubicadas en las zonas subapicales cercanas a las mitocondrias que suministran el ATP necesario en el bombeo de protones, mientras que las proteínas *carrier* ubicadas en la zona apical aprovechan los solutos liberados por la acción de enzimas extracelulares (Deacon, 2006; Webster & Weber, 2007).

Una vez en el citoplasma los nutrientes son empaquetados en vesículas y así contribuyen con la extensión de la hifa. Sin embargo, cuando el aporte de nutrientes es muy grande, las vesículas se producen en gran cantidad y como todas no son utilizadas en el ápice, éstas se fusionan con la membrana en la zona de absorción, liberando su contenido hacia la pared y dando origen a un nuevo punto de crecimiento, lo que se conoce como **ramificación** (Jennings & Lysek, 1996; Kendrick, 2000). Al parecer la tasa de crecimiento de la punta hifal es mayor que la observada en las ramificaciones y se considera que el crecimiento de estas últimas está subordinado al de la punta principal. Por otro lado, el número de ramificaciones que se produzcan en un micelio está directamente relacionado con la disponibilidad de nutrientes que haya en el ambiente, siendo un micelio más ramificado en un ambiente con un aporte alto de nutrientes. De igual forma, existe una relación entre la distancia que separa el ápice y la primera ramificación y la disponibilidad de nutrientes (Jennings & Lysek, 1996; Kendrick, 2000; Deacon, 2006).

Zona de almacenamiento

Cuando existe un exceso de nutrientes, en el medio externo, estos se siguen absorbiendo aunque no vayan a ser empleados para el crecimiento. Se almacenan como materiales de reserva, en formas insolubles o en vacuolas. El carbono se almacena como glucógeno o lípidos, el nitrógeno como aminoácidos o proteínas en vacuolas y el fósforo en una forma insoluble, los polifosfatos. Cuando la fuente de nutrientes se agota, las reservas pueden utilizarse para el crecimiento. Sin embargo, generalmente, cuando esto sucede, la fase de crecimiento cesa y se entra en una fase de reproducción en la cual se producen propágulos dentro de los cuales se almacenan estas reservas para proveerles la energía necesaria para la germinación (Jennings & Lysek, 1996).

Zona de senescencia

Una vez se lleva a cabo la reproducción, el micelio empieza a envejecer. El primer signo es la producción de pigmentos oscuros. En las zonas más viejas, el almacenamiento de nutrientes decae y la hifa empieza a vacuolizarse, obstruyendo el paso de organelos como las mitocondrias, que quedan bloqueados en el citoplasma. Los septos en las hifas también pueden bloquearse evitando que haya traslocación de nutrientes a otras regiones de la hifa (Isaac, 1996).

La **muerte celular programada** (*Programmed Cell Death* [PCD]) que involucra la activación de ciertas vías de señalización celular desempeña un papel muy importante en el desarrollo de la mayoría de los eucariontes. En las levaduras, una de las características más comunes de PCD es la liberación del citocromo c de la mitocondria que trae como consecuencia la activación de caspasas, una familia de enzimas involucradas en muerte celular que en principio fueron estudiadas en mamíferos; en hongos filamentosos no se ha demostrado la presencia de caspasas pero enzimas con actividad similar se han encontrado a partir de extractos proteicos totales. Otro factor importante durante la PCD es la acumulación de

especies oxígeno-reactivas (*Reactive Oxygen Species* [ROS]), causada por una disfunción en las mitocondrias. La **autolisis**, otra forma de PCD, es el proceso que involucra la autodegradación enzimática durante la fase estacionaria de crecimiento de hongos filamentosos en medio de cultivo líquido y es causada por el agotamiento de nutrientes; las enzimas autolíticas son liberadas una vez ha cesado el crecimiento y por ende hay una disminución del metabolismo. En algunos hongos la lisis celular está acompañada en muchas ocasiones por daños en el ADN, presentando zonas que consisten de anillos de ADN fúngico conocidos como partículas parecidas a virus (*virus-like particle*, **VLP**]) (Jennings & Lysek, 1996; Robson, 2006; Brust *et al.,* 2009).

El envejecimiento relacionado con la PCD se ha estudiado principalmente en levaduras y se reconocen dos tipos: el replicativo y el cronológico. El envejecimiento replicativo está medido por el número de divisiones celulares que una célula madre puede llevar a cabo hasta la última división; este número puede depender de factores ambientales como la acumulación de ROS en la célula. El envejecimiento cronológico está relacionado con el tiempo en que un cultivo de células puede permanecer viable hasta el comienzo de la fase estacionaria de crecimiento, en la cual las células terminales adquieren características fenotípicas particulares similares a las que presentan las células apoptóticas de mamíferos (Ramsdale, 2006).

La muerte celular se puede dar por la incompatibilidad somática (*Somatic Incompatibility* [SI]); está relacionada con la prevención de la fusión exitosa entre micelios de dos individuos de una misma especie que presentan diferencias en los alelos de incompatibilidad vegetativa (*Vegetative Incompatibility* [VIC]) de cualquiera de los loci relacionados con SI. Como resultado de esta incompatibilidad, no hay formación de heterocariones y se desencadenan una serie de reacciones en la hifa tales como condensación y granulación citoplasmática, vacuolización y encogimiento de la membrana plasmática que conducen finalmente a la muerte celular. A menudo la incompatibilidad vegetativa está asociada con la generación de ROS y un aumento en la actividad proteolítica (Leslie & Zeller, 1996; Burnett, 2003; Ramsdale, 2006).

Crecimiento en hongos levaduriformes

En los hongos levaduriformes el crecimiento viene dado por la multiplicación o división celular y se mide por turbidez o por conteo de células. Al igual que todas las células,

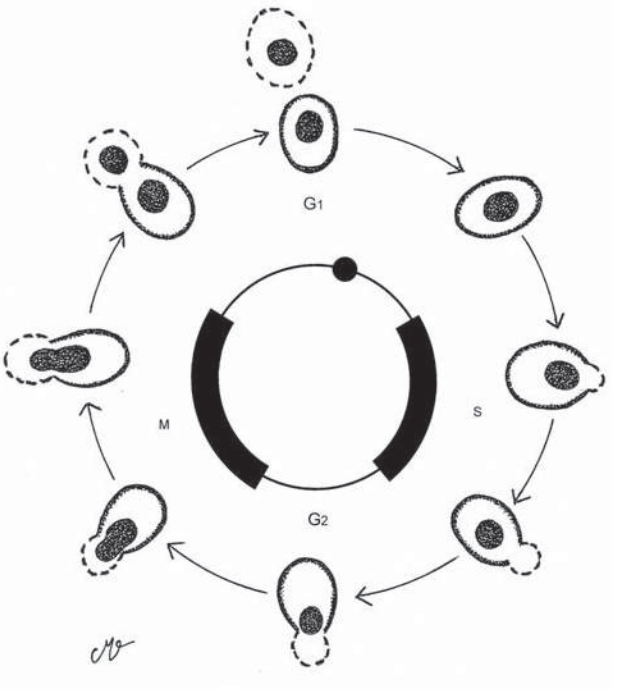


Fig. 4.4. Ciclo de la división celular en una levadura gemante
Esquema: Marleny Vargas. Tomado y modificado de Herskowitz (1988)

la proliferación de las células levaduriformes está mediada por el ciclo de división celular. Este proceso es característico de los hongos unicelulares que se reproducen por gemación o fisión y la expansión de la pared no es continua sino por el contrario es discontinua. La división celular consiste en cuatro fases, dos principales: la división celular o mitosis (fase *M*) y la replicación del ADN o duplicación del genoma (fase *S*), separadas por dos fases espaciadoras o "Gap" (G1 y G2) (fig. 4.4). En las levaduras que hacen fisión se presentan las mismas cuatro fases, pero su duración es diferente a la de las levaduras que geman (De Souza & Osmani, 2010).

En la división celular, numerosos genes son expresados periódicamente dependiendo de la función que tengan en las diferentes fases del ciclo celular y en cada una de ellas la expresión de los genes está controlada por un promotor que es específico para cada grupo de genes (McInerny, 2004).

La regulación del ciclo celular se ha estudiado principalmente en dos levaduras representantes de los dos tipos de reproducción asexual, *Saccharomyces cerevisiae* Meyen cuya reproducción es por gemación y *Schizosaccharomyces pombe* Lindner por fisión. En estados tardíos de la fase G1, comienza la transcripción de varios genes asociados a la replicación del ADN y a otros eventos de la transición G1/S; en las levaduras que geman la transición

G1/S es más larga que en las levaduras que se reproducen por fisión. Los genes involucrados en la transición G2/M son activados por factores de transcripción que no se han estudiado en detalle. En las levaduras gemantes la transición G2/M es más corta que en las levaduras que presentan fisión. En la fase de transición M/G1, al final del ciclo celular se expresan los genes involucrados en la citoquinesis, la formación del huso y la división celular. Los genes involucrados en todas las fases se activan por factores de transcripción que se unen a diferentes secuencias promotoras de ADN, siendo estos factores muy conservados tanto en las levaduras que geman como en las que hacen fisión (McInerny, 2004; Bähler, 2005).

NUTRICIÓN

La adquisición de nutrientes en hongos y levaduras es un proceso regulado que involucra la digestión extracelular, el transporte de los nutrientes absorbidos y su metabolismo. Los hongos poseen una forma de nutrición particular que consiste en absorber los nutrientes orgánicos solubles que requieren como fuente de energía a través de la pared y la membrana. Por esta razón, los hongos son considerados como organismos **heterótrofos** que se alimentan por absorción, después de digerir extracelularmente los nutrientes por acción de enzimas secretadas al medio que los rodea. Se consideran organismos **quimiorganótrofos** ya que requieren compuestos orgánicos como fuente de energía. Algunos hongos son **oligótrofos**, ya que pueden crecer en ambientes donde los nutrientes están presentes en cantidades mínimas, absorbiendo compuestos orgánicos volátiles que se encuentran en la atmósfera. Debido a la gran diversidad de enzimas que pueden sintetizar, los hongos degradan una gran variedad de compuestos, tanto simples como complejos, utilizándolos como fuente de energía (Walker & White, 2005).

Para su crecimiento, tanto en la naturaleza como en el laboratorio, los hongos requieren de macro y microelementos esenciales para su desarrollo (tabla 4.1). Se denominan macroelementos aquellos que se requieren en concentraciones de 10^{-3} y 10^{-4} M, mientras que aquellos que se necesitan en concentraciones de 10^{-6} M o menores son considerados microelementos (Garraway & Evans, 1984; Griffin, 1994; Moore-Landecker, 1996).

Algunas de las principales fuentes de macro y microelementos esenciales empleadas por los hongos se mencionan a continuación.

Elementos esenciales

Macroelementos Constituyen el micelio y las células fúngicas	**Microelementos** Son activadores enzimáticos y participan en la síntesis de vitaminas, esporulación y crecimiento
Oxígeno Hidrógeno Carbono Nitrógeno Azufre Fósforo Potasio Magnesio	Hierro Zinc Cobre Manganeso Calcio Cobalto Molibdeno Galio

Tabla 4.1. Elementos esenciales para el crecimiento de un hongo

Oxígeno e hidrógeno

La principal fuente de oxígeno para los hongos aerobios es la atmósfera. Sin embargo, todos los hongos pueden obtener tanto el oxígeno como el hidrógeno a partir del agua que resulta del metabolismo de compuestos orgánicos y de la que se encuentra presente en el medio (Moore-Landecker, 1996).

Carbono

Este elemento es el más importante ya que representa la mitad del peso seco de un hongo, por esta razón, es el macroelemento que se requiere en cantidades mayores a los demás. El carbohidrato más comúnmente usado por todos los hongos es la glucosa, y para su transporte hacia el interior de la célula, los hongos usualmente presentan una proteína de transporte constitutiva para ésta. Otras fuentes principales de carbono (tabla 4.2) son degradadas debido a la acción de las exoenzimas secretadas en la zona apical. Adicionalmente, los hongos pueden obtener el carbono de lípidos, proteínas y ácidos orgánicos y algunos a partir del dióxido de carbono, aunque este último no es un suministro suficiente como única fuente de carbono. El metano (CH_4) puede ser utilizado por muy pocas levaduras. Algunas especies de *Candida* y hongos filamentosos pueden crecer en sustratos como productos del petróleo donde la única fuente de carbono pueden ser hidrocarburos de cadenas largas (Moore-Landecker, 1996; Deacon, 2006).

Carbohidratos de acuerdo con el número de moléculas	Tipo de carbohidrato de acuerdo con la estructura
Monosacáridos	• 5-carbonos (D- xilosa, L-arabinosa) • 6-carbonos (glucosa, fructosa, manosa y galactosa) • Azúcares alcoholes (manitol, sorbitol y glicerol)
Disacáridos	• Maltosa (2 glucosas α-1-4) • Sacarosa (glucosa+fructosa) • Celobiosa (2 glucosas β-1-4) • Lactosa (galactosa+glucosa)
Polisacáridos	• Pentosanas • Polímeros de glucosa (glucógeno, almidón y celulosa) • Polímero de ácido D-galacturónico (peptinas)
Otros	• Hemicelulosa • Ligninas • Gomas • Ácidos orgánicos

Tabla 4.2. Carbohidratos utilizados por los hongos como fuente de carbono

Nitrógeno

Los hongos no tienen la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico pero sí requieren de grandes cantidades de éste, de tal forma que en ambientes naturales se puede convertir en un factor limitante para el crecimiento. La disponibilidad de nitrógeno usualmente se expresa en términos de la **proporción carbono/nitrógeno (C:N)**. Las hifas típicamente presentan una proporción 10:1 que puede depender de la edad y de otros factores. La degradación de un sustrato y, por ende, su utilización como fuente de nutrientes depende de esta relación; así, un sustrato que presente una proporción 30:1 se considera óptimo ya que el hongo puede incorporar un tercio del carbono y la totalidad del nitrógeno en su biomasa mientras que utiliza los dos tercios de carbono restantes para producción de energía y respiración, liberando el carbono, en forma de CO_2. Sin embargo, en sustratos donde la proporción C:N es cercana a 100:1, como ocurre en el aserrín y el heno, el crecimiento de los hongos se limita por la falta de nitrógeno, ya que sólo podrá utilizar el 30% del carbono presente debido a la escasez de nitrógeno (Deacon, 2006). El nitrógeno es indispensable para la síntesis de compuestos de gran importancia en la célula como son los aminoácidos y las proteínas. También es requerido en la producción de bases nitrogenadas (purinas y pirimidinas) esenciales para la síntesis de ácidos nucleicos (Garraway & Evans, 1984).

Los hongos tienen la capacidad de utilizar el nitrógeno a partir de fuentes orgánicas e inorgánicas. Entre las fuentes orgánicas se encuentran los aminoácidos. Se sabe que a partir de un sólo aminoácido los hongos pueden sintetizar los otros aminoácidos que necesitan mediante reacciones de transaminación. Entre las fuentes inorgánicas se encuentra el amonio, compuesto que pueden emplear la mayoría de los hongos como única fuente de nitrógeno y a partir de él sintetizar los diferentes aminoácidos (fig. 4.5). Sin embargo, la incorporación del amonio se lleva a cabo gracias a la liberación de H^+, provocándose una disminución importante del pH y, en consecuencia, la inhibición del crecimiento de muchos hongos. El nitrato puede ser empleado como única fuente de nitrógeno por algunos hongos. Se sabe que algunos hongos pertenecientes a los grupos Basidiomycota, Blastocladiomycota y Oomycota no tienen esta capacidad. El nitrito es utilizado por pocos hongos como única fuente de nitrógeno porque para la mayoría es tóxico debido a la interferencia que puede tener en el metabolismo del azufre ya que es muy similar al ion sulfuro (Garraway & Evans, 1984; Deacon, 2006, Moore-Landecker, 1996).

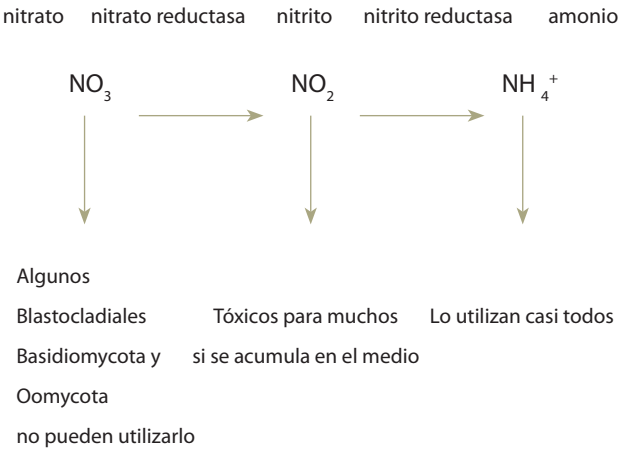


Fig. 4.5. Esquema de reducción del nitrato a amonio y la utilización de los productos como fuente de nitrógeno inorgánico por los hongos
Tomado y modificado de: Moore-Landecker (2006)

Azufre

Este elemento es esencial para el crecimiento y la síntesis de vitaminas. En las proteínas constituyen los puentes disulfuro que ayudan a mantener su forma plegada característica influyendo finalmente en su función celular. La mayoría de los hongos puede utilizar el ion sulfato (SO_4^{2-}) como fuente inorgánica de azufre, transportado activamente hacia el interior de las células por medio de las sulfato-permeasas de las cuales se han descrito dos tipos, una de alta y otra de baja afinidad; una vez en el interior de las células el ion es reducido e incorporado en las moléculas orgánicas. Solamente se conocen dos grupos que no pueden reducir el ion sulfato, los Saprolegniales y los Blastocladiomycota. Los primeros pueden utilizar compuestos como el tiosulfato y el sulfuro. Los otros requieren de una fuente orgánica, es decir, un aminoácido (i. e. cisteína o metionina) que contengan el elemento. Algunos pueden utilizar cualquiera de ellos pero otros necesitan específicamente la metionina. Sin embargo, estudios realizados por Scully & Bidochka (2006) en una cepa de *Aspergillus flavus* patógena de insectos, demostraron que la producción de conidios en esta cepa es dependiente de metionina y cisteína. Cuando el hongo crece junto con su hospedero, es decir que posee una fuente orgánica de azufre, presenta una alta producción de conidios y ésta disminuye cuando crece en medios de cultivo como PDA, o sea, sin una fuente orgánica de este elemento (Griffin, 1994; Moore-Landecker, 1996; Scully & Bidochka, 2006; Pilsyk *et al*., 2007).

Fósforo

El fósforo forma la base de un gran número de compuestos, de los cuales el más importante a nivel celular es el fosfato (PO_4^{3-}), requerido para la síntesis de ácidos nucleicos, fosfolípidos de membrana, vitaminas, NAD, FAD, coenzima A y moléculas energéticas como el ATP y GTP, entre otros. Aunque la disponibilidad del fósforo como tal en la naturaleza es muy baja, los hongos han desarrollado varias estrategias adaptativas para obtenerlo. Por un lado, pueden liberar enzimas fosfatasas que clivan el grupo fosfato a partir de fuentes orgánicas; también pueden disminuir el pH externo por la liberación de ácidos orgánicos lo que permite solubilizar fosfatos inorgánicos y finalmente la capacidad que presentan las hifas de colonizar nuevos sustratos. Una vez dentro de la célula fúngica si hay exceso de fosfato, éste puede ser polimerizado en largas cadenas y almacenado en forma de polifosfatos dentro de vacuolas hasta que sea necesaria su utilización (Urech *et al*., 1978; Garraway & Evans, 1984; Deacon, 2006).

Hierro

Este macroelemento, aunque se requiere en cantidades mínimas, tiene funciones esenciales en procesos celulares cuando está presente en las formas de grupo hemo o grupo azufre-hierro. Interviene en la respiración como aceptor de electrones, actúa como activador enzimático en la síntesis de ácidos nucleicos y aminoácidos, entre otros. Es un elemento bastante insoluble particularmente a pH neutro o alcalino, por ello los hongos han desarrollado diversos sistemas para poder adquirirlo. Uno de los sistemas más usados por los hongos es la síntesis de compuestos quelantes denominados **sideróforos** que se unen con gran afinidad al ion férrico (Fe^{3+}) formando complejos que pueden ser llevados al interior de la célula mediante transporte activo; hasta el momento todos los sideróforos que se han encontrado en hongos, a excepción de los hongos Mucoromycotina, son hidroxamatos clasificados en cuatro grupos estructurales: el ácido rhodotorúlico, las fusarininas, los coprógenos y los ferricromos. Los sideróforos además de ser secretados pueden actuar como agentes de almacenamiento de hierro intracelular, como ocurre en *Aspergillus nidulans* (Eidam) G. Winter que posee dos tipos de sideróforos, la triacetilfusarinina C la cual es secretada y la ferricrocina que se mantiene intracelular. Otros sistemas utilizados por los hongos para adquirir hierro son: la reducción extracelular del Fe^{3+} a ion ferroso (Fe^{2+}) que es más soluble, la absorción directa del Fe^{2+},

y la absorción del grupo hemo del hospedero. Este último mecanismo se ha evidenciado en patógenos humanos como *Candida albicans* e *Histoplasma capsulatum* (Garraway & Evans, 1984; Phillpot, 2006; Haas *et al.,* 2008).

Factores de crecimiento: vitaminas

Las vitaminas se consideran factores de crecimiento ya que son compuestos orgánicos que son requeridos en cantidades mínimas. Algunos hongos son capaces de sintetizar todas las vitaminas que necesitan si les son suministrados glucosa, una fuente de nitrógeno y minerales. Algunos pueden ser deficientes en la producción de una o más vitaminas. Cuando un hongo no puede sintetizar determinada vitamina y ésta debe ser suministrada para su crecimiento, se considera como **auxótrofo** para este compuesto. Si el hongo no requiere de una fuente externa de una determinada vitamina sino que la sintetiza, se llama **protótrofo**. Las vitaminas que deben ser suplementadas con mayor frecuencia para el crecimiento de los hongos son: tiamina-B1, piridoxina-B6, biotina y ácido nicotínico. Por ejemplo, los hongos auxótrofos para tiamina pueden requerir de la vitamina entera o pueden sólo requerir de los dos anillos, pero deben tener la capacidad de unirlos para formar la tiamina (Garraway & Evans, 1984; Griffin, 1994).

En algunos hongos los requerimientos vitamínicos dependen de condiciones particulares. *Histoplasma capsulatum* requiere de tiamina para el crecimiento en la fase levaduriforme a 37 °C, pero su ausencia no tiene un efecto aparente en el crecimiento durante su fase filamentosa a 25 °C; *Mucor rouxii* requiere de tiamina y ácido nicotínico cuando crece en condiciones anaeróbicas, pero es protótrofo cuando crece en aerobiosis (Pine, 1957; Bartinicki-García & Nickerson, 1961).

Hasta el momento hemos descrito los requerimientos nutricionales de los hongos, los cuales han sido determinados en diferentes ensayos de laboratorio. Sin embargo, estos organismos interactúan de forma dinámica con su ambiente nutricional y pueden realizar cambios morfológicos o fisiológicos dependiendo de la disponibilidad de los nutrientes. Morfológicamente tenemos el ejemplo de algunas levaduras que al crecer en medios de cultivo pueden producir un crecimiento filamentoso en el borde de la colonia (Walker & White, 2005). Fisiológicamente, cuando las fuentes de carbono o nitrógeno escasean, algunos hongos tienen la capacidad de degradar sus componentes celulares. Este proceso se denomina **autofagia** y consiste en un programa de reciclamiento celular que involucra el secuestro de organelos dentro de vesículas denominadas **autofagosomas**. Además, está involucrada la acción de enzimas para liberar su contenido nutricional con el fin de continuar el crecimiento fúngico usando los nutrientes reciclados (Lu, 2006).

REQUERIMIENTOS FÍSICOS **PARA EL CRECIMIENTO**

Temperatura

La temperatura tiene efectos en el crecimiento ya que influye directamente en la tasa metabólica, específicamente en la actividad enzimática y, por ende, en la síntesis de vitaminas, aminoácidos y otros metabolitos.

De acuerdo con la temperatura que requieran para crecer, los hongos pueden dividirse en tres grupos: **psicrófilos**, **mesófilos** y **termófilos**. Los hongos psicrófilos, corresponden a un grupo pequeño. Su rango de temperatura de crecimiento es de 0 a 17 °C aunque algunos pueden crecer a temperaturas inferiores a 0 °C. Ninguno crece por encima de los 20 °C. Estos hongos tienen una mayor proporción de ácidos grasos insaturados en la membrana y sus componentes ribosomales son menos termoestables o más termosensibles que los de los mesófilos. Su temperatura óptima es entre 8 y 12 °C. Como ejemplos podemos citar levaduras del filo Basidiomycota que fueron aisladas de las vestiduras del hombre que fue encontrado en Siberia (Deacon, 2006). Además se han reportado aislamientos de *Arthrobotrys, Torulopsis, Acremonium, Psychrophila* y *Cryptococcus* en la antártica (Singh *et al*., 2006).

En la categoría de mesófilos se encuentran la mayoría de los hongos. Su rango de temperatura es entre 10 y 35 °C y su temperatura óptima de crecimiento está entre los 20 y 30 °C (Griffin, 1994; Deacon, 2006).

Finalmente, el grupo de los hongos termófilos o **termotolerantes** lo conforman aproximadamente unos cien hongos. Los hongos de este tipo tienen un rango de temperatura de 20 a 60 °C y una temperatura óptima de 40-50 °C. A diferencia de las bacterias, los hongos no son capaces de soportar temperaturas mayores de 65 °C. La máxima temperatura a la cual se conoce que un hongo, *Thermomyces lanuginosus* Tsikl., puede crecer es 62 °C. Los hongos termófilos tienen una mayor proporción de

ácidos grasos saturados en la membrana y sus enzimas son más termoestables o termotolerantes que las de los hongos mesófilos. Por esta razón, las enzimas de los hongos termófilos han sido el objeto de muchas investigaciones con el fin de poder utilizarlas de forma eficiente en la industria (Deacon, 2006; Gulati *et al*., 2007).

Humedad

Los hongos requieren de la presencia de agua para permitir la entrada de los nutrientes a la célula y para liberar al medio que la rodea las enzimas necesarias para degradar los polímeros que pueden utilizar. De igual forma, los hongos deben incorporar agua para el mantenimiento del citoplasma y además el agua es fuente de hidrógeno y oxígeno. Por tales motivos para que un hongo pueda crecer necesita por lo menos de un 70% de humedad relativa en el ambiente. En el laboratorio, la humedad relativa de los cultivos *in vitro* es cercana al 100% (Garraway & Evans, 1984; Moore-Landecker, 1996). Por otro lado, el potencial hídrico del medio en el cual está creciendo un hongo es muy importante. El rango de potencial hídrico en el cual ocurre el crecimiento fúngico es entre 0 y -81 MPa. Sin embargo, cada hongo tiene un potencial mínimo, máximo y óptimo para su crecimiento y para la germinación de esporas. Algunos hongos pueden crecer a potenciales hídricos muy bajos. Estos hongos que han sido catalogados como **xerotolerantes** son importantes en la industria de alimentos. Otro factor que se debe tener en cuenta es la actividad del agua, la cual ha sido empleada para clasificar los hongos en **xerofílicos** o **xerofóbicos**. Los hongos xerofílicos requieren de una actividad mínima de agua de 0,90, mientras que la requerida por los hongos xenofóbicos es de 0,97 (Griffin, 1994; Moore-Landecker, 1996).

Concentración de iones de hidrógeno

La concentración de iones de hidrógeno es muy importante ya que de ella depende el estado y la disponibilidad de los iones inorgánicos y de los diferentes metabolitos. La mayoría de los hongos pueden crecer en un ambiente con un pH entre 4 y 8,5, con un óptimo entre 5 y 7, muy cerca al pH neutro. En estas condiciones el funcionamiento celular es el adecuado debido a que la permeabilidad celular se altera en diversos grados de acidez o alcalinidad. Es importante resaltar que el crecimiento fúngico altera el pH externo por lo cual este factor debe ser tenido en cuenta cuando se cultivan los hongos tanto en el laboratorio como en procesos industriales (Griffin, 1996). Sin embargo, existen hongos capaces de soportar pH extremos. Estos organismos tienen la capacidad de superar estas condiciones extremas manteniendo el pH interno cercano a 7 a través de mecanismos que aún no son muy claros. Existen dos categorías que agrupan los hongos que soportan pH extremo, los acidófilos donde se ubican los organismos capaces de soportar un pH <1 y que pueden crecer en un pH <4, la mayoría corresponden a levaduras, no obstante, existen en este grupo hongos filamentosos como es el caso de *Acontium velatum* Morgan. En la segunda categoría se encuentran los hongos alcalófilos, en la cual se ubican los organismos que no pueden crecer a pH <8,5 y que tienen un crecimiento óptimo a pH 9. *Chrysosporium* Corda pertenece a este grupo. Los géneros *Penicillium*, *Fusarium* y *Cladosporium* son reportados como tolerantes y no resistentes a condiciones alcalinas extremas (Deacon, 2006). En nuestro laboratorio se ha podido observar el crecimiento de un moho oscuro (no determinado) en una solución de hidróxido de potasio con un pH igual a 13.

Luz

La luz desempeña un papel muy importante para los hongos en los procesos de señalización (Tisch & Schmoll, 2010). La luz visible (380 –720 nm) no tiene un efecto importante en el crecimiento somático de los hongos. Por el contrario, sí ejerce un efecto marcado en la reproducción y en otros procesos de diferenciación (Deacon, 2006). Algunos hongos producen en medio de cultivo zonas de esporulación asexual, que corresponden a una alternancia de luz y oscuridad (zonación) y está relacionada con el reloj biológico o ritmo circadiano. Este mecanismo ha sido descrito para *Neurospora crassa, Aspergillus flavus* y *A. nidulans* (Liu & Bell-Pedersen, 2006). En algunos hongos del filo "Zygomycota" existe lo que se conoce como fototropismo sobre los esporangióforos, este mecanismo se describirá posteriormente. Por otro lado, la formación de cuerpos fructíferos en algunos hongos es inducida por la luz, en algunas ocasiones es la luz UV o la luz azul la que puede tener este tipo de efecto sobre los hongos (Deacon, 2006; Griffin, 1994). La luz tiene además un efecto en los procesos de nutrición y metabolismo (metabolismo de carbohidratos, ácidos grasos, aminoácidos, ácidos nucleicos, producción de quitina) y de producción de metabolitos secundarios (Tish & Schmoll, 2010).

Aereación

Dependiendo del requerimiento de oxígeno, los hongos se pueden clasificar en cuatro categorías: **aerobios obligados**, **aerobios facultativos**, **fermentadores obligados** y **anaerobios obligados** (Deacon, 2006). El primer grupo, aerobios obligados o estrictos, está compuesto por hongos cuyo crecimiento se ve notablemente disminuido cuando la presión parcial de oxígeno es inferior a la del aire. Estos hongos utilizan el oxígeno como aceptor final de electrones en el proceso de respiración y, por ende, tienen un metabolismo oxidativo (Carlile *et al*., 2001). En esta categoría se puede clasificar la gran mayoría de hongos. Los organismos aerobios facultativos pueden crecer en condiciones aeróbicas pero también pueden crecer en ausencia de oxígeno fermentando azúcares, también se conocen como **fermentadores facultativos**. Podemos citar como ejemplo de estos hongos *Saccharomyces* spp. Sin embargo, algunos pueden mantener su metabolismo oxidativo empleando aceptores finales de electrones alternos como es el caso del nitrato en un proceso que se conoce como **respiración anaeróbica** (Deacon, 2006). Los hongos fermentadores obligados o estrictos se caracterizan porque carecen de mitocondrias o son rudimentarias, razón por la cual pueden crecer en presencia o en ausencia de oxígeno pero realizando procesos de fermentación. En este grupo se encuentra el hongo (Oomycota) *Aqualinderella fermentans* Emers. & Weston (Deacon, 2006). Finalmente, en el grupo de los anaerobios obligados o estrictos se encuentran hongos del filo Neocallimastigomycota los cuales colonizan el rumen de vacas, ovejas y otros herbívoros y no pueden crecer en presencia de oxígeno debido a la acumulación letal de compuestos tóxicos en su interior. Estos organismos tienen un metabolismo de fermentación ácida mixta y producen ácido fórmico, acético, láctico y succínico (Orpin, 1994).

Digestión

La digestión en los hongos verdaderos es un proceso extracelular que ocurre en la capa acuosa que rodea a la hifa. Allí se encuentran pequeñas moléculas en solución (azúcares simples, aminoácidos) que pueden ser absorbidas directamente. Las moléculas más complejas como celulosa, lignina, almidones y proteínas, entre otras, deben sufrir una digestión previa a la absorción.

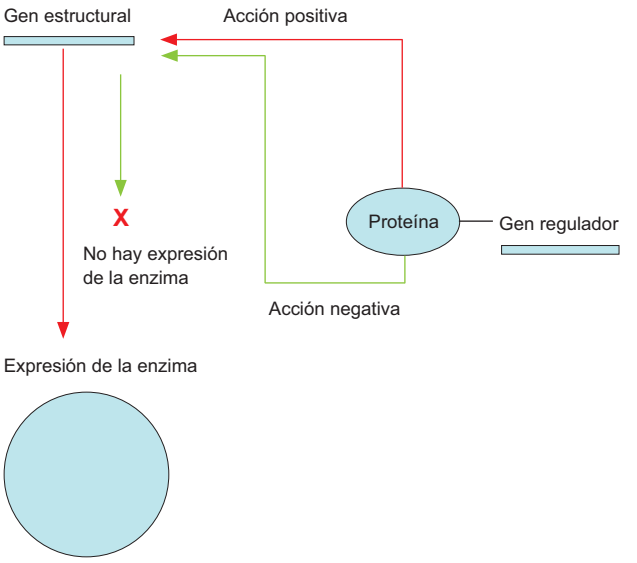


Fig. 4.6. Esquema de los elementos que intervienen en un sistema de inducción y represión

Este proceso se lleva a cabo por una variedad de enzimas extracelulares que degradan los polímeros insolubles hasta unidades monoméricas solubles; de ahí que los hongos sean considerados los descomponedores por excelencia y sus enzimas sean tan importantes en aplicaciones biotecnológicas. En algunos hongos, principalmente en levaduras, se han estudiado enzimas degradadoras de carbohidratos que se encuentran unidas a la pared tales como la β-galactosidasa que degrada la lactosa a glucosa y galactosa, o la invertasa que hidroliza la sacarosa a glucosa y fructosa (Rubio *et al*., 2002; Deacon, 2006).

Los hongos tienen numerosas enzimas pero la mayoría son inducibles, es decir que sólo se producen en grandes cantidades, cuando el sustrato está presente. Sin embargo, estas enzimas pueden sufrir represión catabólica, o sea que su producción se reprime por la presencia de un compuesto, impidiendo la toma del nutriente. Por ejemplo, si en el medio hay glucosa y fructosa, el hongo no utiliza la fructosa hasta que la glucosa se ha agotado. Los fosfatos reprimen la utilización de otros compuestos que contengan fósforo. Los aminoácidos que tienen azufre impiden la toma de sulfatos. La presencia de amonio impide la toma de nitratos (Griffin, 1994). La inducción y la represión están bajo control genético e involucran genes estructurales y reguladores (fig. 4.6).

A continuación mencionaremos algunos de los polisacáridos que utilizan los hongos y las enzimas que utilizan para su digestión.

Celulosa

La celulosa es considerada el biopolímero más abundante ya que forma la mayor parte de la biomasa terrestre. Estructuralmente consiste de cadenas largas no ramificadas de entre 8000 y 12.000 unidades de D-glucopiranosa con enlaces β-1-4 glucosídicos, empacadas en arreglos cristalinos donde se establecen múltiples puentes de hidrógeno. Estos arreglos se alinean para formar microfibrillas rígidas e insolubles, características que hacen difícil la degradación de la celulosa (Kubicek *et al*., 2010; Deacon, 2006).

La mayoría de los hongos son capaces de utilizar la celulosa como fuente de carbono. Los hongos que producen las pudriciones blanca y blanda, poseen un complejo de al menos tres tipos de enzimas, cuya acción combinada lleva al clivaje completo de este polímero hasta glucosa. La endoglucanasa (endo-β-1-4-glucanasa) actúa rompiendo la cadena en regiones aleatorias, la celobiohidrolasa que actúa en los extremos terminales de la cadena, clivándolas en unidades del disacárido celobiosa, y por último la β-glucosidasa o celobiasa, que es una enzima de unión a pared, hidroliza la celobiosa a glucosa. Este último monómero finalmente será absorbido por el hongo. Los hongos que producen la pudrición marrón carecen de la enzima celobiohidrolasa y por el contrario utilizan el efecto sinérgico de las endoglucanasas y el ataque oxidativo (Kubicek *et al*., 2010; Deacon, 2006).

Lignina

La lignina es un polímero tridimensional considerado uno de los biopolímeros más abundantes. Está compuesta de unidades oxifenilpropanoide conectadas por varias uniones diferentes C-C y C-O-C. Se forma mediante la unión aleatoria de tres precursores monoméricos: coniferil (guaiacil propanol), sinapil (siringil propanol) y ρ-coumaril (ρ-hidroxifenilpropanol). No presenta enlaces glucosídicos, por eso su degradación no se lleva a cabo por hidrólisis sino por ataque oxidativo y constituye un cometabolismo pues se necesita otra fuente de carbono adicional para que ocurra esta degradación (Buswell, 1991; Griffin, 1994).

Los hongos de **pudrición blanca** pertenecientes al filo Basidiomycota, además de su capacidad de adaptarse a contenidos bajos de nitrógeno en sustratos como la madera, presentan un sistema de enzimas **peroxidasas** y **lacasas** que les permite degradar completamente la lignina. Las lignino y manganeso-peroxidasas son enzimas que tienen un alto potencial redox que les permite oxidar sustratos aromáticos no fenólicos. Utilizando H_2O_2 como cosustrato las ligninoperoxidasas se oxidan para ser activadas. Tras su activación utilizan dos electrones que les permiten a su vez oxidar dos unidades del sustrato. Las lacasas son proteínas multicobre con actividad fenoloxidasa que catalizan la oxidación de fenoles y aminas aromáticas, removiendo un electrón al reducir O_2 a H_2O (Kubicek *et al*., 2010). La expresión de los genes que codifican para las enzimas lignilolíticas, principalmente las peroxidasas, se han estudiado en *Phanerochaete chrysosporium* Burds. revelando que estos genes se activan cuando en el medio existe un agotamiento de nitrógeno y presencia de Mn^{+2} (Kersten & Cullen, 2007). Los hongos de **pudrición marrón** del filo Basidiomycota y algunos de **pudrición blanda** del filo Ascomycota pueden degradar parcialmente la lignina aunque su capacidad es limitada (Garraway & Evans, 1984).

Quitina

Este polisacárido compuesto de unidades de N-acetilglucosamina con enlaces β-1-4, se encuentra principalmente en el exoesqueleto de los artrópodos y constituye el componente estructural principal de la pared fúngica. Según Eijsink *et al.* (2008), las quitinasas se pueden clasificar en procesivas si no se separan del sustrato después del clivaje hidrolítico y no procesivas si hay separación del sustrato.

Aunque las razones por las cuales los hongos presentan una alta producción de enzimas para la degradación de quitina no han sido dilucidadas con claridad, Seidl (2008) propone que fisiológicamente su uso es clave en la degradación de quitina en la pared de hifas o exoesqueletos de insectos muertos, el remodelamiento durante el crecimiento, la ramificación de las hifas y la defensa ante insectos, nematodos u otros hongos.

Otras enzimas

Cabe mencionar que otras exoenzimas son utilizadas generalmente por los hongos fitopatógenos para la digestión de nutrientes y en diferentes etapas del proceso de infección durante la interacción con su hospedero. Las cutinasas son enzimas esterasas que realizan hidrólisis de la cutina y están asociadas principalmente a la

penetración de la pared del hospedero. Las pectinasas degradan la pectina, polisacárido compuesto principalmente de ácido α-1-4 galacturónico, localizado en las paredes primarias de la pared celular de las plantas y cuya depolimerización enzimática es importante para debilitar las capas exteriores de la pared y poder tener acceso a otros polímeros internos. Otras enzimas como las xilanasas, arabanasas y galactanasas conocidas dentro del grupo de las hemicelulasas, también son importantes en el proceso de lisis de pared celular (Griffin, 1994; Kubicek *et al*., 2010). Los patógenos de animales y el hombre producen enzimas como colagenasas, elastasas, lipasas, lipasaoxigenasas, fosfatasas, quitinasa, peptidasas que al parecer están involucradas en la patogénesis (Griffin, 1994; Khachatourians & Qazi, 2008; Mayser *et al*., 2008).

TRANSPORTE

Una vez los nutrientes o polímeros son digeridos extracelularmente, el hongo procede a incorporarlos hacia el interior de las células lo que se conoce como **toma de nutrientes**, y se lleva a cabo mediante el transporte de las moléculas simples.

Para llegar al interior de la célula fúngica, los nutrientes deben atravesar dos barreras: la pared y la membrana. La pared es la estructura externa que rodea la membrana celular, es semipermeable a materiales que necesitan ser transportados por medio de la membrana; posee "poros" o canales que varían en tamaño entre diferentes especies fúngicas y por los cuales pueden pasar carbohidratos simples como glucosa y aminoácidos, aunque presenta una barrera de difusión para macromoléculas. Además, la melanización en los hongos dematiáceos puede reducir el tamaño de los poros en los micelios maduros, disminuyendo su permeabilidad (Cassadevall *et al*., 2009). La pared es capaz de absorber cationes y adsorber algunas sustancias como por ejemplo Ag, Ce, sulfato de polimixina B y el azul de metileno; esta propiedad es importante pues ha servido para desarrollar coloraciones especiales para hongos como la de Gomori o de metenamina de Ag. Una vez los materiales ingresan por la pared deben atravesar la membrana plasmática, estructura lipoproteica que regula la entrada de materiales a la célula. Por esto se considera que a través de la membrana se realiza realmente el transporte. Existen tres tipos de transporte: transporte pasivo, transporte activo y difusión facilitada cuyas características principales describiremos en la tabla 4.3 (Griffin, 1994).

El transporte de la glucosa hacia el interior de las hifas se lleva a cabo por difusión facilitada o por transporte activo. En algunos hongos que presentan difusión facilitada, como es el caso de *Saccharomyces cerevisiae,* las proteínas transportadoras de glucosa se clasifican en las de alta afinidad que son expresadas cuando hay escasez de carbono y son reprimidas por la glucosa; y las de baja afinidad que generalmente se expresan cuando la concentración de glucosa o hexosas es alta. Los requerimientos nutricionales particulares de las levaduras, los factores ambientales y, en general, su carácter unicelular sugieren que las levaduras han desarrollado un grupo de proteínas transportadoras de glucosa diferentes a las de los hongos filamentosos (Katz & Nelly, 2010). Algunos hongos como *Rhodotorula gracilis* y *Aspergillus nidulans* no utilizan difusión facilitada para transportar glucosa sino el transporte activo (Griffin, 1994).

Por otro lado, los sistemas de transporte de aminoácidos se realizan principalmente por transporte activo mediado por proteínas, permeasas que varían de acuerdo con el aminoácido transportado, la especificidad del sustrato y entre hongos. En *Neurospora crassa* se ha determinado que existen cinco sistemas de permeasas. Por ejemplo, la histidina es transportada por los sistemas I (transporte de aminoácidos aromáticos), II (sistema general) y III (transporte básico de aminoácidos) (Whitaker, 1976). La proteína permeasa general de aminoácidos, de amplia afinidad, se ha estudiado en hongos como *Penicillium chrysogenum, N. crassa, Aspergillus nidulans* y *Saccharomyces cerevisiae* entre otros, y transporta varios aminoácidos con configuraciones D- y L-, (Robinson *et al*., 1973; Woodward & Kornberg, 1980).

El transporte de algunos aniones como el fosfato está mediado por proteínas *carrier* y puede depender de un sustrato exógeno como la glucosa. En varias levaduras se ha demostrado que el transporte está regulado por la vía de transducción de señales de fosfato y cuando hay inanición de fosfato se induce la transcripción de una fosfatasa ácida (Wykoff & O'Shea, 2001). Algunos mecanismos para el transporte de cationes como el potasio (K^+) incluyen el transporte activo, usando conjuntamente proteínas *carrier* y la H^+- ATPasa, o mediante transporte pasivo a través de canales iónicos (Griffin, 1994).

Traslocación de nutrientes

Una vez ocurre el transporte de compuestos hacia el interior de la hifa, los hongos pueden distribuir homogéneamente las fuentes nutricionales a través de todo el

Transporte pasivo o difusión	Transporte activo	Difusión facilitada
• Transporte de moléculas a favor de un gradiente de concentración o de carga eléctrica • Los no electrolitos entran por gradiente de concentración • Electrolitos e iones entran por gradiente electromagnético • La tasa de transporte es proporcional a la magnitud del gradiente • Cuando las moléculas entran a la célula el gradiente decae • Cuando el gradiente se equilibra, cesa la difusión	• Se realiza en contra de un gradiente electroquímico • Requiere energía metabólica-ATP • Proceso mediado por transportadores (*carrier*) • Tiene alta especificidad • La producción de energía puede ser inhibida por moléculas o condiciones ambientales como fluoruros y anaerobiosis, entre otros • Es un proceso unidireccional, ya que la proteína *carrier* disminuye su afinidad una vez un sustrato ha sido transportado en una dirección particular	• Se realiza a través de proteínas especializadas transportadoras (*carrier*) • Se ajusta a la ley Michaelis-Menden de la cinética de saturación: la tasa de transporte es proporcional a la concentración del soluto y el transporte se estabiliza cuando todas las proteínas *carrier* están siendo usadas (saturación) • Es específico • La entrada de un sustrato puede ser inhibida por la adición de moléculas de la misma forma • Las moléculas pasan a través de un poro o canal en el centro de las proteínas transmembranales
Moléculas transportadas: Lípidos Moléculas solubles en lípidos CO_2 O_2	**Moléculas transportadas:** Azúcares Aminoácidos Cationes	**Moléculas transportadas:** Azúcares Aminoácidos Vitaminas Iones

Tabla 4.3. Cuadro comparativo de los diferentes mecanismos de transporte empleados por los hongos

micelio. Los hongos, principalmente los filamentosos, hacen circular estas fuentes a través de sus micelios pasando nutrientes entre las hifas mediante corrientes protoplasmáticas, proceso conocido como **traslocación**. En algunos hongos del subfilo Agaricomycotina la traslocación se ha estudiado como parte esencial del crecimiento de los carpóforos. Estudios realizados en *Agaricus bisporus* demuestran que un compuesto es producido en las lamelas jóvenes cuando el carpóforo está en estado de primordio y éste es traslocado hacia el estípite para promover su crecimiento y hacia el píleo para promover su expansión. En hongos formadores de anillos de hadas (v. capítulo 11) también se ha observado la traslocación cuando al aplicar fluoresceína en los suelos donde se están formando los anillos, en unas pocas horas los colorantes son detectados en los cuerpos fructíferos (Shütte, 1956; Wilcoxon & Sude, 1968). En hongos ectomicorrízicos existe una traslocación de carbohidratos provenientes de las raíces de su hospedero, desde las partes de micelio que forman las micorrizas hacia el micelio externo (cordones miceliales y rizomorfos) para sustentar su crecimiento y la colonización de otros sustratos (Finlay & Read, 1986; Griffin, 1994; Pérez-Moreno & Read, 2004).

La traslocación o la distribución de un compuesto nutritivo a lo largo del micelio depende de la tasa en la que todos los procesos celulares contribuyan a la disponibilidad citoplasmática de ese compuesto. Dicha tasa, según Lindhal & Olsson (2004) se denomina **fuerza del recurso** (en inglés *source strength*). Cada subunidad micelial (célula) presenta una fuerza de recurso que es necesaria para suplir un compuesto a lo largo del micelio; y puede ser afectada por la calidad, cantidad, competencia y explotación de un recurso particular.

METABOLISMO

El metabolismo en general se puede dividir en dos grandes categorías: primario y secundario. Esta distinción se basa en la función que tengan los compuestos generados por estos metabolismos en el ciclo de vida del hongo (Garraway & Evans, 1984). Los eventos metabólicos que son importantes para las funciones y crecimiento del

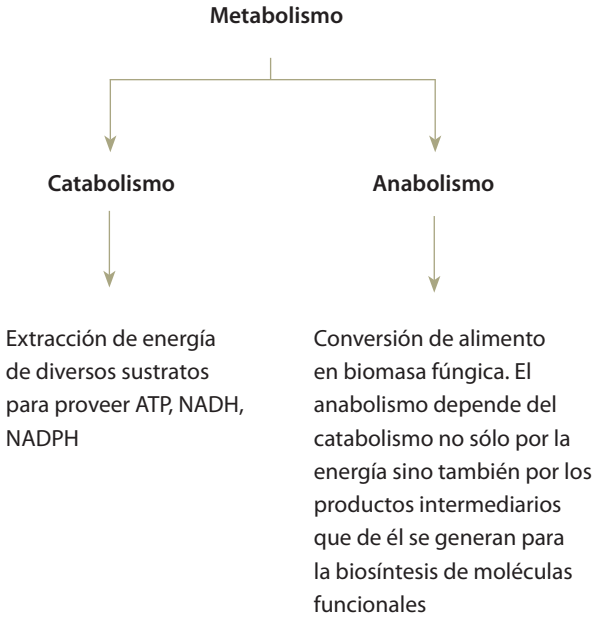


Fig. 4.7. Funciones de la actividad metabólica en los hongos
Modificado de Griffin (1994)

hongo constituyen el metabolismo primario. Los productos y enzimas del metabolismo primario son ubicuas en los hongos, más aún muchos son comunes entre organismos de otros reinos: aminoácidos, ribo y desoxirribonucleótidos, azúcares, entre otros. El metabolismo primario es el eje principal del metabolismo secundario y mediante este último el hongo produce una amplia variedad de compuestos tales como toxinas, antibióticos, pigmentos, etcétera, que pueden ser secretados al medio en altas cantidades. La distinción entre los dos tipos de metabolismos es artificial ya que se considera que el metabolismo secundario es una coextensión del primario (Campbell, 1984; Griffin, 1994).

El metabolismo en general posee dos funciones importantes, el **anabolismo** y el **catabolismo** como se explica en la figura 4.7.

Metabolismo primario

Consiste en la biosíntesis de metabolitos esenciales para el crecimiento de los hongos, como son: aminoácidos, ácidos grasos, nucleótidos, entre otros, los cuales son empleados para constituir la estructura celular, regular el metabolismo, como intermediarios biosintéticos o para participar en el metabolismo energético (tabla 4.4). Este último se explicará en detalle a continuación.

Componentes celulares

Ácidos nucleicos	Carbohidratos	Lípidos
• ADN - Se replica - Se transcribe - Está en núcleo y mitocondria - 0,15-0,3% del peso seco de un hongo • ARN - ARNr - ARNt - ARNm - 1-10% del peso seco	• Azúcares • Alcoholes-azúcares • Polisacáridos - Quitina - Quitosán - Glucano - Almidón - Celulosa - Micolaminarina - Manano - Glucógeno • Azúcares de reserva - Trehalosa - Manitol	• Ácidos grasos - Saturados - Insaturados • Grasas y aceites • Fosfolípidos • Esfingolípidos • Lípidos isoprenoides (cadenas de 5C ramificadas) - Terpenos (2) - Sesquiterpenos (3) - Diterpenos (carotenoides) (4) - Esteroles (ergosterol) (6)

Tabla 4.4. Componentes celulares fúngicos

Producción de energía

La glucólisis, la respiración aeróbica, la fermentación y la respiración anaeróbica son los procesos empleados por los hongos para la producción de energía. A continuación se explica cada uno de estos procesos.

Glucólisis

Las vías de producción de energía comienzan con la glucólisis. La glucólisis se refiere a la conversión de azúcares a piruvato o a acetil-coenzima *A*. En los hongos encontramos dos vías a través de las cuales se puede dar la glucólisis de las hexosas, la vía Embden-Meyerhof-Parnas (EM o EMP) y la vía hexosa monofosfato (HMP o HMF) (Griffin, 1994).

Respiración aeróbica

La respiración es un proceso oxidativo mediante el cual los organismos obtienen energía y cuyo aceptor final de electrones es inorgánico. En el caso de la respiración aeróbica el aceptor final es el oxígeno. Este proceso está dividido en tres grandes etapas que se llevan a cabo en la mitocondria (Griffin, 1994). La primera etapa es el ciclo del ácido tricarboxílico o del ácido cítrico; este ciclo no sólo es importante en la oxidación de sustratos para generar energía sino que también durante él se da origen a moléculas intermediarias de la biosíntesis de aminoácidos y nucleótidos. Una de las diferencias principales entre los hongos filamentosos y *Saccharomyces cerevisiae* Meyen es que en altas concentraciones de glucosa esta levadura prefiere llevar a cabo fermentación y reprimir genes que están asociados al ciclo del ácido tricarboxílico (Katz & Nelly, 2010). La segunda etapa es el transporte de electrones. Allí, los electrones de los átomos de hidrógeno se transfieren al oxígeno a través de una serie de reacciones de oxidación-reducción, produciendo agua. En esta etapa intervienen los citocromos. Al final, los protones son llevados al exterior de la membrana mitocondrial. La tercera etapa se conoce como la fosforilación oxidativa, aquí la ATPasa mitocondrial aprovecha el gradiente de protones que se genera después del transporte de electrones, para fosforilar en el interior de la mitocondria el ADP y así producir ATP (Griffin, 1994; Deacon, 2006).

La respiración puede ser inhibida de dos formas, impidiendo el acoplamiento de la fosforilación con la cadena de transporte de electrones y bloqueando la cadena de transporte de electrones propiamente dicha.

Fermentación

La fermentación se refiere a la regeneración de NAD por la transferencia de electrones del NADH a un aceptor orgánico. Este proceso es de tipo anaeróbico. Existen tres tipos de fermentaciones. La fermentación alcohólica donde el aceptor final de electrones es al ácido pirúvico y los productos finales del proceso son etanol y CO_2. El mejor ejemplo lo constituye *Saccharomyces cerevisiae*. Sin embargo, los hongos filamentosos también pueden realizar este tipo de fermentación, entre ellos, *Aspergillus* Micheli ex Haller, *Fusarium* Link y *Mucor* Micheli ex Fries. El segundo tipo de fermentación es la láctica. En este caso, el aceptor también corresponde al piruvato y se produce al final del proceso ácido láctico. Este tipo de fermentación es realizada por hongos pertenecientes a los Chytridiomycota, "Zygomycota" y Oomycota (Griffin, 1994). El tercer tipo de fermentación es en la cual a partir de fosfato de dihidroxiacetona se produce glicerol. La levadura es uno de los hongos que realiza este proceso (Wang *et al*., 2001).

Respiración anaeróbica

Este tipo de respiración corresponde a una oxidación donde el aceptor final de electrones es una molécula inorgánica diferente del oxígeno. Algunos hongos tienen la capacidad, en condiciones anaeróbicas, de utilizar como alternativa del oxígeno, el nitrato como aceptor final de electrones en la cadena de transporte. Sin embargo, es un proceso menos eficiente que cuando se utiliza el oxígeno. *Aspergillus nidulans* (Eidam) G. Winter y *Neurospora crassa* Shear & B.O. Dodge constituyen ejemplos de hongos que realizan este tipo de respiración (Deacon, 2006; Garraway & Evans, 1984).

Parte de la energía que se obtiene a través de estos procesos debe ser almacenada para poder mantener un metabolismo normal cuando el crecimiento se detenga. Los principales compuestos utilizados por los hongos como reservas de energía son los lípidos, el glucógeno (polímero de glucosa) y la trehalosa, un disacárido no reducido. Los principales carbohidratos de traslocación, son la trehalosa y los polioles, como el manitol, arabitol y ribitol (Garraway & Evans, 1984; Griffin, 1994). Sin embargo, los Oomycota no poseen estos carbohidratos típicos, ellos almacenan energía en lípidos y micolaminarinas solubles (polímeros de β-1-3-glucosa) y traslocan glucosa y azúcares similares (Alexopoulos *et al*., 1996).

A pesar de que no se conoce con exactitud la razón por la cual en la traslocación ocurren modificaciones e interconversiones de los carbohidratos, se presume que este cambio estructural se realiza con el fin de prevenir el uso de los carbohidratos en las diferentes rutas metabólicas (Deacon, 2006).

Gluconeogénesis: ruta anabólica

La gluconeogénesis es la ruta reversa de la glucólisis, es decir que permite la síntesis de glucosa a partir de intermediarios del ciclo del ácido tricarboxílico, además de aminoácidos, lactato, piruvato, glicerol, etanol, acetato y compuestos aromáticos, como fuentes de carbono para esta ruta metabólica. El papel que cumple la gluconeogénesis en la supervivencia de las esporas ha cobrado gran interés ya que ARN mensajeros de enzimas involucradas en este metabolismo están presentes cuando las esporas tienen que sobrevivir en condiciones adversas (Hynes, 2010).

Síntesis de lisina

Este aminoácido a diferencia de los demás, se sintetiza por dos vías independientes, ácido α-aminoadípico (AAA) y ácido diaminopimélico (DAP) (Zabriskie & Jackson, 2000; Deacon, 2006). La vía AAA es utilizada por los hongos que contienen quitina. Los demás (Oomycota) utilizan la vía del DAP. Lo anterior, sumado al hecho de que las dos vías no comparten ni una sola enzima, marcan una gran diferencia entre ellos y son el indicativo de una divergencia evolutiva antigua. Es por esta razón que en la actualidad se utiliza como un marcador filogenético (An *et al*., 2002).

Metabolismo del nitrógeno

Como ya lo habíamos mencionado, el nitrógeno es indispensable para la síntesis de compuestos en la célula como son los aminoácidos, las proteínas, entre otros, y su regulación depende de si las reacciones son catabólicas o anabólicas. El metabolismo catabólico del nitrógeno se da por el clivaje de compuestos nitrogenados orgánicos y la reducción de nitrato a amonio (fig. 4.5). La expresión de los genes codificantes de las enzimas involucradas en esta reducción sólo se da en presencia de nitrato y ausencia de amonio. El metabolismo anabólico del amonio está regulado por un factor de transcripción GATA, encontrado en la mayoría de los hongos que contienen un dominio C-terminal de unión a una secuencia 5´-GATA- 3´ de ADN y que promueven la expresión de genes asociados a este metabolismo cuando la disponibilidad del amonio es limitada. La NADP-glutamato deshidrogenasa es una enzima crucial en el metabolismo del nitrógeno y está regulada bajo este factor de transcripción; cataliza la aminación reductiva del 2-oxoketoglutarato + NH_4 + NADPH para formar glutamato, y este último + NH_4 + ATP mediante la acción de la glutamina sintetasa (GS) sintetizará la glutamina necesaria para la síntesis de proteínas (Noor & Punekar, 2005; Davis & Wong, 2010).

Metabolismo secundario

El metabolismo secundario corresponde a la biosíntesis de metabolitos que no son esenciales para el crecimiento del hongo o metabolismo primario y difiere de los metabolitos intermediarios (los que se forman en los diferentes pasos de metabolismo primario) ya que se procesan por vías enzimáticas diferentes a las normales, las cuales son codificadas por genes específicos. Todos los metabolitos secundarios se originan como derivados de diferentes intermediarios del metabolismo primario y tienen en común que se producen al final de la fase de crecimiento o cuando el crecimiento es limitado por el sustrato (Griffin, 1994; Deacon, 2006). Los metabolitos secundarios tienden a ser específicos de género, especie o aislamiento. En la figura 4.8 se muestran algunas de las vías metabólicas que producen metabolitos secundarios.

En el reino Hongos una gran diversidad de especies presenta vías bioquímicas, en algunos casos, únicas, cuyos productos varían desde productos farmacéuticos hasta potentes venenos. Algunos ejemplos de metabolitos secundarios son: antibióticos (como los β-lactámicos) y toxinas (como las aflatoxinas); sustancias como las feromonas sexuales, los olores, los sabores y pigmentos también han sido considerados como metabolitos secundarios.

En general, los metabolitos secundarios se clasifican en cuatro clases principales de compuestos: los poliquétidos (poliketides [PKs]), los péptidos no ribosomales (*non ribosomal peptides* [NRPs]), los terpenos y los alcaloides. La síntesis de estos compuestos se realiza por dos o más enzimas-proteínas relacionadas que participan en una ruta metabólica común, es decir, su síntesis está mediada por grupos de genes ligados (*gene clusters*) (Keller & Hohn, 1997).

Poliquétidos

Los poliquétidos son los metabolitos más abundantes producidos por los hongos. Su síntesis se realiza por medio de la enzima multifuncional poliquétido sintasa, cercanamente relacionada a la ácido-graso-sintasa, que utiliza repetidamente sus sitios activos para unir moléculas de dos carbones (acetil-CoA) a la cadena en síntesis. Esta cadena se somete a ciclización y luego se realizan modificaciones en los sistemas de anillos, generando finalmente una gran variedad de PKs (Deacon, 2006; Turgeon & Bushley, 2010). Algunos ejemplos de PKs son la griseofulvina, aflatoxinas (fig. 4.8), esterigmatocistina, lovastatina, ocratoxinas y melanina. En los líquenes, la mayoría de los metabolitos secundarios son producidos por el micobionte y en su biosíntesis la vía de los poliquétidos es la de mayor importancia (Webster & Weber, 2007).

Péptidos no ribosomales

Estos péptidos son producidos sin la intervención de los ribosomas y son sintetizados a partir de aminoácidos

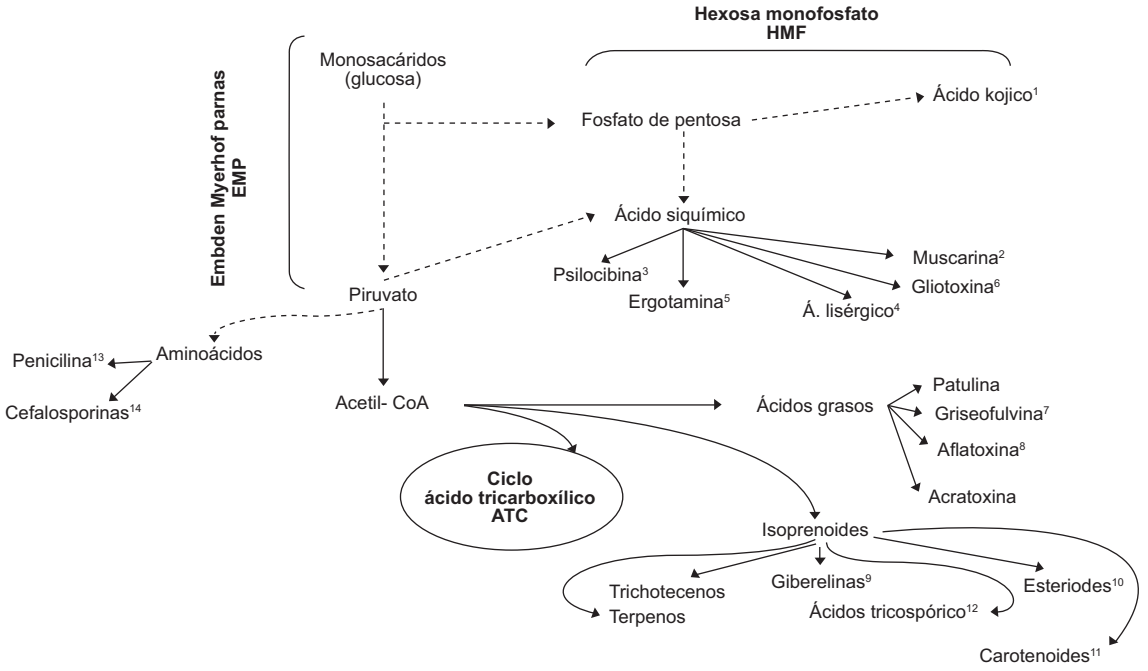


Fig. 4.8. Rutas metabólicas que producen metabolitos secundarios: 1. *Aspergillus* Micheli ex Haller sp. 2. *Amanita muscaria* (Linnaeus) Hooker. 3. *Psilocybe mexicana*. 4. *Claviceps* Tulasne sp. 5. *Claviceps* Tulasne sp. 6. *Penicillium terlikowskii Zalessky.* 7. *Penicillium griseofulvum* Dierckx. 8. *Aspergillus flavus* Link. 9. *Gibberella fujikuroi* (Sawada) Wollenweber. 10. Levaduras y otros hongos. 11. Ampliamente distribuido. 12. *Blakeslea trispora* Thaxter. 13. *Penicillium chrysogenum* Thom. 14. *Cephalosporium acremonium* Corda
Esquema: tomado y modificado de Smith & Berry (1974)

proteinogénicos (modificados) y no proteinogénicos (ornitina y β-aa) por enzimas multimodulares llamadas sintasas de péptido no ribosomal (*Non Ribosomal Peptide Synthases* [NRPSs]). Un módulo es el grupo de dominios que son requeridos para la elongación y modificación de las cadenas de péptidos y está organizado por los siguientes dominios: de adenilación (*A*) que reconoce y activa los aminoácidos, otro de tiolación (*T*) que permite la unión covalente de un aminoácido específico con unión tioéster al cofactor fosfopantetoina y de condensación (*C*) que permite la unión de péptidos. El péptido resultante es liberado a través de dominios con actividad similar a tioesterasa. Entre los NRPs están la penicilina G (*Penicillium chrysogenum*), cefalosporina (*Acremonium chrysogenum*), ciclosporina (*Tolypocladium inflatum*), gliotoxina (*Aspergillus, Trichoderma, Gliocladium*) y a amanitina (*Amanita phalloides, A. virosa*) (Keller *et al.,* 2005).

Terpenos

Son derivados del 2-metil-1-3 butadieno (isopreno) aunque no se sintetizan a partir de este compuesto. Pueden ser compuestos lineales o cíclicos, saturados o insaturados y pueden estar modificados de varias maneras. Los terpenos pueden ser: monoterpenos generados de geranil pirofosfato o geranil difosfato; sesquiterpenos generados de farnesil pirofosfato o farnesil difosfato, o diterpenos y carotenoides generados de geranilgeranil pirofosfato o geranilgeranil difosfato; y las enzimas que intervienen principalmente en su síntesis se denominan terpenociclasas (Keller *et al*., 2005). Algunos de los terpenos son carotenoides (*Neurospora crassa*), ácido giberélico (*Gibberella fujikuroi*), paxillina (*Penicillium paxilli*), tricotecenos, toxina T2 (*Fusarium sporotrichioides, F. graminearum*) y la toxina PR (*P. roquefortii*).

Alcaloides

Los alcaloides mejor estudiados son los producidos por *Claviceps purpurea*. Estos son metabolitos secundarios sintetizados a partir de triptófano y dimetil alil pirofosfato, o en algunos casos el aminoácido puede ser prolina. Son compuestos químicos que poseen uno o dos átomos de nitrógeno unidos a carbono e hidrógeno. Las enzimas

que intervienen en la síntesis pueden ser la dimetil alil triptófano sintasa (DMATS) o algún módulo (uno o dos) de la NRPSs (Keller *et al*., 2005). Entre ellos tenemos: ergotamina (*Claviceps purpurea*), fumigaclavinas (*Aspergillus fumigatus*), fumitremorgenos (*Aspergillus fumigatus*), brevianamidas (*Penicillium brevicompactum*) y lolitrem B (*Acremonium lolii*).

Más allá de la atención especial que se le ha dado a los metabolitos secundarios con respecto al impacto que tienen sobre el hombre, hay que aclarar que estos son importantes en la fisiología de los hongos y son considerados como factores necesarios para su desarrollo y adaptación a diversos nichos ambientales (Turgeon & Bushley, 2010). Los pigmentos que producen los conidios de algunos hongos contribuyen a la longevidad y supervivencia en el medio ambiente (Wheler & Bell, 1988; Griffin, 1994). El éxito de la penetración en los procesos de infección de plantas hospederas, por parte de *Colletotrichum* spp. y *Magnaporthe* spp. se debe en parte a la melanización que presentan las paredes engrosadas de los apresorios, ya que la melanina ejerce una presión alta en el momento de la penetración mecánica del apresorio (Kubo *et al.*, 1996).

DORMANCIA **DE PROPÁGULOS**

La **dormancia** se define como cualquier período de reposo o interrupción reversible del desarrollo fenotípico del hongo (Garraway & Evans, 1984). En los hongos, los propágulos son microscópicos, carecen de embrión y pueden tener una función de resistencia (dormancia) o de dispersión (Deacon, 2006). En general, los propágulos pueden ser de origen sexual y asexual. Adicionalmente, existen las clamidosporas que son un tipo particular de propágulos de resistencia.

Las esporas asexuales tienen una función de dispersión, sin embargo, existen hongos que no producen este tipo de propágulos y entonces esta función la realizan los propágulos de origen sexual.

Existen dos tipos de dormancia, **endógena** o **constitutiva** y **exógena**. La dormancia endógena o constitutiva la presentan generalmente las esporas de origen sexual. En este caso el desarrollo está detenido como consecuencia de una propiedad innata del propágulo que puede ser una barrera a la penetración de nutrientes, un bloqueo metabólico o la producción de un autoinhibidor. Este estado de dormancia no se rompe dándole a la espora las condiciones físicas y nutricionales que requiere para el crecimiento vegetativo normal. Se requiere de ciertas condiciones especiales, un período de maduración y un período de envejecimiento. El período de maduración corresponde a un lapso de tiempo variable durante el cual se aprecian cambios citológicos en la espora y al finalizar ocurre la germinación. El período de envejecimiento corresponde a un cierto espacio de tiempo que debe transcurrir antes de que germine pero no hay cambios citológicos apreciables y además se requiere de un tratamiento con temperaturas bajas o alternancia de temperaturas altas y bajas. Esto ocurre en ciertas ascosporas, basidiosporas, teliosporas y oosporas (Carlile *et al*., 2001; Deacon, 2006).

Existen dos tipos de activación de la germinación. El primero consiste en una corta incubación de los propágulos a una temperatura elevada (40-75 °C) y el segundo consiste en el tratamiento de los propágulos con diferentes compuestos químicos tales como detergentes, ácidos orgánicos, alcoholes, solventes o sustancias estimulantes como por ejemplo, sustancias volátiles o exógenas como compuestos volátiles producidos por otros organismos (Garraway & Evans, 1984).

En cuanto a la dormancia exógena se considera que el desarrollo está detenido por condiciones físicas o químicas desfavorables del ambiente. En general, este tipo de dormancia se presenta en los conidios y esporas de origen asexual. Para romper el estado de dormancia exógena basta con restablecer las condiciones óptimas para el crecimiento vegetativo (Griffin, 1994; Deacon, 2006).

Los mecanismos que establecen y mantienen la dormancia son diversos y algunos de ellos son aún desconocidos. Entre ellos podemos mencionar la disminución de la permeabilidad, sin embargo, los propágulos no son impermeables al oxígeno, el agua y a los iones calcio y sodio (Griffin, 1994); la compartimentalización, que es un proceso de separación física de componentes, como en el caso de una enzima y de su sustrato: trehalasa en la pared de la ascospora de *N. crassa* y el sustrato en el citoplasma (Hecker & Sussman, 1974); la separación de una enzima en subunidades (Stade & Brambl, 1981) y, por último, la presencia de autoinhibidores que previenen la germinación (Breeuwer *et al*., 1997), como por ejemplo en el caso del metil-cis-3-4 dimetiloxycinamato (MDC) en las uredosporas de *Uromyces phaseoli* G. Winter que previene la disolución del tapón del poro por donde nace el tubo germinal y del 5-iso-butiroxi-β-ionona (quiesoma), que inhibe la síntesis de proteínas, impidiendo que los ribosomas se ensamblen (Macko *et al*., 1972; Griffin, 1994).

En general, los propágulos en dormancia poseen ciertas características ultraestructurales, de composición química y metabólicas que los diferencian de su fase somática y de los propágulos en germinación (Van Etten *et al*., 1983).

En primer lugar, las diferencias ultraestructurales que se presentan son variaciones en la estructura de la pared como por ejemplo más capas y presencia de pigmentos. Además, el retículo endoplásmico es de forma diferente y más escaso. Los propágulos de dormancia presentan estructuras de reserva de nutrientes como cuerpos lipídicos y gránulos de glucógeno. Existen también diferencias en el número o forma de las mitocondrias y en el grosor de la membrana plasmática (Hawker & Madelin, 1976; Van Etten *et al*., 1983).

En cuanto a la composición química, los propágulos contienen carbohidratos o lípidos de reserva como la trehalosa que puede representar cerca del 10 al 30% del peso seco del hongo, polioles como glicerol, manitol, eritritol o arabitol, lípidos como ácidos grasos, esteroles y poliquétidos. Por ejemplo, en *Neurospora* spp. los conidios están constituidos en un 90% de lípidos fosfolípidos, mientras que el micelio solamente contiene de 3 a 4% de lípidos fosfolípidos (Hawker & Madelin, 1976).

A nivel metabólico los propágulos en dormancia poseen una tasa respiratoria menor que el micelio en términos del oxígeno tomado. El bajo consumo de oxígeno se debe a deficiencias en el sustrato disponible (ácido pirúvico, acetil CoA). El contenido de agua en el interior de los propágulos es menor comparado con el de las células vegetativas (Hawker & Madelin, 1976).

GERMINACIÓN **DE PROPÁGULOS**

La germinación es un proceso relativamente simple en el cual una célula que no está creciendo y con funciones metabólicas disminuidas, responde a cambios internos o en el ambiente y reactiva sus procesos fisiológicos y sus funciones genéticas para producir células que crecen rápidamente (Van Etten *et al*., 1983). Corresponde al primer estadio irreversible que puede ser detectado y reconocible como diferente del propágulo en dormancia, en términos de cambios morfológicos, citológicos, fisiológicos y bioquímicos (Sussman, 1976). Algunos de estos cambios pueden ser detectados pocos minutos después de poner el propágulo en condiciones de germinación. Los factores que inducen la germinación pueden ser humedad, nutrientes, temperatura, químicos y autoinductores (Van Etten *et al*., 1983).

Durante el proceso de germinación se detectan cambios en diferentes niveles; en la ultraestructura por formación de una vacuola como resultado del desplazamiento total del citoplasma al tubo germinal; en la pared del tubo, la cual puede ser diferente de la pared del propágulo (*Mucor* sp.) o puede ser igual (*Geotrichum*); en la respiración, porque hay un aumento en la toma de oxígeno (10-30 veces); en el metabolismo de los lípidos ya que ocurre una oxidación respiratoria de lípidos durante la germinación lo cual genera agua; en el metabolismo proteico y de ácidos nucleicos, debido a que aumenta la síntesis de proteínas y de ácidos nucleicos (ARN y ADN) y el ADN comienza a sintetizarse después de iniciada la síntesis de ARN y proteínas pero antes o al tiempo de aparecer el tubo germinal y finalmente puede haber aparición y desaparición de moléculas pequeñas (aminoácidos) (Van Etten *et al*., 1983).

La germinación puede dividirse en dos fases: la fase de hinchamiento y la fase en la que se rompe la pared y se inicia el tubo germinal (Garraway & Evans, 1984).

La fase de hinchamiento abarca la toma de agua y aumento de su contenido dentro de la célula y el aumento de tamaño (diámetro 2 o 3 veces mayor) que ocurre en un tiempo variable y depende del hongo y de las condiciones ambientales (Garraway & Evans, 1984).

La segunda fase involucra el rompimiento de la pared original del propágulo y el inicio del tubo germinal. En esta fase hay acumulación de vesículas en el punto de emergencia, aumenta el número y el tamaño de las mitocondrias, comienza a crecer el tubo y al alcanzar cierta longitud hay formación de un septo, comienza a ramificarse y entonces se considera una hifa. En los hongos septados estas ramificaciones se presentan después de formado el primer septo y ocurren en el segmento posterior a éste (Van Etten *et al*., 1983).

Este tema es muy importante y de gran interés ya que la mayoría de los hongos que causan enfermedades en plantas, animales y hombres, son diseminados por propágulos y el ciclo de la enfermedad se inicia cuando el propágulo germina. Además, los estudios sobre dormancia y germinación pueden mejorar la comprensión de los procesos fundamentales que regulan el desarrollo celular de los hongos. Recientemente se han descrito los mecanismos moleculares involucrados en el proceso de germinación, en particular en *A. fumigatus*, en el cual los conidios dormantes sufren un cambio de metabolismo fermentativo a respiratorio (Lamarre *et al*., 2008). Es de especial interés que algunos hongos patógenos de plantas

necesitan de un estímulo físico del hospedero para iniciar el proceso de germinación de sus conidios (Osherov & May, 2001).

DISPERSIÓN

En términos ecológicos, el éxito de un organismo no móvil o sésil como lo es un hongo, radica en poder alcanzar los ambientes propicios para ser colonizados y así poder desarrollarse. De ahí la importancia de la dispersión de los propágulos, ya que es la forma de escapar de un lugar donde los nutrientes se han agotado y encontrar uno donde estén disponibles. Para algunos hongos la dispersión también es necesaria para la reproducción sexual, permitiendo el encuentro de los genomas compatibles (tipos de apareamiento).

En términos generales, el proceso de dispersión está dividido en tres fases: la descarga o liberación (tabla 4.5), el transporte y la deposición (Deacon, 2006). En general, la liberación puede ser pasiva o activa. La liberación pasiva no requiere de energía para llevarse a cabo y en la mayoría de los casos depende de las condiciones ambientales, por ejemplo, *Mucor, Dictyostelium, Acremonium, Verticillium*. En contraste, en la liberación activa se requiere de un gasto de energía para generar ciertos mecanismos que permitan la liberación, por ejemplo, *Pilobolus, Nigrospora, Sordaria* (Griffin, 1994; Deacon, 2006).

En cuanto al transporte, éste puede llevarse a cabo por el aire, el agua, los animales (herbívoros, insectos, roedores y el hombre) o las semillas (Deacon, 2006).

Finalmente, la deposición puede ser mediada con el impacto, sedimentación por gravedad o lavado por lluvia, si los propágulos son transportados por el aire. Si se transportan por el agua la deposición se realiza mediante contacto y adhesión con elementos que se encuentren en el agua o por un proceso de quimiotaxis (Griffin, 1994).

DIMORFISMO

El fenómeno del dimorfismo fue observado inicialmente por Pasteur, quien describe el fenómeno en 1860 en *Mucor rouxii* (Calmette) Wehmer. Este fenómeno tiene un especial interés en micología médica y en agricultura, debido a que muchos hongos patógenos humanos y de

	Propágulos		
	Húmedos-embebidos en mucílago	**Secos**	
	Pasiva	**Activa**	**Pasiva**
Liberación	Lisis de pared y exposición de la gota que contiene propágulos al medio ambiente	Expulsión violenta por explosión de células o estructuras	Movimiento brusco por factores externos de la estructura que da origen
	Acción de las gotas de agua • *Splash* • Disolución del mucílago	Cambios de forma: • Absorción de agua • Desecación	Repulsión electrostática
	Cuando no hay pared que rodee la gota se requiere de una corriente de aire para desprenderla	Balistosporas	
	Natación		

Tabla 4.5. Mecanismos de liberación de propágulos

plantas lo presentan. En la actualidad se conocen diversas definiciones del dimorfismo, de las cuales se destacan las siguientes:

1. Capacidad que tienen algunos hongos de presentar una dualidad fenotípica de forma (Howard, 1988).
2. Condición en la que hay una fase parasitaria de levadura y una saprótrofa de moho (Ainsworth, 1955).
3. Interconversión de crecimiento de levadura a micelio y viceversa, de carácter reversible, controlada por factores ambientales (Romano, 1966).

El fenómeno de dimorfismo depende de los patrones de síntesis de la pared fúngica, ya que esta última determina la morfología de la célula del hongo. En general, la transición de una morfología levaduriforme a una filamentosa representa un aumento en la polarización del crecimiento celular mediado por la redistribución polar de las vesículas secretorias que contienen los factores para la síntesis de pared (Gow, 1995). Estudios moleculares demuestran la existencia de promotores de este fenómeno como es el caso de la proteína de control de división celular (CDC42). Esta proteína es regulada por la temperatura y promueve la formación de un complejo denominado **polarisoma**. Este complejo está involucrado en la formación de filamentos de actina por donde circularán las vesículas secretorias. Estas vesículas serán acopladas posteriormente con el **exocisto**, proteína que finalmente dirigirá las vesículas hacia la membrana plasmática. Se ha observado que levaduras mutantes para el gen CDC42 en temperaturas alrededor de 36 °C, no pueden realizar gemación y en levaduras dimórficas como *C. albicans* no se induce la formación del tubo germinal (Adams *et al*., 1990; Sudbery, 2008).

En patógenos de plantas como es el carbón *Ustilago maydis,* la morfología levaduriforme se presenta cuando se comporta como saprótrofo y cambia a filamentoso para llevar a cabo el proceso de infección. Estudios en medios de cultivo demuestran que los ácidos grasos inducen el estado filamentoso y la expresión del gen MFE que codifica para la enzima multifuncional encargada de la β-oxidación peroxisomal de ácidos grasos requerida para esta transición (Klose & Kronstad, 2006).

En algunos casos, la combinación de ciertos factores permite o no que el dimorfismo se lleve a cabo (tabla 4.6). Por ejemplo, *M. rouxii* requiere de altas concentraciones de CO_2, pero si al mismo tiempo existen altas concentraciones de glucosa no realiza el cambio de forma. Este cambio de forma implica una serie de modificaciones a diferentes niveles como se observa en el caso de *Paracoccidioides brasiliensis* (Splendore) F.P. Almeida (tabla 4.7). En otros patógenos humanos como *Coccidioides immitis* G.W. Stiles y *C. posadasii* M.C. Fisher, G.L. Koenig,

	Micelio	Levadura	
Temperatura	25 °C	37 °C	*Blastomyces dermatitidis*
	25 °C	37 °C	*Paracoccidioides brasiliensis*
	25 °C	37 °C	*Sporothrix schenckii*
	25 °C	37 °C	*Histoplasma capsulatum*
Nutricionales y temperatura	25 °C	Biotina y cisteína 37 °C	*Histoplasma capsulatum*
		Baja glucosa o cisteína	*Candida albicans*
	25 °C	Hidrolisado de caseína, iones, cAMP y dibutiril cGMP. 37 °C	*Sporothrix schenckii*
Concentración de CO_2	Baja	Alta	*Mucor rouxii*

Tabla 4.6. Factores que controlan el fenómeno de dimorfismo en algunos hongos

Aspectos	Temperatura de 20-28 °C ambiente	Temperatura de 37 °C incubadora o en el hombre
Estado	Micelio delgado	Levadura (gemación múltiple)
Grosor de pared	100 nm	150-600 nm
Diámetro	1-3 mm	10-60 mm
Respiración endógena	menor	mayor
Polisacáridos de pared	β-glucano quitina	β-glucano α-glucano quitina
Actividad de β-glucanasa disulfito reductasa	menor	mayor

Tabla 4.7. Algunas diferencias existentes entre el estado levaduriforme y el micelial de *Paracoccidiodes brasiliensis*
Tomado y modificado de Gow (1995)

T.J. White & J.W. Taylor, crecen como mohos saprótrofos entre 25 y 30 °C y en los tejidos del hospedero crecen como esférulas, que son células redondas de un diámetro de aproximadamente 75 µm, dentro de la cual ocurren, por segmentación del citoplasma, la formación de endosporas (Gow, 1995; Franco, 2007).

FOTOTROPISMO

Se conoce como fototropismo el efecto que la luz tiene sobre el crecimiento de un hongo. La respuesta al estímulo lumínico se da en las estructuras de reproducción y es causada por un crecimiento desigual de los lados distal y proximal del elemento iluminado, el fototropismo puede ser positivo o negativo. En el fototropismo positivo, el crecimiento del lado distal es más rápido que el del lado proximal como resultado de la promoción del crecimiento en un lado o la inhibición del crecimiento en el otro. En otras palabras la estructura se dirige a la fuente de luz. Los elementos fúngicos que presentan un fototropismo positivo son: esporangióforos de Zygomycetes como *Phycomyces* Kunze sp., cuellos de los peritecios de Ascomycetes como *Sordaria* Cesati & De Notaris sp. y estípites de Basidiomycota como *Coprinus* Persoon sp. Por otra parte, el fototropismo negativo ocurre cuando la estructura se aleja de la fuente de luz, este fenómeno sólo se ha descrito en los tubos germinales de los hongos patógenos de plantas.

A continuación se expondrán algunos aspectos importantes acerca del fototropismo positivo del esporangióforo de *Phycomyces blakesleeanus* Burgeff, debido a que es el órgano fototrófico mejor estudiado y se ha tomado como modelo de este fenómeno.

Efecto de la luz en el esporangióforo de *Phycomyces blakesleeanus*

Debido a diversos estudios realizados en este campo, se sugiere que el esporangióforo funciona como una lente cilíndrica que enfoca la luz en el lado distal del esporangióforo, lo cual hace que la intensidad de la luz sea mayor en el lado no iluminado que en el lado iluminado. Esto hace que la pared distal se vuelva más plástica, estire más y por tanto se doble hacia la luz (Moore-Landebeck, 1996).

Generalmente, este fenómeno se lleva a cabo en longitudes de onda del azul (440 nm) y se sugiere que los fotorreceptores pueden corresponder a pigmentos como β-caroteno y flavoproteína.

FISIOLOGÍA Y GENÓMICA

Al día de hoy tendríamos que hablar de un antes y un después de la fisiología de hongos (Brambl, 2009; Wilson & Talbot, 2009). Lo que partiría la historia de la fisiología es la era de las ómicas y de la bioinformática. Las ómicas son un grupo de disciplinas que tienen por objetivo el

estudio de una gran cantidad de genes, secuencias, proteínas u otras moléculas a la vez. Sólo mencionaremos en este capítulo la **genómica**, **transcriptómica**, **proteómica** y **metabolómica**. La genómica es un área en la cual se consideran, estudian y caracterizan grandes conjuntos de datos de secuencias de genes, incluyendo la secuencia de genomas completos. La transcriptómica pretende conocer y caracterizar todas las secuencias transcritas de un organismo o célula en un momento dado. La proteómica tiene por objetivo la caracterización de las proteínas y, la metabolómica, de los metabolitos producidos por una célula, órgano u organismo en un momento dado. Las tecnologías usadas en cada una son particulares pero los adelantos tecnológicos en los últimos años han hecho realidad estas áreas de estudio. Por su lado, la **bioinformática** es una disciplina que ha surgido por la necesidad de la manipulación y estudio de estos grandes conjuntos de datos, ya sean secuencias de ADN, ARN, proteínas o metabolitos. La bioinformática combina entonces técnicas computacionales y la información biológica para generar conocimiento holístico de sistemas (células, órganos, organismos).

Comencemos por la secuenciación de genes y genomas. Cada día es menos costoso secuenciar fragmentos de ADN incluso genomas enteros. Los avances en las tecnologías de secuenciación se han basado en tres conceptos o principios, que de hecho son los mismos conceptos que revolucionaron los circuitos integrados: **integración**, **miniaturización** y **paralelización**. De la mano de estos conceptos y de los avances experimentales en técnicas básicas de biología molecular como la PCR en emulsión, la PCR en puente sobre soportes sólidos se ha posibilitado el bajar los costos y disminuir los tiempos necesarios para obtener miles de secuencias de ácidos nucleicos.

Pero, ¿de qué sirve conocer la secuencia de genes y genomas? La secuencia bruta de genes y genomas permite, en primer lugar, hacer el inventario de los genes centrales del metabolismo general o de un metabolismo particular, como el metabolismo del carbono o de los genes involucrados en las rutas de señalización o los genes que determinan la patogenicidad o virulencia de un hongo. Y de esta manera surgen inmediatamente las aplicaciones, ¿podemos reducir la virulencia de un hongo? ¿Podemos alterar el metabolismo de un hongo para que de manera más eficiente produzca una enzima clave en la producción de biocombustibles?

Por otro lado, al tener la secuencia genómica de varios hongos podemos compararlos. Este simple ejercicio de comparación abarca toda un área de investigación llamada **genómica comparativa**. Al comparar podemos responder, por ejemplo, ¿qué genes hacen que un hongo sea simbionte y otro muy relacionado sea parásito?

De la misma manera, el conocimiento de las proteínas y de los metabolitos nos ayuda a entender la fisiología de un hongo de forma más completa. Cómo crece el hongo, cómo es su nutrición cuando cambiamos el medio en el que está, etcétera. Sin embargo, es difícil imaginar cómo se puede integrar toda esta información, genómica, proteómica, metabolómica sin recurrir a herramientas computacionales, y es ahí cuando entra en juego la bioinformática. La bioinformática no sólo sirve para almacenar estos conjuntos grandes de datos sino para analizarlos. Por ejemplo, si tenemos un conjunto de cincuenta genomas de hongos, con un tamaño promedio por genoma de 20 millones de pares de bases, estamos hablando de bases de datos con 1000 millones de caracteres por analizar. La bioinformática nos permite de manera ágil y eficiente buscar en esas cadenas de caracteres todos los genes que intervienen en el metabolismo del nitrógeno.

BIBLIOGRAFÍA

Adams, A., D. Johnson, R. Longnecker, B. Sloat, J. Pringle. 1990. CDC42 and CDC43, two additional genes involved in budding and the establishment of cell polarity in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Journal of Cell Biology, 111: 131–142.

Alexopoulos, C. J., C.W. Mims & M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York., E. U.

An, K.-D., Nishida, H., Miura, Y. & Yokota, A. 2002. Aminoadipate reductase gene: a new fungal-specific gene for comparative evolutionary analyses. *BMC Evolutionary Biology* 2, 6.

Bartnicki-García, S. 2006. Chitosomes: past, present and future. FEMS Yeast Research, 6: 957-965

—., F. Hergert & G. Gierz. 1989. Computer simulation of fungal morphogenesis and the mathematical basis for hyphal (tip) growth. Protoplasma, 153: 46-57.

—., & W. J. Nickerson. 1961. Thiamine and nicotinic acid: anaerobic growth factors for Mucor Rouxii. Journal of Bacteriology, 82:142-148.

Bähler, J. 2005. Cell-Cycle control of gene expression in budding and fission yeast. Annual Review of Genetics, 39: 69–94.

Barhoom, S., & A. Sharon. 2004. cAMP regulation of "pathogenic" and "saprophytic" fungal spore germination. Fungal Genetics and Biology. 41**,** 317-326.

Bhabhra, R., D. Richie, H. Kim, W. C. Nierman, J. Fortwendel, J. P. Aris, J. C. Rhodes & D. S. Askew. 2008. Impaired Ribosome

Biogenesis Disrupts the Integration between Morphogenesis and Nuclear Duplication during the Germination of *Aspergillus fumigatus*. Eukaryotic Cell, 7: 575-583.

Brambl, R. 2009. Fungal physiology and the origins of molecular biology. Microbiology, 155: 3799-3809.

Breeuwer, P., J.C., De Reu, J., Drocourt, F.M., Rombouts, & T. Abee. 1997. Nonanoic Acid, a Fungal Self-Inhibitor, Prevents Germination of Rhizopus oligosporus Sporangiospores by Dissipation of the pH Gradient. Appl. Environ. Microbiol. 63: 178-185

Brust, D., A. Hamann & H. Osiewacz. 2009. Apoptosis in fungal mdevelopment and ageing. Pp. 64-78. En: Esser, K. (Ed). The Mycota Vol. XV, Physiology and genetics selected basic and applied aspects. Springer, New York, USA.

Burnett, J. 2003. Genetic markers for population studies- I Morphological, physiocological, and cytological markers. Chapter 2, Pp. 31-32. *En*: Burnett, J. (Ed). Fungal populations and species. Oxford University Press, New York. USA.

Buswell, J. 1991. Fungal degradation of lignin. Pp. 425-428. En: Arora, D. K., B. Rai, K. G. Mukerji & G. R. Knudsen (Eds). Handbook of applied Mycology. Soil and Plants, Vol. 1. Marcel Dekker, INC. New York, E.U.

Casadevall, A. J. D. Nosanchuk, P. Williamson & M. L. Rodrigues. 2009. Vesicular transport across the fungal cell wall. Trends in Microbiology, 17: 158-162.

Christensen, M. J., R. J. Bennett, H. A. Ansari, H. Koga, R. D. Johnson, G. T. Bryan, W. R. Simpson, J. P. Koolaard, E. M. Nickless & C. R. Voisey. 2008. *Epichloë* endophytes grow by intercalary hyphal extension in elongating grass leaves. Fungal Genetics and Biology, 45: 84–93.

Chu, K. T., H. X. Wang & T. B. NG. 2006. Chapter 19, Fungal peptides with antifungal activity. Pp. 125-129. *En*: Kastin, A. (Ed). Handbook of Biologically active peptides. Academic Press, LA, USA.

Davis, M. R. & K. H. Wong. 2010. Nitrogen metabolism in filamentous fungi. Pp. 325-338. En: Borkovih, K. & D. Ebbole (Eds). Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. ASM Press, New York, E.U.

Deacon, J. 2006. Fungal Biology. Fourth Edition. Blackwell Publishing. Malden.

De Souza, C. & S. Osmani. 2010. Mitotic cell cycle control. Chapter 6. Pp. 63. *En*: Borkovih, K. & D. Ebbole (Eds). Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. ASM Press, New York, E.U.

Dieguez-Uribeondo, J., G. Gierz & S. Bartnicki-Garcia. 2004. Image analysis of hyphal morphogenesis in Saprolegniaceae (Oomycetes). Fungal Genetics and Biology, 41: 293–307.

Eijsink, V. G. H., Vaaje-Kolstad, G., VÅrum, K. M. & Horn, S. J. 2008. Towards new enzymes for biofuels: lessons from chitinase research. *Trends in Biotechnology* 26, 228-235.

Finlay, R. D. & D. J. Read. 1986. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. Translocation of '"C-labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium. New Phytologist, 103: 143-156.

Fischer, D. 1977. Induction of yeast-like growth in Mucorales by systemic fungicides and other compounds. Transaction of the British Mycological Society, 68: 397-402.

Franco, L. 2007. Coccidioides spp. Pp. 763-765. *En*: Díaz F.J., S. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A.E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo, & J. Robledo (Eds). Fundamentos Básicos de Medicina. Microbiología de las Infecciones Humanas. Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB). Medellín, Colombia.

Fuller, Melvin S. Edited by. 1978. Lower Fungi In The Laboratory. The Department of Botany, University of Georgia, Athens, Georgia.

Garraway, M. O. *& R. C. Evans*. 1984. Fungal Nutrition and Physiology. A Wiley – Interscience Publication, John Wiley & Sons. New York, E. U.

Gow, N. R. 1995. Yeast-Hyphal Dimorphism. Pp. 403-422. *En*: Gow, N. R. & G. M. Gadd (Eds). The growing fungus. Chapman & Hall. Londres, Reino Unido.

Griffin, David H. 1994. Fungal Physiology. Second Edition. Wiley-Liss. A John Wiley & Sons, INC. New York.

Grove, S. & C. Bracker. 1970. Protoplasmic organization of hyphal tips among Fungi: Vesicles and Spitzenkorper. Journal of Bacteriology, 104: 989-1009.

Gulati, H. K., B. S. Chadha & H. S. Saini. 2007. Production, purification and characterization of thermostable phytase from thermophilic fungus *Thermomyces lanuginosus* TL-7. Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica, 54 (2): 121–138

Haas, H., M. Eisendle & B. G. Turgeon. 2008. *Siderophores in Fungal Physiology and Virulence Annual Review of Phytopathology,* 46:149–87.

Harris, S. D., N. D. Read, R. W. Roberson, B. Shaw, S. Seiler, M. Plamann & M. Momany. 2005. *Polarisome Meets Spitzenkörper: Microscopy, Genetics, and Genomics Converge. Eukaryotic cell,* 4: 225–229.

Hawker, L.E. & M.F. Madelin. 1976. The dormant spore. *En*: The Fungal Spore: Form and Function. Weber, D.J. & W. M. Hess (Eds). Wiley, Nueva York, pp.1-70.

Heath, I.B. 1990. Tip Growth in Plant and Fungal Cells. Academic Press, INC. New York.

Hecker, L. I., & A. S. Sussman. 1973. Localization of trehalase in the ascospores of *Neurospora*: relation to ascospore dormancy and germination. J. Bacteriol. 115:592–599.

Hynes, M. 2010. Gluconeogenesis. Pp. 312 y 314. *En*: Borkovih, K. & D. Ebbole (Eds). Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. ASM Press, New York, E.U.

Isaac, S. 1996. What are the factors that contribute to the onset of autolysis in fungal hyphae and odes the process confer any ecological advantage? Mycologist, 10: 158-159.

Jennings, D.H. & Lysek G. 1996. Fungal Biology. Understanding the fungal lifestyle. BIOS Scientific Publishers. Oxford.

Keller, N. P., G. Truner & J. Bennett. 2005. Fungal secondary metabolism – from biochemistry to genomics. Nature Reviews, Microbiology, 3: 937-947.

Keller, N. P. & T. M. Hohn. 1997, Metabolic Pathway Gene Clusters in Filamentous Fungi. Fungal Genetics and Biology, 21: 17-29.

Kendrick, B. 2000. The fifth Kingdom, third edition. Mycologue Publications, Focus Publishing. Newburyport, USA.

Kersten, P. & D. Cullen. 2007. Extracellular oxidative systems of the lignin-degrading Basidiomycete *Phanerochaete chrysosporium*. Fungal Genetics and Biology, 44: 77–87.

Khachatourians, G.G. & S.S. Qazi. 2008. Entomopathogenic Fungi: Biochemistry and Molecular Biology. *En*: Esser, K. (Ed). The Mycota: A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research. Vol.VI. Brakhage, A. A. & F. P, Zipfel (Eds). Human and Animal Relationships. 2da Edición. Springer- Verlag, Berlin.

Kronstad, J. & J. W. Kronstad. 2006. The Multifunctional β-Oxidation Enzyme Is Required for Full Symptom Development by the Biotrophic Maize Pathogen *Ustilago maydis*. Eukaryot Cell, 5(12): 2047–2061.

Kubicek, C., V. Seidl & B. Seiboth. 2010. Plant cell wall and Chitin degradation. Pp. 396-413. *En*: Borkovih, K. & D. Ebbole (Eds). Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. ASM Press, New York, E.U.

Kubo, Y., Y. Takano, N. Endo, N. Yasuda, S. Tajima & I. F urusawa. 1996. *Cloning and structural analysis of the melanin biosynthesis gene SCD1 encoding scytalone dehydratase in Colletotrichum lagenariu*. Applied and Environmental Microbiology, 62: 4340-4344.

Lamarre, C., S. Sokol, J.-P. Debeaupuis, C. Henry, C. Lacroix, P. Glaser, J.-Y. Coppée, J.-M. François & J.-P. Latgé. 2008. Transcriptomic analysis of the exit from dormancy of *Aspergillus fumigatus* conidia. BMC Genomics, 9: 1-15.

Leslie, J.F. & K. A. Zeller. 1996. Heterocaryon incompatibility in fungi – more than just another way to die. Journal of genetics, 75:415-424.

Lewis, D. H. & D. C Smith. 1967. Sugar alcohols (polyols) in fungi and greenplants. New Phytologist, 66:185-204.

Lindahl, B & S. Olsson. 2004. Fungal translocation –creating and responding to environmental heterogeneity. Mycologist, 18: 79-88.

Liu, Yi, Bell-Pedersen, Deborah. 2006. Circadian Rhythms in Neurospora crassa and Other Filamentous Fungi. Eukaryotic Cell 5: 1184-1193.

Lu, B. C. K. 2006. Programmed cell death in Fungi. Pp. 178-179. *En*: Kües, U. & Fisher (Eds). The Mycota, Growth, Differentiation and Sexuality. 2nd Edition. Springer, Berlin, Alemania.

Macko, V., R. C., Staples, J. A. A., Renwick & J. Pirone. 1972. Germination self-inhibitors of rust uredospores. Physiological Plant Pathology 2: 347-355.

Mayser, P. A., S. K. Lang & W. Hort. 2008. Pathogenicity of *Malassezia* Yeasts. *En*: Esser, K. (Ed). The Mycota: A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research. Vol.VI. Brakhage, A. A. & F. P, Zipfel (Eds). Human and Animal Relationships. 2da Edición. Springer- Verlag, Berlin.

McInerny, C. J. 2004. Cell cycle-regulated transcription in fission yeast. Biochemical Society Transactions, 32: 967-972.

Moore-Landecker, E. 1996. Fundamentals of the Fungi. Fourth Edition. Prentice hall. New Jersey, E.U.

Moss, M.O. 2002. Teaching Tecnhiques for Mycology: 17. The phototropic response of *Phycomyces blakesleeanus*. Mycologist. 16, 23-26.

Ng, T. B. & H. X. Wang. 2006. Chapter 21, Fungal peptides with ribonuclease activity. Pp. 137-143. *En*: Kastin, A. (Ed). Handbook of Biologically active peptides. Academic Press, LA, E.U.

Noor, S. & N. S. Punekar. 2005. Allosteric NADP-glutamate dehydrogenase from aspergilli: purification, characterization and implications for metabolic regulation at the carbon–nitrogen interface. Microbiology, 151: 1409–1419.

Orpin, C. G. 1994. Anaerobic Fungi: Taxonomy, Biology, and Distribution in Nature. *En* Mountfort, D. O. & C.G. Orpin (Eds). Anaerobic Fungi: Biology: Ecology, and Function. CRC Press. New York, E.U.

Osherov, N. & G.S, May. 2001. The molecular mechanisms of conidial germination. FEMS Microbiology Letters. 199: 153-160.

Osherov, N. & O. Yarden. 2010. The cell wall of filamentous Fungi. Pp. 229. *En*: Borkovih, K. & D. Ebbole (Eds). Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. ASM Press, New York, E.U.

Pérez-Moreno, J. & D. Read. 2004. Los hongos ectomicorrízicos, lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en la naturaleza. Interciencia, 29: 239-247.

Phillpot, C. 2006. Iron uptake in fungi: A system for every source. Biochimica et Biophysica Acta, 1763: 636-645.

Pilsyk, S., R. Natorff, M. Sienko & Andrzej Paszewski. 2007. Sulfate transport in *Aspergillus nidulans*: A novel gene encoding alternative sulfate transporter. Fungal Genetics and Biology, 44: 715-725.

Pine, L. 1957. Studies on the growth of *Histoplasma capsulatum*. Journal of Bacteriology, 74: 239–245.

Prosser, J. I. 1995. Mathematical Modelling of fungal growth. Pp. 322-324. *En*: Gow, N. A. & G. Gadd. (Eds). The growing fungus. Chapman & Hall, New York, USA.

Purschwitz, J., S. Müller, C. Kastner & R. Fischer. 2006. Seeing the rainbow: light sensing in fungi. Current Opinion in Microbiology, 9: 566–571.

Ramsdale, M. 2006. Programmed cell death and apoptosis in Fungi. Pp. 113-146. *En*: Esser, K. (Ed). The Mycota, Vol. XIII, Fungal Genomics. Springer- New York, USA.

Riquelme, M. & S. Bartnicki-García. 2008. Advances in understanding hyphal morphogenesis: Ontogeny, phylogeny and cellular localization of chitin synthases. Fungal Biology Reviews, 22: 56-70.

Rittenour, W. H. Si & S. Harris. 2009. Hyphal morphogenesis in *Aspergillus nidulans*. Fungal Biology Review, 23: 20-29.

Roberson, R. W., M. Abril, M. Blackwell, P. Letcher, D. McLaughlin, R. Mouriño-Perez, M. Riquelme & M. Uchida. 2010. Hyphal structure. Pp. 8-24. *En*: Borkovih, K. & D. Ebbole (Eds). Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. ASM Press, New York, E.U.

Robinson, J. H., C. Anthony & W. T. Drabble. 1973. The acidic amino-acid permease of *Aspergillus nidulans.* Journal of General Microbiology, 79: 53-63

Robson, G. D. 2006. Programmed cell death in the aspergilli and other filamentous fungi. Medical Mycology, 44: S109-S114.

Rubio, M., R. Runco, & A. R. Navarro. 2002. Invertase from a strain of Rhodotorula glutinis. Phytochemistry, 61: 605–609

Scully, L. R. & M. J. Bidochka. 2006. A cysteine/methionine auxotroph of the opportunistic fungus Aspergillus flavus is associated with host-range restriction: a model for emerging diseases. Microbiology, 152: 223–232.

Seidl, V. 2008. Chitinases of filamentous fungi: a large group of diverse proteins with multiple physiological functions. Fungal Biology Reviews, 22: 36–42.

Shütte, K. 1956. Translocation in the fungi. New Phytologist, 55: 164-182.

Smith J.E. & D.R. Berry. 1974. An Introduction to Biochemistry of Fungal Development. p. 290. Academic Press. London, Reino Unido.

Stade, S & R. Brambl. 1981. Mitochondrial biogenesis during fungal spore germination: respiration and cytochrome c oxidase in Neurospora crassa. J. Bacteriol. 1981 147: 757-767

Sudbery, P. 2008. Regulation of polarised growth in fungi. Fungal Biology Reviews, 22: 44 -55.

Sussman, A. S. 1976. Activators of Fungal Spore Germination. *En*: The Fungal Spore: Form and Function. Weber, D.J. & W. M. Hess (Eds). Wiley, New York, pp. 101-138.

Tisch, D. & M. Schmoll. 2010. Light regulation of metabolic pathways in fungi. Applied Microbiology and Biotechnology. 85:1259–1277.

Torres, A. S. M. Li, S. Roussos & M. Vert. 1996. Screening of Microorganisms for Biodegradation of Poly(Lactic Acid) and Lactic Acid-Containing Polymers. Applied and Environmental Microbiology, 62: 2393-2397.

Turgeon, B. G. & K. Bushley. 2010. Secondary metabolism. Pp. 376-395. *En*: Borkovih, K. & D. Ebbole (Eds). Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. ASM Press, New York, E.U.

Urech, K. M. Durr, T. Boller & A. Wiemken. 1978. Localization of polyphosphate in vacuoles of *Saccharomyces cerevisiae*. Archives of Microbiology, 116: 275-278.

Van Etten, J. L., K. R. Dahlberg & G. M. Russo. 1983. Fungal Spore Germination. *En* Fungal differentiation. A contemporary Synthesis. Smith J.E. (Ed). Marcel Dekker, Inc. New York, E.U.

Van Wetter, M., H. Wösten, J. Sietsma & J. Wessels. 2000. Hydrophobin Gene Expression Affects Hyphal Wall Composition in *Schizophyllum commune.* Fungal Genetics and Biology, 31: 99-104.

Vargas, M.M, J. M. Aronson & R. W. Roberson. 1993. The cytoplasmic organization of hyphal tip cells in the fungus *Allomyces macrogynus.* Protoplasma. 176:43-52.

Walker, G. M & N. A. White. 2005. Introduction to Fungal Physiology. P.1-34. *En*: Kavanagh, K. (Ed). Fungi: Biology and Applications. Wiley & Sons, West Sussex, England.

Wang, Z., Zhuge, J., Fang, H. & Prior, B. A. 2001. Glycerol production by microbial fermentation: A review. *Biotechnology Advances* 19, 201-223.

Ward, O. P., W. M. Qin, J. Dhanjoon, J. Ye & A. Singh. 2006. Physiology and Biotechnology of *Aspergillus*. Advances in Applied Microbiology, 58: 1-75.

Weber, R. 2002. Vacuoles and the fungal lifestyle. Mycologist, 16: 10-20.

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3rd ed. Cambridge University Press. New York, USA.

Weissman, K. J. 2008. Anatomy of a fungal polyketide synthase. Science, 320: 186-187.

Weitz, H. 2004. Naturally bioluminescent fungi. Mycologist, 18:4-5.

Wessels, J. G. 1990. Role of the cell wall architecture in fungal tip growth generation. Pp. 1- 29. *En*: Heath, I. B. (Ed). Tip growth in plant and fungal cells. Academic Press, New York, E.U.

Wessels, J. G. 2000. Hydrophobins, unique fungal proteins. Mycologist, 14: 153-159.

Wheeler, M.H. & A. A. Bell.1988. Melanins and their importance in pathogenic fungi. Pp. 338-387. *En*: Current Topics in Medical Mycology, 2,. Springer, New York.

Wilcoxson, R., & T. W. Sudia. 1968. Translocation in fungi. The Botanical Review, 34: 32-50.

Wilson, R. & N. Talbot. 2009. Ufngal physiology – a future perspective. Microbiology, 155: 3810-3815.

Whitaker, A. 1976. Aminoacid transport into fungi: An essay. Transactions of the British Mycological Society, 67: 365-376.

Woodward, J.R. & H.L. Kornberg.1980. Membrane proteins associated with amino acid transport by yeast (*Saccharomyces cerevisiae*). Biochemestry Journal, 192: 659-664.

Wykoff, D. & E. K. O'Shea. 2001. Phosphate transport and sensing in *Saccharomyces cerevisiae.* Genetics 159: 1491–1499.

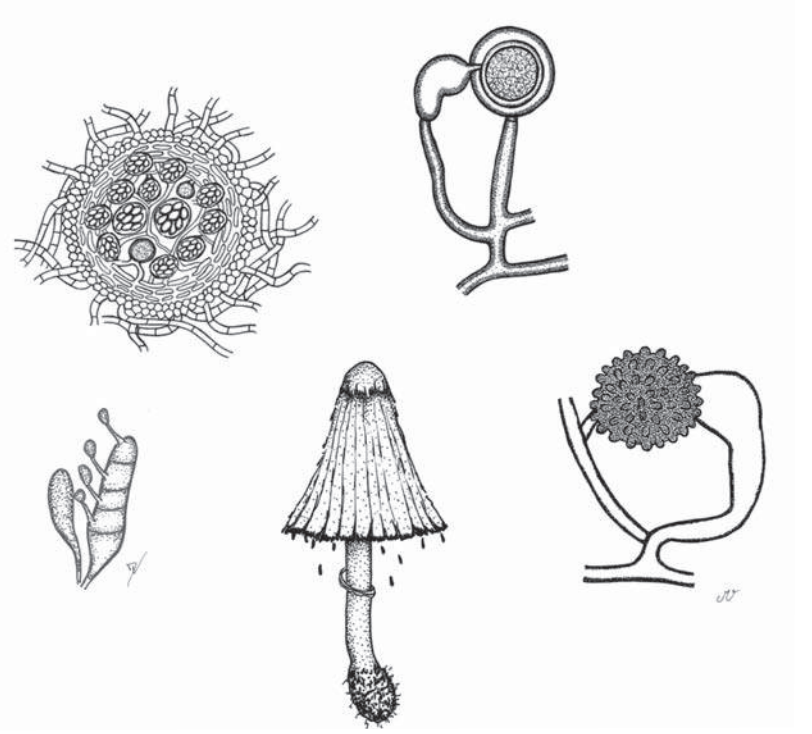
Zabriskie TM & Jackson MD. 2000. Lysine biosynthesis and metabolism in fungi. Natural Product Reports. 17(1):85–97.

CAPÍTULO
5

REPRODUCCIÓN

REPRODUCCIÓN EN LOS HONGOS

REPRODUCCIÓN SEXUAL



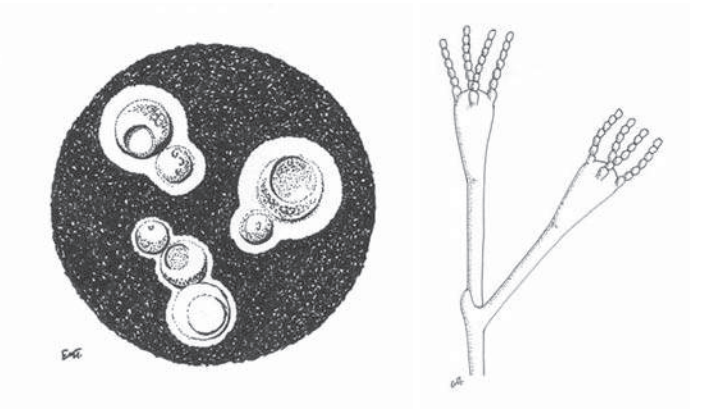


Fig. 5.1. *Cryptococcus neoformans* (anamorfo) (izq.); *Filobasidiella neoformans* (teleomorfo) (der.)
Esquema: Edgar Medina

REPRODUCCIÓN **EN LOS HONGOS**

La reproducción es considerada como la formación de nuevos individuos que conservan las características típicas de la especie. En los hongos se presentan dos tipos de reproducción: **sexual** y **asexual**. Adicionalmente, existe un caso especial en el que los hongos consiguen variabilidad genética sin que haya reproducción sexual. Este fenómeno es conocido como **parasexualidad.**

Las fases de reproducción, sexual y asexual, de los hongos reciben nombres diferentes. La fase sexual se conoce como **teleomorfo,** mientras que la asexual corresponde al **anamorfo**. El hongo como organismo total, en todas sus formas y fases recibe el nombre de **holomorfo** (fig. 5.1) (Hennebert & Weresub, 1977; Ulloa & Hanlin, 2006). Bajo el Código Internacional de Nomenclatura Botánica, que hasta el momento rige el nombre científico de los hongos, es permitido nombrar el teleomorfo y el anamorfo con nombres científicos diferentes. Cuando se establece que el anamorfo y el teleomorfo son estados de una misma especie el nombre del teleomorfo cubre los dos estados (Kirk *et al*., 2008).

La mayoría de los hongos tienen la capacidad de producir las estructuras de reproducción en una porción de su talo y se conocen como **eucárpicos.** En contraste, en algunos hongos el talo puede convertirse completamente en estructuras de reproducción, de tal manera que la fase vegetativa y la reproductiva nunca se encuentran al mismo tiempo. Estos hongos se conocen como **holocárpicos** (Ulloa & Hanlin, 2006; Kirk *et al.,* 2008).

REPRODUCCIÓN SEXUAL

La reproducción sexual es responsable de la recombinación genética que origina nuevos genotipos y permite la adaptación de los hongos a una gran variedad de ambientes. En efecto, la ocurrencia de este tipo de reproducción está regulado por factores ambientales, nutricionales y genéticos y se da cuando las condiciones son apropiadas. Los propágulos de origen sexual generalmente poseen paredes gruesas o pigmentadas que les permiten actuar como estructuras de resistencia en condiciones adversas.

Los órganos sexuales de los hongos se denominan **gametangios** y pueden ser **isogametangios** si son morfológicamente iguales y funcionalmente diferentes y **anisogametangios** si son morfológica y funcionalmente diferentes. De igual forma, estos pueden producir **isogametos** o **anisogametos**. Los gametos de los hongos pueden ser móviles (**planogametos**) como ocurre en hongos verdaderos acuáticos. La mayoría de los hongos son **heterotálicos** o autoestériles, debido a que requieren dos talos compatibles (+/-; AA′, o aα) para formar el dicarión. El tipo de apareamiento (*mating-type*) está codificado genéticamente y puede involucrar un locus, en cuyo caso se conoce como compatibilidad bipolar, o dos loci, lo que corresponde a una compatibilidad tetrapolar, como en algunos hongos del filo Basidiomycota (AB/A'B') (v. capítulo 7). Adicionalmente, algunos hongos tienen la capacidad de adquirir la condición dicariótica sin necesidad de aparearse con otra cepa, estos hongos se conocen como **homotálicos** o autofértiles (Alexopoulos *et al.,* 1996; Ulloa & Hanlin, 2006; Debuchy & Turgeon, 2006).

Inicialmente en el ciclo de reproducción sexual ocurren eventos de diferenciación sexual y en algunos hongos pueden ocurrir procesos fisiológicos, como la **telemorfosis** y el **cigotropismo** ambos fenómenos controlados por feromonas. La telemorfosis ocurre cuando una hifa estimula a otra mediante la secreción, desde cierta distancia, de feromonas, provocando en la otra cambios fisiológicos y morfológicos, como sucede en *Achlya bisexualis* Coker & Couch; el cigotropismo es un fenómeno en el que las hifas crecen y se curvan una hacia la otra de manera recíproca, como resultado de una estimulación mutua por una feromona, hasta que se tocan y se fusionan, como sucede en los progametangios de algunos Mucorales. La diferenciación sexual es la formación de estructuras especializadas de apareamiento, que usualmente se describen como +/-, AA′, aα o femeninas/masculinas (Staben, 1995; Burnett, 2003; Ulloa & Hanlin, 2006).

Una vez ocurre esta etapa inicial de diferenciación morfológica y de reconocimiento, la pared de las dos células especializadas se disuelve y como consecuencia se fusionan sus citoplasmas permitiendo que los núcleos haploides de las dos células compatibles queden ubicados en un mismo citoplasma, esta etapa se conoce como **plasmogamia**. Una vez se ha realizado la plasmogamia, el hongo cambia de una condición monocariótica, es decir que posee núcleos uniformes genéticamente, a una dicariótica, con núcleos diferentes genéticamente. Después de esta etapa ocurre la **cariogamia** que es la fusión de los dos núcleos haploides compatibles, formando el núcleo diploide. En la última etapa se da un proceso conocido como **meiosis**, en la que ocurren eventos de recombinación de ADN y entrecruzamientos en los cromosomas resultando en la formación de núcleos haploides que mediante la **esporogénesis** formarán las diferentes esporas sexuales haploides (**basidiosporas** y **ascosporas**). Es importante tener en cuenta que los organismos del filo Oomycota son diploides y la meiosis se da al inicio de la reproducción sexual en los gametangios y no al final de este ciclo, por lo tanto, la espora sexual (**oospora**) es diploide (Griffin, 1994; Staben, 1995; Alexopoulos *et al.,* 1996; Burnett, 2003; Deacon, 2006).

Las etapas del proceso de reproducción sexual pueden ocurrir en lapsos de tiempo cortos o por el contrario uno de ellos puede tomar la mayor parte del ciclo de vida de un hongo. En el caso de los hongos del filo Basidiomycota, después de la plasmogamia hay una fase larga de crecimiento del micelio dicarión o secundario, ocurriendo mitosis en los núcleos compatibles. En los Ascomycota, después de la plasmogamia el estado dicarión puede ocurrir en el cuerpo fructífero en desarrollo, siendo de corta duración (Griffin, 1994; Alexopoulos *et al.,* 1996).

Tipos de esporas de reproducción sexual

El tipo de espora originada en el proceso de reproducción sexual se relaciona con el filo al que pertenece un hongo. Las esporas de los hongos del filo Ascomycota son las ascosporas; para los hongos del filo Basidiomycota son las basidiosporas; para los hongos del filo "Zygomycota" son las cigosporas y para los hongos del filo Oomycota son las oosporas.

Ascos y ascosporas

Las **ascosporas** son las esporas sexuales que producen los hongos pertenecientes al filo Ascomycota. Éstas se

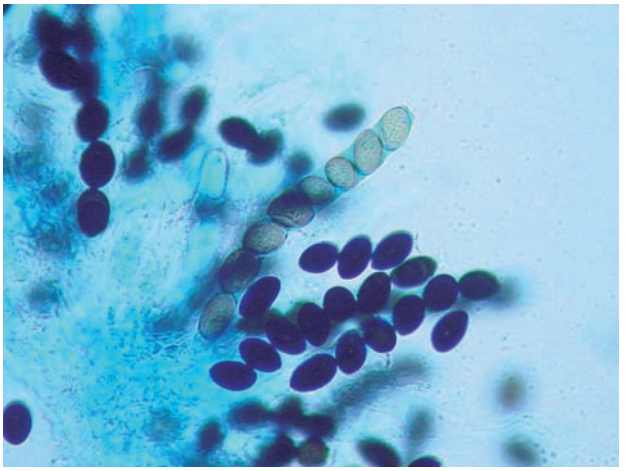


Fig. 5.2. Ascos y ascosporas
Fotografía: LAMFU

forman como resultado de la meiosis, en el interior de una célula con forma de saco que se conoce como **asco** (fig. 5.2). Los ascos contienen un número definido de ascosporas, generalmente ocho. Taxonómicamente la forma de los ascos es muy importante; pueden ser cilíndricos, claviformes, globosos, ovoides a rectangulares, entre otros; también pueden ser sésiles o pedicelados (v. capítulo 10). Las ascosporas también pueden tener tamaños variables, ser unicelulares o septadas, hialinas o pigmentadas y su pared puede ser lisa u ornamentada (Alexopoulos *et al.,* 1996; Ulloa & Hanlin, 2006).

La reproducción sexual en los hongos Ascomycota es heterogámica, es decir que los gametos o gametangios son diferentes desde el punto de vista morfológico y funcional. El gameto masculino o espermacio puede ser una célula; en algunos hongos los conidios pueden también realizar la función de espermacio. El gametangio masculino puede ser una hifa diferenciada o no de la hifa somática; cuando el gametangio es diferenciado se conoce con el nombre de **anteridio**. El gametangio femenino se denomina **ascogonio** y en algunos Ascomycota puede formar la hifa tricógina que es una hifa receptiva que hace contacto con el anteridio y permite el paso de los núcleos anteridiales al ascogonio (Alexopoulos *et al.,* 1996; Gams *et al*., 1987, 1998; Ulloa & Hanlin, 2006).

La plasmogamia ocurre cuando el gametangio o gameto masculino encuentra el femenino o ascogonio. Después de la plasmogamia una hifa especializada, la hifa ascógena, se desprende del ascogonio y se crea una condición dicariótica que se prolonga durante un tiempo corto, y los núcleos compatibles que se encuentran en la hifa ascógena se multiplican por mitosis. Finalmente las hifas ascógenas sufren un doblamiento del ápice ***crozier***,

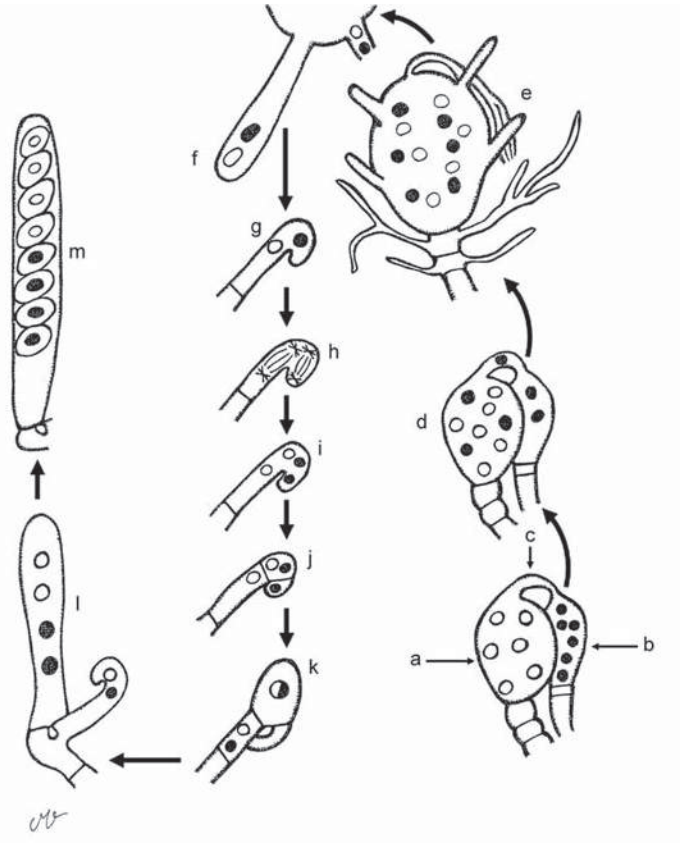


Fig. 5.3. Formación de un asco en Ascomycota. a) ascogonio; b) anteridio; c) tricogina; d) paso del los núcleos anteridiales al ascogonio; e) comienzo de la fase dicarión de un ascomycota; f) crecimiento de la fase dicariótica; g) formación en el ápice de el uncínulo; h) división mitótica sincrónica; i) ubicación de los núcleos compatibles en el uncínulo; j) delimitación de la célula apical con los dos núcleos compatibles; k) cariogamia formación de la célula madre del asco; l) meiosis, m) mitosis adicional con la formación de ocho ascosporas
Esquema: Marleny Vargas. Tomado y modificado de Ross (1979)

báculo o **uncínulo** y la célula que se forma en el ápice del uncínulo, donde quedan los dos núcleos compatibles, se denomina célula madre del asco. En la célula madre del asco ocurre la cariogamia y se convierte en un asco joven donde, por meiosis, se forman cuatro núcleos haploides. Posteriormente, en la mayoría de los hongos Ascomycota se lleva a cabo una división mitótica que da origen a las ocho ascosporas que normalmente se encuentran en los ascos. En algunos ascos sólo se forman cuatro ascosporas resultado de la meiosis, y en otros, hay repeticiones de la mitosis aumentando las ascosporas cuyo número, por asco, es un carácter taxonómico diagnóstico (fig. 5.3). La morfología del ascogonio y el anteridio en este grupo

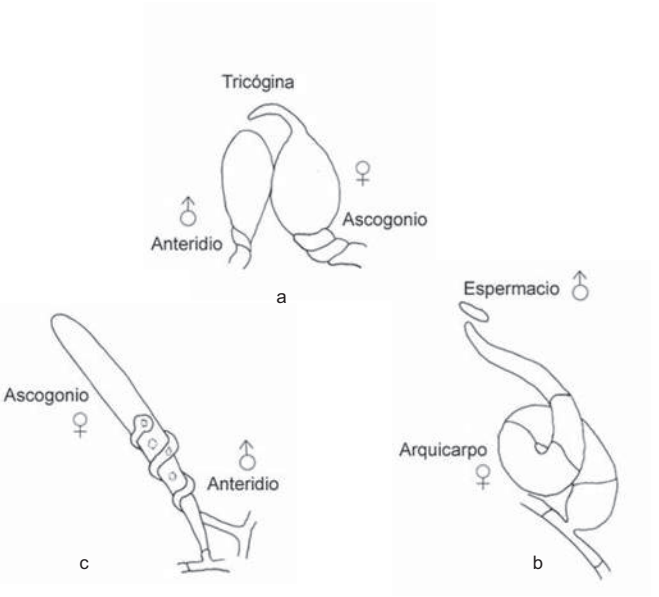


Fig. 5.4. Diferentes morfologías de los órganos sexuales en Ascomycota
Esquema: tomado y modificado de Ross (1979)

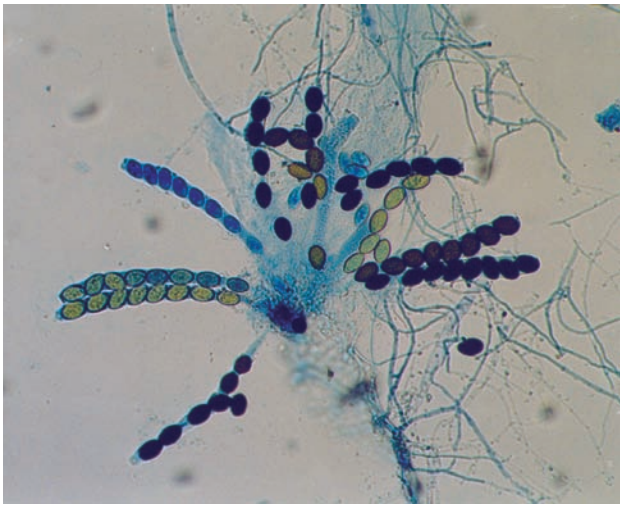


Fig. 5.6. Ascos unitunicados
Fotografía: LAMFU



Fig. 5.5. Ascos prototunicados
Fotografía: LAMFU

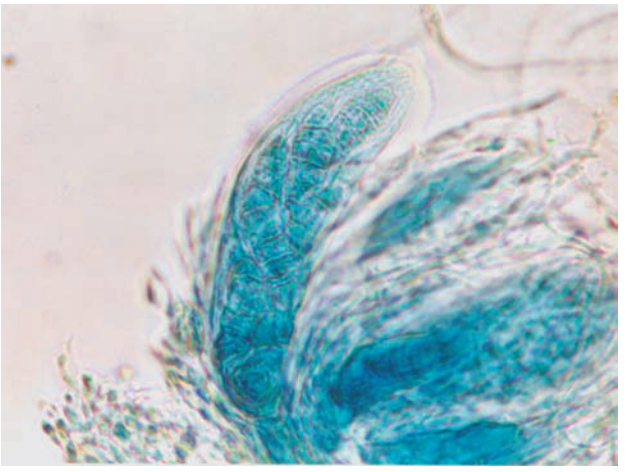
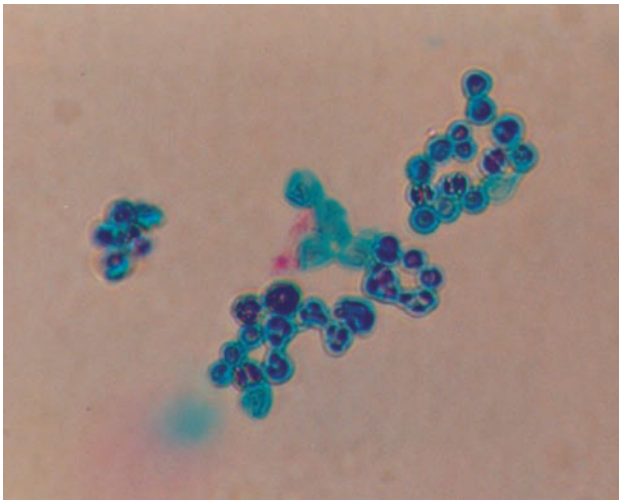


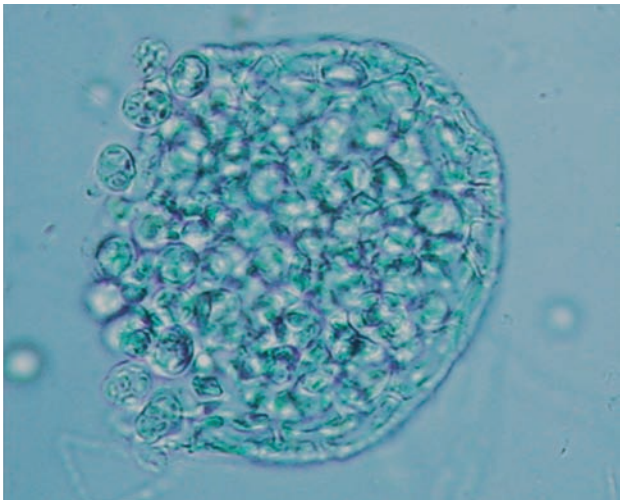
Fig. 5.7. Ascos bitunicados
Fotografía: LAMFU

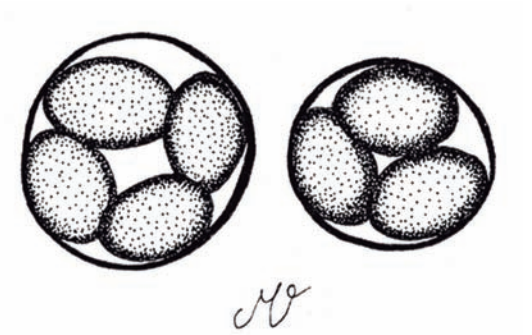
puede variar (fig. 5.4) (Alexopoulos *et al.,* 1996; Herrera & Ulloa, 2004; Webster & Weber, 2007).

Los ascos pueden ser clasificados de acuerdo con la estructura de su pared en ascos prototunicados, unitunicados y bitunicados; ésta es una simplificación muy usada pues algunos autores distinguen de nueve a doce tipos de ascos que se pueden diferenciar por microscopía de luz (Ulloa & Hanlin, 2006). Los ascos **prototunicados** (fig. 5.5) poseen una pared delgada que al disolverse, permite la liberación de las ascosporas. En los ascos **unitunicados** (fig. 5.6) la pared está compuesta por dos capas (la **exotúnica** y la **endotúnica)** que permanecen unidas y la liberación de las ascosporas se realiza a través de un poro, una hendidura o un opérculo. Los ascos **bitunicados** (fig. 5.7) al igual que los ascos unitunicados poseen dos capas (la **exotúnica** y la **endotúnica**) pero éstas están bien diferenciadas, y cuando el asco se desarrolla la exotúnica se rompe quedando solamente la endotúnica que libera las ascosporas a través de un poro o una hendidura apical (Herrera & Ulloa, 2004; Webster & Weber, 2007; Kirk *et al.,* 2008).

La liberación o descarga de ascosporas desde los ascos puede ser pasiva o activa. La descarga pasiva ocurre en los ascos dehiscentes por la desintegración de la pared de éste, como ejemplo nombraremos los teleomorfos de hongos del género *Aspergillus.*







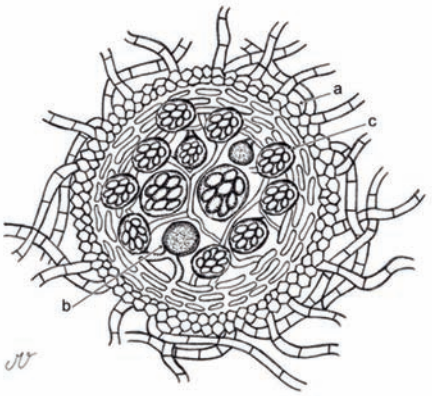


Fig. 5.8. Ascos desnudos de *Schizosaccharomyces octosporus* x 100 (arriba); esquema de asco desnudo tipo *Sacharomyces* con ascosporas (abajo). *Fotografía:* LAMFU. *Esquema:* Marleny Vargas

Fig. 5.9. Cleistotecio de la fase sexual de un *Aspergillus* x 100 (arriba); esquema de un cleistotecio: a) peridio, b) asco en formación, c) asco maduro (abajo) *Fotografía:* LAMFU. *Esquema:* Marleny Vargas

La descarga activa ocurre por el aumento en la presión de turgencia a medida que los ascos maduran, este tipo de descarga presenta variaciones de acuerdo con el género al que un hongo pertenezca (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Los ascos se originan en estructuras o cuerpos fructíferos que se conocen como **ascocarpos**. Además de los ascos, algunos ascocarpos presentan un componente conocido como el **hamatecio**, que corresponde a hifas estériles y tejidos de diferentes tipos que son importantes en la taxonomía de estos hongos. Algunas de las hifas o tejidos que se pueden observar en los ascocarpos son el seudoparénquima interascal, las paráfisis, las perífisis y las seudoparáfisis. Las **paráfisis** que se encuentran adheridas a la base de apotecios y peritecios corresponden a hifas alargadas o cilíndricas que pueden ser septadas y ramificadas o no. Estas hifas contribuyen al movimiento y por lo tanto a la liberación de las ascosporas; las **perífisis**, típicas de los peritecios, se encuentran tapizando el canal ostiolar de este ascocarpo y son hifas cortas, no ramificadas; y las **seudoparáfisis** son hifas que pueden ser septadas y ramificadas, se originan a partir de un área meristemática que recubre la pared interna del peritecio cerca al ápice y su crecimiento lo hacen hacia abajo hasta el punto de quedar unidas a la base del peritecio (Moore-Landecker, 1990; 1996; Carlile, 2001; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

En algunas ocasiones los ascos no se producen en ascocarpo y reciben el nombre de **ascos desnudos** que pueden ser o no dehiscentes. Los ascos desnudos se presentan en las levaduras (como en *Saccharomyces cerevisiae*) y en algunos mohos (como en *Eremascus fertilis*) (fig. 5.8).

Existen seis tipos diferentes de ascocarpos: **cleistotecio**, **apotecio**, **peritecio**, **ascostroma**, **gimnotecio**, **casmotecio**. A continuación se explicarán brevemente algunas de las características de cada uno de los ascocarpos.

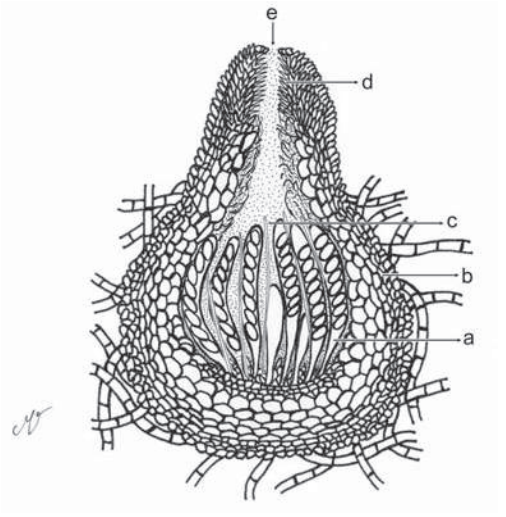


Fig. 5.10. Esquema peritecio: a) asco con ascosporas, b) peridio, c) paráfisis, d) perífisis, e) ostiolo
Esquema: Marleny Vargas

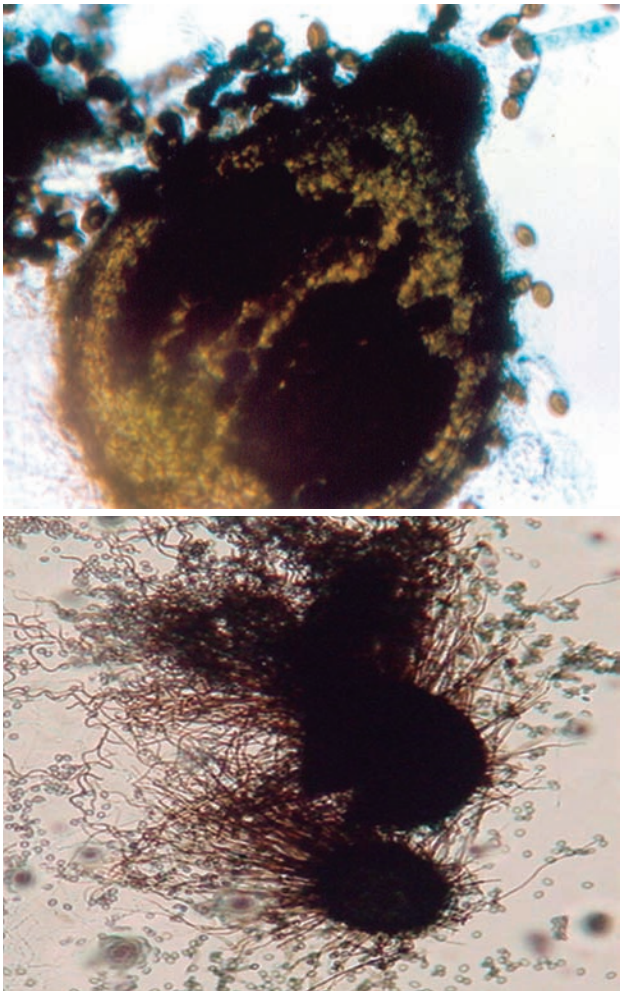
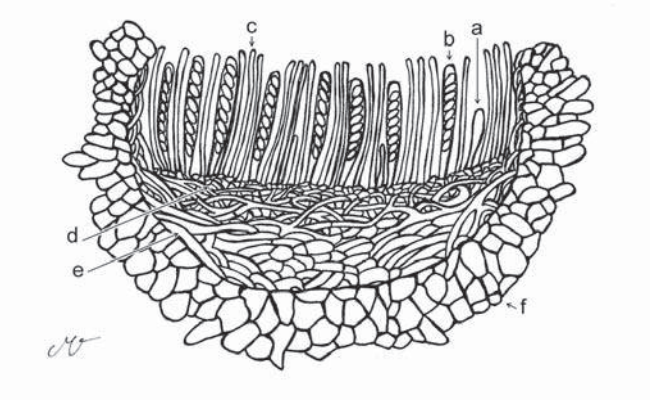
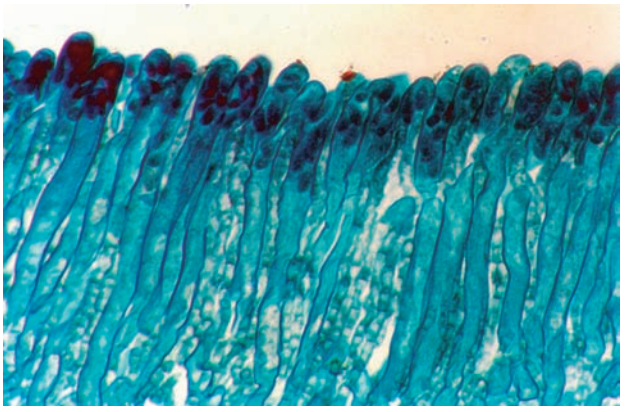


Fig. 5.11. Peritecio de *Sordaria* sp. x 40 (arriba); peritecios ornamentados de *Chaetomium* sp. x 10 (abajo)
Fotografías: LAMFU



A



B

Fig. 5.12. A. Esquema de un apotecio: a) asco en formación, b) asco con ascosporas, c) paráfisis, d) hipotecio, e) excípulo medular, f) excípulo ectal. B. Corte de un himenio de un apotecio donde se observan los ascos x 40
Esquema: Marleny Vargas. *Fotografía:* LAMFU

El **cleistotecio** (fig. 5.9) es un ascocarpo cerrado, carente de un poro, delimitado por una pared o peridio que se rompe o desintegra para liberar las ascosporas. En su interior y distribuidos al azar se encuentran los ascos cuyas paredes son dehiscentes (Ulloa & Hanlin, 2006).

El **peritecio** (figs. 5.10 y 5.11) es un tipo de ascocarpo en el que los ascos están organizados en fascículos formando el himenio que tapiza el interior de éste. Por lo general, este ascocarpo es obpiriforme o con forma de botella y posee un ostiolo para la liberación de las esporas (Ulloa & Hanlin, 2006). Las paredes de los ascos no son dehiscentes a excepción de algunos géneros como *Chaetomium* (Zopf) Sacc.

El **apotecio** (fig. 5.12) es un ascocarpo que en la madurez expone el himenóforo en el cual están los ascos organizados en un himenio; por lo general, este tipo de ascocarpo tiene forma de copa, plato o disco (Ulloa & Hanlin, 2006).

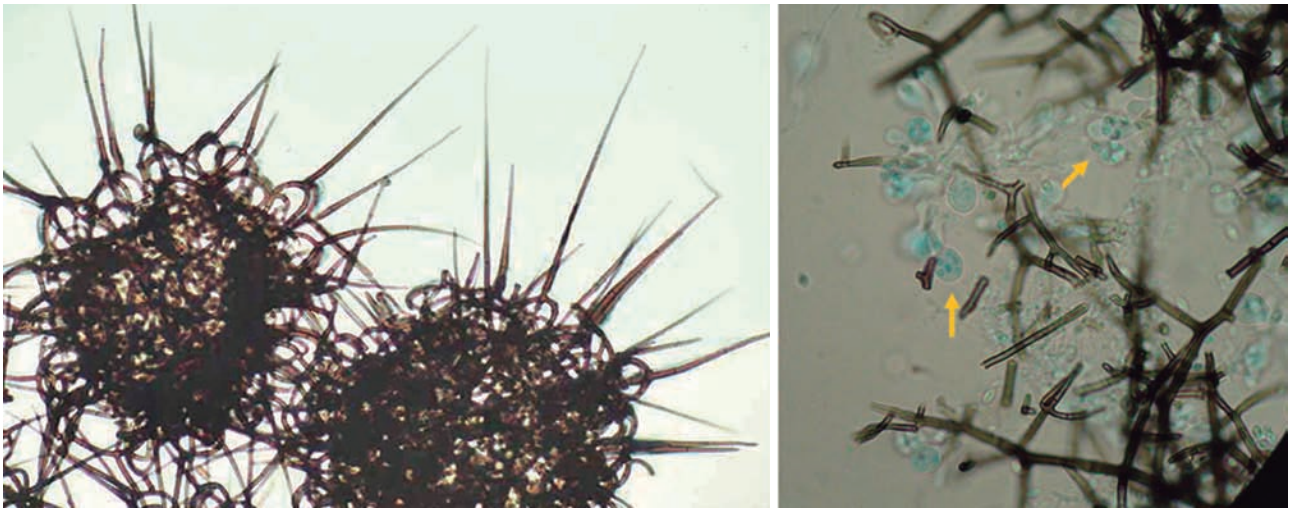


Fig. 5.13. Gimnotecio. Ascocarpo x 10 (izq.); ascos con ascosporas x 40 (der.)
Fotografías: LAMFU

El **ascostroma** es un ascocarpo en el cual los ascos se forman adentro de cavidades o lóculos, cuya pared consta solamente de tejido estromático, es decir, no se forma una pared separable que rodee dichos lóculos. Si el ascostroma presenta una sola cavidad se llama unilocular, si tiene varias de denomina multilocular (Ulloa & Hanlin, 2006).

El **gimnotecio** (fig. 5.13) (considerado por algunos autores como un tipo de cleistotecio) es un ascocarpo formado por pequeños grupos de ascos rodeados por una red de hifas laxamente entrelazadas y que tienen o no apéndices de varios tipos dependiendo del género al que pertenezcan. Algunos hongos patógenos del hombre tienen la capacidad de formar esta estructura (Ulloa & Hanlin, 2006).

El **casmotecio** (fig. 5.14) es un ascocarpo cerrado y sin abertura predefinida, en el cual los ascos, que generalmente son pocos, se disponen en un fascículo basal y son liberados, en la madurez, a través de una rotura de la pared. Este tipo de ascocarpo es característico de los mildeos polvosos (Braun *et al.,* 2002; Ulloa & Hanlin, 2006).

Para el estudio taxonómico de los hongos del filo Ascomycota que forman peritecios, es de importancia conocer la relación existente entre los ascos y los otros componentes estériles de un ascocarpo; esta relación se conoce con el nombre de **centro**. Existen cuatro tipos principales de centros (v. cap. 10, fig. 10.4): 1) **centro tipo nectria**, en el cual no hay formación de paráfisis basales pero se forman seudoparáfisis a partir de un área meristemática que recubre la pared interna del peritecio cerca al ápice; 2) **centro tipo xilaria**, hay formación de paráfisis en la pared interna de la base y los lados del peritecio y no se forman seudoparáfisis; 3) **centro tipo diaporte**, carece de paráfisis y de seudoparáfisis, el centro al principio está lleno de seudoparénquima y la formación de la cavidad del peritecio ocurre por la expansión y desintegración de las células seudoparenquimatosas a medida que los ascos se elongan; 4) **centro tipo sordaria**, hay formación de paráfisis pero carece de seudoparáfisis; al comienzo del desarrollo del peritecio el centro esta lleno de tejido seudoparenquimatoso que se desintegra formando la cavidad (Moore-Landecker, 1990). La formación del centro también se ha tenido en cuenta en otros grupos de Ascomycota como son los antiguamente llamados "Loculoascomycetes".

Basidios y basidiosporas

La **basidiospora** es la espora sexual característica del filo Basidiomycota. A diferencia de las ascosporas, las basidiosporas no se producen en el interior de un saco sino sobre los esterigmas de una estructura especializada llamada **basidio**, en el cual se realiza la cariogamia y la meiosis (figs. 5.15a y 5.16) (Webster & Weber, 2007).

El filo Basidiomycota comprende tres subfilos: Agaricomycotina, Pucciniomycotina y Ustilaginomycotina (Kirk *et al.,* 2008). En este capítulo se hará énfasis en el subfilo Agaricomycotina y se nombrarán las estructuras de los subfilos Pucciniomycotina (royas) y Ustilaginomycotina (carbones).

El **basidio**, célula en la cual ocurre cariogamia y meiosis y sobre la cual se forman las basidiosporas, tiene diferentes fases de desarrollo: el **probasidio,** basidio joven donde ocurre la cariogamia hasta que se inicia la formación

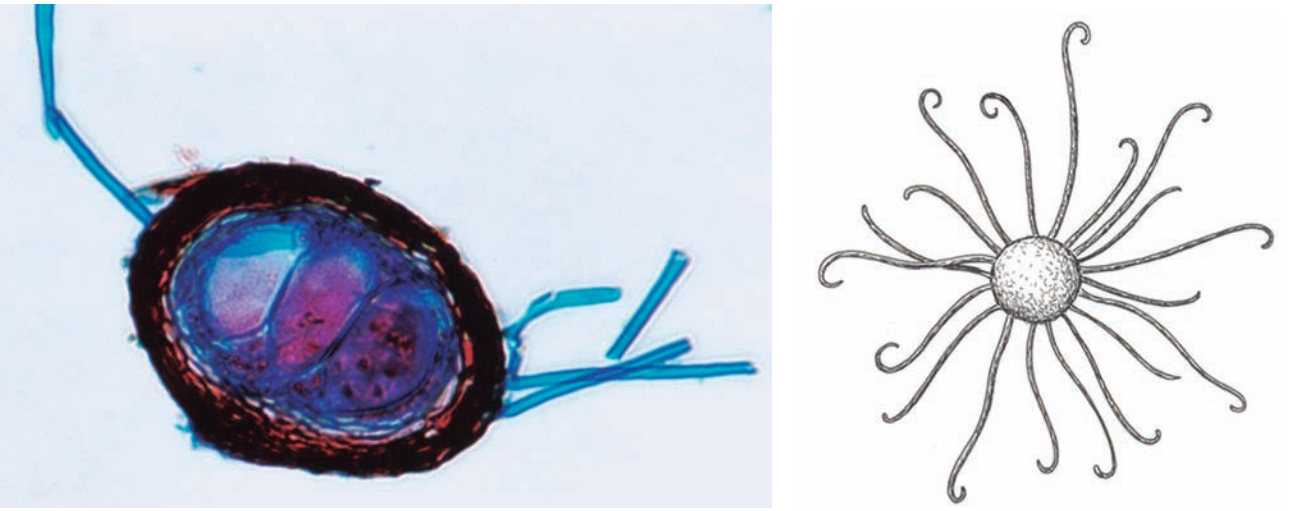


Fig. 5.14. Corte coloreado de este ascocarpo x 40 (izq.); esquema de un casmotecio de un mildeo polvoso (der.)
Fotografía: LAMFU. *Esquema:* Jhon Jairo Colorado López

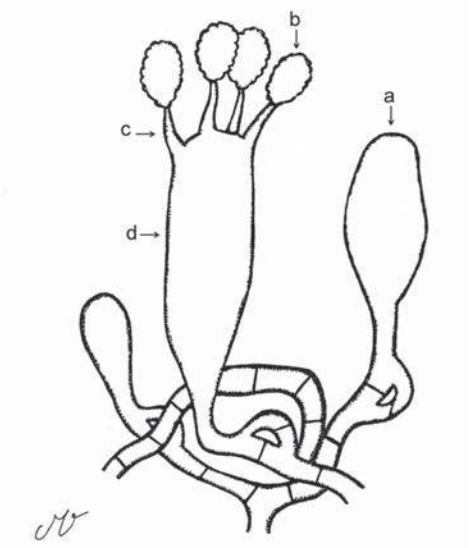


Fig. 5.15a. Esquema. a) basidio en formación, b) basidiospora, c) esterigma, d) basidio
Esquema: Marleny Vargas

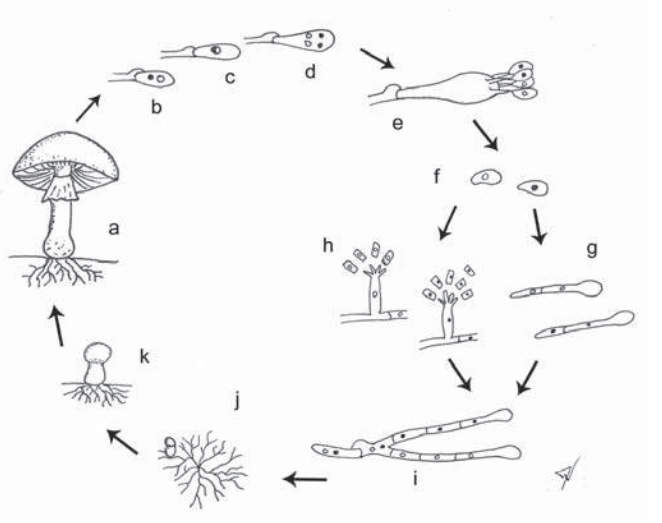


Fig. 5.15b. Ciclo de vida típico de un hongo Agaricomycotina. a) basidiocarpo. b-e). Desarrollo del basidio: b) núcleos compatibles, c) cariogamia, d) meiosis, e) basidio con basidiosporas, f) basidiosporas, g) micelio primario, h) oidios, i) micelio secundario, j-k) micelio vegetativo con primordios
Esquema: Natalia Vargas

de los esterigmas y **metabasidio**, o fase de desarrollo del basidio en la que ocurre la meiosis. Los esterigmas se forman en el ápice del basidio y son las estructuras sobre las cuales se forman las basidiosporas (fig. 5.15b). Los basidios son muy variables en cuanto a su morfología, número de esporas producidas y forma de unión de las esporas al esterigma. Un basidio típico u **holobasidio**, en el cual el metabasidio no tiene septos, generalmente tiene cuatro esterigmas y sobre cada uno de ellos se produce una espora, pero el número de esterigmas o esporas producidas puede variar en las diferentes clases, familias, géneros y especies. Hay basidios septados longitudinal o transversalmente y se denominan **fragmobasidios** o **heterobasidios** y en ellos el esterigma que es muy prominente, se denomina **epibasidio.** Las esporas contienen uno o dos núcleos haploides, como resultado de la meiosis y su descarga puede ser activa o **balistosporas** en la mayoría de los Agaricomycotina, o pasiva o **estatismosporas** en los Geastraceae, Lycoperdaceae, Nidulariaceae y Phallaceae, entre otros (Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

Los hongos del filo Basidiomycota, subfilo Agaricomycotina, no tienen órganos sexuales, razón por la cual la plasmogamia se da por fusión de dos hifas monocarióticas compatibles, permitiendo la transmisión de los núcleos de una célula a otra, creándose el estado dicarión del micelio que se mantendrá durante gran parte del ciclo de vida (fig. 5.15b). En algunos hongos del filo Basidiomycota se desarrolla una estructura característica, **la fíbula**, cuyo objetivo es mantener esta condición dicariótica a medida que la hifa crece y los núcleos se dividen por mitosis. Una vez las condiciones ambientales son adecuadas, el micelio dicariótico sufre una diferenciación para dar origen a los cuerpos fructíferos o basidiocarpos, en los cuales, sobre el himenóforo o superficie fértil, organizados en el himenio, se encuentran los basidios y las basidiosporas (figs. 5.17 y 5.18). En el basidio ocurre la cariogamia y luego la meiosis para producir cuatro núcleos haploides que migran a través de los esterigmas a las esporas que se han formado externamente sobre ellos. Algunos Basidiomycota presentan un mayor número de esterigmas y por lo tanto después de la meiosis ocurre mitosis para producir un mayor número de esporas. En el caso especial de *Filobasidiella,* con cuatro esterigmas, ocurren repetidas mitosis y los núcleos producidos migran hacia las esporas que se disponen en cadena sobre los esterigmas.

En los Agaricomycotina los cuerpos fructíferos tienen una gran variedad de formas y texturas que reciben el nombre de acuerdo con el tipo y posición del himenóforo y que poseen holobasidios (anteriormente denominados Homobasidiomycetes) siendo comunes el tipo **agaricoide** o **agaricáceo**, cuyo himenóforo está formado por lamelas (como ocurre en *Agaricus* L., *Amanita* Pers., *Lepiota* Pers. (Gray)); **boletoide** o **boletáceos,** si el himenóforo está formado por tubos (como ocurre en *Boletus* Fr., *Leccinum* Gray*, Tylopilus* P. Karst, *Xanthoconium* Singer); **poroide,** si posee un himenóforo formado por poros (como en *Polypurus* P. Micheli ex Adans, *Pycnoporus* P. Karst*, Trametes* Fr.); **hidnoide o hidnáceos,** cuando el himenóforo tiene dientes o espinas (como en *Hydnum* L.*, Sarcodon* Quél. ex P. Karst); **clavado**, correspondiente al cuerpo fructífero con forma de bate y toda la superficie es fértil o anfígena (como en *Clavariadelphus* Donk*, Clavulina* J. Schröt)*;* **resupinado**, si el himenóforo está en la parte superior del cuerpo fructífero y éste se une, como una costra, al sustrato (como en *Corticium* Pers.*, Pulcherricium* Parmasto); y **gasteroide**, si el himenóforo está completamente encerrado (como en *Geastrum* Pers., *Lycoperdon* Pers., *Morganella* Zeller); **"secotioide"**, si el cuerpo fructífero parece un agaricáceo y la gleba consiste en lamelas contortas (p. ej. *Podaxis* Desv).

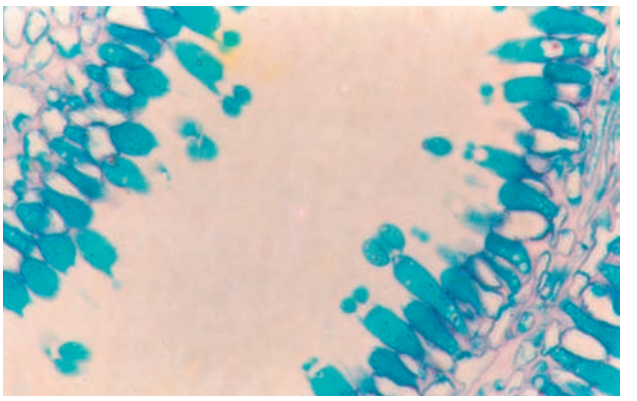


Fig. 5.16. Corte de un himenio con basidio y basidiosporas x 40
Fotografía: LAMFU



Fig. 5.17. Basidiocarpos tipo agaricoide de *Lepista sordida* (Schumach) Singer. Se observa, al lado izquierdo, el himenóforo lamelado
Fotografía: TEHO

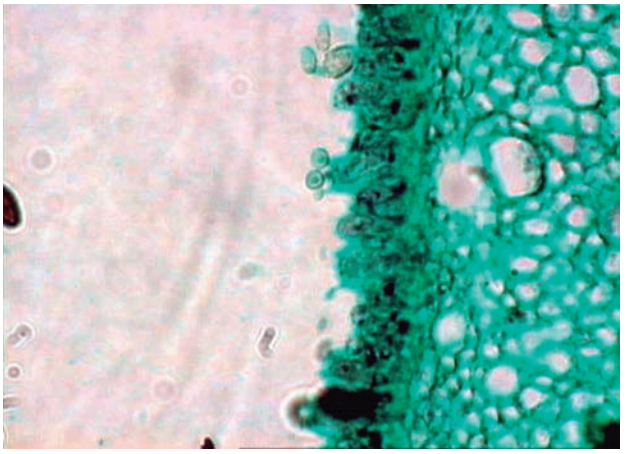


Fig. 5.18. Corte transversal de un basidiocarpo de *Coprinus* sp. Se observa el himenio con los basidios y las basidiosporas
Fotografía: LAMFU

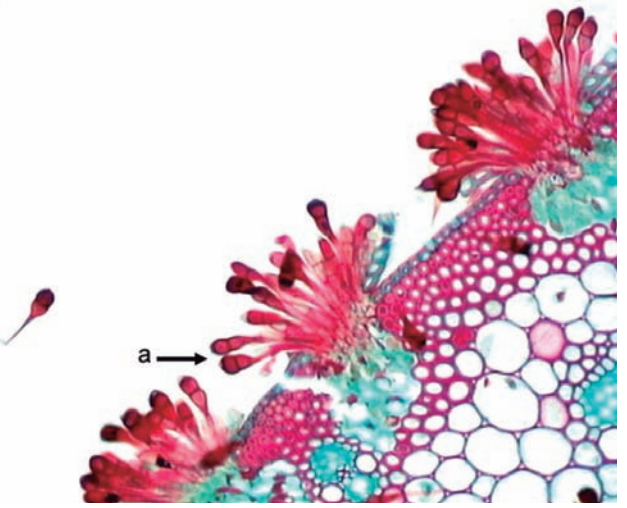


Fig. 5.19. Foto roya
Fotografía: LAMFU

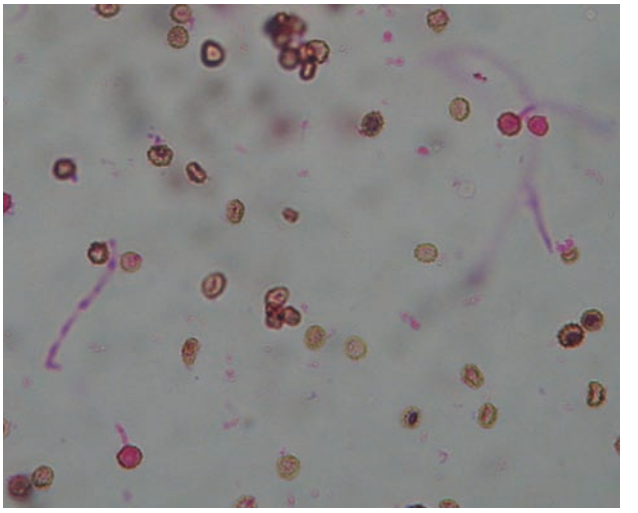


Fig. 5.20. Teliosporas del carbón *Ustilago zeae* (Link) Unger
Fotografía: LAMFU

También hacen parte de este filo los hongos gelatinosos que poseen fragmobasidios (anteriormente denominados Heterobasidiomycetes) (como ocurre en *Tremella* Pers., *Auricularia* Bull. Ex Juss.) y levaduras basidiomycetaceas (como en los teleomorfos de *Cryptococcus* Vuill., *Rhodotorula* F. C Harrison) (Webster & Weber, 2007).

En los subfilos Pucciniomycotina y Ustilaginomycotina los hongos no presentan cuerpos fructíferos o basidiocarpos. El probasidio donde ocurre la cariogamia es la teliospora, que al germinar el núcleo diploide migra al promicelio o metabasidio, donde ocurre la meiosis. En las royas (fig. 5.19) en el promicelio se forman los esterigmas que llevan las basidioporas; y en los carbones (fig. 5.20) las basidiosporas se forman directamente sobre el promicelio (Webster & Weber, 2007).

Cigospora

La **cigospora** es la espora sexual del los hongos del filo "Zygomycota", que es una espora de reposo, y está contenida en un **cigosporangio** (Alexopoulos *et al.,* 1996; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007). Es de notar que en una preparación en fresco lo que se observa es el cigosporangio, aunque en alguna literatura no se hace la diferencia entre estas dos estructuras y simplemente se nombran como cigosporas.

La mayoría de los hongos de este grupo son heterotálicos aunque hay algunos homotálicos como *Zygorhynchus* Vuill. En los heterotálicos los talos compatibles se denominan + y –, y la morfología de sus fases asexuales es indistinguible al microscopio (Alexopoulos *et al.,* 1996).

En este grupo la reproducción sexual se realiza por copulación gametangial que está controlada por una feromona. Una vez las cepas compatibles están cerca ocurren tres reacciones: 1) reacción telemórfica, que involucra el hinchamiento de los ápices de las hifas o cigóforos que una vez hacen contacto se denominan progamentangios. 2) Reacción cigotrófica, en la que se observa el crecimiento de los cigóforos compatibles (+/-) uno hacia el otro. 3) Reacción tigmotrófica, en la cual por el contacto de los cigóforos (+/-) ocurre la septación de los progametangios, la formación de los gametangios y células suspensoras y la fusión gametangial donde se deshace la pared por digestión enzimática, ocurriendo la plasmogamia (Webster & Weber, 2007). Los estudios citológicos que muestran en qué momento se da la cariogamia son diversos, se acepta que ésta ocurre después de la plasmogamia y antes de que la cigospora (considerada como un meiosporangio) germine (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

En la formación de la cigospora (fig. 5.21) se pueden reconocer cuatro tipos de comportamiento nuclear: 1) en *Mucor hiemalis* Wehmer, *Absidia spinosa* Lendn. y otras especies los núcleos se fusionan en pares en pocos días y luego, rápidamente, ocurre meiosis; la cigospora contiene solamente núcleos haploides. 2) En *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb.) Vuill. y *Absidia glauca* Harem, algunos núcleos que están en la cigospora no se aparean y degeneran, los otros se aparean pero la meiosis se retrasa hasta la germinación de la cigospora. 3) En *Phycomyces blakesleeanus* Burgeff, los núcleos haploides se dividen mitóticamente en la cigospora joven y luego se van agrupando, aunque se pueden encontrar núcleos

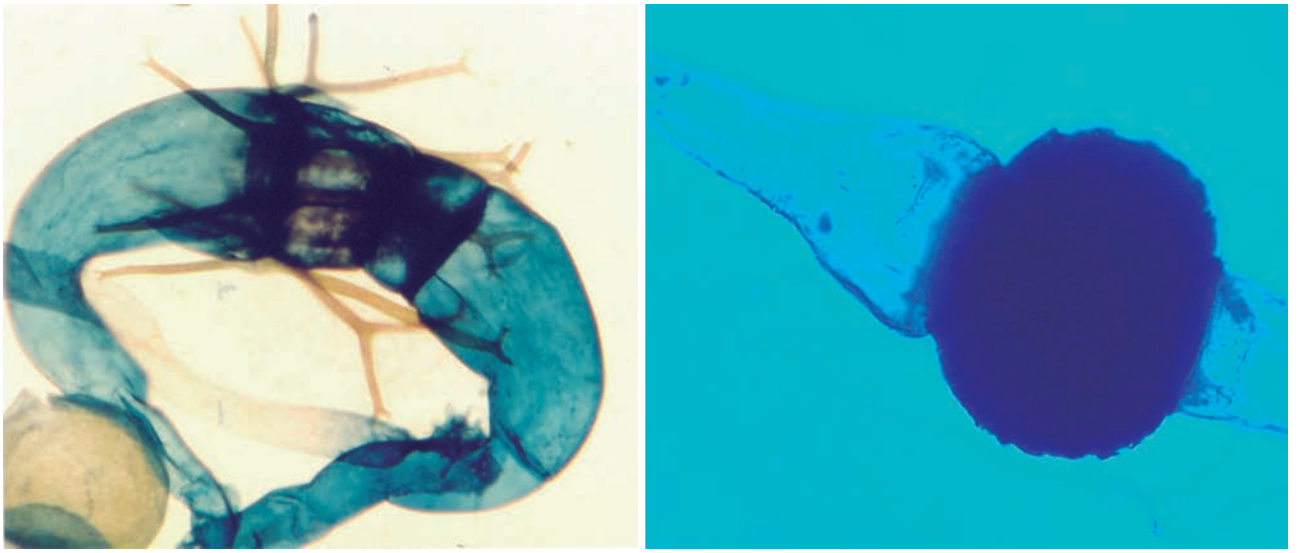


Fig. 5.21. Cigospora de *Phycomyces* en formación (izq.); cigospora de *Rhizopus* (der.)
Fotografías: LAMFU

individuales. Antes de la germinación algunos núcleos se aparean y en el esporangio de germinación, se encuentran núcleos diploides y haploides que pueden ser producto de la meiosis, o pueden ser núcleos que no se aparearon. 4) En *Syzygites megalocarpus* Ehrenb. las divisiones mitóticas continúan en la cigospora joven pero parece que no hay fusión nuclear ni meiosis y por lo tanto este hongo se denomina **amíctico** (Webster & Weber, 2007). En algunos hongos las células suspensoras pueden presentar apéndices que se doblan hacia la cigospora y pueden ser pigmentados o no.

La germinación de la cigospora produce un esporangio morfológicamente similar a los que se producen en la reproducción asexual y algunos autores lo denominan esporangio germinal; éste contiene esporangiosporas similares a las que se forman en las estructuras de reproducción asexual y cuyos tipos de apareamiento son variables. En algunos casos todas las esporangiosporas son (+) o todas son (-) y en otros casos puede haber esporangiosporas 2n (+/-) y, por lo tanto, homotálicas o autofértiles. El encontrar núcleos diploides en el esporangio germinal podría explicar la existencia de esporas homotálicas que dan origen al llamado **homotalismo secundario**. También, para algunas especies, se ha encontrado la presencia de esporangiosporas (+) y (-) en el mismo esporangio germinal. Las cigosporas maduras generalmente germinan después de un tiempo determinado y condiciones que varían según la especie. En *Mucor piriformis* A. Fisch. la germinación ocurre en las cigosporas recién formadas y el tubo germinal continúa su desarrollo como micelio aéreo formando un esporangio germinal en el ápice de un esporangióforo simple o ramificado (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Oospora

La reproducción sexual de los Oomycota es heterogámica y la gran mayoría de estos organismos son homotálicos. Los órganos sexuales son bien diferenciados y se denominan gametangio masculino conocido como **anteridio** (♂) y el femenino, que es generalmente una estructura globosa de paredes lisas u ornamentadas, como **oogonio** (♀). En el oogonio se denomina **periplasma**, al citoplasma que no hará parte de la **oosfera** y **ooplasma** al protoplasma que se encuentra en el centro del oogonio y que se convertirá en **oosfera** o gameto femenino. En su madurez, la oosfera contiene el **ooplasto** llamado por algunos vacuola por ser una inclusión celular rodeada de membrana que se forma por la fusión de vesículas densas y que contiene uno o más núcleos. Todos los hongos de este grupo son diploides, por lo tanto, la meiosis ocurre en los gametangios antes de la fertilización. En el oogonio se forman, según la especie, una o varias **oosferas** haploides (n) y en el anteridio se forman los **núcleos anteridiales haploides** (n) que por contacto gametangial, en la mayoría de los casos, van a fertilizar a la(s) oosfera(s), luego se produce la cariogamia formándose la **oospora** 2n (figs. 5.22 y 5.23). La oospora es una estructura de resistencia que posee una pared gruesa de varias capas. Cuando la oospora germina se produce micelio vegetativo 2n (Alexopoulos *et al*., 1996; Webster & Weber, 2007).

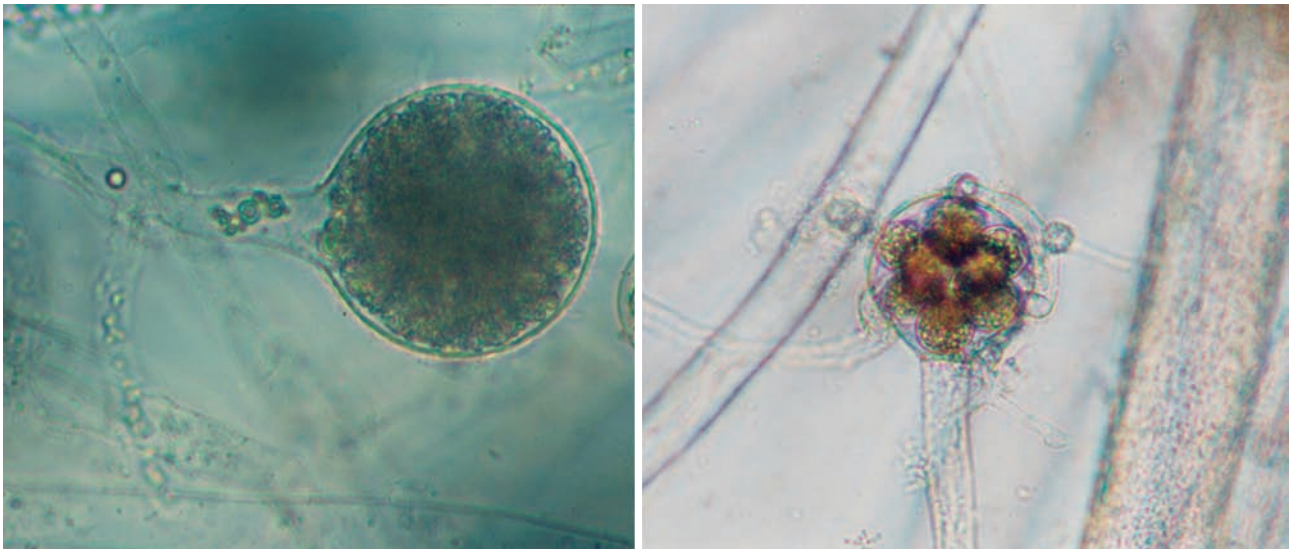


Fig. 5.22. Oogonio en formación (izq.); Oogonio maduro con oosporas
Fotografías: LAMFU

Según la ubicación del ooplasto, la oospora puede ser **céntrica** si el ooplasto se encuentra en el centro y está rodeado de una doble capa de gotas lipídicas; **subcéntrica** si hacia un lado del ooplasto se ubican varias capas de gotas lipídicas y a partir de esta ubicación la distribución de las demás gotas lipídicas quedan formando una sola capa hacia el lado opuesto, rodeándolo completamente, y **excéntrica** si el ooplasto se encuentra desplazado del centro por la presencia de una gota lipídica grande ubicada en el lado opuesto (fig. 5.24). El ooplasto es muy importante pues, aparte de su función fisiológica, ha sido usado como carácter taxonómico y filogenético (Howard, 1971; Alexopoulos *et al.,* 1996; Dick, 2001; Johnson *et al*., 2002).

En el oogonio de algunos géneros como *Pythium* Pringsheim y *Phytophthora* de Bary, se forma una sola oospora que se denomina **plerótica** si llena completamente la cavidad oogonial y **aplerótica** si no la llena (fig. 5.25) (Kirk *et al*., 2008).

Según donde se forma la rama anteridial (figs. 5.26 y 5.27) los anteridios se clasifican en **monoclinos**, si se originan de la misma hifa que porta al oogonio y **diclinos**, si se originan de una hifa diferente. Según el arreglo en que se disponen los anteridios, estos pueden ser **paráginos**, si están adheridos lateralmente al oogonio; **anfíginos**, cuando se forman debajo del oogonio envolviendo la base de éste; **hipóginos**, si se forman de la hifa inmediatamente debajo del oogonio y **epíginos**, cuando se forman como una protrusión a partir de la pared oogonial (Johnson *et al*., 2002; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).



Fig. 5.23. Oogonio con oosferas: a) anteridio, b) oogonio, c) oosfera
Fotografía: LAMFU

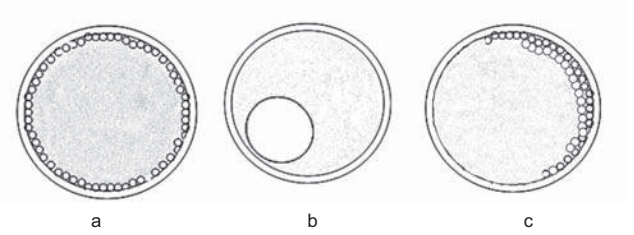


Fig. 5.24. Estructura de oosporas. Tipos de oosporas de acuerdo con la ubicación del ooplasto: a) oospora céntrica, b) oospora excéntrica, c) oospora subcéntrica
Esquema: LAMFU

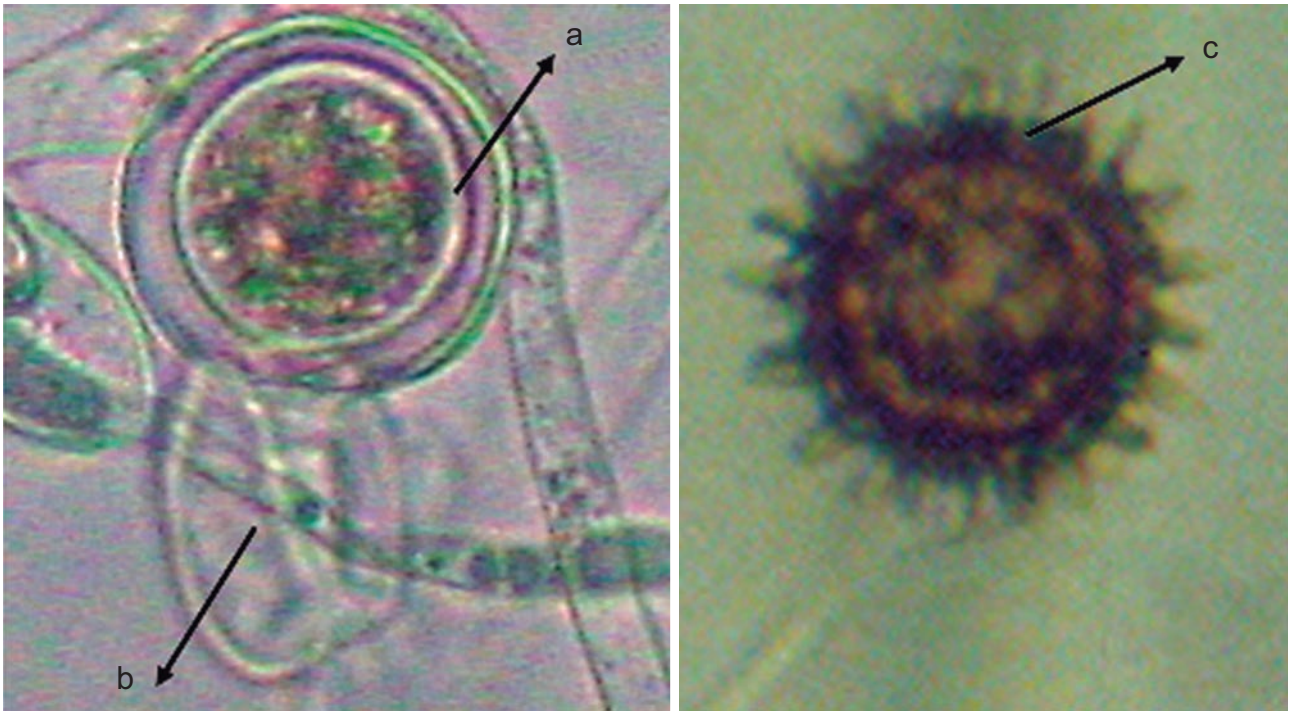


Fig. 5.25. Oosporas aplerótica y plerótica: a) oospora aplerótica, b) anteridio anfígino, c) oospora plerótica
Fotografías: LAMFU

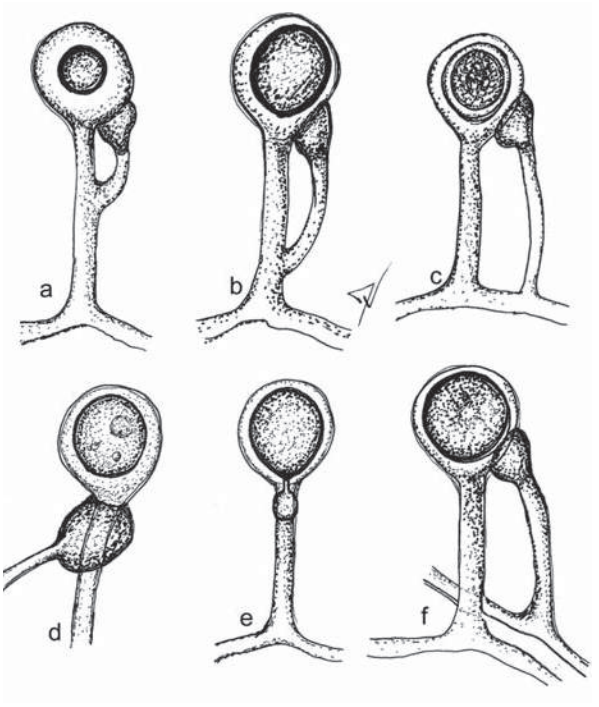


Fig. 5.26. Diferentes disposiciones del anteridio en relación con el oogonio en el filo Oomycota: a) parágino y monoclino, b) y c) monoclino, d) anfígino, e) hipógino, f) diclino
Esquema: Natalia Vargas

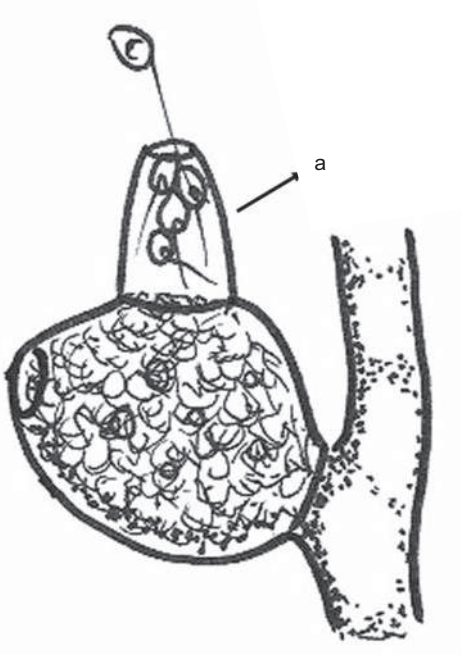


Fig. 5.27. Disposición del anteridio con relación al oogonio en el género *Monoblepharella* Sparrow del filo Chytridiomycota: a) anteridio epígeno
Esquema: Edgar Medina

BIBLIOGRAFÍA

Alexopoulos, C. J., C.W. Mims & M. Blackwell. 1996 . Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York, E. U.

Braun, U., R. T. A. Cook, A. J. Inman & H. D. Shin. 2002. The taxonomy of powdery mildew fungi. P.p 13-55. *En:* Belanger, R. R, W. R. Bushnell. A. J. Dik & T. L W. Carver (Eds). The powdery mildews a comprehensive treatise. APS Press, St. Paul, Minnesota. E. U.

Burnett, J. 2003. Fungal populations and species. Oxford University Press, E. U.

Carlile, M. J., S. C. Watkinson, G.W. Gooday. 2001. The Fungi. 2nd ed. Academic Press, London, Inglaterra.

Deacon, J. 2006. Fungal Biology. 4th ed. Blackwell Publishing. Malden, E. U.

Dick, M. W. 2001. The Peronosporomycetes. Pp. 39-72. *En:* McLaughlin D.J., E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (Eds.) The Mycota. Vol. VIIA. Systematics and evolution. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.

Debuchy, R. & B. G. Turgeon. 2006. Mating-type, structure, evolution and function in Euascomycetes. Pp. 293-323. *En*: Esser, K. (Ed.). The Mycota I: Growth, differentiation and sexuality. 2nd ed. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.

Gams, W., E. S. Hoekstra & A. Aptroot. 1998. CBS Course of Mycology. 4th ed. Centraalbureau voor Schimmelcultures. Baarn, Holanda.

—. H.A. van der Aa, A. J van der Plaats-Niterink., R.A. Samson & J.A. Stalpers. 1987. CBS Course of Mycology. 3th ed. Centraalbureau voor Schimmelcultures. Baarn, Holanda.

Griffin, D. H. 1994. Fungal Physiology. 2nd ed. Wiley-Liss Inc. New York, E. U.

Hennebert, G. J. & L. K. Weresub. 1977. Terms for states and forms of fungi, their name and types. Mycotaxon 6: 207 – 211.

Herrera, T. & M. Ulloa. 2004. El reino de los hongos: micología básica y aplicada. 2nd ed. Universidad Nacional Autónoma de México/Fondo de Cultura Económica, México.

Howard, K. 1971. Oospore types in the Saprolegniaceae. Mycologia, 63: 679-686.

Johnson, T.W, Jr., R. L. Seymour & D. E. Padgett. 2002. Biology and Systematics of the Saprolegniaceae. [En línea]. Disponible en: http://www.uncw.edu/people/padgett. [Consulta: 12 de febrero de 2010].

Kirk, P. M, P.F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th ed. CABI Publishing. Inglaterra.

Moore-Landecker, E. 1996. Fundamentals of the Fungi. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey, E. U.

—. 1990. Fundamentals of the Fungi. 3th ed. Prentice Hall, New Jersey, E. U.

Ross, I. K. 1979. Biology of the Fungi. Their Development, regulation and associations. McGraw-Hill. New York, E.U.

Staben, C. 1995. Sexual reproduction in higher fungi. Pp 383-402. *En*: Gow, N. A. & G.M. Gadd (Eds). The growing fungus. Chapman & Hall, London, Inglaterra.

Ulloa, M. & R. T. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3th ed. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

CAPÍTULO
6

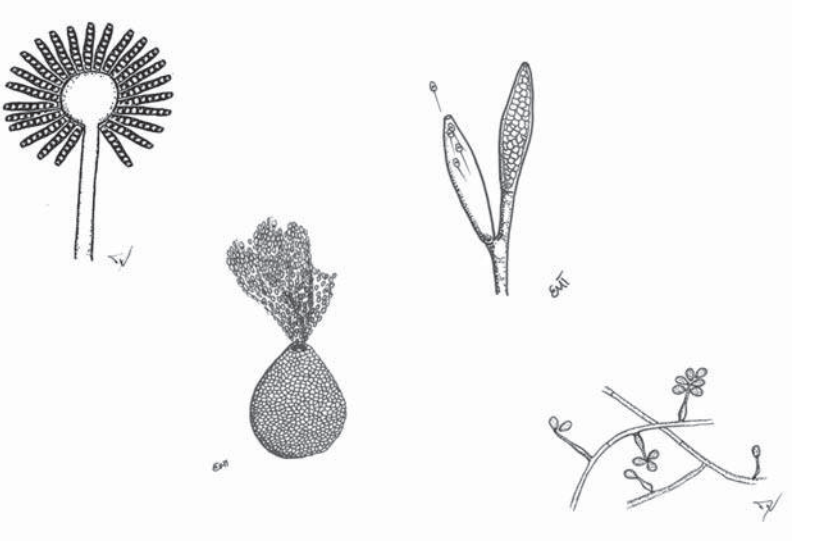
REPRODUCCIÓN **ASEXUAL**

FISIÓN

GEMACIÓN

FORMACIÓN DE ESPORAS ASEXUALES

FORMACIÓN DE CONIDIOS



La reproducción asexual no involucra la unión de dos núcleos compatibles y es la responsable de la formación de un gran número de individuos que permiten una buena colonización de un ambiente determinado y, a diferencia de la reproducción sexual, se realiza repetidamente durante un período de tiempo. Los propágulos asexuales son los encargados de la dispersión del hongo.

La reproducción asexual en los hongos (mohos y levaduras) es muy variada y se puede llevar a cabo principalmente mediante cuatro mecanismos diferentes: fisión, gemación, formación de esporas asexuales y formación de conidios. Se considera que las levaduras que se reproducen asexualmente por fisión o gemación forman en realidad, por su morfogénesis, conidios tálicos o blásticos respectivamente (Cole, 1986).

FISIÓN

Este tipo de reproducción asexual la presentan algunas levaduras y difiere de la que ocurre en las bacterias. Ocurre por la elongación de la célula en uno o ambos extremos, adquiriendo una forma cilíndrica, luego el núcleo se duplica por mitosis y al final de este proceso se forma un septo que se ubica cerca de la mitad de la célula, permitiendo la separación de las dos células por esquizolisis del septo (fig. 6.1). Este proceso ocurre en levaduras del género ***Schizosaccharomyces*** Lindner (Phaff *et al.,* 1978; Johnson & McDonald, 1983; Garraway & Evans, 1984; Moore, 1999; Boekhout *et al.,* 2002; Mclnerny, 2004).

GEMACIÓN

La mayoría de las levaduras se reproducen asexualmente por gemación, dando origen a lo que se conoce como **blastoconidio**. Este proceso de reproducción consiste en la aparición de un brote o yema en la pared de la célula madre, que luego crece hasta alcanzar casi el tamaño de ésta. El crecimiento se da en tres fases, en la primera, se origina un hinchamiento que consiste en una extensión polar de la pared y que es similar al que se presenta en el

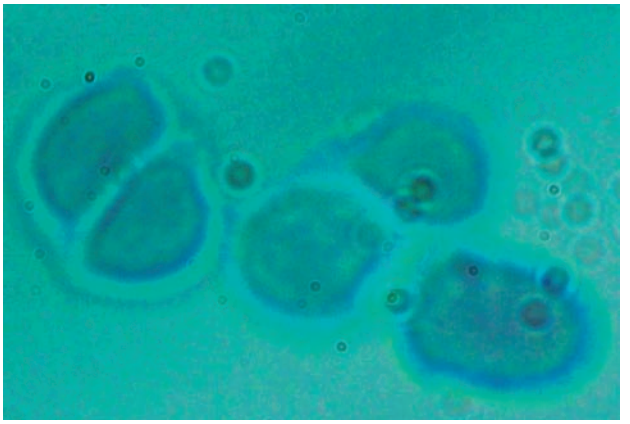


Fig. 6.1. Levaduras dividiéndose por fisión
Fotografía: LAMFU

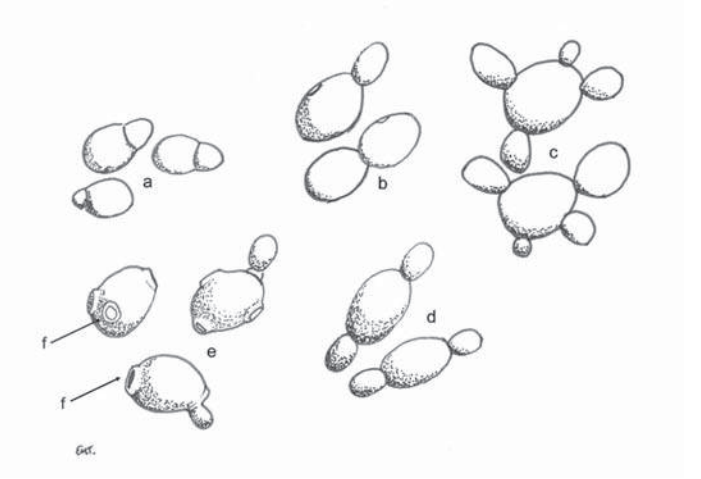


Fig. 6.2. Reproducción asexual en las levaduras: a) gemación simple unipolar, b) gemación simple multipolar, c) gemación múltiple, d) gemación bipolar, e) gemación multipolar, f) cicatriz
Esquema: Edgar Medina

ápice de los hongos miceliales. En la segunda, hay expansión de la pared en forma isodiamétrica y sincrónica, permitiendo la formación de una esfera y, en la tercera fase, ocurre la formación del septo que permite la liberación de la célula hija. En las levaduras del filo Ascomycota, la mitosis ocurre entre la célula madre y la célula hija antes de formarse el septo primario que permite la separación de las dos células; y en las levaduras del filo Basidiomycota, la mitosis ocurre en la célula madre y el nuevo núcleo migra hacia la célula hija en formación, antes de que se forme el septo (Guertin *et al*., 2002).

Se conocen varios tipos de gemación de acuerdo con el lugar de la célula en el que se produzcan las yemas y al número de yemas que se observen en la célula madre. En cuanto al lugar de producción, encontramos gemación **unipolar**, cuando la célula produce los brotes por un mismo punto como ocurre en *Malassezia* Baillon (fig. 6.3), **bipolar**, cuando produce los brotes por dos puntos diferentes como se observa en *Kloeckera* Janke y **multipolar**, cuando cada vez que haya gemación, la producción de la yema ocurre en un sitio diferente de la superficie de la célula madre como ocurre en *Saccharomyces* Meyen ex E. C. Hansen (fig. 6.2). En cuanto al número de yemas que se pueden observar con microscopio de luz al mismo tiempo en una célula, encontramos gemación **simple** cuando sólo se observa una célula hija unida a la célula madre como se observa en *Candida* Berkhout y *Saccharomyces* y **múltiple** cuando se observan varias células hijas unidas a la célula madre como en la fase parasitaria en humanos o cultivo a 37 °C de *Paracoccidioides brasiliensis* (Splend.) F.P. Almeida (fig. 6.2) (Phaff *et al.,* 1978; McGinnis, 1980; Moore, 1999; Boekhout *et al.,* 2002).

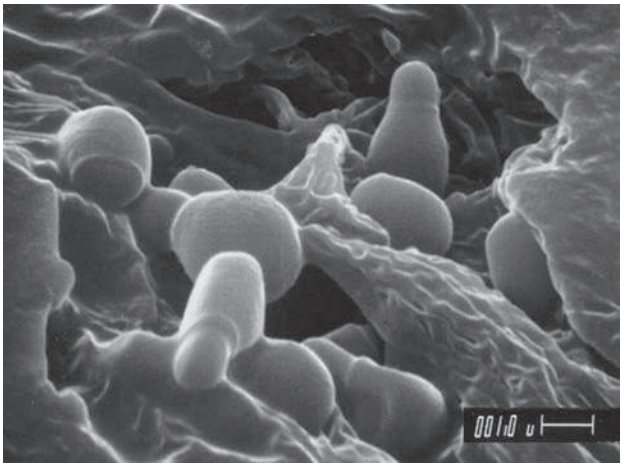


Fig. 6.3. Gemación unipolar. *Malassezia* Baillon en escamas de piel con pitiriasis versiclor. Microscopía electrónica de barrido
Fotografía: LAMFU

Algunas levaduras del filo Basidiomycota pueden formar balistosporas sobre los ápices adelgazados de esterigmas y que se descargan con fuerza de la célula madre, como ocurre en el género *Sporobolomyces* Kluyver & C.B. Niel (Von Arx, 1981; Gams *et al.,* 1998).

FORMACIÓN DE ESPORAS **ASEXUALES**

Las esporas asexuales de los hongos son de dos tipos, las esporangiosporas y las zoosporas.

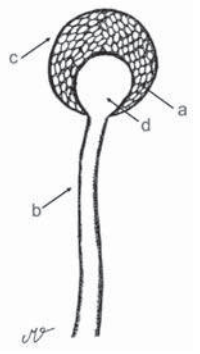


Fig. 6.4. Esporangio y esporangióforo: a) esporangiosporas, b) esporangióforo, c) esporangio, d) columela
Esquema: Marleny Vargas

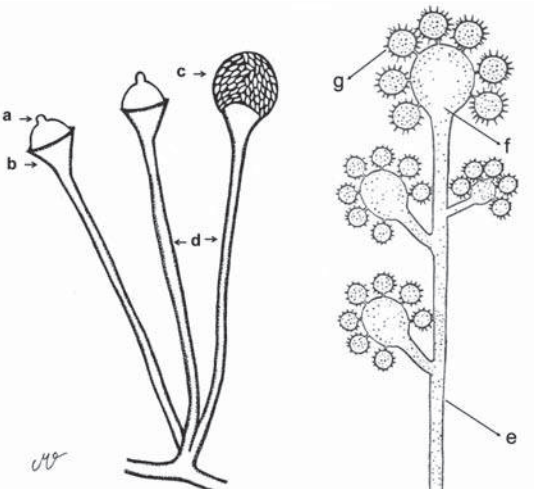


Fig. 6.5. a) Columela papilada, b) apófisis, c) esporangio, d) esporangióforos, e) esporangióforo ramificado, f) vesícula, g) esporangiolo
Esquema: Marleny Vargas

Las **esporangiosporas** son propágulos o unidades de propagación producidas en gran número por segmentación del protoplasma de una estructura multinucleada especializada que se conoce como **esporangio** como se observa en *Mucor* Fresen. y *Rhizopus* Ehrenb. La hifa especializada que sostiene uno o más esporangios se le llama **esporangióforo**, este último puede ser simple o ramificado (figs. 6.4, 6.5 y 6.6). Cuando el esporangio contiene pocas esporas, de una a cinco, se denomina **esporangiolo** como se observa en *Thamnidium* Link y cuando tienen forma cilíndrica se producen sobre el ápice hinchado de un esporangióforo y las esporas, que son pocas, se encuentran arregladas en hilera reciben el nombre de **merosporangios**, como se observa en *Syncephalastrum* Schröt (fig. 6.7) (Benjamin, 1966, 1979; O'Donnell, 1979).

Las **zoosporas** son esporas asexuales flageladas y son producidas por segmentación del protoplasma multinucleado en una estructura en forma de saco llamada **zoosporangio**, que presenta diferentes formas según el grupo taxonómico (figs. 6.8 y 6.9). La formación de las zoosporas puede ocurrir dentro del zoosporangio como en *Saprolegnia* Nees y *Chytriomyces* Karling o después de la descarga del protoplasma esporangial como ocurre en *Pythium* Pringsheim y *Hyphochytrium* Zopf. Este tipo de esporas son formadas por hongos acuáticos del filo Oomycota del reino Straminipila y por hongos verdaderos de los filos Chytridiomycota, Blastocladiomycota y Neocallimastigomycota (Dick, 2001; Deacon, 2006).

Las zoosporas de los hongos del filo Oomycota presentan dos flagelos: uno en pluma con mastigonemas dirigidos hacia delante y otro en látigo dirigido hacia atrás. En los filos Chytridiomycota y Blastocladiomycota presentan un sólo flagelo posterior en látigo; las zoosporas de los organismos del filo Neocallimastigomycota pueden ser poliflageladas o uniflageladas (Alexopoulos *et al*., 1996; Webster & Weber, 2007).

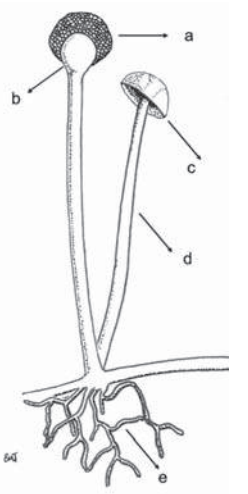


Fig. 6.6. Esporangio de *Rhizopus* ehrenberg: a) esporangio, b) columela con apófisis, c) columela colapsada, d) esporangióforo, e) rizoides
Esquema: Edgar Medina

FORMACIÓN DE CONIDIOS

La conidiación es el proceso a través del cual se producen **conidios**. El conidio es un propágulo de origen mitótico (mitospora) no mótil, que no se forma dentro de una estructura en forma de saco, se desprende fácilmente de la célula que le da origen y no se origina por segmentación del citoplasma. Los conidios se desarrollan directamente de las hifas o de células especializadas. Este tipo de reproducción asexual es característica de muchas

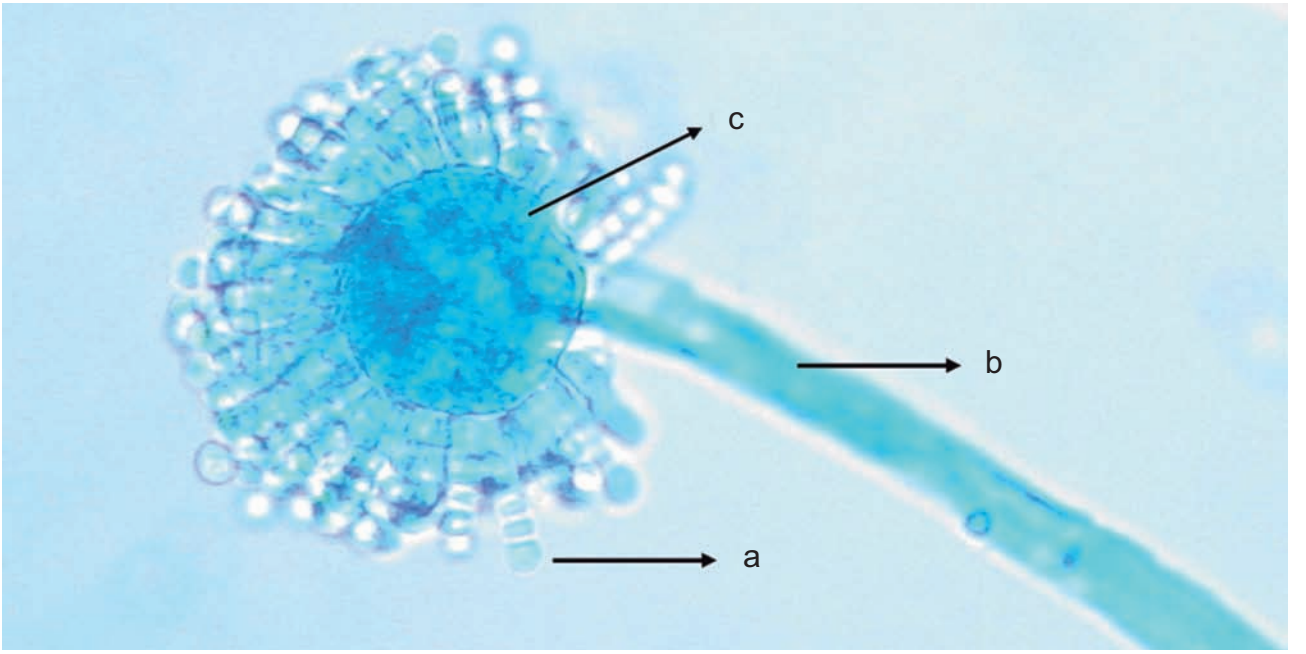


Fig. 6.7. Merosporangios: a) merosporangio, b) esporangióforo, c) vesícula
Fotografía: LAMFU



Fig. 6.8. Zoosporangio: a) zoosporangio en formación, b) zoosporangio vacío
Fotografía: LAMFU

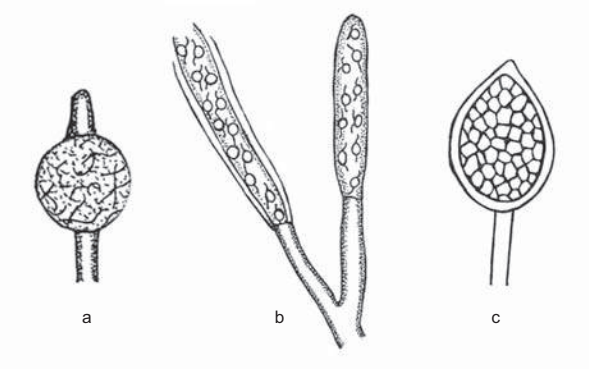
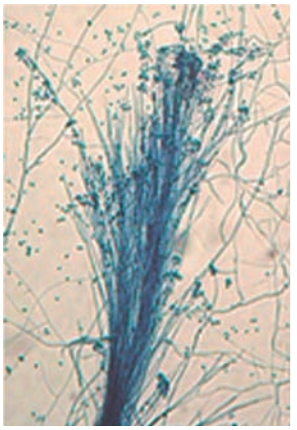


Fig. 6.9. Distintas morfologías de zoosporangios: a) zoosporangio globoso con tubo apical de descarga en formación, b) zoosporangios alargados con proliferación interna, c) zoosporangio en forma de limón

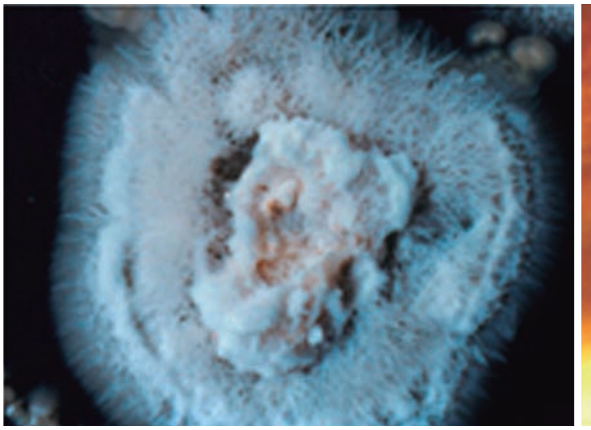
fases asexuales de los hongos que pertenecen a los filos Ascomycota y Basidiomycota y de hongos cuya fase sexual no se conoce y que se denominan hongos anamórficos, anteriormente conocidos como clase-forma Deuteromycetes o "Fungi Imperfecti". Los "Deuteromycetes" comprenden tres grupos que no tienen implicación taxonómica y son "Blastomycetes" o levaduras anamórficas, "Hifomycetes" o mohos cuyas estructuras asexuales se forman directamente en la hifa y "Coelomycetes" cuyas estructuras asexuales se forman en picnidios y acérvulos (Cole & Samson, 1979; McGinnins, 1980; Alexopoulos *et al.,* 1996; Seifert & Gams, 2001).

Para conocer el proceso de conidiación es necesario comprender el proceso de conidiogénesis, es decir, el desarrollo ontogénico de los conidios y de las células que los producen. Hoy en día esto tiene gran importancia, pues se ha visto que los hongos conidiales utilizan diferentes formas de producción de conidios y que estas diferencias son importantes para su identificación.

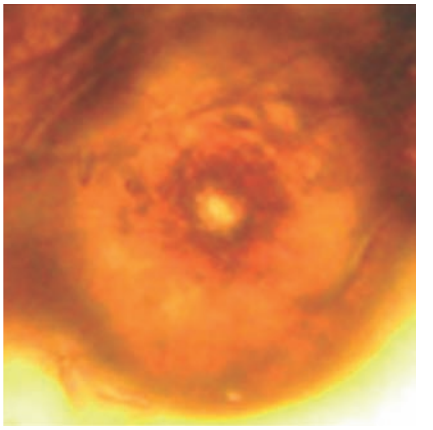
La célula que origina un conidio se llama **célula conidiógena** o **conidiogénica** y el proceso o secuencia de eventos que resultan en la formación de un nuevo conidio se conoce como **modo de conidiogénesis**. La hifa especializada, simple o ramificada, en la cual se forman



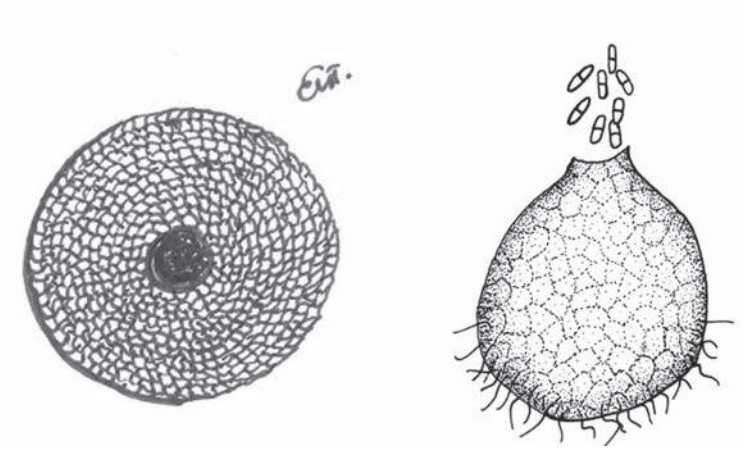
a



b



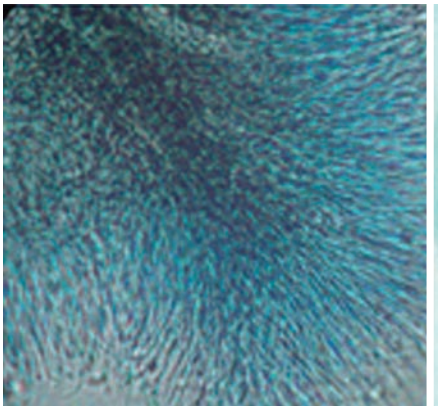
c



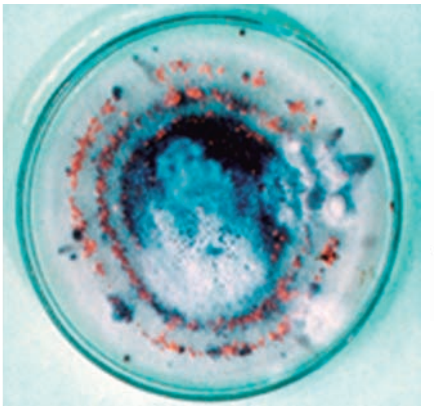
d e



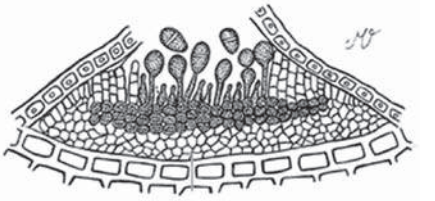
f



g



h



i

Fig. 6.10. Conidiomas: a) sinema, b) colonia con sinemas, c) picnidio con ostiolo, d) esquema de un picnidio con ostiolo, e) esquema de vista lateral de un picnidio con emergencia de conidios, f) colonia con presencia de picnidios, g) esporodoquio, h) colonia con presencia de esporodoquios, i) esquema de un corte transversal de un acérvulo

Fotografías: a), b), g) y h) LAMFU, c) Agrodiagnóstico; *Esquemas:* d) Agrodiagnóstico, e) Marleny Vargas

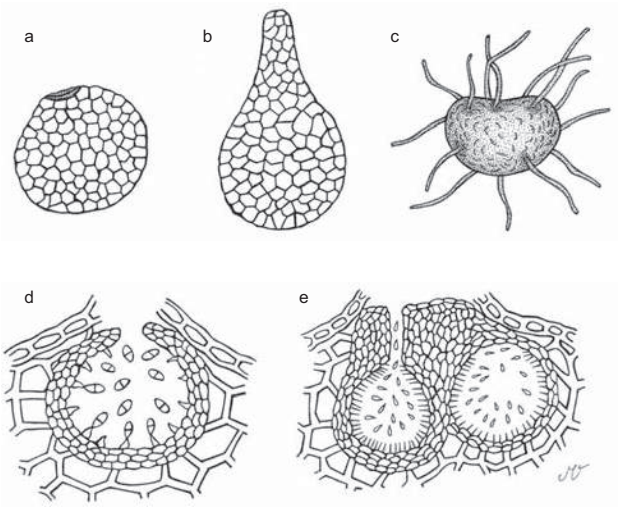


Fig 6.11. Diferentes tipos de picnidios: a) globoso ostiolado, b) picnidio con cuello largo, c) picnidio con ornamentaciones estériles, setas, d) corte transversal de un picnidio globoso. Se observan las células conidiógenas y los didimoconidios, e) corte de un picnidio con cuello inmerso en el tejido del hospedero
Esquema: Marleny Vargas, tomado y modificado de Alexopoulos *et al*. (1996)

los conidios se llama **conidióforo**. Algunas veces el conidióforo es la misma célula conidiógena como ocurre en *Acremonium* Link, pero en otros casos la célula conidiógena es una estructura diferente del conidióforo, como se observa en *Aspergillus* P. Micheli ex Link. El conidióforo puede ser morfológicamente similar a la hifa somática y entonces se llama **micronematoso**, como ocurre en el hifomycete dematiáceo *Polyschema* Upadhyay; si se diferencia un poco de la misma se llama **semimacronematoso** como en *Piricauda* Bubak y si su morfología es muy diferente se llama **macronematoso**, como se observa en *Alternaria* Nees y *Curvularia* Boedijn. Esta terminología del conidióforo se utiliza principalmente en hifomycetes dematiáceos (Ellis, 1971; Ulloa & Hanlin, 2006).

En algunos hongos los conidios son producidos en estructuras multihifales; a esto se le llama **conidioma**, existen varios tipos de conidiomas: sinema, esporodoquio, acérvulo y picnidio, entre otros (figs. 6.10 y 6.11). El **sinema** es un conidioma en el cual los conidióforos se agregan y forman una columna; el **esporodoquio** es un estroma en forma de cojín cubierto con conidióforos y conidios; el **acérvulo** es un conidioma de capa delgada de seudoparénquima y conidióforos o células conidiógenas y conidios cubiertos por tejido del hospedero y el **picnidio** es un cuerpo fructífero asexual de forma similar a una botella, generalmente abierta u ostialada; la pared es de textura y grosor variable y su interior está recubierto de una capa de conidióforos (Cole, 1981; Webster & Weber, 2007).

Para estudiar el desarrollo conidial hay que tener en cuenta el origen del conidio, el origen de la pared del conidio, el orden de producción y arreglo del conidio en la célula conidiógena y el proceso de proliferación de la célula conidiógena. A continuación se explican brevemente cada uno de estos aspectos.

Origen del conidio

Los conidios pueden originarse de dos modos básicos y dependiendo de esto se denominan blásticos o tálicos. En la formación del conidio **blástico** hay un desarrollo inicial marcado del conidio antes de que éste sea delimitado por un septo. En el **tálico**, cualquier cambio o aumento de tamaño inicial del conidio ocurre después de ser delimitado por el septo (Cole & Samson, 1979; Allerman & Olsen, 1983; Cole, 1986). Estas características pueden ser observadas con microscopía de luz.

Origen de la pared del conidio

La pared de un conidio y de una célula conidiógena está compuesta por varias capas; cuando todas las capas de la pared de la célula conidiógena contribuyen a la formación de la pared del conidio se dice que el conidio es "**holo**-" pudiendo ser **holoblástico** u **holotálico**, según el caso. En contraste, cuando la capa exterior de la célula conidiógena no está involucrada en la formación de la pared del conidio se dice que el conidio es **enteroblástico** (fig. 6.12) (Cole & Samson, 1979; Cole, 1986; Webster & Weber, 2007). Esta característica sólo puede observarse con microscopía electrónica de transmisión.

Existe un caso especial en el desarrollo tálico en el cual los conidios se producen por fragmentación de la hifa y se le llama **ártrico** (anteriormente artrospora). Se llama **holoártrico** cuando toda la hifa fértil se transforma en una cadena de conidios y la separación de los mismos se lleva a cabo por lisis enzimática (**esquizolisis**) de un septo doble entre las paredes de las células adyacentes y **enteroártrico** cuando el conidio se va diferenciado dentro de la hifa fértil y la pared de la hifa no se incorpora como parte de la pared conidial; en este caso la separación del conidio se hace por ruptura de la pared de una célula somática adyacente que previamente se ha degenerado (**rexolisis**) (Cole & Samson, 1979; Allerman & Olsen, 1983) (fig. 6.13).

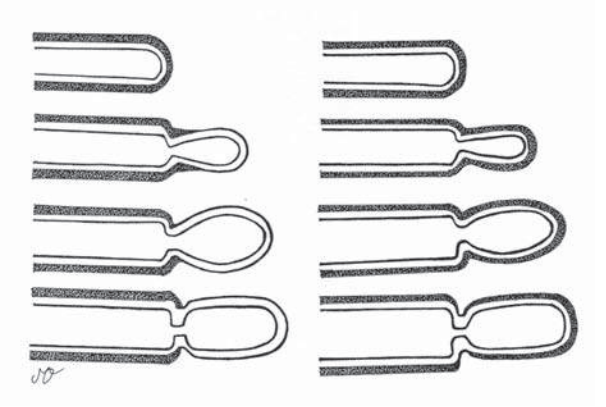


Fig. 6.12. Origen de la pared del conidio: holoblástico (der.); enteroblástico (izq.)
Esquema: Marleny Vargas

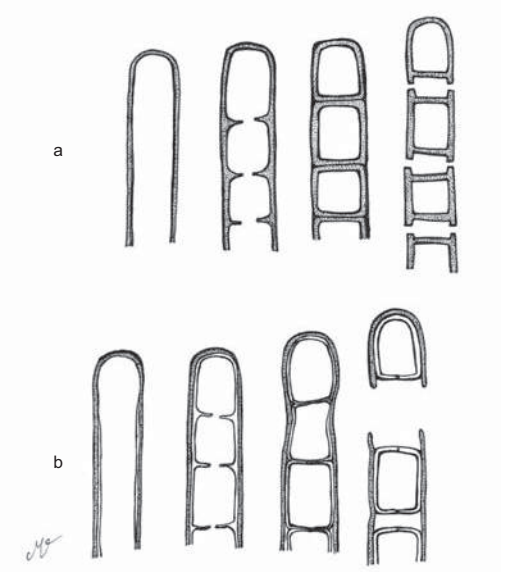


Fig. 6.13. Desarrollo del conidio: a) holoártrico, b) enteroártrico
Esquema: Marleny Vargas

Orden de producción y arreglo de los conidios

Los conidios de origen blástico pueden presentar tres tipos de arreglo: solitario, catenulado y botrioso (fig. 6.14). El conidio **solitario** nace uno a la vez en la célula conidiógena, en forma lateral o terminal, o en sucesión basípeta (cadenas basípetas) del ápice de una célula conidiógena especializada como fiálide, anélido o retrogresiva. Los conidios solitarios pueden ser únicos como es el caso de *Nigrospora* Zimm y así la célula conidiógena produce un solo conidio. El conidio **catenulado** se desarrolla en una cadena acrópeta, que puede ser simple o ramificada a partir del ápice o de los lados de la célula conidiógena, como ocurre en *Cladosporium* Link. Un conidio **botrioso** nace en racimos o en grupos del ápice de una célula conidiógena, generalmente ensanchada como se observa en *Botrytis* P. Micheli ex Pers. (Cole & Samson, 1979; Allerman & Olsen, 1983).

Es importante tener en cuenta que a pesar de que la mayoría de autores consideran una sucesión basípeta como un tipo de conidio solitario, algunos investigadores hablan de conidios catenulados en forma basípeta.

Los conidios de origen tálico son solitarios y se caracterizan por ser terminales o intercalares. Los artroconidios o conidios ártricos son un caso especial de este tipo de conidios como se explicó anteriormente.

Proceso de proliferación de la célula conidiógena

Una célula conidiógena puede producir un solo conidio o numerosos conidios y durante este proceso puede ocurrir que la célula conidiógena termine de crecer antes de que aparezca el inicio del primer conidio, en cuyo caso se conoce como célula conidiógena **determinada;** la célula conidiógena puede continuar elongándose a medida que produce los conidios, lo cual se conoce como célula conidiógena **proliferativa** o **proliferante**; y cuando la célula conidiógena disminuye su tamaño a medida que da origen a los conidios, se denomina célula conidiógena **retrogresiva** (fig. 6.15) (Cole & Samson, 1979; Allerman & Olsen, 1983, Ulloa & Hanlin, 2004; Kirk *et al.*, 2008).

Cuando la célula conidiógena es proliferativa, su crecimiento puede ser basaúxico, percurrente o simpodial. El crecimiento **basaúxico** se da cuando la elongación ocurre en un punto basal de crecimiento (crecimiento intercalar), después de la formación de un conidio blástico, terminal y único en el ápice de la célula conidiógena como ocurre en *Spegazzinia* Sacc. o durante el desarrollo de una sucesión basípeta como se observa en *Arthrinium* Kunze (fig. 6.16). El crecimiento **percurrente** se da cuando hay proliferación de un nuevo ápice de la célula conidiógena a través del ápice anterior, como ocurre en *Chloridium* Link (fig. 6.17). El crecimiento **simpodial** ocurre cuando hay sucesión o proliferación de la célula conidiógena por encima y en el lado opuesto del último punto fértil del ápice; este tipo de elongación da por resultado un conidióforo de forma geniculada o en zigzag, como ocurre en *Beauveria* Vuilleim y *Drechslera* Ito (fig. 6.18) (Cole & Samson, 1979; Mercado *et al.*, 1997; Ulloa & Hanlin, 2004; Kirk *et al.*, 2008).

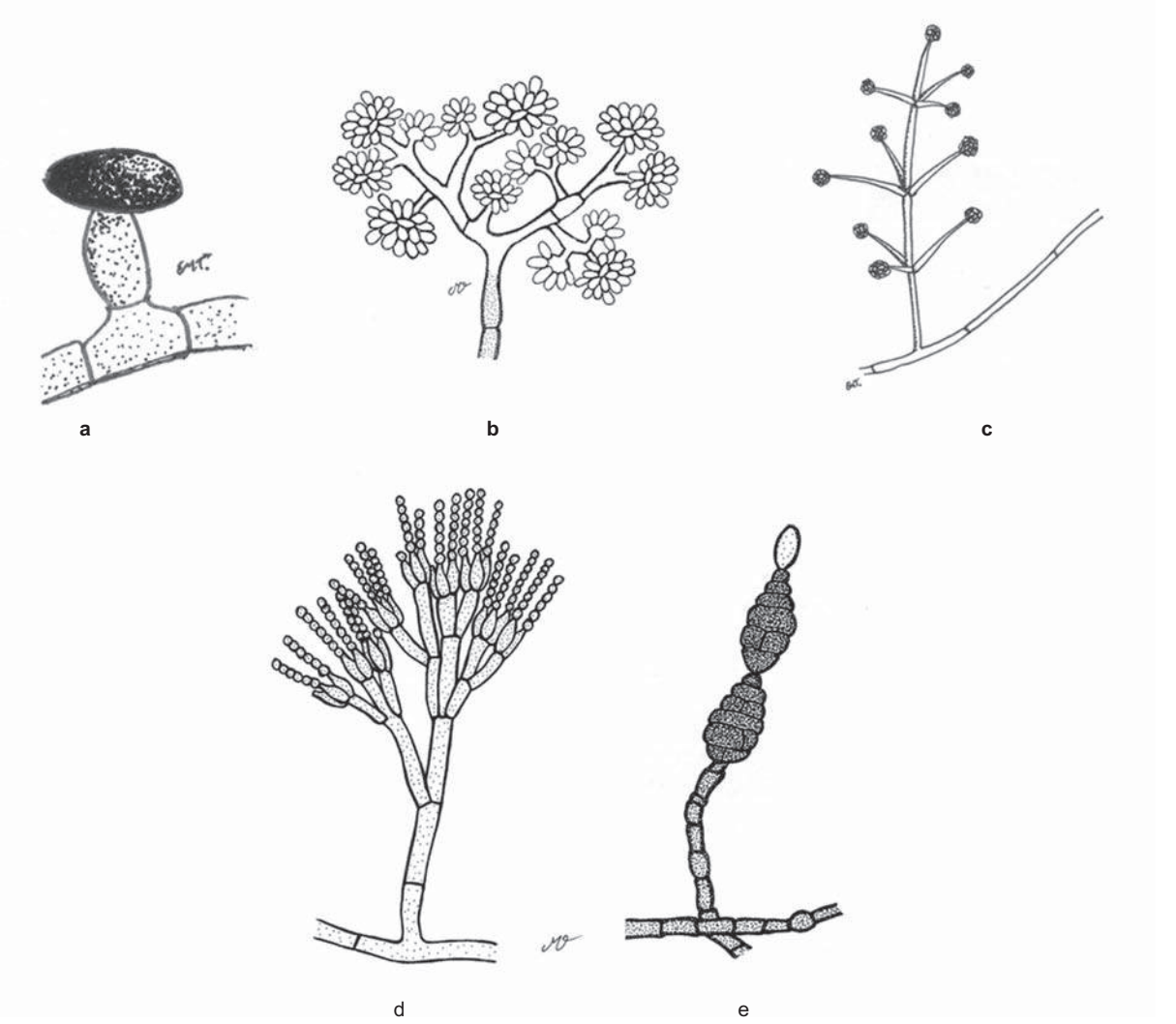


Fig. 6.14. Arreglo de producción de los conidios: a) solitario y único, b) botrioso, c) falsa cabeza, d) sucesión basípeta o cadenas secas, e) sucesión acrópeta
Esquemas: Marleny Vargas y Edgar Medina

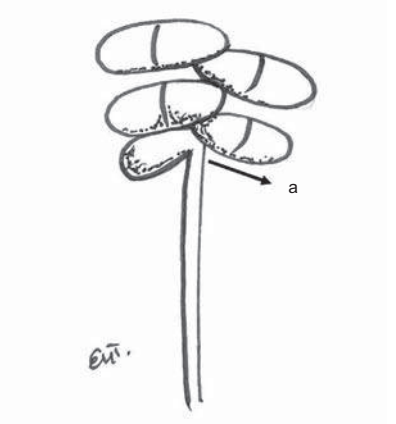


Fig. 6.15. a) Célula conidiógena retrogresiva
Esquema: Edgar Medina

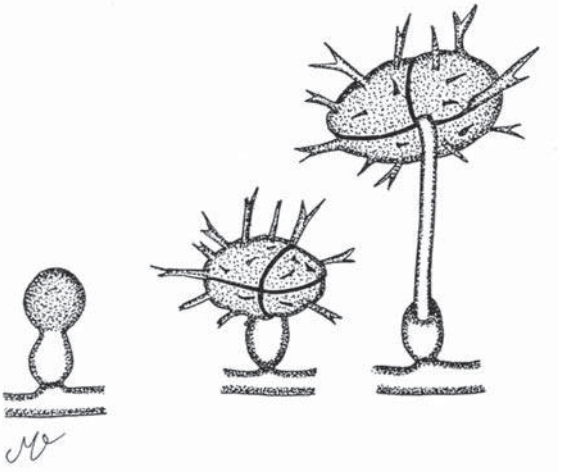


Fig. 6.16. Célula conidiógena proliferativa con crecimiento basáuxico
Esquema: Marleny Vargas

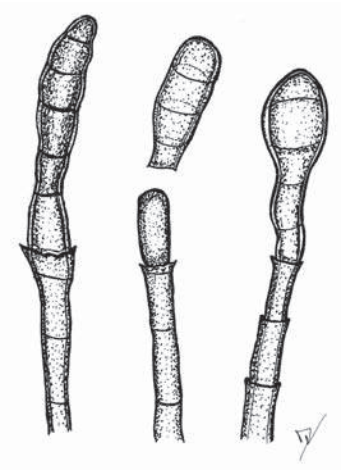


Fig. 6.17. Célula conidiogénica percurrente
Esquema: Natalia Vargas

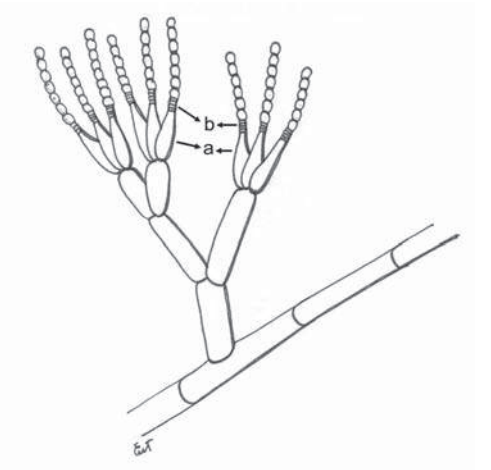


Fig. 6.19. Célula conidiógena proliferativa especial, anélido: a) anélido, b) anillos
Esquema: Edgar Medina

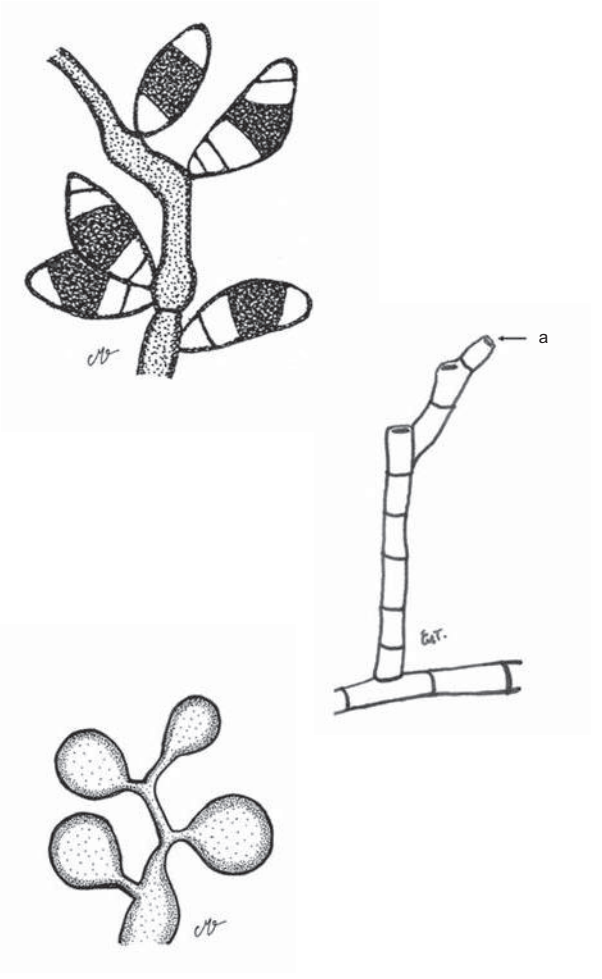


Fig. 6.18. Células conidiogénicas proliferativa con crecimiento simpodial: a) poro en célula conidiógena simpodial
Esquemas: Edgar Medina y Marleny Vargas

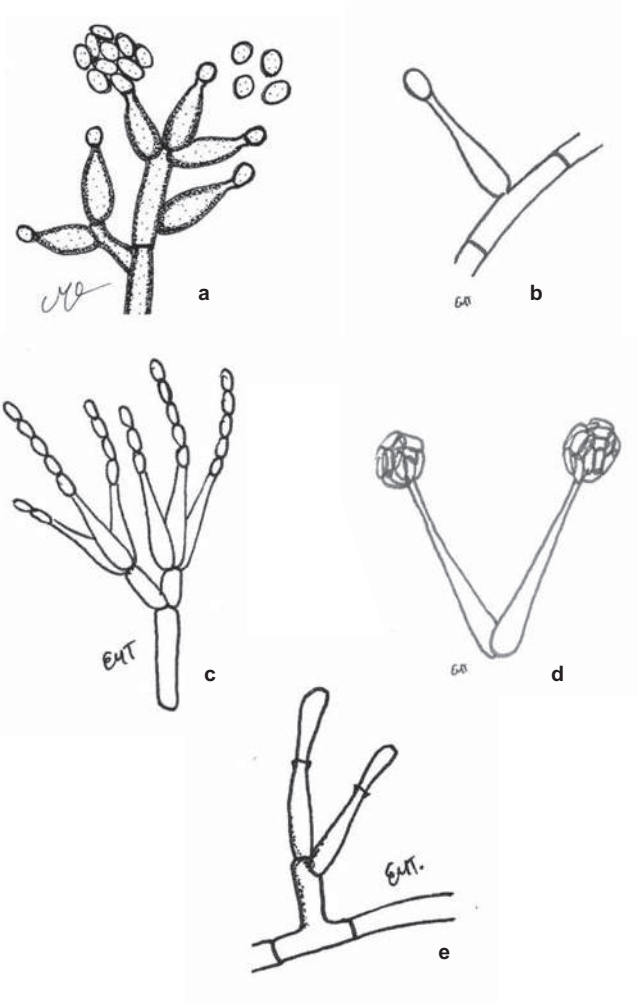


Fig. 6.20. Diferentes morfologías de fiálides: a) fiálide en botella con cuello corto, b) y c) fiálides en botella con cuello largo, d) fiálides en punzón, e) fiálides cilíndricas
Esquemas: Edgar Medina y Marleny Vargas

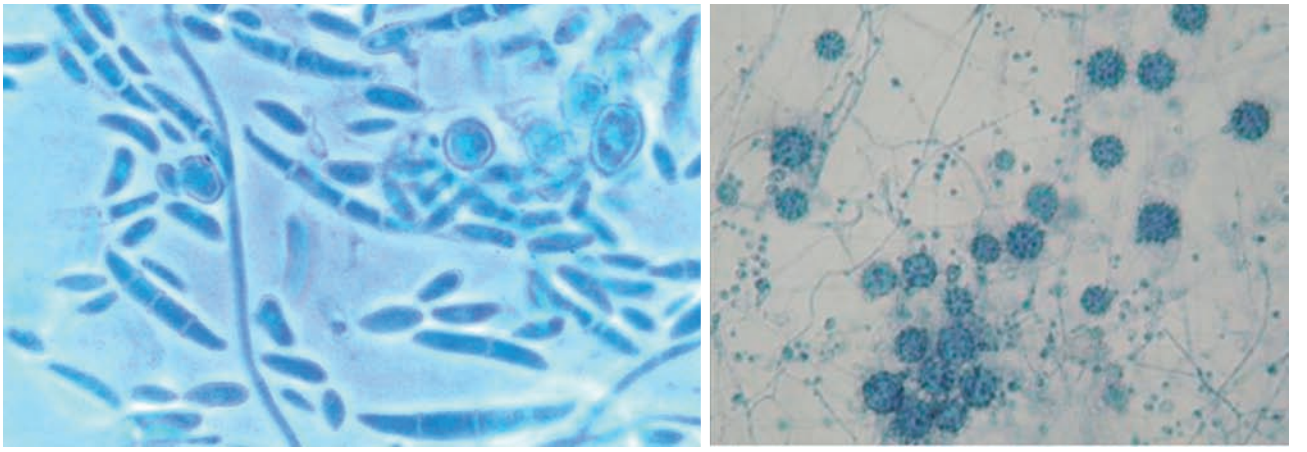


Fig. 6.21. Macro y microconidios: *Fusarium* sp. (izq.); *Histoplasma capsulatum* (der.)
Fuentes: Catalina Botero (izq.); CIB (der.)

Características adicionales de las células conidiógenas y de los conidios

Existen células conidiógenas que tienen nombres especiales como la porógena, el anélido y la fiálide. La célula **porógena** se caracteriza por la presencia de un canal estrecho que se observa como un poro en el punto de unión en la base del conidio blástico por ella originado. Algunas células porógenas son también **simpodiales**, como ocurre en *Alternaria* Nees y *Curvularia* Boedijn (fig. 6.18). El **anélido** es una célula conidiógena proliferativa que da origen a una sucesión de conidios blásticos con elongación visible de la célula conidiógena después de la delimitación de cada conidio; la consecuencia es la formación de una serie de cicatrices que se observan como anillos en el ápice de la célula conidiógena, como se observa en *Scopulariopsis* Bainier (fig. 6.19). La **fiálide** (fig. 6.20) es una célula que da origen a una sucesión de conidios blásticos ocurriendo la ruptura de la capa exterior de la pared de ésta en el momento de producirse el primer conidio; por eso, en este tipo de células conidiógenas, el primer conidio es holoblástico y los demás enteroblásticos. Muchos hongos presentan este tipo de célula conidiógena como *Aspergillus* P. Micheli ex Link, *Penicillium* Link, *Paecilomyces* Bainier, *Trichoderma* Pers., *Fusarium* Link, entre otros (Cole & Samson, 1979; Cole, 1986).

Existen diversas características empleadas por Saccardo en el *Sylloge Fungorum*, que se siguen empleando en la actualidad para describir los conidios, como el color, el tamaño, el número de células que lo conforman y su forma. En cuanto al color, los conidios pueden ser **hialoconidios** (incoloros) o **feoconidios** (marrón) cuando se observan en microscopía de luz. Los conidios hialinos toman una coloración azul cuando se realizan montajes con azul de lactofenol y los conidios marrones conservan su color característico. En cuanto al tamaño, cuando un mismo hongo produce dos tipos de conidios, a los más grandes se les llama macroconidios y a los más pequeños, microconidios, como se observa en *Fusarium* y en *Histoplasma capsulatum* Darling. Un **macroconidio** puede tener una o varias células y en algunos hongos los **microconidios** pueden tener más de una célula, aunque en general son de una sola (fig. 6.21).

Según el número de células que tenga un conidio se llama **ameroconidio** (sin septo), si tiene una sola célula; **didimoconidio** (un septo) si tiene dos células; **dictioconidio**, si tiene septos transversales y longitudinales (muriforme); y **fragmoconidio,** si tiene septos horizontales (más de dos septos). De acuerdo con su forma los conidios pueden ser **estauroconidios** cuando tienen forma de estrella, **helicoconidios** si tienen forma helicoidal y **escolecoconidios** si su longitud es veinte veces mayor que el tamaño de su ancho (fig. 6.22).

Adicionalmente, existe un tipo especial de propágulo conocido como **clamidospora**. Este propágulo, por su origen, es un conidio tálico; puede ser terminal, intercalar, tener septos o formarse en cadenas. Se caracteriza por tener pared gruesa, citoplasma condensado, no se desprende fácilmente del micelio y funciona como espora de reposo (fig. 6.23) (Ulloa & Hanlin, 2006).

Existen otros parámetros que también deberían tenerse en cuenta para la caracterización e identificación de los hongos mitospóricos, como la forma en que se ramifica el conidióforo. Según Kendrick (2003) los conidióforos se clasifican en: 1) conidióforos ramificados que producen cadenas acrópetas blásticas, como se observa

en *Chrysonilia* von Arx; 2) conidióforos ramificados que producen conidios tálico-ártricos, como se observa en *Oidiodendron* Robak; 3) conidióforos que se ramifican de manera divergente y que no se convierten en conidios, como se observa en *Hansfordia* Hughes; 4) conidióforos ramificados de manera **penicilada** (forma de pincel), como se observa en *Penicillium*; 5) conidióforos ramificados de manera **verticilada** (las ramas nacen al mismo nivel del conidióforo y crecen hacia arriba), como se observa en *Verticillium* Nees y *Cladobotryum* Nees.

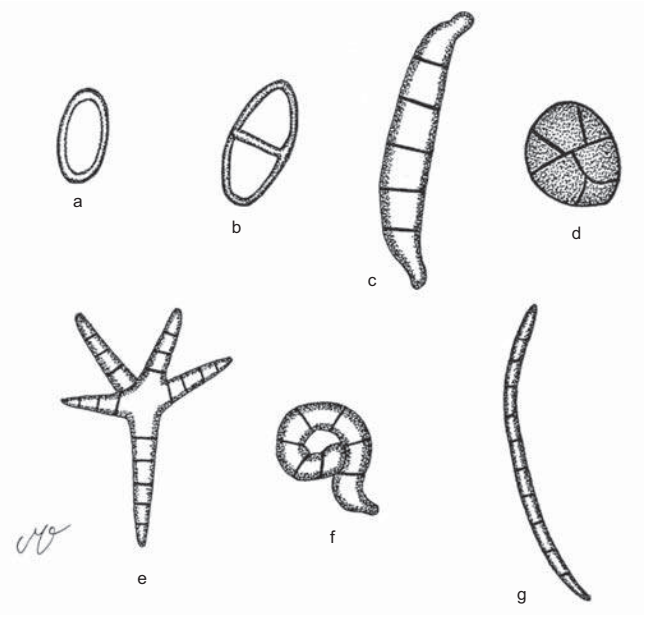


Fig. 6.22. Tipos de conidios: a) ameroconidio, b) didimoconidio, c) fragmoconidio, d) dictioconidio, e) estauroconidio, f) helicoconidio, g) escolecoconidio
Esquema: Marleny Vargas

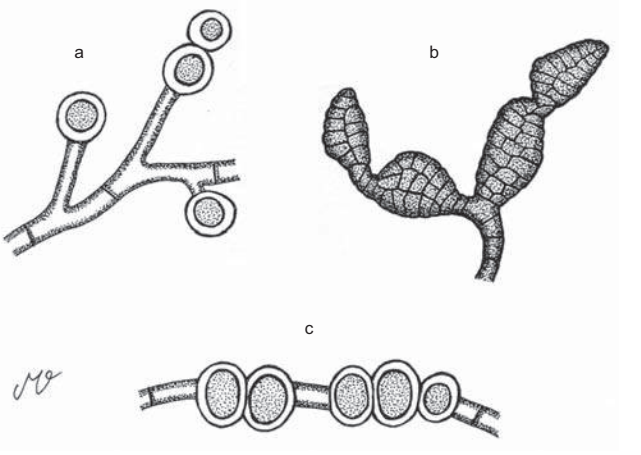


Fig 6.23. Tipos de clamidosporas: a) terminal y en cadena, b) dictioclamidospora, c) intercalar y en cadena
Esquema: Marleny Vargas

PARASEXUALIDAD

La parasexualidad es una forma de variación y de recombinación que se da en los hongos mitospóricos, como un mecanismo para suplir la falta de variación por la ausencia de una fase sexual. Aunque algunos hongos se reproducen en forma asexual, sexual y además presentan el fenómeno de parasexualidad; como *Aspergillus nidulans* (Eidam) G. Winter (anamorfo) y *Emericella nidulans* (Eidam) Vuill. (teleomorfo). El primero que observó este fenómeno en laboratorio fue Pontecorvo en 1956.

El proceso consta de tres fases: heterocariosis, cariogamia y haploidización. Para que el proceso de parasexualidad se inicie, se requiere que exista una condición heterocariótica, es decir que en una misma hifa existan dos núcleos diferentes, esto puede ocurrir por anastomosis de hifas de dos cepas haploides con ligeras diferencias genéticas, mediante el fenómeno de plasmogamia o por mutación. Una vez se establece el estado de heterocariosis se lleva a cabo una cariogamia y ocurre la formación de un núcleo diploide que se multiplica al mismo tiempo que los núcleos haploides del micelio. En el núcleo diploide se produce una recombinación somática (entrecruzamiento mitótico), este evento puede ser inducido por diversos factores como la radiación UV y rayos X, los vapores de alcanfor, la mitomicina, el ácido nitroso y la complementación ocurre con una frecuencia de 1 conidio diploide en 10^6-10^7. Finalmente, ocurre una reducción no meiótica de cromosomas del núcleo diploide por la vía de la aneuploidía (pérdida de cromosomas individuales), hasta conseguir la condición haploide (haploidización). El proceso de haploidización se ve favorecido por compuestos como la p-Fluorofenilalanina (benlate), en bajas concentraciones (Deacon, 2006; Webster & Weber, 2007, Burnett, 2003).

No se conoce si este fenómeno es frecuente en la naturaleza a pesar de que ha sido observado en otros géneros además de *Aspergillus* Micheli ex Haller tales como *Acremonium* Link, *Fusarium* Link y *Verticillium* Nees (Deacon, 2006).

Aunque la parasexualidad es un proceso aleatorio, tiene algunas ventajas sobre la reproducción sexual tales como la posibilidad de que se presente en cualquier momento del crecimiento vegetativo y que no requiera de la formación de estructuras de reproducción (v. capítulo 7).

BIBLIOGRAFÍA

Alexopoulos, C. J., C. W. Mims., M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York, E. U.

Allerman, K. & J. Olsen. 1983. Asexual differentiation in the fungi. Pp. 419-447. *En*: Smith J. E. (Ed.). Fungal Differentiation. Marcel Dekker, Inc. New York, E. U.

Benjamin, R. K. 1979. Zygomycetes and their spores. Pp. 573-621 *En:* Kendrick, B. (Ed.) The Whole Fungus, Vol. 2. National Museums of Canada, Ottawa, Canada.

—. 1966. The merosporangium. Mycologia, 58: 1-42.

Boekhout, T., V. Robert, M. Th. Smith, J. Stalpers, D. Yarrow, P. Boer, G. Gijswijt, C. P. Kurstzman, J. W. Fell, E. Gueho, J. Guillot & I. Robert (Eds.). 2002. Yeast of the World: morphology, physiology, sequences and identification [CD-Rom]. Biodiversity Center ofETI. Wokingham, Inglaterra.

Burnett, J. 2003. Fungal population and species. Pp. 169-171. Oxford University Press. New York, E. U.

Cole, C. 1986. Models of cell differentiation in Conidial Fungi. Microbiological Reviews, 50: 95-132.

—. 1981. Conidiogenesis and conidial ontogeny. Pp. 271-327. *En*: Cole, C. (Ed). Biology of Conidial Fungi. Vol. 2B. Academic Press, New York, E. U.

Cole, C. & R. A. Samson. 1979. Patterns of Development in Conidial Fungi. Pitman Publishing Limited. London, Inglaterra.

Deacon, J. 2006. Fungal Biology. 4th ed. Blackwell Publishing. Oxford, Inglaterra.

Dick, M. W. 2001. The Peronosporomycetes. Pp. 39-72. *En:* McLaughlin D.J., E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (Eds.) The Mycota. Vol. VIIA. Systematics and evolution. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.

Ellis, M. B. 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, Inglaterra.

Gams, W., E. S. Hoekstra & A. Aptroot. 1998. CBS Course of Mycology. 4th edition. Centraalbureau voor Schimmelcultures. Baarn, Holanda.

Garraway, M. O. & R. C. Evans. 1984. Fungal Nutrition and Physiology. John Wiley & Sons. New York, E. U.

Guertin, D.A., S. Trautmann & D. McCollum. 2002. Cytokinesis in Eukaryotes Microbiology and Molecular Biology Reviews, 66: 155–178.

Johnson B.F. & I.J. Mcdonald. 1983. Cell Division: a Separable Cellular Sub-cycle in the Fission Yeast *Schizosaccharomyces pombe*. Journal of General Microbiology, 129: 3411-3419.

Kendrick, B. 2003. Analysis of morphogenesis in Hyphomycetes: new characters derived from considering some conidiophores and conidia as condensed hyphal systems. Canadian Journal of Botany, 81: 75-100.

Kirk, P. M, P. F. Cannon., D. W. Minter & J. A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th Edition. CABI Publishing. Inglaterra.

McGinnis, M. R. 1980. Laboratory Handbook of Medical Mycology. Academic Press, New York, E. U.

McInerny C. J. 2004. Cell cycle-regulated transcription in fission yeast. Biochemical Society Transactions, 32: 967-972.

Mercado, A., V. Holubova & J. Mena. 1997. Hifomicetes dematiáceos de Cuba Enteroblásticos. Museo Regionales di Scienze Naturali, Torino, Italia.

Moore, R. T. 1999. Cytology and ultrastructure of yeast and yeast-like fungi. Pp. 33-47. *En*: Kurzman, C. P & J. W. Fell (Eds). The Yeasts: A taxonomic study, 4th ed. Elsevier, Amsterdam. Holanda.

O'Donnell, K. L. 1979. Zygomycetes in culture. Department of Botany. University of Georgia. Georgia, E. U.

Phaff, H. J., M. W. Miller & E. M. Mrak. 1978. The life of yeast. 2nd ed. Harvard University Press, Cambridge, E. U.

Seifert, K. A. & W. Gams. 2001. The taxonomy of Anamorphic Fungi. Pp. 307-347. *En*: McLaughlin, D.J., E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (Eds). The Mycota VII: Systematics and Evolution. Parte A. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.

Ulloa, M. & R. T. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

Von Arx, J. A. 1981. Systematics of conidial yeast. Pp. 85-96. *En*: Cole, C. & B. Kendrick (Eds.). Biology of conidial fungi. Academic Press, New York, E. U.

Webster J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3rd ed. Cambridge University Press. New York, E. U.

CAPÍTULO
7

GENÉTICA DE HONGOS

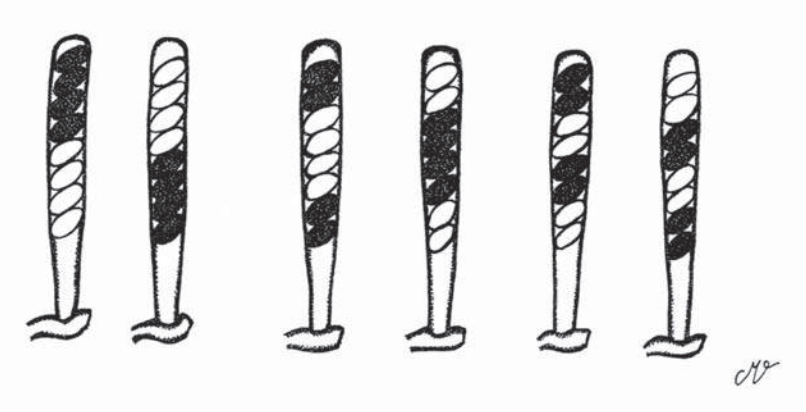
INTRODUCCIÓN

GENÓMICA ESTRUCTURAL

GENÉTICA DE HONGOS

INTERACCIONES GENÓMICAS

INTRODUCCIÓN A LA BIOTECNOLOGÍA DE HONGOS



INTRODUCCIÓN

La genética es la disciplina que trata de entender la manera en la cual la información necesaria para reproducir un organismo es guardada dentro de él, y cómo esta información puede cambiar y reorganizarse antes de ser transmitida a la siguiente generación (Kendrick, 2000). Basándonos en esta definición, en este capítulo trataremos tres temas: genómica estructural, genética clásica e introducción a la biotecnología de hongos. El primer tema nos introducirá en la era genómica y más específicamente en la secuenciación de genomas de hongos y organismos relacionados. Conoceremos cuáles organismos han sido secuenciados, dónde está guardada la información y cómo y para qué podemos acceder a ella. En el segundo tema hablaremos de la genética de hongos haciendo un énfasis especial en aquellas características que hacen únicos a los organismos llamados hongos desde un punto de vista genético: heterocariosis, parasexualidad, recombinación mitótica, segregaciones aberrantes, entre otros temas. Finalmente, haremos una introducción a la biotecnología de hongos y, en particular, cómo el hombre puede "cambiar" y tomar provecho de la información genética de los hongos.

GENÓMICA ESTRUCTURAL

El término genómica apareció por primera vez hacia la década de los ochenta y tomó fuerza en la década de los noventa cuando se lanzaron los proyectos de secuenciación de genomas. El primer genoma de un organismo de vida libre que se secuenció fue el de *Haemophilus influenzae* (1,8 Mb) en 1995 (Freishmann *et al.,* 1995). Siguieron otros microorganismos, plantas y en el 2001 se elaboró el primer borrador del genoma humano. En la actualidad se tiene la secuencia del genoma de más de setenta organismos incluyendo arquea, eubacteria y eucariontes (http://www.ebi.ac.uk/genomes/). La genómica suele subdividirse en **estructural**, **comparativa** y **funcional**. La genómica estructural estudia la organización y secuencia de los genomas, establece mapas citogenéticos, genéticos y físicos de los cromosomas. La genómica comparativa estudia la evolución y función de los genomas mediante comparaciones globales de genomas de organismos relacionados evolutivamente

o aun lejanos en la escala evolutiva. Finalmente, la genómica funcional pretende establecer la función de los genes presentes en un genoma.

Sin embargo, antes de seguir adelante, definamos la **genómica**. El término genómica es difícil de explicar ya que su definición varía de científico a científico pero trataremos de dar un significado y definir sus alcances. La palabra genómica se deriva de genoma, que significa el contenido de ADN de una célula haploide o la mitad de este contenido en una célula diploide. No obstante, decir que la genómica es el estudio del genoma sería demasiado simplista. La genómica incluye secuenciar el ADN, analizar la secuencia, estudiar las variaciones del genoma dentro de una población y establecer los patrones del control transcripcional de los genes. La genómica maneja conjuntos enormes de datos y métodos de gran poder (en inglés se habla de *high-throughput methods*). En nuestro caso, la genómica incluirá los tópicos ya mencionados y, además, la proteómica o estudio del contenido total de proteínas de una célula, tejido u organismo en un momento dado.

El sitio de referencia para la secuenciación de genomas de hongos es el Instituto Broad, que puede ser visitado en internet en la dirección: http://www.broad.mit.edu/. Según lo encontrado en la página web mencionada, dentro de los proyectos científicos del Instituto Broad se encuentra la Iniciativa Genómica de Hongos (*Fungal Genome Initiative* o FGI). En el marco de esta iniciativa se han secuenciado más de cincuenta organismos fúngicos importantes en medicina, agricultura e industria. El Instituto Broad trabaja de cerca con la comunidad de micólogos de tal manera que la decisión sobre cuál genoma secuenciar se toma en el seno de un comité que cuenta con especialistas en biología de hongos. La mayoría de los hongos secuenciados pertenecen a grupos de organismos filogenéticamente relacionados. Esta estrategia responde a la idea de que la información obtenida de cada organismo no sólo es importante por su impacto en áreas médicas agrícolas o industriales, sino que la comparación entre genomas y la correlación entre diferencias genómicas y diferencias fenotípicas (como por ejemplo grados de virulencia o patogenicidad) puede acelerar el descubrimiento de genes o regiones genómicas de importancia.

Para acceder a la información genómica de los hongos se puede ingresar al enlace de la FGI o acceder a la página http://www.broad.mit.edu/annotation/fgi/, una vez allí, se sigue el enlace ofrecido por el nombre de cada hongo, lo que dirige a una nueva página donde podemos acceder a la secuencia completa del organismo; si queremos podemos grabarla en nuestros archivos o podemos hacer uso de herramientas informáticas accesibles en la misma página. Con una de ellas podemos buscar si en la secuencia de un hongo disponible en la página FGI hay un gen en particular o una secuencia que está presente en otro organismo de interés particular.

Si el lector no está familiarizado con las herramientas de bioinformática le recomendamos una guía muy buena y sencilla para el aprendizaje de la bioinformática básica, Bioinfórmate, un ambiente virtual de aprendizaje (AVA) que se puede consultar en la dirección http://bioinformate.uniandes.edu.co.

GENÉTICA DE HONGOS

El genoma de los organismos eucariontes está contenido en un organelo llamado núcleo y organizado en dos o más cromosomas. El tamaño del genoma de los Hongos y organismos relacionados es muy variable, alrededor de 25 millones de pares de bases para la mayoría de los hongos filamentosos y 240 millones de pares de bases para algunas especies del reino Chromista.

La mayoría de los organismos fúngicos son haploides (poseen sólo un conjunto de cromosomas) lo cual representa una ventaja para los estudios genéticos ya que por un lado no habrá interacciones entre alelos (dominancia, recesividad, etcétera) y, por otro lado, cada gen puede ser potencialmente expresado en el fenotipo. Los únicos organismos diploides que serán considerados en este capítulo justamente corresponden al reino Chromista.

INTERACCIONES GENÓMICAS

Fusiones de hifas

Como lo diremos reiteradamente en este libro, los hongos son organismos muy diversos en su estilo de vida. En particular, el papel de la reproducción sexual en el ciclo de vida de los hongos también es muy variable. Existen muchos organismos para los cuales nunca se ha descrito la reproducción sexual y hay muchas formas de sexualidad en las cuales se aporta información genética de cada organismo parental en un arreglo que eventualmente

produce un núcleo diploide que a su vez sufre **meiosis** con las consabidas segregación de cromosomas y recombinación genética típicas de los organismos eucariontes (Moore & Novak-Frazer, 2002).

Antes de continuar debemos definir los términos **homotálico** y **heterotálico** pues los usaremos en lo que queda del capítulo. Una especie es considerada homotálica si el individuo puede completar el ciclo sexual por él mismo. El homotalismo implica **autofertilización** pero no se limita a ella ya que cepas homotálicas pueden entrecruzarse en la naturaleza o en el laboratorio. Al contrario, una especie heterotálica nunca presentará autofertilización y se caracteriza por la **autoesterilidad** o **autoincompatibilidad**. Estas especies requieren la interacción de dos individuos diferentes para completar el ciclo sexual.

Heterocariosis es la presencia de núcleos diferentes en un mismo micelio. Al parecer es un mecanismo con el cual los hongos se adaptan a cambios ambientales inesperados (Maheshwari, 2005). Resulta de mutaciones en algunos núcleos dando origen a núcleos diferentes en la misma hifa o por la fusión de hifas (**anastomosis**) de cepas diferentes seguida de la migración de núcleos de una hifa a la otra. Así, visto de otra forma, anastomosis es la fusión de hifas o ramas hifales que implica el rompimiento de dos paredes celulares, unión de las membranas plasmáticas y un citoplasma continuo entre las dos hifas en fusión (Moore & Novak-Frazer, 2002). La heterocariosis y la eventual cariogamia o fusión de núcleos está bajo un control muy estricto. Si dos hifas van a fusionarse lo ideal es que sean muy parecidas para evitar problemas de incompatibilidad que pueden llevar incluso a la muerte celular. Por otro lado, si dos núcleos se van a unir para, por ejemplo, aprovechar las ventajas de la reproducción sexual, lo ideal es que los núcleos sean muy diferentes para aumentar la variabilidad en la descendencia. El control de estos eventos es genético y para el caso de hifas en fusión se habla de **compatibilidad vegetativa** (CV) y en el caso de fusión de núcleos, el proceso es regulado por genes llamados **factores de tipo de apareamiento**.

La CV es controlada por uno o varios genes y limita el proceso de anastomosis entre cepas pertenecientes a grupos de compatibilidad vegetativa (VCG) diferentes. Es decir que sólo pueden hacer fusión cepas pertenecientes al mismo grupo de compatibilidad vegetativa y que poseen los mismos alelos de VCG. La fusión puede ser interrumpida en diferentes momentos durante el proceso pero en la mayoría de los casos se da la incompatibilidad posfusión.

Tipos de apareamiento (*mating types*): el caso de *Saccharomyces cerevisiae* Meyen

El control genético del apareamiento sexual se puede dar por la interacción de alelos de uno o varios loci en cuyos casos se llama incompatibilidad **unifactorial** (o **bipolar**) e incompatibilidad **bifactorial** (o **tetrapolar**) respectivamente. Es muy común que a los alelos alternativos de los tipos de apareamiento se les llame **idiomorfos** en vez de alelos ya que dichos alelos no comparten el grado de similaridad nucleotídica esperada entre alelos.

Con el fin de explicar el sistema genético de tipo de apareamiento en hongos tomaremos el ejemplo de la levadura *Saccharomyces cerevisiae* que posee un sistema de tipo unifactorial y un ciclo de vida **haplo-diplóntico,** es decir, alternancia entre un estado haploide y un estado diploide. En este hongo, existen dos tipos de apareamiento, a y α que se conocen **hormonas** de tipo peptídico de los dos tipos de apareamiento: **feromona** a y feromona α. Igualmente, se han caracterizado receptores para los dos tipos de feromonas, es decir que una célula de tipo a tendrá receptores para la feromona α y viceversa. En el momento en que un receptor reconoce una feromona del tipo opuesto, se inicia una cascada de transmisión de señales dentro de la célula y ocurren tres eventos:

1. Las células receptoras producen una aglutinina que aumenta la adhesión de células de tipo de apareamiento opuesto.
2. El ciclo mitótico para en G1 (v. cap. 4, fig. 4.4).
3. La estructura celular es alterada de manera que se producen unas proyecciones por las cuales ocurrirá la fusión de las células de tipo de apareamiento opuesto.

Las células diploides esporulan y forman una progenie formada de células a y α. El locus genético responsable del control de apareamiento se llama MAT en el cual hay dos genes ligados (a*1* y a*2* para el tipo de apareamiento a, y α*1* y α*2* para el tipo de apareamiento α). Las funciones de los productos de los genes son específicas en las células haploides y en las células diploides estos interactúan entre sí. Las funciones de los péptidos codificados por los genes son las siguientes:

- Célula α:
  α*1* activa la transcripción de genes específicos de células α, es decir la feromona α y el receptor de feromona a.

α*2*: reprime expresión de la feromona a y del receptor de la feromona α.

- Célula a:
  a*1*: reprime la producción del receptor genes de feromona a y de la feromona α.
  α*2*: función desconocida.

- Célula a/α:
  a*1* y α*2* interactúan juntos y el dímero reprime genes específicos de células haploides, incluyendo el gen REM1 (que reprime la meiosis y la esporulación). Este dímero también reprime α*1*.
  a*2* reprime la expresión de genes específicos de a.

Adicionalmente, en las células haploides se expresan sin problemas los genes específicos haploides, entre los cuales RME1 es uno de ellos. Para mayor entendimiento ver figura 7.1, tomada y modificada de Herskowitz (1988).

S. cerevisiae es heterotálico pero un clon de células haploides de un tipo de apareamiento dado puede esporular y dar una progenie con igual número de células a y α. Esto resulta por un fenómeno conocido como cambio en tipo de apareamiento y controlado por el gen *HO* (de homotálico) que existe en dos formas alélicas, *HO* dominante y *ho* recesivo y codifica para una endonucleasa (enzima que corta las cadenas de ácidos nucleicos). A cada lado del locus MAT están dos loci de reserva, HMR del lado derecho y HML del lado izquierdo y que corresponden a los tipos de apareamiento a y α respectivamente. Los genes HML y HMR, aunque contienen toda la información necesaria para los tipos de apareamiento, no se expresan debido a la estructura de cromatina particular que tienen y que resulta por secuencias silenciadoras a lado y lado de los loci HMR y HML. La endonucleasa HO crea un corte en la cadena donde se encuentra el locus MAT y esto favorece el intercambio de información entre MAT y HML o HMR. De hecho, el locus MATa va a recombinar preferencialmente con HML (correspondiente al tipo de apareamiento α) y MATα con HMR. De esta manera, se asegura el cambio de tipo de apareamiento y molecularmente este control se da por un activador de recombinación (RE) que favorece la recombinación preferencial entre MATa y HML y entre MATα y HMR.

El cambio de apareamiento asegura que células que queden aisladas en un hábitat puedan llevar a cabo reproducción sexual. El cambio de apareamiento ocurre en una frecuencia baja en células con el alelo *ho* y en cada ciclo mitótico para células con alelo *HO*. El cambio de apareamiento ocurre de la siguiente manera: una célula recién formada por gemación no es capaz de cambiar

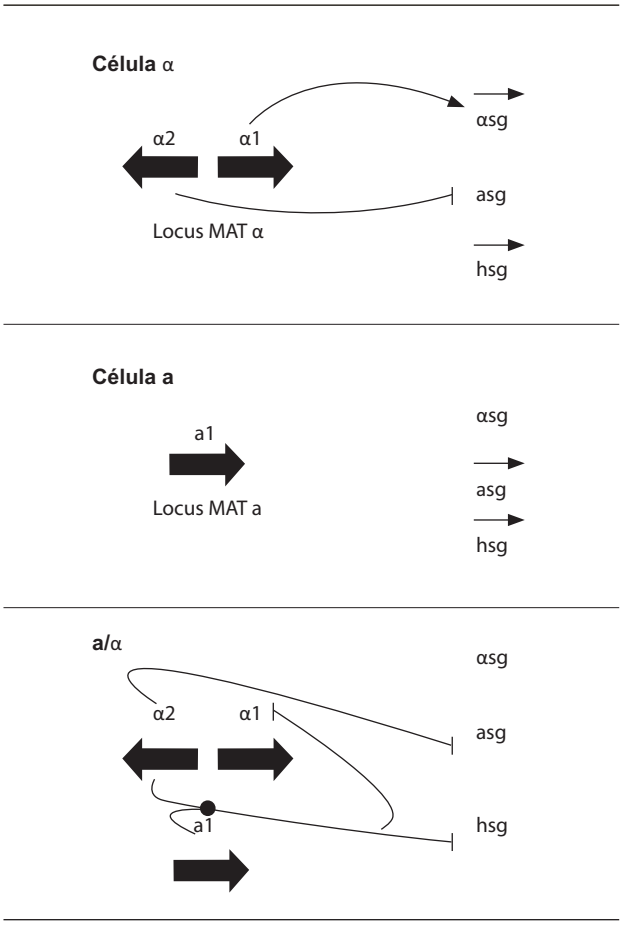


Fig. 7.1. Sistema de factores de apareamiento en la levadura *Saccharomyces cerevisiae*. MAT: locus de apareamiento, las proteínas codificadas en este locus controlan la expresión de otros genes; αsg: genes específicos de α; asg: genes específicos de a; hsg: genes haploides específicos; a1: proteínas de fenotipo a.
Fuente: traducido y modificado de Herskowitz (1988)

el tipo de apareamiento pues la célula madre manda a la hija un ARNm, del gen *Adhq* que codifica para un inhibidor de la endonucleasa *HO*. Como resultado de esto, sólo la madre es capaz de cambiar su tipo de apareamiento y esto hace que a cada ciclo se tengan dos células de tipo de apareamiento opuesto.

Mecanismos y análisis de recombinación durante la meiosis

La meiosis que ocurre en los hongos sigue los patrones de meiosis de los demás organismos eucariotas. Acá debemos recordar que la meiosis en los organismos pertenecientes al reino Hongos ocurre luego de la fusión

(o cariogamia) de los núcleos opuestos que comienzan el proceso de reproducción sexual porque estos organismos son haploides en la mayor parte de su ciclo de vida. En el caso de los organismos diploides pertenecientes al reino Chromista, la meiosis ocurre en los gametangios (anteridio y oogonio) donde se forman los gametos haploides que procederán a la fertilización.

El resultado de la meiosis es la formación de cuatro núcleos haploides. Los cromosomas segregan al azar durante la meiosis de manera que si los cromosomas poseen genes detectables, por ejemplo, por un fenotipo evidente, se pueden predecir las frecuencias de los genotipos en un conjunto de esporas tomadas al azar entre la progenie. Otro fenómeno que conocemos y que ocurre durante la meiosis es la recombinación (o *crossovers*, entrecruzamientos o quiasmata) de información entre cromátides no hermanas de cromosomas apareados. En este punto recordemos igualmente que la frecuencia de recombinación es una medida de la distancia entre dos genes. La recombinación ocurre cuando los cromosomas homólogos están apareados en el plano ecuatorial y en total hay cuatro cromátides, dos por cromosoma. El apareamiento sólo involucra dos cromátides, las otras dos resultan en no recombinación pero contribuyen a las frecuencias finales. De esta manera, una frecuencia de recombinación de 20% significa que 40% de las meiosis presentaron un entrecruzamiento (adaptado de Moore & Novak-Frazer, 2002).

En algunas especies del filo Ascomycota, una mitosis sigue a la meiosis resultando en ocho ascosporas. Adicionalmente, en algunos géneros, *Sordaria* Ces. & De Not., *Ascobolus* Pers. y algunas especies *Neurospora* Shear & B.O. Dodge, las ocho esporas quedan ordenadas en el asco de manera que al estudiar el fenotipo o genotipo de las ascosporas se puede determinar la ocurrencia de entrecruzamientos. Los productos de la meiosis quedan arreglados en un orden lineal que depende solamente de los mecanismos de la meiosis, es decir, recombinación y segregación de cromosomas. Esto ocurre porque el asco es muy estrecho y todos los husos de división deben ubicarse a lo largo del eje longitudinal del asco.

Tomemos un ejemplo para ilustrar todo esto. Tenemos el caso de algunas especies de *Neurospora*, *Ascobolus* y *Sordaria,* en las cuales el color de las ascosporas está dado por un gen con un par de alelos + (ascosporas negras) y w (ascosporas blancas) (Moore & Novak-Frazer, 2002). Realizamos un cruce entre una cepa de ascosporas negras con una cepa mutante con ascosporas blancas. En el caso de la segregación del carácter tendremos la proporción 4:4 (en el caso de las ocho ascosporas sería: ++++:wwww o wwww:++++) cuando no ocurrió la recombinación o entrecruzamiento (y también lo llamamos segregación de primera división o prerreduccional ya que la segregación de los caracteres ocurre antes de la primera división de la meiosis que es la división reduccional). En el caso de que haya entrecruzamiento de los cromosomas homólogos entre el centrómero y el carácter, tendremos la proporción 2:2:2:2 (ww:++:ww:++, ++:ww:++:ww, ww:++:++ww o ++:ww:ww:++) o proporción de segunda división o posreduccional.

En este punto debemos recordar y repasar cómo se da físicamente el proceso de recombinación. Holliday (1964) propuso un modelo según el cual cuando los cromosomas homólogos están apareados y las cromátides que van a presentar entrecruzamiento se encuentran cercanas, las dobles cadenas de ADN se desdoblan en las dos cromátides no hermanas. Luego, ocurre un pequeño corte en una de las dos hebras de ADN en las dos cromátides que se entrecruzarán en puntos correspondientes. Estos cortes dejarán extremos libres en cada cromátide y esas hebras "libres" invaden la cadena de la cromátide opuesta con la cual está ocurriendo el entrecruzamiento. En este momento tenemos una estructura en X (intercambio recíproco de hebras sencillas de ADN) o estructura de Holliday. De esta manera, en un momento dado, las cromátides tendrán una hebra de ADN perteneciente a un cromosoma y la otra hebra de ADN perteneciente al otro cromosoma. Si las dos cromátides que se entrecruzaron tenían alelos diferentes, en esta zona se formará una molécula de ADN híbrida o **heterodúplex** y habrá en algunos sitios un mal apareamiento de bases, por ejemplo, una A con una G. Normalmente, esto es corregido por el sistema de reparación de la célula antes de la mitosis posmeiótica. Por otro lado, la estructura de Holliday debe resolverse pues si entendimos bien, como hubo intercambio de cadenas de ADN, los cromosomas homólogos están unidos. Es decir que debe ocurrir un corte en las cadenas de ADN para separar los cromosomas homólogos y que puedan segregar durante la meiosis.

Ahora, recordamos esto porque fue gracias al entendimiento de estos procesos moleculares que se pudieron explicar algunas **segregaciones aberrantes** que se descubrían al azar durante el análisis de octadas (arreglo de ocho ascosporas). Segregaciones aberrantes son aquellas diferentes a las 4:4 o 2:2:2:2, y corresponden a 5:3, 6:2 o a un 4:4 aberrante. A la proporción 6:2 (o 2:6) se le llamó **conversión génica** ya que esta proporción se puede derivar de un 4:4 normal si un alelo es convertido al otro antes de la mitosis. La proporción 5:3 ocurre cuando hasta el final (después de la mitosis) se conserva el heterodúplex en una de las dos cromátides con heterodúplex, es decir que en una de las cromátides que sufrió recombinación

no hubo reparación del heterodúplex. En otras palabras, la cromátide que llega a la mitosis está formada, como toda molécula de ADN, de una doble hebra pero cada hebra tiene información diferente, una para el alelo mutante y otra para el alelo silvestre. Ahora tratemos de entender lo que ocurrió en la conversión génica. En este caso el heterodúplex sí se corrigió pero en vez de repararse "hacia" el alelo que uno espera para una proporción 2:2:2:2 (por ejemplo ww:++:ww:++), se convierte al otro alelo y da un 6:2 (ww:ww:ww:++). El caso de la segregación aberrante 4:4 (++:+w:+w:ww) ocurre cuando no hay corrección del heterodúplex en ninguna cromátide después de la recombinación y éste se conserva hasta la mitosis.

Segregación de genes durante el ciclo de división mitótico

En algunos casos, durante el ciclo vegetativo del hongo, se presenta un **ciclo parasexual**, es decir, procesos genéticos que resultan en núcleos recombinantes con combinaciones genéticas diferentes a las de los núcleos originales. El ciclo parasexual no es excluyente del ciclo sexual y hongos que presenten ciclos sexuales pueden, adicionalmente, en el transcurso de su ciclo de vida, mostrar parasexualidad. Para los hongos a los que sólo se les ha demostrado un ciclo asexual, el ciclo parasexual trae todas las ventajas de la sexualidad (aumento de variabilidad genética).

Así, en algunos casos, durante el ciclo vegetativo del hongo se presenta una cariogamia o **diploidización**, por ejemplo, después de un proceso de anastomosis cuando estamos en estado de heterocarión. En este caso resultaremos con un núcleo 2n o sea diploide que contiene dos conjuntos de cromosomas. La diploidización puede ocurrir naturalmente o ser inducida por agentes químicos (vapores de alcanfor, mitomicina o ácido nitroso) o por efectos físicos (luz ultravioleta o rayos X). Ahora, como el hongo es normalmente haploide en su ciclo de vida, este estado diploide debe revertir al estado haploide. A este proceso se le conoce como **haploidización** y se puede dar naturalmente o se puede inducir por algunos compuestos químicos como el fungicida Benlate (p-fluorofenilalanina). La haploidización se da por la **no-disyunción** de cromosomas en la división mitótica. La no-disyunción resulta cuando no hay separación de cromátides en la mitosis (algo que ocurre normalmente en mitosis). Al final tendremos un núcleo 2n + 1 y un núcleo 2n – 1 (a estos núcleos se les dice que tienen un número **aneuploide** de cromosomas). El núcleo 2n-1 es inestable y revertirá al estado n por pérdida sucesiva de cromosomas (este núcleo sufrió haploidización). El núcleo 2n + 1 resultará en 2n por pérdida del cromosoma adicional. El proceso de haploidización resulta en aumento de variabilidad genética en los núcleos resultantes ya que la pérdida de cromosomas se da al azar entre los cromosomas que originaron la célula 2n que vienen de dos núcleos diferentes (recordemos que teníamos un heterocarión). Ahora en contexto, en el ciclo parasexual ocurre plasmogamia, cariogamia y haploidización pero no en un lugar o tiempo específico durante el ciclo de vida, ni con formación de estructuras sexuales. El ejemplo más conocido de este fenómeno es *Aspergillus nidulans* (Eidam) G. Winter.

Adicionalmente, se puede dar un proceso de recombinación durante la mitosis de una célula 2n si se da el caso de un apareamiento de cromosomas homólogos, en ese caso decimos que hubo **recombinación mitótica.** Como es de esperar, este fenómeno resulta en una variabilidad genética en las células hijas. El fenómeno de conversión génica también ocurre durante los procesos de recombinación mitótica al igual que durante la meiosis debido a las formación de moléculas híbridas de ADN o heterodúplex seguida o no de reparaciones en estas moléculas.

INTRODUCCIÓN A LA BIOTECNOLOGÍA DE HONGOS

Una vez repasados los temas de genética de hongos, entraremos a dar un vistazo a la biotecnología de hongos y cómo el hombre ha tratado de manipular la información genética de los hongos para su provecho. Recordemos que esto es sólo una introducción al tema y trataremos sólo dos tópicos: métodos más comunes usados para el estudio y manipulación de hongos y principales aplicaciones biotecnológicas.

Métodos celulares y moleculares para la manipulación de hongos

Si hiciéramos una revisión de métodos usados en biotecnología de hongos la lista sería demasiado larga y ambiciosa para los objetivos de este libro, así que nos centraremos principalmente en un proceso: transformación genética. La transformación genética implica la

introducción a la célula fúngica de material genético propio o extraño. El tejido más usado para la transformación genética de hongos es el protoplasto o célula sin pared. La tecnología básica para la obtención de protoplastos es sencilla. El material fúngico, células, micelio o esporas es suspendido en una solución que contiene:

- una mezcla de enzimas que digiere la pared del hongo,
- una sal inorgánica u otro soluto que ayude a mantener la isotonía con el citoplasma,
- un tampón o *buffer*.

Una vez los protoplastos obtenidos y regenerados, se puede proceder a la introducción de una molécula de ADN. Algunos laboratorios han usado esporas o micelio intacto pero la gran mayoría usan los protoplastos. Algo común en los protocolos de transformación genética es el uso de polietilenglicol como estimulante de la toma de ADN. Se cree que este producto químico favorece la fusión de protoplastos y esto a su vez favorece la toma de ADN. Para una revisión completa de los mecanismos de transformación genética de hongos recomendamos la lectura del artículo publicado por Fincham (1989) y en el caso de Oomycetes ver Mcleod *et al.* (2008).

Como se mencionó anteriormente, la transformación de un hongo se puede hacer con material genético proveniente del mismo hongo (transformación homóloga) o con material genético de otros hongos o incluso de organismos más distantes filogenéticamente (transformación heteróloga). Tradicionalmente, el hongo más usado para transformación genética y expresión de genes introducidos ha sido la levadura *Saccharomyces cerevisiae*. En el caso de los hongos filamentosos se ha usado preferencialmente el género *Aspergillus* con sus especies *A. oryzae* (Ahlb.) E. Cohn, *A. níger* Tiegh y más recientemente se ha usado *Fusarium venenatum* Nirenberg.

Aplicaciones biotecnológicas

La biotecnología de hongos ha sido bastante productiva para el hombre, siendo estos organismos usados para la producción de muchos compuestos y durante procesos industriales. La producción de alimentos se ha visto beneficiada: cultivo de champiñones, quesos madurados, industria cervecera, procesos que involucran fermentación, producción de proteína fúngica. Otros productos obtenidos de los hongos, con o sin manipulación genética son: alcaloides, antibióticos (penicilina principalmente), etanol, enzimas (hidrolasas, enzimas lignilolíticas, enzimas celulolíticas y muchas más), ácidos orgánicos, lípidos, giberilinas, vitaminas, polisacáridos e inmunomoduladores. Los procesos industriales en los cuales se usan los hongos son: control biológico de patógenos de plantas, tratamiento de basuras, biorremediación de suelos y aguas contaminadas, biofertilizantes, coloración y blanqueamiento de textiles.

BIBLIOGRAFÍA

Fincham, J. R. S. 1989. Transformation in fungi. Microbiological Reviews 53: 148-170.

Freishmann, R.D, M.D Adams, O. White, R.A. Clayton , E.F. Kirkness, A.R. Kerlavage, C.J. Bult, J.F. Tomb, B.A. Dougherty, J.M. Merrick, K. Mckenney, G. Sutton, W. Fitzhugh, C. Fields, J. Gocayne, J. Scott, R. Shirley, L. Liu, A. Glodek, J. Kelley, J. Weidman, C. Phillips, T. Spriggs, E. Hedblom, M. Cotton, T. Utterback, M. Hanna, D. Nguyen, D. Saudek, R. Brandon, L. Fine, J. Fritchman, J. Fuhrmann, N. Geoghahgen, C. Gnehm, L. McDonald, K. Small, C. Fraser, H. Smith & J. C. Venter. 1995. Whole-genome random sequencing and assembly of *Haemophilus influenzae* Rd. Science, 269: 496-512.

Herskowitz, I. 1988. Life Cycle of the Budding Yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Microbiological Reviews, 52:536-553.

Holliday, R. 1964. A mechanism for gene conversion in fungi. Genetical Research, 5: 282-304.

Kendrick, B. 2000. The Fifth Kingdom. Focus Publishing, Newburyport., MA., E. U.

Maheshwari, R. 2005. Fungi. Experimental Methods in Biology. Mycology, 24.CRC. Taylor & Francis, Boca Ratón, Florida. E. U.

Mcleod, A., B. A. Fry, A. P. Zuluaga, K. L. Myers, & E. F. Toward. Improvements of Oomycete transformation protocols. Journal of Eukaryotic Microbiology, 55: 103-109.

Moore, D. & L. A. Novak-Frazer. 2002. Essential Fungal Genetics. Springer - Verlag, New York, E. U.

CAPÍTULO
8

CLASIFICACIÓN Y TAXONOMÍA

Con la colaboración de Carolina Pardo y Camilo Salazar

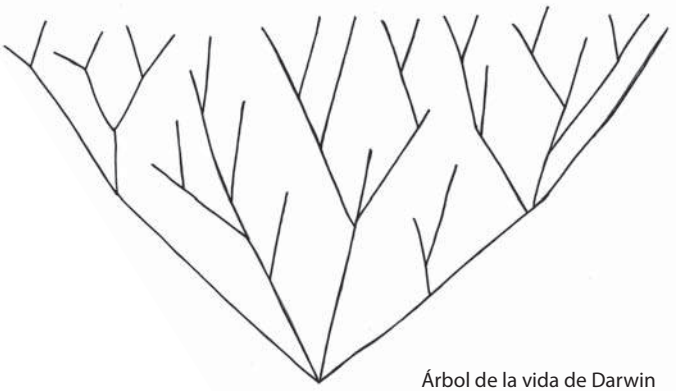
CLASIFICACIÓN BIOLÓGICA

TAXONOMÍA Y NOMENCLATURA

INTRODUCCIÓN A LA SISTEMÁTICA DE LOS HONGOS (REINOS HONGOS, STRAMINIPILA Y PROTOZOA)

EL PROYECTO ÁRBOL DE LA VIDA

CÓDIGO INTERNACIONAL DE NOMENCLATURA Y TIPIFICACIÓN



Árbol de la vida de Darwin

CLASIFICACIÓN BIOLÓGICA

El proceso de clasificación biológica consiste en agrupar los organismos a partir de las características que tienen en común, mediante la asignación de categorías. La agrupación de los organismos sirve para organizar el conocimiento de una forma coherente y para evidenciar de forma clara las relaciones entre estos.

Existen diferentes métodos empleados para realizar la clasificación biológica, sin embargo, los más empleados son la fenética y la sistemática filogenética (cladística). De la primera daremos una breve explicación mientras que para la segunda entraremos en detalle dada la importancia que ha adquirido en los últimos años.

La fenética es un método basado en la medida de todas las similitudes encontradas en los organismos estudiados. Este método se destaca por incorporar la mayor cantidad de características o caracteres posibles, los cuales son evaluados sin ninguna jerarquía, es decir que todas tienen la misma importancia. Adicionalmente, este método no tiene en cuenta la historia evolutiva de los organismos.

Filogenia. Sistemática filogenética

Todos los organismos que existen en la tierra son el resultado de la evolución. Si la historia evolutiva, o **filogenia**, de un organismo se reconstruye, este organismo se conecta con linajes de otros organismos a través de ancestros comunes. Dado que nosotros estamos en un tiempo y espacio distinto a cuando las fuerzas evolutivas actuaron moldeando la diversidad que vemos ahora, nos resulta imposible entender del todo cómo ocurrieron los cambios genéticos que observamos actualmente en la naturaleza. Es así como la filogenia, método descrito por primera vez por Henning (1966) en su libro *Phylogenetic Systematics*, se ha convertido en una disciplina de uso común entre biólogos evolutivos con el objeto de dilucidar estas dicotomías ancestro-descendientes que nos permitan organizar y entender el cambio evolutivo.

De esta manera, la filogenética se dedica a la búsqueda de caracteres morfológicos, comportamentales y moleculares, entre otros, que nos puedan contar o dar información de ancestría común y, por lo tanto, a una escala profunda de la historia de la vida.

Además de la importancia formativa y como herramienta de investigación de la filogenia, existen tres razones básicas para afirmar que ésta es la base de todos los otros campos de la biología comparativa. La primera es que la filogenia provee la clasificación por la cual los biólogos comunican información sobre los organismos. La segunda es que la filogenia provee las bases de la interpretación evolutiva, y la tercera es que la filogenia permite predecir las propiedades de clasificación de un organismo recién descubierto o de organismos poco conocidos.

El proceso filogenético o proceso de dilucidar las relaciones entre organismos, consta de cinco pasos interdependientes pero distintos: 1) elegir los taxa (organismos) que serán clasificados; 2) elegir las características con el fin de proveer evidencia para las relaciones; estas características técnicamente se conocen como **caracteres** y simplemente son una parte observable o un atributo de un organismo, el carácter puede ser anatómico, genómico, etiológico, bioquímico, etcétera; 3) las características son analizadas para reconstruir las relaciones entre taxa (usualmente en forma de árboles); 4) los árboles son trasladados a un sistema de clasificación formal para que puedan ser comunicados a la comunidad científica; 5) el árbol se utiliza para probar varias hipótesis sobre el proceso de evolución en el grupo.

Una vez se tengan datos de morfología, proteínas o secuencias de ADN que nos puedan dar información acerca de las relaciones evolutivas de los organismos que estamos estudiando, es decir, una vez hayamos cumplido con el paso dos del proceso filogenético, debemos establecer reglas sobre el orden evolutivo de esos datos. ¿Qué significa esto? Sencillamente hace referencia a que se deben clasificar los caracteres según series de transición o cambio. Por ejemplo, tenemos hongos que producen diferentes tipos de pigmentos. Podemos representar cada uno de estos estados del carácter (colores o ausencia de color) por los números 1, 2 y 0. Lo que debemos proponer es cuál de estos estados es ancestral y cuál es derivado. Una posible serie de evolución del carácter es que para llegar al estado de color amarillo se deba partir de cero pasando por uno. Otra opción es que partiendo del estado cero, valga lo mismo cambiar a uno o a dos. Este tipo de análisis lo debemos hacer para cada uno de los caracteres que tengamos y, al final, la observación global de cómo cambian todos nuestros datos nos debe servir para establecer las relaciones filogenéticas de los taxa que estamos estudiando.

Aunque el proceso de realizar análisis filogenético puede hacerse manualmente, éste es un tanto dispendioso y limitado pues sólo pueden incluirse pocos taxa en el análisis dado que a medida que el número de estos aumenta, la cantidad de árboles posibles aumenta exponencialmente. Sin embargo, en la actualidad contamos con herramientas computacionales capaces de realizar este tipo de análisis con rapidez y eficiencia.

Conceptos importantes

Sistemática filogenética (cladística)

Las especies cercanamente relacionadas comparten un ancestro común y a menudo se parecen entre ellas, por eso parecería que la mejor forma de dilucidar las relaciones evolutivas es a partir de la similitud, entonces, ¿es posible relacionar a las especies basándose en su similitud?, sorprendentemente la respuesta es no.

La similitud puede ser engañosa debido a que hay dos razones para que los organismos tengan similitud actual, y sólo una de éstas se debe a relaciones evolutivas. La primera razón se conoce como **homoplasia** y es cuando especies no relacionadas adoptan una forma similar de vida, lo que puede llevar a que las partes de su cuerpo desarrollen funciones similares y puedan terminar pareciéndose entre sí debido a evolución convergente, este carácter que se termina pareciendo en dos especies no relacionadas se llama **carácter análogo**; el ejemplo más común e ilustrativo son las alas o, en hongos, la presencia de quitina en la pared. Aunque tanto aves como insectos tienen alas y éstas pueden llegar a tener cierto parecido superficial y cumplen la misma función, estas estructuras evolucionaron independientemente en estos dos grupos. En el caso de hongos la presencia de quitina se da en grupos muy alejados filogenéticamente.

Además, otro tipo de homoplasia es aquella que se genera por la presencia de reversos en las series de caracteres. Por ejemplo, podemos partir de un ancestro que vive en cuevas oscuras, razón por la cual tiene ojos reducidos inservibles. Un grupo derivado de este ancestro se adaptó al ambiente diurno desarrollando la condición derivada de ojos normales. Sin embargo, en un pequeño conjunto del grupo de individuos con capacidad visual, surgió de nuevo la condición ancestral. Esta situación genera conflicto en cuanto a la utilidad de este carácter en la reconstrucción filogenética.

La segunda razón para que haya similitudes se conoce como **homología** y se refiere a que dos especies tienen características similares debido a que ambas las

heredaron de un ancestro común; por ejemplo, en las patas del venado, camello, vaca, cerdo e hipopótamo existe una similitud homóloga debido a que todos estos animales heredaron esta característica de un ancestro común paleodonte. Así, a pesar de que existen similitudes debidas tanto a homología como a homoplasia, sólo las similitudes homólogas evidencian que las especies están evolutivamente relacionadas.

No siempre resulta sencillo reconocer qué caracteres son homólogos y para solucionar este dilema, los sistemáticos filogenéticos han desarrollado estrategias para establecer qué caracteres pueden ser usados en la reconstrucción de las relaciones entre ancestros y descendientes. De esta manera, existen varios criterios de homología que se usan para establecer la idoneidad de un determinado carácter. El primer criterio utilizado es la **similitud de posición**, que considera que dos caracteres pueden ser homólogos basándose en la posición topográfica, geométrica y de relación respecto a otras estructuras corporales del organismo. El segundo criterio es conocido como **continuidad a través de intermedios** y mantiene que la disposición y orden de ciertas estructuras puede revelar la homología de un carácter; por ejemplo, la distribución secuencial de los huesos de las extremidades superiores entre los mamíferos. Este ejemplo también cumple con el criterio de posición dado que corresponde a una misma estructura: extremidad. El tercer criterio de homología es el **criterio filogenético** el cual propone el uso de una serie de cambios en un carácter en comparación con un grupo externo, en otras palabras, dados dos caracteres que son homólogos que se encuentren dentro de un único grupo monofilético, el carácter que también se encuentre en el grupo hermano es el **ancestral** y, por lo tanto, el carácter encontrado solo dentro del grupo monofilético es el **derivado**.

Basados en lo anterior, ¿podríamos entonces pensar que si dos organismos comparten el mayor número de homologías es porque ellos están cercanamente relacionados?, de nuevo, la respuesta es no, pero ¿por qué? Pues bien, esto se debe a que una homología puede ser bien un carácter recientemente derivado o un carácter retenido durante mucho tiempo; sólo las homologías compartidas recientes —llamadas **sinapomorfias** (ver definición formal en conceptos importantes)— son evidencia de que dos organismos están cercanamente relacionados; para aclarar este punto lo ejemplificaremos de la siguiente forma: la mano de los primeros cinco vertebrados en vivir en la tierra tenía cinco dígitos (dedos). Muchos de los vertebrados terrestres vivientes actualmente (como humanos, tortugas, cocodrilos y ranas) también tienen cinco dedos debido a que los heredaron de su ancestro común. Entonces este carácter es homólogo; por el contrario, los caballos, cebras y burros tienen un único dígito con una pezuña. Claramente los humanos están más relacionados con los caballos, cebras y burros aunque tengan una homología en común con las tortugas, cocodrilos y ranas. El punto clave es que la condición de cinco dedos es el estado más primitivo para el número de dígitos, esta condición fue modificada y reducida a sólo un dedo en el ancestro común de caballos, cebras y burros. Así, el estado modificado derivado nos dice que caballos, cebras y burros comparten un ancestro común muy reciente, pero la forma primitiva (es decir, los cinco dígitos) no es evidencia de que las especies que aún lo mantienen (como ranas y humanos) estén particularmente relacionadas.

En el trabajo de Henning (1966) se argumentó que sólo los caracteres derivados compartidos podrían posiblemente darnos información sobre la filogenia. El método que agrupa organismos que comparten caracteres derivados se llama **cladística** o **sistemática filogenética**. Los taxa que comparten muchos caracteres derivados son agrupados más cercanamente que aquellos que no los comparten. Estas relaciones se muestran en árboles ramificados jerárquicos llamados **cladogramas**. Un cladograma se construye de tal manera que se minimice el número de pasos o cambios requeridos para pasar de un estado del carácter al siguiente. Este principio sigue la regla de la **parsimonia**, la cual sostiene que cualquier hipótesis que requiera el menor número de suposiciones es la hipótesis más defendible.

Cladograma

En los árboles de relaciones (cladogramas) hay varios términos que se deben considerar. Primero, los árboles tienen **raíz**, la cual es el punto inicial del árbol. Los puntos de ramificación se llaman **nodos internos**, y los segmentos entre los nodos se llaman **ramas internas** (algunos también le llaman **internodos**). Los taxa que se ubican en los extremos de una rama se denominan **taxa terminales** y las ramas que los llevan se llaman **ramas terminales** (fig. 8.1).

Los árboles que resultan del análisis cladístico son manifestaciones de relaciones pero no indican ancestros o descendientes. Por ejemplo, en la figura 8.1 se muestra que *Prorodon teres* y *Prorodon marina* son taxa hermanos y comparten un ancestro común más reciente entre ellos que con *Coleps*, sin embargo, todos los prorodontidos (*P. teres, P. marina* y *Coleps*) comparten un ancestro común más reciente entre ellos que con los Placidae (*Placus* y

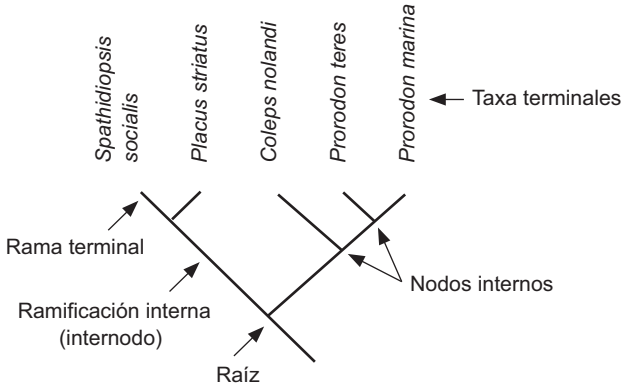


Fig. 8.1. Partes de un cladograma
Esquema: Carolina Pardo y Camilo Salazar

Spathidiopsis). El árbol no hace explícita la hipótesis de relaciones ancestro-descendientes.

En otras palabras, el árbol postula la hipótesis de que *Prorodon* y *Coleps* están relacionados, pero no que *Prorodon* evolucionó a partir de *Coleps* o que *Coleps* evolucionó a partir de *Prorodon*.

Un punto clave en los cladogramas es la **longitud**, o el número de **pasos**, que hace referencia al número de cambios en el estado del carácter necesarios para apoyar las relaciones de los taxa en un árbol. El árbol más adecuado es aquel donde se requiera el menor número de homoplasias y el menor número de cambios del estado del carácter para seguir de esta forma la regla de la parsimonia.

Criterios de optimización

La filogenética intenta resolver dos problemas. El primero es inferir el patrón de ramificación de diferentes especies, géneros, familias, etcétera, a partir de su ancestro común y, el segundo es inferir cuándo estos eventos de ramificación, o eventos de especiación cladogénica, han ocurrido durante el tiempo geológico. Para tal objeto se utilizan comúnmente cuatro tipos de métodos o criterios de optimización. Los **criterios de optimización** son las condiciones sobre las cuales estimaremos los parámetros de un árbol, es decir, son las condiciones que permiten construir la **topología** (patrón de ramificación) que mejor explique nuestros datos. Veremos cuáles son los criterios fundamentales.

1. **Parsimonia:** es un criterio para seleccionar la mejor hipótesis (árbol de relaciones) entre varias igualmente soportadas por los datos. La evidencia tiene un papel limitado cuando los mismos datos apoyan varias hipótesis alternativas, esto es, permiten la construcción de varios árboles todos igualmente posibles. En esta situación se puede hacer uso de la parsimonia pues ésta utiliza una de las propiedades lógicas más importantes: la sencillez. Así, la parsimonia consiste en construir la topología (árbol) con el menor número de supuestos previos (o de pasos necesarios).
2. **Máxima verosimilitud:** en este criterio se examina qué tan bien un árbol explica los datos observados y este examen lo hace calculando la probabilidad de los datos dado un modelo de evolución, buscando que la topología que encuentre tenga la máxima probabilidad. La comparación de los árboles inicia con un árbol de distancias o parsimonia, a partir del cual se generan otros, para encontrar una predicción de los datos que se asemeje a los observados. El árbol que implica la más alta probabilidad de haber generado los datos observados es el de máxima verosimilitud. Este procedimiento funciona al revés de lo que se hace con la estadística tradicional, donde se calcula la probabilidad de los datos dado un modelo previamente establecido.
3. **Distancias:** bajo este criterio el árbol se construye a partir de una fórmula de similitud, donde se establecen las diferencias y similitudes entre secuencias y se obtienen medidas de distancia con las que se relacionan los taxa. A este conjunto de métodos pertenecen los conocidos *Star-decomposition, Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean (UPGMA), Fitch-Margoliash* y *Minimum Evolution*.
4. **Estadística bayesiana***:* mientras que la verosimilitud mide la probabilidad de un árbol dados los datos, el enfoque bayesiano calcula las probabilidades posteriores de los árboles. Este criterio implementa el teorema de Bayes, en el cual se incluyen en las estimaciones datos *a priori*, la probabilidad de los datos y una verosimilitud (*likelihood*), para estimar una probabilidad posterior de que la topología sea cierta. Entiéndase por probabilidad posterior, lo que hacemos normalmente en la estadística convencional y por *a priori*, la probabilidad de toda información adicional que dispongamos.

Tipos de grupos

En los árboles resultantes se pueden distinguir diferentes tipos de relaciones entre los organismos, veamos cuáles son las más importantes:

- **Grupo monofilético:** un taxón es monofilético cuando comprende una especie ancestral y todos sus descendientes; un taxón monofilético también se le conoce como **clado**.
- **Grupo parafilético:** un taxón es parafilético cuando comprende a la especie ancestral sólo con algunos de sus descendientes.
- **Grupo polifilético:** un taxón polifilético es un grupo de organismos que ha derivado de más de una línea ancestral, es decir que incluye taxa de varios linajes.
- **Grupos hermanos:** son aquellos taxa que están más cercanamente emparentados entre sí que con cualquier otro taxón.
- **Plesiomorfia:** carácter ancestral. Si este carácter ancestral es compartido entre taxa se denomina **simplesiomorfia.**
- **Apomorfia:** carácter derivado. Si este carácter derivado es compartido entre taxa se denomina **sinapomorfia** y si no lo es, **autapomorfia.**
- **Paralelismo:** implica que dos o más linajes evolucionan mediante rutas de cambio muy similares desde sus ancestros y por lo tanto sus descendientes son tan similares entre ellos como lo fueron sus ancestros. Por ejemplo, la evolución de los marsupiales en Australia es paralela con la evolución de los mamíferos con placenta en otras partes del mundo. Así, hay marsupiales que se parecen a lobos, gatos, ratones, ardillas, topos, marmotas y osos hormigueros. Estos mamíferos con placenta y los correspondientes marsupiales australianos evolucionaron independientemente pero en líneas paralelas debido a su adaptación a modos de vida similares.
- **Convergencia:** ocurre cuando los descendientes presentan similitud en algunos caracteres y sus ancestros no tenían esta similitud.

Como se mencionó anteriormente en la clasificación taxonómica es importante tener en cuenta las características del microorganismo (carácter) y la variación de estas características (**estados de carácter**). Un ejemplo de las características y su variación en los hongos podría ser la pared de la espora como característica y lisas u ornamentadas como variación o estados del carácter. Las principales características que se usan en micología son las morfológicas, anatómicas, ultraestructurales, bioquímicas y secuencias de ácidos nucleicos.

La evaluación de las características morfológicas se puede realizar a simple vista o usando ayudas tales como estereoscopio, lupa, microscopio de luz o microscopio electrónico de transmisión y de barrido o rastreo.

Las características bioquímicas evaluadas son principalmente asimilación y fermentación de carbohidratos, producción de metabolitos secundarios y enzimas.

El análisis de secuencias realizado a nivel molecular incluye la secuenciación de genes, entre los cuales los más usados son genes mitocondriales y los genes que codifican para ARN ribosomal, el factor de elongación y actina.

TAXONOMÍA **Y NOMENCLATURA**

La taxonomía y la nomenclatura son subdisciplinas de la biología sistemática, más cercanas al concepto de técnicas o herramientas que al de ciencias.

La **taxonomía** tiene por objeto agrupar a los seres vivos que presenten semejanzas entre sí y que a su vez las diferencian de otros seres, clasificándolos en siete categorías jerárquicas o taxa principales que, en orden descendente, son: dominio - reino - filo o división - clase - orden - familia - género - especie. La unidad básica de esta jerarquía es la especie.

La **nomenclatura** es la subdisciplina que aplica las reglas para nombrar a los taxa. En los hongos ésta se ha regido, desde 1867, por las normas del Código Internacional de Nomenclatura Botánica o, desde julio de 2011, "Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas" ("*International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants*"); en el nombre del Código, algas, hongos y plantas (*algae, fungi and plants*) se escriben con minúscula ya que son nombres que no representan clados formales y por lo tanto se usan en una forma coloquial. Como veremos en la tabla 8.1 la terminación del nombre de un taxón indica su jerarquía y en el caso del filo, subfilo, clase y subclase, el reino al cual pertenece. Aunque, según el Código (antes de Melbourne) se han utilizado dos nombres científicos para hongos pleomórficos, un nombre para el teleomorfo (fase sexual) y otro para el anamorfo (fase asexual), en hongos pertenecientes a los filos Ascomycota no liquenizados y Basidiomycota, esta dualidad ha traído como consecuencia diferencias de opinión entre micólogos y ambigüedades en la nomenclatura, como se ha discutido desde la segunda conferencia de Kananaskis (Weresub & Pirozynski, 1979). Una vez comienzan los avances en la biología molecular de hongos, en los años noventa, se hace más evidente el problema de la existencia de una dualidad de nombres científicos para referirse a una sola especie.

En el IX Congreso Internacional de Micología, realizado en Edimburgo en el año 2010, el 73% de los asistentes favorecían el cambio gradual a un solo nombre científico para cada especie de hongo pleomórfico y el 58% sugería la eliminación del artículo 59 (ver http://ibot.sav.sk/icbn/main.htm) del capítulo V del Código, que trata de las reglas de nomenclatura de los hongos con ciclos de vida pleomórficos. Como consecuencia de estos consensos la International Comission on the Taxonomy of Fungi (ICTF) realizó un simposio internacional en Ámsterdam el 19 y 20 de abril del 2011 denominado "One Fungus = One Name" el cual dio origen a la publicación de un artículo titulado *The Amsterdam Declaration on Fungal Nomenclature* (Hawksworth *et al*., 2011*a*), que fue criticado por algunos micólogos que percibieron dificultades y que deseaban continuar con la nomenclatura dual (Gams *et al*., 2011). Ambas propuestas se discutieron en el Congreso, en Melbourne, y la opción de descontinuar la nomenclatura dual fue aprobada con algunas condiciones para limitar la inestabilidad resultante. Así que después del 1º de enero del 2013, un hongo puede tener solo un nombre (Hawksworth, 2011*b*). Otras solicitudes aprobadas en Melbourne fueron la de permitir que el diagnóstico de un taxón nuevo se hiciera en inglés o en latín y se acordó que esta provisión podría operar a partir del 1º de enero del 2012. Además, con algunas restricciones, se acuerda que a partir del 1º de enero del 2012 se pueden realizar publicaciones electrónicas en formatos a los que no se les pueda hacer cambios (PDF). Se recomienda la revisión del Código de Melbourne que saldrá impreso a mediados del año 2012.

Categoría	
Reino	La palabra que designa a un reino no tiene una terminación determinada
Subreino	Dikaria
Superfilo	Termina en **mycotera**
Filo	Termina en **mycota**
Subfilo	Termina en **mycotina**
Superclase	Termina en **myceta** o **mycia**
Clase	Termina en **mycetes**
Subclase	Termina en **mycetidae**
Orden	Termina en **ales**
Suborden	Termina en **ineae**
Familia	Termina en **aceae**
Género	No tiene terminación especial
Especie	No tiene terminación especial

Tabla 8.1. Taxa que han sido empleadas en micología
Tomado de CABI (Centre for Agricultural Bioscience International)

Concepto de especie

Existen diferentes definiciones para el concepto de especie, éstas tienen en cuenta características morfológicas, biológicas o moleculares, como se muestra a continuación. Sin embargo, por encima de las definiciones clásicas está el hecho práctico de reconocer una especie fúngica. Taylor *et al.* (2000) y Mayden (1997) distinguen entre los conceptos operacionales de especies y los teóricos. Los tres que se mencionan a continuación, el morfológico, el biológico y el filogenético, son los llamados **conceptos operacionales** ya que proponen criterios para la identificación de la especie.

Concepto morfológico de la especie

Se basa sólo en características morfológicas. Los individuos se agrupan a partir de caracteres semejantes que a la vez los diferencian de otros grupos. Por ejemplo, todas las especies del género *Amanita* (Agaricomycotina-Basidiomycota) se caracterizan macroscópicamente por presentar lamelas libres, esporada blanca y estar provistas de volva. Otros grupos pueden presentar una o dos de estas características, pero no la combinación completa. Por ejemplo, el género *Lepiota* (Agaricomycotina-Basidiomycota) se caracteriza por tener lamelas libres y esporada blanca pero no posee volva, y el género *Volvariella* (Agaricomycotina-Basidiomycota) presenta lamelas libres y volva pero su esporada es rosada.

El principal problema de este concepto en cuanto al reconocimiento de especies de hongos, como vimos anteriormente, es la evolución convergente de caracteres compartidos por diferentes grupos y que no necesariamente implica cercanía filogenética.

Otro problema relacionado con este concepto es que una especie morfológica agrupa en realidad varias especies cuando se aplican otros conceptos de especies (Taylor *et al*., 2000).

Concepto biológico de especie

Este concepto se utiliza para definir las especies como conjunto de individuos que pueden entrecruzarse, por ejemplo, individuos de los filos Basidiomycota y Ascomycota, como los más representativos dentro del reino Hongos, a los cuales se les ha descrito reproducción sexual.

En los hongos el problema se presenta en aquellos taxa a los cuales no se les ha definido la reproducción sexual, ya sea porque no la presentan o porque no se les

conoce. Aproximadamente el 20% de los hongos descritos no presentan meiosporas (Taylor *et al*., 2000).

Concepto filogenético de especie

Este concepto se basa en el análisis de complementariedad de ADN y en las clasificaciones basadas en alineamientos múltiples de secuencias homólogas entre organismos. En la mayoría de los casos, como ocurre en el Proyecto Árbol de la Vida, se han usado genes nucleares o mitocondriales correspondientes al ARN ribosomal o a genes que codifican para proteínas (Maddison & Schulz, 2006). Para obtener una mejor resolución y robustez de los resultados en el reconocimiento de especies se recomienda usar varios genes.

Taylor *et al*. (2000) mencionan que este concepto presenta una clara ventaja sobre los dos conceptos anteriores ya que una modificación en el ácido nucleico se detectará primero que los cambios morfológicos o de comportamiento de apareamiento que estos cambios moleculares impliquen. El problema con este concepto es que, a pesar de que logra una clasificación más estable de los organismos, el límite para decidir dónde empieza una especie es aún muy subjetivo. Sin embargo, se han propuesto límites como el 98% de similaridad en los ácidos nucleicos del gen, pero no existe un consenso hasta la fecha. Taylor *et al*. (2000) proponen que para solucionar este problema se podría recurrir a la concordancia que arrojen las genealogías de varios genes. Para una discusión más profunda se recomienda leer el manuscrito de Taylor *et al.* (2000).

INTRODUCCIÓN A LA SISTEMÁTICA **DE LOS HONGOS (REINOS HONGOS, STRAMINIPILA O CHROMISTA Y PROTOZOA)**

Tradicionalmente en la biología de los hongos se han estudiado organismos muy diversos que hoy se ubican en tres reinos. En los últimos años se han presentado cambios en la sistemática de los hongos debido principalmente: al reconocimiento de la naturaleza artificial del sistema de dos, tres y cinco reinos, a la aceptación de la sistemática filogenética con sus técnicas de análisis de datos, al desarrollo de las técnicas de biología molecular y su aplicación en micología, y a los descubrimientos de nuevos taxa, incluyendo fósiles.

Whittaker (1969), plantea cinco reinos en lugar de tres. Trata de establecer grupos (reinos) monofiléticos, no obstante, es importante destacar que previamente Haeckel (1866) y Copeland (1938) habían tratado este tema. La clasificación utilizada parte de la hipótesis de que los organismos incluidos en un reino están relacionados evolutivamente y los taxa nombran grupos de organismos con linajes monofiléticos. De acuerdo con lo anterior, Alexopoulos *et al.* (1996) ubican los organismos que llamamos "hongos" en dos reinos y en el grupo "Protista", como se observa en la figura 8.2.

Según el árbol filogenético de la figura 8.2, en la evolución de los grupos de hongos se destaca que:

1. El filo Oomycota se incluye en el reino Straminipila (organismos heterocontos).
2. El filo Acrasiomycota se separa del resto de los filos junto con ciertas amebas.
3. Los mohos mucilaginosos verdaderos (Myxomycota) y los mohos mucilaginosos celulares (Dictyosteliomycota), que son taxa adicionales con estados ameboides, se separan en linajes independientes.
4. En el reino Straminipila se incluyen los filos Oomycota, Hyphochytriomycota, Labyrinthulomycota y las algas con clorofila *a* y *c*.
5. El grupo de Hongos pertenecientes a los filos Glomeromycota, Ascomycota y Basidiomycota, son linajes monofiléticos relacionados con animales.
6. El filo Plasmodiophoromycota, de posición filogenética incierta, está relacionado con ciliados.

Sin embargo, este esquema aparentemente sencillo se ha visto modificado varias veces en los últimos años. En especial, revisaremos trabajos publicados por Schussler *et al.* (2001), Adl *et al*. (2005), Bruns (2006), James *et al*. (2006) y Hibbett *et al.* (2007), para la clasificación de los organismos estudiados como hongos.

Reino Hongos

James *et al.* (2006) proponen una nueva clasificación para el reino Hongos basada en el estudio de 199 especies y de varios genes secuenciados que se resume en (fig. 8.3).

Los puntos importantes de esta nueva propuesta de clasificación son los siguientes:

1. Ascomycota y Basidiomycota se unen en un grupo llamado Dikaria por mostrar en algún momento de

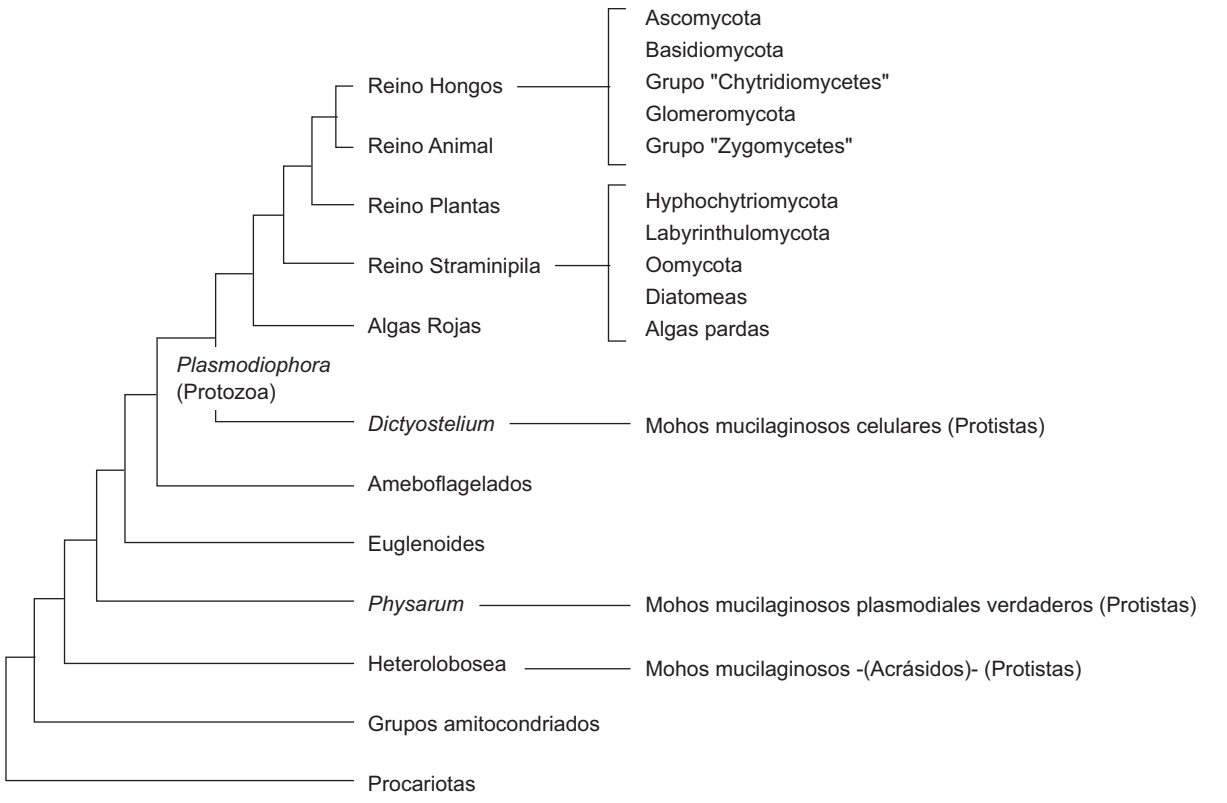


Fig. 8.2. Árbol filogenético que muestra el origen polifilético de los organismos conocidos como hongos
Tomado y modificado de Alexopoulos *et al.* (1996)

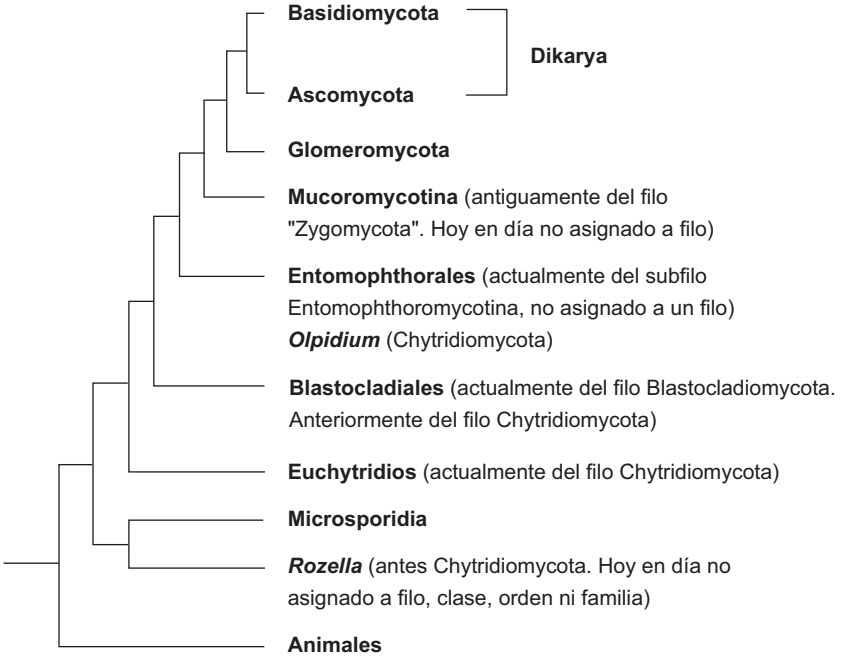


Fig. 8.3. Clasificación del reino Hongos según James *et al.*, (2006) (resumida de Bruns (2006)).

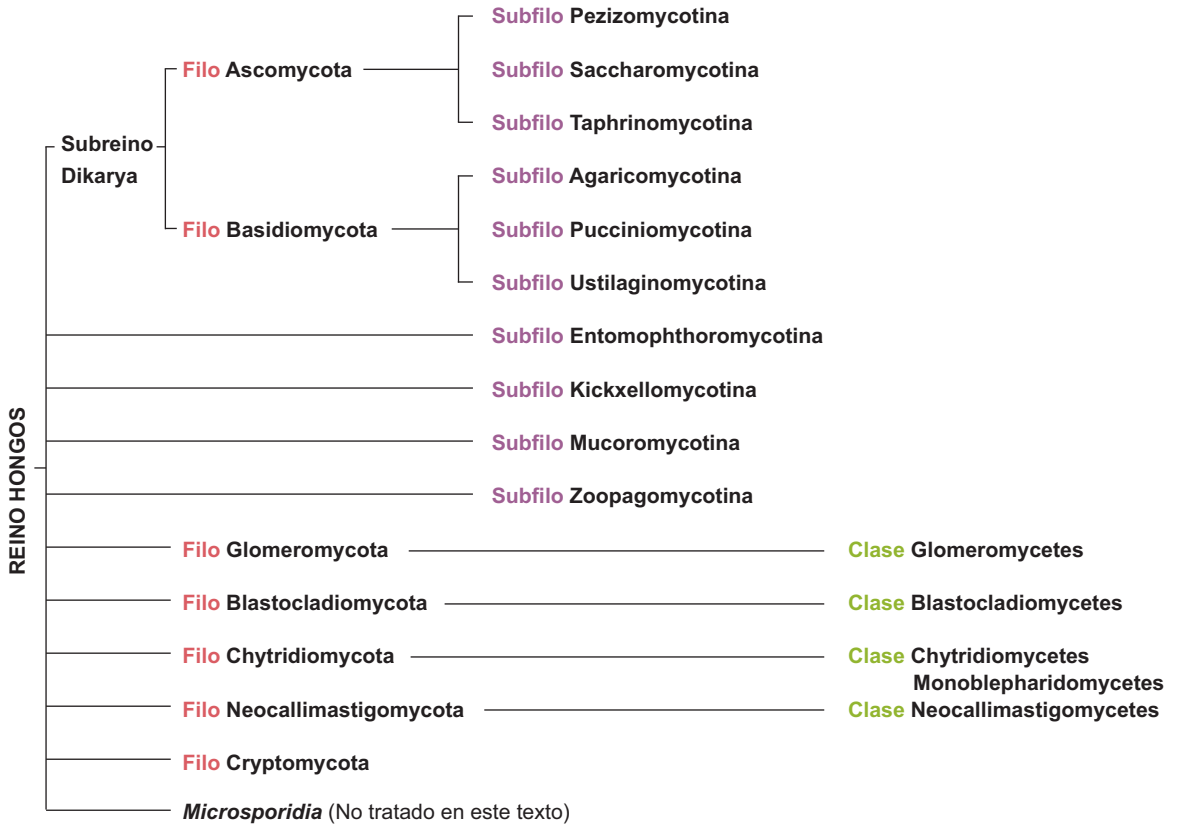


Fig. 8.4. Clasificación modificada y traducida del reino Hongos (Hibbett *et al.,* 2007)

su ciclo de vida, dos núcleos que se complementan genéticamente por compartimiento celular. Este carácter es considerado como una sinapomorfia.

2. Glomeromycota se propone como un nuevo filo, hermano de los Dikaria. Este filo está formado por organismos que anteriormente fueron clasificados en el extinto filo "Zygomycota".
3. Chytridiomycota y "Zygomycota" ya no aparecen como monofiléticos; de hecho el antiguo filo Chytridiomycota es polifilético.
4. Los Microsporidia y el organismo *Rozella* aparecen como grupos hermanos entre ellos y como grupos basales en el reino Hongos. Organismos del grupo Microsporidia son parásitos intracelulares obligados de animales y polifilético.
5. La posición del grupo Microsporidia aún es incierta. Según Kirk *et al.* (2008) este grupo se clasifica dentro del reino Hongos, sin embargo, los investigadores que estudian estos organismos enigmáticos, han decidido que estos deben ser considerados como "animales" (Paul Kirk, comunicación personal, enero del 2010). Razón por la cual en este texto los Microsporidia no han sido considerados.

Es importante subrayar que para darle más soporte (robustez) a esta clasificación, se hace necesario incluir un mayor número de especies y eventualmente el uso de más genes para todos los grupos propuestos.

Hibbett *et al.* en el 2007 publican una nueva versión en la cual se propone una clasificación del reino de los hongos, hasta orden, basada en grupos monofiléticos robustos y que usaremos en este texto. Los filos con numerosos órdenes se muestran en las clasificaciones presentadas en los capítulos correspondientes (fig. 8.4).

En esta propuesta se destaca:

1. La clasificación acepta un reino (Fungi), un subreino (Dikarya), siete filos (Ascomycota, Basidiomycota, Glomeromycota, Chytridiomycota, Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota y Microsporidia), diez subfilos, 35 clases, 12 subclases y 129 órdenes.
2. Las modificaciones más grandes se presentan en los Chytridiomycota (dividido en tres filos) y "Zygomycota", que desaparece como filo.
3. Respecto a Chytridiomycota se conserva el taxón que incluye dos clases: Chytridiomycetes y Monoblepharidomycetes. Los Blastocladiales, un orden

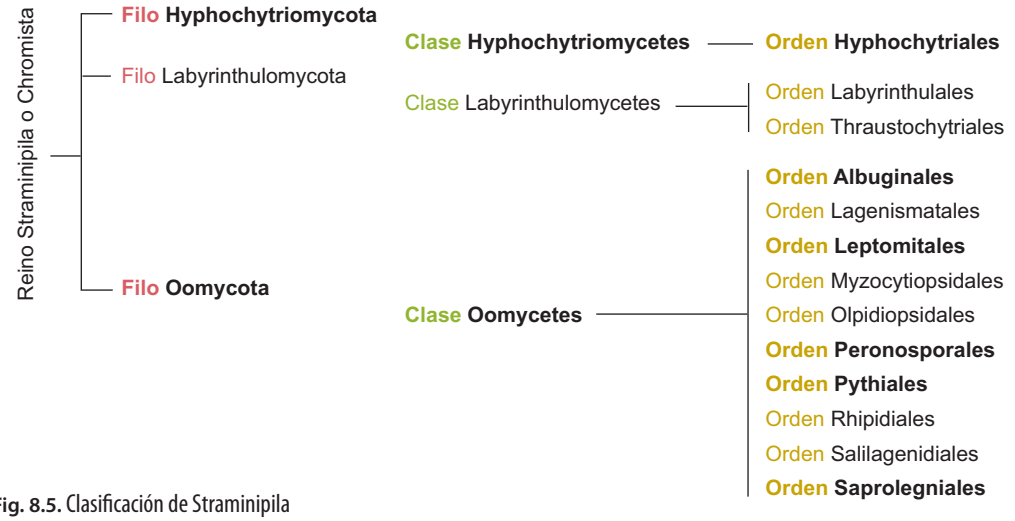


Fig. 8.5. Clasificación de Straminipila
Webster & Weber (2007) y Kirk *et al.* (2008)

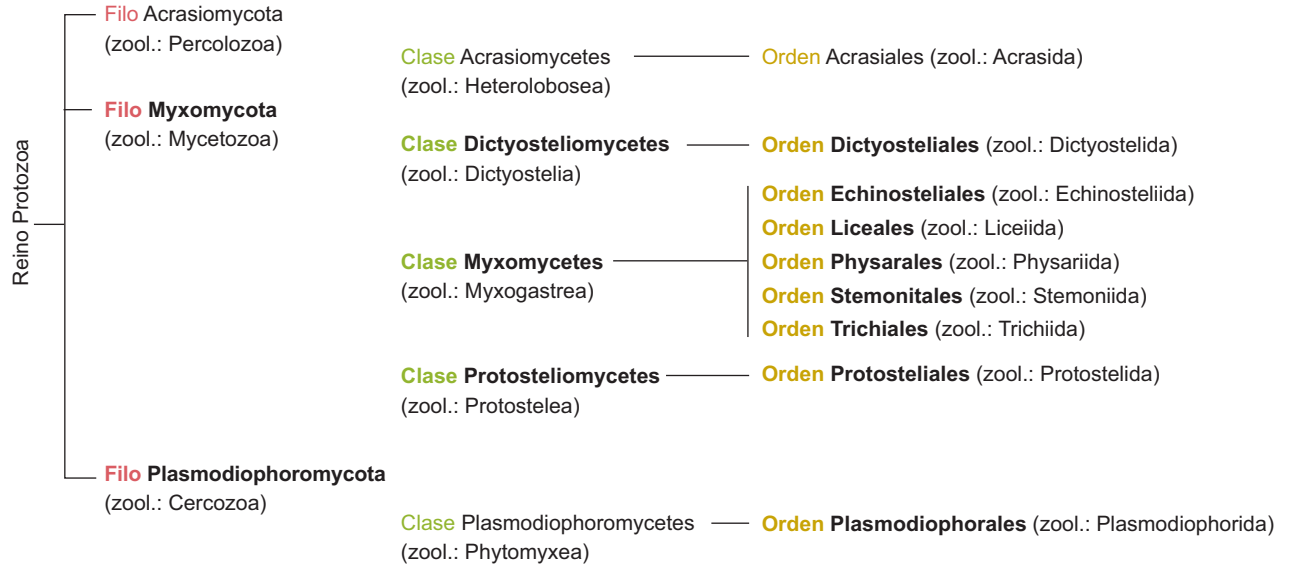


Fig. 8.6. Clasificación taxonómica de los organismos tradicionalmente estudiados como hongos del reino Protozoa (modificada de Adl *et al.*, 2005)

tradicional del filo "Chytridiomycota" es tratado en este trabajo como orden dentro del nuevo filo Blastocladiomycota y de igual forma el orden Neocallimasticales se ubica dentro del nuevo filo Neocallimastigomycota.

4. El filo "Zygomycota" no es aceptado taxonómicamente. Algunos de los organismos tradicionalmente clasificados en este grupo se incluyen en el filo Glomeromycota; el resto de los organismos se ubican en los subfilos: Mucoromycotina, Kickxellomycotina, Zoopagomycotina y Entomophthoromycotina. Sin embargo, como el estudio de Hibbett *et al.* (2007) es sólo una propuesta, algunos autores aún sugieren el uso del filo Zygomycota para los organismos del subfilo Mucoromycotina.

Reino Straminipila o Chromista

La clasificación usada en este texto está basada en la que utilizan Webster & Weber (2007), Kirk *et al.* (2008) y el Centro Nacional de Información Biotecnológica (National

Center for Biotechnology Information [NCBI]), que puede consultarse en la página web: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi (fig. 8.5).

Reino Protozoa

La clasificación más aceptada para este grupo es la propuesta por Adl *et al.* (2005) y utilizada por Kirk *et al.* (2008) (fig. 8.6) y es la que seguiremos en este texto. La terminología en esta clasificación es la utilizada en los Códigos de Botánica y Zoología, tal como aparece en la décima edición del diccionario de los hongos (Kirk *et al.,* 2008).

La clasificación de todos los organismos está en permanente actualización y puede consultarse en las páginas web que se encuentran en la siguiente sección.

EL PROYECTO ÁRBOL DE LA VIDA: **CASO ESPECÍFICO DE LOS HONGOS**

La información más actualizada sobre la diversidad, las características y la historia evolutiva de los organismos del reino Hongos y organismos relacionados, se puede encontrar en las siguientes páginas webs:

- Árbol de la vida (Maddison & Schulz, 2006): http://www.tolweb.org/tree/.
- Myconet (http://www.fieldmuseum.org/myconet/)
- Centro Nacional de Información Biotecnológica (NCBI), (National Center for Biotechnology Information): http://www.ncbi.nlm.nih.gov/.
- Index Fungorum: http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp.
- Lista mundial de herbarios (Annual Check List): http://www.catalogueoflife.org/search.php).

En el caso del reino Hongos las historias evolutivas y árboles filogenéticos se han construido principalmente teniendo en cuenta los caracteres morfológicos o a partir del análisis de genes nucleares y mitocondriales correspondientes al ARN ribosomal o de genes que codifican proteínas, entre otros. Por ejemplo, en el caso del filo Ascomycota existe en la actualidad una nueva filogenia realizada con seis genes, la cual además intenta incluir información ecológica y reproductiva (Schoch *et al*., 2009).

CÓDIGO INTERNACIONAL **DE NOMENCLATURA Y TIPIFICACIÓN**

Es importante recordar que la nomenclatura de los organismos pertenecientes al reino Hongos se rige por el Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas. Es así que para el caso de colecciones, cepario o herbarios las siguientes denominaciones, usualmente aplicadas a plantas también aplican a los Hongos. Estas definiciones son extraídas directamente del CNB.

El **holotipo *(Holotypus)*** es el espécimen o todo otro elemento que el autor utiliza o designa como tipo nomenclatural y mientras que exista regula automáticamente la aplicación del nombre correspondiente.

El **lectotipo** es un espécimen o ilustración elegido dentro del material original para servir de tipo nomenclatural si no fue designado ningún holotipo en el momento de la publicación, cuando hace mucho tiempo que falta o cuando contiene elementos que pertenezcan a más de un taxón. Cuando son designados dos o más especímenes por un autor, como tipos de un nombre específico o infraespecífico, uno de ellos debe ser elegido como lectotipo.

El **isotipo** es cualquier duplicado del holotipo. Siempre es un espécimen.

El **sintipo** es uno de dos o más especímenes citados originalmente por el autor que no designó holotipo o que ha designado simultáneamente varios como tipos.

El **paratipo** es un espécimen citado en el protólogo por el autor y que no es el holotipo ni el isotipo ni los sintipos.

El **neotipo** es un espécimen o cualquier otro elemento elegido para servir de tipo nomenclatural cuando falta todo el material sobre el cual está basado el nombre del taxón.

Un neotipo seleccionado bajo el artículo 9-11 puede ser reemplazado si se demuestra que difiere taxonómicamente del holotipo o el lectotipo que reemplazó.

Se debe seguir el primer autor que designó el lectotipo o el neotipo pero estos pueden reemplazarse si:

a) El holotipo o en el caso de neotipos, cualquier material original es redescubierto.
b) Si es contradictorio o entra en conflicto taxonómico con la descripción original.

Un **epitipo** es un espécimen o ilustración que sirve como tipo interpretativo cuando el holotipo, el lectotipo o el neotipo o todo el material original asociado a un

nombre publicado válidamente, se demuestra que es ambiguo y no puede ser utilizado para aplicar el nombre del taxón. Cuando un epitipo es designado, el holotipo, el lectotipo o el neotipo que el epitipo soporte, debe ser citado.

Desde el 1º de enero de 1990 la lectotipificación o la neotipificación del nombre de una especie por un espécimen o por una ilustración no publicada, no es efectiva a menos que se cite el nombre del herbario o institución en la cual se conserve el tipo.

En el caso de hongos es importante también tener claridad sobre las **razas** y **formas especiales. Forma especial** (*Forma specialis*, plural *formae speciales*) es una clasificación taxonómica no formal reconocida por el CNB. Se aplica a un hongo, normalmente fitopatógeno, adaptado a un hospedero específico. Un ejemplo es *Fusarium oxysporum,* para la cual se han descrito más de 125 formas especiales, siendo *F. oxysporum* f. sp. *melonis,* el variante de la especie que ataca el melón.

La **raza** corresponde a un grupo de individuos de una especie, subespecie o forma especial que ataca preferencialmente algunos genotipos de una especie del hospedero.

BIBLIOGRAFÍA

Adl, S. M., A. G. Simpson, M. A. Farmer, R. A. Andersen, O. R. Anderson, J. R. Barta, S. S. Bowser, G. Brugerolle, R. A. Fensome, S. Fredericq, T. Y. James, S. Karpov, P. Kugrens, J. Krug, C. E. Lane, L. A. Lewis, J. Lodge, D. H. Lynn, D. G. Mann, R. M. McCourt, L. Mendoza, O. Moestrup, S. E. Mozley-Standridge, T. A. Nerad, C. A. Shearer, A. V. Smirnov, F. W. & M. F. Taylor. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. Journal of Eukaryotic Microbiology, 52: 399-451.

Alexopoulos, C. J., C. W. Mims, M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons INC. New York, E. U.

Bruns, T. 2006. A kingdom revised. Nature, 443: 758-761.

Copeland, H. F. 1938. The kingdoms of organisms. Quarterly Review of Biology, 13: 383-420.

Haeckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Reimer, Berlin. Alemania.

Hawksworth, D. 2011b. A new dawn for the naming of fungi: impacts of decisions made in Melbourne in July 2011 on the future publication and regulation of fungal names. IAM fungus, 2: 155-162.

Hawksworth, D. L., P. W., Crous, S. A., Redhead, D. R., Reynolds, R. A., Samson, K. A., Seifert, J. W., Taylor, M. J., Wingfield, Ö., Abaci, C., Aime, A., Asan, F.-Y., Bai1, Z. W., de Beer, D., Begerow, D., Berikten, T., Boekhout, P. K., Buchanan, T., Burgess, W., Buzina, L., Cai, P. F., Cannon, J. L., Crane, U., Damm, H.-M., Daniel, A. D., van Diepeningen, I., Druzhinina, P. S., Dyer, U., Eberhardt, J. W., Fell, J. C., Frisvad, D. M., Geiser, J. Geml, C., Glienke, T., Gräfenhan, J. Z., Groenewald, M., Groenewald, J., de Gruyter, E., Guého-Kellermann, L.-D., Guo, D. S.,, Hibbett, S.-B., Hong, G. S., de Hoog, J., Houbraken, S. M., Huhndorf, K. D., Hyde, A., Ismail, P. R., Johnston, D. G., Kadaifciler, P. M., Kirk, U., Kõljalg, C. P., Kurtzman, P.-E., Lagneau, C. A., Lévesque, X., Liu, L., Lombard, W., Meyer, A., Miller, D. W., Minter, M. J., Najafzadeh, L., Norvell, S. M., Ozerskaya, R., Öziç, S. R., Pennycook, S. W., Peterson, O. V., Pettersson, W., Quaedvlieg, V. A., Robert, C., Ruibal, J., Schnürer, H.-J., Schroers, R., Shivas, B., Slippers, H., Spierenburg, M., Takashima, E., Taşkın, M., Thines, U., Thrane, A. H., Uztan, M., van Raak, J., Varga, A., Vasco, G., Verkley, S. I.R., Videira, R. P., de Vries, B. S., Weir, N., Yilmaz, A., Yurkov & N. Zhang. 2011. The Amsterdam Declaration on Fungal Nomenclature. IMA Fungus, 2:105-108.

Hawksworth, D., P. Crous, S. Redhead, D. Reynolds, R. Samson, K. Seifert, J. Taylor, M. Wingfield, Ö. Abaci, C. Aime, A. Asan, F. Bai, Z. Wilhelm de Beer, D. Begerow, D. Berikten, T. Boekhout, P. K. Buchanan, T. Burgess, W. Buzina, L. Cai, P. F. Cannon, J. L. Crane, U. Damm, H. Daniel, A. D. van Diepeningen, I. Druzhinina, P. S. Dyer, U. Eberhardt, J. W. Fell, J. C. Frisvad, D. M. Geiser, J. Geml, C. Glienke, T. Gräfenhan, J. Z. Groenewald, M. Groenewald, J. de Gruyter, E. Guého-Kellermann, L. Guo, D. S. Hibbett, S. Hong, G. Sybren de Hoog2, J. Houbraken, S. M. Huhndorf, K. D. Hyde, A. Ismail, P. R. Johnston, D. G. Kadaifciler, P. M. Kirk, U. Kõljalg, C. P. Kurtzman, P. Lagneau, C. Lévesque, X. Liu, L. Lombard, W. Meyer, A. Miller, D. W. Minter, M. Najafzadeh, L. Norvell, S. Ozerskaya, R. Öziç, S. Pennycook, S. Peterson,O. Pettersson, W. Quaedvlieg, V. Robert, C. Ruibal, J. Schnürer, H. Schroers, R. Shivas, B. Slippers, H. Spierenburg, M. Takashima, E. Taşkın, M. Thines, U. Thrane, A. Uztan, M. van Raak, J. Varga, A. Vasco, G. Verkley, S. Videira, R. P. de Vries, B. S. Weir, N. Yilmaz, A. Yurkov and N. Zhang. 2011a. The Amsterdam Declaration on Fungal Nomenclature. IAM Fungus, 2: 105-112.

Henning, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana. E. U.

Hibbett, D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. F. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lucking, H. T. Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. McClaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vylgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosake, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Koljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlokowska, A. Miller, J. M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge,

F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schussler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. J. Yao & N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research, 111: 509-547.

James, T. Y., F. Kauff1, C. L. Schoch, P. B. Matheny, V. Hofstetter, C. J. Cox, G. Celio, C. Gueidan, E. Fraker, J. Miadlikowska, H. T. Lumbsch, A. Rauhut, V. Reeb, A. E. Arnold, A. Amtoft, J. E. Stajich, K. Hosaka, G. H.Sung, D. Jonson, B. O'Rourke, M. Crockett, M. Binder, J. M. Curtis, J. C. Slot, Z. Wang, A. W. Wilson, A. Schußler, J. E. Longcore, K. O'Donnell, S. Mozley-Standridge, D. Porter, P. M. Letcher, M. J. Powell, J. W. Taylor, M. M. White, G. W. Griffith, D. R. Davies, R. A. Humber, J. B. Morton, J. Sugiyama, A. Y. Rossman, J. D. Rogers, D. H. Pfister, D. Hewitt, K. Hansen, S. Hambleton, R. A. Shoemaker, J. Kohlmeyer, B. Volkmann-Kohlmeyer, B., R. A. Spotts, M. Serdani, P. W. Crous, K. W. Hughes, K. Matsuura, E. Langer, G. Langer, W. A. Untereiner, R. Lucking, B. Budel, B., D. M. Geiser, A. Aptroot, P. Diederich, I. Schmitt, M. Schultz, R. Yahr, D. S. Hibbett, F. Lutzoni, D. J. McLaughlin, J. W. Spatafora & R. Vilgalys. 2006. Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. Nature, 443: 818-822.

Kirk, P. M, P. F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th ed. CABI Publishing. Inglaterra.

Maddison, D. R. & K.-S. Schulz. 1996-2006. The Tree of Life Web Project [en línea]. Disponible en: http://tolweb.org.

Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. Pp. 381-429. *En:* M. F. Claridge, H. A. Dawah, & M. R. Wilson, (Eds.) Species: the units of biodiversity. Chapman and Hall, London, Inglaterra.

McNeil, J. & N. J. Turland. 2011. Synopsis of Proposals on botanical nomenclature – Melbourne 2011: a review of the proposals concerning the *International Code of Botanical Nomenclature* submitted to the XVIII International Botanical Congress. Taxon, 60: 243-286.

Schussler, A., D. Schwarzott & C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. Mycological Research, 105: 1413-1421.

Schoch, C. L., Gi-Ho Sung, F. López-Giráldez, J. P. Townsend, J. Miadlikowska,V. Hofstetter, B. Robbertse, P. B. Matheny, F. Kauff, Z. Wang, C. Gueidan, R. M. Andrie, K. Trippe, L. M. Ciufetti, A.Wynns, E. Fraker, B. P. Hodkinson, G. Bonito, J. Z. Groenewald, M. Arzanlou, G. S. de Hoog, P. W. Crous, D. Hewitt, D. H. Pfister, K. Peterson, M. Gryzenhout, M. J. Wingfield, A. Aptroot, Sung-Oui Suh, M. Blackwell, D. M. Hillis,G. W. Griffith, L. A. Castlebury, A. Y. Rossman, H. T. Lumbsch, R. Lücking, B. Büdel, A. Rauhut, P. Diederich, D. Ertz, D. M. Geiser, K. Hosaka, P. Inderbitzin, J. Kohlmeyer, B. Volkmann-Kohlmeyer, L. Mostert, K. O'Donnell, H. Sipman, J. D. Rogers, R. A. Shoemaker, J. Sugiyama, R. C. Summerbell, W. Untereiner, P. R. Johnston, S. Stenroos, A. Zuccaro, P. S. Dyer, P. D. Crittenden, M. S. Cole, K. Hansen, J. M. Trappe,R. Yahr, F. Lutzoni, & J. W. Spatafora. 2009. The Ascomycota Tree of Life: A Phylum-wide Phylogeny Clarifies the Origin and Evolution of Fundamental Reproductive and Ecological Traits. Systematic Biology, 58:224-239.

Taylor, J. W., D. J. Jacobson, S. Kroken, T. Kasuga, D. M. Geiser, D. S. Hibett & M. C. Fisher. 2000. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. Fungal Genetics and Biology. Fungal Genetics and Biology, 31: 21-32.

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3th ed. Cambridge University Press. New York, E. U.

Weresub, L. K. & K. A. Pirozynski. 1979. Pleomorphism of fungi as treated in the history of mycology and nomenclature. In: *The Whole Fungus: the sexual-asexual synthesis* (B. Kendrick, ed) 1: 17-30. Ottawa: National Museum of Natural Sciences.

Whittaker, R. H. 1969. New concepts of Kingdoms of organisms. Science, 163: 150-160.

CAPÍTULO
9

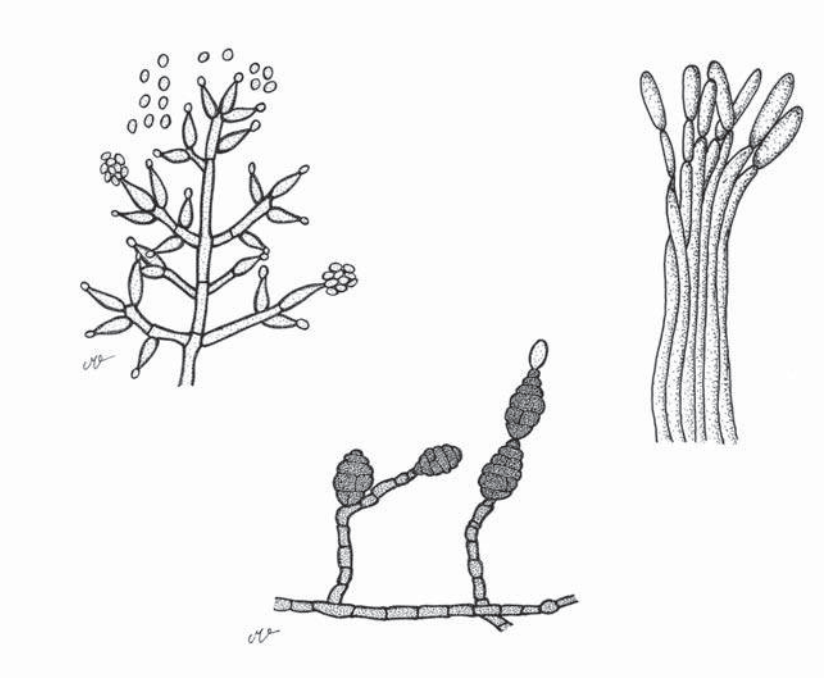
HONGOS ANAMÓRFICOS, CONIDIALES, MITOSPÓRICOS O **"DEUTEROMYCETES"**

INTRODUCCIÓN

HISTORIA DE LA CLASIFICACIÓN DE LOS HONGOS ANAMÓRFICOS

GRUPOS DE HONGOS ANAMÓRFICOS TRATADOS EN ESTE TEXTO

USO DE CLAVES TAXONÓMICAS



INTRODUCCIÓN

Los hongos **anamórficos**, **conidiales** o **mitospóricos** son microorganismos heterogéneos agrupados por características morfológicas similares que no implican relación filogenética entre ellos, por lo que esta agrupación no tiene implicaciones taxonómicas. El grupo también conocido como "Deuteromycota" o *fungi imperfecti*, incluye fases asexuales de Ascomycota, algunos Basidiomycota y algunas formas asexuales a las que no se les conoce su modo de reproducción sexual. A las fases asexuales de los hongos se les denomina **anamorfos**. Estos hongos se caracterizan por la producción de conidios (Castañeda, 2001).

Una quinta parte de los hongos descritos es conocida por sus estructuras asexuales, ya que, a muchos de ellos no se les conoce su reproducción sexual. La capacidad de reproducirse en forma asexual y sexual, hoy en día se denomina **pleomorfismo**. En algunas especies típicamente asexuales que no presentan órganos sexuales como *Aspergillus fumigatus* o *Candida albicans,* se han registrado eventos que implican sexualidad sin la presencia de órganos sexuales (Shenoy *et al.,* 2007).

Otros términos que deben tenerse en cuenta son: 1) **Sinanamorfo**, que se refiere a hongos que presentan más de un anamorfo como es el caso de *Neoscytalidium dimidiatum* (Penz.) Crous & Slippers y *Neofusicoccum mangiferae* (Syd. & P. Syd.) Crous, Slippers & A.J.L. Phillips (Syn. *Nattrassia mangiferae* (Syd. & P. Syd.) B. Sutton & Dyko); que aunque por estudios moleculares se encuentran en clados distintos, en algunos cultivos de aislamientos de uñas con onicomicosis, se observan picnidios e hifas dematiáceas septadas y con clamidosporas de una o raramente de dos células, que son características compatibles con *Neofusicoccum mangiferae;* en otros aislamientos sólo se observan estructuras características de *Neoscytalidium dimidiatum* similares a las anteriores pero nunca presentando picnidios; 2) **anamorfo huérfano** se refiere a las formas asexuales que tienen conexiones obvias con hongos que presentan fase sexual y cuyos estados conidiales son similares a los que carecen de teleomorfo, como ejemplo tenemos *Aspergillus niger* Tiegh. y *Aspergillus flavus* Link.

En la actualidad, cuando se conoce la fase sexual de un hongo, la descripción de su fase asexual se ubica dentro de los filos, Ascomycota o Basidiomycota, al que pertenezca. En este capítulo trataremos mediante el uso de claves taxonómicas la determinación de algunos géneros anamórficos comúnmente aislados en laboratorio y su ubicación en el grupo de **anamórficos**, **conidiales**, **mitospóricos** o **deuteromycetes** sólo tiene el propósito de

facilitar la identificación y nomenclatura en fitopatología, micología médica y micología industrial, etcétera, por las siguientes razones: 1) en cultivo axénico las estructuras asexuales se presentan en un tiempo menor que las sexuales; 2) las estructuras sexuales no se presentan en laboratorio cuando los hongos son heterotálicos y sólo se cultiva uno de los talos; 3) el hongo puede necesitar condiciones especiales diferentes para la formación de los teleomorfos (Sheifert & Samuels, 2000).

HISTORIA DE LA CLASIFICACIÓN DE LOS **HONGOS ANAMÓRFICOS**

El desarrollo de la clasificación de los hongos anamórficos se remonta a los comienzos de la micología a principios del siglo XVIII. Durante este tiempo y hasta nuestros días, han sido numerosos los sistemas artificiales que se han establecido para clasificarlos. En los últimos cincuenta años se destacan los estudios en conidiogénesis que surgen por la necesidad de mejorar y sentar bases más firmes en la taxonomía de los hongos anamórficos.

El primero que describe anamorfos fue Pietro Antonio Micheli (1679-1737) botánico italiano considerado, por muchos, el padre de la micología. Describió e ilustró los primeros anamorfos de *Aspergillus* y *Botrytis,* géneros que aún se conservan (Alexopoulos *et al.,* 1996).

La taxonomía de estos hongos se estableció con los trabajos de Tode, Persoon, Link, Fries y Corda, entre otros. Christiaan Hendrik Persoon (1761-1836) comienza el desarrollo de la taxonomía de estos hongos en su libro *Sinopsis Metodica Fungorum* (1801), en la cual dividió los hongos en dos grupos dependiendo de si sus cuerpos fructíferos eran abiertos o cerrados. Link, en 1809, agrupó dentro de los antiguos Uredinales, a los hifomycetes que forman esporodoquio y algunos coelomycetes con acérvulos (Kendrick, 1981).

Elias Magnus Fries (1794-1878) considerado como el Linnaeus de la micología, fue el punto de inicio para la nomenclatura de los hongos conidiales; estableció un esquema de clasificación con cuatro clases principales y en 1825 adicionó dos nuevas clases.

A mediados del siglo XIX, los hermanos Louis René Tulasne (1815-1885) y Charles Tulasne (1816-1884) demostraron que algunos hongos conidiales eran las fases asexuales de Ascomycetes y plantearon el pleomorfismo de los hongos. Anton de Bary en 1854, estableció por primera vez la conexión anamorfo-teleomorfo en *Aspergillus glaucus* (L.) Link, a cuyo teleomorfo llamó *Eurotium herbariorum,* (F.H. Wigg.) Link; más adelante, en 1866, publicó la primera clasificación de los hongos basada en elementos de filogenia especulativa pero no incluyó a los hongos conidiales como un grupo aparte. Karl Wilhelm Gottlieb Leopold Fuckel (1821-1876) propuso, en 1869, los nombres de *Fungi Imperfecti* (hongos imperfectos) como una clase taxonómica para los organismos que presentaban estructuras asexuales y los *Fungi Perfecti* (hongos perfectos) para los hongos con estructuras sexuales (Kendrick, 1981; Seifert & Samuels, 2000).

Los estudios en sistemática de los hongos conidiales comienzan con Pier Andrea Saccardo (1845-1920), que en su libro *Sylloge Fungorum* en 1886, utiliza el término *Fungi Imperfecti*. En 1906 modifica su sistema y basa su clasificación principalmente en la morfología, el color y los septos de los conidios, la presencia o ausencia de estructuras multihifales y el modo de agrupación de los conidióforos. En cuanto a la forma, los conidios son considerados **estauroconidios** cuando tienen forma de estrella, **helicoconidios** si tiene forma helicoidal y **escolecoconidios** si su longitud es veinte veces mayor que su ancho; en cuanto al número de septos los conidios pueden ser **ameroconidios** cuando no tienen septo, **didimoconidios** con un septo, **dictioconidio** o **conidio muriforme**, si tiene septos transversales y longitudinales y **fragmoconidio** si tiene más de dos septos transversales; en cuanto al color los conidios pueden ser **hialinos** si son incoloros o **dematiáceos** (**feoconidios**) si tienen color marrón (v. capítulo 6); en cuanto a las estructuras multihifales los hongos pueden o no presentar estructuras tales como **sinema** o **esporodoquio** (Castañeda, 2001).

Jean Paul Vuillemin (1861-1932) resalta el valor de los eventos relacionados con la formación de los conidios. En 1910 reconoce que el término esporas cubre estructuras de diferentes orígenes e inicialmente propone dos tipos: *conidia vera* (**conidios verdaderos**), liberados por un mecanismo específico, y las **talosporas** que permanecen como parte de la hifa que las produce. Las **talosporas** las dividió según sus características en: **artrosporas**, originadas de la fragmentación de la hifa; **blastosporas,** que surgen como gemación en cadenas acrópetas y **clamidosporas**, que son esporas de resistencia de pared gruesa. En 1911 Vuillemin reconoce las **aleuriosporas**, esporas intermedias entre clamidosporas y *conidia vera*. Además, introdujo el termino fiálide para distinguir las células conidiógena con forma de botella (Kendrick, 1981; Castañeda, 2001).

Edmund William Mason (1890-1975) retoma y redefine el término fiálide como una porción fusiforme a acuminada del ápice de una hifa terminal, de la cual se

generan los conidios. Mason introduce el término **radulospora** para definir los conidios que se producen en dentículos sobre las hifas. Adicionalmente, le dio importancia a la manera mediante la cual los conidios se dispersan ya que las **cabezas mucilaginosas** son diseminadas por agua e insectos y las **cadenas secas** de conidios por el viento (Kendrick, 1981).

El mejor planteamiento sobre hifomycetes lo realiza Stanley John Hughes (1918-), que en 1953 en su publicación *Conidióforos, conidios y clasificación* divide los hifomycetes en ocho secciones basándose en la ontogenia de los conidios y los eventos de conidiogénesis (Hughes, 1953). Otros trabajos importantes con hongos anamórficos son los de Tubaki (1924-2005), Subramanian (1925-), Luttrell (1916-1988) y George L. Barron (1928-). Este último publicó en 1968, el libro *The Genera of Hyphomycetes from soil*, con énfasis en la naturaleza del conidióforo o célula esporógena (hoy célula conidiógena); modificando el método de producción de conidios utilizado por Hughes y describiendo diez secciones de hifomycetes, utilizando nombres que corresponden a la formación de cada tipo de conidio (Barron, 1968).

Los trabajos realizados entre fines de los años sesenta y 1979 por William Bryce Kendrick (1933-) y Garry T. Cole (1941-) son de gran importancia en el desarrollo de la conidiogénesis y constituyeron la base de la clasificación de los hifomycetes. En la actualidad utilizamos la conidiogénesis como herramienta de identificación y no de clasificación. Martin Beazor Ellis (1911-1996) desarrolla un sistema de clasificación de los hifomycetes con algunas diferencias al planteado por Kendrick y Cole, utilizando la terminología empleada por Mason y publicando sus libros *Dematiaceous Hyphomycetes* en 1971 y *More Dematiaceous Hyphomycetes* en 1976.

En 1971 Kendrick organiza en Kananaskis, Canadá, la primera conferencia sobre taxonomía de los *Fungi Imperfecti* donde se plantearon dos modos de conidiación: blástica y tálica y se publica *Taxonomy of Fungi Imperfecti* con la colaboración de la Universidad de Toronto.

En 1973 Bryce Kendrick y John W. Carmichael en *The Fungi Advanced Treatise* especifican que los hifomycetes no son parte de la clasificación taxonómica de los hongos, sino que es la agrupación de los estados conidiales de Ascomycota y Basidiomycota y que también incluye estados conidiales a los cuales no se les conoce teleomorfo o que lo han perdido. Además, a los hifomycetes les dan el nombre de género-forma, para indicar que no tienen categoría taxonómica**.**

En 1979, durante la una segunda conferencia en Kananaskis, se plantea el fenómeno de pleomorfismo, el problema que éste crea para la clasificación y nomenclatura de los hongos y se estudia la relación anamorfo-teleomorfo. Después de esta segunda reunión se publica en dos tomos *The Whole Fungus* donde se presentan las ponencias y diálogos entre los asistentes. Carmichael propone en su ponencia los nombres *cross-reference* para el uso correcto de un nombre válido para el **holomorfo,** término propuesto por Gregoire L. Hennebert (1929–) y Luella K. Weresub (1918-1979) para referirse a todo el organismo, el hongo total, con sus fases sexual y asexual y **anamorfo** para la forma asexual de un hongo, incluyendo los propágulos asexuales y las estructuras que los producen. Adicionalmente, Subramanian discute la relación de los hifomycetes que presentan fiálides, con sus **teleomorfos** (Seifert & Sammuels, 2000). F. Madelin plantea cómo un modo de conidiación en un hongo puede cambiarse a otro dependiendo de las condiciones medioambientales (Kendrick, 1979).

En 1979, Cole y Samson esclarecieron las diferencias ontogénicas de los conidios producidos en las fiálides y demostraron la conidiogénesis a partir de células conidiogénicas con proliferación **percurrente**, una de las cuales son los anélidos.

En 1981 Cole y Kendrick editan los dos tomos de *The Biology of Conidial Fungi*, donde Kendrick concluye que gracias a las explicaciones de Madelin en Kananakis II, la ontogenia de los conidios no debe ser utilizada como criterio en una clasificación natural y que la importancia del conocimiento de la conidiogénesis radica en que constituye la base para la identificación morfológica de los hongos mitospóricos o conidiales (Kendrick, 1981).

Muchos otros micólogos han realizado importantes contribuciones al conocimiento de los hifomycetes, entre otros M. M. McGinnis, micólogo y taxónomo que entre 1980-1991, realizó muchos trabajos en mohos negros. Knud Allermann, Jorger Olsen de la Universidad de Copenhagen y John E. Smith de Strathclyde University de Glasgow que escribieron el capítulo de "Asexual Differentiation" del libro *Fungal Differentiation* publicado en 1983 y editado por John E. Smith, que constituye un resumen de la conidiogénesis, recomendado para quienes realizan una primera aproximación al estudio de estos hongos.

En 1999 Taylor *et al*. publican *The Evolution of Asexual Fungi: Reproduction, Speciation and Classification*, en el cual se expone la utilidad de la variación nucleotídica para clasificar e identificar hongos mitospóricos (Kendrick, 2003; Shenoy *et al*., 2007).

Hasta el momento es aceptado de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica que un hongo pueda tener dos nombres científicos, uno que corresponde al anamorfo y otro al teleomorfo. Esta dualidad ha hecho que los micólogos no estén satisfechos, sin embargo no hay unanimidad sobre cómo resolver este problema y así llegar a un acuerdo de que un hongo tenga un

sólo nombre científico; tema tratado en el simposio One Fungus = One name llevado a cabo en Ámsterdam el 19 y 20 de abril del 2011 con la participación de la ICTF (International Comission on the Taxonomy of Fungi) y numerosos micólogos. De esta reunión apareció una publicación *The Ámsterdam Declaration on Fungal Nomenclature* donde se establecen los lineamientos para llegar paulatinamente a que una especie de hongo tenga un sólo nombre científico (Hawksworth *et al*., 2011).

GRUPOS DE HONGOS **ANAMÓRFICOS TRATADOS EN ESTE TEXTO**

Trataremos los hongos anamórficos en este capítulo por considerar que en el laboratorio de micología, cuando se realizan cultivos de muestras de suelo, de plantas enfermas, de animales y humanos y como contaminaciones ambientales, los estudiantes se van a encontrar con numerosos hongos de este grupo artificial y deben poder determinarlos morfológicamente. Para facilitar la comprensión de este capítulo consideraremos tres grupos, sin implicaciones taxonómicas, con el fin de orientar su identificación cuando se esté realizando una primera aproximación al mundo de los hongos:

- Hifomycetes
- Coelomycetes
- Levaduras anamórficas

Hasta hace unos años estos grupos se consideraban como taxonómicos por reunir a los organismos según sus semejanzas en las estructuras de reproducción asexual, aunque por su naturaleza artificial, se hablaba de clase-forma Hyphomycetes, Coelomycetes y Blastomycetes, y dentro de ellas se consideraban orden-forma y familia-forma, sin implicar relación filogenética alguna. Sin embargo, hoy en día esta terminología no es utilizada y en los textos más recientes los autores describen los anamorfos con relación a los teleomorfos, es decir, las descripciones de las fases asexuales se encuentran ubicadas según la clasificación de los teleomorfos. En este libro solamente se utiliza esta metodología para la descripción de los géneros *Aspergillus*, *Penicillium*, *Histoplasma*, *Trichophyton*, *Microsporum*, *Epidermophyton*, *Paracoccidioides* y *Coccidioides* los cuales se describen en el capítulo de Ascomycota y el género *Malassezia* que se describe en el capítulo 11.

HIFOMYCETES

Los hifomycetes son aquellos hongos miceliales que producen los conidióforos directamente en el micelio, en esporodoquios o en sinemas (v. capítulo 6).

Dentro de este grupo se reconocen tres subgrupos sin implicación taxonómica: el de especies "**moniliaceas**" o hialinas; el de especies **"dematiáceas"**, que presentan pigmentos melanínicos, observable con microscopía de luz, en el micelio, en los conidios o en ambas estructuras; y los hongos con **micelio estéril**. Estos últimos no forman conidios, pero pueden producir **clamidosporas** o **esclerocios.**

Géneros "moniliaceos"

En las especies "moniliaceas" encontramos los hongos con micelio y conidios hialinos como en los géneros: *Aspergillus* Micheli y *Penicillium* Link (descritos en el capítulo 10), *Metarhizium* Sorokin*, Verticillium* Nees. y *Fusarium* Link. A continuación describiremos algunos de los géneros de este grupo que son importantes y que se aíslan frecuentemente de diferentes sustratos en el laboratorio.

Género *Acremonium* Link ex Fr.

Los hongos que se ubican en este género son cosmopolitas y se aíslan, con frecuencia, de desechos vegetales y de diferentes clases de suelo cultivado o sin cultivar. *Acremonium* (Syn. *Cephalosporium* Corda), se caracteriza por presentar colonias de crecimiento moderado, textura que varía de algodonosa a aterciopelada y colores que pueden ser blanco, rosado, naranja claro o amarillo verdoso. Algunos miembros de este género pueden formar sinemas en cultivo. El micelio es hialino, delgado y septado. Las células conidiógenas, tipo fiálide en forma de punzón, pueden ser simples o estar ramificadas en la base. Algunas especies presentan collarete conspicuo. Los ameroconidios producidos forman falsas cabezas y son hialinos o ligeramente pigmentados y las hifas pueden formar cordones miceliales (fig. 9.1). La importancia de este género radica en que algunas especies pueden ser productoras de antibióticos tales como la cefalosporina (*A. strictum*), otras son patógenos oportunistas de humanos y otras son micoparásitas (Domsch *et al*., 1993; Samson *et al*., 2004).

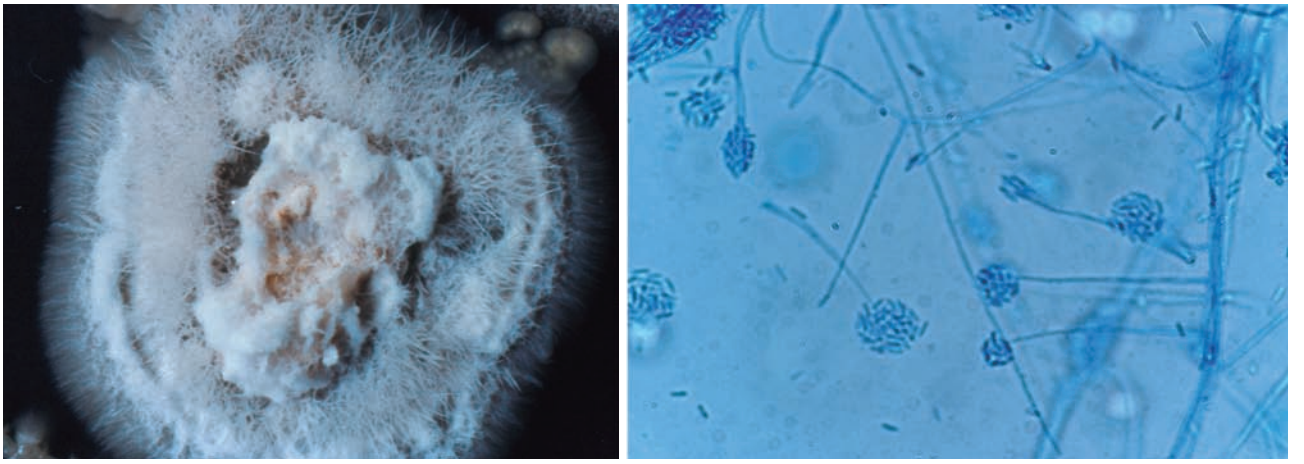


Fig. 9.1. *Acremonium* sp. Colonia con sinemas (izq.); fiálides en punzón con falsas cabezas de ameroconidios hialinos (der.)
Fotografías: LAMFU (izq.); Catalina Botero (der.)

Género *Beauveria* Vuill

Los hongos de este género son cosmopolitas y aunque se aíslan principalmente de insectos parasitados y de suelo, también son endófitos. Las especies de este género forman colonias de crecimiento lento, con una textura inicial flocosa a aterciopelada o polvorienta con el tiempo. El color es blanco y con el tiempo se torna amarillenta o con tintes rosados. El micelio es hialino, delgado y septado. La célula conidiógena es simpodial y en su parte inferior puede ser subglobosa, elipsoidal o cilíndrica y el simpodio es filiforme. Las células conidiógenas pueden agruparse y organizarse en verticilos o paquetes o nacer directamente de la hifa. Los conidios son solitarios, pequeños, unicelulares, hialinos y con forma globosa a elipsoide. En el laboratorio pueden producir sinemas (Domsch *et al*., 1993). Tanto las células conidiógenas como los conidios deben ser observados con el objetivo de 100x para poder realizar su descripción. Éste es un género que alberga especies entomopatógenas (*B. bassiana*) que se producen comercialmente y que en Colombia se han empleado para el control de la broca del cafeto (fig. 9.2) (St-Germain & Summerbell, 1997; Campos *et al.*, 2010).

Género *Chrysosporium* Corda

Los miembros de este género son comunes y de amplia distribución. La mayoría de sus especies son saprótrofas, muchas especies son queratinofílicas pero hay también especies celulolíticas. El género comprende un grupo variado de hongos con este anamorfo pero que filogenéticamente no se encuentran en un mismo grupo y, por lo tanto, es muy heterogéneo y tradicionalmente alberga aislamientos difíciles de determinar. El crecimiento de las colonias, rápido o lento, depende de la especie y su textura y color presentan un amplio rango. El micelio es hialino, septado, delgado y puede formar aleurioconidios solitarios, unicelulares, hialinos o ligeramente coloreados, granulosos o lisos, que se producen en parte apical o lateral de la hifa y pueden ser pedicelados o sésiles. Además puede formar conidios tálicos intercalares. Los conidios son subglobosos, clavados o piriformes, con una base ancha de unión a la hifa (fig. 9.3). Los hongos de este género pueden ser aislados de suelo, estiércol, plumas y pelo, entre otros sustratos y se aíslan con frecuencia como contaminante en muestras de lesiones superficiales humanas (Domsch *et al*., 1993; St-Germain & Summerbell, 1997).

Género *Cylindrocarpon* Wollenw

Los miembros de este género son de amplia distribución y se encuentran en la rizosfera y en el suelo**,** aunque es poco frecuente que sean patógenas; algunas especies pueden ser parásitos facultativos de plantas leñosas produciendo lesiones y hasta la muerte de la planta (Alaniz *et al*., 2007). Las colonias son de crecimiento rápido, de textura algodonosa a aterciopelada y de tonalidades claras, blanco, crema, naranja, marrón y púrpura. El micelio es delgado, septado y hialino. La célula conidiógena es monofiálide simple o ramificada, de forma cilíndrica y con collarete inconspicuo. Los conidios son hialinos y presentan dos tamaños, microconidios, que a veces no se forman o sólo se encuentran en los bordes de crecimiento activo de la colonia y macroconidios, que siempre están presentes y son de forma cilíndrica con el ápice y la

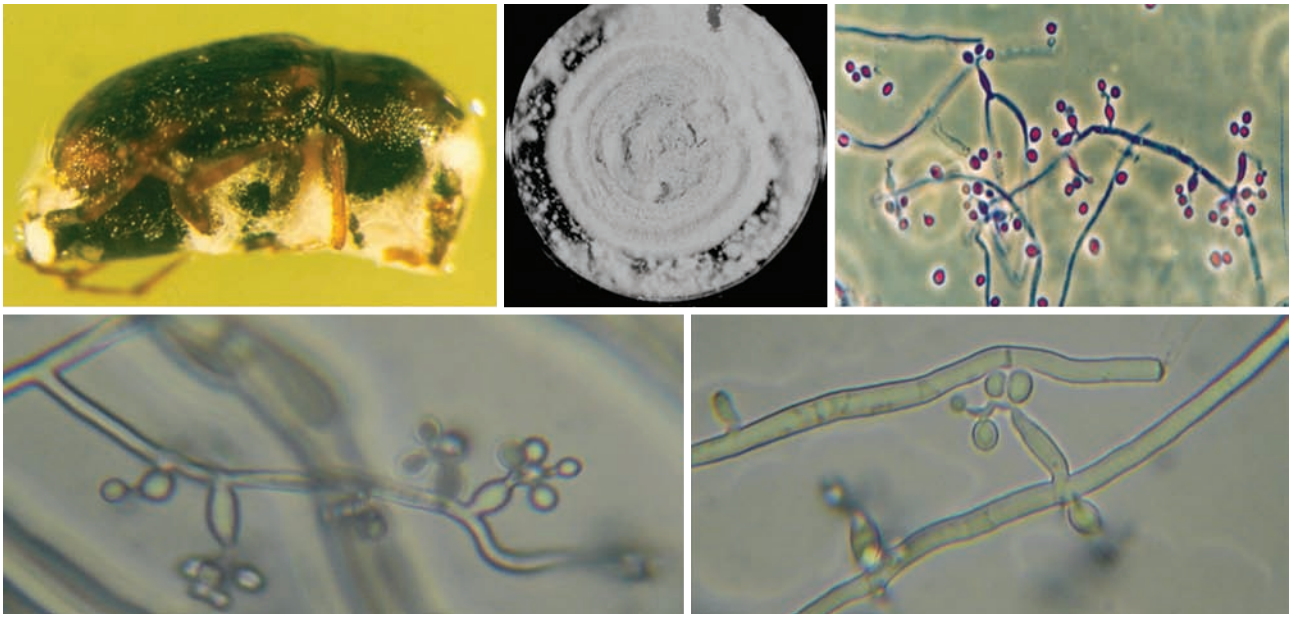


Fig. 9.2. Broca del cafeto afectada con crecimiento de *Beauveria bassiana* (izq. arriba); colonia polvorienta de *B. bassiana* (centro arriba); célula conidiógena simpodial de *B. bassiana* (der. arriba); células conidiógenas simpodiales de *Beauveria* sp. (izq. y der. abajo)
Fotografías: Ana María García (izq. y der. arriba); LAMFU (centro arriba); M. C. Cepero de García (izq. y der. abajo)

base redondeados; pueden producir esporodoquios. Los conidios más pequeños, microconidios, son unicelulares. Los macroconidios son fragmoconidios, con un número de septos variable según la especie. En algunas especies se producen clamidosporas hialinas o de color más o menos oscuro que pueden ser terminales o intercalares. Este género puede ser confundido con el género *Fusarium* debido a la forma de las fiálides y la presencia de macro y microconidios. No obstante, a diferencia de *Fusarium*, los macroconidios de *Cylindrocarpon* son cilíndricos y no poseen célula apical ni basal diferenciadas como ocurre en el género *Fusarium* (fig. 9.4) (Domsch *et al*., 1993).

Géneros *Clonostachys* Corda y *Gliocladium* Corda

Trataremos estos dos géneros uno a continuación del otro por las semejanzas en sus anamorfos. Desde 1979, Samuels & Rossman en la conferencia de Kananakis II, plantean que debía separarse *Gliocladium roseum* de las otras especies del género, ya que presentaba diferencias de tipo morfológico y ecológico y sus teleomorfos pertenecían a diferentes géneros; lo que se corroboraría más adelante con datos obtenidos por secuenciación de ADN (Rehner & Samuels 1994) y se transfiere *Gliocladium roseum* al género *Clonostachys* (ahora *Clonostachys rosea*). Schroers *et al*. (1999, 2001), realizan nuevas combinaciones para este género.

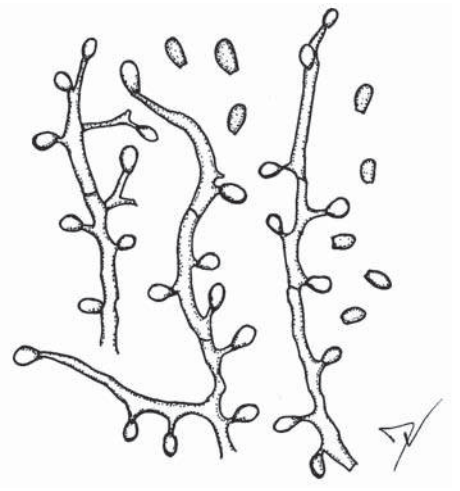


Fig. 9.3. *Chrysosporium*
Esquema: Natalia Vargas

Género *Clonostachys* Corda

Los hongos de este género son cosmopolitas y principalmente saprótrofos, comunes en suelo y en material vegetal en descomposición, se encuentran en insectos muertos, en nematodos vivos y como micoparásitos. Como micoparásitos han sido probados como agentes de control biológico contra diferentes hongos fitopatógenos (Domsch *et al*., 1993).

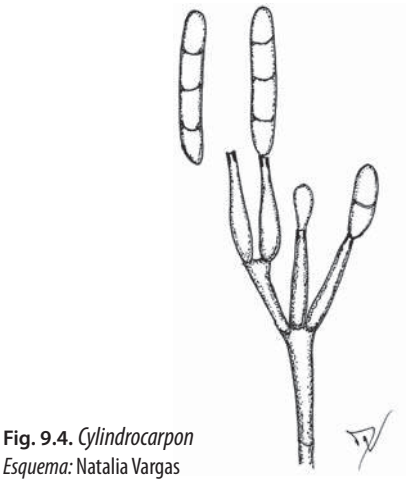


Fig. 9.4. *Cylindrocarpon*
Esquema: Natalia Vargas



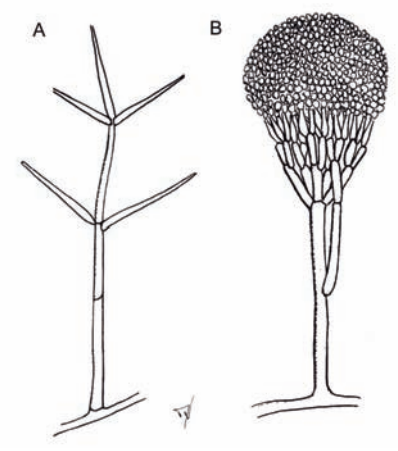


Fig. 9.5. Esquema de *Clonostachys* (abajo). a) conidióforo primario tipo *Verticillium*, b) conidióforo secundario tipo penicilado (izq.); *Gliocladium* (arriba)
Esquema y fotografía: Natalia Vargas y LAMFU

El género se caracteriza por presentar colonias de crecimiento rápido o más o menos lento, al principio de color blanco luego amarilloso o naranja hasta color zanahoria, los colores se observan mejor en PDA o en OA (Agar avena) aunque el color también depende del aislamiento. Las colonias tienen textura aterciopelada a granular. Los conidióforos se forman directamente en el micelio o de bandas de micelio y son de dos tipos, al comienzo de la esporulación y a veces en los bordes de crecimiento, son verticilados (conidióforos primarios) y más adelante son penicilados con dos y hasta tres ramificaciones, los conidióforos secundarios se unen ligeramente hacia el ápice (fig. 9.5). Las fiálides en ambos tipos de conidióforos son rectas, con o sin collarete visible (Schroers *et al*., 1999; Schroers, 2001).

Los conidios en los conidióforos primarios se producen en falsas cabezas de tamaño pequeño y en los secundarios forman una masa de conidios unidos por una sustancia mucilaginosa; son hialinos, de pared lisa y su forma es ligeramente curvada sobre todo las formadas en los conidióforos secundarios (Schroers *et al*., 1999; Schroers, 2001).

Género *Gliocladium* Corda

Este género por muchos años se consideró similar a *Penicillium* diferenciándose de él porque los conidios no formaban cadenas sino falsas cabezas; pero al encontrar los teleomorfos se vio que estos eran muy diferentes a los de *Penicillium*. Hoy este género comprende anamorfos cuyos teleomorfos se encuentran en el género *Sphaerostilbella* del filo Ascomycota (Seifert 1985; Domsch *et al*., 1993).

Su hábitat principal es el suelo y la madera en descomposición y su distribución es cosmopolita. Se caracteriza por que en cultivo presenta colonias de crecimiento moderado, textura lanosa a algodonosa o a veces polvorienta a granulosa por la presencia de sinemas y el color va de blanco a amarillo hasta amarillo oscuro o amarillo-naranja. El micelio es hialino y septado; los conidióforos penicilados pueden formarse solos en el micelio, en forma fasciculada o formando sinemas; la pared de estos puede ser verrucosa y pueden tener de dos hasta cuatro verticilos, las métulas poseen paredes lisas y las fiálides son cilíndricas a subuladas**.** Los conidios, ameroconidios, que se agrupan en cabezas mucilaginosas, raramente de dos células, tienen forma cilíndrica a elipsoide o globosa y su pared es lisa (Seifert, 1985; St-Germain & Summerbell, 1996).

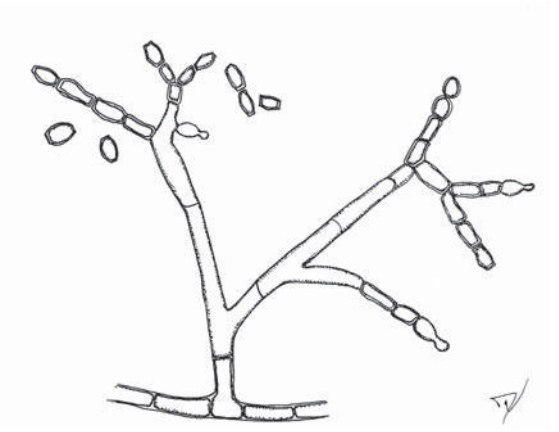


Fig. 9.6. *Chrysonilia*
Esquema: Natalia Vargas

Género *Chrysonilia Arx*

En este género se presentan colonias de crecimiento rápido, textura algodonosa, blancas a rosado pálido o naranja pálido y reverso naranja pálido. El micelio vegetativo es septado, hialino y delgado. Los conidióforos son simples o ramificados. Produce artroconidios hialinos y unicelulares que se desarticulan fácilmente, y blastoconidios que se forman a medida que las hifas van creciendo, unicelulares en cadenas y de mayor tamaño que los artroconidios (fig. 9.6). La mayoría de especies de este género, anamorfo de *Neurospora* spp., son saprótrofas y de amplia distribución. *Chrysonilia sitophila* que se aísla ocasionalmente en el laboratorio produce problemas de contaminación (St-Germain & Summerbell, 1996).

Género *Fusarium* Link ex Fr.

Las colonias de este género se caracterizan porque generalmente son de crecimiento rápido y de textura algodonosa a aterciopelada. Los colores son variados, desde blancas hasta rojo carmín y violeta, pasando por diferentes tonalidades de amarillo quemado (figs. 9.7 y 9.8). Muchas especies forman esporodoquios de diferentes colores. Pueden producir pigmentos que se observan en el reverso de las colonias o en algunas ocasiones son difusibles al medio. El micelio es hialino, septado y delgado. Las células conidiógenas son fiálides delgadas, algunas veces alargadas y otras cortas. Pueden tener uno o más puntos fértiles y de acuerdo con ello se denominan monofiálides o polifiálides, respectivamente (Samson *et al*., 2004; Nelson *et al*., 1983). Los conidios pueden ser de más de un tipo, macroconidios, mesoconidios y microconidios



Fig. 9.7. Marchitamiento vascular por *Fusarium oxysporum*. Planta de clavel afectada (arriba); aislamiento primario de tallos de clavel en medio Komada (abajo)
Fotografías: LAMFU

(fig. 9.9). Los mesoconidios son secos, fusiformes con más de un septo, nacen directamente del micelio aéreo a partir de polifiálides (Pascoe, 1990*a* y *b*; Leslie & Summerell, 2006). En general, la mayoría de especies presenta dos de estos tipos: macroconidios y microconidios. Sin embargo, algunas especies producen solamente macroconidios (p. ej. *F. graminearum* Schwabe) y otras los tres tipos (p. ej. *F. sporotrichioides* Sherb).

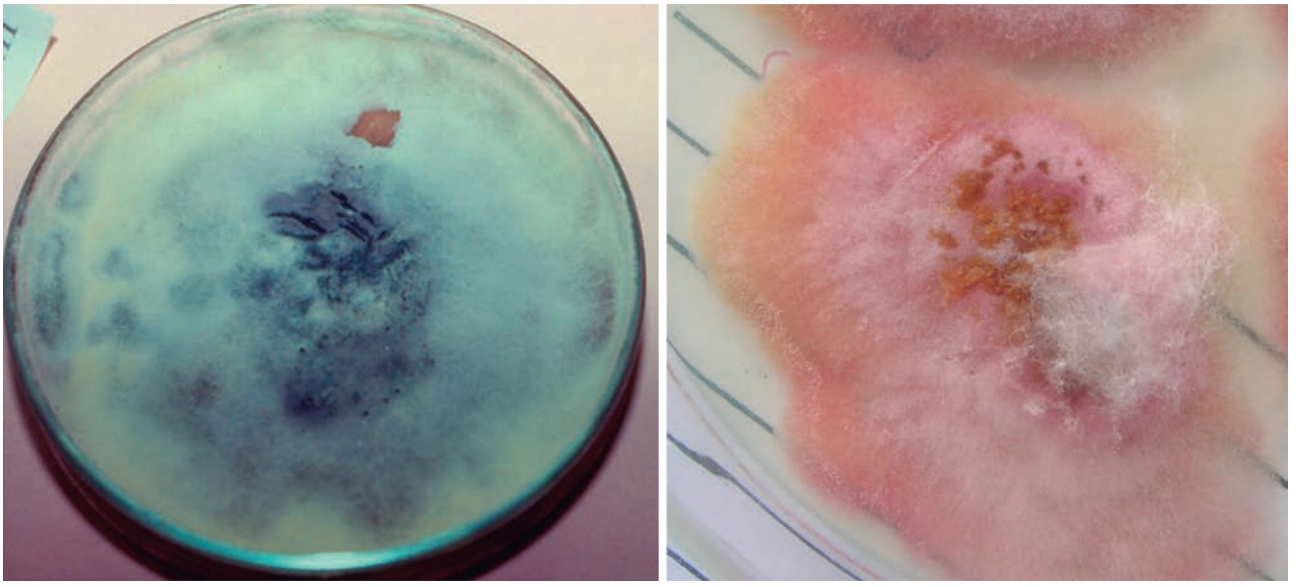


Fig. 9.8. Colonias de *Fusarium*. Colonia de *F. oxysporum* en PDA (izq.); colonia de *F. sambucinum* (der.)
Fotografías: LAMFU (izq.); Agrodiagnóstico (der.)

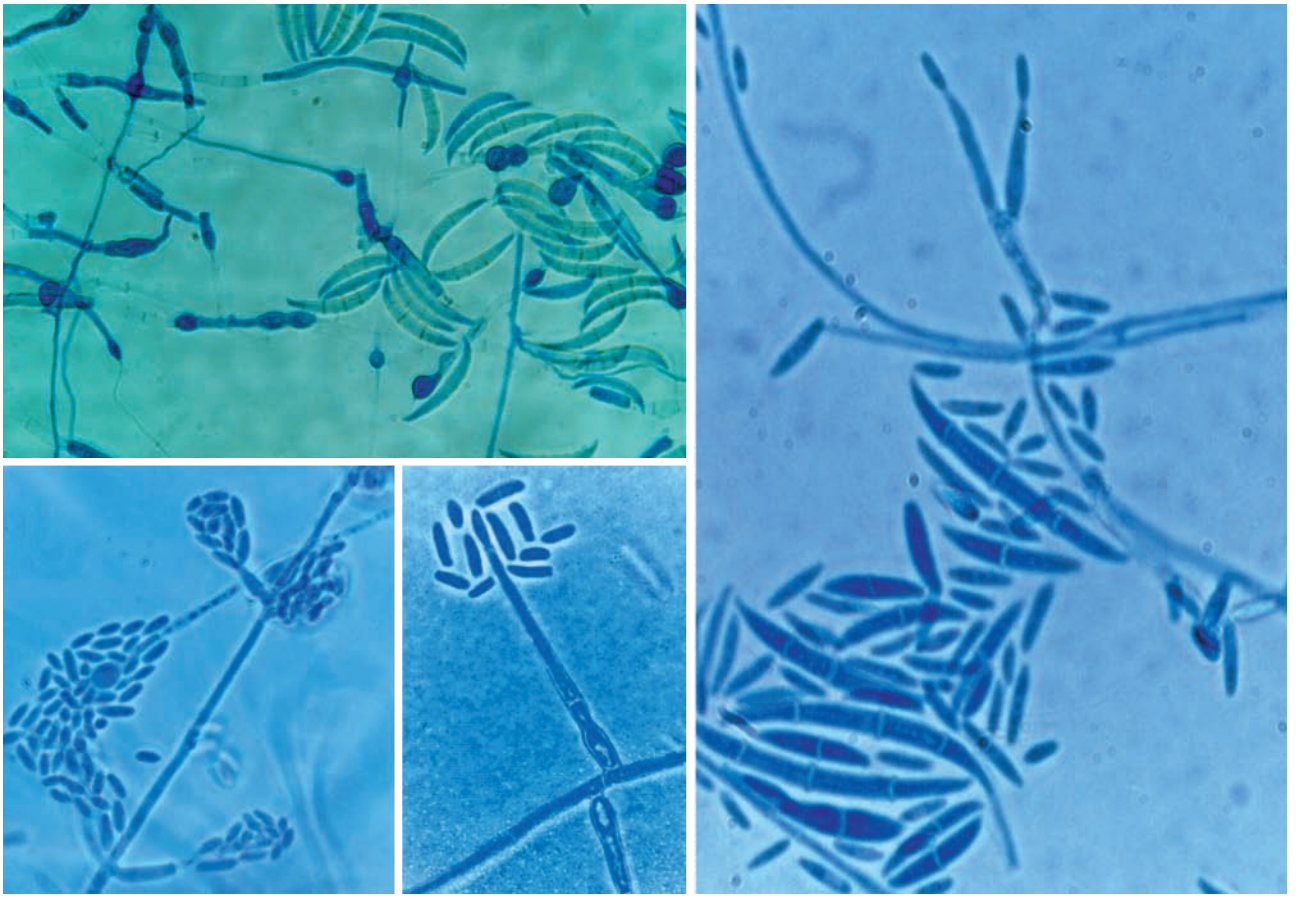


Fig. 9.9. Estructuras microscópicas de macroconidios, microconidios, fiálides, clamidosporas de varias especies de *Fusarium*
Fotografías: Catalina Botero

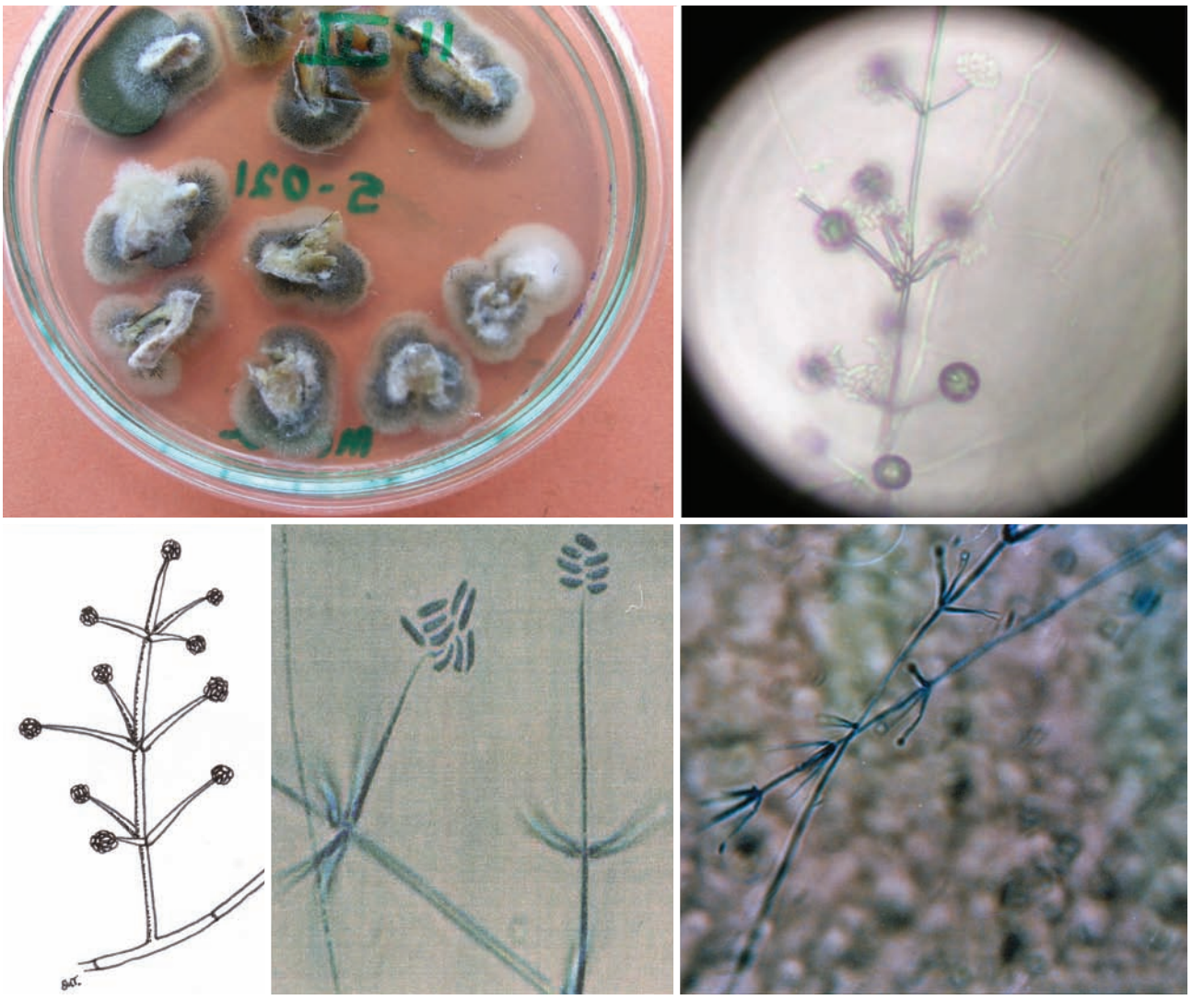


Fig. 9.10. Aislamiento primario de *Verticillium dahliae* afectando rosal y microscopía del aislamiento (arriba); conidióforo verticilado (izq. abajo); *Lecanicillium lecanii* (centro abajo); aislamiento de *Verticillium s. l.* como endófito de frailejón (der. abajo)
Fotografías: Agrodiagnóstico (arriba); LAMFU (abajo)

Género *Lecanicillium* W. Gams & Zare y *Verticillium* Nees

Describimos estos dos géneros en conjunto ya que el género *Lecanicillium* se separa de *Verticillium* para ubicar la mayoría de especies entomopatógenas y fungícolas, y que antes estaban en la sección Prostrata del género *Verticillium*. Por ejemplo, *Verticillium lecanii* (Zimm.) Viégas, ahora es *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare & W. Gams. En el género *Verticillium* se encuentran los patógenos de plantas *V. albo-atrum* Reinke & Berthold y *V. dahliae* Kleb., entre otros. Los teleomorfos del género *Lecanicillium* pertenecen a los géneros *Cordyceps* o *Torrubiella y* los teleomorfos de las especies del género *Verticillium*, no se conocen (Domsch *et al.,* 1993; Sukarno *et al.,* 2009).

Las colonias de ambos géneros son de textura aterciopelada y colores variados. El micelio vegetativo es septado, delgado y hialino. Los conidióforos se arreglan en verticilos con fiálides en forma de punzón, ligeramente ensanchadas en la base y con collarete inconspicuo. Los conidios hialinos y unicelulares, se originan en cabezas mucilaginosas (fig. 9.10) (Dosmch *et al*., 1993).

Género *Malbranchea* Sacc.

Los hongos de este género son cosmopolitas y se aíslan del suelo, del estiércol de animales y del material vegetal en descomposición. En cultivo crecen rápidamente en pocos días, su textura es polvorienta a lanosa, y el color de

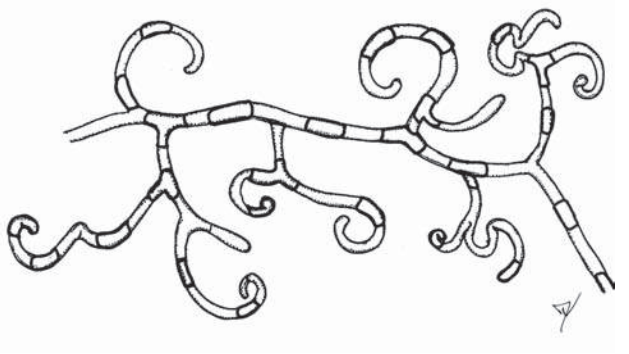


Fig. 9.11. *Malbranchea*
Esquema: Natalia Vargas

la colonia puede ser blanco, crema y hasta marrón. Las hifas son hialinas y septadas. El micelio forma artroconidios enteroártricos, unicelulares, rectangulares y del mismo diámetro del micelio, que alternan, en el micelio, con células disyuntoras y son liberadas por rexolisis de éstas células (fig. 9.11). Los miembros del género son saprótrofos y su fase micelial se parece a la de *Coccidiodes immitis* por lo que es importante conocer el origen del aislamiento ya que *C. immitis* es el hongo patógeno humano más virulento, unos pocos artroconidios pueden ser letales para un ratón (St-Germain & Summerbell, 1996).

Género *Metarhizium* Sorokin

Los hongos de este género se caracterizan por ser entomopatógenos y muy utilizados como micoinsecticidas en formulaciones, contra una variedad de plagas, en numerosos países. Se les conoce por ser productores de la muscardina verde en numerosos insectos y por su amplio rango de patogenicidad para estos; por no haberse registrado afectando al hombre se ha utilizado ampliamente; sin embargo, en 1997, en Colombia, se realiza el primer reporte de *M. anisopliae* como agente etiológico de queratitis micótica humana, aislado de un paciente joven y sin enfermedad de base (Cepero de García *et al*., 1997); otros pocos casos en personas, con o sin enfermedad de base, ya han sido registrados. *M. anisopliae* fue aislado por Metschnikov en 1879, en Rusia, de un coleóptero (*Anisoplia austriaca*) que afecta el trigo (Driver *et al.,* 2000).

El género fue descrito por Sorokin en 1883, como un hongo perteneciente a los hongos imperfectos, hoy hongos anamórficos o conidiales, ya que su fase sexual o perfecta no se conocía y su taxonomía aún no es completamente clara; Tulloch (1976) realiza una revisión del género y teniendo en cuenta diferencias en la forma de los conidios y color de las colonias reconoce sólo dos especies *M. anisopliae* (Metschn.) Sorokin y *M. flavoviride* W. Gams & Rozsypal y dos variedades *M. anisopliae* var. *anisopliae* y *M. anisopliae* var. *majus,* no aceptando las otras dos especies descritas.

Hasta hace poco lo usual era aceptar la clave taxonómica desarrollada por Rombach en los años ochenta (Cárdenas, 2001), pero la forma de identificar y entender el género comienza a cambiar con los estudios de biología molecular y secuenciación del ADN. Drivers *et al.* en el año 2000 hacen una revisión taxonómica basada en el análisis filogenético del género, basada en las técnicas moleculares; más adelante se encuentra la relación de este género anamórfico con hongos de la familia Cordycipetaceae (v. capítulo 10) de los Ascomycota (Sung *et al*., 2007). Bischoff *et al*. (2009) realizan un estudio filogenético multigénico del complejo *M. anisopliae* utilizando los genes nucleares EF-I α, RPBI, RPB2 y β tubulina de 57 aislamientos procedentes de la ARSEF, Ithaca, New York y de la CBS de Holanda, y de 200 aislamientos examinados durante el estudio. En este trabajo no sólo se realizaron los estudios moleculares de los aislamientos que provenían de Asia, África, Europa, Australia y América, sino que se realizaron estudios morfológicos de las colonias y microscopía de las estructuras asexuales de reproducción de todos ellos. Lo que permitió la descripción de varias especies y la realización de nuevas combinaciones *M. acridum* (Driver & Milner) J. F. Bisch., Rehner & Humber, *M. globosum,* J. F. Bisch., Rehner & Humber, *M. robertsii* J. F. Bisch., Rehner & Humber, la variedad *majus* de *M. anisopliae* pasa a ser la especie *M. majus* (J. R. Johnst.) J. F. Bisch., Rehner & Humber. Además, confirman como especies *M. guizhouense* Q. T. Chen & H.L. que tiene como teleomorfo a *Metacordyceps taii* (Z. Q. Liang & A. Y. Liu) G.H. Sung, J. M. Sung, Hywel-Jones, Spatafora, *M .lepiotae,*(Driver & Milner) J. F. Bisch., Rehner & Humber y *M. pingshaense* Q. T. Chen & H. L. Guo.

Las colonias de estos hongos no crecen muy rápido y presentan varios tonos de verde que van desde amarillo verdoso hasta verde oliva y, con el tiempo, pueden ser de color sepia. Forman fiálides que pueden ser ramificadas, en conidióforos que nacen directamente del micelio. Los conidios elipsoides y de tamaño variable según la especie, son unicelulares, hialinos y se forman en cadenas basípetas, las cadenas de conidios se adhieren unas con otras y forman unos paquetes de conidios en empalizada. Sólo una especie, *M. globosum*, posee conidios globosos (fig. 9.12) (Domsch *et al.,* 1993; Bischoff *et al*., 2009).

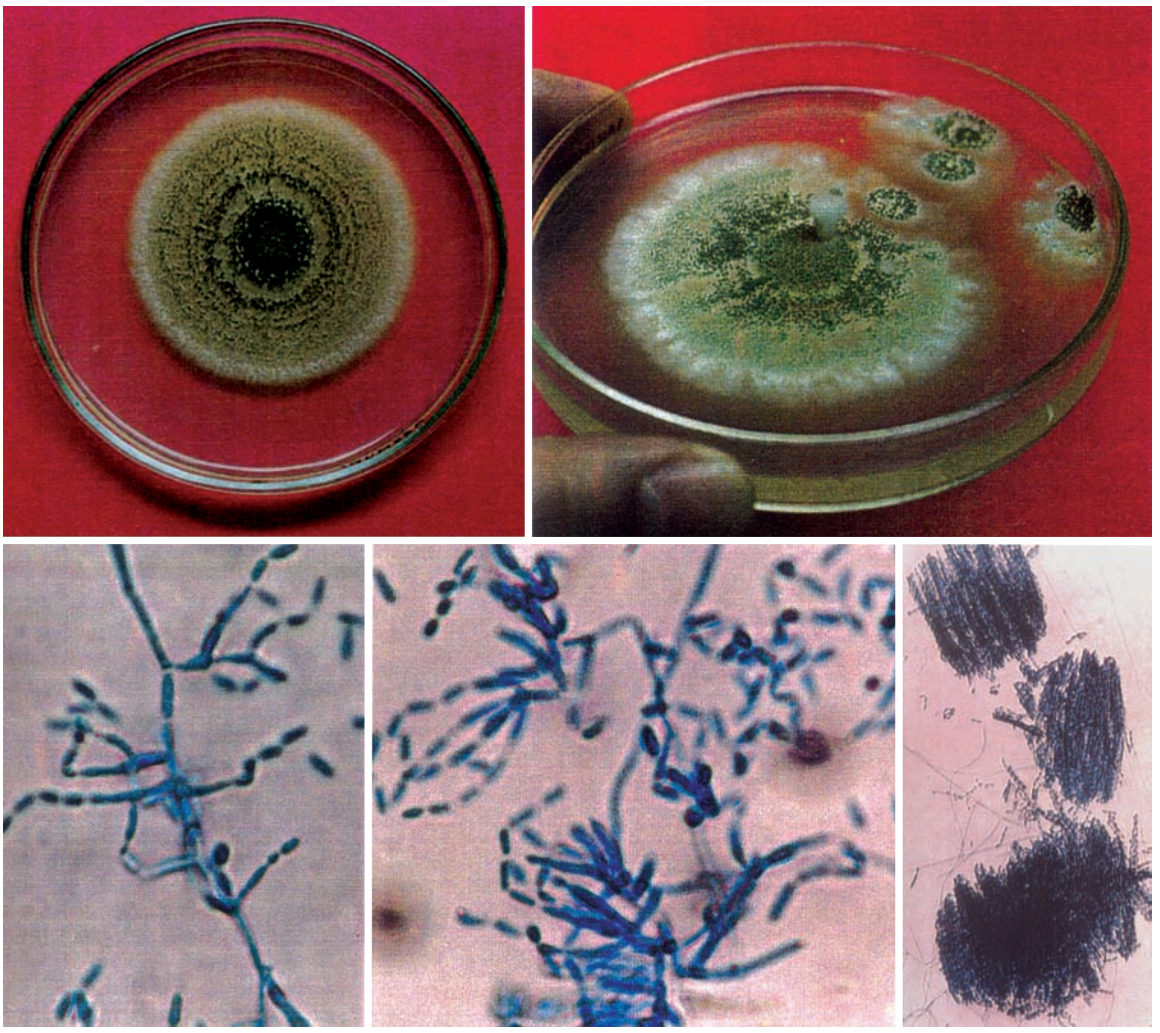


Fig. 9.12. Colonias de dos aislamientos de *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokīn (arriba); formación de conidióforos y conidios en cadenas (abajo izq. y centro); conidios en cadenas adherentes formando empalizada (abajo der.)
Fotografías: LAMFU y Martha Cárdenas

Géneros *Paecilomyces* Bainier e *Isaria* Pers.

Morfológicamente, este género es muy similar al *Penicillium* (fig. 9.13). Macroscópicamente *Paecilomyces* se diferencia de *Penicillium* por la ausencia de colonias verdes, y microscópicamente por la forma de las fiálides que presentan forma de botella con bases anchas o cilíndricas y un cuello largo distintivo. Las colonias crecen moderadamente bien en medios de cultivo y varían en colores amarillo a marrón claro a púrpura o rosado. Las hifas son hialinas a amarillentas, septadas, de pared lisa. Los conidióforos se ramifican en verticilos o irregularmente. Las fiálides producen conidios unicelulares, en cadenas basípetas, hialinos o ligeramente pigmentados y de pared lisa o equinulada. La mayoría de especies producen clamidosporas (Samson, 1974; Domsch *et al*., 1993). Según Luangsa-Ard *et al*. (2004) este género es polifilético ya que diferentes géneros teleomorfos distribuidos en diferentes órdenes y subclases de Ascomycota presentan este anamorfo; como ocurre con la mayoría de especies termofílicas como *Paecilomyces brunneolus* (N. Inagaki) Samson & Houbraken (antes *P. variotii* Bainer var. *brunneolus*), *P. formosus* (Sakag., May.Inoue & Tada) Houbraken & Samson y *P. lilacinus* (Thom) Samson (antes *Penicillium lilacinum* Thom) y ahora *Purpureocillium lilacinum* (Luangra-ard *et al*. 2011) que son anamorfos del género *Byssochlamys* ubicado en el orden Eurotiales.

Los hongos de este género se caracterizan por encontrarse en ambientes ácidos y tolerar condiciones

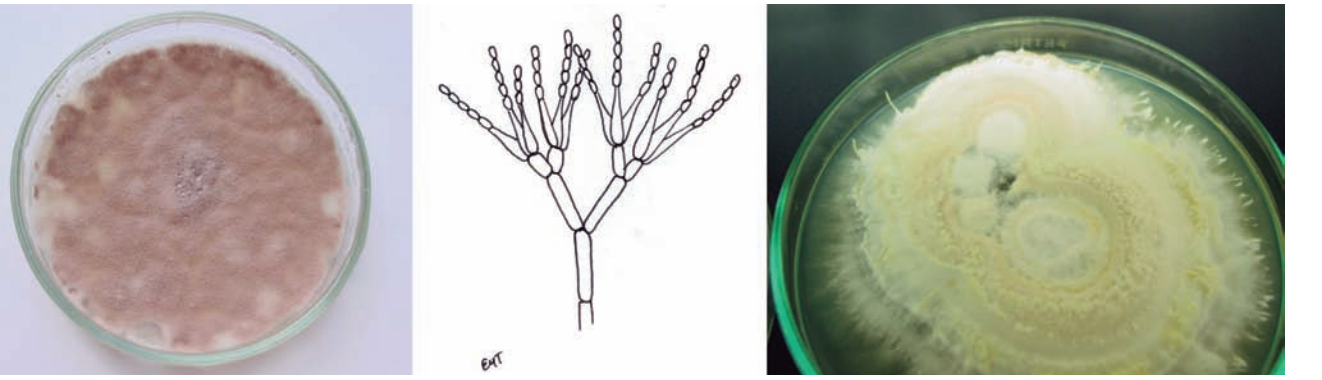


Fig. 9.13. *Purpureocillium lilacinus* (izq.). Esquema conidióforo (centro). *Isaria tenuipes* colonia en que se observan sinemas (der.)
Fotografías: Tatiana Sanjuán, LAMFU; *Esquema*: Edgar Medina

microaerofílicas, producen una serie de metabolitos tóxicos y algunos con posibilidad de usarse en medicina (Samson *et al*., 2009). Gams *et al*. en el 2005, proponen ubicar en el género *Isaria* Pers a los hongos del género *Paecilomyces* cuyos teleomorfos pertenecen a la familia Cordycipetaceae del orden Hypocreales (v. capítulo 10), patógenos de insectos y generalmente mesófilos.

Los hongos del género *Isaria* se caracterizan porque en cultivo presenta colonias de varios colores (blancas, amarillas, verde pálido, rosadas, rojas o púrpuras) (fig. 9.13). El micelio es hialino o ligeramente pigmentado y las paredes lisas o rugosas. Los conidióforos que pueden formarse directamente en el micelio o formar sinemas, presentan numerosas ramas verticiladas donde se forman grupos de fiálides de forma cilíndrica o con la parte basal ensanchada que terminan en un ápice o cuello alargado donde se forman cadenas basípetas de conidios. Los ameroconidios son hialinos y de pared lisa (Luangsa-Ard *et al*., 2005).

Género *Scepedonium* Link

Los hongos de este género de amplia distribución son saprótrofos y pueden ser micoparásitos de algunos miembros del subfilo Agaricomycotina. Su crecimiento es rápido y en cultivo forman colonias de textura algodonosa a lanosa, de color blanco a amarillo dorado en la superficie y reverso más pálido. El micelio es hialino y septado. Los conidióforos pequeños y no diferenciados nacen de las hifas vegetativas; los conidios son unicelulares, solitarios, redondeados y de pared gruesa, frecuentemente equinulados o verrucosos. Algunas especies pueden presentar en el inicio del cultivo conidios de pared lisa de forma elipsoidal o cilíndrica. La morfología de los miembros de *Scepedonium* es muy similar a la de *Histoplasma capsulatum* del cual se diferencia porque generalmente no presenta microconidios y aunque muchos crecen a 37 °C no presentan el fenómeno de dimorfismo y crecen en forma micelial a 25 y a 37 °C (fig. 9.14) (Dosmch *et al*., 1993; St-Germain & Summerbell, 1996).

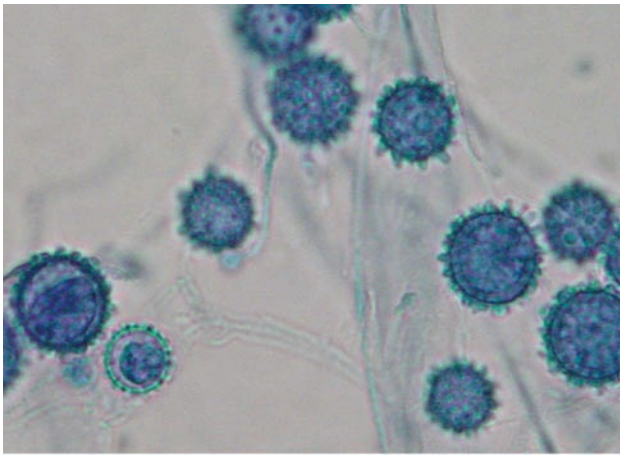
Género *Scopulariopsis* Bainer

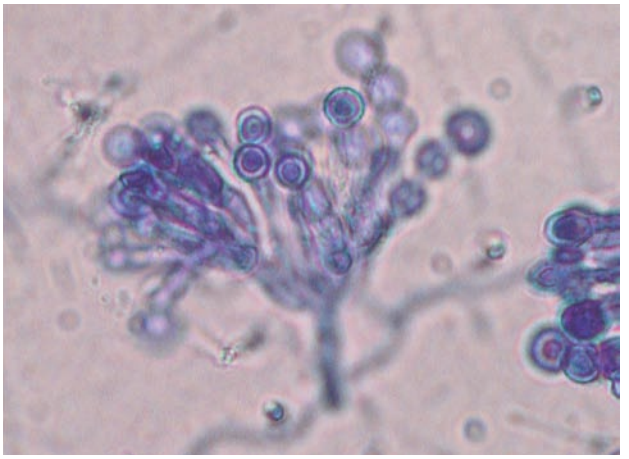
Algunos hongos de este género tienen distribución mundial y aunque su hábitat principal es el suelo, algunas especies pueden atacar larvas de abejas y gusanos de seda y, con poca frecuencia, causar onicomicosis en humanos.

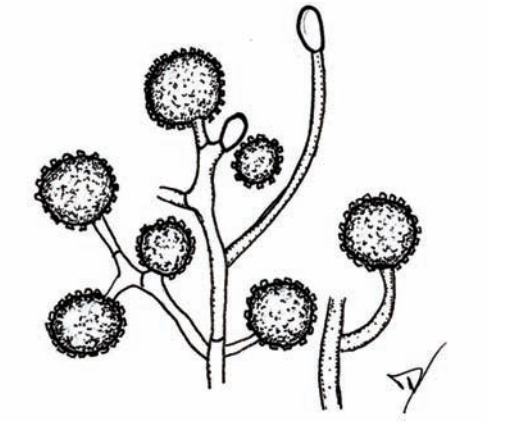
En cultivo su crecimiento es moderadamente rápido formando colonias de colores blancos, canela o grisáceos y reversos generalmente amarillos a negro; su textura es aterciopelada o polvorienta. El micelio es septado hialino u oscuro. Los conidióforos nacen directamente de las hifas y pueden ser simples o ramificados y penicilados; la célula conidiógena es un anélido. Los conidios que forman cadenas basípetas son unicelulares, de pared lisa o rugosa y de forma piriforme a globosa con la base truncada (fig. 9.15) (Dosmch *et al.,* 1993; St-Germain & Summerbell, 1996).

Género *Trichoderma* Pers.

Los hongos del género *Trichoderma* son ubicuos y se encuentran en raíz, suelo y ambiente foliar. Su comportamiento es saprótrofo y crecen sobre desechos orgánicos o como parásitos de otros hongos y en una temperatura óptima que oscila entre los 25 y 30 °C crecen rápidamente. Las colonias son algodonosas a aterciopeladas y de color blanco con masas de conidios verdes denominadas pústulas que se esparcen en la caja de Petri. El micelio







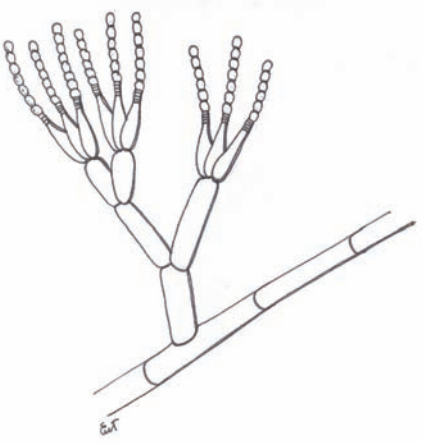


Fig. 9.14. Microscopía de cultivo de *Scepedonium* sp. en que se observan conidios similares a los de *Histoplasma capsulatum*
Fotografía: LAMFU, *Esquema:* Natalia Vargas

Fig. 9.15. Esquema de conidióforo de *Scopulariopsis*
Esquema: Edgar Medina, *Fotografía:* LAMFU

vegetativo es septado, hialino y delgado. Los conidióforos que se originan en agrupaciones, pueden ser o no ramificados y presentan fiálides en forma de botella, divergentes, solitarias o en racimo. Los conidios son redondos o elipsoides, de color verde, de pared lisa o rugosa, arreglados en falsas cabezas en el ápice de las fiálides (fig. 9.16) (Domsch *et al*., 1993; Samuels, 2004).

Géneros "dematiáceos"

Los hongos dematiáceos de géneros tales como *Alternaria* Nees Von Esenb. Ex Fries, *Cladosporium* Link y *Curvularia* Boedijn, se caracterizan porque el micelio o conidios son de color oscuro por presentar pigmentos melanínicos que por su cantidad pueden observarse al microscopio sin necesidad de realizar una coloración especial.

Género *Alternaria* Nees Von Esenb. Ex Fries

La mayoría de las especies de *Alternaria* son patógenas de plantas y unas pocas son saprótrofas o crecen en suelo. Morfológicamente, las colonias presentan textura aterciopelada a lanosa; su superficie es de color gris a marrón-oliváceo y el reverso es marrón a negro. El micelio vegetativo es septado y de color marrón. Los conidióforos son de color marrón, ramificados, simpodiales y porógenos. Los dictioconidios maduros son de color marrón, arreglados en cadenas acrópetas, obclavados, subesféricos a elipsoides, con una célula apical más o menos elongada, algunas especies pueden presentar conidios con ápices redondeados (fig. 9.17) (Domsch *et al*., 1993; St-Germain & Summerbell, 1996; Simmons, 2007). Los teleomorfos de *Alternaria* pertenecen al genero *Lewia* (Ascomycota).

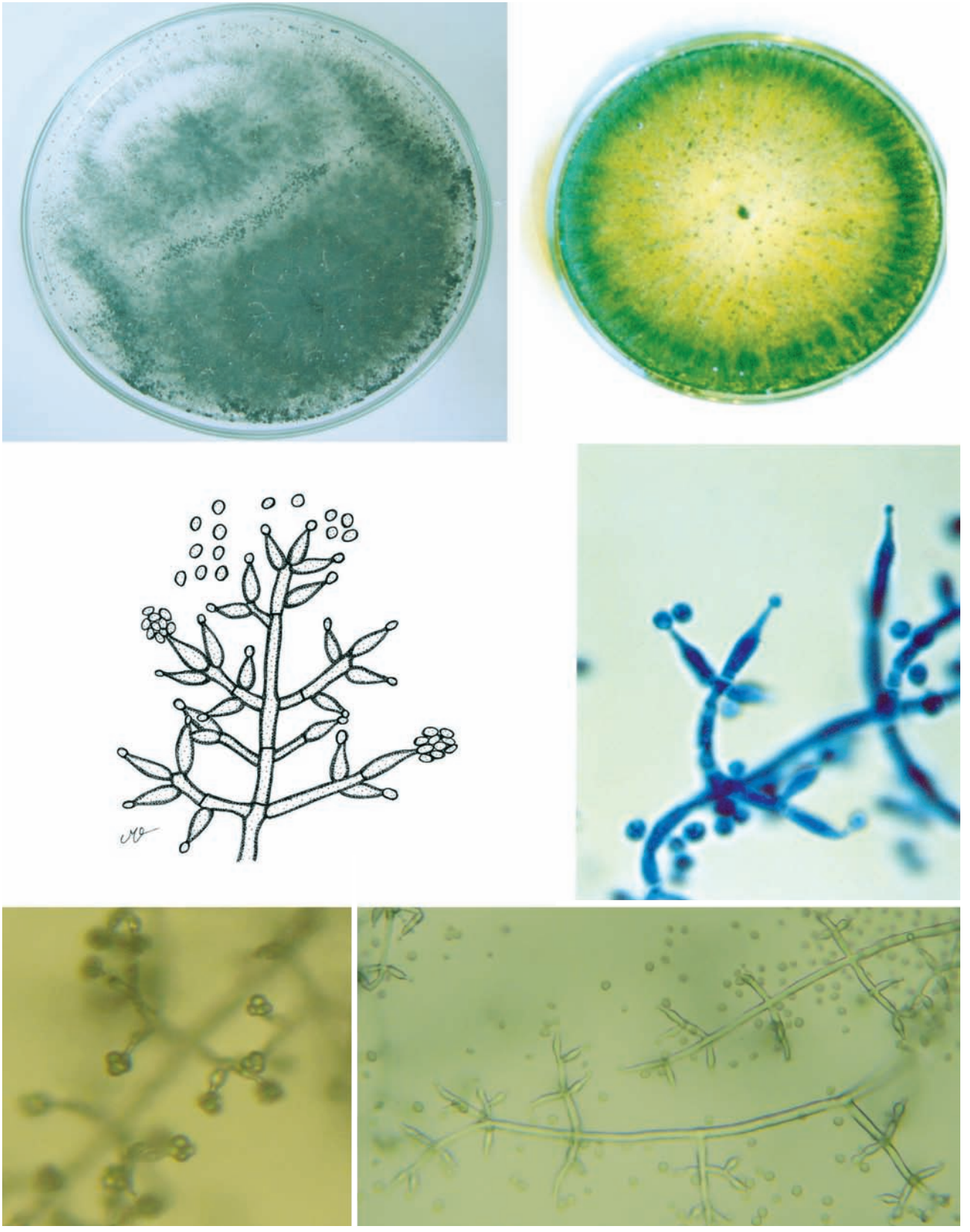


Fig. 9.16. *Trichoderma*
Fotografías: Camilo Beltrán y M.C. Cepero de García, Corpoica (CBB) (arriba izq. y abajo); LAMFU (arriba der. y centro der.). *Esquema:* Marleny Vargas

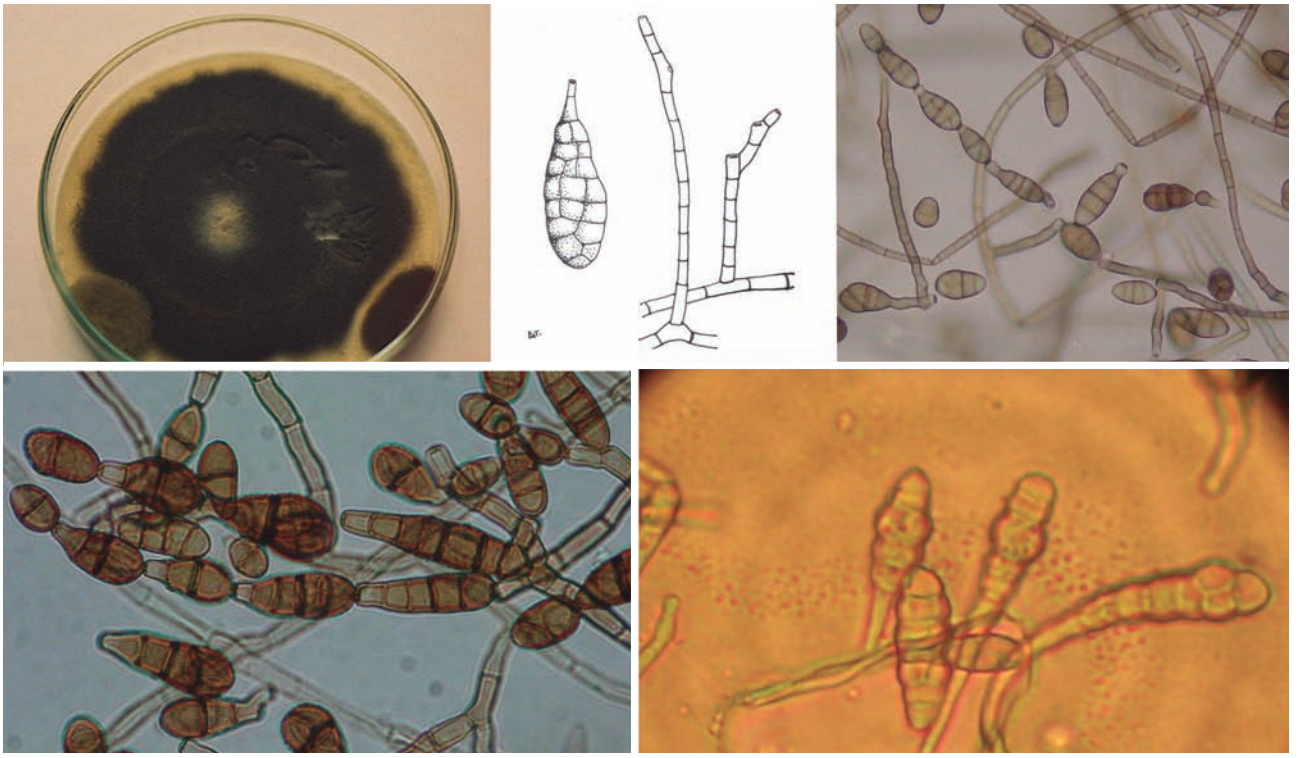


Fig. 9.17. *Alternaria*
Fotografías: LAMFU (arriba); Agrodiagnóstico (abajo). *Esquema:* Edgar Medina

Género *Aureobasidium* Viala & G. Voyer

Los miembros del género forman colonias correosas, lisas, al principio blancas, rosadas o crema y, con la madurez, algunas zonas se tornan negras, su apariencia mucilaginosa es dada por las masas de conidios. El micelio vegetativo es hialino y se torna oscuro al madurar, generalmente se desarrolla inmerso en el medio de cultivo. Las células conidiógenas poco diferenciadas, pueden ser intercalares, terminales o laterales. Los conidios son hialinos y se producen en agrupaciones densas a partir de dentículos pequeños (fig. 9.18). Las clamidosporas que aparecen en algunos cultivos viejos, son de color marrón, unicelulares o de dos células. Los hongos de este género presentan distribución mundial, principalmente en zonas templadas, se aíslan de madera, hojas, suelo y ambientes húmedos. Ocasionalmente, se han reportado como fitopatógenos (Domsch *et al.,* 1993; St-Germain & Summerbell, 1996).

Géneros *Bipolaris* Shoemaker, *Drechslera* S. Ito y *Exserohilum* K. J. Leonard & Suggs

Algunas especies de estos tres géneros que pertenecieron a *Helminthosporium* fueron reubicadas (Alcorn, 1983) a partir de: 1) la forma de los conidios y forma de germinación; 2) el tipo de conidióforo; 3) la morfología del **hilo** (cicatriz en la pared del conidio donde se une al conidióforo) de los conidios; 4) la ontogenia de los septos de los fragmoconidios.

Los hongos de estos géneros son cosmopolitas aunque algunas especies se encuentran con mayor frecuencia en las regiones tropicales y subtropicales, son saprótrofos o patógenos de numerosas plantas, principalmente de gramíneas, y patógenos oportunistas de humanos en los que producen varios tipos de micosis (McGinnis *et al.,* 1986; Domsch *et al*., 1993).

Las colonias tienen crecimiento rápido, textura aterciopelada y son grises, pardas a negruzcas; el reverso de la colonia es pardo o negruzco. El micelio es oscuro, septado, delgado. Los conidióforos son simpodiales y porógenos de color marrón pálido y forman fragmoconidios de color marrón, cuyo número de septos varía según la especie; puede haber especies con hilo protuberante. En el género *Bipolaris* los conidios germinan por los dos extremos y paralelos al eje longitudinal del conidio y su esporulación es abundante (St-Germain & Summerbell, 1996). Los teleomorfos pertenecen al género *Cochliobolus* (Ascomycota) (McGinnis *et al*., 1986; Domsch *et al*., 1993).

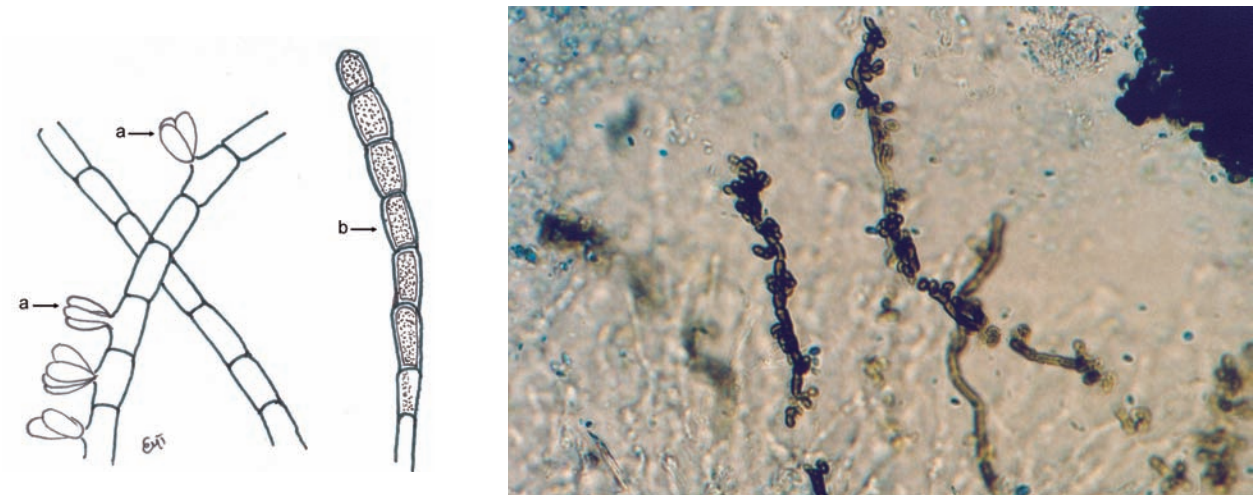


Fig. 9.18. *Aureobasidium.* Esquema: a) blastoconidios; b) clamidosporas
Esquema: Edgar Medina. *Fotografía:* LAMFU

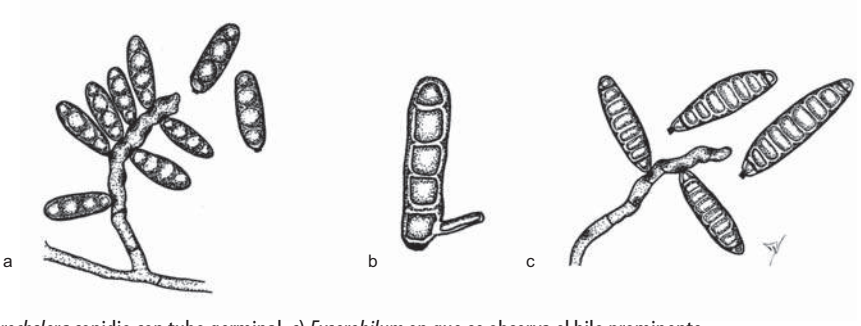


Fig. 9.19. a) *Bipolaris;* b) *Drechslera* conidio con tubo germinal, c) *Exserohilum* en que se observa el hilo prominente
Esquema: Natalia Vargas

Las colonias y morfología microscópica de *Bipolaris* y *Drechslera* son similares. Se diferencian en que la esporulación de *Drechslera* es poco abundante y los conidios germinan formando un solo tubo germinal de cualquiera de sus células, aproximadamente a 90° del eje longitudinal de los mismos conidios (fig. 9.19) (McGinnis *et al.*, 1986; Domsch *et al*., 1993).

Las colonias de *Exserohilum* son similares a las de los dos géneros anteriores de los cuales se diferencia porque sus fragmoconidios son fusiformes, cilíndricos, obclavados con un hilo protuberante y numerosos septos siendo más marcados los de los dos extremos (fig. 9.19) (McGinnis *et al.*, 1986; Domsch *et al*., 1993).

Género *Botrytis* P. Micheli ex Pers.

Los hongos de las diferentes especies de este género son importantes patógenos necrótrofos de plantas. Algunas especies son patógenas específicas o de especies de plantas muy relacionadas y otras como *Botrytis cinerea* Pers. tienen un amplio rango de hospederos. Este hongo es un importante patógeno en poscosecha de frutas pero también tiene gran importancia en plantas ornamentales como las rosas. Este hongo produce esclerocios y así sobrevive en el suelo (Holz *et al*., 2004).

En el género *Botrytis* se presentan colonias hialinas de crecimiento rápido que con la madurez se tornan de gris a marrón oscuro. El micelio vegetativo es hialino a oscuro con la edad, septado y ancho comparado con el de otros hongos conidiales. Los conidióforos que son anchos pueden ser solitarios o en grupos, frecuentemente son ramificados y en la zona apical presentan un ensanchamiento o vesículas terminales que producen conidios en arreglo botrioso sobre dentículos cortos. Los conidios son unicelulares, raramente de dos o tres células, globosos, ovalados o elipsoidales y con paredes lisas. Algunos aislamientos producen esclerocios de tejido seudoparenquimatoso (fig. 9.20). El teleomorfo es *Botryotinia* (Ascomycota) (St-Germain & Summerbell, 1993; Samson *et al.,* 2004).

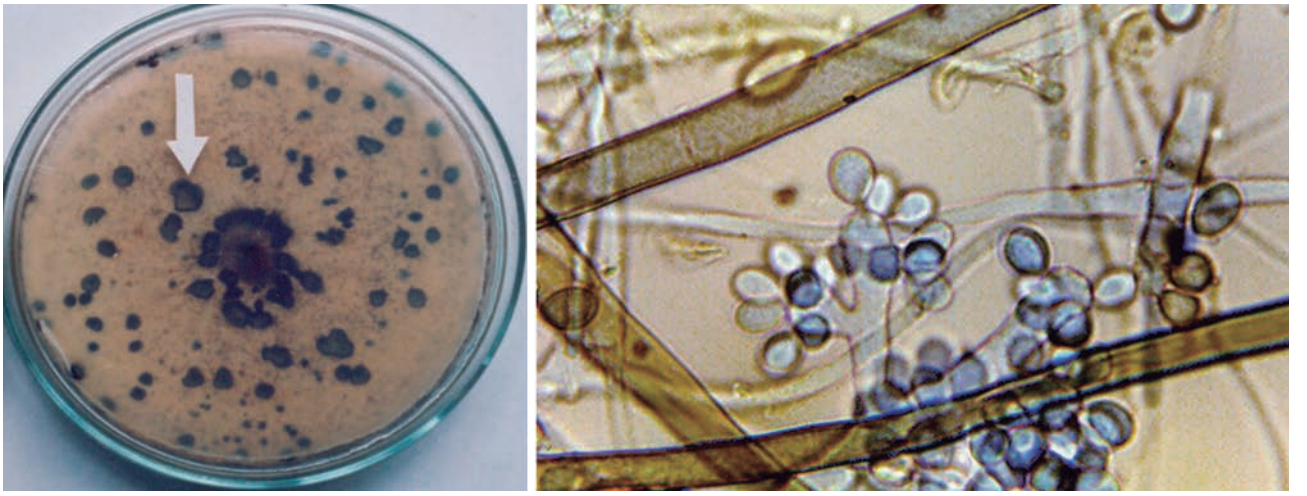


Fig. 9.20. *Botrytis* sp. (izq.); colonia con esclerocios (der.). Producción de conidios en arreglo botrioso
Fotografías: LAMFU

Género *Cladosporium* Link

Los miembros de este género, algunos cosmopolitas, se distribuyen en un gran número de especies. Se encuentran en suelo, desechos vegetales, en el filoplano o como endófitos y, frecuentemente, sus conidios se aíslan del aire sobre todo en las épocas de mayor humedad.

Las especies de *Cladosporium* presentan colonias con superficies aterciopeladas, de color oliva-grisáceo, marrón-oliváceo a marrón a negro y crecimiento lento. El micelio vegetativo es septado, delgado y hialino tornándose marrón claro. Los conidióforos son simples o ramificados de donde se originan conidios en cadenas acrópetas; los conidios que se ubican en la base de la cadena son más grandes y a veces poseen un septo; los conidios de la parte superior de las cadenas pueden ser elipsoides, subglobosos, fusiformes, ovoides, frecuentemente con cicatrices, de pared lisa, rugosa o equinulada (fig. 9.21). Los miembros del género están ampliamente distribuidos y dentro de ellos hay especies fitopatógenas y saprótrofas (St-Germain & Summerbell, 1996; Samson *et al*., 2004).



Fig. 9.21. *Cladosporium* sp. (izq.); esquema. Microscopía de un cultivo de *Cladosporium* sp. (der.)
Esquema: Natalia Vargas. *Fotografía:* Leticia Sopo LEMM (Laboratorio Especializado de Micología Médica)

Género *Curvularia* Boedijn

Los hongos pertenecientes a este género son principalmente parásitos facultativos de numerosas plantas tropicales y subtropicales, aunque también se han realizado aislamientos de suelo en regiones con estaciones y, ocasionalmente, pueden afectar personas inmunocomprometidas o con alguna enfermedad de base o producir micosis subcutánea en animales superiores (St-Germain & Summerbel, 1996).

Las colonias de *Curvularia* spp. presentan crecimiento moderadamente rápido y sus superficies son aterciopeladas a lanosas, de color blanco al principio, tornándose verde olivo a marrón con la edad. Los conidióforos son simples o ramificados, simpodiales y porógenos. Los fragmoconidios son curvados, fusiformes, obovoides o elipsoidales, de color marrón con una célula central típicamente más ancha y de color más oscuro, la pared de los conidios puede ser lisa o rugosa (fig. 9.22) (Ellis, 1971; Domsch *et al.,* 1993).



Fig. 9.22. *Curvularia* sp. Célula conidiógena simpodial y porógena. Fragmoconidios con célula central ensanchada
Fotografía: LAMFU. *Esquema:* Marleny Vargas

Género *Epicoccum* Link

Los hongos de este género tienen distribución cosmopolita, son saprótrofos y su aislamiento se realiza de plantas, hojarasca o de suelo; no se han registrado afectando humanos y animales. Son productores de micotoxinas (St-Germain & Summerbel, 1996; Kiffer & Morelet, 2000).

Este género presenta colonias lanosas, amarillas, naranjas, rojizas a marrón en la superficie y el reverso es de color oscuro y puede formar pigmentos de color naranja a marrón difusibles al medio. El micelio es septado, hialino a marrón claro. Los conidióforos producidos en las hifas, son cortos y poco diferenciados y se agrupan formando esporodoquios de color negro; los conidios son globosos a piriformes y nacen sésiles, al principio son aseptados y su pared es lisa pero con el tiempo se vuelven dictioconidios de pared rugosa (fig. 9.23) (Ellis, 1971; Domsch *et al*., 1993; St-Germain & Summerbel, 1996).

Género *Exophiala* Carmichael

Los hongos de este género tienen una amplia distribución; se pueden aislar de material vegetal en descomposición, de suelo y de superficies con mucha humedad o como contaminantes ocasionales en el laboratorio. Sus colonias tienen crecimiento lento y la textura en PDA varía de cremosa a aterciopelada con el tiempo. La superficie de las colonias es oscura, de marrón a negro, y lo mismo ocurre en el reverso. Microscópicamente el micelio es septado de color marrón pálido y presenta células conidiógenas tipo anélido, de color marrón, cilíndricas o ligeramente infladas y ápices por lo general más delgados, Los conidios, unicelulares o didimoconidios, son ovalados a cilíndricos, de color marrón pálido y se acumulan en el ápice de los anélidos o a lo largo de la célula conidiógena. La colonia, al inicio, puede crecer en forma de levadura y su textura es cremosa pero al producirse el micelio cambia a aterciopelada (fig. 9.24) (Domsch *et al.,* 1993; St-Germain & Summerbell, 1996).

Género *Fonsecaea* Negroni.

Los miembros de este género se encuentran en zonas tropicales y subtropicales; su hábitat es el suelo y el material vegetal en descomposición. En humanos, es agente etiológico de la cromoblastomicosis y, en Colombia, es el principal agente causal de esta micosis subcutánea.

Las colonias tienen crecimiento lento, son de color muy oscuro, casi negro, y de textura aterciopelada. El reverso de la colonia es de color oscuro. El micelio es delgado, septado y dematiáceo. La esporulación que se produce en medio CM, puede presentar al mismo tiempo hasta tres tipos de conidióforos: 1) tipo *Cladosporium*; 2) tipo *Rhinocladiella* que en el pasado, incorrectamente, se le llamó *Acroteca*; y 3) tipo *Phialophora*, que es el menos frecuente (fig. 9.25) (McGinnis, 1980; St-Germain & Summerbell, 1996).

Género *Gilmaniella* G. L. Barron

Este género de hongos saprótrofos parecidos a los del género *Humicola* Traen, del cual se diferencian por poseer conidios terminales o laterales (fig. 9.26), aunque a veces pueden formar grupos botriosos y poseen poro germinal. Las células conidiógenas son poco diferenciadas, incoloras y lisas. Los conidios, de origen blástico, oscuros y

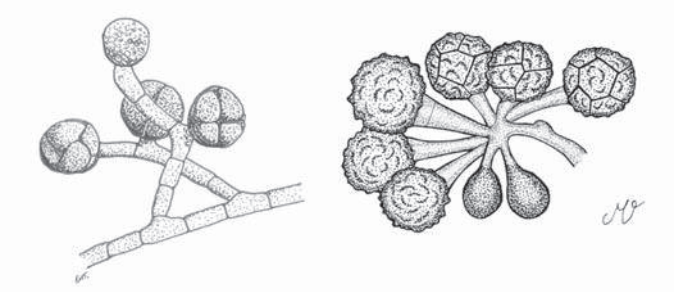


Fig. 9.23. *Epicoccum* sp. Dictioconidios (izq.); Esporodoquio (der.)
Esquemas: Edgar Medina (izq.); Marleny Vargas (der.)

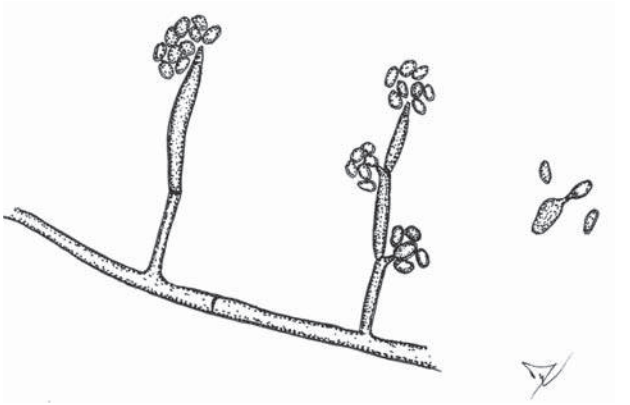


Fig. 9.24. *Exophiala*
Esquema: Natalia Vargas

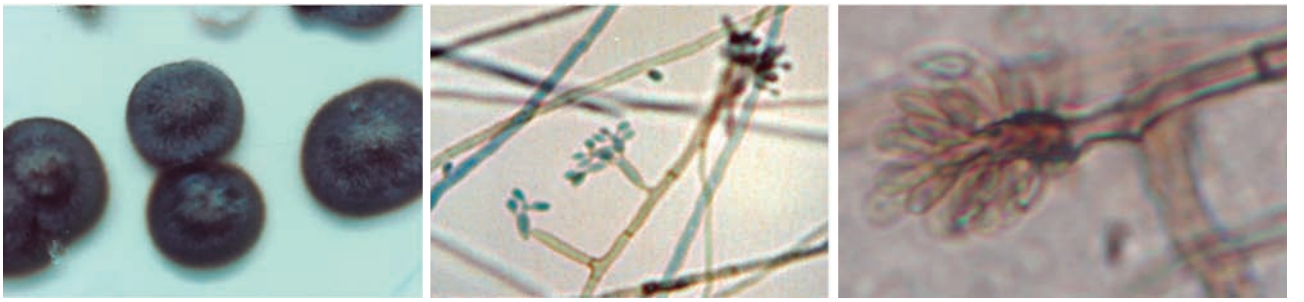


Fig. 9.25. *Fonsecaea pedrosoi* (Brumpt) Negroni: (izq.); Aislamiento primario en SAB. Arreglo tipo *Cladosporium* en CM. (centro). Arreglo tipo *Rhinocladiella* en CM (der.)
Fotografías: LAMFU (centro e izq.); Leticia Sopo LEMM (der.)

esféricos, están unidos a la célula conidiógena por una base ancha y no se desprenden fácilmente. Las colonias son extendidas, planas, de color gris pálido en un principio y con el tiempo se oscurecen a marrón casi negro. El micelio septado, es incoloro y liso al principio y luego se torna oscuro, verrucoso o finamente equinulado. Este género tiene hongos termotolerantes y por esto no es fácil eliminarlo del suelo ya que una temperatura de 70 °C estimula la germinación de los conidios. Aunque son hongos coprófilos principalmente, se han reportado aislamientos de la rizosfera de varias plantas; también pueden aislarse de suelo cultivado y de bosques y, por su termotolerancia, de compost. La distribución mundial es amplia (Ellis, 1971; Domsch *et al*., 1993).

Género *Helminthosporium* Link.ex Fries.

Dada la importancia económica de algunas especies por ser fitopatógenas, Luttrell, en 1964, publica sobre la sistemática de éste y otros géneros relacionados. Se aíslan de plantas, principalmente de Solanáceas. Las colonias tienen crecimiento rápido, son oscuras y de textura vellosa. El micelio es septado y pueden presentar estromas sobre los cuales se desarrollan conidióforos. Los conidióforos que son determinados y cesan de elongarse al formarse el conidio apical, son erectos, simples, cilíndricos y porógenos, algunas veces septados y generalmente lisos, aunque a veces pueden ser verrucosos. Los conidios con septos transversales, fragmoconidios, y, frecuentemente, con un hilo prominente son solitarios y se forman lateralmente a menudo en verticilos y su color es marrón más o menos oscuro (fig. 9.27) (Ellis, 1971; St-Germain & Summerbell, 1996; Barnett & Huter, 1998).

Género *Humicola* Traaen

Estos hongos son saprótofos y de amplia distribución. Las colonias de textura algodonosa son de color blanco al principio y con el tiempo se tornan gris pálido, gris marrón o marrón oscuro a casi negro. El micelio es septado,

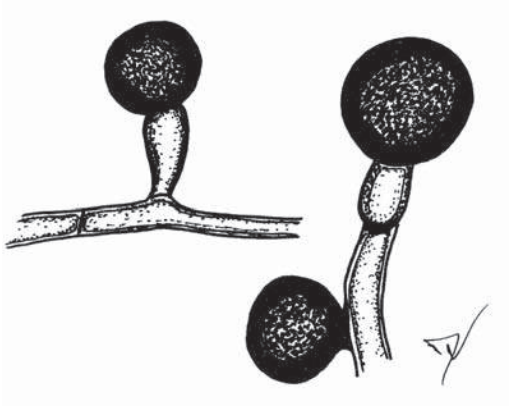


Fig. 9.26. *Gilmaniella humicola* G.L. Barron
Esquema: Natalia Vargas

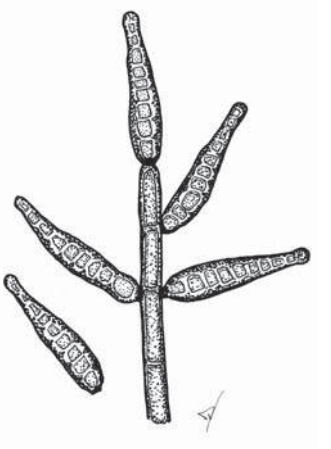


Fig. 9.27. *Helminthosporium*
Esquema: Natalia Vargas

no presenta estromas y a veces puede presentar clamidosporas. Los conidióforos son simples o, a veces, con ramificaciones cortas y su forma es cilíndrica o doliforme. Los conidios, aleuroconidios, son globosos a subglobosos, únicos, unicelulares y de color marrón. Algunas especies forman fiálides simples e incoloras y cadenas basípetas o cabezas mucilaginosas pequeñas de conidios unicelulares y hialinos (fig. 9.28) (Ellis, 1971; Barnett & Hunter, 1998).

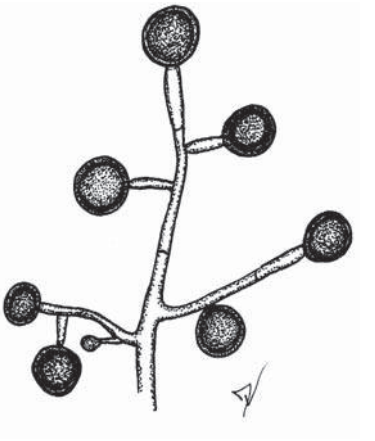


Fig. 9.28. *Humicola* sp.
Esquema: Natalia Vargas

Género *Neoscytalidium* (Penz.) Crous & Slippers

Este género erigido en el 2006 para reubicar a *Scytalidium dimidiatum*, comprende dos especies: *N. dimidiatum* y *N. novaehollandiae* Pavlic, T.I. Burgess & M.J. Wingf. Son hongos saprótrofos y abundantes que se aíslan de madera en descomposición y de plantas leñosas enfermas, sobre todo en regiones tropicales y subtropicales. Es frecuente en lesiones de piel y uñas. Las colonias de crecimiento rápido y textura algodonosa son blancas en un principio y luego se tornan gris oscuro, tanto en la superficie como en el reverso. El micelio es septado de hialino a marrón claro y presenta artroconidios hialinos a marrón de una o dos células y de forma ovalada o elipsoidal (fig. 9.29) (St-Germain & Summerbell, 1996).

Género *Nigrospora* Zimm.

Los hongos de las especies de este género son saprótrofas. Se aíslan del suelo, de material vegetal y como endófitos. Son muy comunes en el trópico y poco frecuentes en países con estaciones (Ellis, 1971; St-Germain & Summerbell 1996; Barnett & Hunter, 1998). Las colonias de crecimiento rápido y textura algodonosa son de color blanco al principio y, con el tiempo, negras tanto en la superficie como en el reverso. El micelio es septado, hialino y luego marrón. Los conidióforos son cortos e inflados; los conidios son solitarios y únicos, de color negro y forma ovoide, elipsoide a redondeada (fig. 9.30) (Ellis, 1971; St-Germain & Summerbell, 1996; Barnett & Hunter, 1998).

Género *Phialophora* Medlar

Las especies de este género son cosmopolitas y saprótrofas o parásitas; se aíslan del suelo, de detritus subacuáticos de agua dulce, madera y pulpa de madera. Algunas especies pueden ser patógenas para el hombre (Ellis, 1971; St-Germain & Summerbell, 1996).

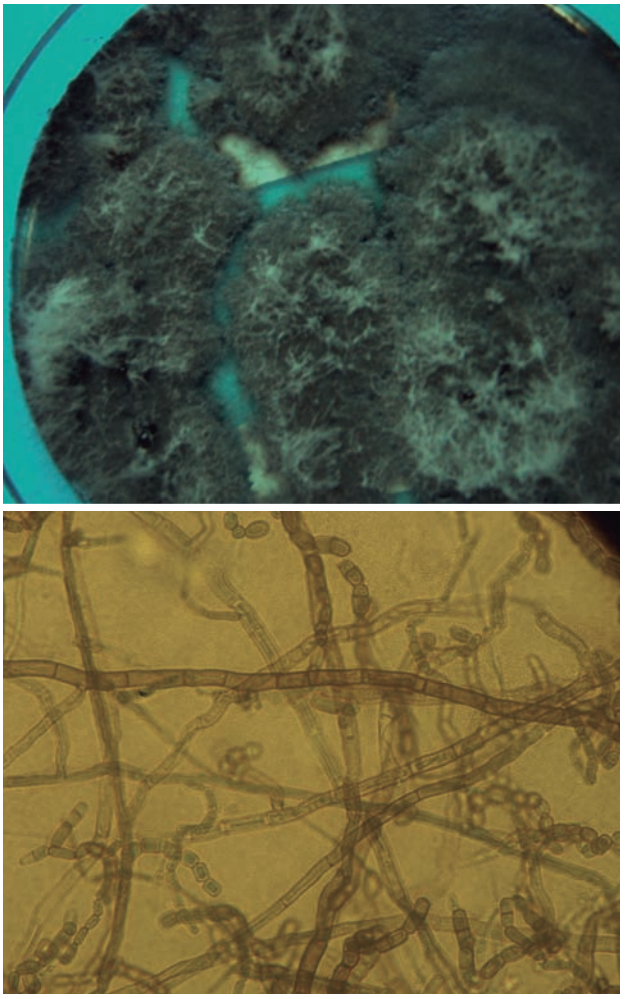


Fig. 9.29. *Neoscytalidium dimidiatum*
Fotografías: Leticia Sopo LEMM



Fig. 9.30. *Nigrospora* sp.
Esquema: Edgar Medina. *Fotografía:* LAMFU

Las colonias son de crecimiento lento y de textura aterciopelada de color gris, marrón o negro, en la superficie y en el reverso. El micelio es septado hialino a marrón, los conidióforos son fiálides que se forman directamente en el micelio, simples o ramificados y su forma puede ser de botella o cilíndricos con collarete prominente. Los conidios son unicelulares, hialinos a marrón, de forma redonda, ovoide, cilíndricas o curvada. Los conidios se acumulan en el ápice de las fiálides en cabezas mucilaginosas (fig. 9.31) (St-Germain & Summerbell, 1996; Barnett & Hunter, 1998).

Género *Pithomyces* Berk & Broome

Los hongos pertenecientes a este género son saprótrofos y se aíslan principalmente de madera en descomposición, otros materiales vegetales y suelo. Algunos aislamientos pueden producir micotoxinas.

Las colonias tienen crecimiento muy rápido y su textura es flocosa o aterciopelada, el color varía de gris pálido a gris oscuro o marrón en la superficie y marrón oscuro en el reverso. El micelio es septado, hialino y oscuro. Los conidióforos son difíciles de diferenciar de las hifas vegetativas. Los conidios blásticos, aleurioconidios, son dictioconidios con forma elipsoidal, claviforme o limoniforme nacen solitarios y sus paredes pueden ser lisas o rugosas y su liberación ocurre al romperse la unión con el conidióforo pero un pequeño fragmento de éste queda unido al conidio (St-Germain & Summerbell, 1996; Domsch *et al*., 1993). Los hongos de este género se diferencian de los de *Alternaria y Ulocladium* por poseer un conidióforo indiferenciado y porque no se producen cadenas de conidios (fig. 9.32).

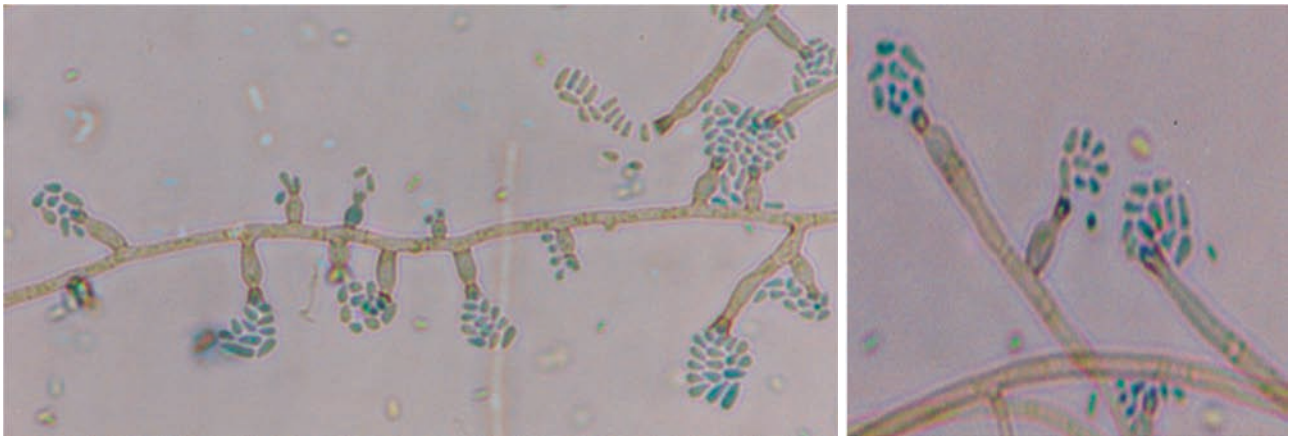


Fig. 9.31. *Phialophora* sp. Fiálides con collarete conspicuo y falsas cabezas de conidios
Fotografías: LAMFU

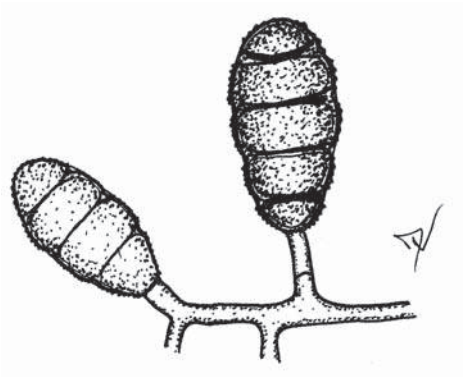


Fig. 9.32. *Pithomyces*
Esquema: Natalia Vargas



Fig. 9.33. *Rhinocladiella* sp.
Fotografía: LAMFU

Cuando la esporulación de algunos aislamientos no ocurre fácilmente, se puede inducir sembrando en agar extracto de suelo o con luz UV.

Género *Rhinocladiella* Nannfeldt

Los hongos de este género son cosmopolitas y se aíslan de madera en descomposición y suelo. Las colonias, de crecimiento lento, tienen textura aterciopelada y su color es de verde olivo a negro en la superficie y en el reverso. El micelio es septado de color marrón y los conidióforos son simpodiales, simples, cilíndricos y no presentan ramificaciones. Los conidios, que nacen en dentículos, son elipsoides o con forma de bate, generalmente unicelulares y raramente de dos células; su color es marrón y nacen en series por debajo del ápice del conidióforo (fig. 9.33) (Ellis, 1971; St-Germain & Summerbell, 1996).

Género *Scedosporium* Sacc. ex Castell.

Los hongos de este género son cosmopolitas y se aíslan de suelos, compost, aguas y suelos contaminados y de estiércol de ganado y de aves de corral. Las colonias de crecimiento rápido y textura algodonosa son de color blanco y con el tiempo la superficie se torna grisácea a marrón, el reverso es pálido u oscuro con zonas negruzcas. El micelio es septado y hialino. Los conidióforos, que son anélidos, nacen directamente en el micelio y su observación en el microscopio sólo puede hacerse con mayor aumento; estos conidióforos, que pueden ser simples o ramificados, son poco diferenciados de las hifas. Los conidios son unicelulares, al principio hialinos y al madurar de color marrón pálido, la forma es obovoide y la base estruncada, se ven solos o en pequeños grupos (fig. 9.34). Pueden o no formar sinemas y, como muchos aislamientos son homotálicos, se puede formar la fase sexual que

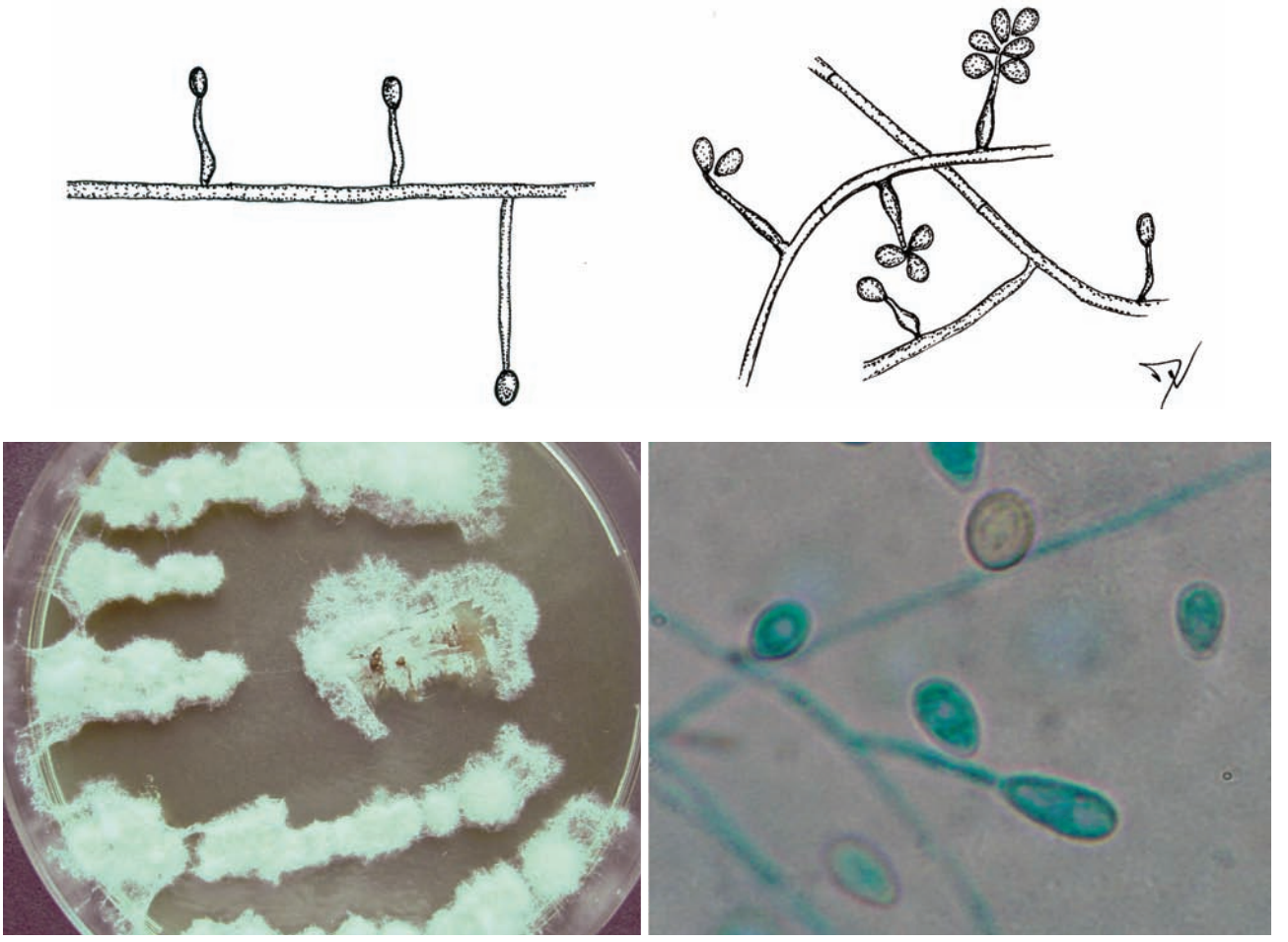


Fig. 9.34. a) *Scedosporium appiospermum* Sacc. ex Castell. & Chalm. b) *Scedosporium prolificans* (Hennebert & B.G. Desai) E. Guého & de Hoog. Colonia de *Scedosporium* sp. de pocos días de crecimiento (abajo izq.); aleurioconidios (abajo der.)
Esquema: Natalia Vargas. *Fotografías*: Leticia Sopo (LEMM)

corresponde a los cleistotecios del género *Pseudallescheria* (Ascomycota), por lo que algunos autores sólo usan el nombre de la fase sexual (St-Germain & Summerbell, 1996). Como no todos los aislamientos forman la fase sexual en cultivo, en este texto se conserva el nombre de *Scedosporium*.

Género *Sporothrix* Hektoen & C. F. Perkins

Los hongos de las especies de este género tienen una distribución amplia y se aíslan del suelo, de plantas y de material vegetal en descomposición. De este género describiremos la especie *S. schenckii S. L.* Hektoen et Perkins; agente etiológico de la esporotricosis, que es la micosis subcutánea de mayor frecuencia en Colombia. *S. schenckii* es un hongo dimórfico que crece como levadura cuando afecta al humano, en cultivos a 37 °C y en medios ricos que estimulen el dimorfismo y como micelio a 25 °C y temperatura ambiente. Su crecimiento es rápido y forma colonias de textura correosa y apariencia húmeda cuya superficie y reverso son de color blanquecino a negruzco y el micelio es delgado y septado. Los conidióforos son simpodiales y los conidios son hialinos, obovoide y se ven agrupados en forma de margarita en el ápice del conidióforo; un segundo tipo de conidios oscuros y de pared gruesa, se forman directamente de las hifas y su forma es ovoide y algunas veces triangular (fig. 9.35) (St-Germain & Summerbell, 1996; Barnett & Hunter, 1998).

Género *Stachybotrys* Corda

Los hongos pertenecientes a este género son cosmopolitas y saprótrofos. Se aíslan del suelo, de material vegetal en descomposición y con frecuencia de hábitats llamados

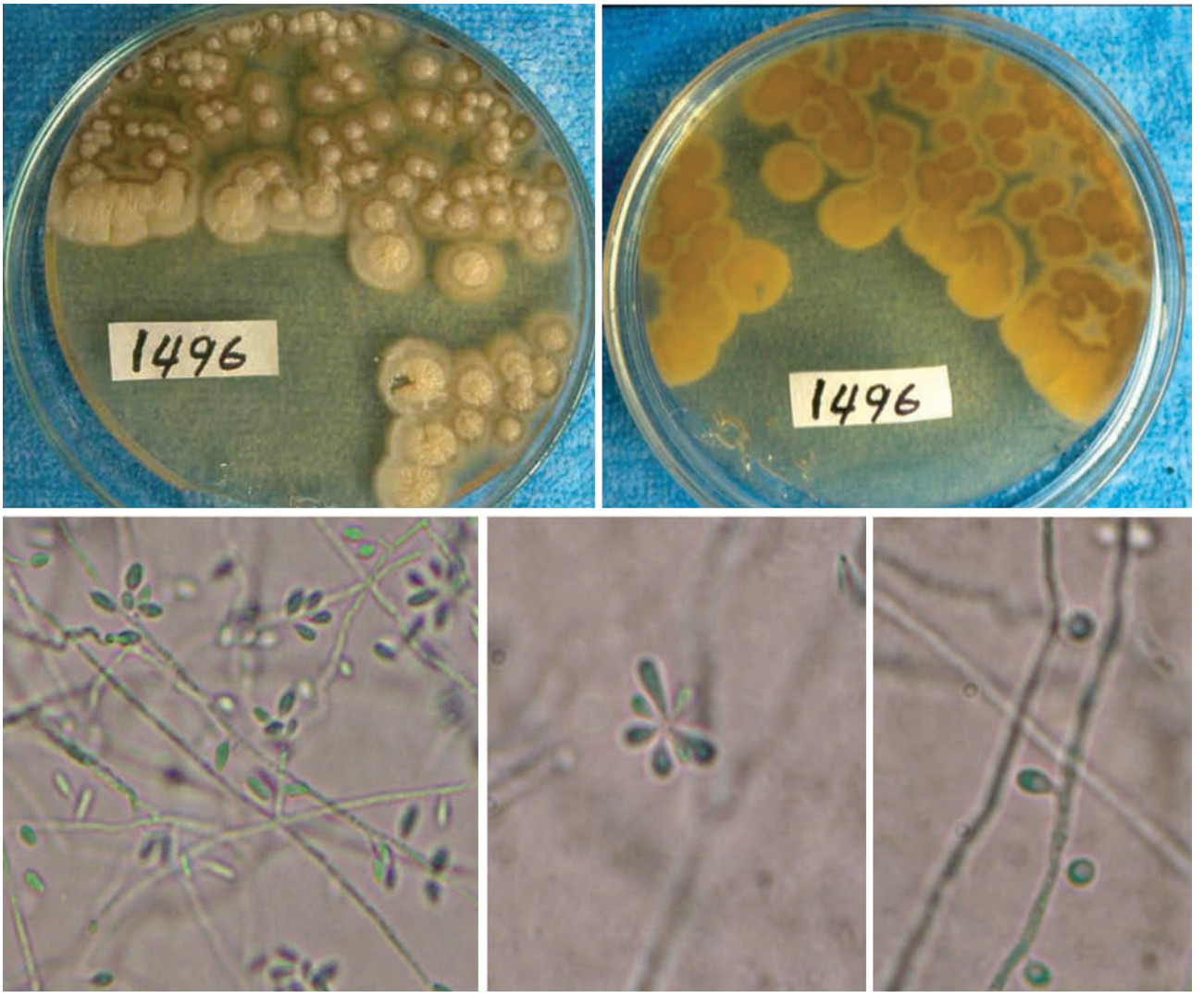


Fig. 9.35. *Sporothrix schenckii S. L.* Hektoen & C.F. Perkins. Colonias creciendo en medio Micosel (arriba izq.); reverso de las colonias (arriba der.); arreglo de los conidios en conidióforo simpodial o arreglo en margarita (abajo izq. y centro); conidios formados directamente del micelio denominados en manga (abajo der.) *Fotografías:* Leticia Sopo (LEMM)

indoors como paredes empapeladas, alfombras y tapetes, desechos, papeles y libros húmedos. Las colonias son de crecimiento moderadamente rápido, textura polvorienta y de color blanco, rosado naranja o negro en la superficie, con reverso más pálido, naranja, rosado o negro. El micelio es septado y hialino; los conidióforos son hialinos o pigmentados, simples o ramificados con las paredes lisas o rugosas. Las células conidiógenas son fiálides hialinas o de color marrón de forma elipsoidal y se forman, en grupos de hasta diez en el ápice de los conidióforos. Los conidios son negros, unicelulares, de forma elipsoidal y paredes lisas o rugosas y forman falsas cabezas mucilaginosas en el ápice de las fiálides (fig. 9.36) (St-Germain & Summerbell, 1996; Barnett & Hunter, 1998).

Género *Stemphylium* Wallr.

Las especies de este género tienen una amplia distribución, se aíslan de plantas vivas y muertas, madera, papel y suelo; pueden ser fitopatógenas o saprótrofas. Las colonias son de textura aterciopelada y de color gris, marrón, marrón-oliváceo o negras. El micelio es septado y ligeramente pigmentado; los conidióforos que son simples con un hinchamiento terminal a veces ligeramente más pigmentado, forman un dictioconidio terminal y solitario; el conidióforo es proliferativo percurrente y va formando nuevos conidios por la cicatriz del conidio anterior. La forma de los dictioconidios es variable, son globosos, ampliamente elipsoides a ovoides, sus paredes

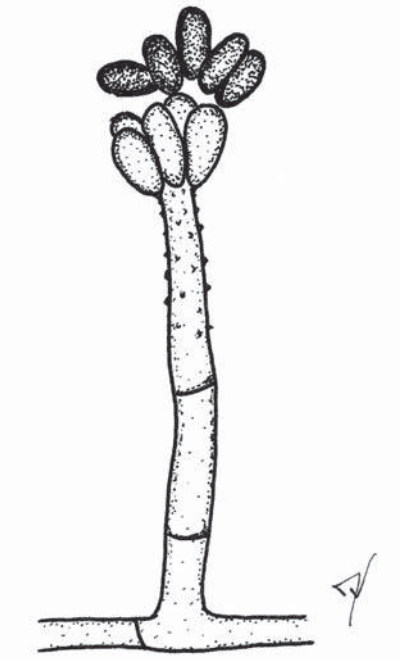


Fig. 9.36. *Stachybotrys*
Esquema: Natalia Vargas



Fig. 9.37. *Stemphylium*
Fotografía: Martha Arboleda (Agrodiagnóstico)

pueden ser lisas o verrucosas y presentar ligeras constricciones entre los septos (fig. 9.37) (Ellis, 1971; Barnett & Hunter, 1998).

Género *Thielaviopsis* Went

Los miembros del género tienen distribución amplia en los trópicos, se encuentran en plantas muy diferentes y en todas causan enfermedades. Las colonias son marrón negruzco a negras y su textura es más o menos aterciopelada. El micelio, septado y ligeramente coloreado, forma artroconidios de color marrón claro a oscuro, en cadenas y presenta fiálides alargadas donde se forman conidios cilíndricos y luego elipsoides, de color marrón dorado pálido, en cadenas basípetas (fig. 9.38). Para Ellis (1971 y 1976) la diferencia entre los géneros *Chalara* (Corda) Rabenhorst y *Thielaviopsis*, es que este último además de las fiálides presenta artroconidios considerados por Barnett & Hunter (1998) como aleurioconidios que se fragmentan.

Género *Ulocladium* Preus

Los hongos pertenecientes a este género son cosmopolitas y saprótrofos; se aíslan del material vegetal de plantas herbáceas en descomposición, de madera descompuesta, papel, textiles y suelo. Las colonias son de crecimiento moderadamente rápido y su color varía de marrón a negro tanto en la superficie como en el reverso. El micelio es septado y de color marrón. Las células conidiógenas son simpodiales y porógenas. Los dictioconidios son de color marrón, piriformes, obovoides, subesféricos a elipsoides, de paredes lisas o rugosas y a veces con un hilo prominente; generalmente se producen solitarios pero a veces pueden formar cadenas acrópetas cortas (fig. 9.39) (Ellis, 1971; St-Germain & Summerbell, 1996).

Género *Wallemia* Johan-Ols

Este género, que según el Index Fungorum, solamente tiene tres especies reportadas, pertenece al filo Basidiomycota aunque su ubicación en este filo es incierta. Es un género cosmopolita y xerofílico; se encuentra en alimentos que tienen a_w bajo, entre 0,69 y 0,75, como el de frutos secos, leche en polvo, granos, algunos productos horneados, jamón y grasas, entre otros, donde puede formar micotoxinas. Las colonias tienen crecimiento lento y son pequeñas, a veces con forma de abanico o de estrella, y aunque son de color marrón o marrón rojizo, pueden tener otros colores como naranja o crema. El micelio es septado y los conidióforos son cilíndricos o en forma de

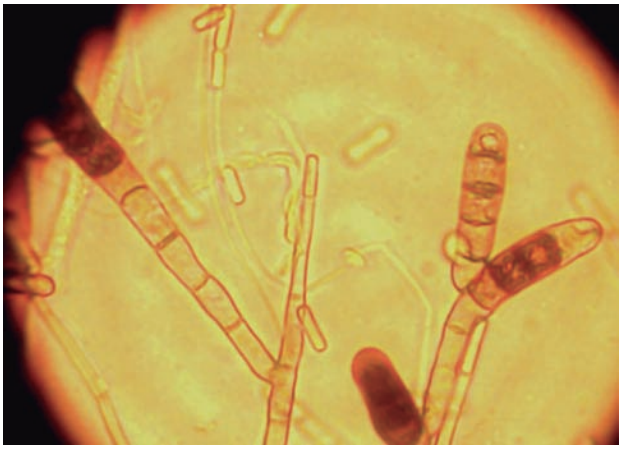


Fig. 9.38. *Thielaviopsis* sp.
Fotografía: Martha Arboleda (Agrodiagnóstico)

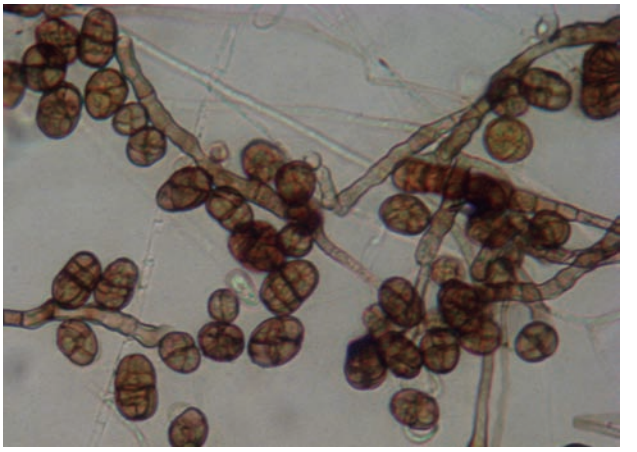


Fig. 9.39. *Ulocladium*
Fotografía: LAMFU

frasco; los conidios que se forman en cuartetos por división de los conidióforos o hifas fértiles, se desarrollan unos cerca de otros pero no llegan a formar sinemas ni esporodoquios. Los conidios son unicelulares y al desprenderse tienen forma redondeada (fig. 9.40) (Ellis, 1971; Barnett & Hunter, 1998; Samson *et al*., 2004).

Ecología de Hifomycetes

La distribución de los Hifomycetes es muy amplia. Se encuentran en zonas frías y tropicales y en ambientes secos y húmedos, han sido aislados del suelo y de agua dulce o salada.

Los hongos pertenecientes a esta clase pueden ser saprótrofos, endófitos y patógenos del hombre, animales superiores, insectos y plantas. Se presentan algunos ejemplos.

- Saprótrofos: *Trichoderma* Pers., *Penicillium* Link.
- Patógenos de hombres y animales superiores: *Aspergillus fumigatus* Fresen., *Paracoccidioides brasiliensis* (Splend.) F.P. Almeida, *Histoplasma capsulatum* Darling.
- Patógenos de insectos: *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokīn, *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill.y *Lecanicillium lecanii* (Zimm) Zare & W. Gams.
- Patógenos de plantas: *Verticillium dahliae* (Kleb.), *Fusarium oxysporum* E.F. Sm. & Swingle.
- Endófitos: *Acremonium* Link.

Adicionalmente, muchos de los hongos ubicados en el grupo de los hifomycetes son de gran importancia en la industria ya que pueden ser productores de

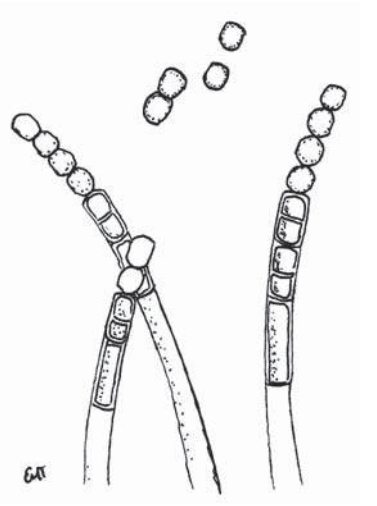


Fig. 9.40. *Wallemia* sp.
Fuente: Edgar Medina

antibióticos (*Penicillium chrysogenum* Thom), participar en los procesos de maduración de quesos (*Penicillium roqueforti* Thom), en la producción de sustancias como el ácido cítrico (*Aspergillus niger* Tiegh) o en la producción de compuestos inmunorreguladores (ciclosporina) (*Tolypocladium inflatum* Gams).

Micelio estéril (*mycelia sterilia* o Agonomicetales)

En este grupo se ubican los hongos que no producen verdaderos conidios; aunque a algunos se les conozca la fase sexual. Comprende 28 géneros con alrededor de 200

especies (Kirk *et al*., 2008). En esta categoría no se incluyen hongos que en el laboratorio no produzcan ningún tipo de estructura de reproducción, ya que esto puede deberse al medio de cultivo utilizado, a que el hongo sólo produzca sus estructuras de reproducción en el hábitat natural (planta o en material vegetal en descomposición), o a que sea heterotálico. Los Agonomycetales, en condiciones ambientales desfavorables, pueden formar estructuras de resistencia como esclerocios, microesclerocios, bulbilos y clamidosporas. Estas estructuras corresponden a modificaciones de las hifas y en algunos casos sirven para su identificación (Kiffer & Morelet, 2000).

Género *Rhizoctonia* D.C.

Uno de los principales representantes de los Agonomicetales es el género *Rhizoctonia* De Candolle, en el que se ubican hongos habitantes del suelo caracterizados por su amplia distribución y por ser importantes patógenos de plantas, causando pérdidas en diferentes tipos de cultivos. Entre las enfermedades más importantes producidas por hongos del género *Rhizoctonia* están el volcamiento de plántulas, las pudriciones secas de raíz y tallo y los chancros en tallos de plantas en crecimiento. *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn se caracteriza en cultivo porque las hifas forman ramificaciones en ángulo recto y con una constricción en la base, y por la producción de microesclerocios (fig. 9.41). El teleomorfo de esta especie es *Thanatophorus cucumeris* (A.B. Frank) Donk perteneciente al filo Basidiomycota. Los teleomorfos de otras especies de *Rhizoctonia* como *R. zeae* Voorhees y *R. oryzae* Ryker & Gooch se ubican en el género *Waitea* Warcup & P.H.B. Talbot, también del filo Basidiomycota (fig. 9.41) (Barnett & Hunter, 1998; Agrios, 2005).

Género *Sclerotium* Tode

El género *Sclerotium* Tode también contiene hongos que son importantes patógenos de plantas, principalmente en climas cálidos. Los hongos del género pueden causar volcamiento de plántulas, chancro de tallo, tizón de la corona y pudrición de raíz, corona, bulbo, tubérculos y frutos. En cultivos *in vitro* producen abundante micelio y numerosos esclerocios pero ninguna estructura de reproducción (fig. 9.42). Una de las especies, *S. rolfsii* Sacc., ocasionalmente puede producir, bajo ciertas condiciones ambientales, su teleomorfo *Athelia rolfsii* (Curzi) C.C. Tu & Kimbr. perteneciente al filo Basidiomycota (Agrios, 2005).

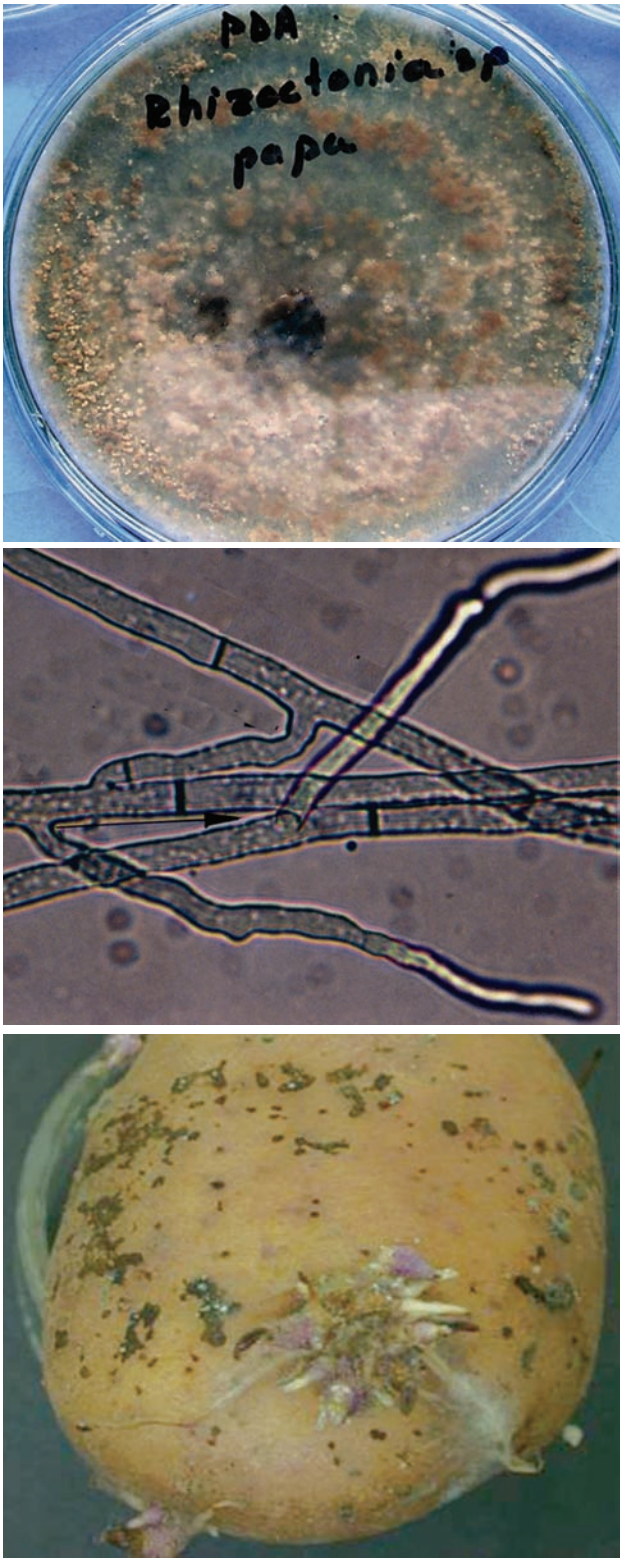


Fig. 9.41. Colonia con microesclerocios de *Rhizoctonia* sp. (arriba); micelio de *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn. (centro); papa afectada con *R. solani* en que se observan esclerocios de color oscuro (abajo)
Fotografías: Agrodiagnóstico (arriba); Marleny Vargas (centro); Camilo Beltrán, Corpoica CBB (abajo)



Fig. 9.42. Cultivo de *Sclerotium rolfsii*
Fotografía: Martha Arboleda (Agrodiagnóstico)

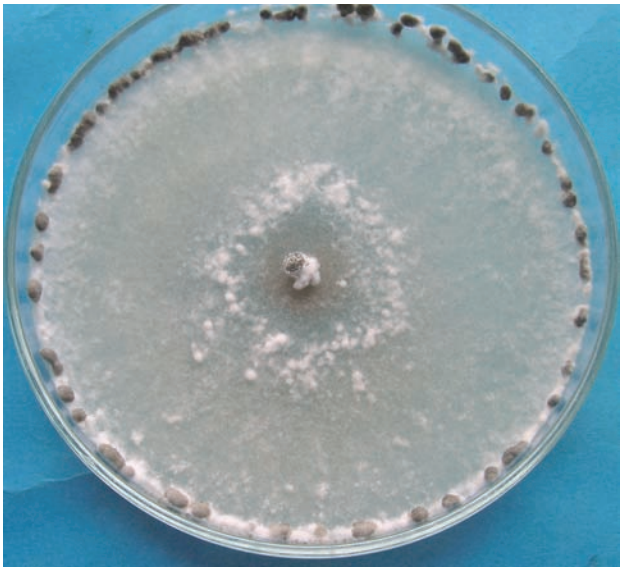


Fig. 9.43. Esclerocios del género *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary
Fotografía: Martha Arboleda (Agrodiagnóstico)

Género *Sclerotinia* Fuckel

Algunos autores ubican a *Sclerotinia* dentro de este grupo debido a que su identificación tanto en campo como en el laboratorio se realiza por sus esclerocios (fig. 9.43). Sin embargo, este género se encuentra ubicado en el orden Heliotiales, familia Sclerotiniaceae en el filo Ascomycota, ya que produce apotecios (ver mayor información en el capítulo 10 (Barnett & Hunter, 1998).

Los hongos con micelio estéril están ampliamente distribuidos y se encuentran en suelo principalmente. A pesar de la existencia de patógenos como los nombrados, la mayoría de estos hongos son saprótrofos: *Papulaspora* Preuss, *Minimedusa* Weresub & LeClair, *Anthina* Fr. y *Beverwykella* Tubaki siendo este último acuático (Dugan, 2007).

"Coelomycetes"

El término *coelomycete* fue introducido por Grove en 1919 (Seifert & Gams, 2001), para incluir a un grupo de hongos que forman conidios dentro de una cavidad rodeada de tejido fúngico, tejido del hospedero o ambos tejidos, denominada conidioma. Los principales conidiomas que estos hongos forman son conocidos como picnidios y acérvulos (v. capítulo 6). Los picnidios de estos hongos se caracterizan por ser esféricos a subesféricos y poseer ostiolo (Sutton, 1980). Los acérvulos constan de un estroma basal fúngico que no tiene paredes fúngicas laterales ni superior y que en cultivos *in vitro* forman esporodoquios. Estos hongos, por ser abiertos, no poseen un mecanismo especializado de dehiscencia y la morfología de sus conidiomas abiertos, inmersos en el tejido del hospedero, no se utiliza en su determinación y aunque la conidiogénesis que ocurre dentro de los picnidios y los acérvulos y el hospedero del cual proviene son importantes caracteres taxonómicos, en la actualidad se emplean técnicas moleculares en los procesos de identificación, como es el caso de *Colletotrichum* Corda (Sutton, 1999 y Thaung, 2008).

Algunos géneros que pertenecen a esta clase son *Colletotrichum* Corda, *Phoma* Saccardo, *Pyrenochaeta* De Not, *Neofusicoccum* (Syd. & P. Syd.) Crous, Slippers & A.J.L. Phillips, *Coniothyrium* Corda, *Ascochyta* Lib., *Phomopsis* (Sacc.) Bubak, *Pestalotiopsis* Steyaert, *Lasiodiplodia* Ellis & Everth (Sutton, 1980, Sutton, 1999; Thaung, 2008).

Género *Cercospora* Fresen.

Este género comprende hongos fitopatógenos y el mayor número de especies descritas son causantes de manchas foliares, lesión frecuente en plantas, cereales, pastos, vegetales, plantas ornamentales y árboles. En cultivo, las colonias son de color grisáceo, extendidas y adheridas al agar. Los conidióforos son de color oscuro y en los hospederos se forman en acérvulos, las células conidiógenas son simpodiales cilíndricas y con cicatrices

inconspicuas. Los conidios son solitarios hialinos a grises, pluriseptados, de forma cilíndrica a filiforme. La producción de los conidios en cultivo suele ser escasa pero se observan en las muestras vegetales afectadas por el hongo (fig. 9.44) (Ellis, 1971; Barnett & Hunter, 1998; Agrios, 2005).

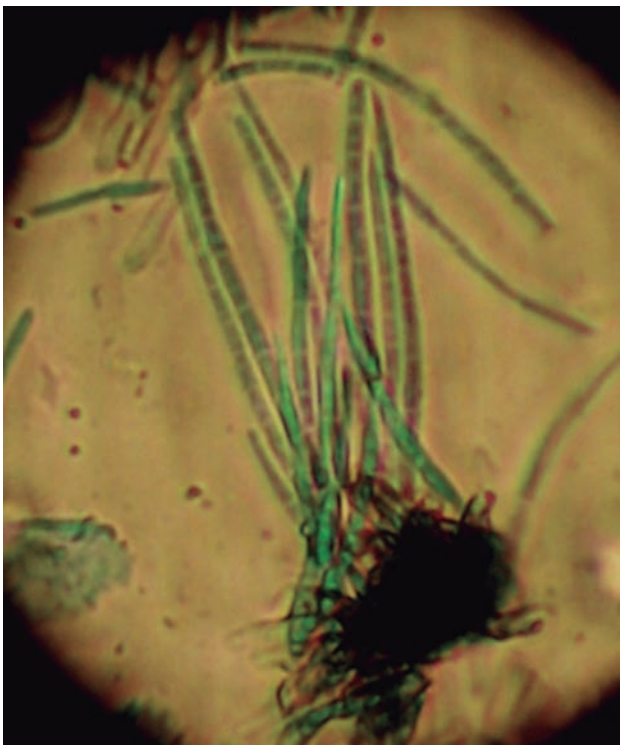


Fig. 9.44. *Cercospora* sp.
Fotografía: Martha Arboleda (Agrodiagnóstico)

Género *Colletotrichum* Corda

Los hongos de las especies de este género son importantes fitopatógenos ya que producen antracnosis en numerosas plantas; su importancia económica es muy grande pues pueden dañar muchos cultivos afectando las hojas, tallos y frutos. En el género la identificación a especie siempre ha sido muy problemática y en estos momentos es importante además de la identificación morfológica, la bioquímica y la molecular. Estos patógenos forman acérvulos en forma de disco o de cojín en las plantas y en cultivo forman esporodoquios. Las colonias son algodonosas, blancas, grises hasta casi negras y en numerosos aislamientos se producen esporodoquios, con setas oscuras o sin ellas, solitarios o confluentes y el color puede variar de tonos naranja u oscuros a casi negros (figs. 9.45 y 9.46). En los cultivos también se pueden presentar esclerocios de color marrón a negro, a veces confluentes. El micelio es hialino y en él se forman apresorios de color marrón oscuro. Los conidióforos son hialinos a marrón, septados y ramificados en la base; la célula conidiógena es de tipo fiálide, hialina de paredes lisas y de forma cilíndrica, ocasionalmente puede tener collarete. Los conidios son hialinos y aseptados, rectos o fusiformes, de pared lisa y delgada, a veces pueden presentar gútula y el ápice de algunos se prolonga en un apéndice (Sutton, 1980; Barnett & Hutton, 1998; Agrios, 2005; Cai *et al*., 2009).

Género *Pestalotia* De Not. *Pestalotiopsis* Stey. y *Truncatela*. Stey.

Estos géneros son patógenos de plantas y se conocen también como endófitos que pueden producir metabolitos secundarios como el caso del taxol producido por *Pestalotiopsis microspora* (Speg.) Bat. & Peres en diversas plantas (Strobel *et al.,* 1996).

En el género *Pestalotia* descrito desde 1841, se ubican un gran número de especies. En 1949 Steyaert reasignó numerosas especies descritas aquí a los géneros *Truncatella*, *Pestalotiopsis* y *Labridella* Brenckle, este último no tratado en este texto. Steyaert consideraba que el género *Pestalotia* se reducía a una sola especie; pero como él no examinó las 600 especies que en ese momento formaban el género no fue unánimemente aceptado. Este género y diversas especies incluidas en él se siguen reportando en fitopatología. Este género se caracteriza por formar acérvulos subcuticulares en las plantas que afecta. Cuando emergen la textura del tejido es angular de color marrón a negro y de paredes gruesas, a excepción de la parte externa que tiene paredes delgadas y es de color más pálido. Esta es la región conidiogénica. Los conidióforos son hialinos, con ramificaciones irregulares, septados, lisos, formados a partir de las células externas. Las células conidiógenas son percurrentes de forma cilíndrica, hialinas, de paredes lisas y presentan de una a tres proliferaciones. Los conidios tienen forma fusiforme, rectos o ligeramente curvados, de cinco septos de los cuales la célula basal es hialina y truncada, presenta de tres a nueve apéndices apicales simples o dicotómicamente ramificados. En cultivo, las colonias son algodonosas blancas al principio y luego presentan puntos más o menos grandes de esporodoquios negros. Sin embargo, en cultivo los conidios no presentan siempre el mismo número de septos (Sutton, 1980).

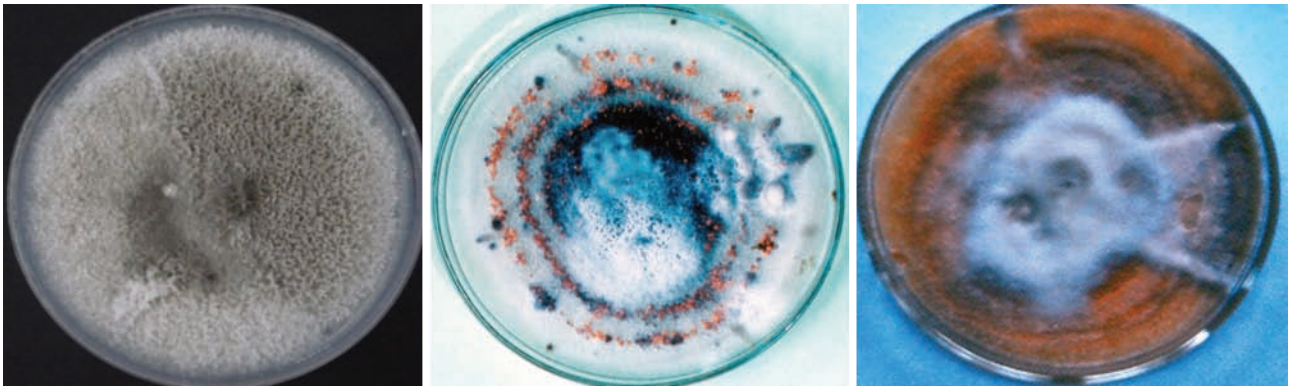


Fig. 9.45. Algunos tipos de colonias de *Colletotrichum*. En las imágenes central y derecha se observan los esporodoquios de color naranja
Fotografía: LAMFU

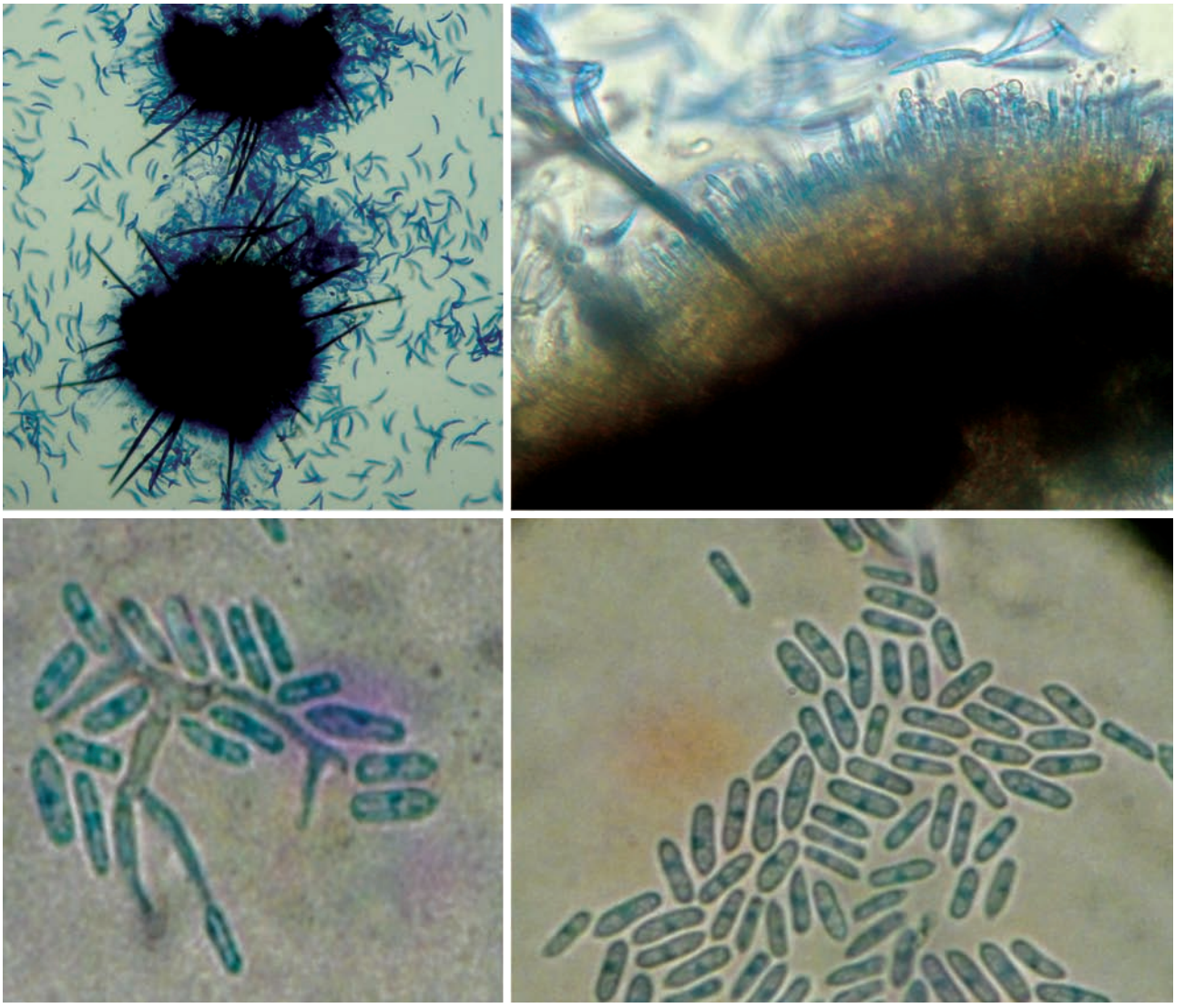


Fig. 9.46. Esporodoquios en cultivo de un aislamiento del grupo *Colletotrichum dematium* que presentan conidios falcados (con curvatura semejante a la de la hoz) y setas (arriba); células conidiógenas con conidios (abajo izq.); conidios (der.)
Fotografía: LAMFU

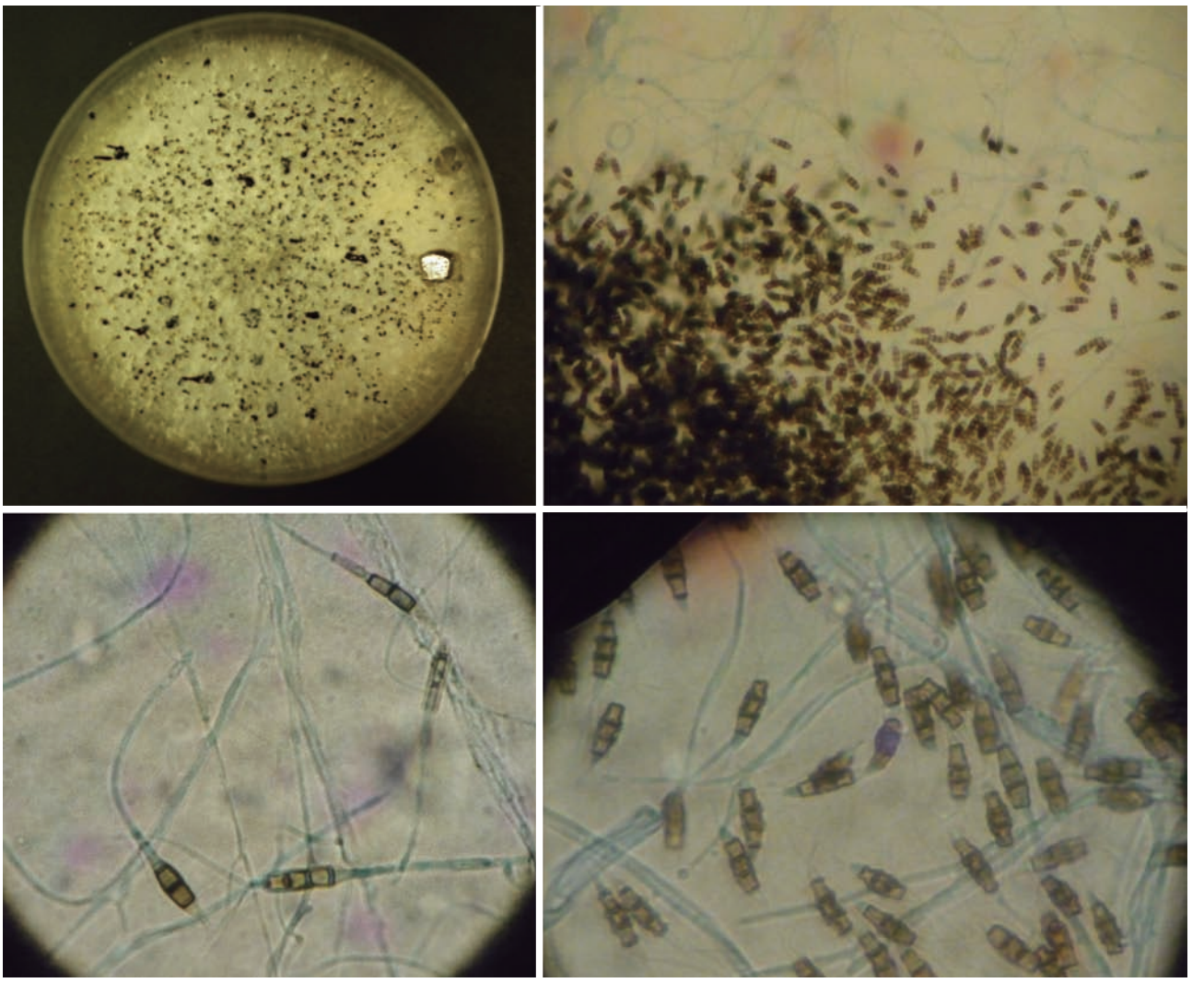


Fig. 9.47. *Pestalotiopsis*
Fotografía: LAMFU

Género *Pestalotiopsis*

La descripción de este género es similar a la del anterior, las principales diferencias morfológicas son las siguientes: 1) las paredes del acérvulo en *Petalotiopsis* están formadas por células de paredes delgadas, de color marrón y que pueden ser confluentes; 2) las células conidiógenas percurrentes pueden tener más de tres proliferaciones; 3) los conidios presentan sólo cuatro septos; 4) los conidios presentan un sólo apéndice simple o raramente ramificado en la célula basal (fig. 9.47). La célula apical que es cónica y hialina presenta dos o más apéndices espatulados simples o ramificados; 5) las células intermedias son de color marrón y de paredes más gruesas, lisas o verrucosas (Sutton, 1980). Por estudios moleculares *Pestalotiopsis* es un grupo monofilético (Jeewon, 2002).

Género *Truncatella*

Este género también es similar a los anteriores y se diferencia del anterior por: 1) presentar sólo tres septos en los conidios; 2) tener la célula apical cónica con uno o más apéndices simples o ramificados; 3) las dos células de la parte media son marrón, de pared lisa, gruesa y con ligera constricción en los septos (Sutton, 1980).

Estos tres géneros son muy difíciles de distinguir de acuerdo con sus características morfológicas ya que las variaciones en estos caracteres son muy sutiles. Algunos han optado por realizar la determinación según el hospedero del cual se realice el aislamiento, aunque actualmente se sabe que no existe una especificidad de hospedero de tal forma que esto se pueda utilizar como un carácter limitante (Wei & Xu, 2004).

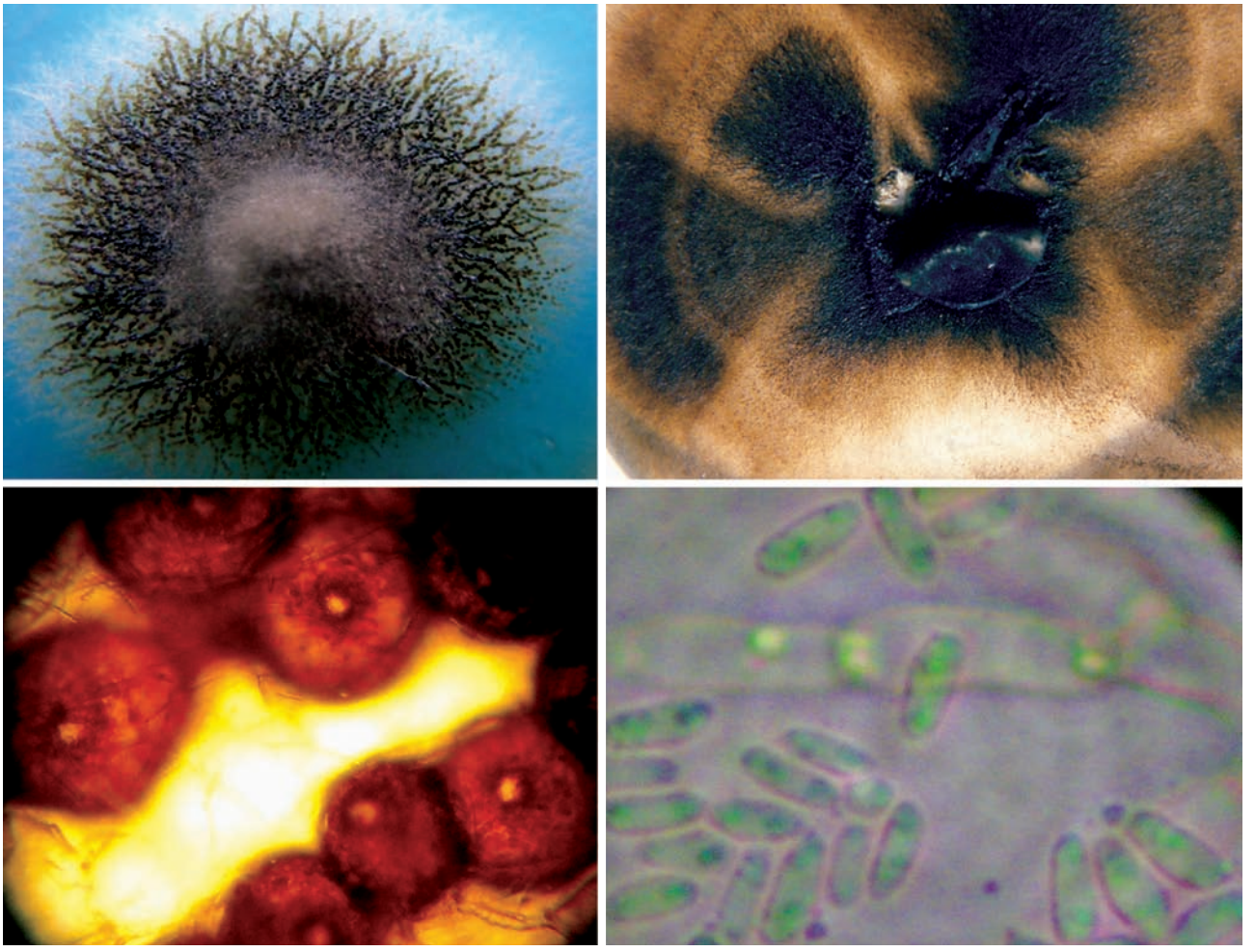


Fig. 9.48. *Phoma.* Aislamiento de material vegetal (arriba izq.); aislamiento de un lente de contacto blando (der.); picnidios en una muestra vegetal (abajo izq.); conidios hialinos (der.)
Fotografías: Agrodiagnóstico (arriba izq. abajo); LAMFU (arriba der.)

Género *Phoma* Saccardo

Este género comprende numerosas especies cuyo conidioma es un picnidio. Las colonias son aterciopeladas, correosas húmedas de tonalidades marrón a negro y a menudo presenta tonalidades rosa y de crecimiento rápido. El reverso es oscuro y algunas especies presentan pigmento al medio. El micelio es inicialmente hialino y se torna marrón con el tiempo, septado, delgado. Algunas especies forman cadenas de dictioclamidosporas marrón.

Los picnidios son uniloculares de forma redonda a piriforme y presentan uno o varios ostiolos. Las células conidiógenas son fiálides ampuliformes a doliformes, hialinas, lisas con collarete. Los conidios son hialinos, ameroconidios, de pared delgada de forma elipsoidal, cilíndrica, fusiforme, piriforme o globosa (fig. 9.48). Existe otro género que forma picnidios. *Coniothyrium* Corda que presenta características morfológicas similares y que se diferencia de *Phoma* spp. porque los conidios son pigmentados (Sutton, 1980; St-Germain & Summerbell, 1996).

Ecología de Coelomycetes

Los hongos de este grupo se encuentran principalmente en regiones templadas y cálidas y es muy raro encontrarlos en regiones como el Ártico o la Antártida. Se recuperan de suelos cultivados o no, de hojarasca, de desechos orgánicos naturales o manufacturados, de agua dulce o salada, de otros hongos, de líquenes y como parásitos de vertebrados, incluido el hombre. Debido a que producen una sustancia mucilaginosa su dispersión se realiza por agua y no por el aire. Pueden ser parásitos o saprótrofos según el sustrato. Estos hongos son considerados como

patógenos secundarios, ya que se aíslan consistentemente, junto con otros organismos, de plantas enfermas lo que hace difícil establecer si son patógenos primarios o secundarios (Sutton, 1980; 1999; Thaung, 2008).

Algunas especies producen micosis oportunistas tales como queratitis micótica, onicomicosis, feohifomicosis cutánea y subcutánea, osteomielitis y micosis sistémicas en los humanos, siendo las más frecuentes las queratitis micóticas y las onicomicosis (Sutton, 1999).

En las plantas pueden colonizar la raíz y algunas partes de la rizosfera, motivo por el cual pueden ser patógenos potenciales del sistema radicular. Son patógenos de cultivos, bosques y plantas ornamentales, causando daños en hojas, tallos, flores, produciendo quemazones, antracnosis, chancros y agallas (Sutton, 1980; Thaung, 2008).

LEVADURAS ANAMÓRFICAS

Las levaduras imperfectas, mitospóricas o anamórficas son las fases asexuales de las levaduras de los filos Ascomycota y Basidiomycota, y de algunas que no se reproducen sexualmente. En medios de cultivo, estas levaduras forman colonias semejantes a las formadas por bacterias, su reproducción asexual ocurre por gemación o fisión y pueden formar seudohifas o seudomicelio y micelio verdadero (v. capítulo 6). Anteriormente estas levaduras se clasificaban en los órdenes-forma Sporobolomycetales y Cryptococcales; en el primer orden-forma se ubicaban las que presentaban balistoconidios o balistosporas; y en el segundo las que no los presentaban, hoy en día esto no es utilizado.

Hay características morfológicas y fisiológicas de las levaduras permiten relacionarlas con los Ascomycota o los Basidiomycota (tabla 9.1) aun cuando no se conozca su fase sexual.

Ascomycota	Basidiomycota
Micelio rudimentario	Micelio rudimentario
Seudomicelio	Fíbula
No balistosporas	Balistosoras y balistoconidios
Mitosis cerrada	Mitosis no cerrada

Tabla 9.1. Diferencias entre levaduras relacionadas con Ascomycota y Basidiomycota

Ecología de levaduras anamórficas

Las levaduras anamórficas se encuentran en hábitats acuáticos o terrestres y son generalmente saprótrofas. Algunas de estas levaduras son de importancia en la industria de alimentos y otras, como algunas especies de los géneros *Candida* Berkhout y *Cryptococcus* Kutzing, son consideradas patógenas para el hombre y los animales.

Además de las características antes mencionadas, es importante mencionar que existen, otros parámetros específicos que permiten deducir las relaciones entre teleomorfo y anamorfo tales como la composición de la pared, el contenido de guanina y citosina del ADN, el sistema de coenzima Q encargado del transporte de electrones no proteicos, la ultraestructura de la pared, la forma de conidiación, las reacciones de color, la presencia de enzimas como la ureasa y la formación de pigmentos (tabla 9.2).

Característica	Ascomycota	Basidiomycota
Colonias	Usualmente sin pigmento	Usualmente pigmentadas
Conidiación	Holoblástica multilateral	Enteroblástica basípeta
Ureasa	Negativa	Positiva
Azul b de diazonio	No dan color	Color rojizo o violeta
% G+C	30-52%	48-68%
Fermentación	Presente o ausente	Ausente
Composición de pared	Manano y ß-glucano	Manano y quitina
Ultraestructura de la pared	Una capa exterior delgada y una capa gruesa interior más clara	Varias capas principalmente en el locus conidial Paredes exteriores se disuelven

Tabla 9.2. Principales pruebas para determinar el origen del teleomorfo de una levadura

A continuación se describirán algunos géneros de importancia y con los cuales se trabaja comúnmente en el laboratorio.

Género *Candida* Berkhout.

Este género se caracteriza por presentar colonias cremosas de crecimiento rápido de colores blanco a crema. Forma células de levadura globosas, elipsoides, cilíndricas

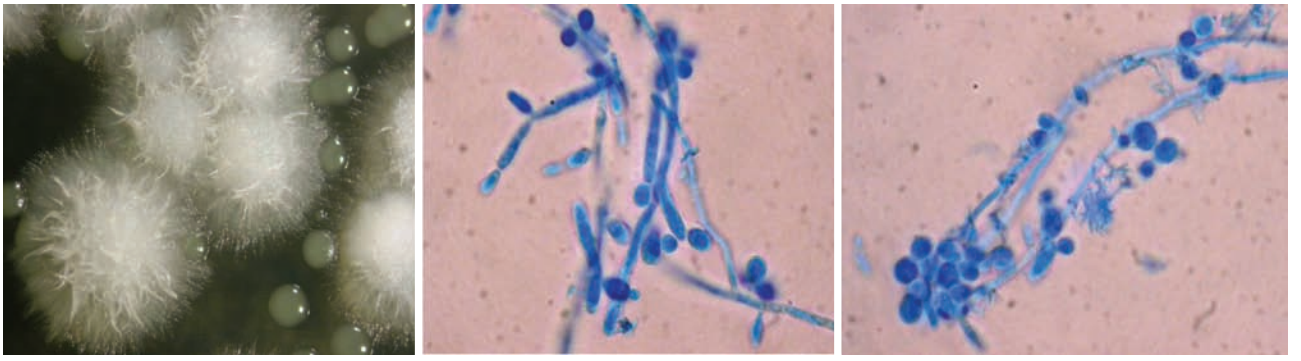


Fig. 9.49. *Candida chiropterorum* Grose & Marinkelle
Fotografías: LAMFU

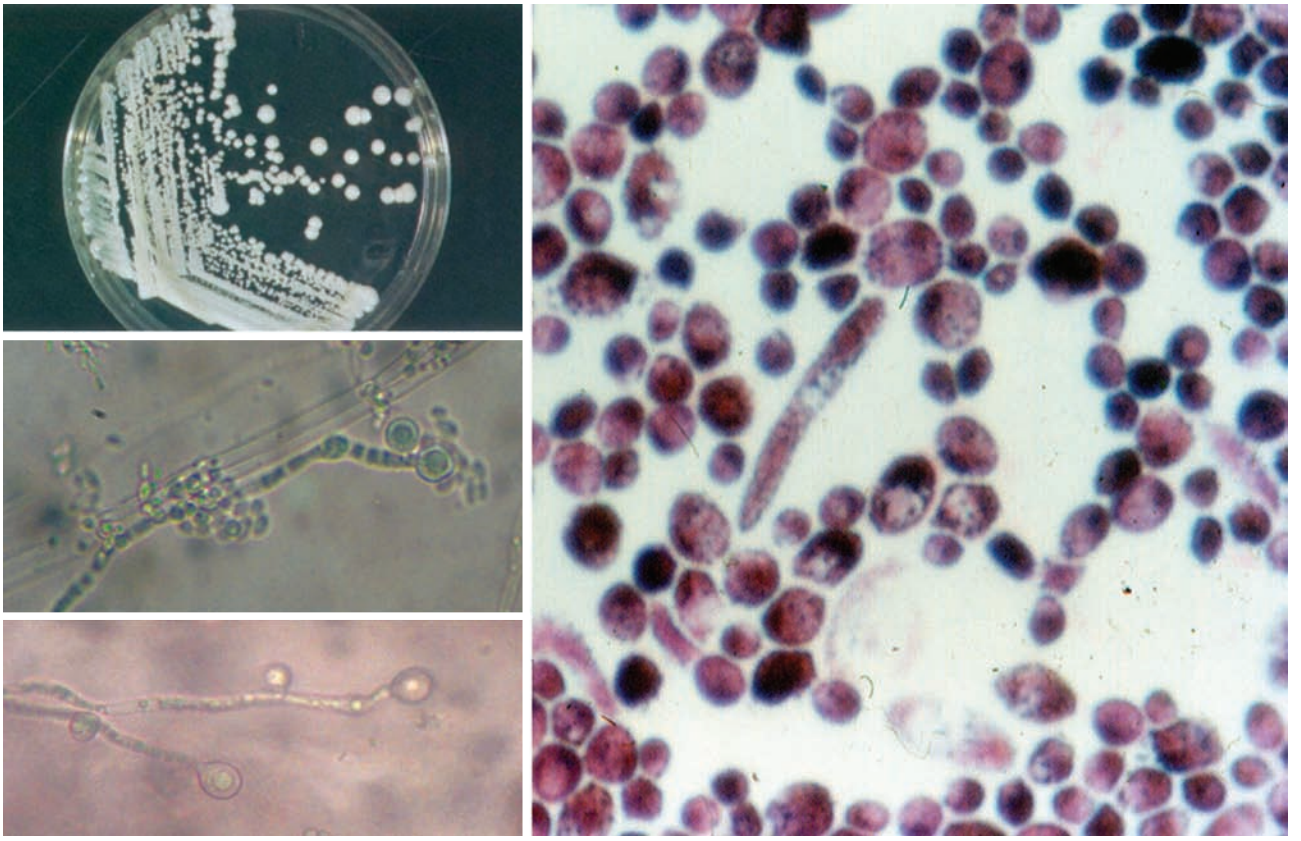


Fig. 9.50. *Candida albicans.* Cultivo (izq. arriba); seudomicelio, blastoconidios y clamidosporas terminales (izq. centro); micelio verdadero con clamidosporas terminales (izq. abajo); frotis coloreado con Gram de *Candida parapsilosis* (der.)
Fotografías: LAMFU (izq. arriba, der.); Leticia Sopo, LEMM (izq. centro y abajo)

o elongadas y algunas veces seudomicelio y micelio verdadero. Se reproduce asexualmente por gemación simple. Con microscopía electrónica la pared celular presenta dos capas típicas de las levaduras relacionadas con el filo Ascomycota. La reacción con el azul B de diazonio es negativa, es ureasa negativa y no puede sintetizar almidón. La mayoría es inositol negativo.

A pesar de que este género tiene un gran número de especies, constantemente se describen otras nuevas. En la Universidad de los Andes se describió la especie *C. chiropterorum* (fig. 9.49) a partir de órganos de murciélago (Grose & Marinckelle, 1968). La más conocida de las especies de este género es *C. albicans* (Robin) Berkhout (fig. 9.50). Esta especie es la más estudiada del género

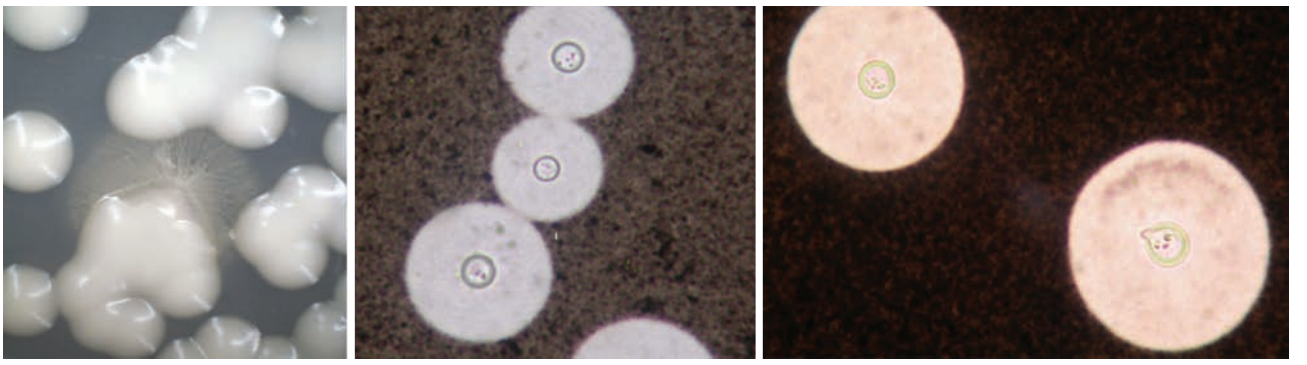


Fig. 9.51. *Cryptococcus neoformans*
Fotografías: Elizabeth Castañeda

por ser patógeno oportunista produciendo diferentes tipos de patologías. Es microbiota normal de las mucosas del hombre y algunos animales. En los últimos años ha recibido especial atención por el aumento en la incidencia de lesiones en la mucosa oral de pacientes con sida. Esta especie es diploide aunque no se conoce la estructura de reproducción sexual. Las pruebas de producción de clamidospora terminal y producción de tubo germinal son las utilizadas para la identificación de esta especie en el laboratorio. Sin embargo, en 1995, se describió una nueva especie *C. dubliniensis* D.J. Sullivan, Western., K.A. Haynes, Dés.E. Benn. & D.C. Coleman aislada de pacientes con VIH + y de personas VIH -, que también produce clamidospora terminal y tubo germinal lo que dificulta en la actualidad la identificación de una y otra en el laboratorio (Meyer *et al*., 1998; Barnett *et al*., 2000).

Género *Cryptococcus* Vuill.

Las levaduras de este género se caracterizan porque sus células son esféricas, ovoides, elongadas o apiculadas y la reproduccion asexual se realiza por gemación polar o multilateral. En su fase haploide (n) no desarrollan seudohifas o hifas verdaderas y no hay formación de balistosporas o balistoconidios. En medio sólido, las colonias son blancas o crema aunque algunas especies producen pigmentos de color rojo, amarillo o marrón y las células presentan cápsula de polisacáridos. El tamaño de la cápsula varía según las cepas y las condiciones ambientales en que se encuentren o se cultiven; esta cápsula es lo que le da la apariencia mucoide a las colonias. Todas las especies del género utilizan el D-Glucuronato, muchas sintetizan almidón y casi todas utilizan el inositol; esta prueba diferencia este género *Cryptococcus* del género *Rhodotorula*. Las especies del género *Cryptococcus* no tienen capacidad fermentativa y la xilosa está presente en todos los hidrolizados de cultivos de estas especies. Las reacciones al azul B de diazonio y a la prueba de la ureasa son positivas; y producen coenzima Q9 y Q10 (Fell & Statzell-Tallman, 1999). El género es polifilético y se distribuye en los Tremellales, Filobasidiales y Cystofilobasidiales (Basidiomycota) (Fell *et al*., 2000).

Las especies de *Cryptococcus* están ampliamente distribuidas y se encuentran desde los trópicos hasta las regiones árticas y antárticas, donde son capaces de colonizar el filoplano y los tallos de las plantas de diferentes clases, en las heces de animales y en hábitats acuáticos. Estudios recientes han demostrado que es uno de los géneros de levaduras predominante en el suelo (Renker *et al*., 2004). En Colombia, Afanador *et al*. (2008) encontraron *C. laurenti* (Kuff.) C.E. Skinne, junto con otras levaduras, en las lesiones que en los cactus produce la *Drosophila starmeri* al ovopositar.

Dentro del género, las especies más importantes, por ser agentes etiológicos de la criptococosis en humanos son *C. neoformans* (San Felice) Vuill. en sus dos variedades (*C. neoformans* var. *neoformans* y *C. neoformans* var *grubii*) y *C. gatii* (Vanbreus. & Takashio) Kwon-Chung & Boekhout. Las fases asexuales de estas especies se caracterizan por presentar celulas esféricas a ovoides que se reproducen por gemación y no formar micelio verdadero en los cultivos (n). En medio sólido las colonias son mucosas, de color blanco a crema y carecen de pigmentos carotenoides; las células presentan una cápsula de polisacáridos que varía en las diferentes cepas y de acuerdo con las condiciones ambientales. La fase sexual de *C. neoformans* pertenece al filo Basidiomycota (v. capítulo 11). (fig. 9.51).

Género *Geotrichum* Link

Este género es cosmopolita y saprótrofo. Se aísla del suelo, de plantas, en especial frutas y de la leche y sus

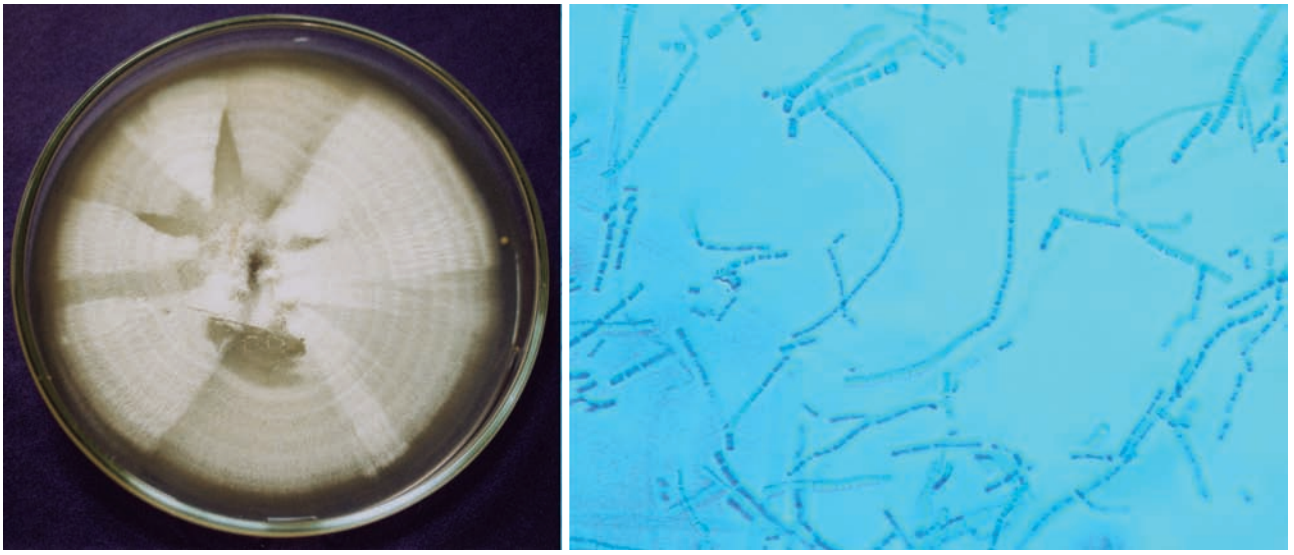


Fig. 9.52. *Geotrichum*
Fotografías: LAMFU

derivados. *G. candidum* es considerado como parte de la microbiota normal del humano ya que se aísla frecuentemente de materia fecal, orina y secreciones vaginales. Las colonias son de crecimiento rápido, de textura correosa que puede volverse polvorienta o cerosa con el tiempo (fig. 9.52). Son de color blanco tanto en la superficie como en el reverso. Forma micelio verdadero, hialino y septado. Con microscopía electrónica de transmisión se observan varios microporos en los septos. Se reproduce asexualmente por medio de la producción de artroconidios que se liberan por esquizolisis. No produce gemaciones (St-Germain & Summerbell, 1996; De How *et al*., 1998). Éste es realmente un hongo micelial que se sigue tratando como levaduriforme por la apariencia de la colonia y la facilidad de hacerle pruebas bioquímicas de asimilación.

Género *Rhodotorula* F. C. Harrison.

Las colonias de este género son cremosas de crecimiento rápido y color rosado salmón a naranja (fig. 9.53). Se reproduce asexualmente por gemación multipolar o polar. Las células son esféricas, ovoides o elongadas y algunas especies pueden formar seudomicelio o micelio verdadero. No forman balistosporas o balistoconidios. La prueba de azul B de diazonio es positiva y la mayoría no asimila el inositol. En los casos en los cuales se asimila el inositol, el D-glucuronato no se asimila. El género puede corresponder a más de un género de teleomorfo. Entre ellos podemos citar *Rhodosporidium* y *Leucosporidium* (Fell & Statzell-Tallman, 1999).

Género *Sporobolomyces* Kluyver & C.B Niel.

Las colonias de este género son cremosas de crecimiento rápido y de colores rosado, salmón, naranja, rojas, crema o amarillo fuerte. Se caracteriza por presentar células elipsoidales, subglobosas, fusiformes o cilíndricas. En general, las gemaciones son unipolares, raramente multipolares y se producen en dentículos cortos (fig. 9.54). La pared presenta varias capas y por microscopía electrónica se ha podido determinar que las gemaciones son enteroblásticas. Pueden formar balistoconidios o balistosporas que son bilaterales simétricas, de forma elipsoidal, fusiforme, alantoide o en forma de gota. Algunas especies pueden formar seudomicelio o micelio verdadero. Las reacciones con azul B de diazonio y la ureasa son positivas (Boekhout & Nakase, 1998; Barnett *et al*., 2000).

Género *Trichosporon* Behrend.

Las colonias son húmedas o secas, plegadas de colores crema y se pueden tornar harinosas en la superficie con el tiempo. Presenta micelio verdadero y no seudomicelio. Con microscopía electrónica se ha observado que presentan septos doliporo con o sin parentesoma. Se reproduce asexualmente por formación de artroconidios y blastoconidios hialinos (fig. 9.55). Los artroconidios son muy similares a los del género *Geotrichum* y los blastoconidios son unicelulares y simples. Las reacciones de azul B de diazonio y de ureasa son positivas y no tiene capacidad de fermentar azúcares.

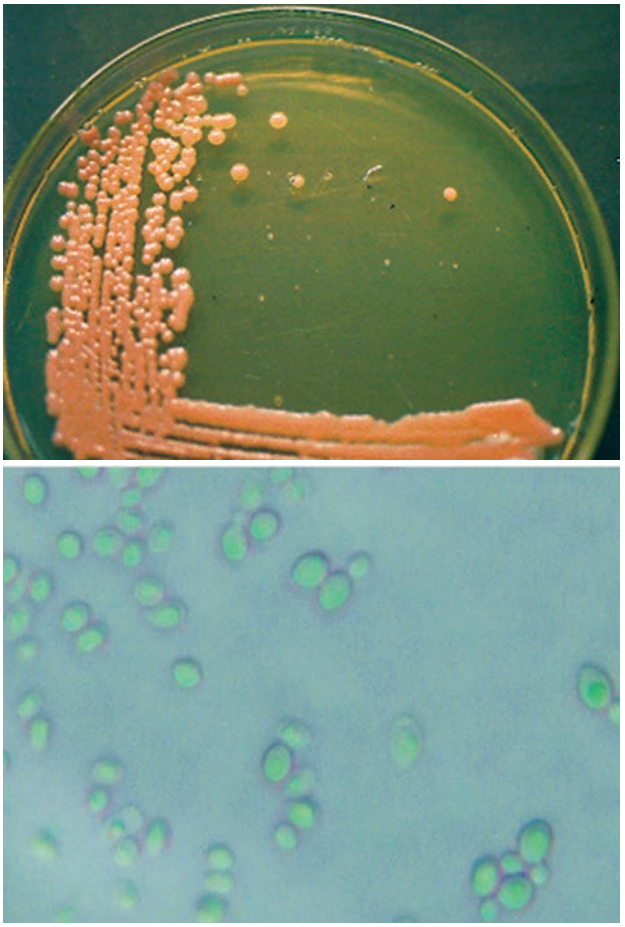


Fig. 9.53. Cultivo en YM de *Rhodotorula* y levaduras gemantes de *Rhodotorula*
Fotografías: LAMFU (arriba); Camilo Beltrán, Corpoica CBB (abajo)

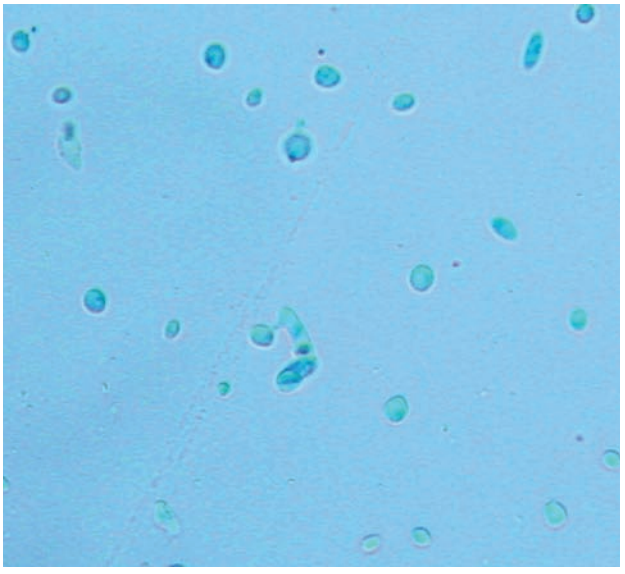


Fig. 9.54. *Sporobolomyces* Gemación en dentículo
Fotografía: LAMFU

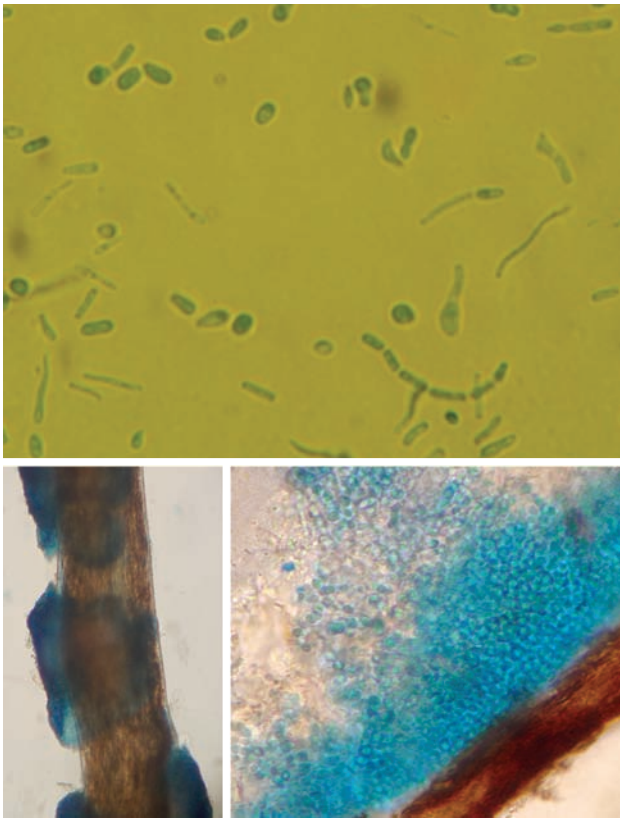


Fig. 9.55. Microscopía de un cultivo de *Trichosporon cutaneum* (Beurm., Gougerot & Vaucher bis) M. Ota, se observan artroconidios y blastoconidios (arriba): cabello afectado con nódulos de piedra blanca producidos por *T. cutaneum* (abajo izq.); cabello en que se observan las células redondeadas que forman el nódulo de la piedra blanca (abajo der.)
Fotografías: Leticia Sopo (LEMM)

En humanos y algunos animales puede causar la piedra blanca, que son nódulos suaves adheridos al pelo que pueden afectar principalmente al vello púbico, axilar y facial, aunque puede presentarse en el cabello. Al observar los nódulos en el microscopio se aprecian células redondeadas hialinas y en algunas ocasiones hay presencia de hifas por fuera del pelo. Hoy en día se considera que el agente etiológico principalmente es *T. cutaneum* (Beurm., Gougerot & Vaucher bis) M. Ota (Gueo *et al*., 1998; Barnett *et al*., 2000).

USO DE CLAVES **TAXONÓMICAS**

La identificación o determinación morfológica de un organismo hasta un nivel taxonómico (especie, género,

familia, etcétera) se realiza mediante el uso de claves donde se exponen caracteres diagnósticos importantes.

Una **clave dicótoma** o **dicotómica** es una herramienta que se basa en definiciones de los caracteres morfológicos, macro o microscópicos. De ella parten dos soluciones posibles, en función de si se tiene o no determinado carácter, repitiéndose el proceso de definiciones de características, hasta llegar al organismo en cuestión. Una clave dicotómica está basada en parejas de afirmaciones (caracteres morfológicos), que deben ser contradictorias y en lo posible positivas, de caracteres fáciles de observar. Las características expuestas en una clave no implican la descripción completa de un organismo.

En una clave dicótoma las parejas aseveraciones están nominadas de distinta manera con números o letras, o la combinación de estos (fig. 9.56).

Para el empleo de las claves dicótomas hay que leer primero las dos afirmaciones y optar por una y sólo una de las dos alternativas. En el desarrollo de la determinación, si una afirmación se rechazó no se vuelve a contemplar.

Hay que aclarar que no todos los libros para determinación o identificación morfológica de hongos se realizan en forma de clave dicótoma. Tal es el caso de las claves de identificación que propuso Carmichael *et al.* (1980) en *Genera of Hyphomycetes,* donde no utilizan claves dicótomas, sino que desarrollan una metodología propia, usando como primer carácter el tipo de conidio.

En el 2011 la Asociación Americana de Fitopatología (APS), por su sigla en inglés, publicó un libro para la identificación de hifomycetes titulado *The Genera of Hyphomycetes*, de la autoría de Keith Seifert, Gareth Morgan-Jones, Walter Gams y Bryce Kendrick. Este libro incluye historia, filogenia, claves para la identificación de mohos hifomycetes, números de acceso de los códigos de barras de ADN cuando estos estén disponibles y hace énfasis en la relación anamorfo/teleomorfo de estos hongos.

Para la identificación de levaduras se utilizan pruebas bioquímicas de asimilación de diferentes carbohidratos y fuentes de nitrógeno. Estas pruebas se hacen de diferentes formas, pueden realizarse en caldo como fueron originalmente diseñadas por Wickerham hace más de sesenta años, en tubos o en placas; hoy en día son muy utilizadas las pruebas de asimilación usando técnicas de auxonogramas que permiten probar múltiples sustratos en una sola caja de Petri. También es común utilizar la técnica de réplica-*plating* cuando se tienen varios aislamientos. Además de las pruebas de asimilación deben hacerse pruebas de fermentación de carbohidratos utilizando macro o micrométodos (Yarrow, 1999; Pincus *et al.,* 2007).

1a. Colonias formadas por células gemantes o en fisión a veces seudomicelio presente ..... LEVADURAS

1b. Colonias con abundante micelio vegetativo; conidios, o esporas naciendo dentro de estructuras especializadas.. ..2

2a. Micelio cenocítico, a menudo ancho, propágulos asexuales formados dentro de esporangios.....ZYGOMYCETES

2b. Micelio septado, propágulos sexuales o asexuales no formados en esporangios 3

3a. Propágulos asexuales, conidios formados en células conidiógenas.....HONGOS ANAMÓRFICOS

3b. Propágulos sexuales formados en ascos.....ASCOMYCOTA

Fig. 9.56. Ejemplo de clave taxonómica
Traducida y modificada de Samson *et al.* (2004)

Hoy en día para tener una determinación correcta de un hongo micelial o de una levadura deben utilizarse además de las técnicas morfológicas tradicionales, técnicas de biología molecular como secuenciación de genes. Actualmente, en micología para realizar una publicación deben llevarse a cabo tanto la identificación morfológica como la molecular para que un trabajo sea aceptado para publicación en una revista científica, más aún cuando se está realizando la descripción de una nueva especie (Seifert & Rossman, 2010).

BIBLIOGRAFÍA

Afanador, L., M. Ordóñez, M. C. Cepero de G. & M. M. de Polanco. 2008. Efecto de levaduras cactofílicas en la preferencia por el sitio de oviposición de *Drosophila starmeri* en las poblaciones colombianas de Barichara y Los Vados. Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas, 5: 17-20.

Agrios, G. N. 2005. Plant pathology. Fifth Edition. Elsevier Academic Press. NY. E. U.

Ainsworth, C. G. 1965. Historical Introduction to Mycology. Chapter 1. En: The Fungi an Advance Teatrise. Vol. 1A. The Fungal Cell. Ainsworth, C.G. & A.S. Sussman (Eds.). Academic Press. New York, E. U.

Alaniz, S., M. León, A. Vicent, J. García-Jiménez, P. Abad-Campos & J. Armengol. 2007. Characterization of *Cylindrocarpon*

species associated with black foot disease of grapevine in Spain. Plant Disease, 91: 1187-1193.

Alcorn, J. L. 1983. Generic concepts in *Drechslera*, *Bipolaris* and *Exserohilum*. Mycotaxon 17: 1-86.

Alexopoulos, C.J., C.W. Mins., M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology Fourth Edition. John Wiley & Sons INC. New York, U.S.A.

Alexopoulos, C. J. & C. W. Mins. 1979. Introductory Mycology. Third Edition. John Wiley & Sons INC. New York, U.S.A.

Allerman, K. , J. Olsen & J. Smith. 1983. Asexul Differentiation in the Fungi, Chapter 14. En: Smith, J. (Ed.). Fungal Differentiation. Marcel Dekker, Inc. New York, U.S.A.

Bärlocher, F. 2005. Freshwater Fungal Communities. pp. 39-59. *En*: Dighton, J., J. White & P. Oudemans (Eds.). The Fungal Community. Third edition. Taylor & Francis Group.

Barnett H. L. & B. B Hunter. 1998. Illustrated Genera of Imperfect Fungi. Fourth Edition. APS Press. St. Paul , Minnesota, U.S.A.

Barnett, J.A., R.W. Payne & D. Yarrow. 2000. Yeast: Characteristics and identification, Third edition. Cambridge university press, NY.

Barron, G. L. 1968. The Genera of Hyphomycetes from Soil. Williams and Wilkins,Baltimore, Maryland.

Bischoff, J. F. S. A. Rehner & R. A. Humber. 2009. A multilocus phylogeny of the *Metarhizium anisopliae* lineage. Mycologia, 101: 512-530.

Boekhout, T. & T. Nakase. 1998. Sporobolomyces Kluyver & van Niel. En: The Yeasts: A Taxonomic Study. Fourth revised and enlarged edition. (Eds) Kurtzman C.P. & Fell J.W. Elsevier. NY. EU. pp. 828-843.

Cai, L., K.D. Hyde, P.W.J. Taylor, B.S. Weir, J.M. Waller, M.M. Abang, J.Z. Zhang, Y.L. Yang, S. Phoulivong, Z.Y. Liu, H. Prihastuti, R.G. Shivas, E.H.C. McKenzie, & P.R. Johnston. 2009. A polyphasic approach for studying Colletotrichum. Fungal Diversity. Published online. 183-204.

Campos, R. A., J.T. Boldo, I.C. Pimentel, V. Dalfovo, W.L. Araújo, J.L. Azevedo, M.H. Vainstein & N.M. Barros. 2010. Endophytic and entomopathogenic strains of *Beauveria* sp.to control the bovine tick *Rhipicephalus* (*Boophilus*) *microplus.* Genetics and Molecular Research, 9: 1421-1430.

Cannon, P., & P. Kirk. 2000. The phylosophy and practicalities of amalgamating anamorph and teleomorph concepts. Pp. 19-25. *En*: Seifert, K., W. Gams, P. W. Crous & G. J. Sammuels (Eds.). Molecules, morphology and classification: Towards monophyletic genera in the Ascomycetes. Studies in Mycology, 45.

Cárdenas Toquica, M. E. 2001. Comparación fenotípica y genotípica de cepas de *Metarhizium anisopliae* aisladas de diferentes hábitats. Tesis de Maestría, Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias Biológicas, Bogotá-Colombia.

Carmichael, J. W., W. B. Kendrick, I. L Conners & L. Sigler. 1980. Genera of Hyphomycetes. The University of Alberta Press. Edmonton, Alberta, Canada.

Carmichael, J. W. 1979. Cross-Reference Names for Pleomorphic Fungi. Chapter 4. pp. 31-41. En: Kendrick, B. (Ed.). The Whole Fungus-Proceedings of Kananaskis II, Vol. 1. National Museum of Canada, Canada.

Castañeda, R. F. 2001. Parámetros empleados para la identificación de los hongos conidiales. Pasado y presente en la taxonomía de los Hifomicetes. Revista de Protección Vegetal, 16: 92-101.

Cepero de García, M. C., M. L. Arboleda, F. Barraquer & E. Grose. 1997. Fangal keratitis caused by *Metarhizium anisopliae* var *anisopliae*. Journal of Medical and Veterinary Mycology. 35: 361-363.

Cole, C., & R. A. Samson. 1979. Patterns of Development in Conidial Fungi. Pitman Publishing Limited. London, U. K.

Davey, M. L. & R. S. Currah. 2007. A new species of Cladophialophora (hyphomyectes) from boreal and montane bryophytes. Mycological Research, 111: 106-116.

De Hoog, G.S., M.Th. Smith & E. Guého. 1999. *Geotrichum* Link: Fries. En: The Yeasts: A Taxonomic Study. Fourth revised and enlarged edition. (Eds.) Kurtzman C.P. & Fell J.W. Elsevier. NY. E. U. pp. 574-579.

Domsch, K. H., W. Gams & T. Anderson. 1993. Compendium of Soil Fungi. Vol. 1 y 2. IHW-Verlag.

Driver F., R.J. Milner & W.H. Trueman. 2000. A taxonomic revision of Metarhizium based on a phylogenetic abalysis of rDNA sequence data. Mycological Research, 104: 134-150.

Dugan, F. M. 2006. The identification of Fungi. An illustrated introduction with Keys, Glossary and guide to literature. APS, St. Paul, Minnesota, USA.

Dugan, F.M. 2007. Agonomycetes. En: Encyclopedia of Science and Technology, 10th Ed. Mc Graw-Hill. New York, USA.

Ellis, M. B. 1976. More Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, U. K.

Ellis, M. B. 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England.

Fell, J.W. T. Boekhout, A. Fonseca, G. Scorzetti & A. Statzell-Tallman. 2000. Biodiversity and systematics of basidiomycetous yeasts as determined by large- subunit rDNA D1/D2 domain sequence analysis. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 50: 1351-1371.

Fell, J.W. & A. Statzell-Tallman. 1999. *Cryptococcus* Vuillemin. En: The Yeasts: A Taxonomic Study. Fourth revised and enlarged edition. (Eds.) Kurtzman C.P. & Fell J.W. Elsevier. NY. E. U. pp. 742-767.

Fell, J.W. & A. Statzell-Tallman. 1999. *Rhodotorula* F. C. Harrison. En: The Yeasts: A Taxonomic Study. Fourth revised and enlarged edition. (Eds.) Kurtzman C.P. & Fell J.W. Elsevier. NY. E. U. pp. 800-827.

Gams, W., K.T. Hodge, R. A. Samson, R.P. Korf & K. A. Seifert. 2005. (1684) Proposal to conserve the name *Isaria* (anamorphic fungi) with a conserved type. Taxon 54: 537.

Gessner, M. O., V. Gulis, K. A, Kuehn, E. Chauvet & K. Suberkropp. 2007. Fungal decomposers of Plant litter in Aquatic Ecosystems. Pp. 301-324. *En*: Kubicek, C & I. Druzhinina (Eds.). The Mycota, Vol. IV, Springer.

Grose, E. S. & C. J. Marinkelle. 1968. A new species of Candida from Colombian bats. Mycopathologia et Mycologia Applicata, 36: 225-227.

Guého, E., M. Th. Smith & G.S. de Hoog. 1999. *Trichosporon* Behrend. En: The Yeasts: A Taxonomic Study. Fourth revised and enlarged edition. (Eds.) Kurtzman C.P. & Fell J.W. Elsevier. NY. E. U. pp. 854-872.

Hawksworth, D. L., P. W., Crous, S. A., Redhead, D. R., Reynolds, R. A., Samson, K. A., Seifert, J. W., Taylor, M. J., Wingfield, Ö., Abaci, C., Aime, A., Asan, F.-Y., Bai1, Z. W., de Beer, D., Begerow, D., Berikten, T., Boekhout, P. K., Buchanan, T., Burgess, W., Buzina, L., Cai, P. F., Cannon, J. L., Crane, U., Damm, H.-M., Daniel, A. D., van Diepeningen, I., Druzhinina, P. S., Dyer, U., Eberhardt, J. W., Fell, J. C., Frisvad, D. M., Geiser, J. Geml, C., Glienke, T., Gräfenhan, J. Z., Groenewald, M., Groenewald, J., de Gruyter, E., Guého-Kellermann, L.-D., Guo, D. S., Hibbett, S.-B., Hong, G. S., de Hoog, J., Houbraken, S. M., Huhndorf, K. D., Hyde, A., Ismail, P. R., Johnston, D. G., Kadaifciler, P. M., Kirk, U., Kõljalg, C. P., Kurtzman, P.-E., Lagneau, C. A., Lévesque, X., Liu, L., Lombard, W., Meyer, A., Miller, D. W., Minter, M. J., Najafzadeh, L., Norvell, S. M., Ozerskaya, R., Öziç, S. R., Pennycook, S. W., Peterson, O. V., Pettersson, W., Quaedvlieg, V. A., Robert, C., Ruibal, J., Schnürer, H.-J., Schroers, R., Shivas, B., Slippers, H., Spierenburg, M., Takashima, E., Taşkın, M., Thines, U., Thrane, A. H., Uztan, M., van Raak, J., Varga, A., Vasco, G., Verkley, S. I.R., Videira, R. P., de Vries, B. S., Weir, N., Yilmaz, A., Yurkov & N. Zhang. 2011. The Amsterdam Declaration on Fungal Nomenclature. IMA Fungus, 2:105-108.

Hennebert, G. L. & Sutton, B. C. 1994. Unitary parameters in Conidiogenesis. pp. 65-76. En: Hawksworth, D.L. (Ed.). Ascomycete systematics: problems and perspectives in the Nineties-Proceedings of a NATO Advanced Research Workshop. Plenum Press, New York, USA.

Hennebert, G. L. & L. K. Weresub. 1979. Terms for States and Forms of funi, their Names and Types, Chapter 3. pp. 27-30. En: Kendrick, B. (Ed.). The Whole Fungus-Proceedings of Kananaskis II, Vol. 1. National Museum of Canada, Canada.

Holz ,G., S.Coertze & B Willianson 2004.The ecology of Botrytison plant surfaces. pp. 9-20. En: Elad,Y. P. Tudzynski & N. Delen (Eds.) Botrytis: Biology, Pathology and Control.Kluver Academic Publishers. Dordrecht, Holanda.

Hughes, S. J. 1953. Conidiophores, Conidia and Classification. Canadial Journal of Botany, 31: 577-659.

Jeewon, R, ECY, Liew & K.D. Hyde. 2002. Phylogenetic relationships of *Pestalotiopsis* and allied genera inferred from ribosomal DNA sequences and morphological characters. Mol Phylogenet Evol 25:378-392.

Kendrick, B. 2003. Analysis of morphogenesis in Hyphomycetes: new characters derived from considering some conidiophores and conidia as condensed hyphal systems. Canadial Journal Botany, 81: 75-100.

Kendrick, B. 1981. The History of Conidial Fungi. Pp. 1-18. *En*: Cole, C. & B. Kendrick (Eds). Biology of Conidial Fungi, Vol. 1. Academic Press, New York, USA.

Kendrick, B. & N. Raj. 1979. Morphological Terms in Fungi Imperfecti. Chapter 5. En: Kendrick, B. (Ed.). The Whole Fungus-Proceedings of Kananaskis II, Vol. 1. National Museum of Canada, Canada.

Kendrick, B. & J. W. Carmichael. 1973. Hyphomycetes. Chapter 10. pp. 323-327. En: Ainsworth, G. C, F. K. Sparrow y A. Sussman (Eds.). The Fungi, An advanced Treatise. Vol. IV A. Academic Press, Inc. USA.

Kiffer, E. & M. Morelet. 2000. The Deuteromycetes. Mitosporic fungi. Classification and Generic Keys. Science Publishers. Enfield, New Hampshire, USA.

Kirk, P. M, P.F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. Edited by. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th Edition. CABI Publishing. U. K.

Kohlmeyer, J. 1981. Distribution and Ecology of Conidial Fungi in Marine Habitats. En: Biology of Conidial Fungi, Vol. 1. Cole, G.T. & B. Kendrick (Eds.) Academic Press. New York, USA.

Kurtzman, C. P. 2007. New anamorphic yeas species: *Candida infanticola* sp. nov., *Candida polysorbophila* sp. nov., *Candida transvaalensis* sp. nov. and *Trigonopsis californica* sp. nov. Antonie van Leeuwenhoek. Published online.

Leslie, J. F. & B.A. Summerell. 2004. The *Fusarium* Laboratory Manual. Blackwell Publishing. Ames, Iowa, E. U.

Luangsa-ard, J, J. Houbraken, T. van Doorn, S. Hong, A. M. Borman, N. Hywel-Jones & R. A. Samson. 2011. *Purpureocillium*, a new genus for the medically important *Paecilomyces lilacinus*. FEMS Microbiology Letters 321: 141–149

Luangsa-Ard, J. J., N. Hywel-Jones & R. Samson. 2004. The polyphyletic nature of *Paecilomyces sensu lato* based on 18S-generated rDAN phylogeny. Mycologia, 96: 773-780.

Luttrell, E. S. 1964. Systematics of *Helminthosporium* and related genera. Mycologia 56: 119-132.

McGinnis, M.R. 1980. Laboratory Handbook of Medical Mycology. Academic Press New York. E. U.

McGinnis, M.R., M.R. Rinaldi, & R.E. Winn. 1986. Emerging Agents of Phaeohyphomycosis: Pathogenic Species of Bipolaris and Exserohilum. Journal of Clinical Microbiology, 24:250-259.

Meyer, S.A., R.W. Payne & D. Yarrow. 1998. *Candida Berkhout*. En: The Yeasts: A Taxonomic Study. Fourth revised and enlarged edition. (Eds.) Kurtzman C.P. & Fell J.W. Elsevier. NY. E. U. pp. 454-573.

Nelson, P., T. A. Toussoun & W. F. Marasas. 1983. Fusarium Species, An illustrated Manual for Identification. The Pennsylvania State University Press, Pennsylvania, E. U.

Pascoe, I.G. 1990*a*. *Fusarium* morphology I: identification and characterisation of a third conidial type, The Mesoconidium. Mycotaxon, 37: 121-160.

Pascoe, I.G. 1990*b*. *Fusarium* morphology II: Experiments on growing conditions and dispersal of mesoconidia. Mycotaxon, 37: 161-172.

Pincus, D.H.; S. Orega & S. Chatelilier. 2007. Yeast identification- past, present and future methods. Medical Mycology, 45: 97-121.

Rehner, S.A. & G. J. Samuels. 1994. Taxonomy and phylogeny of Gliocladium analysed from nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. Mycological Reseach, 98: 625-634.

Renker, C.,V. Blanke, B. B€orstler, J. Heinrichs & F.Buscot. 2004. Diversity of Cryptococcus and Dioszegia yeasts (Basidiomycota) inhabiting arbuscular mycorrhizal roots or spores. FEMS Yeast Research 4: 597-603.

Samson*,* R. A., J. Houbraken, J. Varga & J. C. Frisvad. 2009. Polyphasic taxonomy of the heat resistant ascomycete genus *Byssochlamys* and its *Paecilomyces* anamorphs. Persoonia 22: 14-27.

Samson, R., E. Hoekstra & J. C. Frisvad. 2004. Introduction to Food and Airborne Fungi. Seventh Edition. CBS, Utrecht, Holanda.

Samson, R. 1974. Paecilomyces and some allied hypomycetes. Studies in mycology, 6: 1-119.

Samuels, G. 2004. *Trichoderma* a quide to identification and biology. United States Dept. of Agricultural Research Service. Systematic Botany and Mycology, Beltsville, E. U.

Samuels, G. J. & A. Y. Rossman. 1979. Conidia and classification of the nectroid fungi. En: The Whole Fungus: The Sexual-Asexual Synthesis, Vol. 1. B. Kendrick (Ed.). National Museum of Natural Sciences, National Museum of Canada & Kananaskis Foundation. Canada.

Schroers H-J., 2001, A monograph of *Bionectria* (Ascomycota, Hypocreales, Bionectriaceae) and its *Clonostachys* anamorphs. Studies in Mycology, 46: 1-215.

Schroers, H. J., G. J. Samuels, K. A. Seifert & W. Gams. 1999. Classification of the mycoparasite *Gliocladium roseum* in *Clonostachys* as *C. rosea,* Its relationship to *Bionectria ochroleuca*, and notes on other *Gliocladium*-like fungi. Mycologia, 91: 365-385.

Seifert, K., G. Morgan-Jones, W. Gams & B. Kendrick. 2011. The genera of Hyphomycetes. CBS-KMAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, Holanda

—. & G.J. Samuels. 2000. How should we look at Anamorphs?. Pp. 5-18. *En:* Seifert, K., W. Gams, P. W. Crous & G. J. Samuels (Eds.). Molecules, morphology and classification: Towards monophyletic genera in the Ascomycetes. Studies in Mycology, 45.

—. 1993. Integrating anamorphic fungi into the fungal system. En Reynolds D.R., and J. W. Taylor (Eds.). The Fungal Holomorph: mitotic, meiotic and pleomorphic speciation in fungal systematics. Wallingford, UK, CAB International. Pp. 79-85.

—. & W. Gams, 2001. The taxonomy of Anamorphic Fungi. En: McLaughlin, D.J., E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (Eds.). The Mycota VII: Systematics and Evolution. Parte A. Springer-Verlag. New York.

—. & A. Y. Rossman, 2010. How to describe a new fungal species. IMA Fungus, 1: 109-116.

—. 1985 A monograph of *Stilbella* and some allied hyphomycetes. Studies in Mycology, 27: 1-235.

Shenoy, B. D., R. Jeewon, & K. D. Hyde. 2007. Impact of DNA sequence-data on the taxonomy of anamorphic fungi. Fungal Diversity, 26: 1-54.

Shearer, C.A. E.Descals, B. Kohlmeyer, J. Kohlmeyer, L. Marvanova´, D. Padgett, D.Porter, H A. Raja, J.P. Schmit, H. A. Thorton & H. Voglymayr, 2007. Fungal biodiversity in aquatic habitats Biodivers Conserv 16:49-67.

Shenoy, B.D., R. Jeewon & K. Hyde. 2007. Impact of DNA sequence-data on the taxonomy of anamorphic fungi. Fungal Biodiversity 26: 1-54.

Simmons, E. G. 2007. *Alternaria*, an identification manual. CBS Fungal Biodiversity Center. Utrecht, Holanda.

St-Germain, G. & R. Summerbell. 1996. Identifying filamentous Fungi, A clinical laboratory Hanbook. Star Publishing Company, California, E. U.

Strobel, G**.,** X. Yang, J. Sears, R. Kramer, R. S. Sidhu & W. M. Hess. 1996. Taxol from *Pestalotiopsis microspora,* an endophytic fungus of *Taxus wallachiana Microbiology* 142: 435-440.

Subramanian, C. V. 1979. Phialidic Hyphomycetes and their Teleomorphs-an Analysis, Chapter 9. pp. 125-151. En: Kendrick, B. (Ed.). The Whole Fungus-Proceedings of Kananaskis II, Vol. 1. National Museum of Canada, Canada.

Sukarno, N., Y. Kurihara, M. Ilyas, W. Mangunwardoyo, E. Yuniarti, W. Sjamsuridzal, J. Park, R. Saraswati, S. Inaba,·Y. Widyastuti, K. Ando & S. Harayama. 2009. *Lecanicillium* and *Verticillium* species from Indonesia and Japan including three new species. Mycoscience, 50: 369-379.

Sung, G-H, NL. Hywel-Jones, J. M. Sung, J.J. Luangsa-Ard, B. Shresthra, J.W. Spatafora. 2007. Phylogenetic classification of *Cordiceps* and the clavicipitaceous fungi. Studies in Mycology. 57: 1-59.

Sutton, D. A., 1999. Coelomycetous fungi in human disease. A review: Clinical entities, pathogenesis, identification and therapy. Rev. Iberoam. Micol. 16: 172-179.

—, B. C. & Hennebert, G. L. 1994. Interconnections amongst Anamorphs and their possible contribution to Ascomycete Systematics. pp. 77-100. En: Hawksworth, D.L. (Ed.). Ascomycete systematics: problems and perspectives in the Nineties-Proceedings of a NATO Advanced Research Workshop. Plenum Press, New York.

—, B.C 1980. The Coelomycetes. Fungi Imperfecti with Pycnidia, Acervuli and Stromata. Common Wealth Mycological Institute Kew, Surrey. England.

Thaung, M.M., 2008. Coelomycete systematics with special reference to *Colletotrichum*. Mycoscience. 49: 345-350.

Webster, J. & E. Descals, 1981. Morphology, Distribution and Ecology of conidial Fungi in Fresh water habitats. En: Cole, G.T. & B. Kendrick. (Eds.). Biology of Conidial Fungi. Vol. 1. Academic Press. New York.

Webster, J. & R. Weber, 2007. Introduction to fungi. Third Edition. Cambridge University Press.

Wei, J.G. and Xu, T. (2004). *Pestalotiopsis kunmingensis* sp. nov., an endophyte from *Podocarpus macrophyllus*. Fungal Diversity 15: 247-254.

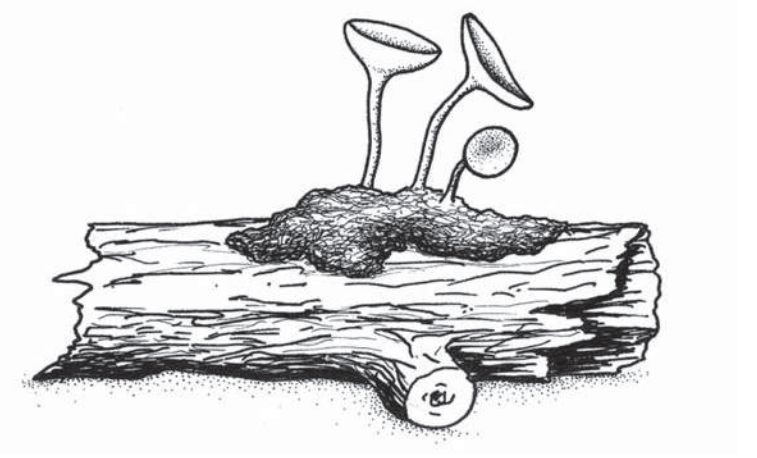
Weresub, L. K. & K. A Pirozynski. 1979. Pleomorphism of Fungi as Treated in the History of Mycology and Nomenclature. Chapter 2. En: Kendrick, B. (Ed.). The Whole Fungus-Proceedings of Kananaskis II, Vol. 1. National Museum of Canada, Canada.

Yarrow, D. 1999. Methods for the isolation, maintenance and identification of yeasts. En: The Yeasts: A Taxonomic Study. Fourth revised and enlarged edition. (Eds.) Kurtzman C.P. & Fell J.W. Elsevier. NY. E. U. pp. 77-100.

CAPÍTULO
10

FILO ASCOMYCOTA

GENERALIDADES
ESTRUCTURAS VEGETATIVAS
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA
SUBFILO TAPHRINOMYCOTINA
SUBFILO SACCHAROMYCOTINA
SUBFILO PEZIZOMYCOTINA



Subreino **Dikaria** (James *et al*., 2006)

En este subreino se ubican los hongos filamentosos o unicelulares que presentan fase dicariótica y carecen de flagelos. Comprende dos filos: Ascomycota y Basidiomycota. La cariogamia no ocurre en seguida de la plasmogamia y, por tanto, la fase dicariótica puede ser corta como en los Ascomycota o larga como en los Basiodiomycota (Hibbett *et al*., 2007; Tehler *et al.,* 2000).

FILO **ASCOMYCOTA**

GENERALIDADES

Este filo es el de mayor número de especies dentro del reino, (aproximadamente 64,163) que corresponden al 75% de las especies de hongos descritas (Kirk *et al.,* 2008). El nombre Ascomycota se deriva del griego *askos* que significa bolsa o saco y *mykes* que significa hongo, por esto podemos decir que en este grupo se ubican los hongos de saco. Su carácter diagnóstico principal es la presencia de este saco al que se denomina **asco** (fig. 10.1) dentro del cual se producen las esporas de origen sexual generalmente en número de ocho, denominadas **ascosporas**. La reproducción asexual se realiza por medio de conidios. La estructura vegetativa o somática puede ser unicelular como en el caso de las levaduras, o filamentosa como ocurre en los otros Ascomycota (Alexopoulos *et al*., 1996; Webster & Weber, 2007).

La ocurrencia de estos hongos es muy amplia, pueden encontrarse en diferentes tipos de hábitats terrestres y acuáticos en todas las latitudes. En este grupo hay gran diversidad de formas de vida. Pueden ser saprótrofos, si se encuentran sobre estiércol, troncos, hojas y corteza de plantas muertas o enterrados en el suelo (hipogeos); parásitos biotróficos de plantas y animales como son los mildeos polvosos y algunos ectoparásitos de insectos. Algunos son parásitos facultativos de plantas, animales y el hombre. Muchos son endófitos de plantas monocotiledóneas y dicotiledóneas sin producir lesiones en ellas. Hay importantes simbiontes mutualistas como son los líquenes, que corresponden al 40% de los Ascomycota formando este tipo de asociación con algas y cianobacterias. Otros forman micorrizas entre las cuales se encuentran las trufas (*Tuber* spp.), muy apreciadas en culinaria (Alexopoulos *et al.,* 1996; Deacon, 2006; Webster & Weber, 2007).

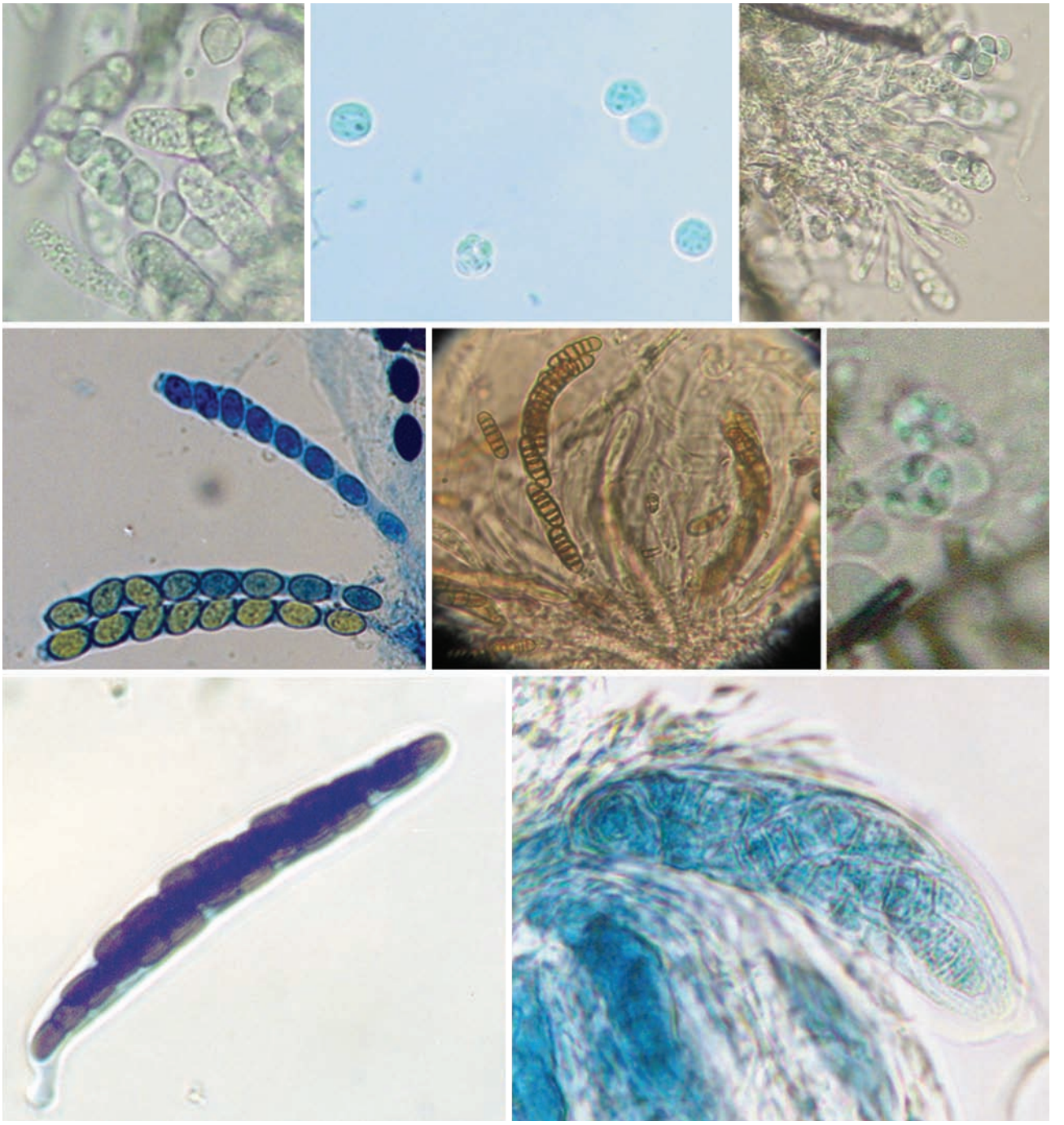


Fig. 10.1. Diferentes formas de ascos
Fotografías: LAMFU y Agrodiágnostico (izq. centro)

Los hongos de este filo tienen gran importancia como productores de metabolitos secundarios, como por ejemplo antibióticos, toxinas, inmunosupresores, etcétera. Otros son productores de enzimas como celulasas, proteasas, amilasas y lipasas. Se emplean en control biológico de insectos pues muchos pueden parasitar estos animales. Las levaduras por su capacidad fermentativa se usan en la fabricación de pan, vino, cerveza y alcohol. Varios son organismos de experimentación en genética, biología molecular y en medicina como *Saccharomyces cerevisiae, Schizosaccharomyces pombe, Aspergillus nidulans* y *Neurospora crassa* (Masuda *et al.,* 2000; Momany *et al*., 2001; Galagan *et al.,* 2005; Oliva *et al.,* 2005; Laurila *et al*., 2005; Fulci & Macino, 2007).

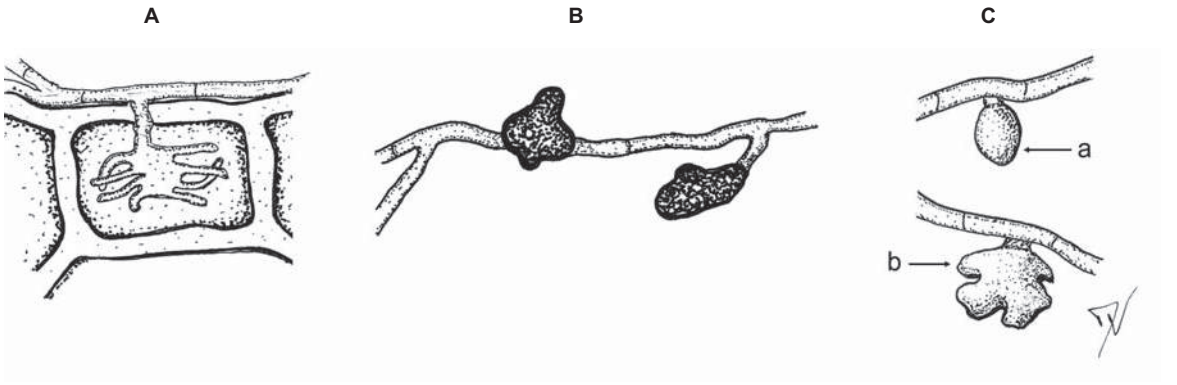


Fig. 10.2. A) Haustorio de Erysiphaceae; B) Apresorio de *Colletorichum*; C) Hifopodio: a. capitado, b. mucronado
Esquema: Natalia Vargas

ESTRUCTURAS VEGETATIVAS

Los Ascomycota filamentosos se caracterizan porque presentan micelio compuesto de hifas delgadas (de 5 a 7 µm de diámetro) y septadas. Los septos, que dividen las hifas en segmentos (células) tienen un número variable de núcleos y son simples. Presentan un poro en el centro por el cual circula el contenido citoplasmático y los núcleos. En las hifas en crecimiento, a cierta distancia del poro, se ubican los **corpúsculos de Woronin**, que son estructuras proteicas, globosas o hexagonales rodeadas por una membrana. Con microscopía electrónica de transmisión se observan como zonas redondeadas densas a los electrones con un tamaño aproximado de 150 a 500 nanómetros. Cuando las hifas son senescentes o en caso de daño, estos corpúsculos taponan el poro, cerrando el flujo de citoplasma y separando zonas no viables o dañadas. Los cuerpos de Woronin han sido estudiados en *N. crassa* y se ha determinado que están compuestos por una zona central sólida de proteína Hex1 la cual lleva una señal blanco del peroxisoma, sugiriendo que son estructuras peroxisomales especializadas (Wendland & Walther, 2006; Webster & Weber, 2007).

La pared de las hifas presenta quitina y glucano como los dos polisacáridos más importantes. En este grupo ocurre anastomosis de las hifas y esto resulta en el intercambio de núcleos, presentándose entonces el fenómeno de **heterocariosis**. La imposibilidad de establecer un heterocarión por medio de la anastomosis entre dos hogos de la misma especie es un fenómeno conocido como **incompatibilidad heterocariótica** o **incompatibilidad vegetativa** (Burnett, 2003; Webster & Weber, 2007).

Algunos Ascomycota filamentosos forman estructuras especiales en el micelio como apresorios, haustorios e hifopodios (fig. 10.2). Estos últimos pueden ser capitados o mucronados. Otros forman trampas como anillos constrictores o mallas para atrapar nematodos (Alexopoulos *et al*., 1996).

La pared de las levaduras de este grupo presenta principalmente manano y glucano, y un porcentaje muy pequeño de quitina que está presente únicamente en el septo primario de las levaduras que geman; algunas levaduras pueden presentar galactosa. El septo primario separa a la célula madre de la hija durante la reproducción asexual y a diferencia de los Ascomycota filamentosos, cada célula de levadura contiene un sólo núcleo (Alexopoulos *et al*., 1996; Roeijmans *et al*., 1999).

REPRODUCCIÓN SEXUAL

En la reproducción sexual de numerosos hongos de este grupo se presentan órganos sexuales denominados **ascogonio** y **anteridio**. La plasmogamia puede ocurrir mediante diferentes formas: contacto gametangial, copulación gametangial, espermatización o somatogamia. Antes de la formación de la espora de origen sexual los Ascomycota filamentosos presentan el estado dicarión, aunque éste nunca tiene una duración tan larga como en el filo Basidiomycota (v. capítulo 5) (Webster & Weber, 2007; Alexopoulos *et al*., 1996).

La compatibilidad sexual es unifactorial o bipolar y está regulada genéticamente por un sólo *locus*. La mayoría de los Ascomycota son heterotálicos con un gen y dos

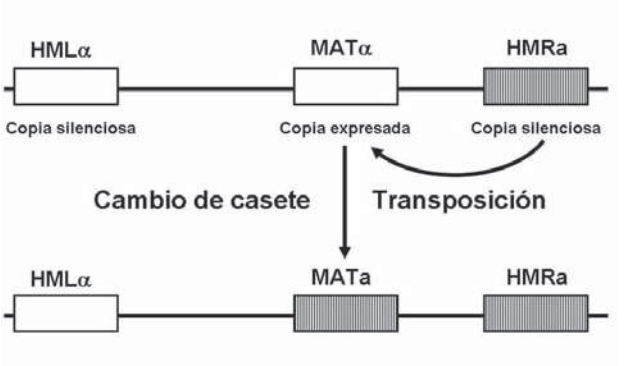


Fig. 10.3. "Cambio de casete" de *Saccharomyces cerevisiae*
Traducido y modificado de Herskowitz (1988)

idiomorfos; por lo tanto, hay incompatibilidad homogénica y sólo ocurre la reproducción sexual al encontrarse los dos talos con los idiomorfos compatibles. En este grupo también puede presentarse incompatibilidad heterogénica somática o vegetativa y ésta depende de varios genes (Alexopoulos *et al.,* 1996; Burnett, 2003).

Algunos hongos pertenecientes a este grupo pueden realizar lo que se ha denominado **"cambio de casete"** (fig. 10.3) o rearreglo programado del *locus* de tipo de apareamiento, evento estudiado en *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex Hansen (Herskowitz, 1988).

Los ascos se producen en diferentes tipos de cuerpos fructíferos (cleistotecio, gimnotecio, peritecio, apotecio, ascostroma y casmotecio) y estos cuerpos están formados por diferentes tejidos de plecténquima (seudoparénquima o prosénquima). Los ascos que no se producen en cuerpos fructíferos se denominan **ascos desnudos**, como ocurre en las levaduras y en algunos Ascomycota filamentosos (v. capítulo 5) (Kendrick, 2000; McGinnis, 1980; Kirk *et al*., 2001; Deacon, 2006).

En las especies que presentan peritecios se han encontrado cuatro formas de desarrollo denominadas **centro**. El centro es la totalidad de las estructuras encerradas en las paredes del ascocarpo incluyendo los ascos y las estructuras estériles y así se habla de centro tipo diaporthe, tipo xylaria, tipo sordaria y tipo nectria (fig. 10.4) (Alexopoulos *et al.,* 1996; Moore-Landecker, 1996; Kirk *et al*., 2001). Estas estructuras han sido empleadas para la descripción de nuevas especies de hongos fósiles (Taylor *et al*., 2005) y para su clasificación. Sin embargo, recientemente se ha demostrado que estos caracteres presentan un alto grado de homoplasia por lo cual no se emplean en estudios filogenéticos (Schmitt *et al.,* 2005).

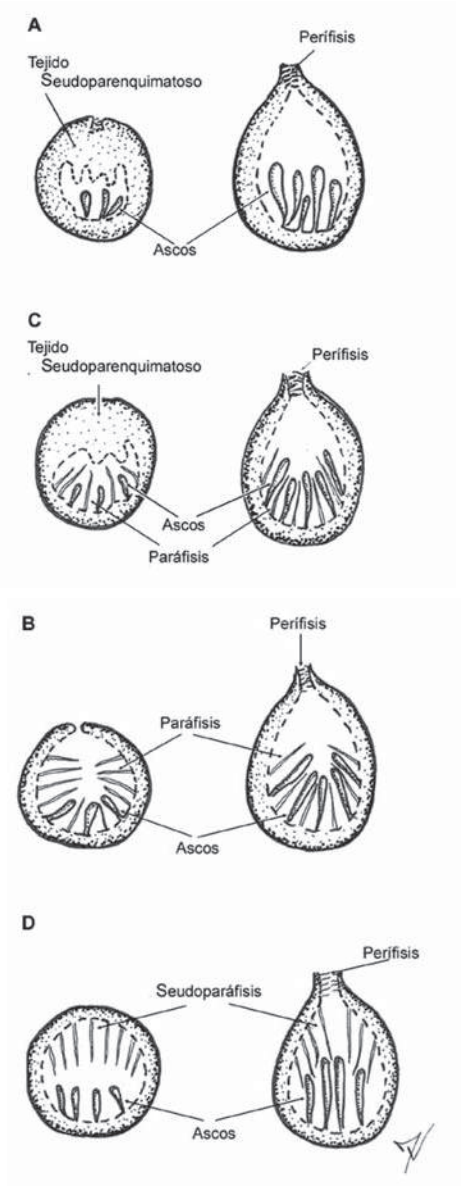


Fig. 10.4. Tipos de centro: A) Centro tipo diaporte, B) Centro tipo xilaria, C) Centro tipo sordaria, D) Centro tipo nectria
Esquema: Natalia Vargas

Desarrollo del asco y las ascosporas

Las ascosporas o meiosporas se producen en el asco por clivaje de su contenido. El asco en formación posee un sistema de doble membrana continua con el retículo endoplásmico, que se extiende envolviendo el núcleo diploide 2n formado por la cariogamia de dos núcleos compatibles (n + n). A continuación ocurre meiosis y una mitosis adicional dando como resultado ocho nucleos. Cada núcleo y una porción de citoplasma serán rodea-

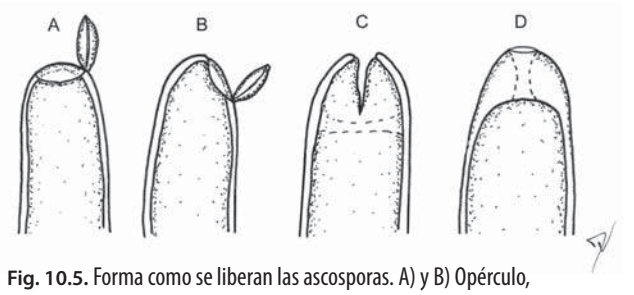


Fig. 10.5. Forma como se liberan las ascosporas. A) y B) Opérculo, C) Hendidura y D) Poro
Esquema: Natalia Vargas

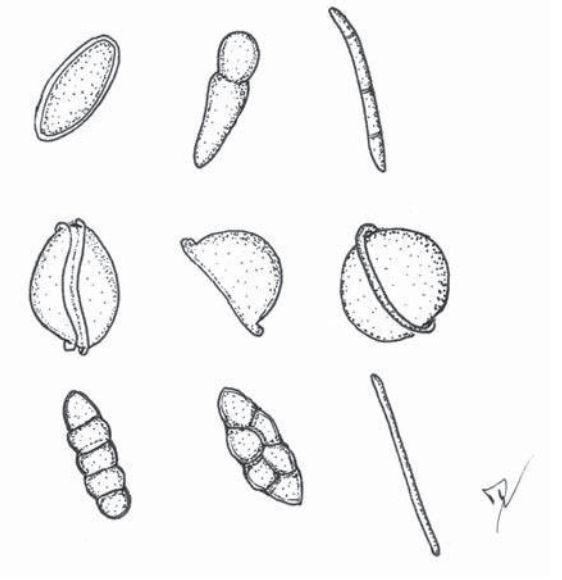


Fig. 10.6. Formas de algunas ascosporas presentes en levaduras y hongos filamentosos
Esquema: Natalia Vargas

dos por una doble membrana, una vez que esto ocurre se forma la pared primaria de la ascospora y luego las otras capas de la pared. Sin embargo, el número de ascosporas puede variar dependiendo del número de mitosis realizadas después de la meiosis; es así como se pueden encontrar ascos que poseen entre una y más de 1000 ascosporas (Webster & Weber, 2007).

Los ascos pueden ser cilíndricos, globosos o en forma de bate (fig. 10.1) y según las características de las paredes pueden ser prototunicados, unitunicados o bitunicados (v. capítulo 5). En los ascos prototunicados la pared del asco es dehiscente en su madurez. En el caso de los unitunicados las dos capas de la pared, exotúnica y endotúnica, están adheridas durante todo el desarrollo, mientras que en los ascos bitunicados la endotúnica se expande hasta dos veces su tamaño original y la exotúnica se rompe. Los ascos uni- y bitunicados liberan las esporas por medio de un opérculo, de una ranura o de un poro (fig. 10.5) (Alexopoulos *et al.,* 1996).

La morfología de las ascosporas es muy variable, pueden ser de diferentes tamaños y formas (alargadas, delgadas, globosas). También pueden tener pigmentos de color marrón (dematiáceas) o ser incoloras (hialinas). Su superficie puede ser lisa, rugosa, con surcos u ornamentada. Existen ascosporas unicelulares o de varias células y éstas pueden ser septadas transversalmente (fragmoascosporas) o poseer septos transversales y longitudinales (dictioascosporas) (fig. 10.6) (Alexopoulos *et al*., 1996; Kendrick, 2000).

REPRODUCCIÓN ASEXUAL

La reproducción asexual de los Ascomycota filamentosos se realiza por medio de conidios formados en los conidióforos que nacen directamente del micelio o dentro de cuerpos fructíferos o conidiomas. En las levaduras de este grupo la reproducción asexual se lleva a cabo por gemación o por fisión. En este capítulo se describirán las fases sexuales de algunos Ascomycota incluyendo los anamorfos *Aspergillus*, *Penicillium* y los relacionados con micología médica. Otros anamorfos son tratados en el capítulo 9.

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA **DE ASCOMYCOTA**

Tomada de Hibbett *et al.* (2007), del National Center for Biotechnology Information **(**NCBI), Myconet (2006) y Lumbsch & Huhndorf (2007). Si se desea conocer todos los géneros ubicados en este filo consultar Lumbsch & Huhndorf (2007) en la página web: http://www.fieldmuseum.org/myconet/pdfs/Myconet_13a.pdf. Los nombres en **negrita** corresponden a las diferentes categorías taxonómicas hasta orden tratadas en este capítulo (fig. 10.7).

Schoch *et al*. (2009) realizan un análisis molecular basado en seis genes y algunos caracteres morfológicos como el ascocarpo, la dehiscencia de los ascos, y aspectos nutricionales y ecológicos. A nivel taxonómico mantienen las quince clases propuestas por Hibbett *et al.* (2007). Sin embargo, para los rangos taxonómicos superiores a clase los autores utilizan nombres informales sin

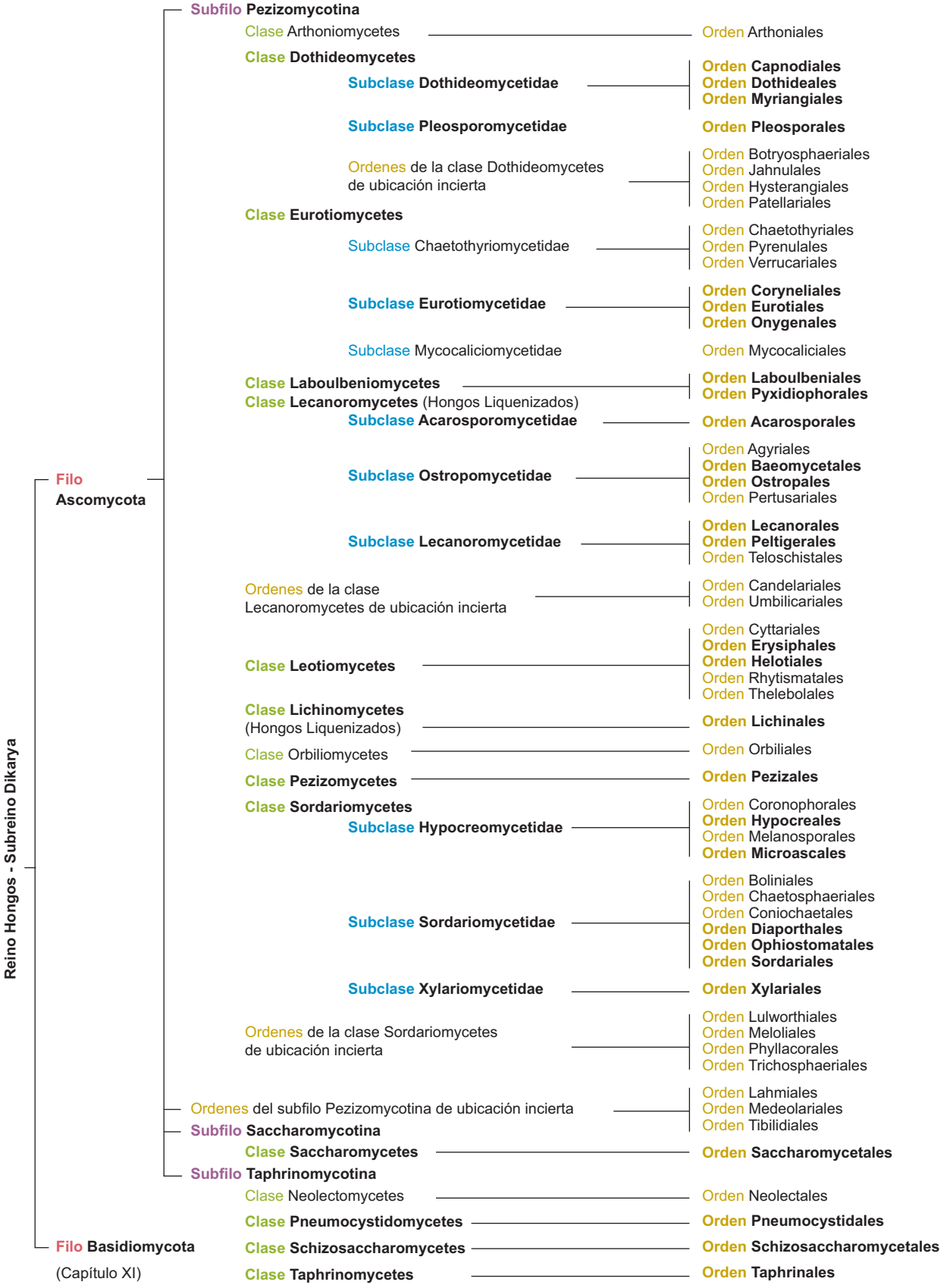


Fig. 10.7. Clasificación taxonómica del filo Ascomycota

descripciones, utilizando la terminación *–myceta,* como lo hacen Ericsson & Winka (1997) para indicar superclases. Según Schoch *et al*. (2009) en su árbol filogenético, por ejemplo, consideran el nodo Dothideomyceta, que contiene las clases Dothideomycetes y Arthoniomycetes, y que está ubicado dentro de otra "superclase" Leotiomyceta. Asimismo, Sordariomyceta está ubicada dentro de la misma "superclase" y comprende las clases Sordariomycetes, Laboulbeniomycetes y Leotiomycetes. Saccharomyceta comprende los subfilos Saccharomycotina y Pezizomycotina. Este último subfilo lo mantienen al igual que Taphrinomycotina aunque a veces en su análisis lo denominan Taphrinomyceta. Por último, plantean Leotiomyceta que comprende seis clases: Lichinomycetes, Lecanoromycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Sordariomycetes y Laboulbeniomycetes.

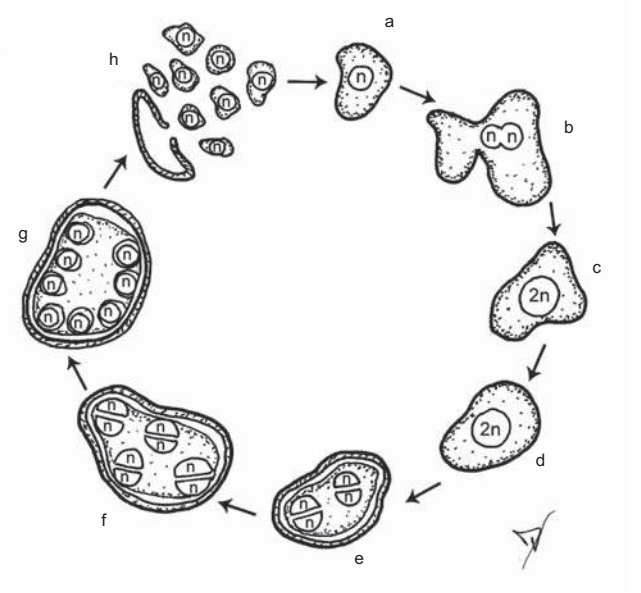


Fig. 10.8. Ciclo de vida de *Pneumocystis jirovecii.* a) forma trófica (n); b) copulación; c) forma trófica (2n); d) forma trófica comenzando la meiosis; e) meiosis; f) mitosis adicional; g) formación de las ascosporas (n); h) ruptura del asco y liberación de las ascosporas
Esquema: Natalia Vargas

SUBFILO **TAPHRINOMYCOTINA** **SYN.:** ARCHIASCOMYCOTINA

Este subfilo comprende patógenos de plantas, biótrofos facultativos, algunas levaduras saprótrofas que hacen fisión y algunos parásitos obligados de animales superiores y del hombre. Son tan diversos en su morfología que es imposible encontrar características únicas y constantes para el grupo y por tanto su ubicación en el subfilo es el resultado de estudios moleculares (Hibbett *et al.,* 2007; Webster & Weber, 2007), aunque Eriksson (2006) considera que posiblemente es un grupo parafilético y, por lo tanto, en el futuro sufrirá cambios.

Según Kirk *et al.* (2008) en este subfilo se ubican las clases **Pneumocystidomycetes**, **Schizosaccharomycetes** y **Taphrinomycetes**.

Clase Pneumocystidomycetes

Orden Pneumocystidales

Familia **Pneumocystidaceae**

Son organismos que se dividen por fisión, algunas veces volviéndose de paredes gruesas, ovoides, que viven como células parecidas a quistes en los pulmones de animales superiores y el hombre. Estos quistes pueden ser transformados en ascos con 4-8 ascosporas (fig. 10.8). Carecen de micelio, presentan células vegetativas de pared delgada de forma irregular, uninucleadas con extensiones de forma tubular que pueden entrar mediante invaginaciones a las células del pulmón. Pueden producir neumonía en individuos inmunocomprometidos (Hibbett *et al.*, 2007; Eriksson & Winka, 1997; Webster & Weber, 2007; Cannon & Kirk, 2007).

En esta clase sólo hay un orden con una sola familia y un género. Estos organismos fueron descritos por primera vez por Carlos Chagas en 1909 quien los consideró como uno de los estadios del ciclo de vida de *Trypanosoma cruzi*. Posteriormente, en Francia, en 1912, Delanoë & Delanoë los describieron en ratas igualmente como protozoarios. Fueron considerados como este tipo de organismos hasta 1988 cuando Edman y colaboradores, por estudios de DNA ribosomal encuentran que están más relacionados con los hongos. Hoy en día se acepta que pertenecen al reino Hongos (Hibbett *et al.*, 2007; Ericsson & Winka, 1997; Taylor *et al.,* 1994; González, 2007*a*).

Actualmente se sabe que el género *Pneumocystis* P. Delanoë & Delanoë es parásito de numerosos mamíferos, ratas, ratones, caballos, cerdos, conejos (*Pneumocystis carinii* P. Delanoë & Delanoë) y el hombre (*Pneumocystis jirovecii* Frenkel), teniendo una amplia distribución mundial. Estos organismos no han podido ser cultivados y

su diagnóstico se realiza mediante frotis coloreados con tinciones como plata metenamina o azul de toluidina-0, que tiñen la pared de los quistes en muestras clínicas. Como patógeno humano, *Pneumocystis jirovecii,* produce neumonía en pacientes inmunosuprimidos lo cual se puso de manifiesto con la pandemia del sida. Este hongo se une a las células epiteliales de los alvéolos pulmonares y eventualmente puede diseminarse a otros órganos (González, 2007*a*).

Clase Schizosaccharomycetes

Orden Schizosaccharomycetales

Familia **Schizosaccharomycetaceae**

En esta clase únicamente existe un orden y una familia con un sólo género y tres especies reconocidas (Webster & Weber, 2007). Éstas presentan células vegetativas cilíndricas. Proliferación tálica por fisión. Los ascos son de forma irregular y pueden presentar 4-8 ascosporas según la especie (Cannon & Kirk, 2007).

En el género *Schizosaccharomyces* Linder están las levaduras que se reproducen asexualmente por fisión, generando dos células más o menos del mismo tamaño. Pueden ser aisladas a partir de suelo y agua, y con mayor frecuencia de sitios con poca disponibilidad de agua, exudados de plantas, frutas y sus productos derivados con altas concentraciones de azúcar. En los organismos de este grupo, el manano de su pared celular presenta unidades de galactosa simples unidas al esqueleto de manosa y no presentan quitina; adicionalmente, contienen α-glucano (Kreger-van Rij, 1984; Miller & Phaff, 1999). Algunas de las especies de este grupo son organismos de experimentación como *Schizosaccharomyces pombe* Lindner, utilizado como modelo en estudios de genética y biología molecular (Oliva *et al.*, 2005), su genoma fue secuenciado completamente en el 2002. Otra especie, *S. octosporus* (fig. 10.9) Beijerinck, caracterizada por presentar ascos con ocho ascosporas y que fue aislado por primera vez en 1897 de higos secos, se utiliza frecuentemente en el laboratorio para mostrar ascos desnudos. En el ciclo de vida de este organismo la fase haploide es muy larga, sólo hay una pequeña fase diploide cuando se forma el cigoto dentro del asco (fig. 10.10). El cigoto inmediatamente hace meiosis generando las ascosporas haploides (Ericsson & Winka 1997; Barnett *et al*., 2000; Webster & Weber, 2007; Hibbett *et al.*, 2007).

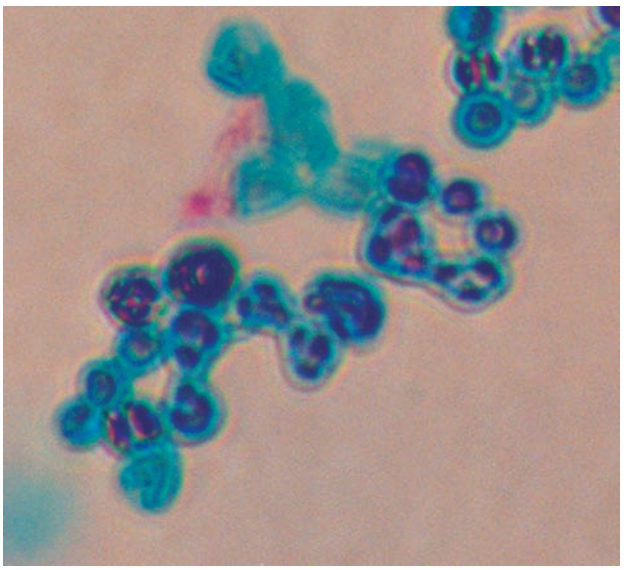


Fig. 10.9. Ascos desnudos de *Schizosaccharomyces octosporus*
Fotografía: LAMFU

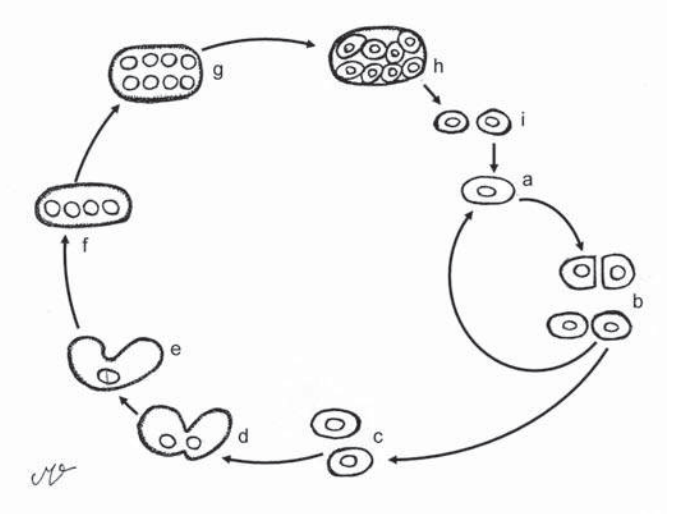


Fig. 10.10. Ciclo de vida de *Schizosaccharomyces octosporus.* a) y c) células vegetativas (n); b) reproducción asexual por fisión; d) plasmogamia; e) cariogamia; f) meiosis; g) mitosis adicional; h) asco con ocho ascosporas; i) ascosporas (n) que van a convertirse en células vegetativas
Esquema: Marleny Vargas

Clase Taphrinomycetes

La clase la conforman diversos hongos parásitos biótrofos facultativos de plantas con flores que causan una gran variedad de lesiones (Hibbett *et al.,* 2007; Webster & Weber, 2007). De acuerdo con Kirk *et al.* (2008) esta clase comprende el orden **Taphrinales.**

Orden **Taphrinales**

Familia **Taphrinaceae**

Género **Taphrina**

El género *Taphrina* Fr. comprende hongos dimórficos que pueden crecer con micelio septado intercelular o subcuticular dentro de los hospederos y formar levaduras como saprótrofos o en cultivos. El micelio presenta septo simple (Alexopoulos *et al.,* 1996; Hibbett *et al.*, 2007; Webster & Weber, 2007). La formación de los ascos (cilíndricos, truncados) se lleva a cabo en una capa sobre la superficie de los hospederos. Las ascosporas son hialinas, aseptadas, globosas a elipsoides, son descargadas simultáneamente y geman sobre la superficie de la planta. En algún momento, dos de ellas se fusionan formando el micelio dicarión infectivo que crece y se ramifica, penetrando los tejidos del hospedero. En la región subcuticular del hospedero, algunas células se agrandan y forman células ascógenas ocurriendo luego cariogamia y meiosis hasta formar las ascosporas (Alexopoulos *et al*., 1996; Eriksson, 2006).

El género comprende patógenos de diversas plantas, principalmente de las familias Fagaceae y Rosaceae causando diferentes tipos de patologías como deformación de hojas, flores y frutos, entorchamiento de las hojas del durazno y la nectarina, escoba de bruja en el cerezo y en el ciruelo, una especie afecta el fruto que se seca y se arruga, y en lugar de la semilla se forma una cavidad (Webster & Weber, 2007; Agrios, 2005; Cannon & Kirk, 2007). Los patógenos tienen distribución mundial y son biótrofos.

La especie *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. produce el entorchamiento o torque del duraznero, enfermedad muy común en esta planta (fig. 10.11). El primer trabajo que trató de explicar el ciclo de vida fue realizado por Martin en 1940. Las ascosporas haploides geman en el asco y en la superficie del hospedero (fig. 10.12). Como este hongo es homotálico una sola célula puede causar la infección una vez que se establezca en la levadura la condición binucleada (fig. 10.13). Esta condición se establece en la primera división celular que ocurre sobre la hoja del duraznero. A continuación se forma un tubo germinal y los dos núcleos migran a este tubo el cual penetra la cutícula. De esta forma, se inicia la fase miceliar que se desarrolla en el interior de las hojas, entre las células del mesófilo y en el espacio entre la cutícula y la epidermis. Allí se forman las células ascógenas binucleadas y ocurre la cariogamia y mitosis, formando dos células con un núcleo diploide cada una. La célula superior se convierte en el asco. En este el núcleo realiza meiosis,



Fig. 10.11. Entorchamiento o torque de las hojas del duraznero por *Taphrina deformans*
Fotografía: LAMFU

produciendo las ascosporas las cuales geman dentro del asco formando numerosas células levaduriformes que salen del asco por una ranura. Una vez fuera, las células se reproducen por gemación pudiendo crecer en forma saprótrofa como levaduras en cultivos sólidos o líquidos. Esta fase saprótrofa de *Taphrina deformans,* que presenta pigmentos carotenoides en sus células, fue descrita en 1990 como el anamorfo de *Taphrina* y ubicado en el género *Lalaria* Moore (Kramer, 1960; Moore, 1990; Agrios, 2005; Webster & Weber, 2007).

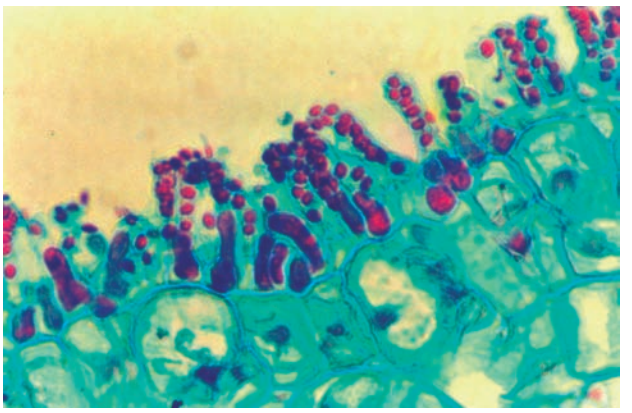


Fig. 10.12. Corte de una hoja en que se observan ascos de *T. deformans*
Fotografía: LAMFU

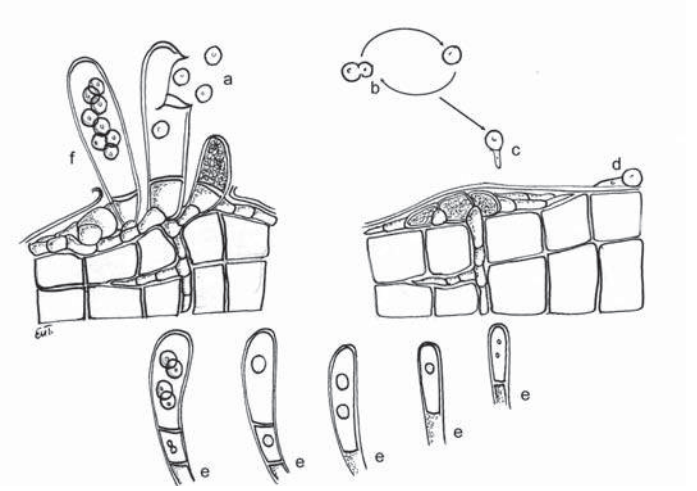


Fig. 10.13. Ciclo de vida de *Taphrina deformans.* a) liberación de ascosporas; b) gemación de la ascospora con formación de levaduras; c) germinación de la célula infectante; d) penetración y crecimiento en el hospedero; e) desarrollo del asco; f) asco maduro con ocho ascosporas
Esquema: Edgar Medina

SUBFILO SACCHAROMYCOTINA

Clase Saccharomycetes

Son levaduras que se reproducen asexualmente por gemación holoblástica y sexualmente por formación de ascosporas.

A algunas de las levaduras de este grupo no se les conoce la fase sexual, pero es posible su reconocimiento por otras características como la morfología de la colonia que es usualmente sin pigmento y de textura no mucoide. Presentan características bioquímicas específicas como carecer de la enzima ureasa y no presentar coloración al ser tratadas las colonias con el **reactivo azul B de diazonio**; la característica química de esta última prueba es que el reactivo se une con residuos fenólicos de las proteínas dando a la colonia un color púrpura rojizo. La composición de la pared presenta principalmente glucanos y mananos y complejos de proteínas como glucomanano, sin tener xilosa o fucosa. La ultraestructura de la pared presenta una capa delgada externa y una interna más gruesa (Von Arx, 1981; Phaff, 1999; Barnett *et al.,* 2000).

Orden Saccharomycetales

Este orden comprende doce familias de las cuales trataremos: **Pichiaceae, Saccharomycetaceae** y **Saccharomycodaceae**. Estas familias comprenden levaduras que geman y pueden formar seudomicelio y micelio verdadero. Poseen quitina sólo en el punto de gemación. La pared tiene mananos y β-1-3 glucano. La mitosis es cerrada, lo que quiere decir que la membrana nuclear no desaparece durante la mitosis. No forman hifa ascógena, ni ascocarpo, presentando ascos desnudos de pared delgada. Por ser fermentadoras de azúcares tienen importancia en la producción de alimentos como vino, cerveza, pan, y en la producción de ácido cítrico, vitaminas y proteínas recombinantes. Participan también en la transformación de una variedad de materias primas bajas en proteínas, en productos nutritivos que pueden ser usados como alimento de animales. También pueden ser empleadas en control biológico y como modelo de estudios científicos (Lachance & Starmer, 1999; Webster & Weber, 2007).

Generalmente, son colonizadores de la superficie de órganos de plantas, pueden ser saprótrofos y epífitos, especialmente donde se presentan azúcares. El número de levaduras que pueden encontrarse en la superficie de frutos y flores puede ser mayor de 10^5 por gramo de material vegetal. Algunas pueden ser patógenas humanas y otras crecer en condiciones osmofílicas dañando alimentos. Pueden encontrarse en suelos, aguas dulces y saladas, en el tracto digestivo de mamíferos y algunas son simbióticas con insectos (Lachance & Starmer, 1999; Webster & Weber, 2007).

Familia **Saccharomycetaceae**

Levaduras que no presentan micelio, pero a veces, pueden presentar seudomicelio poco desarrollado. Las células vegetativas se reproducen por gemación multilateral, tienen forma más o menos elipsoidal. Los ascos son similares en su forma a las células vegetativas globosas de pared delgada, presentando 1-4 ascosporas. La pared de los ascos puede ser dehiscente o semipersistente; no presentan mecanismos de descarga. Las ascosporas son más o menos esféricas. Como ejemplos de especies de esta familia tenemos *Saccharomyces cerevisiae* Meyen, Gasp y *Kluyveromyces lactis* (Boidin, Abadie, J.L. Jacob & Pignal) Van der Walt., (Cannon & Kirk, 2007).

Según Kirk *et al.* (2008) esta familia comprende catorce géneros de los cuales describiremos a *Saccharomyces* y *Kluyveromyces*.

Género ***Saccharomyces*** Meyen ex Reess.

Los organismos de este género presentan gemación multipolar, son unicelulares y tienen seudomicelio escaso. Hay dos tipos de apareamiento (*mating type*-) a y α, que producen dos tipos de hormonas: el factor a y el factor α, respectivamente. En el cromosoma III existe un *locus* MAT delimitado por otros dos, HMLα y HMRa (Herskowitz, 1988).

Las células haploides a o α pueden cambiar al otro tipo de apareamiento cuando la información de HMRa o HMLα se copia y se transfiere al *locus* MAT reprimiéndose la expresión del tipo de apareamiento anterior. Este proceso de transposición natural se conoce como ***switching*** o cambio de casete (v. capítulo 7) (Herskowitz, 1988).

En el género *Saccharomyces* según Kirk *et al.* (2001), se reconocen más de diez especies pero sólo nombraremos a *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E. C. Hansen por ser la más importante de este grupo. Esta especie presenta estados haploides y diploides en su ciclo de vida (fig. 10.14) y, por lo tanto, es uno de los pocos hongos con alternancia de generaciones. *S. cerevisiae* tiene gran importancia por sus usos industriales y ha sido utilizada en numerosos estudios, siendo el primer eucarionte cuyo genoma se secuenció en su totalidad (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Cuando *Saccharomyces cerevisiae* crece a 25 °C en un 5% de extracto de malta, presenta células globosas, ovoides o elongadas con tamaño de 3.0 – 8.0 x 5.0-10.0 µm. En medio YM (extracto de levadura y malta) sólido después de un mes a 20 °C, las colonias son opacas, butirosas y de color ligeramente crema; la superficie es lisa usualmente plana aunque ocasionalmente puede elevarse o doblarse. Las células vegetativas a y α se conjugan y transforman en ascos persistentes que contienen de una a cuatro ascosporas de forma más o menos esférica; la formación de las ascosporas se observa en medios especiales como acetato de potasio, entre otros (fig. 10.15) (Vaughan-Martini, 1999; Barnett *et al*., 2000).

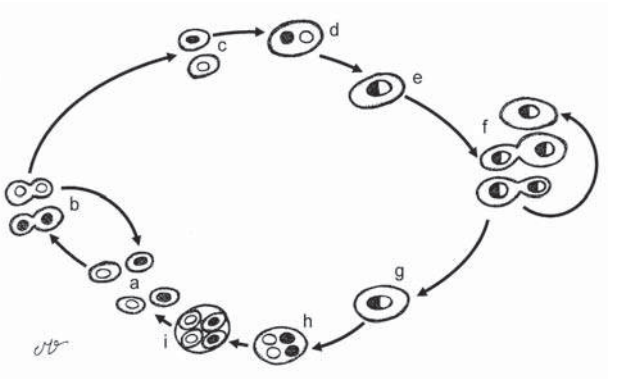


Fig. 10.14. Ciclo de vida de *Saccharomyces cerevisiae.* a) células haploides a y α; b) reproducción asexual de células (n) a y α; c) células a y α que paran de gemar antes de la plasmogamia; d) plasmogamia; e) cariogamia; f) células diploides gemantes; g) célula diploide que para de gemar; h) meiosis; i) formación de ascos con hasta cuatro células
Esquema: Marleny Vargas

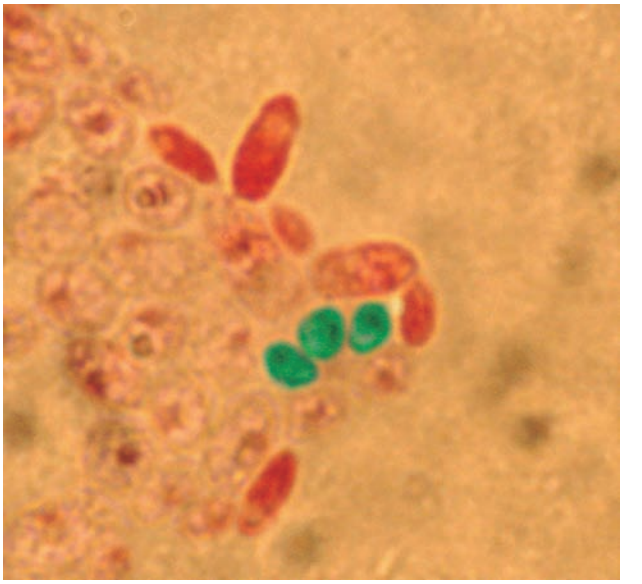


Fig. 10.15. *S. cerevisiae* con coloración verde de malaquita. Ascosporas de color verde y células vegetativas de color rojo
Fotografía: LAMFU

Género ***Kluyveromyces*** Van der Walt emend. Van der Walt.

Los organismos de este género presentan células ovoides, elipsoides, cilíndricas a elongadas que pueden formar seudomicelio pero no producen hifas verdaderas. La formación del asco puede estar o no precedida por la conjugación, las ascosporas son lisas y su forma varía dependiendo de la especie, pueden ser reniformes, baciliformes, elipsoides o esféricas, generalmente, en números de uno a cuatro aunque algunas especies pueden formar numerosas ascosporas por asco. La reproducción asexual ocurre por gemación multilateral de base estrecha. Estos organismos fermentan glucosa, no asimilan nitratos y la reacción con el azul B de diazonio es negativa (Lachance, 1999; Barnett *et al.,* 2000).

Los anamorfos de este género se encuentran en el género *Candida* Berkhout y como ejemplo está *Kluyveromyces lactis* (Boidin, Abadie, J.L. Jacob & Pignal) Van der Walt, cuyo anamorfo es *Candida spherica (*Hammer & Cordes) S.A. Meyer & Yarrow y *K. marxianus* (E.C. Hansen) Van der Walt cuyo anamorfo es *C. kefyr.* (Beij.) Uden & H.R. Buckley (Lachance, 1999).

Familia **Pichiaceae**

Esta familia no es aceptada por Cannon & Kirk (2007), sin embargo, aquí seguiremos a Lumbsch & Huhndorf (2007) utilizando la familia Pichiaceae donde además del género *Pichia* se encuentran otros géneros como *Dekkera* Van der Walt*, Kregervanrija* C.P. Kurtzman y *Saturnispora* Z. Liu & Kurtzman.

Género ***Pichia*** E.C. Hansen emend. Kurzman.

El género *Pichia* (fig. 10.16) contiene 94 especies (Kirk *et al*., 2001) cuya ubicación es incierta según estudios filogenéticos del subfilo Saccharomycotina, ya que no se encuentran en un mismo clado con la familia Saccharomycetaceae (Suh *et al*., 2006).

Las especies del género *Pichia* presentan células de forma esférica, elipsoide o elongada. Los ascos cuentan con una a cuatro ascosporas y raramente más de cuatro. Hay especies homotálicas y heterotálicas. La forma de las ascosporas es galeada (forma de sombrerito), hemisférica o esférica; y aunque en la mayoría de las especies la pared de los ascos se disuelve, en algunas es persistente. La reproducción asexual se realiza por gemación multilateral de base estrecha y algunas especies pueden formar artroconidios y producir seudomicelio y micelio verdadero (Kurtzman, 1999; Barnett *et al.,* 2000).



Fig. 10.16. Colonia de *Pichia*
Fotografía: Camilo Beltrán, Corpoica (CBB)

Estos hongos fermentan numerosos azúcares y asimilan nitratos. La reacción de azul B de diazonio es negativa. Este género se encuentra en todo el mundo, algunas especies tienen importancia industrial y en biotecnología (Kurtzman, 1999). Como ejemplos tenemos *P. guilliermondii* Wick, anamorfo *Candida guilliermondii* (Castell.) Langeron & Guerra, la cual tiene importancia en micología médica. *P. anomala* (E.C. Hansen) Kurtzman anamorfo *C. pelliculosa* Redaelli*,* que se puede aislar de árboles que tienen daños por insectos y de suelo. Es antagonista de hongos filamentosos que producen daño en poscosecha. Igualmente, se ha reportado como degradadora de hidrocarburos policíclicos aromáticos en suelo contaminado. Asimismo, esta levadura se considera como agente de micosis oportunistas en pacientes inmunocomprometidos y en neonatos con bajo peso al nacer y con hospitalizaciones largas (Bhardwaj *et al.,* 2007).

Familia **Saccharomycodaceae**

En esta familia según Kirk *et al.* (2008) se ubican tres géneros, de los cuales describiremos a *Saccharomycodes* E.C. Hansen con una sola especie aceptada, *S. ludwigii* (E.C. Hansen) E.C. Hansen, Kroemer & F. Heinrich (Phaff, 1999; Boekhout *et al.,* 2002).

Las levaduras de este género presentan ascosporas esféricas de pared lisa, encontrándose en número de cuatro en los ascos (fig. 10.17), células vegetativas en forma de limón proliferando por gemación bipolar y por

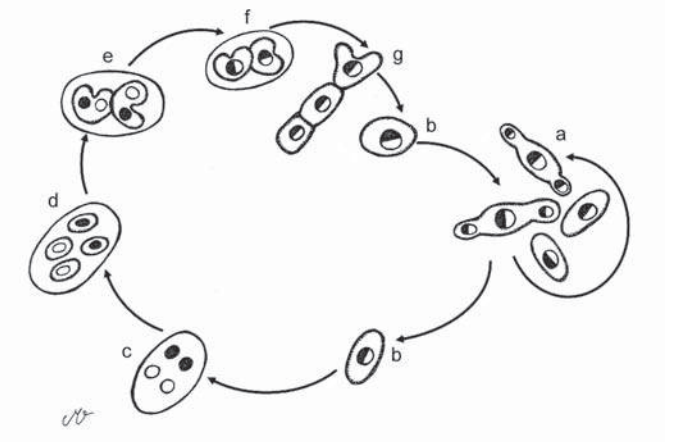


Fig. 10.17. Ciclo de vida de *Saccharomycodes ludwigii*. a) gemación bipolar de levaduras (2n); b) levaduras (2n); c) meiosis; d) formación de cuatro ascosporas (n); e) plasmogamia dentro del asco; f) cariogamia dentro del asco; g) gemación y formación de seudomicelio de la célula (2n)
Esquema: Marleny Vargas

repetición de ésta; las células van presentando una forma apiculada. Generalmente, no producen seudomicelio y si éste está presente es muy poco desarrollado. Fermentan azúcares, no asimilan nitratos y la reacción con el azul B de diazonio es negativa (Miller & Phaff, 1999). Los ascos se forman de células vegetativas aparentemente indiferenciadas o por conjugación entre células madres y sus gemaciones (Cannon & Kirk, 2007).

Saccharomycodes ludwigii puede contaminar los vinos produciendo fermentaciones secundarias, por eso se considera patógeno de vinos. También, hay trabajos sobre la producción de metabolitos secundarios en fermentaciones con este hongo para producción de acetato de etilo, acetoína y alcohol isobutílico (Fleet, 1997; Romano *et al*., 1999).

SUBFILO **PEZIZOMYCOTINA**

Este subfilo es el más numeroso del filo Ascomycota con 32,325 especies descritas (Kirk *et al*., 2001; Spatafora *et al*., 2006). Fue propuesto por Eriksson & Winka (1997) para todos los ascomycetes filamentosos que producen ascocarpos que pueden ser apotecio, peritecio, cleistotecio, seudotecio, y que tienen ascos operculados, inoperculados, unitunicados, bitunicados o prototunicados; por estudios moleculares se excluye de este grupo al orden Neolectales, soportado por los trabajos de Tehler *et al.* (2000) y Winka & Eriksson (2000).

Ecológicamente este grupo es muy diverso y se encuentra en hábitats terrestres y acuáticos. El grupo comprende hongos saprótrofos que degradan hojarasca y madera, hongos patógenos de plantas, animales y hongos que establecen simbiosis mutualistas como los líquenes, las ectomicorrizas y los endófitos (Alexopoulos *et al*., 1996; Spatafora *et al*., 2006).

Pezizomycotina comprende diez clases (Kirk *et al*., 2008) de las cuales trataremos:

- **Dothideomycetes**
- **Eurotiomycetes**
- **Laboulbeniomycetes**
- **Lecanoromycetes**
- **Leotiomycetes**
- **Lichinomycetes**
- **Pezizomycetes**
- **Sordariomycetes**

Clase Dothideomycetes

Los miembros de esta clase poseen ascos bitunicados que se ubican dentro de cavidades (lóculos) en un estroma previamente formado (el ascostroma) (fig. 10.18) y cuyo desarrollo es ascostromático o locular, sin que haya una pared especial rodeándolos. Los ascostromas son de formas variadas, unilocular (**seudotecio**, cuando presenta forma de peritecio) o multilocular. Las ascosporas son generalmente septadas. En la actualidad, esta clase con dos subclases, comprende la gran mayoría de los que anteriormente se llamaban Loculoascomycetes. El resto de los antiguos Loculoascomycetes están ubicados en la subclase Chaetothyriomycetidae, que no trataremos en este libro. Según Hibbett *et al.* (2007) en esta clase se reportan dos subclases que comprenden cuatro órdenes, y cuatro órdenes de ubicación incierta en ninguna subclase. Trataremos las subclases **Dothideomycetidae** y **Pleosporomycetidae**.

Algunos de los hongos de este grupo pueden ocupar diferentes nichos durante su ciclo de vida. En este grupo hay patógenos de plantas, endófitos y epífitos de plantas, patógenos de los animales y el hombre, parásitos de otros hongos, saprótrofos que degradan celulosa y otros carbohidratos complejos de material vegetal muerto; también crecen sobre hojarasca y estiércol. Algunos se asocian con algas para formar líquenes. En el grupo también se encuentran productores de metabolitos secundarios (Barr, 1987; Schoch *et al*., 2006; Schoch, 2007).

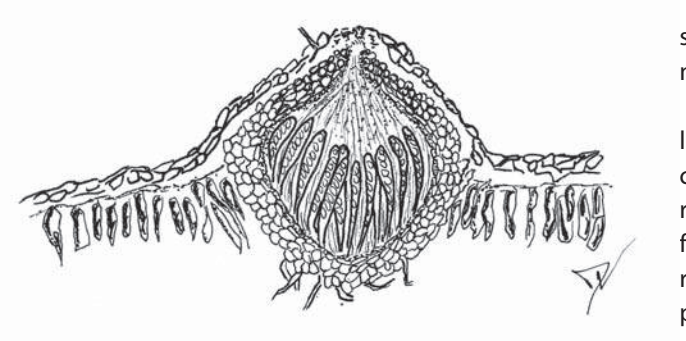


Fig. 10.18. Ascostroma inmerso en tejido vegetal
Esquema: Natalia Vargas

Subclase **Dothideomycetidae**

En esta subclase se ubican cuatro órdenes de los cuales trataremos tres, los órdenes **Capnodiales**, **Dothideales** y **Myriangiales**. La subclase comprende hongos cuyo ascocarpo puede ser inmerso o emergente, a veces superficial, de tamaños pequeños o medianos, solos o agrupados en un estroma basal de tejido seudoparenquimatoso; uni o multiloculados que generalmente presentan poro apical y que pueden tener perífisis pero no hay seudoparáfisis. Los ascos son globosos, subglobosos, ovoides, elipsoides, oblongos, clavados o subcilíndricos; las ascosporas son hialinas, subhialinas o marrón oscuro, de forma y tamaño variable, de uno a varios septos o dictioascosporas (Shoch *et al*., 2007).

Orden **Capnodiales**

De este orden sólo trataremos tres familias de las nueve (Kirk *et al*., 2008) que lo conforman: **Capnodiaceae**, **Mycosphaerellaceae** y **Piedraiaceae**, consideradas las dos últimas, de ubicación incierta por Eriksson (2006) y ya ubicadas en este orden por Lumbsch & Huhndorf (2007).

El orden fue creado por Hughes en 1976 para ubicar los hongos productores de fumagina, que encontró en bosques en Nueva Zelanda, además estos hongos producen enfermedad en plantas de otras regiones, como se dijo anteriormente, hoy en día en este orden no sólo se ubican los productores de fumaginas sino otros tipos de hongos.

Familia **Capnodiaceae**

Son hongos epífitos que viven de los exudados azucarados de insectos parásitos de diversas plantas, creciendo sobre hojas y tallos. Son comunes en cítricos y se les denomina **fumaginas** (Herrera & Ulloa, 2004).

El micelio dematiáceo y septado, con cubierta mucilaginosa, recubre la superficie de la planta formando una capa oscura mucilaginosa y, aunque no penetra la planta, reduce la cantidad de luz que llega a ella. Estos hongos forman seudotecios con setas o sin ellas y las ascosporas son dictioascosporas dematiáceas; sus anamorfos son picnidiales y como ejemplo tenemos varias especies del género *Capnodium* Mont. Los ascocarpos son pequeños, algunas veces elongados de forma vertical con pared delgada y cubiertos por una capa mucilaginosa, con ostiolo bien definido. Los ascos son fisitunicados y sacciformes (Hughes, 1976; Barr, 1987).

Familia **Mycosphaerellaceae**

Dentro de esta familia el género ***Mycosphaerella*** Johanson es el de mayor número de especies descritas y se caracterizan por ser parásitos de plantas o saprótrofas; las especies parásitas atacan cultivos de gran importancia, como ejemplo tenemos *Mycosphaerella fragariae* (Tul.) Lindau, que causa manchas en las hojas de la fresa. Otros géneros pertenecientes a esta familia son *Davidiella* Crous & Beaum, *Microcyclus* Sacc., Syd. & Syd. y *Sphaerulina* Sacc., presentando como anamorfos: *Cladosporium, Cercospora, Pseudocercospora, Septoria* y *Ramularia* (Cannon & Kirk, 2007).

Las especies de mayor importancia en Colombia son *Mycosphaerella fijiensis* M. Morelet y su anamorfo *Paracercospora fijiensis* (M. Morelet) Deighton, causantes de la sigatoka negra del plátano y el banano y *Mycosphaerella musicola* R. Leach, y su anamorfo, *Pseudocercospora musae (*Zimm.) Deighton, causante de la sigatoka amarilla de estas mismas plantas (fig. 10.19).

Estas especies poseen seudotecios pequeños con ostiolo; los ascos son ovoides a sacciformes, fisitunicados, ubicados en un himenio inmerso o emergente del tejido del hospedero o de un estroma, muchas veces agregados. Las ascosporas son hialinas o ligeramente oscuras con un septo cerca de la parte media (Agrios, 2005; Herrera & Ulloa, 2004).

Familia **Piedraiaceae**

En esta familia se ubica *Piedraia hortae* (Brumpt) Fonseca & Leao que es parásito del pelo del hombre y de primates en regiones tropicales, produciendo la condición denominada piedra negra (fig. 10.20). El hongo invade la cutícula del tallo piloso, y forma sobre éste un estroma granular seudoparenquimatoso, con lóculos ostiolados

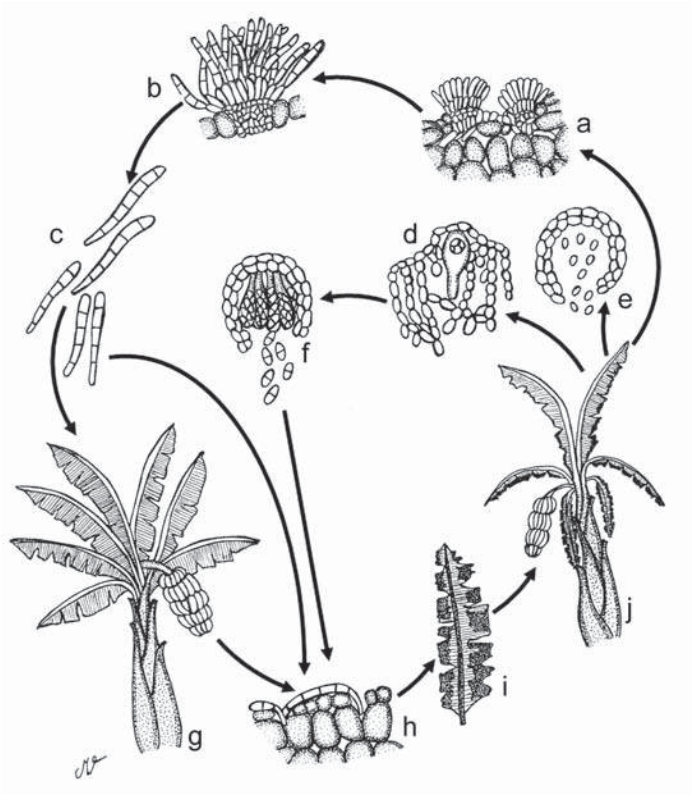


Fig. 10.19. Ciclo de vida de *Mycosphaerella musicola* en el plátano.
a) esporodoquios emergiendo de las hojas con conidios tipo *Pseudocercospora*; b) esporodoquio en que por efecto de la lluvia los conidios son dispersados; c) fragmoconidios de *Pseudocercospora*; d) comienzo de la formación del seudotecio; e) espermogonios con espermacios; f) seudotecio de *Mycosphaerella musicola* dispersando ascosporas; g) planta de plátano a cuyas hojas llegan conidios y ascosporas infectantes; h) germinación y penetración de los propágulos; i) hojas presentando lesiones de sigatoka; j) planta con varias hojas afectadas
Esquema: Marleny Vargas

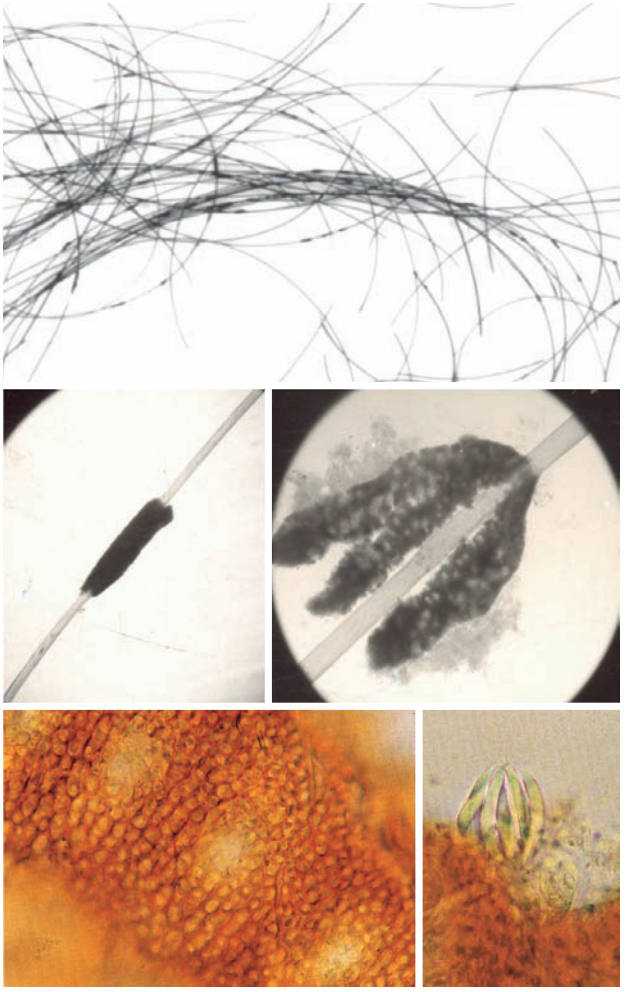


Fig. 10.20. Piedra negra en cabello humano: cabello humano en que se observa la afección con piedra negra (arriba); acercamiento de cabello con piedra negra (centro izq.); la piedra rota donde se observa el estroma con la ubicación de los ascos (zonas redondeadas y más claras) (centro der.); ascos en el estroma (abajo izq.); ascosporas (der.)
Fotografías: LEMM (arriba); Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB), *Micosis humanas, Procedimientos diagnósticos*, p. 30 (izq. abajo y der.)

donde se forman ascos globosos, solitarios, con ocho ascosporas de forma elongada, hialinas, fusiformes con extremos adelgazados y terminadas en un apéndice filiforme (Alexopoulos *et al*., 1996; Herrera & Ulloa, 2004). Dentro de los ascos no se presenta tejido interascal (Cannon & Kirk, 2007).

Orden **Dothideales**

En este orden se ubican cuatro familias (Kirk *et al*., 2008) de las cuales trataremos la familia **Dothioraceae**. Los hongos de este orden presentan usualmente peritecio muchas veces en cavidades del tejido estromático. Generalmente no hay tejido interascal. Los ascos son de forma más o menos cilíndrica, tienen la pared gruesa y son bitunicados. Las ascosporas son generalmente septadas y pueden ser hialinas o pigmentadas.

Familia **Dothioraceae**

Los ascocarpos son de forma globosa a cojín y pueden ser inmersos a errumpentes presentando un poro grande y de forma irregular; el peridio es grueso y seudoparenquimatoso. Los ascos son de forma clavada y son bitunicados. Las ascosporas pueden ser septadas, unicelulares o muriformes. El género *Dothiora* Fr. es un teleomorfo que presenta las carecterísticas de la familia y sus anamorfos son *Hormonema* Lagerb. & Melin y *Dothichiza*

Lib. Ex Roum. En esta familia también se ubican importantes levaduras negras anamórficas como el género *Aureobasidium* Viala & G. Boyer (v. capítulo 9) del cual hay descritas numerosas especies; *Aureobasidium pullulans* (de Bary) Arnaud, que presenta una distribución mundial se aísla de suelo, hojas y árboles; ha sido aislado como endófito y reportado como un potencial micoherbicida para el control de maleza (Prashanthi & Kulkarni, 2005; Cannon & Kirk, 2007).

Orden **Myriangiales**

De las dos familias que se encuentran en este orden sólo trataremos la familia **Elsinoaceae** (Lumbsch & Huhndorf, 2007). Las especies de este orden presentan estroma costroso o pulvinado formado de células seudoparenquimatosas subhialinas a marrón y de pared delgada. En este estroma se forman las cavidades o lóculos no ostiolados que van a contener un asco. El ascostroma es de crecimiento indeterminado. Los ascos son dehiscentes, globosos o clavados y las ascosporas de una o varias células (dictio o fragmoascosporas), pálidas o rojizas. Los anamorfos corresponden a hongos "Coelomycetes" que forman acérvulo. Se aíslan a partir de hojas y de insectos y algunos son micoparásitos (Alexopoulos *et al.*, 1996; Kirk *et al*., 2001).

Familia **Elsinoaceae**

Género ***Elsinoë*** Racib.

Esta familia comprende once géneros (Kirk *et al.*, 2008); sólo nombraremos el género *Elsinoë* Racib., que está asociado con enfermedades de hojas, tallos y vainas de diferentes plantas en las que produce lesiones costrosas como roñas en cítricos y aguacates, y antracnosis en uvas y frambuesas, su anamorfo pertenece al género *Sphaceloma* de Bary (Agrios, 2005). *Elsinoë* está distribuido principalmente en los trópicos (Cannon & Kirk, 2007; Hanlin, 1992).

El ascocarpo es costroso redondo o elongado, emergente, compuesto de una pared gelatinosa delgada o seudoparenquimatosa, abriéndose por la superficie, no tiene tejido interascal. Los ascos que están distribuidos irregularmente en ascostromas seudoparenquimatosos simples o complejos y no se observan con frecuencia en cultivos, son de forma globosa, sacciforme, fisitunicados y no presenta tejido interascal; las ascosporas son hialinas a marrón, presentan septos transversales y longitudinales (dictio y fragmoascospora), no poseen cubierta gelatinosa o apéndice. (Cannon & Kirk, 2007; Hanlin, 1992). Los anamorfos son hongos que en las plantas presentan acérvulos con conidióforos pocos desarrollados o fiálides cortas que producen conidios hialinos unicelulares (fig. 10.21).

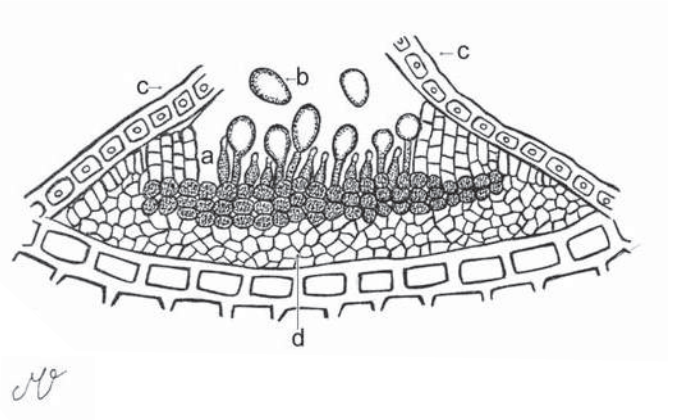


Fig. 10.21. Acérvulo. a) conidióforo corto; b) conidio hialino; c) tejido vegetal; d) tejido fúngico
Esquema: Marleny Vargas

Entre las especies del género encontramos a *E. fawcetii* Bitanc. & Jenkins que produce roña en cítricos, *E. ampelina* Shear que causa antracnosis en las uvas. Swart *et al.* (2001) describen tres especies nuevas (*E. banksiae* Pascoe & Crous*, E. leucospermi* L. Swart & Crous*, E. proteae* Crous & L. Swart) de aislamientos procedentes de Australia, Sudáfrica y Zimbabue y que son patógenas de diferentes plantas.

Subclase **Pleosporomycetidae**

El ascocarpo es un peritecio, cleistocecio o **histerotecio**; este útlimo ascocarpo presenta forma de bote alargado y se abre al madurar mediante una fisura longitudinal exponiendo el himenio con ascos bitunicados. Estos ascocarpos tienen forma de concha, globosos, esféricos, de cono invertido, ovoides, ovopiriforme, conoide, doliforme y dimidiado, y son inmersos, emergentes o superficiales, con respecto al sustrato. El hamatecio está formado por seudoparáfisis anchas o estrechas y entrelazadas y delicuescentes en la madurez en algunos casos. Los ascos son bitunicados y generalmente basales, cilíndricos, clavados u oblongos. Las ascosporas son variables en forma, color y septación, usualmente presentan asimetría bipolar pero algunas son simétricas (Schoch *et al.,* 2006).

De acuerdo con Hibbett *et al.* (2007) esta subclase comprende un orden: **Pleosporales**.

Orden **Pleosporales**

En este orden según Kirk *et al.* (2008), se ubican el mayor número de familias (23) de la clase Dothidiomycetes. Comprende patógenos de plantas muy conocidos. Este orden hasta el momento se considera monofilético y está bien soportado por trabajos de filogenia molecular. Consideraremos tres familias que según Lumbsch & Huhndorf (2007) están bien soportadas en este orden aunque Schoch *et al.* (2006) y Webster & Weber (2007) consideran que no lo están.

Los miembros de este grupo se caracterizan por el tipo de centro que presentan; tienen ascostroma multiloculado o en forma de seudotecio, los ascos que nacen en la base del lóculo se desarrollan entre seudoparáfisis. Las ascosporas son hialinas u oscuras según las especies. Pueden ser saprótrofos, patógenos de plantas, terrestres o acuáticas y algunos forman líquenes (Alexopoulos *et al.,* 1996; Schoch *et al.,* 2006; Webster & Weber, 2007).

Trataremos las familias **Phaeosphaeriaceae**, **Pleosporaceae** y **Venturiaceae**.

Familia **Phaeosphaeriaceae**

Cannon & Kirk (2007) mantienen la separación de los géneros *Phaeosphaeria* I. Miyake y *Leptosphaeria* Ces. & De Not en dos familias distintas de acuerdo con caracteres morfológicos. Aquí seguimos a Lumbsch & Huhndorf (2007) los cuales ubican dentro de la familia Phaeosphaeriaceae los géneros *Phaeosphaeria* y *Leptosphaeria*, además de otros géneros como *Nodulosphaeria* Rabenh.

El género *Leptosphaeria* Cesati & De Notaris, se caracteriza porque sus miembros se encuentran en el suelo, sobre frutas, hojas y tallos que inician su proceso de descomposición, y por lo tanto son principalmente saprótrofos aunque algunos pueden ser parásitos débiles; algunas especies han sido reportadas de micosis humanas, micetomas o feohifomicosis. En el grupo se presentan seudotecios cónicos y aplanados en la base, de color oscuro; los ascos que se forman entre las seudoparáfisis son bitunicados, elongados y la endotúnica es más delgada hacia el ápice. Las ascosporas son hialinas a marrón, presentan gran número de septos transversales y son descargadas sucesivamente (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Leptosphaeria avenaria G.F. Weber produce la roña de la avena; *L. maculans* (Desm.) Ces. & De Not. cuyo anamorfo es *Phoma lingam* (Tode) Desm, produce la pudrición seca del nabo y chancro en las crucíferas; *L. senegalensis* Segretain, Baylet, Darasse & Camain, ha sido registrada como agente de micetoma en África (Herrera & Ulloa, 2004; Webster & Weber, 2007).

Familia **Pleosporaceae**

Los ascostromas de esta familia son en su mayoría seudotecios inmersos en el sustrato donde crece el hongo y presentan seudoparáfisis difíciles de observar en la madurez. Las ascosporas pueden tener uno o varios septos y en algunos casos son dictioascosporas. Su hábitat no sólo es terrestre sino que se pueden encontrar en ambientes marinos. Hay un número importante de especies que son parásitos de animales y de varios tipos de plantas; otros son endófitos. Entre los géneros de esta familia tenemos *Cochliobolus* Drechsler, *Pleospora* Rabenh. ex Ces. & De Not., *Pyrenophora* Fr. y *Lewia* M.E. Barr & E.G. Simmons. Los teleomorfos, generalmente presentan un sólo género de anamorfo (Schoch *et al.,* 2006; Webster & Weber, 2007).

Teleomorfo	**Anamorfo**
Cochliobolus	*Bipolaris* Shoemaker, *Curvularia* Boedijn
Lewia	*Alternaria* Nees Von Esenb. Ex Fries
Pleospora	*Stemphylium* Wallroth
Pyrenophora	*Drechslera* S. Ito

Género ***Cochliobolus*** Drechsler.

Este género presenta ascostroma uniloculado y de tipo seudotecioide, que se forma libre en un estroma columnar o aplanado. El seudotecio es de color marrón oscuro a negro, de forma globosa elipsoide u obpiriforme. Presenta ostiolo con un cuello que puede ser largo o corto. Muchas veces el cuello presenta hifas de color oscuro. La pared del seudotecio está formada por células seudoparenquimatosas. El centro contiene seudoparáfisis septadas y filiformes, ramificadas o no. Los ascos son bitunicados de forma cilíndrica o clavada y contienen de una a ocho esporas. Las ascosporas son filiformes septadas hialinas pero algunas veces ligeramente marrón y a veces también pueden presentar una cubierta gelatinosa enrollada dentro del asco. Su hábitat natural es en plantas herbáceas y a menudo causan enfermedades en ellas (Hanlin, 1992).

Género ***Lewia*** M.E. Barr & E.G. Simmons.

Este género fue descrito por Simmons en 1986 para ubicar los teleomorfos del género *Alternaria*. Estos hongos presentan ascostromas globosos o esferoidales de color oscuro y pared delgada con una papila apical. Son lisos y en cultivo presentan setas. El número de ascos en el

ascostroma varía desde uno a varios y se desarrollan desde la base de esta estructura, ubicándose entre las seudoparáfisis. La forma de estos ascos puede ser subcilíndrica a subelipsoide, rectos o a veces ligeramente curvados dependiendo de si están cerca de las paredes laterales del ascocarpo. Son bitunicados y su pared es relativamente delgada, en ellos se encuentran de cuatro a ocho ascosporas. Las formas juveniles de las ascosporas son clavadas o elipsoides y delgadas, con el tiempo se vuelven subfusoides y con constricciones en los septos. En la madurez pueden presentar de cinco a siete septos transversales y una o dos series de septos longitudinales en los segmentos centrales. Las células terminales sin septo, o con uno longitudinal, oblicuo o en forma de Y (Simmons, 1986).

Género ***Pleospora*** Rabenh. ex Ces. & De Not.

El ascostroma de este género es uniloculado de forma peritecioide y se encuentra inmerso en el tejido del hospedero. Este seudotecio es de color marrón a negro con ostiolo y una corta papila ostiolar. La pared está formada por células seudoparenquimatosas siendo las de la capa externa angulares de pared gruesa y color oscuro, la capa interna de células es hialina y aplanada. El centro contiene numerosas seudoparáfisis ramificadas filiformes. Los ascos son bitunicados, cilíndricos a clavados con un corto pie y contienen de seis a ocho ascosporas que presentan septos longitudinales y transversales siendo su forma elipsoidal, oblonga a clavada y ubicándose unas sobre otras en el asco. Las paredes pueden ser lisas o verrucosas y de color amarillo a marrón. Algunas veces pueden tener cubierta gelatinosa. Su hábitat natural son hojas y tallos de plantas herbáceas aunque a veces pueden encontrarse en árboles (Hanlin, 1992).

Género ***Pyrenophora*** Fr.

El ascostroma es uniloculado y peritecioide solitario inmerso o emergente y a veces casi superficial. El seudotecio es de color negro, globoso algunas veces aplanado, elipsoidal u obpiriforme; presenta ostiolo con una papila pequeña con setas de color oscuro en la parte superior. La pared del ascostroma es de seudoparénquima siendo las células exteriores de color marrón oscuro y pared gruesa, y las internas de pared delgada y hialina. El centro contiene seudoparáfisis filiformes y ramificadas que se anastomosan. Los ascos son bitunicados con pared gruesa de forma ampliamente clavada, con un corto pie y con un anillo apical inamiloide. El número de ascosporas varía y puede contener entre dos y ocho ascosporas. Las ascosporas presentan septos transversales y longitudinales; o irregularmente con un septo transversal con pequeñas constricciones, su color puede ser amarillo pálido a amarillo marrón y a veces son hialinas. La pared es lisa o ligeramente verrucosa con o sin cubierta gelatinosa. Su hábitat es en hojas y tallos de plantas herbáceas y a menudo son parásitos causando diferentes enfermedades en las plantas (Hanlin, 1992).

Género ***Leptosphaerulina*** McAlpine de ubicación incierta en la clase Dothideomycetes

Describiremos este género por ser frecuentemente aislado de diferentes sustratos en Colombia. Se caracteriza por tener un ascostroma uniloculado con ostiolo. Su forma es peritecioide y se presenta inmerso en el tejido del hospedero. En la madurez, el ápice emerge del sustrato. El seudotecio está compuesto de seudoparénquima, la capa externa formada por células de pared gruesa y color marrón mientras las interiores son hialinas y de pared delgada. El centro no presenta paráfisis ni seudoparáfisis, el número de ascos dentro de éste es escaso. Son bitunicados con paredes gruesas y ocho ascosporas. Éstas son hialinas de forma oblonga a elipsoide, con septos transversales y longitudinales; estos últimos algunas veces no se presentan en las esporas. La cubierta gelatinosa de las esporas a veces se colorea de marrón con la edad. Su hábitat es en hojas de plantas herbáceas pero es un género saprótrofo (Hanlin, 1992).

Teleomorfo	**Anamorfo**
Leptosphaerulina	*Pithomyces* Arx

Familia **Venturiaceae**

Los hongos de esta familia presentan seudotecios globosos con cuello corto en ascostromas inmersos en el sustrato. El ostiolo puede estar rodeado de setas y los ascos tienen formas ovoides a cilíndricas. Las ascosporas pueden ser hialinas o de color oscuro. En esta familia hay hongos saprótrofos y también parásitos de plantas como *Venturia inaequalis* (Cooke) G. Winter, cuyo anamorfo es *Spilocaea pomi* Fr., que produce la sarna del manzano (*Malus* spp.). Esta enfermedad es más severa en los países con estaciones donde la enfermedad se propaga mediante las ascosporas y está relacionada con la cantidad de lluvia en la primavera. Los seudotecios permanecen en las hojas durante el invierno y al cambiar la temperatura y la humedad son liberadas coincidiendo con el momento en que los árboles de manzano comienzan a presentar los brotes. El micelio de *V. inaequalis* se localiza

entre la cutícula y las células de la epidermis donde producen numerosos conidióforos de su anamorfo, rompiendo la cutícula; cuando las hojas mueren, el micelio crece a través del tejido de las hojas y produce los órganos sexuales (anteridio y ascogonio), ocurre la fertilización y luego la formación de los seudotecios (Agrios, 2005). *V. inaequalis* ataca varias especies del género *Malus*. Otra especie del género *V. pyrina* Aderh, ataca al peral (*Pyrus communis*) (Alexopoulos *et al.,* 1996; Stensvand *et al.,* 2005; Agrios, 2005).

Clase Eurotiomycetes

Es un grupo monofilético que comprende tres subclases mayores bien diferentes, la subclase **Eurotiomycetidae** que comprende la mayoría de los hongos que antes se denominaban "Plectomycetes" por presentar ascocarpo cerrado (cleistotecio), y las subclases Chaetothyriomycetidae y Mycocaliomycetidae, que no se tratarán en este texto y corresponden a un grupo de hongos cuyo ascocarpo es abierto y parecido a los producidos por las clases Dothideomycetes o Sordariomycetes; algunos de estos hongos son liquenizados, otros son micoparásitos y los hay también saprótrofos (Hibbett *et al*., 2007; Kirk *et al.,* 2008).

La distribución de los hongos de esta clase es muy amplia y algunos pueden crecer en ambientes extremos, xerófilos y psicrófilos. Estos hongos son importantes por ser productores de enzimas y metabolitos secundarios tales como antibióticos y micotoxinas; algunos con capacidad fermentativa son utilizados para producir alimentos fermentados sobre todo en el Oriente. En este grupo encontramos patógenos del hombre, animales y plantas. *Aspergillus nidulans* (Eidam) G. Winter es utilizado como organismo de experimentación para estudios de genética (Geiser *et al.,* 2006; Lumbsch & Huhndorf, 2007).

Subclase Eurotiomycetidae

Esta subclase es un grupo monofilético que abarca morfologías muy variadas y comprende los órdenes **Coryneliales**, **Onygenales** y **Eurotiales** (tratados en este texto), y numerosos hongos mitospóricos o anamórficos que por estudios moleculares están relacionados con los hongos de este grupo. Producen ascos dehiscentes de pared delgada, globosos o piriformes. Si se presenta cuerpo fructífero son cleistotecios, aunque algunos presentan gimnotecio y en otros los ascos no están dentro de una estructura. En el cleistotecio y gimnotecio los ascos están distribuidos al azar y no en un himenio. Generalmente, los ascos contienen ocho ascosporas y éstas son unicelulares, esféricas o achatadas en los polos (Geiser & LoBuglio, 2001).

Los organismos de este grupo tienen una distribución geográfica muy amplia, la gran mayoría son saprótrofos, pero algunos pueden ser patógenos de plantas, el hombre y los animales. Pueden degradar la queratina y esto hace que algunos tengan importancia en micología médica por afectar pelo, piel y uñas. Hay que destacar que algunos son importantes en diferentes procesos industriales y numerosas especies son productoras de micotoxinas (Geiser & LoBuglio, 2001).

Orden **Coryneliales**

Este orden según Lumbsch & Huhndorf (2007) y Geiser *et al.* (2006) está muy bien soportado, filogenéticamente ocupa una posición basal dentro de la subclase Eurotiomycetidae y comprende dos familias la Coryneliaceae y la **Eremascaceae** de las cuales sólo trataremos la última. Antes, este orden había sido considerado por Eriksson (2006) y Cannon & Kirk (2007) de ubicación incierta dentro del subfilo Pezizomycotina y la subclase Euromycetidae.

En este orden, los hongos se caracterizan por la presencia de ascos fisitunicados en un ascostroma ascolocular, características que no comparten con ningún otro miembro de la subclase Eurotiomycetidae. La mayoría de los hongos de este orden produce ascos globosos a piriformes, unitunicados o prototunicados. Las ascosporas son unicelulares y esféricas y se descargan en forma pasiva. El ascocarpo no presenta hifas estériles (Geiser *et al*., 2006). La familia Eresmascaceae presenta características muy diferentes a las que se describen en el orden, pues no presenta ascostroma sino ascos desnudos; pero la forma de los ascos y ascosporas es como las descritas para este orden.

Familia **Eremascaceae**

De acuerdo con Eriksson (2006) esta familia posee un género y dos especies, *Eremascus albus* Eidam y *E. fertilis* Stoppel que se caracterizan por presentar ascos desnudos. En el micelio presentan septo simple con corpúsculos de Woronin, típico de los "Plectomycetes". *Eremascus fertilis* es un moho que crece bien en concentraciones altas de azúcar (40%) por eso se ha aislado principalmente de alimentos; es homotálico y el micelio es hialino y septado con un núcleo en cada segmento. Forma gametangios en hifas ascógenas enroscadas (fig. 10.22), que se fusionan y aumentan de tamaño. En ellas ocurre

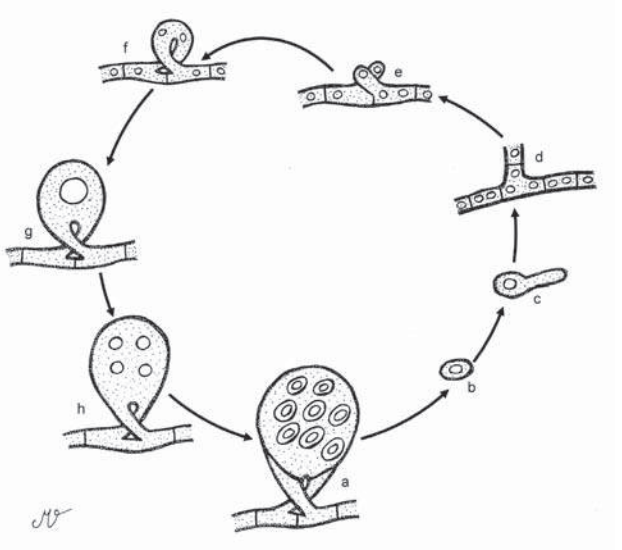


Fig. 10.22. Ciclo de vida sexual de *Eremascus* sp. a) asco con ocho ascosporas; b) ascosporas; c) ascosporas germinando; d) micelio; e) formación de gametangios; f) plasmogamia; g) cariogamia; h) meiosis
Esquema: Marleny Vargas

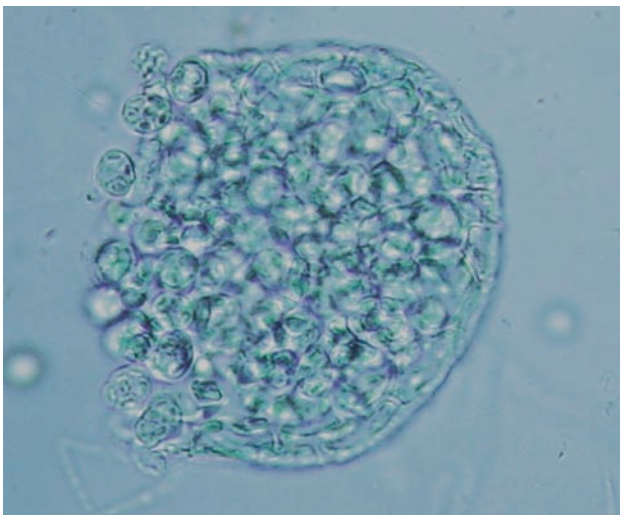


Fig. 10.23. Cleistotecio de *Emericella nidulans*
Fotografía: LAMFU

la cariogamia, meiosis y mitosis adicional para formar ocho ascosporas en el asco, éstas son dispersadas en forma pasiva (Alexopoulos *et al.*, 1996; Eriksson, 2006; Webster & Weber, 2007); los ascos desnudos son más o menos globosos de pared delgada y las ascosporas son hialinas, lisas, presentando una sola célula. El anamorfo es similar al género *Chrysosporium* Corda.

Orden **Eurotiales**

En este grupo se ubican hongos muy comunes que incluyen especies importantes cuyos anamorfos son *Aspergillus* Micheli y *Penicillium* Link. La gran mayoría son saprótrofos aunque puede haber patógenos del hombre, animales y plantas; algunos son capaces de dañar alimentos por ser xerofílicos, psicrófilos o termotolerantes. Los conidios de estos hongos se pueden encontrar en muestras de suelo, agua, rizosfera, aire y en el exterior e interior de las construcciones. Aunque algunos autores consideran que en este orden sólo está la familia **Trichocomaceae**, hoy se considera que las familias Monascaceae y Elaphomycetaceae (no tratadas en este texto) también pertenecen a este orden (Eriksson, 2006; Lumbsch & Huhndorf, 2007).

Este grupo que puede ser confundido con los Onygenales, presenta ascos libres en el micelio o en ascocarpos sésiles o estipitados, principalmente en cleistotecios. Los ascos son de esféricos a ovoides y dehiscentes. Las ascosporas son unicelulares, globosas, esféricas, lisas o reticuladas, algunas veces con apéndices o anillos ecuatoriales. La fase asexual es en general por producción de conidios a partir de células conidiógenas tipo fiálide (Geiser & LoBoglio, 2001; Webster & Weber, 2007).

Familia **Trichocomaceae**

Algunos de los géneros de la familia son *Byssochlamys* Westling, *Emericella* Berkeley, *Eupenicillium* F. Ludwig, *Eurotium* Link, *Fennellia* B.J. Wiley & E.G. Simmons, *Neosartorya* D. Malloch & R. F. Cain, *Penicilliopsis* Solms, *Talaromyces* C.R. Benjamin, y *Thermoascus* Miehe, que corresponden a los hongos con mayor diversidad y más ampliamente distribuidos, pues aquí se encuentran los teleomorfos de los géneros *Aspergillus*, *Penicillium* y algunos *Paecilomyces* Bainier.

La familia produce ascos en una estructura hifal suelta, algunas veces llamada **prototecio** que se observa como un conjunto de ascos no organizados, con forma más o menos esférica en el género *Byssochlamys* Westling y en cleistotecios muy variados en su tipo y que van desde un entramado de hifas con pared o peridio de seudoparénquima, denominados **gimnotecio**, en el género *Talaromyces*; en *Emericella* los cleistotecios (fig. 10.23) tienen un peridio que se destaca por tener una capa externa de células estromáticas de función desconocida denominadas **células de Hülle** (fig. 10.24) que tienen distintas formas en diferentes especies. Los cleistotecios pueden estar rodeados de un estroma o no, en *Eupenicillium* las paredes consisten de seudoparénquima; en algunas especies la reproducción sexual presenta gametangios funcionales y, en otros, el anteridio no es funcional (Alexopoulos *et al.*, 1996; Geiser *et al.*, 2006).

Teleomorfo	Anamorfo
Byssochlamys	*Paecilomyces* (en numerosas especies)
Thermoascus crustaceus (Apinis & Chesters) Yaguchi, Someya & Udagawa	*Paecilomyces*
Eupenicillium *Talaromyces*	*Penicillium*
Eurotium *Emericella* *Fennellia* *Neosartorya*	*Aspergillus*

Tabla 10.1. Teleomorfos de algunas especies de la familia Trichocomaceae

Género ***Aspergillus*** Micheli

Las especies del género *Aspergillus* (anamorfo) son muy abundantes y están distribuidas en todo el mundo ya que se han adaptado a una gran variedad de nichos. Morfológicamente, las especies de *Aspergillus* se caracterizan por presentar conidióforos no ramificados, sin septos, lisos o rugosos, hialinos o pigmentados, con una célula pie en la base y un estípite de longitud variable que termina en un ensanchamiento de diferentes formas llamado **vesícula**. De la vesícula se originan las fiálides, en el grupo de los uniseriados, o las métulas y de éstas las fiálides en el de los biseriados (figs. 10.25 y 10.26). Los conidios son unicelulares, lisos o rugosos, hialinos y en algunas especies pigmentados (Gams *et al.,* 1998; Samson *et al.,* 2002)

El género tiene gran importancia por los beneficios y por los problemas de diversa índole que afectan al hombre. Algunos metabolitos producidos por estos hongos han sido patentados para sus usos en medicina como es el caso de la lovastatina producida por *A. terreus* Thom que es utilizada comercialmente como droga para bajar el colesterol; además, este género ha sido explotado por la producción de enzimas como las amilasas y ácidos como el cítrico. En Asia algunas especies del género son usadas en la fermentación de la soya para producir salsa de soya y del arroz para producir sake. Otras especies son productoras de aflatoxinas, ocratoxina, patulina y otras micotoxinas; algunos hongos de este grupo pueden ser patógenos humanos y de animales y causar aspergilosis. *A. fumigatus* Fresen, *A. flavus* Link, *A. niger* Tiegh, *A. terreus* y otros son los principales causantes de aspergilosis en humanos, y aunque no son patógenos de plantas producen daños poscosecha en granos y legumbres, principalmente durante el almacenamiento (Klich, 2002).

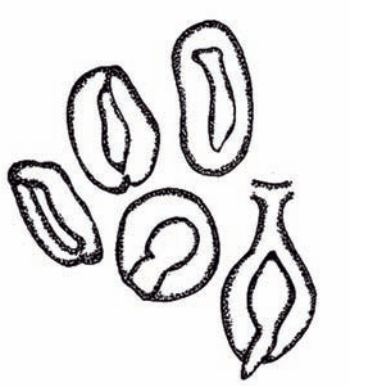


Fig. 10.24. Células de Hülle
Esquema: Marleny Vargas

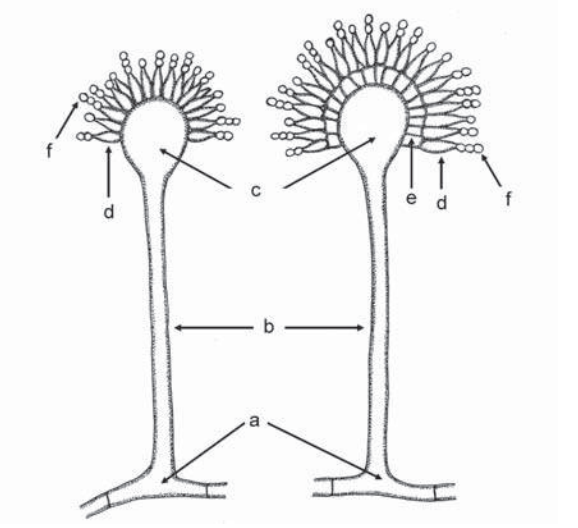


Fig. 10.25. *Aspergillus* sp. a) célula pie; b) conidióforo; c) vesícula; d) fiálide; e) métula; f) conidios
Esquema: Marleny Vargas

Género ***Penicillium*** Link

El género *Penicillium* (anamorfo) comprende un gran número de especies, su presencia en el suelo es ubicua. En el aire y vegetación en descomposición su presencia es menor, se puede decir que son capaces de colonizar prácticamente todos los hábitats terrestres. Morfológicamente, las especies de *Penicillium* se caracterizan por presentar conidióforos penicilados que se describen como monoverticilados (si las fiálides nacen directamente del estípite), biverticilados (cuando tienen una ramificación), terverticilados (cuando tienen dos ramificaciones) y cuaterverticilados (si tienen tres ramificaciones). En ellos se reconoce el estípite que puede ser liso o rugoso, las ramas, la ramulitas, las métulas y las fiálides que pueden

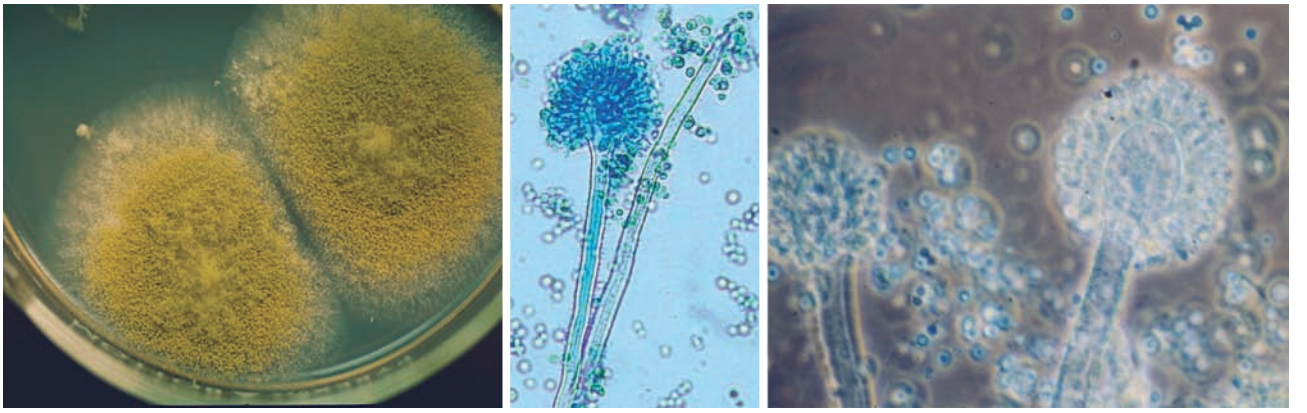


Fig. 10.26. *Aspergillus* sp. colonia en AM (izq.); microscopía *Aspergillus* sp. 40x (centro); microscopía *A. flavus* 100x (der.)
Fotografías: LAMFU

tener forma de botella o ser lanceoladas; las ramificaciones pueden ser simétricas o asimétricas (figs. 10.27 y 10.28). Los conidios que forman cadenas basípetas son unicelulares, hialinos o verdosos, globosos, elipsoides a cilíndricos de paredes lisas o rugosas.

La importancia de este género para los humanos aumentó dramáticamente cuando en 1928 se descubrió la penicilina, introducida como agente terapéutico en los años cuarenta. *P. notatum* Westling fue el primer productor de penicilina pero al encontrar que *P. chrysogenum* Thom producía una mayor cantidad de penicilina, se dió el paso más importante en el desarrollo de esta droga. De una especie de este género, *P. griseofulvum* Dierckx, se obtuvo el primer antibiótico antifúngico, la griseofulvina, para el tratamiento oral de las tiñas, todavía hoy en uso. Industrialmente, algunas especies del género se emplean en la maduración de los quesos como el roquefort (*P. roqueforti* Thom) y el camembert (*P. camemberti* Sopp, Thom). Otras especies son utilizadas en la producción de ácidos orgánicos tales como el ácido fumárico, oxálico, glucónico y gálico o en la producción de enzimas. Como fitopatógenos, atacan plantas de frutos ácidos (*P. italicum* Stoll) y manzanas (*P. expansum* Link) produciendo pudrición blanda de ellos (Pitt, 1979; Alexopoulos *et al.*, 1996; Samson *et al.,* 2002; Agrios, 2005; Webster & Weber, 2007).

En humanos recientemente se registró que *Penicillum marneffei* Segretain, originario del sudeste asiático, produce una micosis de tipo sistémico en personas inmunosuprimidas. Este organismo presenta la característica de ser dimórfico siendo un moho en su hábitat natural y una levadura, que se reproduce por fisión, en las lesiones en el hombre. Los teleomorfos de *Penicillium* se encuentran en los géneros *Eupenicillum* y *Talaromyces* (González, 2007*b*).

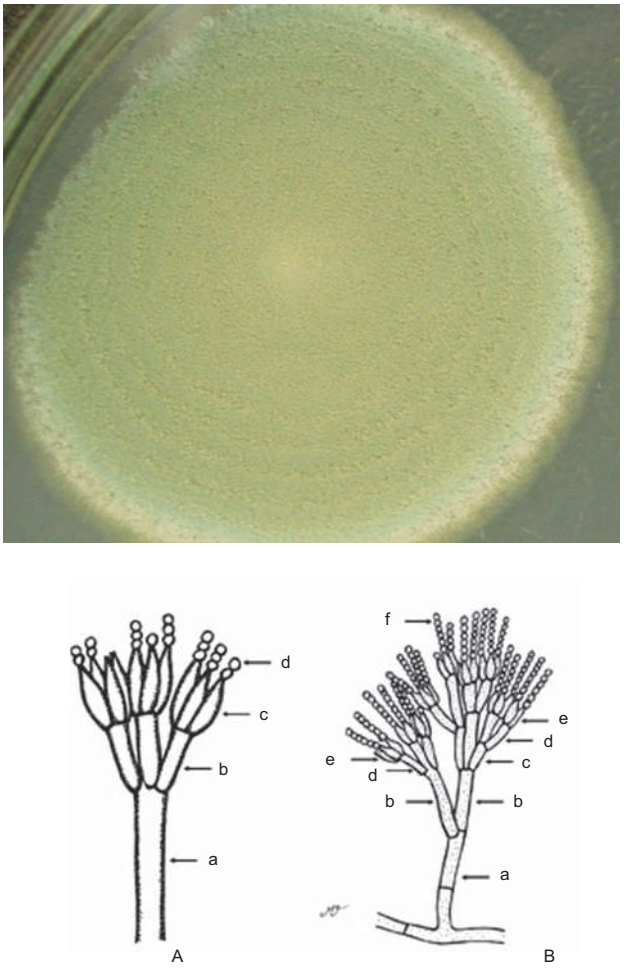


Fig. 10.27. Colonia de *Penicillium* en PDA (arriba); tipos de ramificación (abajo) A. *Penicillium* simétrico: a) conidióforo; b) métula; c) fiálide; d) conidios. B. *Penicillium* asimétrico: a) conidióforo; b) ramas; c) rámula; d) métula; e) fiálide; f) conidios
Fotografía: LAMFU. *Esquema:* Marleny Vargas

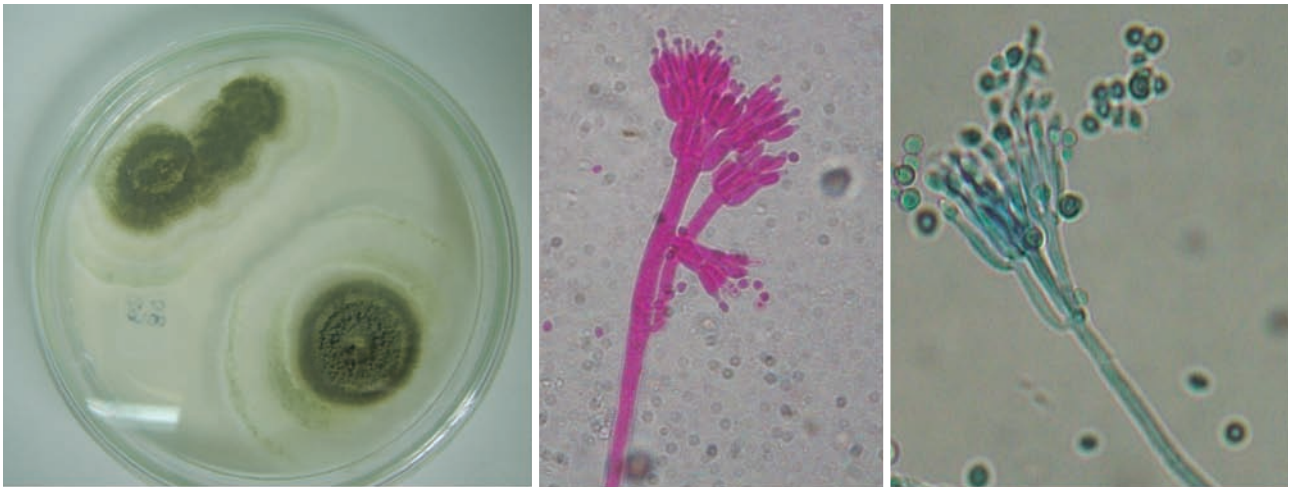


Fig. 10.28. *Penicillium* sp. Colonia en PDA, *Penicillium* asimétrico 40x (izq.); *Penicillium* simétrico 100x (der.)
Fotografías: Camilo Beltrán, Corpoica (CBB) (izq.); LAMFU (der.)

Orden **Onygenales**

Este orden, según Kirk *et al.* (2008), comprende cuatro familias: **Ajellomycetaceae**, **Arthrodermataceae**, **Onygenaceae** y Gymnoascaceae, de las cuales trataremos las tres primeras.

Los miembros de este orden se caracterizan por poseer ascocarpos variables que van desde ascostromas macroscópicos a formas más reducidas como cleistotecios y gimnotecios; los peridios del cleistotecio son muy variables a menudo compuestos de hifas con formas definidas. Las ascosporas son unicelulares. La conidiogénesis de los anamorfos de este grupo es casi exclusivamente tálica, ya sea holotálica de formas características, artroconidios o aleurioconidios. Muchos son capaces de degradar la queratina y son patógenos de vertebrados incluyendo el hombre; en este grupo se encuentran los dermatofitos agentes de micosis superficiales en el hombre y muchos animales domésticos y salvajes; y algunos de los hongos productores de micosis sistémicas. Aparte de estos patógenos, la mayoría de hongos de este grupo son saprótrofos y se aislan del suelo (Currah, 1985; Untereiner *et al*., 2004; Geiser *et al*., 2006).

Familia **Ajellomycetaceae**

El género *Ajellomyces* McDonough & A.L. Lewis se encuentra en esta familia que fue erigida por Untereiner (2004). Las especies *A. capsulatus* (Kwon-Chung) McGinnis & Katz y *A. dermatitidis* McDonough & A.L. Lewis tienen como anamorfos *Histoplasma capsulatum* Darling y *Blastomyces dermatitidis* Gilchrist & W.R. Stokes, son importantes agentes etiológicos de micosis sistémicas.

Los hongos pertenecientes a esta familia presentan gimnotecios agregados o separados, de forma globosa a estelada, de color marrón claro, con ornamentación helicoidal o lisa; el peridio está formado por hifas fragmentadas de diámetro uniforme, y a veces con constricciones en los septos. Los ascos que son evanescentes, pueden ser globosos, subglobosos o piriformes y las ascosporas son hialinas, más o menos globosas y no presentan poro germinativo. Los anamorfos presentan aleurioconidios (Untereiner *et al*., 2004).

Ajellomyces capsulatus (Kwon-Chung) McGinnis & Katz es un hongo heterotálico y el gimnotecio está formado por hifas enrolladas que salen en forma radial desde un punto común en la base del ascocarpo; este cuerpo fructífero se diferencia del de *A. dermatitidis* McDonough & A.L. Lewis por presentar hifas ramificadas, irregularmente curvadas y sin constricciones en los septos, que nacen de las hifas enrolladas. El gimnotecio maduro es globoso y posee un pigmento de color marrón-amarillo muy pálido y su tamaño varía entre 80 y 250 µm de diámetro; los ascos son piriformes y las ascosporas, en número de ocho, son globosas, hialinas, lisas y de 1.5 µm de diámetro (Rippon, 1988).

Histoplasma capsulatum Darling es el anamorfo de *A. capsulatus.* Se aísla de pacientes con histoplasmosis, y del suelo; de los pacientes es más frecuente aislar la cepa (-) y del suelo se aíslan en la misma proporción cepas (+) y (-). Este hongo es dimórfico, crece como levadura en los tejidos del hospedero y a 37 °C (fig. 10.29) en agar sangre, y crece como un hongo micelial en su hábitat natural, o en cultivo a temperaturas menores de 30 °C (fig. 10.30).

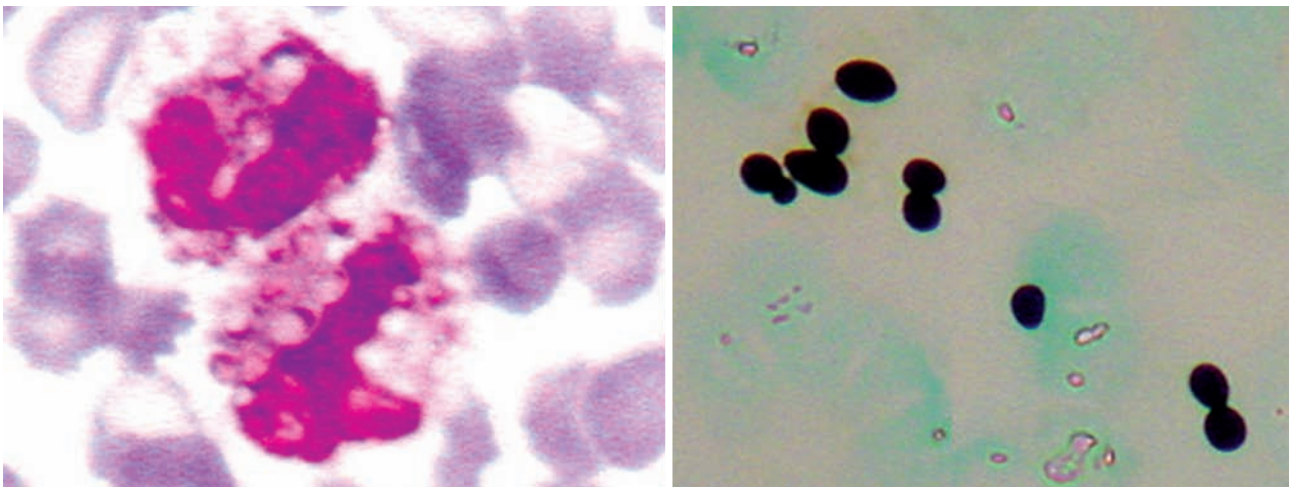


Fig. 10.29. *Histoplasma capsulatum* a 37 °C. Frotis coloreado con HE 100x, donde se observa el hongo dentro de macrófagos (izq.); frotis coloreado con plata metenamina 100x, se observan levaduras fuera de las células (der.)
Fotografía: LAMFU

En su fase micelial se caracteriza por presentar hifas delgadas y septadas; macroconidios unicelulares, redondos a piriformes, tuberculados, hialinos, de 8-14 µm y microconidios unicelulares, esféricos a ligeramente elongados, de 2-4 µm, muy abundantes en los aislamientos primarios a partir de muestras de pacientes; estos microconidios al ser inhalados constituyen la particula infectante (Rippon, 1988).

En el orden Onygenales y en la familia Ajellomycetaceae se ubica por estudios de biología molecular la especie *Paracoccidioides brasiliensis* (Splend.) F.P. Almeida, agente causal de la paracoccidioidomicosis, una micosis sistémica presente en la mayoría de los países de América Latina desde México hasta Argentina, a excepción de Chile y las islas del Caribe (Rippon, 1988; Restrepo, 1990).

Paracoccidioides brasiliensis es el agente causal de la paracoccidioidomicosis. Se acepta que la infección primaria es pulmonar y de allí se disemina a mucosas, piel y otros órganos. Este hongo es dimórfico y en cultivos a 37 °C y en el tejido del hospedero crece como una levadura con diámetro entre 4-30 µm, de pared gruesa y que presenta gemación múltiple (fig. 10.31). A temperaturas menores de 26 °C crece en medios usuales utilizados en el laboratorio como un hongo micelial con hifas delgadas y a veces presentando clamidosporas. Según trabajos realizados en la Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB) de Medellín, Colombia, algunos aislamientos cultivados en medios muy pobres pueden originar tres tipos de conidios como artroconidios intercalares con una protuberancia, artroaleurioconidios y aleurioconidios; el tamaño de estos conidios es pequeño (de 3.5 a 5 µm) (fig. 10.32), lo que hace que puedan llegar a los alveolos pulmonares (Brummer *et al.,* 1993; Cano, 2007).

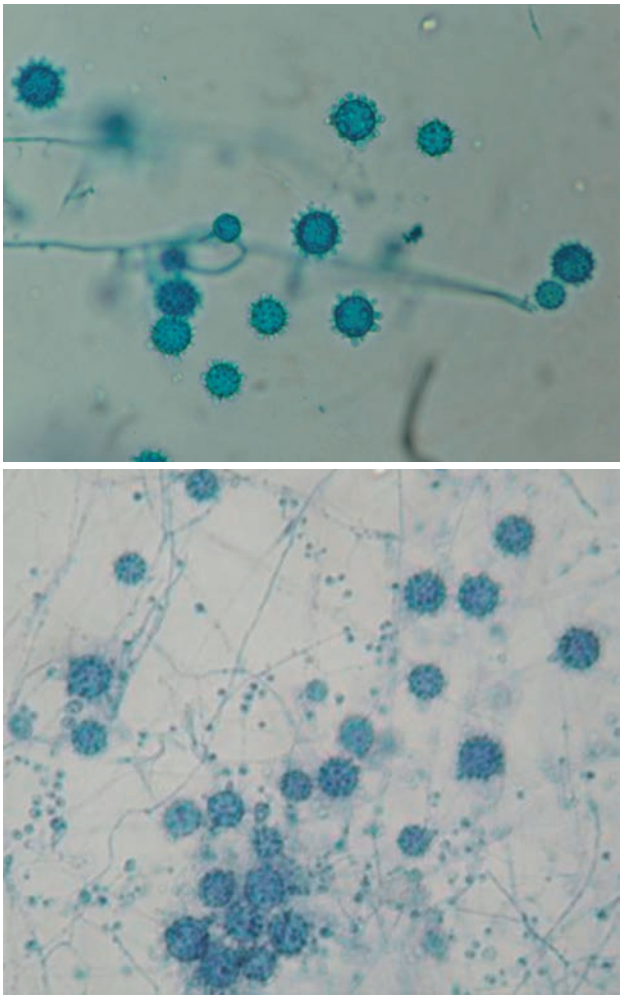


Fig. 10.30. *Histoplasma capsulatum a* 25 °C. Macroconidios (arriba); microconidios y macroconidios (abajo)
Fotografía: CIB

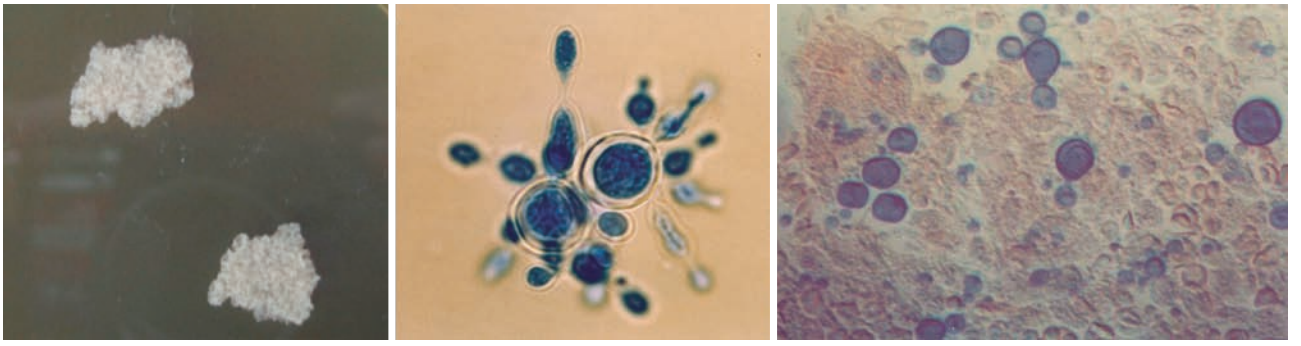


Fig. 10.31. *Paracoccidiodes brasiliensis.* Colonia a 37° (izq.); cultivo a 37 °C (centro); examen en fresco con KOH de mucosa oral (der.)
Fotografías: tesis de doctorado de Ana María García (izq.); LAMFU (der.)



Fig. 10.32. *Paracoccidiodes brasiliensis.* Cultivo a 25° (izq.); conidios producidos en medio pobre a temperatura menores de 26 °C (centro); conidio con mayor aumento coloreado con azul de lactofenol (der.)
Fotografías: Ana María García (izq. y der.); CIB (centro)

Familia **Arthrodermataceae**

En esta familia se ubican los dermatofitos agentes etiológicos de las tiñas del hombre y los animales de sangre caliente y numerosos hongos del suelo, entre los que se encuentran las especies del género *Ctenomyces* Eidam. Como ejemplo de algunos dermatofitos de esta familia nombraremos a *Arthroderma benhamiae* Ajello & S.L. Cheng y su anamorfo *Trichophyton mentagrophytes* (C.P. Robin) Sabour; *Arthroderma vanbreuseghemii* Takashio y su anamorfo *T. mentagrophytes; Arthroderma gypseum* (Nann.) Weitzman, McGinnis, A.A. Padhye & Ajello y su anamorfo *Microsporum gypseum* (E. Bodin) Guiart & Grigoraki; *Arthroderma otae* (A. Haseg. & Usui) McGinnis, Weitzman, A.A. Padhye & Ajello y su anamorfo *M. canis* E. Bodin ex Guég. Hay que notar que un anamorfo puede corresponder a más de un teleomorfo. Estos hongos son heterotálicos y sólo forman la estructura de reproducción sexual al ponerse en contacto las dos cepas compatibles.

Morfológicamente, el teleomorfo es un ascocarpo de tipo cleistotecial denominado gimnotecio. El gimnotecio es pequeño, compuesto por un entramado de hifas terminadas en apéndices; ascos pequeños de forma globosa, sacciforme, pared delgada y dehiscente. Poseen ascosporas unicelulares de forma más o menos achatada, paredes lisas y carecen de cubierta gelatinosa (Cannon & Kirk, 2007).

De los cinco géneros ubicados en esta familia según Kirk *et al*. (2008), describiremos los géneros *Arthroderma*, *Epidermophyton*, *Microsporum* y *Trichophyton*.

Género ***Arthroderma*** Currey.

Las especies del género *Arthroderma* son heterotálicas y sus ascocarpos se caracterizan por ser gimnotecios que sólo se forman entre talos compatibles, son de color marrón-amarillo muy pálido, de 300-600 µm de diámetro. Las hifas peridiales terminan en células romas, puntiagudas o en espiral, son generalmente verticiladas o ramificadas en forma dicótoma y sus células son cortas y ensanchadas en los extremos, de pared gruesa y espinosa, con constricciones en el medio y en los septos. Los ascos contienen ocho ascoporas, son prototunicados, globosos y tienen un tamaño de 3.6-6 x 4.2-7.2 µm.

Las ascosporas son unicelulares, hialinas o ligeramente pigmentadas y miden 1.5-1.8 x 2.5-2.8 µm (Currah, 1985; Rippon, 1988; Arango, 2007).

Los anamorfos de estos hongos pertenecen a los géneros *Trichophyton* Malmsten, *Microsporum* Gruby y *Epidermophyton* Sabouraud. A este último género no se le conoce el teleomorfo pero por biología molecular ha sido ubicado dentro de la familia Arthrodermataceae (Arango, 2007). Una característica de algunas especies de estos anamorfos es la presencia de estructuras somáticas especiales tales como las hifas en raqueta, hifas en cuernos de venado, hifas en espiral (fig. 10.33) y los cuerpos peptinados (Rippon, 1988).

Género ***Epidermophyton*** Sabouraud.

El género posee una sola especie, *E. floccosum* (Harz) Langeron & Miloch (fig. 10.34), que se caracteriza porque el micelio está formado por hifas delgadas, septadas y hialinas; los macroconidios, usualmente abundantes, tienen forma de bate y su tamaño es de 7-12 x 20-40 µm, con paredes lisas y delgadas. Estos conidios frecuentemente ocurren en grupo. No tienen microconidios y con frecuencia se observan clamidosporas en el micelio (Rippon, 1988).

Género ***Microsporum*** Gruby.

Los hongos de este género poseen micelio formado por hifas hialinas, delgadas, y septadas; los macroconidios son tálicos, fusiformes o en forma de huso con extremos afilados, de pared gruesa y en algunas especies punteada, equinulada o espinosa. Los macroconidios maduros tienen un tamaño de 7-20 x 30-160 µm y el número de septos varía de 1-5 según la especie. La forma de estos macroconidios es importante para determinar las especies (Rippon, 1988). Los microconidios son sésiles o estipitados, clavados, de 2.5-3.5 x 4-7 µm y no constituyen un carácter diagnóstico en la identificación de las especies. De este género hay numerosas especies entre las cuales se encuentran *M. cannis* E. Bodin ex Guég. (fig. 10.35) y *M. gypseum* (E. Bodin) Guiart & Grigoraki (fig. 10.36).

Género ***Trichophyton*** Malmsten.

Las especies de este género poseen micelio formado por hifas hialinas, delgadas y septadas; los microconidios son tálicos, globosos o clavados de 2.5-4 µm de diámetro a clavados o piriformes de 2-3 x 2-4 µm. Estos microconidios y la forma como se agrupan es importante para determinar las especies. Los macroconidios que son escasos son tálicos, elongados, clavados a fusiformes y generalmente



Fig. 10.33. Hifas en espiral de *T. mentagrophytes*
Fotografía: Laboratorio Especializado de Micología Médica

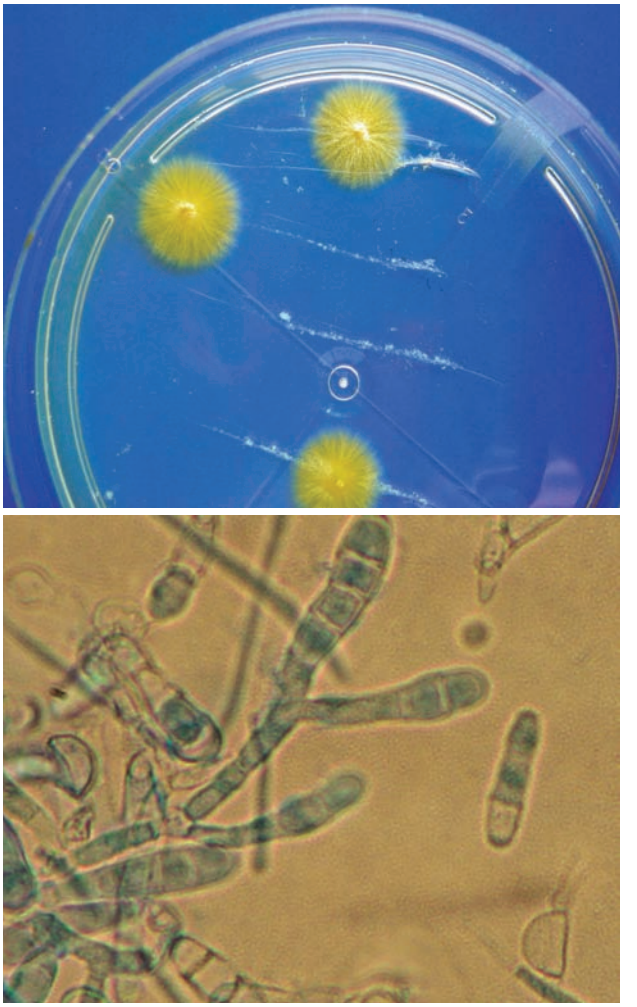


Fig. 10.34. *Epidermomophyton floccosum*. Colonias en Agar Mycosel; morfología microscópica de macroconidios
Fotografía: Laboratorio Especializado de Micología Médica

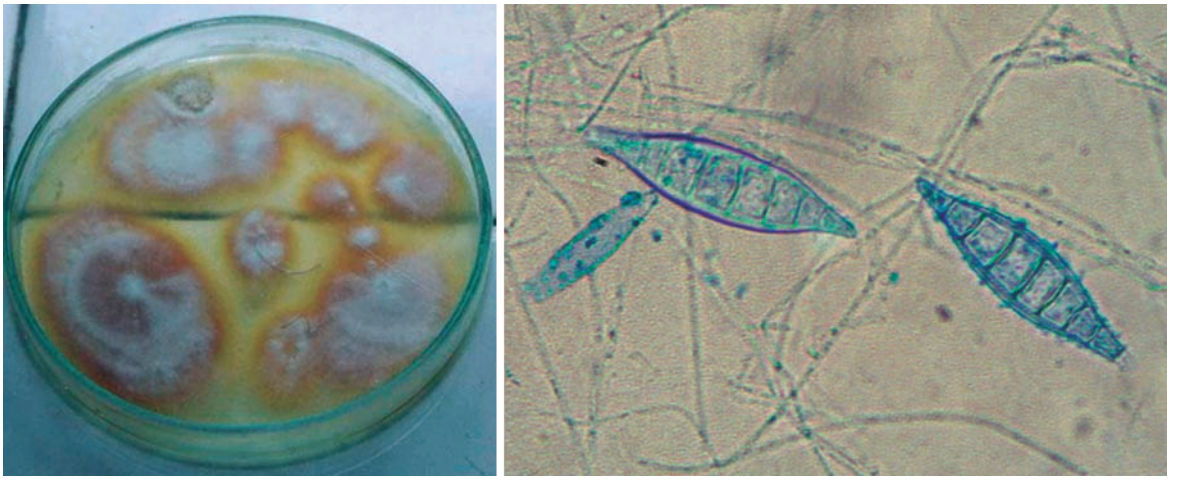


Fig. 10.35. *Microsporum cannis.* Colonias en agar Micosel. (izq.); morfología microscópica de macro y microconidios (der.)
Fotografías: Laboratorio Especializado de Micología Médica; (izq.) LAMFU

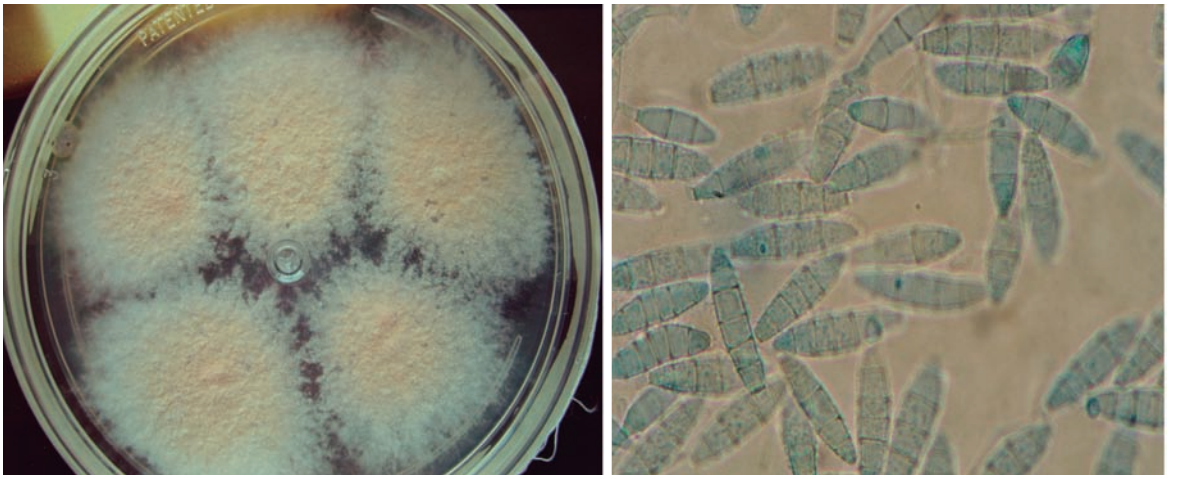


Fig. 10.36. *Microsporum gypseum.* Colonias (izq.); morfología microscópica de macroconidios (der.)
Fotografías: LEMM

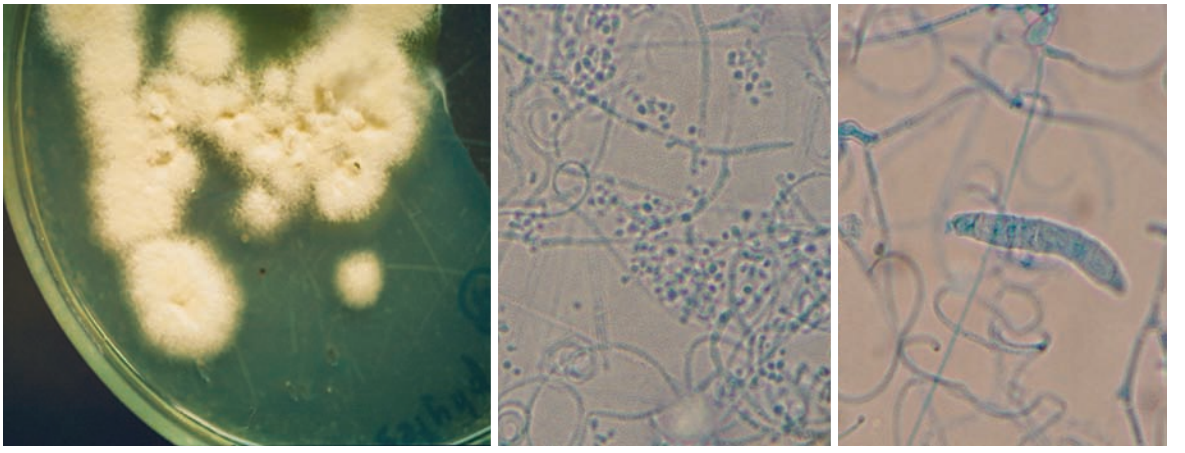


Fig. 10.37. *Trichophyton mentagrophytes.* Colonia en agar Micosel (izq.); microconidios redondos agrupados en racimos (centro); macroconidio (der.)
Fotografías: LAMFU (izq.); LEMM (centro y der.)

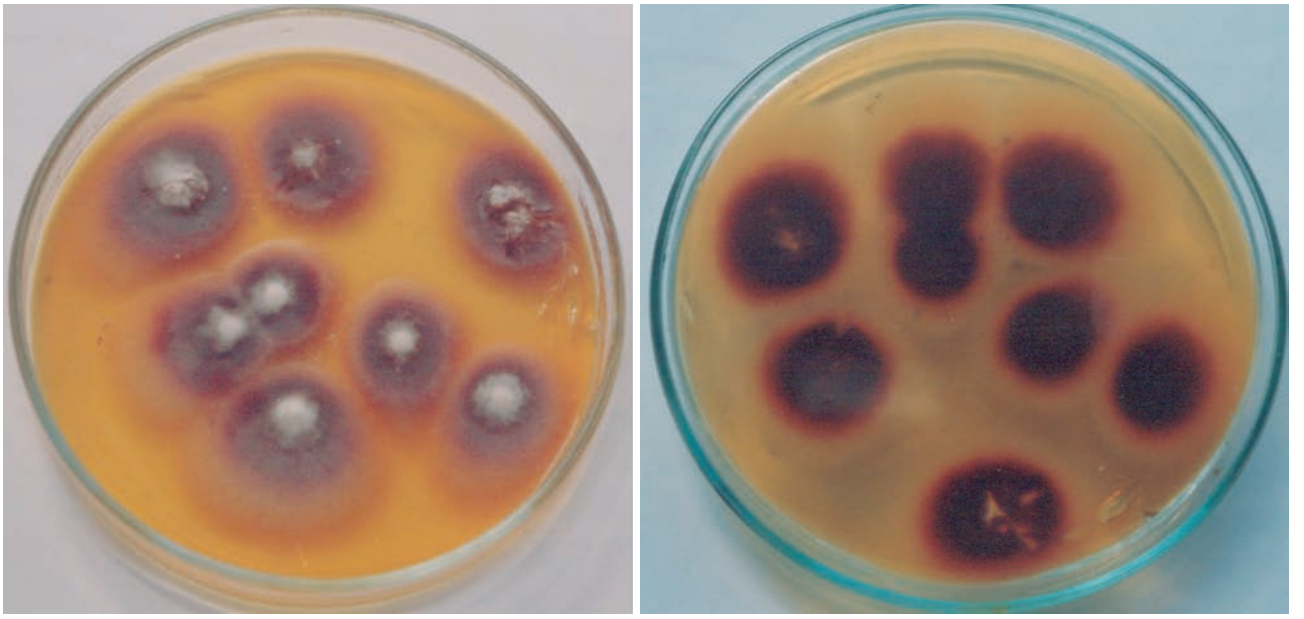


Fig. 10.38. Colonias en agar Micosel de *Trichophyton rubrum*. Anverso (izq.); reverso (der.)
Fotografías: LAMFU

de pared delgada y lisa, con hasta diez septos, el tamaño varía de 4-8 x 8-50 µm (Rippon, 1988). En este género se ubican numerosas especies, una de ellas es *T. mentagrophytes* (C.P. Robin) Sabour. (fig. 10.37) y *T. rubrum* (Castell.) Sabour. (fig. 10.38).

Familia **Ascosphaeraceae**

Según Lumbsch & Huhndorf (2007) filogenéticamente esta familia se ubica hoy en día en el orden Onygenales. Aunque otros autores la ubican en el orden Ascosphaerales (Cannon & Kirk, 2007). La familia es pequeña y con pocas especies. Algunas especies son xerofílicas creciendo en concentraciones de glucosa mayores del 50%. No presentan ascocarpo y algunas tienen hifas ascógenas (Geiser & LoBuglio, 2001).

La familia está representada por el género *Ascosphaera* L.S. Olive & Spiltoir que incluye varias especies descritas, siendo algunas homotálicas y otras heterotálicas. Una de las especies de importancia es *Ascosphaera apis* (Maasen ex Claussen) L.S. Olive & Spiltoir, que ataca a las larvas de las abejas productoras de miel (*Apis mellifica*) produciéndole una micosis denominada cría yesificada o pudrición yesosa. Esta especie tiene micelio septado, es heterotálica y se caracteriza porque en la madurez las ascosporas se unen en grupo formando unas bolas compactas que están encerradas en un quiste hialino. Este quiste no es un cleistotecio pues sólo tiene una pared delgada, aunque dentro de él se desarrollan las ascosporas (Alexopoulos *et al.*, 1996; Geiser & LoBuglio, 2001).

Familia **Onygenaceae**

Los hongos ubicados en esta familia se caracterizan por presentar ascomas del tipo cleistocecio, globosos y en algunas ocasiones con ascostromas grandes y estipitados, hialinos o de colores brillantes. Los ascos evanescentes son globosos de pared delgada. Las ascosporas que son unicelulares pueden ser globosas con extremos achatados o alantoides, de superficies punteadas o reticuladas y de color amarillento. Los anamorfos pueden pertenecer a los géneros *Chrysosporium* y *Malbranchea* (v. capítulo 9) (Cannon & Kirk, 2007).

En esta familia por estudios de filogenia molecular se ubican los anamorfos de los patógenos humanos: *Coccidioides immitis* G.W. Stiles y *Coccidioides posadasii* M.C. Fisher, G.L. Koenig, T.J. White & J.W. Taylor, agentes causales de la **coccidioidomicosis**, una micosis sistémica que puede presentarse como formas severas o leves, que ocurren principalmente en algunas zonas semidesérticas de América del Norte (Restrepo, 2006).

Coccidioides immitis y *C. posadasii* son hongos dimórficos, agentes causales de la coccidioidomicosis, enfermedad que se diagnostica principalmente en el suroeste de Estados Unidos, México, América Central y del Sur. Su hábitat natural son suelos áridos de las regiones antes mencionadas donde crece como un hongo micelial que se reproduce asexualmente por artroconidios enteroártricos de 2,5-4 x 3-6 µm. Infecta al hombre por inhalación de estos conidios y posteriormente se desarrolla en el pulmón como una esférula con endosporos (fig. 10.39).

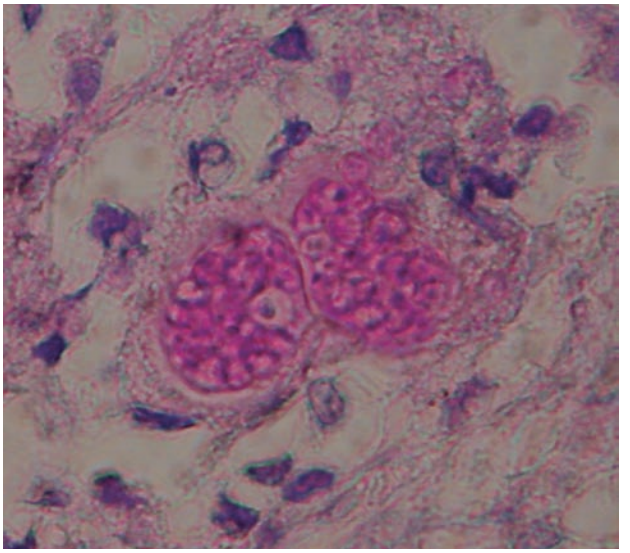


Fig. 10.39. Esférulas compatibles de *Coccidioides immitis.* Frotis coloreado con HE *Fotografía:* LAMFU

Puede producir desde una micosis poco severa hasta una micosis pulmonar severa que puede diseminarse a otros órganos y causar la muerte (Rippon, 1988; Restrepo, 2006).

Por trabajos de biología molecular, desde 1997 se observó que en la especie *C. immitis* existían dos grupos, uno correspondiente a los aislamientos de California y otro correspondiente a los aislamientos de Texas, Arizona, México y Argentina. Fisher *et al.* (2002) describen a *Coccidioides posadasii* que corresponde a los aislamientos de fuera de California. Ambas especies representan clados monofiléticos que recombinan y que pueden diferenciarse por medio de características genéticas y epidemiológicas.

Clase Laboulbeniomycetes

Los estudios recientes de filogenia molecular han permitido aclarar y delimitar grupos de ascomycetes, los cuales tenían una ubicación incierta. Entre estos tenemos el orden Laboulbeniales, un grupo de organismos cuya ubicación había sido controversial desde su descripción a mitad del siglo XIX. Son excepcionales por su morfología inusual, por carecer de micelio en su gran mayoría, la manera particular como realizan las divisiones celulares y su especialización que los lleva a ser ectoparásitos obligados de artrópodos (Weir & Blackwell, 2001).

Los miembros de esta clase pertenecen al filo Ascomycota y hay numerosas especies descritas que presentan una morfología muy característica dependiendo de los artrópodos sobre los cuales crecen, insectos, escarabajos, ácaros y miriápodos (Weir & Blackwell, 2001). Algunas especies tienen preferencia en ciertas partes del cuerpo de los hospederos y varias especies pueden parasitar al tiempo a un hospedero (Benjamin & Shanor, 1952). La gran mayoría de los hongos de este grupo son monoicos pero algunos son dioicos como *Laboulbenia formicarum* Thaxt. (Benjamin & Shanor, 1950).

El número de especies reconocidas en esta clase es de más de dos mil, y por crecer sobre artrópodos, los primeros que los observaron fueron entomólogos a mediados del siglo XIX (1840). En un principio pensaron que eran crecimientos anormales de la cutícula del exoesqueleto del hospedero. Pero en la segunda mitad del siglo XIX algunos micólogos reconocieron que estos organismos eran hongos y por estudios del desarrollo de las esporas se reconoció que pertenecían a los Ascomycota. Por tener unas características tan especiales, Engler en 1898 erige la clase Laboulbeniomycetes como una de las que forman parte de los hongos verdaderos. Otros autores como Barr en 1983 también aceptan este grupo como clase; aunque la gran mayoría considera al grupo como un orden (Weir & Blackwell, 2001; Tavares, 1985; Barr, 1983; Hawksworth *et al.,* 1995.)

Blackwell & Malloch (1989) reconocen estos hongos entre los ascomycetes filamentosos pues señalan que en el género *Pyxidiophora* Bref. & Tavel. produce micelio y forma peritecios, y el desarrollo del asco y la morfología de las ascosporas es similar a otros hongos del orden Laboulbeniales. Adicionalmente, en el ciclo de vida de *Pyxidiophora* se necesita la asociación con artrópodos para su dispersión. Más adelante por análisis de SSU rDNA (subunidad pequeña del ADN ribosomal) se confirmó la evidencia aportada por los estudios morfológicos y estos organismos quedan definitivamente ubicados como una clase dentro del filo Ascomycota (Weir & Blackwell, 2001). Hibbett *et al.* (2007) consideran dentro de la clase Laboulbeniomycetes dos órdenes, **Laboulbeniales** y **Pyxidiophorales**.

Orden Laboulbeniales

Comprende cuatro familias **Ceratomycetaceae**, Euceratomycetaceae, **Herpomycetaceae** y **Laboulbeniaceae** (Kirk *et al.*, 2001; Lumbsch & Huhndorf, 2007), de las cuales trataremos las que están en negrilla.

Los organismos de este grupo se caracterizan por presentar un talo reducido con células hialinas y otras oscuras. Son de tamaño pequeño variando su longitud entre 50 µm a 1 mm. Los ascos son claviformes y dehiscentes en el peritecio, no se encuentran estructuras estériles

y las ascosporas presentan dos células, de color oscuro para servir de fijación al artrópodo hospedero a través de una **grapa** (*holdfast*) (fig. 10.40). A partir de ella, bajo un estricto control de las divisiones celulares, se desarrolla directamente el talo (figs. 10.40 y 10.41) (Benjamin *et al.*, 2004).

La parte principal del talo se denomina **receptáculo** (algunos lo denominan **estroma**) y se origina de la parte basal oscura de la ascospora. Éste consiste de unas pocas a numerosas células que están arregladas en forma uni o multiseriada, o a veces volviéndose parenquimatosa (estroma). Está provisto de un haustorio simple o ramificado usualmente poco aparente. Los haustorios penetran generalmente hasta las células de la epidermis, sin embargo, en algunas especies son menos localizados, penetran y se ramifican en la cavidad corporal del hospedero. Esta célula basal se divide dando origen a varias células que eventualmente van a producir el peritecio y los apéndices secundarios. Otras estructuras son los apéndices primarios que se desarrollan de la parte apical de la ascospora (Benjamin, 1973; Tavares, 1985; Alexopoulos *et al*., 1996; Kirk, 2001).

El ascocarpo que es un peritecio carente de hamatecio, es hialino, ovoide y de paredes delgadas, frecuentemente rodeado por apéndices simples o complejos. Algunos apéndices son estériles, pero otros pueden formar espermacios en forma externa o interna en un anteridio en forma de botella (fiálide). Estos anteridios siempre nacen directamente de las células del receptáculo (Benjamin, 1973; Kirk *et al.,* 2001).

El cuerpo del peritecio y su sistema ascógeno se derivan de una célula o ramificación del receptáculo. La ontogenia de estas estructuras como las del receptáculo involucra a menudo una secuencia de divisiones celulares. El cuerpo del peritecio usualmente consiste de tres células basales y cuatro hileras longitudinales de células dispuestas en cuatro, cinco o en un número indeterminado de hileras. El ascogonio dentro del peritecio está compuesto de tres células de las cuales la superior forma la hifa tricógina y las inferiores originan una, dos, cuatro, ocho o más células ascógenas. Las células ascógenas se desarrollan formando los ascos (Benjamin, 1973; Tavares, 1985; Kirk *et al.,* 2001). Los ascos son claviformes, usualmente contienen cuatro ascosporas, raramente ocho, de pared delgada y dehiscente y emergen del peritecio en pares; lo anterior se presenta tanto para las especies monoicas como dioicas. En algunas especies dioicas puede haber diferencias marcadas en el tamaño de las ascosporas; las esporas que dan orígen al talo femenino son más grandes que las que dan origen al talo masculino. Casi todos presentan cuatro ascosporas hialinas, más o menos

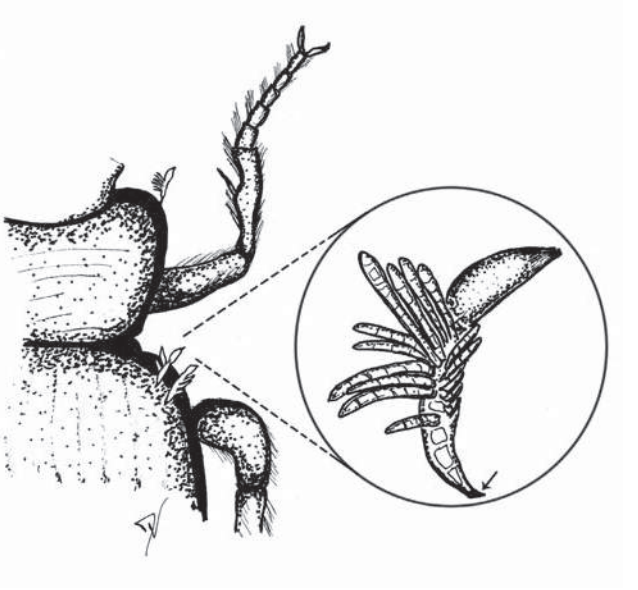


Fig. 10.40. Talos de Labolbeniomycetes adheridos al artrópodo hospedero, a través de un gancho o grapa (flecha)
Esquema: Natalia Vargas

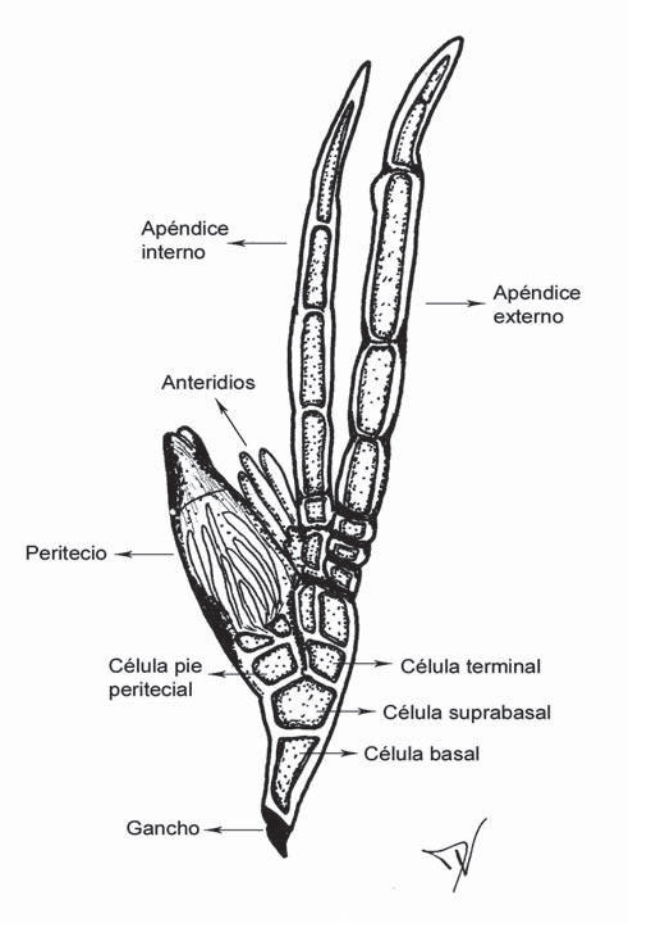


Fig. 10.41. Talo monoico de *Laboulbenia gregaria*
Esquema: Natalia Vargas

en forma de huso, elongadas con un septo que las divide, encontrándose el segmento más largo en la parte basal con una cubierta más gruesa y hialina, que la parte apical. Esta cubierta se considera que interviene en la adhesión al hospedero (Benjamin, 1973; Weir & Hughes, 2002).

Los organismos de este grupo son ectoparásitos de insectos, algunos arácnidos, diplópodos y son cosmopolitas. El hospedero no sufre daños serios por la presencia del hongo, que generalmente no penetra más allá del exoesqueleto de quitina (Benjamin, 1973; Tavares, 1985; Kirk *et al.,* 2001).

Familia **Ceratomycetaceae**

Los organismos ubicados en esta familia presentan estroma (talo), el ascocarpo se forma directamente de células intercalares sucesivas del talo primario. El ascocarpo es un peritecio cuya pared externa está compuesta de células cortas, más o menos iguales; presenta espermacios exógenos formados por delicadas células ramificadas en los apéndices; los ascos presentan cuatro ascosporas con un septo ubicado no en la parte media sino más cerca de la parte basal del asco. Los organismos de esta familia son principalmente monoicos (Cannon & Kirk, 2007). De los 12 géneros y 84 especies que comprende esta familia sólo nombraremos el género ***Ceratomyces*** Thaxter (Benjamin, 1973; Lumbsch & Huhndorf, 2007).

Género ***Ceratomyces*** Thaxter

Este género se caracteriza por presentar receptáculo (estroma) multicelular y el ascocarpo se forma directamente de células intercalares sucesivas a partir del talo primario. En el peritecio pedicelado hay células de más o menos igual tamaño en una fila vertical, sin embargo, las células anchas y las aplanadas se alternan con filas de células conspicuas largas y estrechas. Usualmente son monoicos (Benjamin, 1973; Kirk *et al.,* 2001).

Como ejemplo nombraremos a *Ceratomyces mirabilis* Thaxt. *Thripomyces italicus* Speg. descrito en Argentina en 1915. Se presentan en coleópteros acuáticos del género *Hydrophilidae* (Benjamin, 1973; Tavares, 1985; Kirk *et al.,* 2001; Herrera & Ulloa, 2004).

Familia **Laboulbeniaceae**

Es la familia con mayor número de géneros descritos, 126 y con 1931 especies (Kirk *et al*., 2008). Se caracteriza por presentar un talo primario con apéndice lateral del cual se originan sucesivamente las células que van a dar origen al ascocarpo el cual se compone de una estructura haustorial negra que sujeta el hongo a su hospedero y un talo secundario oscuro. El ascocarpo se forma directamente de células sucesivas de los apéndices laterales del talo primario. El peritecio presenta formas piriformes a ovoides, con paredes externas formadas por células generalmente largas y desiguales, delgadas y translúcidas. Los espermacios son endógenos formados dentro del anteridio. Los anteridios son simples con una sola abertura hacia afuera más o menos en forma de botella, formados sobre las células de los apéndices o del receptáculo. Las células de los apéndices se pueden convertir directamente en anteridios. La pared externa del ascocarpo está formada por células grandes y de diferente tamaño y forma. Los ascos presentan cuatro ascosporas con un septo que está más abajo de la parte media de la espora. Usualmente son especies monoicas (Benjamin, 1973; Kirk *et al.,* 2001). Los ascos que tienen cuatro esporas, son de pared delgada dehiscente sin tener ninguna estructura en el ápice; las ascosporas son hialinas, elongadas con un septo que no se forma en la parte media y están rodeadas por una cubierta gelatinosa que le permiten la unión a su hospedero (Cannon & Kirk, 2007).

Como ejemplo nombraremos el género ***Laboulbenia*** Mont & C.P. Robin. cuyos hospederos son varios órdenes de insectos y algunas especies de ácaros asociadas a estos insectos.

Género ***Laboulbenia*** Mont. & C.P. Robin

Este género se caracteriza porque el apéndice primario o sus ramas laterales se convierten en ramas anteridiales con estructuras en forma de botellas (fiálides) que producen espermacios. En algunas especies los apéndices pueden ser estériles. Los apéndices secundarios se forman a partir de las células del receptáculo. El peritecio se desarrolla a partir de células del receptáculo y por medio de divisiones sucesivas se desarrolla el órgano femenino (carpogonio) compuesto por tres células de las cuales la terminal forma la hifa tricógina. Las células basales del **carpogonio** eventualmente forman el ascogonio. Se han encontrado espermacios pegados a la hifa tricógina y por tanto se acepta que ocurre plasmogamia y meiosis. La mayoría de las especies de este género son monoicas (fig. 10.41), pero algunas son dioicas como *Laboulbenia formicarum* en la cual un talo es ♀ y otro ♂. El desarrollo completo de un talo sexualmente maduro puede demorar entre una y dos semanas (Tavares, 1985; Alexopoulus *et al.,* 1996).

En 1986 Rossi & Blackwell describieron dos especies nuevas de África cuyos hospederos son termitas, *Laboulbenia brignolii* Rossi & Blackwell de una región árida

de Etiopía encontrada en la cabeza de una obrera de *Macrotermes herus,* y *Laboulbenia ghanaensis* Rossi & Blackwell de Ghana encontrada a unos pocos kilómetros de Acra creciendo sobre la cabeza y menos frecuentemente sobre el abdomen de numerosos soldados y obreras de *Amitermes evuncifer* (Rossi & Blackwell, 1986).

Familia **Herpomycetaceae**

Comprende un sólo género con unas 25 especies descritas (Kirk *et al.,* 2001; Lumbsch & Huhndorf, 2007). El talo es estromático con cuatro células primarias. El ascocarpo está formado del talo secundario, de tipo pertitecial piriforme de pared delgada. En el talo ♀ el peritecio tiene nueve hileras de células que forman la pared y se forman uno o más peritecios del receptáculo secundario el cual se deriva de un crecimiento del primario, formado por la ascospora germinada. Los ascos que presentan ocho ascosporas septadas en la parte media, son dioicos; las ascosporas son de pared delgada, hialinas con un septo en la parte media. Los individuos ♂ pueden formar dos o más anteridios. El hospedero son cucarachas del género *Blattaria* principalmente (Benjamin, 1973; Kirk *et al.,* 2001; Cannon & Kirk, 2007).

Como especies dentro de esta familia nombraremos a *Herpomyces ectobiae* Thaxter, el cual crece sobre las antenas de su hospedero cucaracha común alemana *Blatella germanica*, también a *Herpomyces periplanetae* Thaxter con la cucaracha *Periplaneta americana* como hospedero, especie muy común en el sur de Estados Unidos y en climas tropicales (Tavares, 1966 y 1985).

Orden **Pyxidiophorales**

Este orden comprende la familia **Pyxidiophoraceae**, dos géneros y 22 especies (Kirk *et al*., 2008). Este orden fue confirmado como miembro de la clase Laboulbeniomycetes, por estudios moleculares. Los organismos no presentan estroma (talo). El ascocarpo es un peritecio, raramente un cleisotecio, más o menos hialino de cuello largo y no presenta paráfisis. Los ascos son claviformes, no presentan anillo apical y son dehiscentes. Las ascosporas son ampliamente fusiformes a claviformes, presentando de uno a tres septos (Kirk *et al*., 2001; Eriksson *et al*., 2002).

Familia **Pyxidiophoraceae**

A esta familia pertenecen organismos que no presentan estroma (talo) como los miembros del orden Laboulbeniales. El ascocarpo es un peritecio, raramente un cleistotecio, más o menos hialino de cuello largo sin paráfisis. Los ascos son claviformes sin anillo apical, de pared delgada y dehiscente. Las ascosporas son ampliamente fusiformes a claviformes presentando de uno a tres septos. Estas ascosporas presentan puntos pigmentados que probablemente tengan una función de adhesión al sustrato. Comprende cinco géneros *Pyxidiophora* Bref. & Tavel (tratado a continuación), *Gliocephalis* Matr., *Mycorhynchidium* Malloch, *Mycorhynchus* Sacc. & D. Sacc. y *Rhynchonectria* Höhn (Lumbsch & Huhndorff, 2007; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Pyxidiophora*** Bref. & Tavel

Este género se encuentra en una diversidad de sustratos como estiércol, material de compostaje de plantas, pastos marinos y en las galerías de algunos escarabajos. En general, comparten su hábitat con otros hongos, escarabajos y ácaros. Las ascosporas de *Pyxidiophora* son llevadas por los ácaros que a su vez utilizan insectos como los escarabajos, que al volar dispersan las esporas, fenómeno que se denomina **dispersión hiperforética** (Blackwell *et al*., 1986). El talo reducido se forma sólo en el ácaro o en los otros invertebrados que lo transportan (Blackwell *et al*., 1986; Alexopoulos *et al.,* 1996).

Estos organismos son coprófilos principalmente asociados con ácaros y otros artrópodos, y se han encontrado colonizando cuerpos frutíferos de otros hongos. Ésta es una familia que requiere más estudios en biología molecular para aclarar la filogenia entre los géneros y su relación con otros hongos (Cannon & Kirk, 2007).

Pyxidiophora presenta peritecios hialinos, las ascosporas son septadas, con una región oscura que produce material adhesivo, para ser fijadas a los ácaros (fig. 10.42). El haustorio penetra el ácaro, una vez en el hospedero, una célula de las ascosporas hace numerosas divisiones y se producen conidios en el ápice de estas ascosporas. Estos talos que producen conidios fueron descritos como *Thaxteriola*, hoy en día aceptado como el anamorfo de *Pyxidiophora*. Los sinemas que se presentan en la fase asexual creciendo sobre estiércol y apotecios, portan conidios holoblásticos con proliferación percurrente de conidióforos marcados con anelaciones. Los conidios usualmente se dividen para producir varias células de levadura y éstas germinan por un tubo para iniciar la fase micelial. Los hospederos de *Pyxidiophora* son discomycetes (*Ascobolus*) en estiércol, *Fusarium* en granos, y numerosos pastos marinos (Blackwell & Malloch, 1989; Alexopoulos *et al*., 1996).

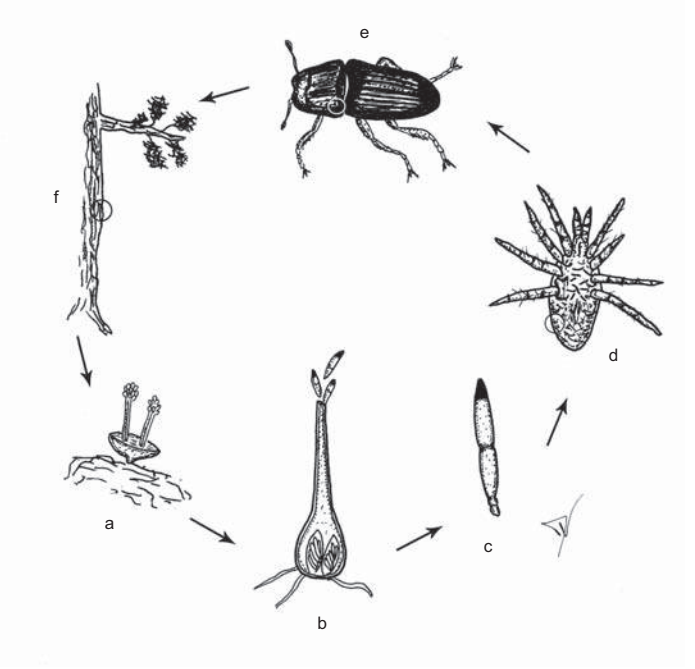


Fig. 10.42. Ciclo de vida *Pyxidiophora* sp. a) sinemas sobre un apotecio; b) peritecio formado en el micelio 3-5 días después de los sinemas; c) ascospora con región oscura que sirve para adhesión a ácaros; d) ácaro con ascospora (circulo) adherida; e) escarabajo de pino con ácaro (círculo) unido, que se encarga de la dispersión el hongo; f) el comportamiento ecológico del escarabajo (círculo) ayuda a la dispersión del hongo
Esquema: Natalia Vargas

Clase Leotiomycetes

Esta clase con cinco órdenes, 21 familias y unos 510 géneros, comprende hongos muy diversos con respecto a la morfología del ascocarpo y no incluye hongos formadores de líquenes. En la gran mayoría el ascocarpo es un apotecio pequeño con ascos inoperculados, y aunque en los órdenes Erysiphales y Thelebolales se presentan ascocarpos cerrados con uno o varios ascos, los estudios de filogenia molecular los han ubicado en este grupo (Wang *et al*., 2006).

La textura de los ascocarpos de este grupo puede variar de gelatinosa a carnosa y algunos pueden ser frágiles o con proyecciones filiformes. El tamaño varía desde algunos centímetros hasta ser tan pequeños como un punto (Wang *et al.,* 2006).

Desde el punto de vista ecológico son muy diversos, hay patógenos obligados de plantas, endófitos, atrapadores de nematodos, parásitos de ectomicorrizas y de plantas, micoparásitos, simbiontes de raíz, y saprótrofos en hábitats terrestres y acuáticos (Wang *et al.,* 2006; Eriksson, 2006).

De los cinco órdenes ubicados en esta clase según Kirk *et al*. (2008), describiremos los órdenes **Erysiphales** y **Helotiales**.

Orden Erysiphales

En este orden se ubica solamente la familia Erysiphaceae, que comprende quince géneros. Estos hongos son parásitos obligados (biótrofos) de numerosas plantas y causan el mildeo polvoso. Algunas especies de esta familia tienen pocos hospederos pero otras tienen un amplio espectro de estos (Braun *et al.,* 2002; Wang *et al.,* 2006).

Presentan micelio externo superficial sobre los hospederos y en algunos casos micelio parcialmente interno como en los géneros *Phyllactinia* Leveille, *Pleochaeta* Saccardo & Spegazzini, *Leveillula* G. Arnaud y en una especie del género *Cystotheca* Berkeley & M.A. Curtis. Los micelios de estos géneros se denominan **hemiendofíticos** pues también forman micelio superficial. El micelio de estos hongos es hialino, septado, ramificado, de pared delgada, tiene apresorios y haustorios, y se le denomina micelio primario; en algunos mildeos polvosos se produce micelio pigmentado de paredes gruesas, con hifas filiformes o setiformes y se le llama micelio secundario (Braun *et al.,* 2002).

El ascocarpo llamado **casmotecio** (fig. 10.43) se caracteriza por ser cerrado como los cleistotecios pero en él se ubican uno o varios ascos en fascículos en un himenio, como ocurre en los peritecios. Carecen de ostiolo y los ascos son descargados por medio de una ranura vertical o por rotura en la línea ecuatorial. El diámetro del ascocarpo varía entre 50 a 450 µm y su pared está formada por dos capas firmemente unidas. Las células de la capa interna son de tamaño uniforme y su forma es generalmente poligonal a redondeada. Las células de la capa externa pueden ser de forma variable, tienen la pared gruesa y de color oscuro. La forma de los ascos es más o menos globosa y estos llenan completamente la cavidad del cuerpo fructífero. Estos ascos se observan unitunicados pero realmente son bitunicados con una pared delgada a moderadamente gruesa. No tienen poro apical, pero en la madurez las ascosporas son dispersadas una tras otra por una ranura en el ápice del asco. Los ascocarpos presentan apéndices que emergen de todas las partes del peridio y que son característicos de los diferentes géneros. El ápice de estos apéndices puede ser simple o ramificado en forma dicótoma a tricótoma; otras veces los ápices pueden ser uncinados-circinados a helicoidales. Otras características importantes de estos apéndices son la longitud,

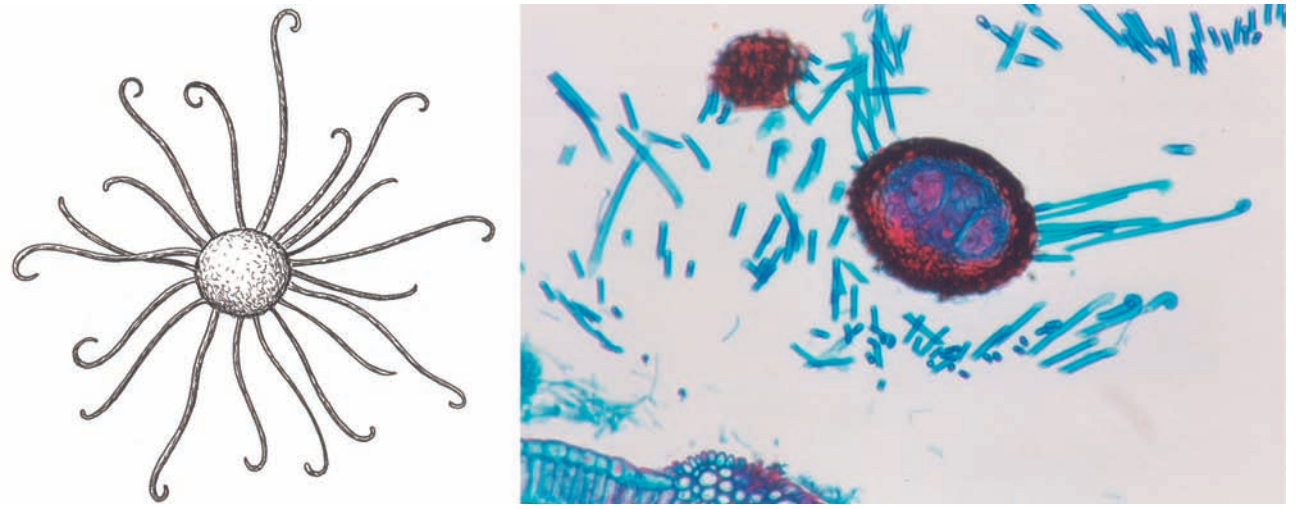


Fig. 10.43. Esquema de un casmotecio de un mildeo polvoso (izq.); corte coloreado de este ascocarpo 40x (der.)
Fotografía: LAMFU, *Esquema:* Jhon Jairo Colorado

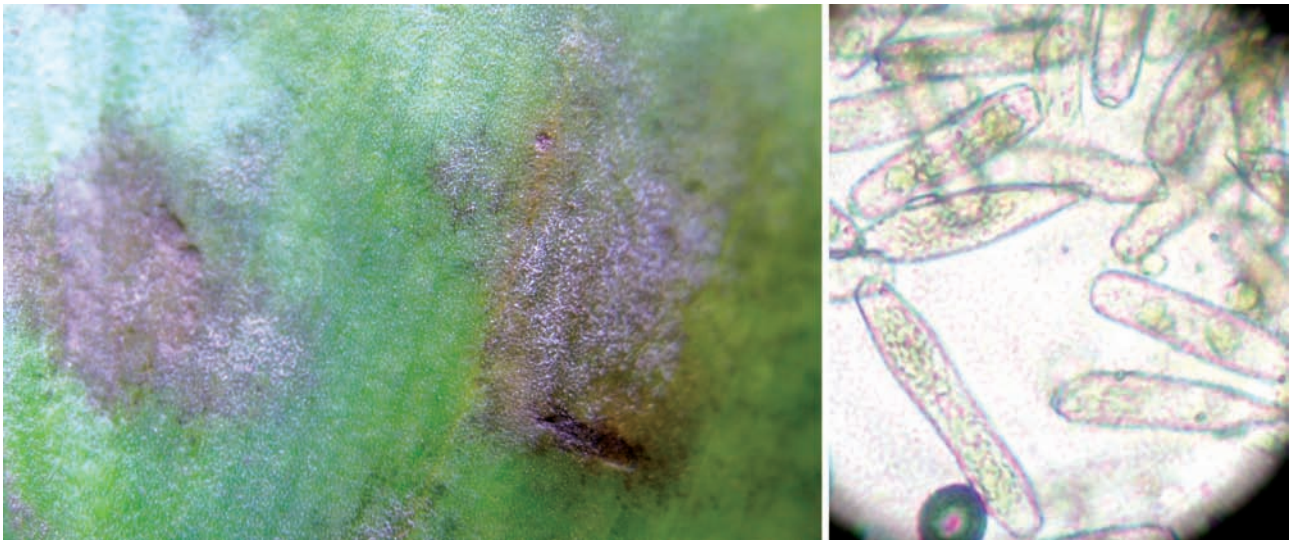


Fig. 10.44. Planta con mildeo polvoso (izq.). Conidios de la fase asexual de *Leveillula* sp. (der.)
Fotografías: Agrodiagnóstico

el diámetro, la consistencia, la presencia de septos y de pigmento. El grosor y la superficie de la pared son variables (Braun *et al.,* 2002).

La reproducción asexual es por medio de la formación de conidios que nacen de los conidióforos en las hifas superficiales, a excepción del género *Leveillula* G. Arnaud (fig. 10.44) en el cual los conidióforos emergen por los estomas. Los conidióforos que son erectos y de longitud variable, presentan una célula pie que puede tener uno o dos septos, y es característica de cada especie. Los conidios que son unicelulares, hialinos, uninucleados, vacuolados con gotas de aceite y pared delgada, se consideran artroconidios aunque su formación difiere a la de los conidios ártricos (Braun *et al*., 2002).

Los anamorfos pertenecen a géneros tales como *Oidium* Link, *Ovulariopsis* Pat & Har, *Oidiopsis* Scalia y *Pseudoidium* Y.S. Paul & J.N. Kapoor y dentro de ellos hay algunos subgéneros. Entre las especies de esta familia podemos citar a *Sphaerotheca pannosa* f. sp. *rosae* (Wallr.) Lév. (hoy *Podosphaera* Kunze) causante del mildeo polvoso del rosal (*Rosa* spp.) y *Blumeria graminis* (DC.) Speer causante del mildeo polvoso de cereales y pastos con numerosas formas especiales (Braun *et al*., 2002; Webster & Weber, 2007).

Teleomorfo	Anamorfo
Erysiphe	*Pseudoidium*
Blumeria	*Oidium*
Leveillula	*Oidiopsis*
Sphaerotheca (Podosphaera)	*Oidium*
Blumeria graminis	*Oidium*

Orden **Helotiales**

Lumbsch & Hundorf (2007) ubican doce familias en este orden, de las cuales trataremos tres: la familia **Dermateaceae**, **Helotiaceae** y **Sclerotiniaceae**. Según Wang *et al.* (2006) este orden no es monofilético.

El orden se caracteriza por no presentar estroma y cuando lo presenta es un esclerocio. Forman parte de los "Discomycetes" inoperculados liberando las ascosporas por una ranura apical. El asocarpo es un apotecio usualmente pequeño de colores brillantes y puede ser sésil o estipitado. La forma puede ser discoide, cupulada, raramente convexa y a veces presenta proyecciones filiformes. En el himenio presenta, entre los ascos, paráfisis de formas variadas. Los ascos son generalmente pequeños de pared delgada, unitunicados, con poro apical, y anillo a veces amiloide o inamiloide en las diferentes familias. Las ascosporas son hialinas, globosas, elípticas o cilíndricas, pequeñas y unicelulares aunque a veces pueden presentar septos transversales (Gams *et al*.,1998; Kirk *et al.,* 2001).

El orden comprende hongos saprótrofos que crecen sobre madera muerta, en el suelo y en estiércol; aunque algunos pueden ser importantes patógenos de plantas, causando daños en cultivos de importancia económica (Gams *et al.,* 1998).

Familia **Dermateaceae**

Esta familia comprende más de setenta especies según Lumbsch & Hundorf (2007) y hasta el momento no está bien estudiada (Wang *et al.,* 2006). No presentan esclerocio. Las especies de esta familia producen apotecios pequeños, planos o cóncavos usualmente sésiles, de color gris marrón o negro, carnosos emergentes o superficiales en las plantas hospederas. El excípulo está formado por células redondeadas o angulares de pared pigmentada y el himenio está cubierto frecuentemente por un epitecio gelatinoso. Los ascos son cilíndricos a claviformes, pequeños, usualmente con un anillo que puede ser amiolide o inamiloide. En varios géneros, las ascosporas presentan paredes gruesas, hialinas, septadas o aseptadas de forma alargada. Los anamorfos pertenecen a diversos géneros de hongos conidiales pero sólo trataremos la especie *Diplocarpon rosae* Wolf, causante de la mancha negra del rosal y cuyo anamorfo es *Marssonina rosae* (Lib.) Died., descrito en Francia en 1927, que forma acérvulos de 50-400 µm en el hospedero. Los anamorfos pueden ser "Hifomycetos" o "Coelomycetos". Las células conidiógenas son anélidos. Los conidios que son hialinos de dos células (15-25 x 5-7 µm) y de pared lisa, son ligeramente curvos con la base truncada y el ápice ligeramente agudo (Kirk *et al.,* 2001; Cannon & Kirk, 2007).

Este patógeno produce la mancha negra del rosal (fig. 10.45), es muy específico y su parasitismo es casi obligado aunque puede ser cultivado en el laboratorio. En las hojas muertas del rosal se puede observar tanto micelio intracelular como intercelular, pero no presenta haustorios. La fase sexual no se forma con frecuencia. En Estados Unidos y Canadá sólo ha sido reportado un par de veces en otoño e invierno, y en Inglaterra también ha sido reportado dos veces en la primavera. El apotecio tiene un diámetro de 100-250 µm y presenta una cubierta subcuticular marrón oscura con células de pared gruesa. Los ascos con un tamaño de 70-80 µm de longitud x 15 µm de ancho, contienen ocho ascosporas hialinas de 20-25 µm de longitud x 5-6 µm de ancho. Las ascosporas son descargadas con fuerza y dispersadas por el viento (Sutton, 1980; Horst, 1983; Agrios, 2005; Dugan, 2006).

Familia **Sclerotiniaceae**

Dentro del orden Helotiales, la familia Sclerotiniaceae es una de las mejores estudiadas. Una especie de esta familia, *Sclerotinia pseudotuberosa* (Rehm) Rehm, patógena del castaño (*Castanea* spp.) ha sido encontrada como endófito en varios tejidos del hospedero sin presentar síntomas, por lo cual algunos autores aseguran que el ancestro de esta familia sería un hongo endófito (Wang *et al.*, 2006).

Los hongos de esta familia se caracterizan porque el estroma es un esclerocio muy bien diferenciado que se forma dentro del tejido del hospedero. El esclerocio germina y sobre él se desarrolla el apotecio que es de tamaño pequeño o mediano, usualmente estipitado, de color marrón y glabro. En el himenio hay paráfisis inoperculados, cilíndricos a claviformes y con anillo apical amiloide. Las ascosporas son descargadas violentamente, pueden ser grandes o pequeñas, de forma elipsoide, usualmente aseptadas, no poseen apéndice ni cubierta gelatinosa, hialinas o de color marrón claro. Las especies de este grupo tienen distribución mundial y hay importantes patógenos de plantas y saprótrofos (Cannon & Kirk, 2007).

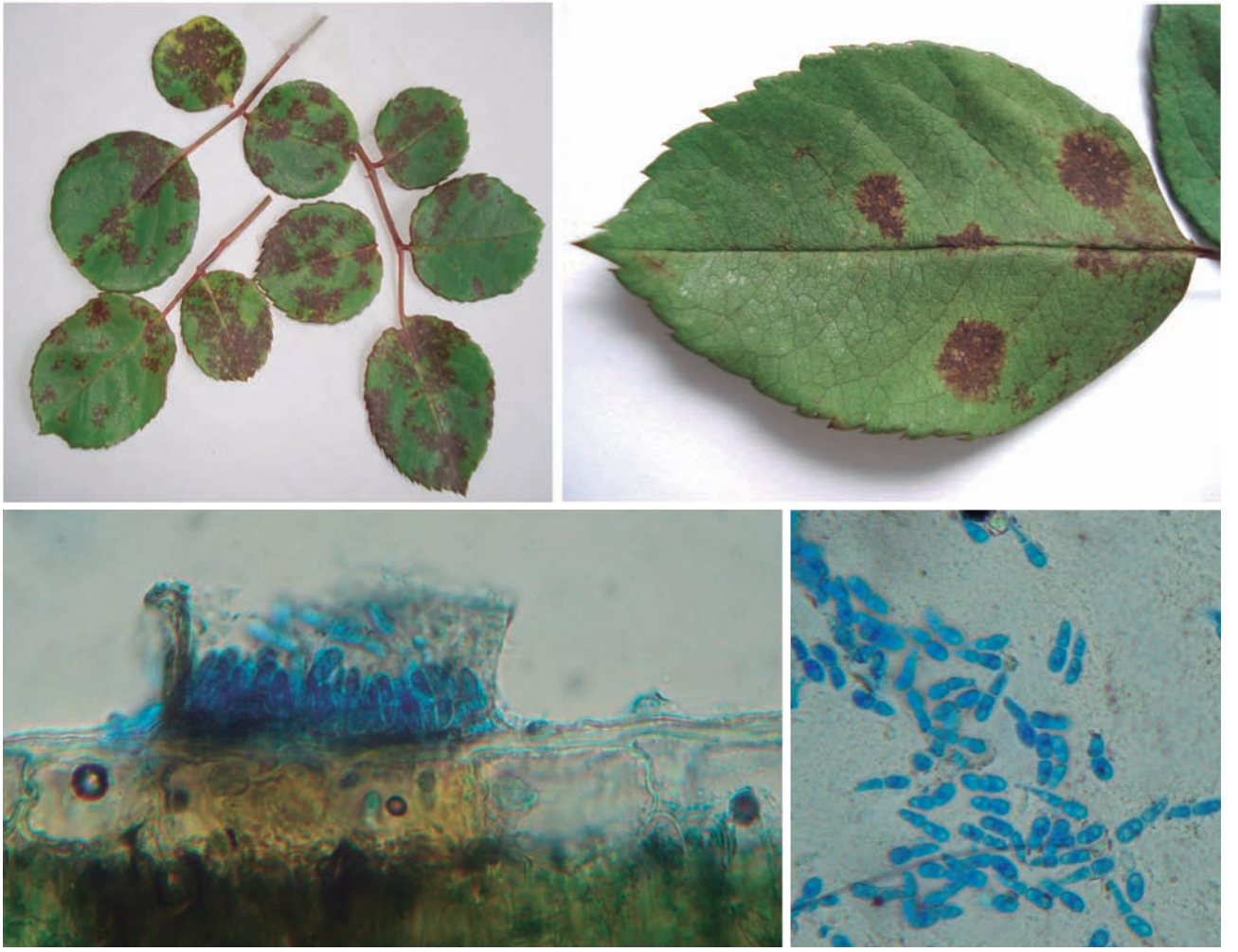


Fig. 10.45. Mancha negra del rosal. Foliolos afectados (arriba izq.); acercamiento de hoja presentando mancha negra (der.); acérvulo de *Marssonina rosae*, anamorfo, observado en un corte de una hoja (abajo izq.); conidios de este hongo (der.)
Fotografías: LAMFU

Entre las especies de esta familia nombraremos a *Monilinia fructicola* (Winter) Money y cuyo anamorfo es *Monilia* Pers.: Fries, a *Sclerotinia sclerotiorum*, (Lib.) de Bary y a *Botryotinia fuckeliana* (de Bary) Whetzel cuyo anamorfo es *Botrytis cinerea* Pers. Los anamorfos presentan conidióforos proliferativos simpodiales, pueden tener estructuras similares a esporodoquios y también pueden formar espermacios, los cuales pueden ser pequeños de forma bacilar y se producen en cadenas a partir de células conidiógenas percurrentes y algunas veces en cavidades dentro de esclerocios.

Sclerotium cepivorum Berk. es un anamorfo que no presenta teleomorfo, por ende, no ha sido clasificado dentro de los taxa Sclerotiales holomórficos. Patógeno de plantas del género *Allium* spp. principalmente ajos y cebolla. Por estudios moleculares, esta especie pertenece a la familia Sclerotiniaceae, aunque otra especie de este género como es *S. rolfsii* Sacc., patógeno de amplio rango de hospederos, pertenece al filo Basidiomycota (Carbone & Kohn, 1993; Wang *et al*., 2006; Agrios, 2005).

Según Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican 47 géneros y describiremos a ***Botryotinia, Monilinia*** y ***Sclerotinia.***

Género ***Botryotinia*** Whetzel

Este género fue validado por Whetzel en 1945, se caracteriza por tener esclerocios negros plano-convexos, característicamente aplanados en forma de hogaza o hemisférico que se forman usualmente debajo de la cutícula o epidermis del hospedero, irrumpiendo hacia la superficie pero siempre unido a ésta, lo que lo diferencia del género *Sclerotinia* Fuckel (Whetzel, 1945).

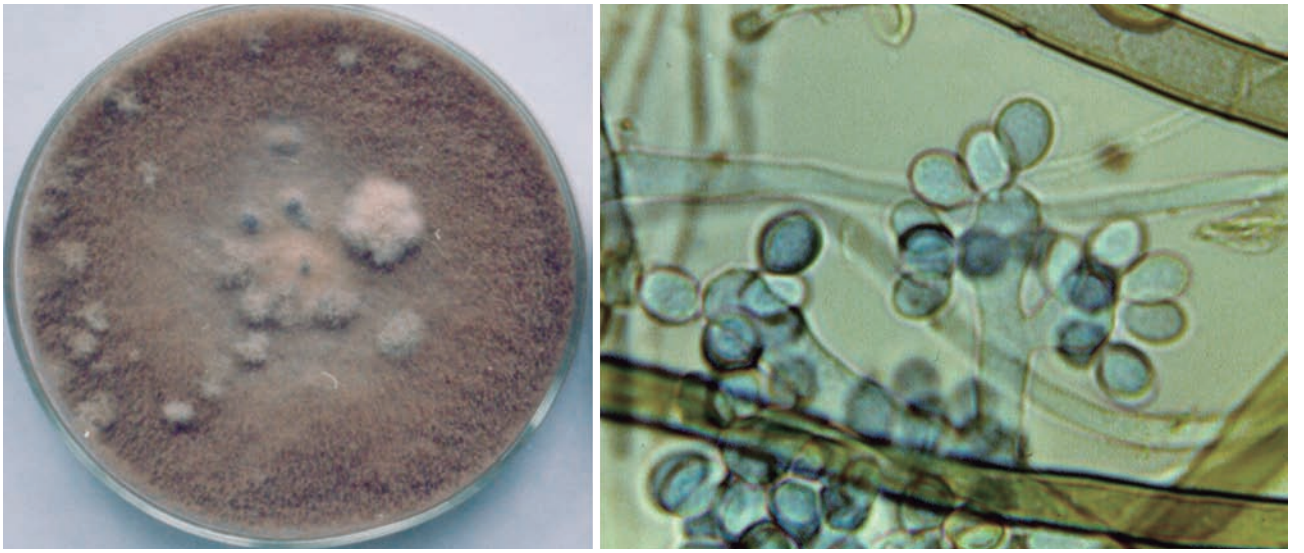


Fig. 10.46. *Botrytis cinerea anamorfo de Botryotinia fuckeliana*. Colonia aislada de clavel (izq.); microscopía del hongo (der.)
Fotografías: LAMFU

Botryotinia fuckeliana (de Bary) Whetzel cuyo anamorfo es *Botrytis cinerea* Pers. (fig. 10.46), es una especie que tiene gran importancia como patógeno de diversos cultivos y en poscosecha. Los apotecios son cupulados y estipitados, de color marrón, de forma infundibuliforme a discoide con el margen a veces reflexo. Las ascosporas son hialinas, unicelulares, de forma elipsoidal. El apotecio de esta especie raramente se encuentra en campo. La mayoría de las cepas de este hongo son heterotálicas y fue descrito por primera vez por Anton de Bary quien los encontró sobre uvas en Suiza. Los apotecios pueden producirse en el laboratorio siguiendo un protocolo bien establecido que incluye fertilizar el esclerocio de una cepa femenina, previamente puesta en condiciones de baja temperatura, con una suspensión de conidios y células vegetativas procedentes de una cepa masculina (Whetzel, 1945; Beever & Weeds, 2004). *Botrytis cinerea* es patógeno de vegetales, plantas ornamentales y frutas, causa pudriciones en frutos, volcamiento de plántulas, chancro y pudriciones en tallos, y manchas en hojas y flores. En fresas, uvas y numerosos vegetales se le conoce como el **moho gris** y los daños que causa en poscosecha de flores y frutas son de gran importancia (Whetzel, 1945; Agrios, 2005)

Género ***Monilinia*** Honey

Este género presenta estroma del tipo cóncavo esferoide, formado debajo de la cutícula de los frutos cuyo tejido carnoso es digerido hasta una considerable profundidad y reemplazado por una capa de hifas entrelazadas que forman una cavidad esférica más o menos completa y que encierran completamente la parte central de la fruta o su semilla llegando a formar un esclerocio tuberoso en el fruto momificado. De los frutos momificados algunos quedan en los árboles y producen conidios, otros caen al suelo y quedan enterrados en él, cuando se dan las condiciones de humedad y temperatura apropiadas producen espermacios que fertilizan al esclerocio produciéndose hasta veinte apotecios a partir de un fruto momificado. Los esclerocios al germinar producen apotecios estipitados en forma de embudo, cupulados y raramente aplanados de un diámetro de 12 mm. El color de estas estructuras es marrón o vinotinto. Presentan paráfisis filiformes en el himenio. Los ascos son unitunicados, cilíndricos a subclaviformes, con ápice amiloide y generalmente con ocho ascosporas, raramente con cuatro. Estas esporas son lisas, unicelulares, hialinas, elipsoidales y a veces aplanadas en un lado. El anamorfo pertenece al género *Monilia* que es parásito de plantas de varias familias. *Monilia fructicola* L. R. Batra anomorfo de *Monilinia fructicola* (winter) Honey produce conidióforos y conidios a partir del micelio en flores, tallos y frutos infectados. Los conidios al igual que las ascosporas son dispersados por el viento, agua e insectos. Este hongo produce pudrición marrón en el durazno y otras frutas drupáceas (Whetzel, 1945; Hanlin, 1992; Agrios, 2005).

Género ***Sclerotinia*** Fuckel

Este género se caracteriza por presentar esclerocios del tipo tuberoide que se forman libremente en las hifas aéreas y por lo tanto están poco unidos al sustrato.

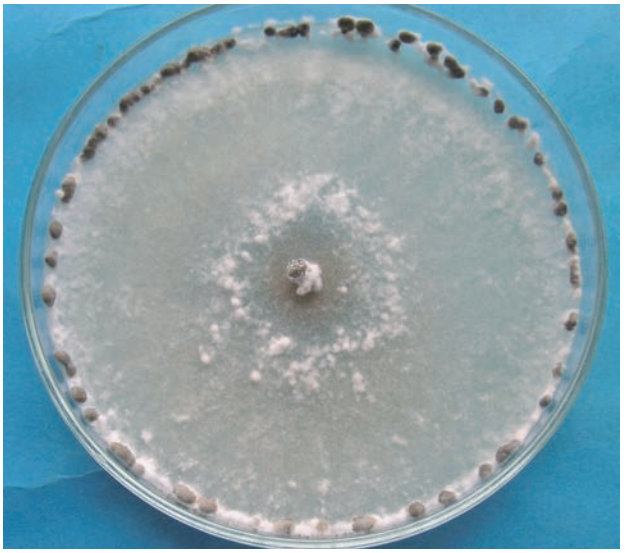


Fig. 10.47. Colonia de *Sclerotinia sclerotiorum* con esclerocios de color oscuro
Fotografía: Agrodiagnóstico

Su forma tiende a ser globosa y pueden encontrarse en cavidades del hospedero como en los tallos; otras veces son elongados, cilíndricos, aplanados y también de forma irregular.

La parte medular del esclerocio es blanca y está compuesta de hifas prosenquimatosas entrelazadas, anchas, de pared gruesa y a veces presentando espacios interhifales. Una cubierta envuelve completamente al esclerocio y está compuesta de dos o más capas de células empalizadas, oscuras de pared delgada. A menudo pueden formar apresorio. En cavidades del tejido del hospedero se forman espermogonios con espermacios de forma globosa a ovalada. Los apotecios son pequeños y tienen de 1.5 a 40 mm de diámetro, son estipitados, tienen forma cupulada o de embudo y en la madurez son poco profundos, con forma de bandeja o plana; el color es marrón a marrón rojizo de diferentes tonalidades. Las ascosporas son unicelulares, hialinas, elipsoides y raramente reniformes. *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) De-Bary (figs. 10.47 y 10.48). y *Sclerotinia minor* Jagger son ejemplos del género y su diferencia está en el tamaño del esclerocio (*S. minor* con esclerocios de 0.5-1 mm y *S. sclerotiorum* de 2-10 mm), ambas especies causan enfermedad en numerosas plantas, particularmente en vegetales y plantas ornamentales generando grandes pérdidas en los cultivos a los cuales afectan tanto en campo como en poscosecha. La enfermedad que producen se conoce como pudrición blanca que de acuerdo al hospedero recibe diferentes nombres: pudrición blanca, pudrición algodonosa, pudrición del tallo y pudrición de la corona (Whetzel, 1945; Agrios, 2005).



Fig. 10.48. Apotecios de *Sclerotinia sclerotiorum.* Apotecios en una planta de lechuga en matera inoculada con el hongo (arriba); acercamiento de apotecios en formación (centro); apotecios maduros (abajo)
Fotografías: Camilo Beltrán, Corpoica (CBB)

Familia **Helotiaceae**

Whang *et al*. (2006) consideran que esta familia es polifilética pues en sus estudios las diferentes especies aparecen ubicadas en distintos clados. Esta familia se caracteriza por carecer de estroma y el ascocarpo es un apotecio de tamaño pequeño a mediano, muchas veces de colores brillantes. El excípulo está usualmente compuesto de hifas paralelas y entrelazadas con pocos septos, algunas veces es gelatinizado pero no en la capa externa; generalmente es glabro o pulverulento, con pocas proyecciones filiformes. Paráfisis presentes entre los ascos. Ascos cilíndricos con el ápice poco engrosado, amiloide o inamiloide, de pared delgada. Las ascosporas son hialinas, elipsoidales, elongadas, con septos o sin ellos. En general, son saprótrofos y se encuentran en madera y algunas especies son fungícolas (Kirk *et al*., 2001). Los anamorfos son muy variados y se conocen para muy pocos taxa (Cannon & Kirk, 2007).

Según Lumbsch & Huhndorf (2007), la familia comprende noventa géneros de los cuales sólo describiremos el género *Chlorociboria* cuya distribución es mundial y se encuentra con frecuencia en los bosques de Colombia.

Género ***Chlorociboria*** Server: Ramamurthi, Korf & Batra.

Este género se caracteriza por teñir los sustratos donde crecen (troncos caidos en descomposición) de color azul-verde. Los apotecios emergen a través de la corteza (fig. 10.49). Los miembros del género no presentan estroma y sus apotecios que emergen a través de la corteza son solitarios o cespitosos, de tamaño mediano con apariencia glabra o velutinosa. El cuerpo fructífero es de color verde-azul cuando jóvenes y más oscuros al envejecer, pero al secarse se tornan negros. El estípite puede ser corto o largo y la base de éste es más oscura que el píleo. El excípulo medular tiene una textura entrelazada orientada más o menos de forma paralela a la superficie del píleo. El excípulo ectal es de textura prismática y entrelazada, orientado con un ángulo amplio con respecto a la superficie del píleo, y sus células son hialinas de pared gruesa y gelatinosa. Las células de la capa más externa a menudo tienen costras de color verde oscuro y las células terminales pueden estar libres y ser filamentosas, siendo sus paredes lisas o rugosas. Las paráfisis del himenio tienen la misma longitud de los ascos. Los ascos son cilíndricos, contienen ocho esporas y presentan un engrosamiento apical y un poro amiloide. Las ascosporas son de forma variable, con septos o sin ellos, a veces



Fig. 10.49. Apotecios de *Chlorociboria* aeruginascens (Nyl.) kanouse emergiendo de la corteza de una rama muerta
Fotografías: TEHO (arriba); LAMFU (abajo)

rodeadas por una cubierta gelatinosa y algunas veces geman y producen blastoconidios dentro del asco. Las especies del género son saprótrofas y crecen en troncos y ramas muertas. *Chlorociboria aeruginascens* (Nyl.) Kanouse es un buen ejemplo. *Dothiorina* Höhn. se ha registrado como anamorfo del género (Hanlin, 1998; Johnston & Park, 2005).

Clase Pezizomycetes

Orden Pezizales

El grupo de hongos pertenecientes a esta clase y orden se separó en forma temprana del subfilo Pezizomycotina. El orden se caracteriza porque sus miembros presentan

ascos operculados que se consideran como un carácter derivado y compartido, aunque en algunos taxa se ha perdido su funcionalidad. Este opérculo puede ser terminal o excéntrico y a veces en lugar de éste, el asco libera las ascosporas por una ranura. Los cuerpos fructíferos que son generalmente de mayor tamaño, comparados con otros ascomycetes, son apotecios o en algunos taxa una estructura cerrada de varias formas, derivadas del apotecio. Los ascos generalmente son cilíndricos a ovoides y presentan parafisis entre ellos. Las ascosporas generalmente son descargadas con fuerza. Según Hansen & Pfister (2006), dentro de este grupo se reconocen tres linajes: el linaje A en el cual están las familias Ascobolaceae y Pezizaceae; el linaje B en el que se encuentran las familias Discinaceae, Morchellaceae, Helvellaceae y Tuberaceae; y el linaje C que comprende las familias Ascodesmidaceae, Glaziellaceae, Pyronemataceae, Sarcoscyphaceae y Sarcosomataceae. Asimismo, las familias Rhizinaceae y Caloscyphaceae presentan linajes independientes. De las quince familias de este orden (Lumbusch & Huhndorf, 2007) trataremos las familias **Ascobolaceae**, **Caloscyphaceae**, **Discinaceae**, **Helvellaceae**, **Morchellaceae**, **Pezizaceae**, **Pyronemataceae**, **Sarcocyphaceae**, **Sarcosomataceae** y **Tuberaceae**.

Muchos de los hongos pertenecientes a este orden son saprótrofos y crecen en sustratos lignocelulósicos y en estiércol, otros son micorrízicos, y algunos géneros son hipogeos y sus ascosporas son diseminadas por animales micofagos.

Familia **Ascobolaceae**

Los cuerpos fructíferos de los hongos de esta familia son apotecios, generalmente de consistencia carnosa, de colores brillantes y sin setas. El himenio se caracteriza por tener una capa mucilaginosa y amiloide extraascal. Los ascos pueden presentar paredes inamiloides o levemente amiloides, anchos, operculados, sobresaliendo del himenio cuando maduro. Las ascosporas uninucleadas y amiloides al principio son hialinas pero en la madurez se pueden tornar púrpura o a veces marrón, su pared es gruesa, ornamentada y no presentan gútulas. La mayoría son hongos coprófilos (Korf, 1972; Hansen & Pfister 2006). Comprende, según Kirk *et al*. (2008), seis géneros de los cuales nombraremos a ***Ascobolus*** y ***Saccobolus*****.**

Género ***Ascobolus*** Pers.

Los ascocarpos de las especies del género son apotecios sésiles (fig. 10.50) aunque algunas veces pueden tener un estípite corto, ser superficiales o estar inmersos en el sustrato. El diámetro puede ser hasta de 30 mm y su forma puede ser subglobosa, piriforme, obcónica, cupulada o en forma de bandeja. El disco himenial tiene tonos amarillo, naranja, rojizo, verde, verde oliva, gris o negro. La superficie externa del apotecio puede tener los mismos colores del disco himenial y puede presentar pústulas y pelos aseptados, hialinos y setosos que nacen de las células superficiales del excípulo externo; su apariencia, puede ser lisa, furfurácea, vellosa o pulverulenta. Las parafisis son delgadas, cilíndricas, embebidas en una sustancia mucosa. Los ascos, pocos por apotecio, son unitunicados, operculados y amiloides, claviformes o cilíndricos, con un ápice redondeado o en forma de domo y sobresaliendo de la superficie del himenio cuando están maduros. Las ascosporas, generalmente ocho por asco, son unicelulares, de forma subglobosa a elíptica, de pared gruesa, algunas veces con una cubierta gelatinosa, y ornamentadas con pigmentos que se depositan externamente. Las paredes pueden ser lisas o rugosas y aunque en el asco no están en una sola hilera, son liberadas una a una. Las ascosporas son uninucleadas y poseen pigmento violeta en la epispora. El excípulo está compuesto por células globosas de paredes delgadas y a menudo entremezcladas con hifas. Las especies de este género son coprófilas, aunque *A. carbonarius* Karst. es fenicoide. *Ascobulos furfuraceus* Pers. es un buen ejemplo de género (Korf, 1972; Hanlin, 1992; Hansen & Pfister, 2006).

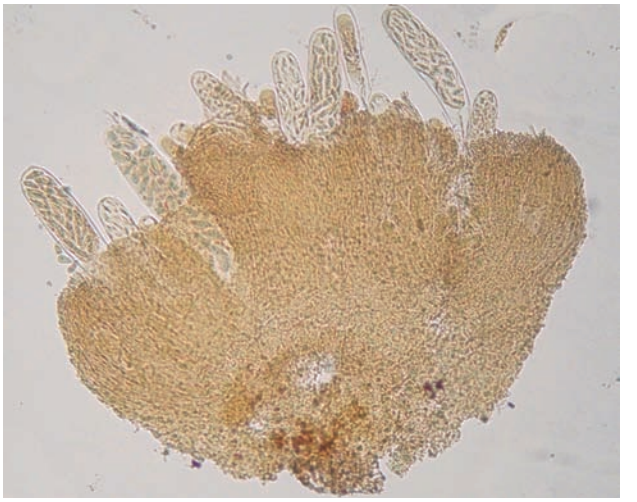


Fig. 10.50. Apotecio de *Ascobolus* sp. vista al microscopio
Fotografía: LAMFU

Género ***Saccobolus*** Boud.

Este género presenta apotecios de diferentes colores, con un diámetro de 1 a 2 mm, y se diferencia del género anterior porque las ascoporas son liberadas juntas como

un proyectil. El apotecio es sésil, de forma subglobosa a hemisférica, convexo a turbinado, cupulado pero poco profundo y unido por su parte central al sustrato. La textura es gelatinosa y el diámetro del himenóforo va desde 1 mm hasta 5 mm; el color del himenóforo puede ser blanco, rojo, naranja, amarillo, crema, marrón, verde y verde olivo. La superficie externa del apotecio es del mismo color del himenóforo, no presentan pústulas ni pelos. Los ascos presentan opérculo y son levemente amiloides. En el ascocarpo se forman numerosos ascos. El asco maduro al momento de descargar las esporas sobresale del himenóforo y todos los ascos no maduran al mismo tiempo, paráfisis no ramificadas entre los ascos y que no se anastomosan. Las ascosporas pueden tener una pared espinosa, verrucosa o estriada en forma longitudinal, y su color es púrpura antes de ser descargadas y se tornan marrón después de ser liberadas. La longitud de las ascosporas es de 8 a más de 25 µm. No presentan gútulas y su forma es ovoide, elipsoide, fusoide a naviculada, aplanada en uno de los lados y son liberadas en grupo. *Saccobolus kerverni* (Crouan) Bound., una especie de amplia distribución es un buen ejemplo del género y ha sido registrada para Trinidad, Venezuela y Panamá (Dennis, 1970). Las especies de este género son coprófilas (Korf, 1972; Hansen & Pfister, 2006).

Familia **Caloscyphaceae**

Harmaja (2002) creó la familia Caloscyphaceae para el género *Caloscypha* Boudier. Aunque Cannon & Kirk (2007) no la aceptan En este libro seguiremos a Lumbsch & Huhndorf (2007) que la presentan como una familia monogenérica.

Género ***Caloscypha*** Boudier

Este género presenta apotecios con un pigmento carotenoide, de color naranja amarillo brillante y tienen la característica de volverse verdes o azulosos con la edad o cuando son manipulados. Debido a las características citológicas de las esporas y a la presencia de los pigmentos carotenoides algunos sugieren que esta especie pertenece al linaje C de Hansen & Pfister (2006). El apotecio es estipitado en forma cupulada a discoide puede o no ser sésil y está unido al sustrato por la parte central. La textura es carnosa y el diámetro varía de 5 mm a 5 cm. El himenóforo es de color rojo, naranja, amarillo, lila, púrpura o azul. La superficie externa presenta los mismos colores que el himenóforo y no presenta pústulas, sino pelos lisos, hialinos, similares a hifas y de pared delgada. Los ascos son operculados, inamiloides con numerosos ascos en cada ascocarpo. Los ascos que presentan ocho ascosporas y tienen ápices marcadamente ramificados, se encuentran en diferentes estados de desarrollo en un mismo apotecio y entre ellos se encuentran las paráfisis. Las ascosporas son de paredes lisas, con una longitud menor de 8 µm, no presentan gútulas y su forma es esférica. El sustrato puede ser suelo y hojarasca, el apotecio puede estar parcialmente inmerso en el suelo. El anamorfo de esta especie es *Geniculodendron pyriforme* Salt., patógeno de abetos (Korf, 1972; Hansen & Pfister, 2006).

Familia **Discinaceae**

El ascocarpo es variable, puede ser epigeo o hipogeo. En los epigeos presentan formas cupuladas a estipitadas, la superficie del himenóforo color marrón y algunas veces con pliegues, cuando hay estípite presentan colores pálidos, presentan paráfisis ramificadas; cuando es hipogeo presenta formas irregulares. El himenio es persistente, formado por ascos y paráfisis. Los ascos son inamiloides, en forma sacciforme, dehiscentes en los taxa que tienen apotecio y no dehiscentes en los taxa que tienen pticotecio, presentan ochos ascosporas. Las paredes de los ascos son lisas y sin apículo u ornamentadas y con apículo. En los géneros con apotecios las ascosporas presentan una o dos gútulas en la madurez. En los taxa con **pticotecio** (ascocarpo parcialmente hipogeo, cerrado o cupulado y convoluto) las gútulas son visibles en las ascosporas jóvenes pero no en las maduras y la epispora puede estar ornamentada con espinas. Estas ascosporas son tetranucleadas usualmente con apéndices apicales gelatinosos. En los apotecios el excípulo puede ser o no ligeramente estratificado, la textura es intrincada o en algunos casos presenta una textura angular no muy bien definida. El excípulo (peridio) en las formas con pticotecio es típicamente estratificado; el excípulo ectal es de textura angular y el excípulo medular de textura intrincada. Algunos de los géneros de esta familia son ***Gyromitra*** y ***Hydnotrya*** (fig. 10.51) (O'Donnell *et al.,* 1997; Pfister & Kimbrough, 2001).

Género ***Gyromitra*** Fries

Este género se caracteriza por tener apotecios grandes (fig. 10.52) y carnosos usualmente lobulados, enrollados, cerebriformes y estipitados y raramente como una silla de montar, lo que hace difícil distinguirlo del género *Helvella*. El himenóforo tiene de 2 a más de 5 cm de diámetro, usualmente de color blanco, crema o marrón. Los ascos, que van madurando poco a poco en el apotecio y son



Fig. 10.51. *Hydnotrya tulasnei* (Berk.) Berk. & Broome.
Fotografía: TEHO

numerosos en cada cuerpo fructífero, tienen ocho esporas, opérculo y son inamiloides. Las parafisis tienen ápices ramificados. Las ascosporas son apiculadas de forma ovoide a elipsoide, de paredes lisas y hialinas, de tamaño de 8 a 25 µm, y presentan una o dos gútulas. *Gyromitra esculenta* (Pers.) Fr. tiene el píleo globoso, subgloboso y cerebriforme, de color marrón oscuro o rojizo. Esta especie puede ser tóxica porque contiene gyromitrina, que es una toxina cancerígena soluble en agua y *Gyromitra infula* (Schaeff.) Quél. ha sido colectada en suelo en bosques altoandinos venezolanos. Los cuerpos fructíferos del género crecen sobre troncos, ramas, suelo u hojarasca (Dennis, 1970; Korf, 1972; Webster & Weber, 2007).



Fig. 10.52. *Gyromitra californica* (W. Phillips) Raitv
Fotografías: Roy E. Halling

Familia **Helvellaceae**

La familia se caracteriza por poseer ascocarpos sésiles, subsésiles y estipitados que en su mayoría son apotecios versiformes (cupulados, silla de montar, corrugados, etcétera) de color gris o marrón de diferentes tonalidades; algunas veces presentan ascocarpos cleistoteciodes (pticotecios, esterotecios). En los taxa con apotecios el himenio posee ascos y paráfisis y los ascos son inamiloides, cilíndricos a claviformes, dehiscentes y poseen ocho ascosporas cuando maduros. Las ascosporas, gutuladas en la madurez, son tetranucleadas, lisas a ligeramente verrucosas, a veces de pared irregularmente gruesa, hialinas o marrón. El excípulo o peridio está estratificado en excípulo medular de textura intrincada y excípulo ectal de textura angular. Los taxa cleistoteciales presentan himenóforo sólido, enrollado o con cámaras de tejido fértil separado por células indiferenciadas. Los ascos son globosos, sacciformes e indehiscentes. *Helvella* Linneus es el género tipo de la familia (O'Donell *et al.*, 1997) para la cual no se conocen anamorfos (Cannon y Kirk, 2007).

La familia comprende géneros epigeos e hipogeos ampliamente distribuidos, en su mayoría ectomicorrízicos, que forman apotecios como *Helvella*, *Wynnella* y *Underwodia*; géneros que forman ptitotecios como *Barssia* y *Balsamia* y algunas especies de *Balsamia* que forman esterotecios (O´Donell *et al.*, 1997). El género *Gyromitra*, que por su parecido morfológico con *Helvella* estaba en esta familia, se ha ubicado en la familia Discinaceae según estudios moleculares (O'Donell *et al.*, 1997; Cannon y Kirk, 2007; Kirk *et al*, 2008). Solo trataremos el género *Helvella*.

Género ***Helvella*** Linnaeus

Este género comprende los hongos denominados "silla de montar" (fig. 10.53). El cuerpo fructífero presenta estípite y píleo laminar con forma de silla de montar, aunque a veces puede ser cerebriforme o subgloboso. El ascocarpo puede ser solitario o gregario y de un tamaño hasta de 10 cm. La superficie himenial varía en color, pudiendo ser marrón, gris, negra o a veces de color crema o blanco. El estípite es de forma variable, cilíndrica, comprimida, acanalada y del mismo color que el píleo. El excípulo ectal de textura angular y el excípulo medular de textura



Fig. 10.53. *Helvella lacunosa* Fr.
Fotografías: TEHO



Fig. 10.54. *Morchella* sp.
Fotografías: LAMFU

intrincada. Presenta paráfisis delgadas con ápices claviformes. Los ascos son unitunicados, operculados, cilíndricos e inamiloides y contienen ocho esporas. Las ascosporas que poseen cuatro núcleos son hialinas, unicelulares, gutuladas, elipsoides, oblongas o fusiformes y de pared lisa a verrucosa o verrucosa-rugosa. Este hongo se encuentra en el suelo y ocasionalmente en madera en descomposición (Hanlin, 1992; O´Donnell *et al*.,1997).

Helvella crispa (Scop.) Fr. es nuestro ejemplo.

Familia **Morchellaceae**

Esta familia presenta ascocarpos que nacen de estructuras subterráneas similares a esclerocios. Se caracteriza por presentar apotecios grandes sésiles o estipitados con un píleo campanulado semejante a una esponja y de color marrón claro u oscuro que, carecen de pigmentos carotenoides. Los ascos son cilíndricos, persistentes, inamilodes. Las ascosporas son elipsoidales, hialinas, capitadas, multinucleadas y a veces con un contenido amarillento (Korf, 1972). Según Lumbsch y Huhndorf (2007), esta familia comprende cinco géneros dos de los cuales necesitan de un mayor número de estudios para su ubicación definitiva. En este texto trataremos los géneros ***Morchella*** Hill. y ***Verpa*** Sw. (Hansen & Pfister, 2006). Los anamorfos son hifomycetos con conidióforos que emergen de hifas ornamentadas, oscuras y setosas, las células conidiógenas son cilíndricas con proliferación simpodial y con pequeños lentículos, los conidios son pequeños, hialinos y aseptados; los anamorfos pertenecen al género *Costantinella* Matr.

Género ***Morchella*** Dill. : Pers.

En este género los apotecios son erectos y estipitados; el píleo, que tiene un tamaño hasta de 15 cm, tiene apariencia

de esponja o de colmenilla y su forma es subglobosa, ovoide o cónica, con puentes estériles que se anastomosan y separan las depresiones en las cuales se encuentra la superficie himenial (fig. 10.54) de color amarillo a marrón y con frecuencia los puentes son de color más pálido. El estípite es hueco, frágil, subcilíndrico a bulboso en la base; la superficie que ocasionalmente presenta surcos, es de color amarillento a crema-grisáceo. Las parafisis presentan septos y a veces pueden ser ramificadas con ápices claviformes. Los ascos con ocho esporas, son unitunicados, inamiloides, operculados, subcilíndricos y más estrechos en la base. Las ascosporas son hialinas, de una sola célula, ampliamente elipsoides a oblongas-elipsoides, de paredes lisas y con varios núcleos. Los cuerpos fructíferos de este género son muy apreciados por ser comestibles y su precio es muy alto. Los miembros de este género pueden ser rudelares saprótrofos por un tiempo no muy largo (unos pocos años) o pueden hacer asociaciones micorrízicas con las raíces de algunos árboles y fructificar por largos períodos de tiempo (Hanlin, 1992; Webster & Weber, 2007). El género *Morchella esculenta* (L.) Pers. será nuestro ejemplo.

Género ***Verpa*** Swartz.

En este género el píleo de textura carnosa, es campanulado a cónico, de color marrón y su tamaño es relativamente pequeño, lo que lo hace ver desproporcionado con respecto al estípite (fig. 10.55). Los estípites son largos, gruesos, a veces aplanados y de color blanco. El píleo está unido al estípite por su parte central y el margen es libre. El himenóforo se encuentra en la superficie externa del píleo, puede ser liso u horizontalmente surcado y es concoloro con la superficie del píleo. Los ascos presentan opérculo, son inamiloides y numerosos en el apotecio, entre ellos hay paráfisis y no maduran al mismo tiempo. Las ascosporas de 12 a más de 25 µm son hialinas, de paredes lisas, no presentan gútulas, su forma es ovoide a elipsoide y uno de los lados usualmente es más aplanado. Es un hongo epigeo que crece sobre el sustrato, suelo y hojarasca. Como especies representativas tenemos a *Verpa conica* (O.F. Müll.) Sw. y *Verpa bohemica* (Krombh.) J. Schröt. (Korf, 1972; Alexopoulos *et al.,* 1996).



Fig. 10.55. *Verpa conica.* (O.F. Müll.) Sw.
Fotografía: Roy E. Halling

Familia **Pezizaceae**

Es una familia monofilética que según los tres linajes de Hansem & Pfister (2006) pertenece al linaje A. Los ascocarpos son de formas variadas, algunos son epigeos, sésiles o estipitados, cupulados, discoides, turbinados o pulvinados. También hay taxa semihipogeos a hipogeos que son cerrados y doblados formando un ascostroma sólido, esparasoide. Los ascogonios pueden ser enrollados. Si presentan cleistotecio el ascocarpo presenta cámaras, puede ser hipogeo o emergente, puede presentar paráfisis las cuales pueden ser hinchadas y pigmentadas en el ápice. El tamaño del ascotroma varía desde pocos milímetros a más de 10 cm de diámetro y usualmente son carnosos, blandos y quebradizos. Ascos cilíndricos, algunas veces globosos en los que presentan cleistotecios, persistentes, operculados, con paredes amiloides o por lo menos en el ápice, presentan un sólo poro. Hay mucha diversidad en este grupo en cuanto a las características anatómicas y bioquímicas, así como los mecanismos de descarga de las ascosporas. Los ascos son amiloides y su forma, color, ornamentación, gutulación, pigmento de las paráfisis y estructura del excípulo varían en los diferentes géneros. Las ascosporas son elipsoides a globosas, uninucleadas, hialinas o marrón pálido, usualmente de pared lisa, delgada y pueden ser ornamentadas, de forma globosa, elipsoide o fusiforme, la mayoría son gutuladas.

Su hábitat natural es muy amplio y ocupa nichos ecológicos diversos, pueden fructificar en estiércol y madera y en todos los tipos de suelo, arenosos, arcillosos, calizos y suelos quemados. Algunos pueden crecer en suelos con pH alto y en algunos casos con bajo contenido de materia orgánica. Los miembros de esta familia se encuentran principalmente en regiones templadas y regiones boreales alpinas, aunque algunos pocos taxa son tropicales. Algunas especies han sido reportadas como micorrízicas pero no han sido bien estudiadas (Hansen *et al*., 2001). A unos pocos géneros se les conoce anamorfos los cuales son hifomycetos de colores brillantes. Los conidióforos son de proliferación simpodial, los conidios se forman en dentículos sobre los conidióforos. Dentro de los anamorfos se encuentran *Chromelosporium Corda* y *Oedocephalum Preuss*.

Según Kirk *et al*. (2008) en la familia Pezizaceae se ubican 31 géneros; describiremos el género *Peziza*.

Género ***Peziza*** (L.) Fr.

El ascocarpo es generalmente epigeo, rara vez semihipogeo o hipogeo. Puede ser un apotecio discoide, cupulado o raramente, o un pticotecio. Son sésiles o con estípites muy cortos. El apotecio puede ser de color blanco, marrón y violeta entre otros. El excípulo ectal tiene una textura globosa o angular, las células presentan paredes delgadas con hifas más o menos interconectadas o células pequeñas globosas que se elongan a una forma hifoide hacia el exterior. El excípulo medular puede tener una, dos o más capas de textura globosa o angular; las células son grandes con paredes delgadas de hifas laxamente entrelazadas o paralelas. El himenóforo usualmente más pálido que la parte externa, puede ser liso. El himenio puede o no presentar parafisis, que puede o no tener gránulos pigmentados y estar o no embebidas en una matriz granular. Los ascos son unitunicados, operculados, amiloides sólo en el ápice o a veces sobre toda la superficie. Presentan ocho ascosporas con forma elipsoide o fusiforme y pueden tener una, dos o más gútulas. El color de las esporas es marrón pálido y pueden ser o no ornamentadas. Si son ornamentadas presentan verrugas, surcos, retículos o apículos. Las esporas pueden ser descargadas violentamente y raramente en forma pasiva. Generalmente son saprótrofos, ectomicorrízicos, coprófilos, lignícolas o fenicoides. Se han descrito dos géneros de anamorfos *Oedocephalum* Preuss y *Chromelosporium* Corda. Como ejemplo nombraremos a *Peziza badiofusca* (Boud.) Dennis, entre las numerosas especies de este género (Hansen *et al*., 2001).

Familia **Pyronemataceae**

Según Hansen & Pfister (2006) esta familia pertenece al linaje C de la clase Pezizomycetes. En el análisis filogenético aparece como no monofilética ya que las familias Ascodesmidaceae y Glaziellaceae están incluidas dentro del mismo clado. Es la familia más grande de la clase Pezizomycetes y el orden Pezizales, comprende ochenta géneros (Kirk *et al.,* 2008). Pueden presentar apotecio o cleistoctecio. Los apotecios son de tamaño variable, de pequeños a grandes, pueden ser de formas discoides a cupulados, pocas veces de otra forma y estipitados. Pueden presentar pelos en el apotecio con parafisis ausentes o presentes. Las ascosporas pueden ser lisas u ornamentadas, con gútula o sin ella, hialinas a marrón, unicelulares e inamiloides. Los cleistotecios son grandes, hipogeos, de pared gruesa, sólidos o con cámaras. Los ascos son cilíndricos, persistentes, operculados, inamiloides con poros complejos, en los taxa que presentan cleistotecios los ascos son globosos; las ascosporas usualmente son hialinas a marrón, con cubierta o sin ella, uninucleadas, con un sólo septo, y pueden presentar gútula o no. Estos hongos se encuentran en varios tipos de suelos, maderas, restos vegetales y estiércol. La mayoría de las especies son saprótrofas, otras especies son parásitas de raíces de briofitas y algunas forman ectomicorrizas. La mayor cantidad de especies de esta familia se encuentran en zonas templadas y en las áreas alpinas boreales. Los anamorfos son hifomycetes (Korf, 1972; Hansen & Pfister, 2006; Cannon & Kirk, 2007). Trataremos el género *Anthracobia*.

Género ***Anthracobia*** Boudier

Este género presenta apotecios sésiles, discoides a cupulados poco profundos, unidos central o ampliamente al sustrato. El diámetro es pequeño, puede variar de 5 mm a 2 cm. El himenóforo puede ser de color amarillo, naranja, rojizo, crema o marrón, la superficie externa puede ser de color crema a marrón. Presenta parafisis no ramificadas y mucho más delgadas que los ascos. Los ascos son operculados, inamiloides con ocho esporas y su desarrollo en el apotecio no es sincrónico. Las ascosporas son lisas, hialinas con dos gútulas y su forma es fusiforme a naviculada. La superficie externa del apotecio presenta pústulas y a veces pelos de color marrón, hifoides, de pared delgada o gruesa, sin septos que nacen de las células más periféricas de la superficie externa. Estos pelos se pueden unir o no en fascículos. El cuerpo fructífero puede estar parcialmente inmerso en el suelo en áreas

quemadas, suelos esterilizados con vapor, o sobre estiércol. Mencionamos en este género a *Anthracobia muelleri* (Berk) Rifai (Korf, 1972).

Familia **Sarcoscyphaceae**

Esta familia comprende especies con apotecio de colores brillantes que a menudo contienen pigmentos carotenoides y pelos. Su consistencia puede ser corchosa, correosa y en algunas ocasiones gelatinosa debido a la presencia de una textura intrincada en el excípulo. Excípulo compuesto de células hifales con matriz gelatinosa, hialina o raramente melanizada. Los ascos son cilíndricos a claviformes con pared gruesa, suboperculados e inamiloides. Presentan paráfisis multinucleadas. En el apotecio los ascos de algunos géneros maduran sucesivamente y, en otros, al mismo tiempo. Las ascosporas son multinucleadas, hialinas, presentan un número variable de gútulas, pueden ser lisas, longitudinalmente estriadas o reticuladas, simétricas o asimétricas. Las asimétricas tienen un lado aplanado. La familia comprende trece géneros de los cuales trataremos *Cookeina* Kuntze y *Phillipsia* Berk. (Korf, 1972; Hansen & Pfister, 2006; Cannon & Kirk, 2007; Kirk *et al*., 2008).

Género ***Cookeina*** Kuntze

En este género los apotecios cupulados o discoides tienen estípite de longitud variable, su consistencia es cartilaginosa, correosa, corchosa, y su diámetro de 1 mm a 5 cm según la especie (fig. 10.56). La superficie interna del apotecio (himenóforo) es de color blanco, amarillo, naranja rojo, crema o marrón. La superficie externa es concolora con la interna, aunque a veces en tonos más claros que la superficie interna. La superficie externa del apotecio presenta pelos en fascículos, lisos y de color blanco a marrón. Los ascos son operculados, inamiloides y numerosos en el apotecio, con ochos esporas y no sobresalen del himenio en la madurez, desarrollándose todos al mismo tiempo. Presentan paráfisis setosas con los ápices ramificados y a veces haciendo anastomosis. Las ascosporas presentan una superficie reticulada o longitudinalmente estriada, hialina, inamiloide y no producen reacción de coloración con KOH al 3%. La longitud de estas esporas puede llegar a más de 25 µm y contener numerosas gútulas. Su forma es ovalada, fusoide o naviculada. El sustrato son troncos y ramas en descomposición. Las especies son comunes en las tierras bajas del trópico, y se han registrado para Centroamérica, Sudamérica, el Caribe, África y Asia. En Colombia se encuentra *Cookeina speciosa* (Fr.) Dennis en los departamentos de Antioquia, Caquetá y Amazonas, y *Cookeina tricholoma* (Mont.) Kuntze en Caquetá y Amazonas (Korf, 1972; Franco-Molano *et al*., 2005).



Fig. 10.56. *Cookeina venezuelae.* (Berk. & M.A. Curtis) Le Gal (arriba); *Cookeina tricholoma* (Mont.) Kuntze. (centro); *Cookeina speciosa,* (Fr.) Dennis (abajo) *Fotografías:* Roy E. Halling (arriba y abajo.); TEHO (centro).

Género ***Phillipsia*** Berk.

En este género el apotecio con forma de cojín es discoide, plano a cupulado unido por la parte central al sustrato; su consistencia es carnosa, cartilaginosa, correosa o corchosa (fig. 10.57). Su diámetro es variable, entre 1 mm hasta 5 cm y el himenóforo puede ser de color rojo, naranja, amarillo, crema, marrón, lila a púrpura o azul. La superficie externa del apotecio es blanca a crema y presenta pelos lisos que forman fascículos. Los ascos son



Fig. 10.57. *Phillipsia domingensis*
Fotografía: TEHO

operculados, inamiloides, numerosos con cuatro esporas y no sobresalen del himenio cuando están maduros. Entre los ascos se encuentran parafisis con los ápices notoriamente ramificados, las cuales se anastomosan. Las ascoporas son estriadas longitudinalmente, hialinas y de 11 a 25 µm de largo, con numerosas gútulas. La forma de las esporas es ovoide, elipsoide, fusoide a naviculada. Su sustrato es la madera en descomposición y el cuerpo se forma sobre éste. Como ejemplo nombraremos a *Phillipsia domingensis* Berk. que se ha colectado en diferentes zonas tropicales como Centroamérica, el Caribe, Sudamérica, Madagascar, y en Colombia, se ha encontrado en diferentes lugares especialmente en el departamento del Caquetá (Korf, 1972; Franco-Molano *et al.,* 2005).

Familia **Tuberaceae**

En esta familia los ascocarpos son pticotecios o esterotecios, globosos y ornamentados. El himenio puede estar presente o ausente; si está presente puede ser persistente y similar a una empalizada o transitorio y que se desorganiza a medida que los ascos se desarrollan; en este caso los ascos quedan embebidos al azar en el tejido del ascocarpo. Si no hay himenio, los ascos están aparentemente diseminados en la gleba desde el principio. Cuando el himenio está presente consiste de ascos y paráfisis o cadenas de células parecidas a las paráfisis pero que no tienen los ápices libres. Los ascos son inamiloides y presentan de una a ochos ascosporas en la madurez las cuales pueden ser variables dentro del ascocarpo, son indehiscentes y la porción esporógena varía de subcilíndrica a claviforme, en forma de bolsa, subesférica o esférica y puede tener o no pedicelo.

En algunos taxa hay uncínulo (*crozier*) y en la base del asco hay dos cicatrices próximas, en otros taxa la base se describe en forma de tenedor pero no presenta uncínulo. Las ascosporas presentan un número variable de núcleos que en muchos casos son cuatro, y las gútulas de algunos taxa se observan antes de que el contenido del asco se oscurezca por las ornamentaciones. Las ascosporas pueden ser hialinas a marrón oscuro, las ornamentaciones pueden ser en forma de papilas, espinas, bacilares o retículo alveoladas, no presentan apículo. El excípulo o peridio es típicamente estratificado, el excípulo ectal varía de textura intrincada a textura angular y el excípulo medular es típicamente de textura intrincada. No se le conocen anamorfos (O'Donnell *et al.*, 1997; Cannon & Kirk, 2007). Esta familia, según Kirk *et al.* (2008), comprende siete géneros de los cuales sólo trataremos el género *Tuber* Mich ex Wigg.

Género ***Tuber*** P. Mich.: A. Wigg

El ascocarpo de este género es hipogeo, cerrado, globoso a lobulado o de forma irregular, su consistencia es carnosa o cartilaginosa. El exterior puede ser liso o rugoso, usualmente de color marrón claro u oscuro, el interior del ascostroma (pticotecio o esterotecio) tiene un excípulo medular interno de textura intrincada y un excípulo ectal que es de textura intrincada a angular, con un diámetro de 1 a 8 cm. La gleba está compuesta por unas venas claras y oscuras que forman curvas tortuosas de un tejido paralelo o entrelazado. Los ascos son unitunicados, indehiscentes, inamiloides, piriformes, elipsoides o subglobosos con pedicelo largo o corto, y con una a ocho ascosporas. Las ascosporas son unicelulares amarillas a marrón, de tamaño variable. Su forma es elipsoide o globosa y presenta la superficie reticulada y espinosa. En algunas especies se presentan gútulas y en otras hasta cuatro núcleos.

En este género se conocen alrededor de cien especies y son las que se denominan trufas verdaderas. Forman ectomicorrizas con árboles y arbustos de varias especies. Algunas especies de este género producen las trufas comestibles que se caracterizan por su sabor y aroma, y por esto son altamente apreciadas en culinaria y supremamente costosas. Es usual, en el sur de Francia y norte de Italia encontrar trufas de mayor valor comercial, *Tuber melanosporum* Vittad., o trufa negra del Périgord y *T. magnatum* Lév. o trufa blanca del Piedmont. El olor y el sabor de los cuerpos fructíferos atraen a numerosos animales micófagos que excavan para encontrarlos y comerlos, por esto se utilizan perros o cerdos para ubicar los cuerpos fructíferos en los bosques de estas regiones de Europa. Las trufas se han cultivado en plantaciones utilizando árboles de las especies apropiadas

de roble (*Quercus* spp.) o avellano (*Corylus avellana*) con las que hacen micorrizas, pero a pesar de esto la producción ha decaído durante el siglo XX. Se ha comprobado que dentro de los cuerpos fructíferos sanos de las trufas se pueden encontrar numerosos microorganismos, bacterias, levaduras y recientemente se ha reportado la presencia de algunos hongos filamentosos. Otras especies que podemos nombrar son *Tuber rufum* Pico y *Tuber aestivum* (Wulfen) Pers. (Hanlin, 1992; O'Donnell *et al.,* 1997; Pacioni *et al*., 2007; Webster & Weber, 2007).

Familia **Sarcosomataceae**

La familia según Lumbcsh & Hundorf (2007) incluye once géneros de los cuales tres no están completamente soportados. Según Hansen & Pfister (2006) esta familia pertenece al linaje C que es el más numeroso y heterogéneo. Esta familia se caracteriza por presentar apotecios sésiles, correosos, oscuros, con pelos oscuros, debido a pigmentos melanínicos. Los peridios se forman de hifas a menudo en una matriz gelatinosa. Tanto el excípulo externo como el himenóforo carecen de pigmentos carotenoides y su consistencia es correosa y corchosa o a veces ligeramente gelatinosa debido a que el excípulo tiene una textura intrincada. Los ascos son suboperculados, cilíndricos; las paráfisis son uninucleadas y se anastomosan cerca de la base. Las esporas son multinucleadas, lisas, hialinas, con pliegues transversales, a veces rodeadas de una cubierta gelatinosa o verrucosas sin cubierta gelatinosa. La mayoría de las especies de la familia son de zonas frías del hemisferio norte pero unas pocas se encuentran en zonas cálidas de América (Korf, 1972; Medel & Chacon, 2000; Kirk *et al.,*2001; Cannon & Kirk, 2007).

De los once géneros ubicados en esta familia, describiremos el género *Plectania*.

Género ***Plectania*** Fuckel

Este género presenta apotecio mediano a grande, con pelos de color marrón, de pared gruesa, rugosa y con septos. Su forma es convexa a turbinada o fuertemente cupulada. Puede o no presentar estípite y su hábito de crecimiento es gregario o solitario. El color del apotecio varía de negro-grisáceo a casi negro y se une central o ampliamente al sustrato, a veces la unión llega hasta el margen. La textura del apotecio es cartilaginosa, correosa o corchosa. El diámetro del himenóforo es de 5 mm a 5 cm, de color crema, marrón, gris o negro, y la superficie externa del apotecio puede ser roja, naranja, amarilla, crema, marrón, gris y negra o con gránulos de color anaranjado. El margen es entero, ondulado o crenado. El excípulo medular es de textura intrincada y el excípulo ectal es de textura angular. Los ascos fusoides a naviculares son operculados, con pie, de pared gruesa y numerosos en el apotecio; contienen ocho esporas inamiloides que no maduran al mismo tiempo. Presentan paráfisis ramificadas en el ápice y pueden hacer anastomosis. Las ascosporas son hialinas, de forma elipsoide, subalantoide o globosa. Su pared es lisa, transversalmente estriada en un sólo lado y de un tamaño de 12 a 25 µm de largo, tienen o no gútulas y cuando están presentes son numerosas y pequeñas semejando espuma en el ápice. Crecen sobre el sustrato en forma epigea o parcialmente inmerso, y estos sustratos pueden ser troncos, ramas, suelo y hojarasca. Como especies nombraremos a *Plectania rhytidia* (Berk.) Nannf. & Korf reportada en Colombia, Jamaica, Puerto Rico y México (Korf, 1972; Medel & Chacón, 2000).

Clase **Sordariomycetes**

Esta clase es una de las que comprende mayor número de especies de hongos Ascomycota con más de seiscientos géneros y más de tres mil especies descritas. Los hongos de esta clase constituyen un grupo monofilético que presenta peritecio en forma de botella con ostiolo y algunos presentan cleistotecios; los ascos en su gran mayoría son unitunicados y algunos son prototunicados generalmente con ocho ascosporas. El ascocarpo puede ser solitario superficial y no está asociado a un estroma. También pueden ser gregarios, inmersos o sobre un estroma o tejido del sustrato. En esta clase están ubicados los antiguos "Pyrenomycetes", que son hongos con peritecio, pero el término no se utiliza en la actualidad ya que los hongos con este tipo de ascocarpo, se ubican en más de una clase en las cuales también se ubican algunos hongos con ascos prototunicados. En esta clase también hay numerosos hongos anamórficos a los cuales no se les conoce fase sexual, pero por estudios filogéneticos quedan ubicados en este taxón. Esta clase comprende tres subclases **Hypocreomycetidae**, **Sordariomycetidae** y **Xylariomycetidae** (Samuels & Blackwell, 2001; Zhang *et al*., 2006).

Los miembros de esta clase se encuentran en varios tipos de ecosistemas terrestres y acuáticos (marinos y de agua dulce); su distribución en estos ecosistemas es universal. Pueden ser patógenos y endófitos de plantas; algunos como *Cordyceps s. l.* (Fries) Link, están asociados

con artrópodos, otros pueden ser micoparásitos y también hay numerosos saprótrofos que intervienen en la descomposición de la materia orgánica y en el ciclo de los nutrientes. Como ejemplo de patógeno de plantas podemos encontrar *Magnaporthe grisea* (T.T. Hebert) M.E. Bar; *Glomerella* Spald & H. Schrenk teleomorfo de *Colletrotrichum* Corda, que causa antracnosis en numerosas plantas; diferentes especies de *Fusarium* Link, algunas de las cuales sus teleomorfos se encuentran en los géneros *Albonectria* Rossman & Samuels, *Gibberella* Sacc. y *Haematonectria* Samuels & Nirenberg. La especie *F. oxysporum* E.F. Sm. & Swingle que produce marchitamiento vascular y otras enfermedades en una gran diversidad de plantas, no se le conoce el teleomorfo. Entre los endófitos de gramíneas tenemos dos géneros importantes *Epichloë* (Fr.) Tul. & C. Tul. y *Balansia* Speg.

Algunos miembros de esta clase son patógenos oportunistas produciendo diferentes tipos de micosis en el hombre y los animales como *Sporothrix schenckii* Hektoen & C.F. Perkins, *Pseudallescheria boydii* (Shear) McGinnis, A.A. Padhye & Ajello y *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. anamorfo de *Haematonectria haematococca* (Berk. & Broome) Samuels & Rossman. Como micoparásitos tenemos el género *Hypomyces* (Fr.) Tul., que parasita los cuerpos fructíferos carnosos de hongos basiodiomycetes. Hay hongos que pueden ser utilizados como biocontroladores para el manejo de diferentes plagas en los cultivos, principalmente varias especies del género *Hypocrea* Fr. teleomorfo de *Trichoderma* Pers. Los saprótrofos son descomponedores de hojarasca, madera, plantas herbáceas y estiércol. Algunos son celulolíticos como el género *Chaetomium* Kunze: Fr., hay también productores de metabolitos secundarios, entre los cuales se destacan las micotoxinas del tipo tricotecenos producidas por algunas especies de *Fusarium*, y los alcaloides producidos por *Claviceps* Tul. y *Epichloë* (Samuels & Blackwell, 2001; Zhang *et al.,* 2006).

Subclase **Hypocreomycetidae**

Es una subclase monofilética fuertemente soportada por análisis filogénetico, incluye cuatro órdenes: Coronophorales, **Hypocreales**, Melanosporales y **Microascales**, de los cuales sólo trataremos los que están en negrilla. Los miembros de esta subclase poseen peritecios de colores claros, la gran mayoría sin presentar paráfisis; los ascos pueden ser amiloides o inamiloides, o carecer de anillo apical (Zhang *et al*., 2006).

Orden **Hypocreales**

Es un orden monofilético que incluye hongos patógenos de plantas e insectos, micoparásitos, endófitos y especies saprótrofas. Las especies más características de este orden están tipificadas por hongos que presentan centro tipo nectria y ascocarpo peritecioide. El hamatecio comprende paráfisis apicales que se originan en un meristemo en el lóculo apical, creciendo hacia abajo y presentando también perífisis. Los ascos ovoides a cilíndricos con poro apical se forman en un himenio, el anillo apical de los ascos muchas veces está ausente o no se distingue claramente, las ascosporas son típicamente sin color aunque puede haber de colores amarillo-marrón, verde y aún rojas.

En el estroma, los peritecios pueden ser superficiales o encontrarse inmersos en él. Son carnosos y pigmentados de colores claros a brillantes, generalmente con colores que van del amarillo al rojo, los pigmentos negros no son muy frecuentes. Los anamorfos presentan conidiogénesis enteroblástica y los conidióforos son principalmente solitarios aunque a veces pueden estar unidos en esporodoquios, sinemas o dentro de picnidios, estos anamorfos pueden ser *Fusarium* Link, *Gliocladium* Corda. *Clonostachys* Corda, *Cylindrocarpon* Wollenweber, *Verticillium* Nees, *Lecanicillium* W. Gams & Zare, *Metarhizium* Zorokïn y *Trichoderma* Persoon, entre otros (Samuels & Blackwell, 2001).

Los hongos "clavicipitaceos" todos incluidos anteriormente en la familia Clavicipitaceae, han sido centro de muchos estudios, especialmente el género *Cordyceps* Fr. Los esquemas de clasificación taxonómica tradicional más aceptados en la familia Clavicipitaceae y el género *Cordyceps*, fueron propuestos por Diehl (1950) y Kobayasi (1941), respectivamente. Diehl (1950) dividió la familia en tres subfamilias: Clavicipitoideae, Cordycipitoideae y Oomycetoideae, basado en el carácter de las estructuras de reproducción sexual y asexual, y su afinidad con el hospedero. Kobayasi (1941) dividió el género *Cordyceps,* de acuerdo con la morfología de los ascos, ascosporas y fragmentación de las ascosporas, en tres subgéneros principales *Cordyceps, Ophiocordyceps* y *Neocordyceps.*

Por estudios en filogenia molecular de múltiples genes Sung *et al*. (2007a) y Spatafora *et al.* (2007*b*), demuestran inicialmente que el grupo de hongos "clavicipetaceos" está dividido en tres grandes clados (grupos) y sugieren que ni la familia Clavicipetaceae, ni el género *Cordyceps* son monofiléticos. Más adelante, Sung *et al.* (2007*b*) en sus análisis filogenéticos, soportan de nuevo tres clados y plantean una nueva clasificación de los

hongos "clavicipitaceos", distribuidos en tres familias: Clavicipitaceae, Ophiocordycipitaceae y Cordycipiteaceae, tratadas más adelante.

Según lo anterior y siguiendo a Kirk *et al*. (2008) y Bisby *et al.* (2009) en el orden Hypocreales se ubican actualmente siete familias: **Bionectriaceae**, **Clavicipitaceae**, **Cordycipitaceae**, **Hypocreaceae, Ophiocordycipitaceae**, **Nectriaceae** y Niessliaceae (Kirk *et al*., 2008; Sung *et al*., 2007b; Bisby *et al*., 2009); de las cuales trataremos las seis primeras.

Familia **Bionectriaceae**

La familia Bionectriaceae se caracteriza por tener peritecios uniloculados, de colores pálidos que varían de blanco a naranja o marrón pálido a marrón; no hay reacción con KOH o ácido láctico y generalmente estos peritecios son superficiales carentes de estromas o están inmersos en el sustrato con centro tipo nectria, peridio membranoso; esta familia comprende numerosos géneros pero sólo trataremos el género *Bionectria* Spegazzini (Rossman *et al.,* 1999). Los ascos cilíndricos de pared delgada no son fisitunicados, a menudo con un pequeño anillo apical J- (inamiloide). Las ascosporas son de forma variable, a veces con septos transversales, incoloras a amarillas o marrón pálido, ocasionalmente ornamentadas, sin apéndices y sin cubierta gelatinosa (Cannon & Kirk, 2007).

De acuerdo con Kirk *et al.* (2008) esta familia comprende 35 géneros; trataremos al género *Bionectria*.

Género ***Bionectria*** Spegazzini.

Las especies del género poseen ascocarpos peritecioides, solitarios a gregarios, superficiales o ligeramente inmersos, de color blanco a naranja que no cambian su tono al adicionar KOH. Los peritecios ostiolados se caracterizan por poseer paredes lisas o con verrugas o escamas, setas filiformes delgadas y flexuosas, y por ser globosos a ovoides que pueden o no colapsarse. Los ascos son delgados, clavados, y las ascosporas de un septo o raramente multiseptadas, hialinas, lisas a espinulosas o ligeramente verrucosas. El anamorfo es *Clonostachys* Corda, de los cuales la especie *C. rosea* (Preuss) Mussat es usado en control biológico del hongo fitopatógeno *Botrytis cinerea* Pers., y de nematodos fitopatógenos; su hábitat natural son las hojas y maderas en descomposición (Rossman *et al.,* 1999; Zhang *et al*., 2008).

Familia **Clavicipitaceae**

Sus miembros incluyen géneros como *Balansia* Speg., y *Epichloë* (Fr.) Tul. & C. endófitos de gramíneas de la subfamilia Pooideae; *Claviceps* Tul. Tul., parásito de una gran variedad de herbáceas y cereales de importancia económica, principalmente el centeno; la especie *Shimizuomyces paradoxus* Kobayasi que se ha encontrado asociada a semillas de arbustos del género *Smilax*; asimismo, en esta familia está incluido un grupo de hongos patógenos de artrópodos dentro de los cuales están los géneros *Torrubiela* Boud., *Hypocrella* Sacc., y *Regiocrella* P. Chaverri & K. T. Hodge, este último con dos únicas especies parásitas de insectos escama o cochinillas. Algunas especies antiguamente en el género *Cordyceps s. l.*, se ubican en esta familia con un nuevo género *Metacordyceps* G. H Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatphora, creado para destacar que la mayoría de estas especies tienen como anamorfo el género *Metarhizium* Zorokïn, importante agente en control biológico (Chaverri *et al*., 2005; Bischoff *et al*., 2005; Sung *et al*., 2007*b*).

Los miembros de esta familia se caracterizan por tener un estroma carnoso o duro, pigmentado de color oscuro a negro y a veces en colores brillantes, o por tener un subículo largo y estrecho. Los estromas se levantan del sustrato o de un esclerocio o de hifas del hongo compactado. El ascocarpo es un peritecio usualmente inmerso o emergente del tejido estromático, a veces en arreglos oblicuos. Presentan papilas en el ápice y perífisis; el peridio es de una o dos capas de células, a veces carnoso y otras veces membranoso. Los ascos son unitunicados formándose en un fascículo basal dentro del peritecio, son cilíndricos y usualmente presentan ochos ascosporas. El anillo apical es grande, inamiloide (J-), con una región gruesa refractiva. Las paráfisis delicuescentes son cortas y emergen de las paredes laterales. Las ascosporas son hialinas y pueden parecer amarillas en masa, usualmente cilíndricas y multiseptadas y se pueden o no fragmentar generando varias esporas de una o dos células, con paredes lisas y gútula (Rogerson, 1970; Barr, 1990; Alexopoulos *et al.,* 1996; Sung *et al*., 2007b).

Teleomorfo	**Anamorfo**
Epichloë (Fr.) Tul. & C. Tul	*Neotyphodium* Glenn, C.W. Bacon & Hanlin *Acremonium* Link
Balansia Speg.	*Ephelis* Fries
Claviceps Tul.	*Sphacelia* Lev.
Hypocrella Sacc.	*Aschersonia* Mont.
Metacordyceps G. H Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	*Metarhizium* Zorokïn

Teleomorfo	Anamorfo
	Nomuraea Maubl. *Pochonia* Bat & O. M Fonseca
	Metarhizium anisopliae var. *majus* (J.R. Johnst.) M.C. Tulloch
Metacordyceps chlamydosporia (H.C. Evans) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	*Pochonia chlamydosporia* (Goddard) Zare & W. Gams
Metacordyceps taii (Z.Q. Liang & A.Y. Liu) Sung	*Metarhizium anisopliae* var. *anisopliae* G.H. (Metschn.) Sorokīn, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora
Metacordyceps brittlebankisoides (Zuo Y. Liu, Z.Q. Liang, Whalley, Y.J. Yao & A.Y. Liu) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	*Metarhizium* Sorokïn

De los 43 géneros ubicados en esta familia según Kirk *et al*. (2008), describiremos el género *Claviceps.*

Género ***Claviceps*** Tul.

Se han descrito aproximadamente cuarenta especies en este género, las cuales son parásitas de herbáceas como pastos, juncos y ocasionalmente en juncias. La especie más importante y tipo del género es *Claviceps purpurea*, que describimos abajo. Otras especies de importancia económica son *C. gigantea* S.F. Fuentes, Isla, Ullstrup & Rodriquez atacando el maíz en México, *C. sorghi* B.G.P. Kulk., Seshadri & Hegde y *C. africana* Freder., Mantle & De Milliano que causan el ergot del sorgo; *C. paspali* F. Stevens & J.G. Hall, *C. fusiformis* Loveless, *C. microcephala* (Wallr.) Tul. y *C. balansioides* Möller que parasitan diversos pastos. El género se caracteriza por producir esclerocios que al germinar forman el estroma, dentro del cual se desarrollan los peritecios, y sus hospederos son diferentes tipos de plantas herbáceas (fig. 10.58) (Ulloa & Herrera, 2004; Webster & Weber, 2007).

Claviceps purpurea (Fr.) Tul. posee un ascocarpo tipo peritecio formado en un estroma que germina a partir de un esclerocio negro compuesto íntegramente de tejido fúngico. Este estroma es erecto, capitado y estipitado. Tiene una consistencia carnosa de colores brillantes o ligeramente coloreados. Los peritecios se ubican en la parte apical del estroma. El peritecio es ostiolado con un cuello que sobresale ligeramente del estroma. La forma es obpiriforme de pared delgada formada por células elongadas. El centro contiene paráfisis laterales y los ascos son unitunicados, alargados, cilíndricos con un engrosamiento apical inamiloide. Las ascosporas son hialinas, filiformes y multiseptadas y se producen en número de ocho (Hanlin, 1992).

Claviceps purpurea es la causa del ergot o cornezuelo del centeno (*Secale cereale*). En esta planta el hongo produce esclerocios en las espigas (fig. 10.58). Los esclerocios contienen alcaloides que pueden producir envenenamiento en los animales cuando son consumidas directamente y en el hombre cuando son procesados junto con los granos del centeno. En Europa durante, la Edad Media el envenenamiento por consumir pan de centeno contaminado se denominó fuego de San Antonio, por el efecto vasoconstrictor de algunas toxinas que alteran la circulación en las extremidades llegándose a producir gangrena. Otro de los efectos está relacionado con el sistema nervioso central produciendo convulsiones, alucinaciones y sensación de quemazón. Algunos de estos alcaloides como la ergonobina y ergotamina en dosis apropiadas, son utilizados en medicina como vasoconstrictores. Además, la ergometrina es empleada para inducir o simular contracciones en el útero. Adicionalmente, este hongo tiene la capacidad de producir ácido lisérgico del cual se deriva la dietilamida del ácido lisérgico (LSD), la cual tiene propiedades alucinógenas (Barr, 1990; Alexopoulos, 1996; Webster & Weber, 2007).

Familia **Cordycipitaceae**

En esta familia se ubican especies que parasitan algunas plantas y artrópodos que se encuentran en hojarasca, musgo o en las capas superiores del suelo. La familia contiene especies del género *Cordyceps s. s.* patógenas de insectos (fig. 10.59), como *C. bassiana* cuyo anamorfo es *Beauveria bassiana* (usado en control biológico), *C. militaris* que parasita orugas o pupas de mariposas y polillas; el género *Ascopolyporus* A. Möller crece epibionte en hospederos de la familia Poaceae como el bambú y parasita insectos escama del orden Homoptera y especies del género *Hyperdermium* J. White, R. Sullivan, G. Bills & N. Hywel-Jones, las cuales en estadios iniciales de infección

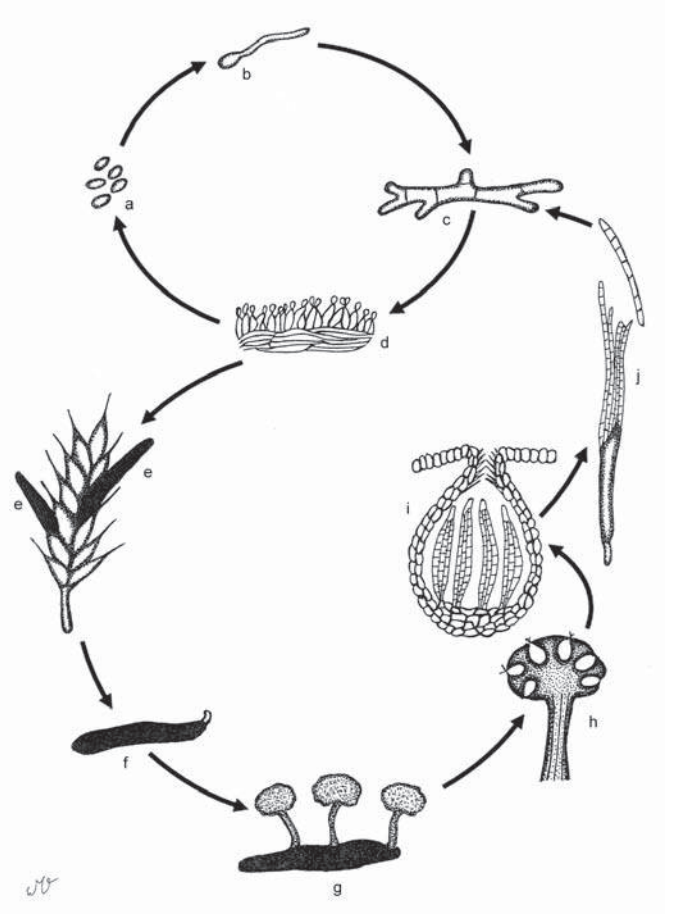


Fig. 10.58. Ciclo de vida: *Claviceps purpurea.* a) Conidios; b) Conidios germinando en el ovario de las flores; c) Formación de micelio algodonoso; d) Acérvulo con conidióforos y conidios pequeños; e) El micelio se transforma en un esclerocio seudoparenquimatoso de color oscuro que reemplaza al grano de centeno en la espiga; f) Esclerocio que puede quedar en el suelo; g) El esclerocio germina produciendo estromas; h) Estroma en que se observan los peritecios; i) Peritecios con los ascos; j) Las ascosporas son diseminadas por el viento y llegan hasta las flores del centeno donde germinan, alcanzando el ovario
Esquema: Marleny Vargas

son necrótrofas de insectos escama y luego crecen como biótrofos en tallos de su planta hospedera (Sullivan *et al.*, 2000; Bischoff *et al.*, 2005; Sung *et al*., 2007).

Poseen estromas o subículos carnosos, de colores pálidos o con pigmentos brillantes. Los peritecios se desarrollan inmersos o emergentes del tejido estromático, orientados en ángulo recto con respecto a la superficie del estroma. Los ascos son cilíndricos con anillos apicales engrosados y las ascosporas usualmente son cilíndricas, multiseptadas que se fragmentan en partes de esporas o permanecen intactas al madurar (Sung *et al.*, 2007*b*). Según Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican quince géneros:

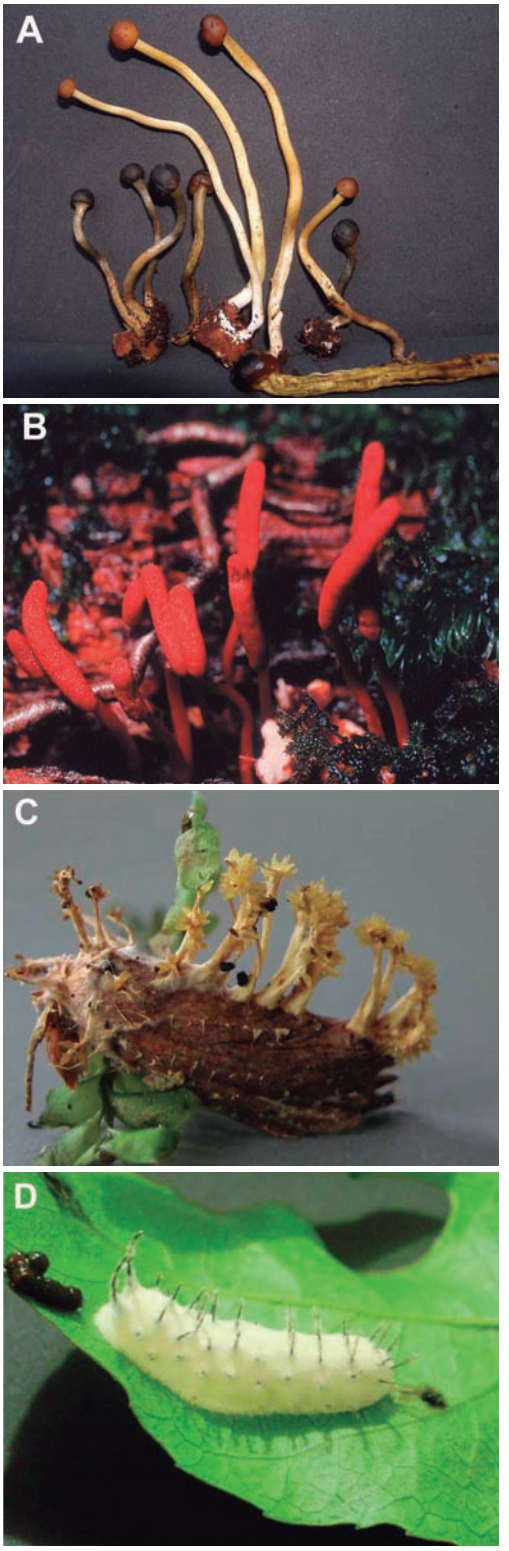


Fig. 10.59. A) Ascostroma de *Cordyceps* sp. B) *Cordyceps chlamydosporia* H.C. Evans. C) *Cordyceps tuberculata* en polilla adulta de la familia Noctudidae. D) *Bauveria bassiana* anamorfo de *Cordyceps bassiana,* parasitando a larva de la tribu Ithominae, familia Nymphalidae
Fotografías: TEHO (fotos a y b); Tatiana Sanjuán, LAMFU (fotos c y d)

Teleomorfo	Anamorfo
Cordyceps militaris (L.) Link	*Lecanicillium* W. Gams & Zare
Cordyceps bassiana Z.Z. Li, C.R. Li, B. Huang & M.Z. Fan	*Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill.
Cordyceps brongniartii Shimazu	*Beauveria brongniartii* (Sacc.) Petch
Cordyceps confragosa (Mains) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	*Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare & W. Gams

Familia **Ophiocordycipitaceae**

Los miembros de esta familia incluyen el género tipo *Ophiocordyceps* Petch, cuya especie *O. communis* Hywel-Jones & Samson parasita estadios adultos de termitas. Para algunas especies de *Cordyceps s. l.*, se ha creado el género, *Elaphocordyceps*, que delimitan especies que parasitan ascocarpos hipogeos del género *Elaphomyces* y ninfas de chicharras y escarabajos (Sung *et al.*, 2007*b*).

Poseen estromas o subículos de consistencia dura raramente carnosa, fibrosos a flexibles de colores oscuros raramente vivos, usualmente con protuberancias laterales. Los peritecios se desarrollan inmersos o emergentes del tejido estromático y en arreglos oblicuos. Los ascos son cilíndricos con anillos apicales engrosados y las ascosporas usualmente son cilíndricas, multiseptadas que se fragmentan generando varias esporas (Sung *et al*., 2007*b*). De acuerdo con Kirk *et al.* (2008) esta familia comprende diez géneros.

Teleomorfo	Anamorfo
Elaphocordyceps G. H. Sung & Spatphora	*Tolypocladium* W. Gams
Ophiocordyceps Petch	*Hirsutella* Patouillard *Hymenostilbe* Petch *Synglіocladium* Petch

Familia **Hypocreaceae**

En esta familia se presentan estromas discretos a efusos, algunos como discos o bates de hasta 6 cm de alto, de colores pálidos, blanco, amarillo pálido, naranja, rojo, púrpura, marrón y hasta marrón oscuro. Las paredes de los ascocarpos son similares en todos los géneros; los ascos son claviformes a cilíndricos, de pared delgada a menudo con un anillo apical inamiloide y las ascosporas son hialinas a verdes, lisas, a menudo con septos y a veces ornamentadas. Esta familia comprende más de doce géneros como *Aphysiostroma* Barrasa, A. T. Martínez & G. Moreno, *Arachnocrea* Z. Moravec*, Hypocrea* Fries, *Hypomyces* (Fr.) Tul., *Sphaerostilbella* (Henn.) Sacc. & D. Sacc., entre otros y numerosos anamorfos como *Diplocladium* Bonord.*, Sepedonium* Link.*, Stephanoma* Wallr.*, Trichoderma* Pers.*,* entre otros (Kirk *et al.,* 2008; Cannon & Kirk, 2007; Bisby *et al.,* 2009). De los veintidós géneros ubicados en esta familia según Kirk *et al.* (2008), sólo trataremos el género *Hypocrea* Fries.

Género ***Hypocrea*** Fries

El género *Hypocrea* (anamorfo: *Trichoderma* Pers.) se encuentra en países tropicales y zonas templadas, la fase sexual se encuentra en madera en descomposición, sobre otros Ascomycetes, o Basidiomycetes con forma de repisa o con basidiocarpos resupinados; es menos frecuente en sustratos herbáceos. La mayoría de las especies se encuentran en plantas dicotiledóneas, y raramente en monocotiledóneas.

Presentan estromas que algunas veces son difíciles de distinguir ya que pueden crecer sobre madera o sobre otros hongos. El estroma típicamente tiene forma discoidal o de cojín y colores que varían de marrón claro a oscuro, amarillo o blanco y cuya consistencia es carnosa, aunque usualmente no posee más de 5 mm de diámetro, el estroma de algunas especies puede medir varios centímetros y también puede tener formas clavada y turbinada. En algunas especies este estroma es plano y extendido sobre el sustrato. En cada estroma se encuentran numerosos peritecios que se abren hacia el exterior para descargar las ascosporas. Los ascos son cilíndricos o clavados, sin aparato apical, inamiloides y contienen ocho ascosporas que pueden ser de una o dos células, las cuales se desarticulan para formar 16 ascosporas. Las ascosporas se separan a menudo en dos partes, redondeadas, hialinas a verdosas y presentando septo con constricción. En este género se han descrito más de doscientas especies pero pocas han sido relacionadas con su anamorfo (Hanlin, 1992; Samuels, 2004; Cannon & Kirk, 2007).

Teleomorfo	Anamorfo
Hypocrea rufa (Pers.) Fr.	*Trichoderma viride* Pers.
H. pilulifera J. Webster & Rifai	*T. piluliferum* J. Webster & Rifai
H. pachybasioides Yoshim. Doi	*T. longibrachiatum* Rifai

Familia **Nectriaceae**

Esta familia según Eriksson (2006) comprende más de 20 géneros, pero de acuerdo con Kirk *et al*. (2008) comprende 57 géneros, entre los cuales están *Calonectria* De Not., *Cosmospora* Rabehn., *Nectria* (Fr.) Fr., *Pseudonectria* Seaver; sólo trataremos los géneros ***Gibberella*** Saccardo, ***Haematonectria*** Samuels & Nirenberg y ***Albonectria*** Rossman & Samuels, cuyos anamorfos son del género *Fusarium*. Entre los anamorfos de los géneros de esta familia se encuentran, además de *Fusarium* Link., otros como: *Cylindrocarpon* Wollenw., *Cylindrocladium* Morgan, *Mariannaea* G. Arnaud ex Samson, *Septofusidium* W. Gams, *Tubercularia* Tode. y *Volutella* Fr., entre otros.

Los géneros de esta familia presentan peritecios con centro tipo nectria. De importancia en fitopatología, producen grandes pérdidas en diferentes tipos de cultivos, causando marchitamientos vasculares y pudriciones en raíces; además de esto produce gran cantidad de metabolitos tóxicos, principalmente en cereales. Como hongos oportunistas, algunas especies producen micosis en humanos, como queratitis y onicomicosis en pacientes inmunocompetentes e infecciones diseminadas en pacientes inmunocomprometidos principalmente neutropénicos (Cannon & Kirk, 2007; Nucci & Anaissie, 2007).

La especie de mayor importancia en fitopatología es *Fusarium oxysporum* con más de 100 *formae speciales,* al cual no se le conoce teleomorfo, causa marchitamiento vascular en numerosos cultivos de importancia económica. *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. anamorfo de *Haematonectria haematococca* (Berk. & Broome) Samuels & Rossman causa pudrición principalmente en raíces y tallo de numerosas plantas; cuando la pudrición afecta las semillas se pueden producir micotoxinas. Otras especies de importancia agrícola son *Gibberella zeae* (Schwein.) Petch teleomorfo de *Fusarium graminearum* Schwabe, que causa tizón de las semillas pre o posgerminación. *Fusarium verticillioides* (Sacc.) Nirenberg anamorfo de *Gibberella fujikuroi* (Sawada) Wollenw. causa la pudrición de tallos en maíz; *Albonectria rigidiuscula* (Berk. & Broome) Rossman & Samuels, teleomorfo de *F. decemcellulare* Brick (Agrios, 2005; Leslie & Summerell, 2006).

Es importante destacar que el género *Fusarium* es un gran productor de micotoxinas. Produce tricotecenos como: diacetoxiscirpenol (DAS) producido por la especie *F. equiseti* (Corda) Sacc., presentando toxicidad aguda en animales; T-2 y nivalenol producidos por la especie *F. sporotrichioides* Sherb.; deoxinivalenol de *F. graminearum* y *F. culmorum* (W.G. Sm.) Sacc. Otros compuestos tóxicos son la zearalenona que es un metabolito producido por *F. graminearum* y otras especies, produciendo efectos estrogénicos en animales, principalmente el cerdo. Fumonisinas, producidas por *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg ex Gerlach & Nirenberg, *F. verticillioides* (Sacc.) Nirenberg, que pueden producir leucoencefalomalacia equina (sigla en inglés ELEM) enfermedad fatal en caballos, también el síndrome de edema pulmonar porcino (en inglés PPE) enfermedad fatal, no muy frecuente en cerdos, que también ha sido reportada en aves de corral, produciendo alteraciones en el hígado. Otra micotoxina es la moniliformina producida por numerosas especies de *Fusarium* (Marasas *et al*., 1984; Miller *et al.*, 2001; Hagler *et al.,* 2001; Marasas *et al.,* 2001).

Las especies reportadas como agentes etiológicos de micosis superficiales o diseminadas son en primer lugar *Fusarium solani* aislado con mayor frecuencia, en segundo *F. oxysporum* y en tercer lugar *F. verticillioides* (Nucci & Anaissie, 2007).

Género ***Gibberella*** Saccardo.

En el género *Gibberella* los peritecios son de color púrpura oscuro a casi negros, que se tornan rojos con KOH al 3%, con ostiolo que presenta perífisis, peridios membranosos y paráfisis entre los ascos; tienen forma obovoide o subglobosa y en el exterior presentan ornamentaciones verrucosas. Los ascos son relativamente delgados y de forma clavada y usualmente no tienen mecanismo apical de descarga; a menudo presentan un anillo apical pequeño inamiloide. Las ascosporas son fusiformes rectas o ligeramente curvadas presentando de uno a tres septos, fragmosporas y, rara vez, dictiosporas. Inicialmente son hialinas pero al madurar son de color marrón muy claro, algunas veces ornamentadas, estas ascosporas emergen de los peritecios formando agrupaciones de forma alargada, embebidas en mucílago; a este tipo de agrupaciones, que emergen del ostiolo, se les denomina **cirro**. (Leslie *et al.,* 2006; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Haematonectria*** Samuels & Niremberg

El género *Haematonectria* presenta peritecios amarillos a rojos de forma globosa a piriforme sobre el sustrato, que al adicionar KOH al 3% se oscurecen. Los ascos son elipsoides y estriados con un septo.

Género ***Albonectria*** Rossman & Samuels.

El género *Albonectria* presenta peritecios blancos o de colores claros (amarillo claro), los ascos contienen de cuatro a ocho ascosporas elipsoides a ampliamente elipsoides con tres septos (Leslie *et al.,* 2006).

Orden **Microascales**

Según Zhang *et al*. (2006) este orden es considerado como un grupo parafilético pero se hace necesario estudiar un número mayor de taxa para soportar mejor los nodos. Se carateriza por tener el ascocarpo con desarrollo semicleistotecial con peritecios de cuello largo o corto. Los ascos son globosos distribuidos al azar y dehiscentes; las ascosporas unicelulares son hialinas o ligeramente pigmentadas de marrón o negro y se descargan en forma pasiva. Los anamorfos generalmente con células conidiógenas tipo anélido, pueden formar sinemas. Algunas especies son parásitas de plantas y animales, y otras son saprótrofas (Samuels & Blackwell, 2001; Zhang *et al*., 2006).

De acuerdo con Kirk *et al.* (2008) este orden comprende cuatro familias; trataremos las familias **Ceratocystidaceae** y **Microascaceae**.

Familia **Ceratocystidaceae**

Los miembros de esta familia poseen ascocarpos periteciales color marrón oscuro a negro, de pared delgada, usualmente con cuello largo y setas ostiolares divergentes. Los ascos son de pared delgada, evanescentes, de ocho ascosporas. Las ascosporas son pequeñas, hialinas, aseptadas. Los anamorfos (*Chalara* (Corda) Rabenh.*, Chalaropsis* Peyronel*, Thielaviopsis* Went) son variables en su morfología presentando conidióforos simples o en pequeñas agrupaciones, que sostienen una célula conidiógena tipo fiálide de cuello elongado con producción endógena de conidios. Los conidios son unicelulares, hialinos a ligeramente marrón, cilíndricos volviéndose elipsoides. Pueden presentar clamidosporas de pared gruesa o artroconidios, usualmente en cadenas de cuatro a ocho células, con pared gruesa, que inicialmente permanecen unidos y al madurar se fragmentan con los extremos truncados o redondeados. También pueden formarse aleurioconidios solitarios o en cadena, ovoides, oscuros que se originan de hifas fértiles no diferenciadas (Ellis, 1971; Cannon & Kirk, 2007).

De acuerdo con Kirk *et al.* (2008) esta familia comprende seis géneros; trataremos el género ***Ceratocystis.***

Género ***Ceratocystis*** J. B. Ellis & Halsted

Este género, considerado anteriormente de ubicación incierta en el orden Microascales (Eriksson, 2006; Lumbsch & Huhndorf, 2007), se caracteriza por tener peritecios con cuello largo y ascos producidos a partir de células ascógenas que se alinean en la pared interna del ascocarpo. Las ascosporas son liberadas por disolución de la pared del asco y son descargadas en forma pasiva a través del cuello del peritecio y en muchas especies junto con una sustancia mucilaginosa. El anamorfo de este género es *Thielaviopsis* Went., sin embargo, por estudios moleculares hechos por Paulin-Mahady *et al*. (2005), ubican en este último género nueve especies de *Chalara* y una de *Chalaropsis* anamorfos de *Ceratocystis*. En este texto mantenemos los géneros *Chalara* y *Chalaropsis* como anamorfos de *Ceratocystis,* por ser sus morfologías microscópicas sinanamórficas con el género *Thielaviopsis* (Barnett & Hunter, 1998).

Ceratocystis fagacearum (Bretz) J. Hunt causa marchitamiento del roble (*Quercus* sp.), enfermedad que causa gran destrucción de estos árboles en Estados Unidos; *C. fimbriata* Ellis & Halst., ataca numerosos árboles, entre ellos el cafeto (*Coffea arabiga*), y *C. paradoxa* (Dade) C. Moreau afecta la palma aceitera (*Elaeis guineensis*) y el cacao (*Theobroma cacao*). En algunas de las especies del género se encuentra una mezcla de alcoholes, ésteres y otras sustancias volátiles responsables del olor a fruta (piña, banana o peras) que estos hongos presentan y que atraen a los insectos, los cuales a su vez llevan el mucílago y las esporas dispersándolas. Estos se alimentan de la savia de los árboles y dejan heridas en las cortezas permitiendo que el hongo penetre en las plantas (Webster & Weber, 2007).

Familia **Microascaceae**

En esta familia se ubican veinte géneros (Kirk *et al*., 2008) con ascocarpos que pueden ser de tipo peritecial o cleistotecial. Son globosos y en algunos géneros tienen un pequeño cuello con ostiolo y perífisis, de color oscuro, de paredes delgadas compuestas de pequeñas células de seudoparénquima, no presentan paráfisis entre los ascos, los cuales son globosos de pared delgada y dehiscente, usualmente con ocho ascosporas. Las ascosporas son de una célula, ovoides, algunas veces en forma de herradura, rectangulares o galeadas (sombrero), con pared delgada, con dispersión pasiva, amarillas cuando están inmaduras o de color cobre en la madurez; presentan uno o dos poros germinales y paredes delgadas. Algunas especies pueden ser patógenas de humanos y su distribución es mundial desde zonas frías hasta desérticas (Barr, 1990; Cannon & Kirk, 2007).

Como ejemplo está *Microascus brevicaulis* S.P. Abbott teleomorfo de *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Bainier, que puede ser oportunista y producir micosis en humanos. *Pseudallescheria boydii* (Shear) McGinnis, A.A. Padhye & Ajello teleomorfo (fig. 10.60) de *Scedosporium*

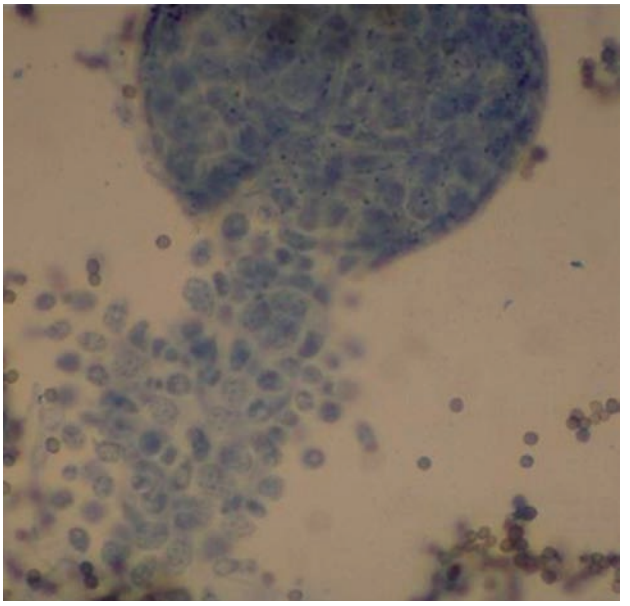


Fig. 10.60. Cleistotecio de *Pseudallescheria boydii*
Fotografía: LAMFU

apiospermun Sacc. ex Castell. & Chalm., en algunos países como Estados Unidos es un patógeno humano de cierta importancia. Otros anamorfos de los géneros de esta familia son *Doratomyces* Corda*, Graphium* Corda*, Stysanus* Corda*, Trichurus* Clem. y *Wardomyces* F. T. Brooks & Hansf. (Webster & Weber, 2007).

Familia **Glomerellaceae** de ubicación incierta en la subclase Hypocreomycetidae

Esta familia es de ubicación incierta en la subclase Hypocreomycetidae (clase Sordariomycetes) (Lumbsch & Huhndorf, 2007; Cannon & Kirk, 2007). Anteriormente, esta familia estaba ubicada en el orden Phyllachorales (Agrios, 2005), posteriormente, Eriksson (2006) consideró el género *Glomerella* de ubicación incierta dentro de la clase Sordariomycetes. Actualmente es una familia monofilética de ubicación incierta en la subclase Hypocreomycetidae según Lumbsch & Huhndorf (2007).

Los miembros de esta familia se caracterizan por presentar peritecios negros, no en estroma, con perífisis en el ostiolo y abundantes paráfisis; los ascos son claviformes con pequeños pedicelos de pared delgada con un anillo pequeño apical inamiloide. Las ascosporas son hialinas, a menudo aseptadas, lisas, sin cubierta gelatinosa y con frecuencia curvadas. Los hongos de esta familia se diferencian de los hongos del orden Phyllacorales, en que no presenta estroma. El anamorfo es único y es del género *Colletotrichum* Corda. Este género es un importante patógeno de numerosas plantas en las que produce antracnosis y pudriciones en frutos. La fase asexual forma acérvulos, a veces con setas, en las plantas, afectadas y esporodoquios en cultivos. Como ejemplo tenemos a *Glomerella cingulata* (Stoneman) Spauld. & H. Schrenk teleomorfo de *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc. (Webster & Weber, 2006; Zhang *et al.,* 2006, Cannon & Kirk, 2007).

Subclase **Sordariomycetidae**

Los hongos pertenecientes a esta subclase poseen peritecios de colores claros a oscuros; los ascos son inamiloides o amiloides y carecen de anillo apical. Algunos miembros de este grupo presentan paráfisis. Esta subclase comprende seis órdenes monofiléticos de los cuales sólo trataremos los órdenes **Diaporthales**, **Ophiostomatales** y **Sordariales** (Zhang *et al.,* 2006).

Orden **Diaporthales**

El orden Diaporthales es un grupo monofilético que incluye principalmente hongos patógenos de plantas que pueden causar enfermedades en cultivos de valor comercial. Estos hongos se caracterizan porque el ascocarpo es un peritecio negro que puede estar inmerso en un estroma, agregado o no. Los ascos son unitunicados con ocho ascosporas, que en la madurez flotan libres dentro del peritecio y a menudo tienen anillos apicales. Las ascosporas pueden ser hialinas, con un septo, elipsoidales o elongadas, o ser grandes multiseptadas, de color oscuro. Los anamorfos se encuentran en géneros de los "Coelomycetes" formando picnidios dentro de los cuales los conidios se originan en fiálides. Usualmente, estas estructuras anamórficas se encuentran en el mismo estroma en que están los peritecios (Zhang *et al*., 2006).

Según Kirk *et al.* (2008) en este orden se ubican diez familias, de las cuales describiremos las familias **Cryphonectriaceae y Diaphorthaceae.**

Familia **Cryphonectriaceae**

Este grupo conocido como complejo *Cryphonectria-Endothia,* ha sido elevado al nivel de familia por Gryzenhout *et al.* (2006) para ubicar los géneros *Cryphonectria* (Sacc.) Sacc. & D. Sacc., *Endothia* Fries, *Amphilogia* Gryzenhout, Glen & M.J. Wingfield, *Crysoporthe* Gryzenhout & M.J. Wingfield y *Rostraureum* Gryzenhout & M. J. Wingfield. Todos los miembros de esta familia se diferencian de los otros Diaporthales por la producción de cuerpos fructíferos que se encuentran en un estroma compuesto de células vegetales degradadas y tejido fúngico, naranja-rojizo

que se torna púrpura al añadirle KOH al 3% y amarillo con ácido láctico. Los ascocarpos peritecioides son pequeños a largos, emergentes, semiinmersos o superficiales, con cuellos delgados cubiertos con tejido sin presentar paráfisis; los ascos tienen forma de huso, obovoide a fusiforme con ocho ascosporas, con ápice truncado, anillo apical conspicuo, inamiloide, son libres y flotan dentro del peritecio. Las ascosporas hialinas son generalmente elipsoides, en forma de huso a cilíndricas a alantoides, sin septos o multiseptadas. *Cryphonectria parasitica* (Murrill) M.E. Barr es la especie tipo de esta familia.

Los estados anamórficos de los miembros de esta familia son picnidiales y a menudo con el mismo color de los peritecios, naranja-rojizo que se vuelven púrpura al adicionar KOH al 3% y amarillo con ácido láctico. Dentro de los picnidios las células conidiógenas son fiálides y los conidios son pequeños, hialinos y sin septos y se ubican en el género *Endothiella* Saccardo. *C. parasitica* es la causa del tizón del castaño; otras especies de esta familia afectan eucaliptos (*Eucalyptus* spp.), robles (*Quercus* spp.) y otros árboles; hay aislamientos de especies de esta familia en diferentes partes del mundo como: Australia, Ecuador, Nueva Zelanda, Indonesia, Colombia, Portugal, Italia, Japón, Rusia y Estados Unidos (Gryzenhout *et al.,* 2006; Rossman *et al.,* 2007). *Cryphonectria cubensis (Bruner) Hodges,* importante patógeno de plantas de la familia Myrtaceae incluyendo el eucalipto y el clavo (*Syzygium aromaticum*), ha sido introducido a los trópicos junto con sus plantas hospederas (Cannon & Kirk, 2007).

Familia **Diaphorthaceae**

La familia Diaphorthaceae comprende tres géneros, *Diaporthe* Nitschke, con un número muy grande de especies descritas (801), siendo el anamorfo de este género *Phomopsis* (Saccardo) Bubak, con novecientas especies descritas. Los otros dos géneros son *Mazzantia* Montagne, y *Apioporthella* Petr. con unas pocas especies descritas en ellos. El género *Diaporthe* es importante porque muchas plantas son afectadas por especies de este género produciendo diferentes tipos de enfermedades, entre ellas chancro y volcamiento de plántulas. Algunos hongos de este género también han sido reportados como endófitos, tanto en el trópico como en países de estaciones, principalmente en plantas leñosas y estando prácticamente presente en todas las angiospermas arbóreas. En Colombia ha sido registrado para el frailejón en el laboratorio LAMFU. Hay estudios para determinar el potencial de estos endófitos con el fin de proteger estas plantas de enfermedades y también se ha reportado que un endófito del género *Phomopsis* produce toxinas que afectan el sistema nervioso central en vertebrados (Rossman *et al.,* 2007; Lumbsch & Huhndorf, 2007).

A nivel morfológico esta familia presenta estromas bien desarrollados, formados por una mezcla de tejido del hongo y de la planta. El ascocarpo es un peritecio que presenta frecuentemente cuello largo formándose alrededor del estroma, de color marrón oscuro a negro, no presenta paráfisis o si las presenta, se deshacen fácilmente de ellas; los ascos son de forma claviforme con pie corto, dehiscentes, de pared delgada con un anillo apical grande, refractivos. Las ascosporas usualmente se presentan en números de ocho, hialinas, septadas de pared delgada y no presentan cubierta gelatinosa ni apéndice. El anamorfo pertenece al género *Phomopsis* de los "Coelomycetes" y forma picnidios, uni o multiloculados. Los conidios pueden ser alfaconidios fusiformes a fusiforme-cilíndricos, o betaconidios filiformes (Dugan, 2006; Cannon & Kirk, 2007).

Orden **Ophiostomatales**

Este orden incluye hongos asociados con madera y corteza como es el caso del agente causal de la enfermedad del olmo holandés (*Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf., *O. novo-ulmi* Brasier) y las manchas azules en tablas y tablones de maderas duras y blandas; sin embargo, la mayoría de los hongos de este orden son saprótrofos asociados con escarabajos; en este grupo se ha ubicado el hongo anamórfico *Sporothrix schenckii* Hektoen & C.F. Perkins, que produce esporotricosis, una micosis subcutánea, frecuente en zonas tropicales; este hongo fue considerado como el anamorfo de *Ophiostoma stenoceras* (Robak) Nannf., por algunos autores pero por estudios filogenéticos moleculares más recientes se ha comprobado que *O. stenoceras, O. nigrocarpum* (R.W. Davidson) de Hoog y *S. schenckii* están relacionados pero son tres especies distintas. Los miembros de este orden se caracterizan por tener peritecios negros, solitarios, que en la mayoría de las especies van a presentar un cuello largo. A través del ápice de este cuello las ascosporas son liberadas y al ser pegajosas son llevadas por los insectos a otros sustratos. Los ascos son globosos y se disuelven tempranamente en su desarrollo, mientras que las ascosporas presentan cubiertas, bordes o alas ornamentadas (Zhang *et al.,* 2006).

De acuerdo con Kirk *et al.* (2008) este orden comprende la familia **Ophiostomataceae**.

Familia **Ophiostomataceae**

Según Kirk *et al.* (2008) la familia comprende doce géneros, con aproximadamente 341 especies descritas, que son parásitos de árboles maderables o saprótrofos; la

mayoría presenta peritecio, aunque un género presenta cleistotecio (Eriksson, 2006); los peritecios solitarios, de color oscuro de pared delgada, con cuello largo, no están en un estroma y carecen de perífisis, presentan setas ostiolares divergentes. Los ascos poseen pared muy delgada, dehiscente y contienen ocho ascosporas que son hialinas de forma variada, aseptadas, algunas veces con engrosamiento en algún punto de la pared. Los anamorfos presentan generalmente células conidiógenas anelídicas o con proliferación simpodial, los conidios se forman en masas mucilaginosas y son hialinos, pequeños, usualmente aseptados. De esta familia sólo consideraremos el género *Ophiostoma* Syd. & P. Syd. Entre los anamorfos de los géneros de esta familia están*: Leptographium* Lagerb. & Melin, *Sporothrix* Hektoen & C. F. Perkins*, Verticicladiella* S. Hughes (Kirk *et al.*, 2008; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Ophiostoma*** Syd. & P. Syd.

Este género comprende unas cien especies, restringidas principalmente a madera y corteza, y asociadas con escarabajos perforadores que dispersan las ascosporas y los conidios de estos hongos. Los peritecios de *Ophiostoma* son negros con una base bulbosa y un cuello largo y cilíndrico. El ostiolo está rodeado de un anillo de pelos apretados los cuales sostienen las ascosporas hialinas y unicelulares en una gota mucilaginosa; los ascos tienen paredes dehiscentes y las ascosporas son liberadas en el cuerpo del peritecio, moviéndose hacia arriba. Morfológicamente, estos peritecios se parecen a los de *Ceratocystis* pero a pesar de esto, las comparaciones moleculares y morfológicas indican que estos dos géneros no están cercanamente relacionados, ya que *Ceratocystis* está relacionado con los hongos del orden Microascales. Algunas especies causan enfermedades muy importantes en árboles como la enfermedad del olmo holandés, producida inicialmente por *O. ulmi*. Las cepas agresivas del hongo fueron ubicadas en una nueva especie *O. novo-ulmi* que en la actualidad posee dos subespecies; *O. novo-ulmi* subespecie *novo-ulmi* y *O. novo-ulmi* subespecie *americana* (Brasier & Kirk, 2001). La enfermedad del olmo holandés corresponde a un marchitamiento vascular que se manifiesta por defoliación y posterior muerte de las ramas y del árbol (Agrios, 2005).

Orden **Sordariales**

En este orden, según Kirk *et al.* (2008) se ubican cuatro familias Cephalothecaceae, **Chaetomiaceae**, Lasiosphaeriaceae y **Sordariaceae**. En este texto sólo trataremos las resaltadas en negrilla. En este orden encontramos principalmente hongos cuyo hábitat es madera y estiércol. El ascocarpo peritecioide es emergente o superficial, las células que lo forman son grandes y las paredes son membranosas o coriáceas.

Algunos miembros de este grupo presentan paráfisis filiformes y en los ascos presentan glóbulos subapicales. Las ascosporas muestran formas variadas, siendo hialinas y cilíndricas, y otras de color marrón y elipsoides, a menudo pueden presentar apéndices o cubiertas. Muchas especies de este orden carecen de anamorfos pero algunas presentan anamorfos pigmentados con células conidiógenas tipo fiálide, y en otras las ascosporas al germinar producen fiálides. Zhang *et al.* (2006), mediante análisis molecular, usando cuatro genes, encontraron que aunque este orden presenta una gran variabilidad fenotípica, no se encuentra evidencia que soporte ningún linaje nuevo, por lo tanto, se sigue considerando como un sólo grupo (Zhang *et al.,* 2006).

Familia **Chaetomiaceae** G. Winter

Esta familia incluye hongos con peritecios no estromáticos que se caracterizan por tener ascos dehiscentes y presentar setas. Los ascos son claviformes a sacceliformes de pared muy delgada, carecen de estructuras apicales y son dehiscentes cuando maduran, las ascosporas son pequeñas, de color pálido a marrón claro, a menudo son descargadas como cirro, usualmente no presentan septos ni apéndices.

Como anamorfos de esta familia están los géneros *Botryotrichum* Sacc. & Marchal, *Humicola* Traaen y *Trichocladium* Harz, aunque a muchas especies pertenecientes a esta familia no se les conoce anamorfo (Whiteside, 1961; Hanlin, 1998; Cannon & Kirk, 2007). La familia comprende según Kirk *et al.* (2008) dieciséis géneros de los cuales sólo trataremos el género *Chaetomium* Kunzen ex Fr.

Género ***Chaetomium*** Kunzen ex Fr.

Este género comprende alrededor de ochenta especies, muchas de las cuales son de distribución mundial; crecen en suelo o en sustratos ricos en celulosa, como semillas, textiles de algodón en contacto con el suelo, costales de fibras naturales y estiércol. Este género puede producir pudrición blanda superficial de madera en ambientes muy húmedos. La mayoría de las especies son saprótrofas y celulolíticas aunque se han registrado algunas especies que producen micosis oportunistas en humanos.

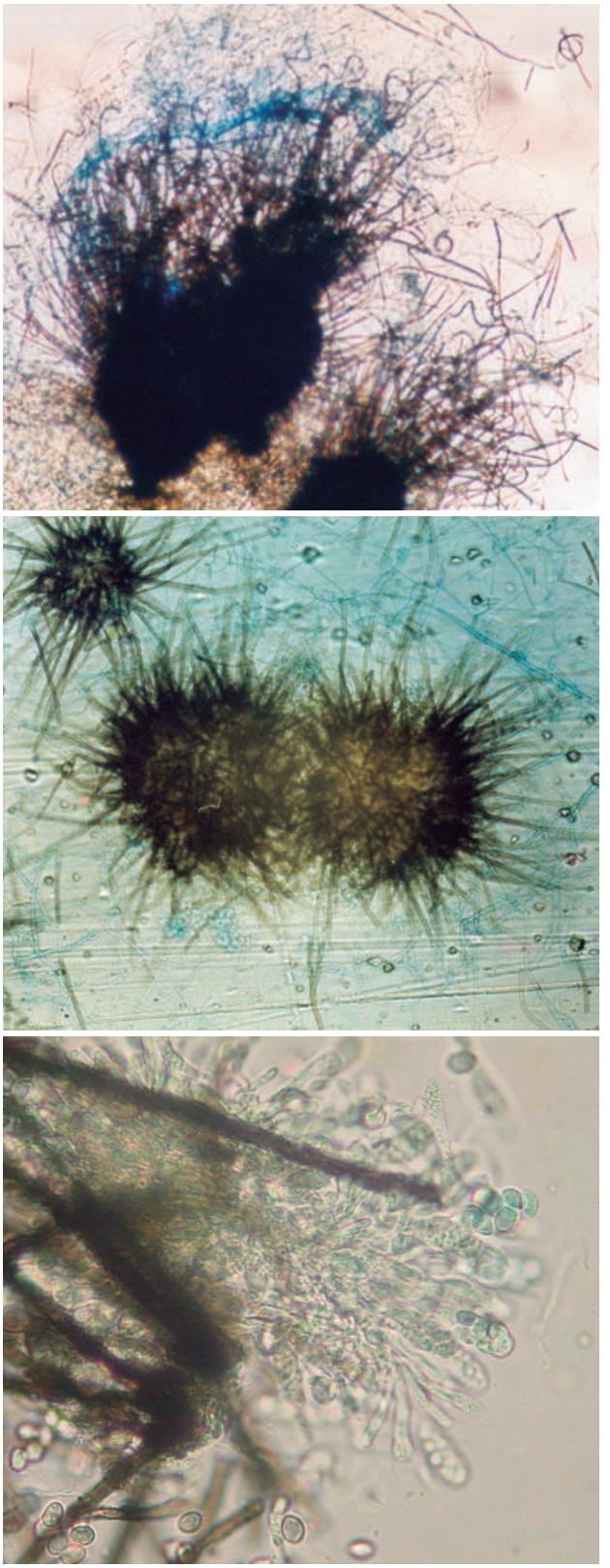


Fig. 10.61. Peritecios de *Chaetomium* sp. Peritecios con setas (arriba y centro). Ascos y ascosporas inmaduros (abajo)
Fotografía: LAMFU

Los ascocarpos peritecioides son esféricos a piriformes, unidos al sustrato por medio de hifas rizoidales (fig. 10.61). El ostiolo usualmente está cubierto por setas características, las cuales pueden ser ramificadas o no y a veces pueden ser onduladas o en espiral. El peridio es seudoparenquimatoso compuesto por células hifales más o menos aplanadas. Los ascos que contienen generalmente ocho ascosporas son de forma cilíndrica, obovoidal o clavados, con estípite y paredes dehiscentes. Las ascosporas son aseptadas, de paredes lisas, pigmentadas, sin apéndices, con uno o dos poros germinales; liberadas en forma pasiva, formando columnas de esporas (cirro) (Hoog *et al*., 2000; Webster & Weber, 2007).

Familia **Sordariaceae** G. Winter

Esta familia comprende ocho géneros (Kirk *et al.,* 2008), de los cuales sólo trataremos ***Neurospora*** Shear & B. O. Dodge y ***Sordaria*** Cesati & De Notaris. Las especies de esta familia carecen de estroma, caracterizados por tener peritecios en forma de botella, de colores oscuros, coriáceos, de pared gruesa, generalmente con ostiolo que puede tener perífisis en el interior, se encuentran parafisis usualmente difíciles de ver por su carácter dehiscente. Los ascos generalmente tienen ocho ascosporas, cilíndricos, persistentes, con anillo apical inamiloide. Muchas veces los ascos presentan poros en el ápice y están agrupados en la base del peritecio. Las ascosporas unicelulares son de color marrón, aseptadas raramente septadas, la pared puede ser reticulada, su forma usualmente es globosa a elipsoide con una cubierta gelatinosa, presentan un poro germinal y son descargadas con fuerza (Alexopoulos *et al*., 1996; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Neurospora*** Shear & Dodge.

En este género existen más de diez especies, muchas de las cuales se encuentran en regiones tropicales y subtropicales húmedas y otras especies han sido reportadas en zonas con estaciones. La especie *N. intermedia* F.L. Tai crece en suelos después de ser quemados, debido a que el calor estimula la germinación de las ascosporas que se encuentran dormantes en el suelo. En las panaderías pueden causar problemas por su rápido crecimiento y esporulación, por eso se le denominaba a la *Neurospora* el **moho rojo del pan**; sin embargo, hoy en día, con el uso de agentes fungistáticos es difícil encontrarlo contaminando el pan (Alexopoulos *et al*., 1996; Webster & Weber, 2007).

Neurospora se caracteriza por tener un ascocarpo tipo peritecio marrón, globoso u obpiriforme, ostiolado, gregario o solitario, parcialmente inmerso o superficial. El cuello es papilado a elongado y presenta perífisis. La pared del peritecio tiene varias capas, las externas oscuras y las internas hialinas. Los ascos son unitunicados, cilíndricos, truncados en el ápice, con un anillo inamiloide. Las ascosporas se disponen en hilera, son de una sola célula, estriadas y de forma elipsoidal con poros germinales en cada extremo. El anamorfo pertenece al género *Chrysonilia* Arx, hongo de crecimiento muy abundante en cultivo y gran contaminante en el laboratorio, presenta conidióforos ramificados con dos tipos de conidios (macro y microconidios) que nacen en cadenas acrópetas ramificadas, de color rosado-naranja y que pueden funcionar como espermacios. En el micelio también se forman los protoperitecios o bulbilos con hifas tricóginas, que al ser fecundados en especies heterotálicas, dan origen a los peritecios (Hanlin, 1992; Barnett & Hunter, 1998).

En el ciclo de vida de este género se pueden presentar tres tipos de variantes: la especie *Neurospora crassa* presenta heterotalismo. Los talos compatibles se denominan **A** y **a**, y en la fase asexual de ambos talos presentan macro y microconidios, así como ascogonio. Los conidios funcionan como espermacios fecundando el ascogonio del talo compatible, es decir, los conidios del talo *A* fecundan el ascogonio del talo *a* y viceversa. En los peritecios se forman las ascosporas segregantes (v. capítulo 7). Los conidios además de actuar como espermacios, germinan y forman talos haploides *A* o *a*, según sea el caso (fig. 10.62).

Otras especies como *N. tetrasperma* Shear & Dodge son seudohomotálicas y algunas como *N. africana* Huang & Backus y *N. dodgei* Nelson & Novak son homotálicas. El heterotalismo se da si los dos genes de tipo de apareamiento *A* y *a* estan en dos talos diferentes. El seudohomotalismo (homotalismo secundario) se da si los dos genes de tipo de apareamiento están incorporados en la misma espora; según Adams *et al*. (1995) se puede hipotetizar que el seudohomotalismo pudo surgir por una pérdida de función de sensor, en ciclos heterotálicos, de incompatibilidad vegetativa. El homotalismo se presenta si los dos genes *A* y *a* están en el mismo talo.

Entre las especies de este género es de gran importancia *N. crassa* Shear & B.O. Dodge *(syn. N. sitophila* Shear & B.O. Dodge) porque desde el siglo pasado ha sido utilizada como organismo de experimentación en estudios de genética (segregación, v. capítulo 7) y su genoma está totalmente secuenciado (Alexopoulos *et al*., 1996).

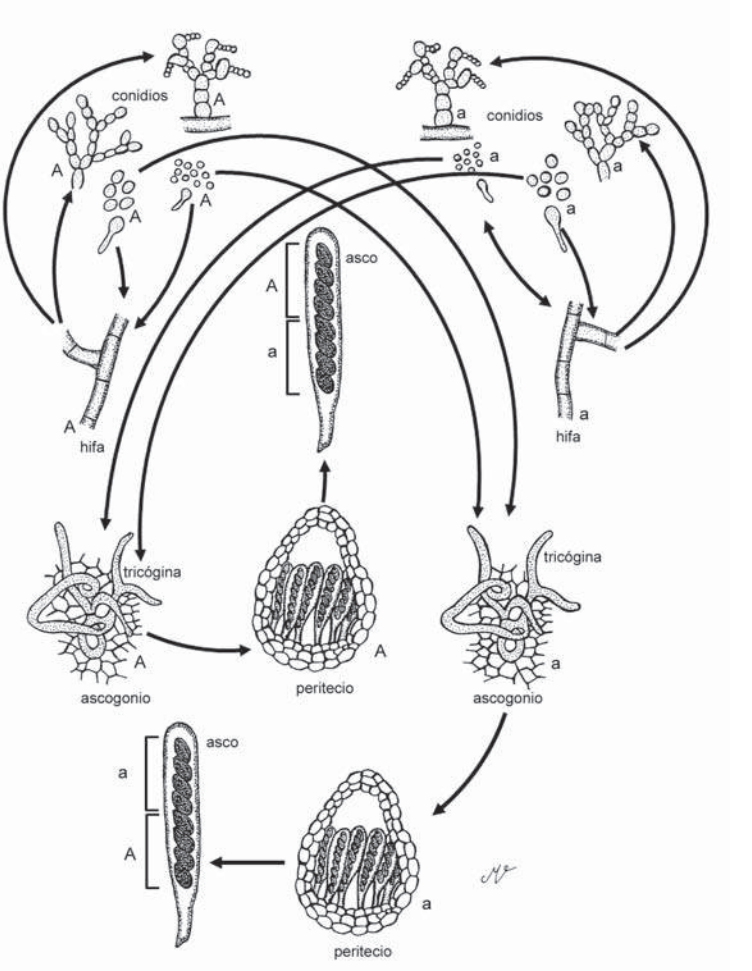


Fig. 10.62. Ciclo de vida de *Neurospora crassa*
Esquema: Marleny Vargas

Género ***Sordaria*** Cesati & De Notaris.

Este género se caracteriza por tener un ascocarpo peritecioide glabro con ostolo obpiriforme, no presenta estroma y el cuerpo fructífero es de color marrón oscuro a negro (fig. 10.63). La pared de esta estructura está compuesta por tres o cuatro capas celulares, de las cuales la exterior presenta paredes gruesas, las células son angulares a redondeadas, la capa media es la de mayor grosor y las células se van aplastando hacia el interior, y en la capa interna las células son hialinas y delgadas. El centro presenta paráfisis filamentosas en un principio, volviéndose vesiculosas con la edad. Estas estructuras se forman antes que los ascos y se desintegran antes del desarrollo completo de estos. Los ascos son unitunicados, cilíndricos con el ápice truncado y con un anillo apical inamiloide. Contienen ocho ascosporas que se arreglan en hileras. Las ascosporas son subglobosas, ovoides o fusiformes,

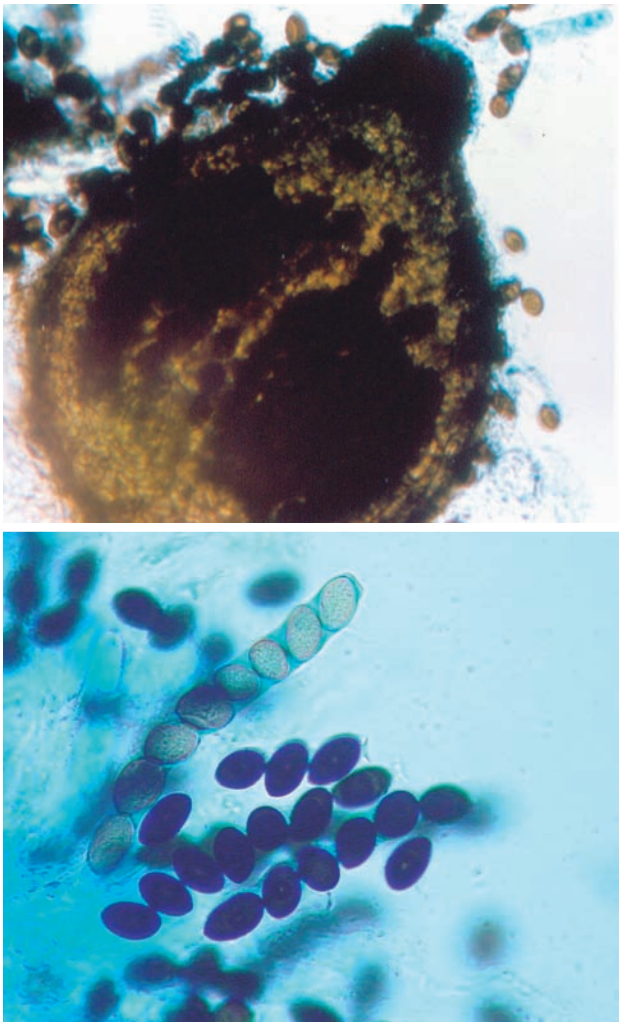


Fig. 10.63. *Sordaria* sp. Microscopía de peritecio (10x) (arriba). Microscopía de asco joven y ascosporas maduras (40x) (abajo)
Fotografía: LAMFU

unicelulares y de color oscuro. Su pared es lisa y presenta un poro germinal en la parte basal y una cubierta gelatinosa (Hanlin, 1992).

Muchas especies son coprófilas pero también se pueden encontrar en el suelo y en semillas. La especie tipo, *Sordaria fimicola* (Roberge: Desm.) Ces. & De Not., se ha utilizado como modelo en estudios de genética (v. capítulo de genética) (Hanlin, 1992).

Subclase **Xylariomycetidae**

Orden **Xylariales**

Es una subclase monofilética que comprende un solo orden, el Xylariales (Zhang *et al.,* 2006). Los miembros de este orden se caracterizan por presentar estromas bien desarrollados con peritecios de colores oscuros y paráfisis verdaderas. Los ascos son persistentes, subglobosos, clavados o cilíndricos con anillo apical amiloide. La gran mayoría de los hongos de este orden cuyo hábitat es terrestre, son saprótrofos o parásitos de plantas. Hay algunos de hábitats marinos como *Anthostomella torosa* Kohlm. & Volkm.-Kohlm. Este orden es uno de los más numerosos dentro de la clase Sordariomycetes, incluye seis familias (Lumbcsh & Huhndorf, 2007) y más de 800 especies; en este texto sólo trataremos la familia **Xylariaceae**.

Familia **Xylariaceae** Tul. & C. Tul.

Los hongos pertenecientes a esta familia presentan estromas bien desarrollados, con morfologías variadas, globosos a aplanados, algunas veces estipitados y ramificados, ocasionalmente, reducidos a un escudo o a una concha rodeada de ascocarpos negros con tejido interno blanco o concoloro con la superficie. Los peritecios están embebidos dentro del estroma, con ostiolo que presenta perífisis, la región del ostiolo puede presentar papilas o ser umbilicado, dentro del peritecio se pueden presentar paráfisis; los ascos son de pared gruesa persistente, cilíndrica, con anillos apicales amiloides J^+ y presentan ocho ascosporas. Las ascosporas maduras son unicelulares con ranura germinal, oscuras y aseptadas. Los anamorfos de la familia Xylariaceae presentan células conidiógenas con profileración simpodial y cicatrices características. Los conidios son holoblásticos y unicelulares, con cicatrices que corresponden a las de las células conidiógenas. Hay variaciones en la forma como se ramifica el conidióforo y en la naturaleza de la profileración de la célula conidiógena (ampuliforme, irregularmente hinchada, geniculada), esto hace la diferencia entre los diferentes géneros de los anamorfos *Nodulisporium* Preuss y *Geniculosporium* Chesters & Geenhalgh, entre otros; estas diferencias a menudo delimitan grupos monofiléticos dentro de esta familia (Zhang *et al.,* 2006; Cannon & Kirk, 2007).

Es la familia tipo de este orden y la más numerosa. Según Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican 85 géneros, de los que describiremos a *Camillea, Daldinia, Entonaema, Hypoxylon, Kretzschmaria, Phylacia, Poronia, Rosellinia, Thamnomyces* y *Xylaria.*

Género ***Camillea*** Fr.

El ascocarpo es un peritecio con ostiolo, formado en un estroma compuesto solamente por tejido fúngico. El estroma es bipartito, de forma variable cilíndrica y erecta o en forma de disco aplanado o poco profundo, se forma

en los tejidos del hospedero y emerge a través del peridermo. El ascocarpo es de color gris, marrón oscuro a negro, a veces cubierto por una capa externa blanquecina que desaparece rápidamente o carbonácea y brillante. Los peritecios se forman en una sola capa en el estroma, en las especies cuyo estroma es erecto se forman en el ápice, a menudo en una depresión separada por tejido estromático delgado. Los peritecios son elongados y se encuentran muy cercanos, a veces comprimidos lateralmente de tal forma que en cortes aparecen oblongos; su forma es cilíndrica, subcilíndrica, obpiriforme u ovoide; el centro contiene numerosas parafisis filiformes, septadas y persistentes entre los ascos. Los ascos son unitunicados, cilíndricos, estipitados, contienen ocho esporas y presentan un aparato apical amiloide. Las ascosporas son unicelulares, subhialinas, amarillentas o marrón claro, de forma oblonga, fusiforme, rectangular-elipsoide y no presentan poro o ranura germinal. La superficie de las ascosporas puede ser lisa, rugosa o ligeramente estriada cuando se observan con microscopía de luz. Sin embargo, cuando se observan con microscopía electrónica de barrido la superficie puede verse poroide, reticulada, con surcos o verrucosas. El anamorfo pertenece al género *Xylocladium* P. Syd. : Lindau. (Hanlin, 1998).

Los hongos de este género son principalmente saprótrofos y su hábitat son los troncos y ramas muertas. Algunas especies pueden ser patógenos de árboles de madera dura, especialmente en zonas tropicales de América; como especie representativa podemos nombrar a *Camillea leprieurii* Mont. (fig. 10.64), que crece en madera en descomposición (Hanlin, 1998) y se encuentra en Colombia en la región del medio Caquetá, y hay registros en la Guyana Británica, Venezuela, Ecuador, la amazonía brasileña y colombiana (Franco-Molano *et al.,* 2005).

Género ***Daldinia*** Ces. & De Not.

El ascocarpo es un peritecio ostiolado, inmerso en un estroma negro a carbonáceo de forma globosa o subglobosa a hemisférica (fig. 10.65), de un diámetro de 3 cm o más; este estroma está compuesto totalmente por tejido del hongo directamente sobre el sustrato o con un estípite corto. El interior presenta zonas concéntricas o capas alternas de color claro y oscuro. Los peritecios son globosos a elipsoides u obpiriformes y están inmersos en la periferia del estroma en una sola capa. Los cuellos del ostiolo presentan perífisis y la pared del peritecio está compuesta de células aplanadas, las exteriores de pared gruesa y oscura y las internas de pared delgada y hialina. Los ascos son unitunicados, cilíndricos con un pie corto y en la parte apical son amiloides. Las ascosporas son de una



Fig. 10.64. *Camillea leprieurii*
Fotografía: TEHO



Fig. 10.65. *Daldinia* sp.
Fotografía: LAMFU

sola célula, de color marrón oscuro, de forma elíptica a fusiforme con ranura germinal (Hanlin, 1992). Los hongos de este género son saprótrofos que crecen sobre madera en descomposición, son ligninolíticos y causan pudrición blanca; como especie representativa nombraremos *Daldinia concentrica* (Bolt.) Ces. & De Not. cuyo anamorfo pertenece al género *Nodulisporium* Preuss. Esta especie tiene una amplia distribución en Colombia; se ha registrado para los departamentos de Cundinamarca, Valle, Amazonas y Caquetá (Franco-Molano *et al.,* 2005).

Género ***Entonaema*** Moell.

Este género se erigió para ubicar dos hongos gelatinosos que forman peritecio. El estroma de estos hongos es pulvinado, hemisférico o globoso; a menudo doblado o lobulado y otras veces irregular. Son túrgidos cuando están frescos y se llenan con un líquido que presiona el

estroma, dándole una apariencia carnosa a gelatinosa. Cuando están secos aparecen vacíos y son duros. El estroma se distribuye encima, alrededor y debajo de los peritecios. El **ectostroma** que corresponde al estroma situado por encima del endostroma (estroma interno donde se forman los peritecios), es coloreado rodeando los peritecios y bordeando la cavidad llena de líquido. Los peritecios presentes en una sola capa, son carbonáceos y se desarrollan debajo de una película delgada de color brillante. Los ascos son cilíndricos, estipitados con anillo apical amiloide. Las ascosporas son unicelulares, de pared lisa, marrón, de forma elipsoide, o más o menos rectangulares con una ranura germinal. Como ejemplo del género nombraremos a *Entonaema cinnabarina* (Cooke & Massee) Lloyd, que tiene una amplia distribución mundial y que ha sido registrada para África, Australia y América Central (Rogers, 1981).

Género ***Hypoxylon*** Bull.:Fr.

El ascocarpo es un peritecio ostiolado inmerso en un estroma formado completamente por tejido del hongo; el estroma es convexo, aplanado, pulvinado o subgloboso, puede ser localizado, extendido o emergente del sustrato; su textura puede ser carnosa, correosa o leñosa y carbonácea. El interior del estroma es oscuro y no presenta zonas. La superficie puede ser de color negro, marrón, rojo-marrón o gris. Los peritecios se forman en una sola capa en la periferia del estroma, son de forma obpiriforme con base subglobosa o angular. Las paredes están compuestas de células oscuras de pared gruesa, células seudoparenquimatosas o aplanadas; las células del interior de la pared del peritecio son hialinas y de pared delgada. El centro contiene parafisis filamentosas. Los ascos con ocho ascosporas son de forma cilíndrica, unitunicados y con un ápice claramente amiloide que forman una capa en la base y a los lados del peritecio. Las ascosporas son unicelulares de color claro a marrón oscuro y de forma subglobosa a elipsoide, la pared es lisa y presentan una ranura germinal (Hanlin, 1992). Estos hongos crecen sobre la corteza de los árboles y ocasionalmente pueden ser parásitos, además son lignolíticos y causan pudrición blanca. Como especie representativa tenemos *Hypoxylon atropunctatum* (Schweim.:Fr.) Cooke creciendo sobre roble (*Quercus* spp.). Los anamorfos pertenecen a los géneros *Nodulisporium* y *Geniculosporium* Chesters & Greenh.

Género ***Kretzschmaria*** Fr.

Este género presenta un estroma que al principio forma conidióforos o sinemas en su superficie. El anamorfo es del género *Geniculosporium* Chesters & Greenh. El estroma maduro tiene una capa externa carbonácea y una capa interna blanda, blanca a negruzca. El estroma se vacía a medida que los peritecios maduran y forman finalmente unas conchas quebradizas con peritecios unidos. Los estromas están unidos al sustrato por estípites bien definidos o conexiones más estrechas y no producen pigmentos con KOH. Los peritecios, en una sola capa, son de forma esférica a obovoide y se encuentran sólo en la parte superior del estroma. Los ostiolos sobresalen de la superficie del estroma con una abertura papilada o cónica. Los ascos con ocho ascosporas son cilíndricos, estipitados, dehiscentes o persistentes, con un anillo apical tubular amiloide. Las ascosporas son unicelulares, de paredes lisas, de color marrón, marrón oscuro a marrón negruzco. Pueden ser de forma elipsoide, fusiforme, de lados desiguales con las terminaciones en punta, ligera o ampliamente redondeada, con ranura germinal recta o sigmoidea ubicada en el lado menos convexo (Rogers & Ju, 1998). Como ejemplo del género nombraremos a *Kretzchmaria clavus* (Fr.) Sacc., colectada en la región del medio Caquetá, por ser un hongo de la región tropical, también se ha encontrado en Guyana Británica, Venezuela, Ecuador, Nicaragua, Cuba y la amazonía brasileña y colombiana (Franco-Molano *et al*., 2005).

Género ***Phylacia*** Lev.

En este género el estroma está distribuido encima, alrededor y debajo de los peritecios, su interior es esencialmente homogéneo y no presenta pigmentos con KOH. Puede ser estipitado o sésil y en este caso hay un punto de unión al sustrato, ramas y troncos muertos. Los peritecios son numerosos en el estroma y están ubicados verticalmente; son de forma cilíndrica y no presentan ostiolo. Los ascos no presentan anillo apical; las ascosporas son unicelulares y de paredes lisas, pueden ser de color verde oliva, negras o marrón purpuráceo, su forma es elíptica o cilíndrica. El anamorfo pertenece al género *Nodulisporium* Preuss. Como ejemplo de este género tenemos a *Phylacia globosa* Lev. que se encuentra en Venezuela y Colombia, y *P. poculiformis* (Mont.) Mont. (fig. 10.66) que se encuentra en Surinam, Guyana Británica, Venezuela, Colombia, Panamá y Ecuador (Dennis, 1970; Rogers *et al*., 2002).

Género ***Poronia*** Willd.: S. F. Gray.

En los miembros de este género, el estroma está distribuido encima, alrededor y debajo del peritecio. El interior del estroma es esencialmente homogéneo, no presenta pigmentos al adicionar KOH. Puede ser estipitado o sésil



Fig. 10.66. *Phylacia poculiformis*
Fotografía: TEH0

y en este caso hay constricción en el punto de unión al sustrato. El tamaño del estroma es pequeño, menor de un centímetro de diámetro y su forma puede ser variada, generalmente globosa. Es coprófilo y sobre el estiércol se forman múltiples peritecios en forma de botella, con ostiolo, perífisis en el cuello y orientados verticalmente. Los ascos son más largos que anchos, poseen pie y presentan anillo apical. Entre los ascos hay paráfisis persistentes, septadas, no ramificadas y con ligeras constricciones en los septos. Las ascosporas de pared lisa son unicelulares, presentan ranura germinal y son de varias formas y colores. El anamorfo corresponde al género *Lindquistia* Subram & Chandrash. Tanto el teleomorfo como el anamorfo se forman en el mismo estroma en la mayoría de las especies. De este género nombraremos la especie *Poronia puntata* (Fr.) Fr. colectada en los andes venezolanos y *P. oedipus* Mont. que se encuentra en Trinidad y Venezuela (Jong & Rogers, 1969; Dennis, 1970).

Género ***Rosellinia*** De Not.

El ascocarpo es un peritecio ostiolado que se forma en un subículo de hifas oscuras. Puede formarse solo o gregario y a menudo cubre toda la superficie del subículo. Los peritecios son glabros y de color negro, globosos a ampliamente obpiriformes. En general, presentan más de 500 µm de diámetro, muchas veces se forman sobre una base seudoparenquimatosa en la que se sitúan los ascocarpos, denominada **hipostroma**, este último está, compuesto de células angulares de pared gruesa. El cuello del peritecio es papilado o cónico, el ostiolo presenta perífisis. Las paredes del peritecio están compuestas de numerosas capas de células aplanadas, siendo las externas de pared gruesa y color marrón oscuro, mientras que las internas son hialinas o subhialinas. Los ascos con ocho ascosporas son cilíndricos, unitunicados, con un tallo largo y con un aparato apical amiloide y recubren todo el interior de la pared del peritecio. Las ascosporas que son unicelulares, de forma elipsoidal y a menudo con los lados comprimidos, son de color marrón oscuro y tienen ranura germinal longitudinal (Hanlin, 1992).

La mayoría de las especies son saprótrofas y crecen sobre troncos y tallos herbáceos aunque algunos pueden ser patógenos de plantas. Son muy abundantes en países de estaciones pero también se encuentran en el trópico. *Rosellinia necatrix* Prill hace más de cien años fue causa de pudrición en raíz de algunos viñedos en Alemania y Francia. Hoy en día se sabe que ataca alrededor de 170 especies de plantas ubicadas en 63 géneros. El anamorfo de esta especie fue descrito como *Dematophora necatrix* R. Hartig; otras dos especies de importancia son *Rosellinia bunodes* (Berk. & Broome) Sacc. y *R. pepo* Pat., cuyos anamorfos pertenecen al género *Dematophora*. *R. pepo* produce pudrición negra de la raíz del árbol del cacao (*Theobroma cacao*), y ambas especies, *R. bunodes* y *R. pepo* están restringidas a áreas tropicales de América

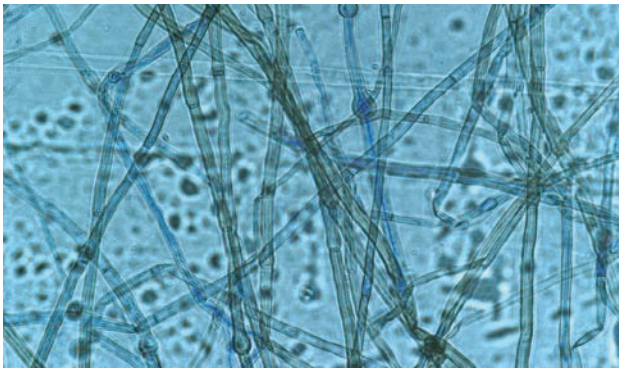


Fig. 10.67. Microscopía de cultivo de *Rosellinia* sp., donde se observan los ensanchamientos en las hifas, típicos de este género
Fotografía: Catalina Botero

Central y del Sur y el oeste de África, India y Asia. Estas dos especies tienen un número restringido de hospederos pero atacan numerosos cultivos y árboles como el aguacate (*Persea americana*), plátano (*Musa* spp.), café (*Coffea arabiga*), cacao (*Theobroma cacao*), limón (*Citrus aurantifolia*) y papa (*Solanum tuberosum*). Crecen bien en cultivos de muestras con lesiones, pero no producen estructuras de reproducción sino micelio de color oscuro con ensanchamientos en las hifas (fig. 10.67). Otros anamorfos descritos pertenecen a los géneros *Nodulisporium* y *Sporothrix* (Hanlin, 1992; Hoopen *et al.*, 2006).

Género ***Thamnomyces*** Ehrenb.: Sprengel.

En este género, el estroma alargado es de color oscuro y puede ser arborescente, ramificado en forma dicótoma o filamentosa, a veces con ápices agudos. El tamaño puede ser de 15 a 20 cm o a veces de menor tamaño. El largo y el diámetro varían entre 0.1 a 0.5 cm. En el estroma que no produce pigmentos con KOH se forman numerosos peritecios ostiolados con forma de botella que se distribuyen a lo largo del estroma y se orientan principalmente de forma horizontal. Los ascos no tienen anillo apical. Las ascosporas unicelulares pueden ser cilíndricas, alantoides, de pared lisa, de color oscuro y poseen ranura germinal (Rogers *et al.*, 2002).

Estos hongos crecen sobre ramas y troncos recién caídos y en descomposición. La distribución de este género es cosmopolita. Existen registros para Guyana Francesa, Guyana Británica, Venezuela, y en Colombia se encuentra en los departamentos de Amazonas, Caquetá y Chocó. Como especie nombraremos a *Thamnomyces chordalis* Fr. (fig. 10.68) registrado para Colombia en el departamento de Caquetá (Dennis, 1970; Rogers *et al.,* 2002; Franco-Molano *et al*., 2005).

Género ***Xylaria*** J. Hill : Schranck.

El ascocarpo es un peritecio ostiolado formado en un estroma compuesto por tejido del hongo. Los estromas son erectos de más de 10 cm de alto. Pueden ser cilíndricos, clavados o delgados y ser simples o ramificados. En secciones transversales pueden ser de cilíndricos a elipsoides y su consistencia puede ser carnosa o corchosa. El exterior de los estromas es oscuro y está compuesto de células de paredes gruesas con frecuencia rugosas o cubiertas de pelos entrelazados de color marrón oscuro a gris oscuro o negro. El ápice puede ser blanquecino y contener células conidiógenas con conidios. El interior del estroma es blanco con hifas hialinas entrelazadas o a veces con tonalidades de marrón. En algunas especies la cavidad central del estroma es hueca. Los peritecios están inmersos formando una capa sobre la periferia del estroma con una ligera proyección de la papila ostiolar. La forma del peritecio es obpiriforme a elipsoidal, algunas veces con los lados comprimidos por estar muy cercanos unos de otros. El ostiolo en su interior presenta perífisis. La pared de los peritecios está formada por células aplanadas, oscuras en el exterior y hialinas en el interior. Entre los ascos se presentan paráfisis filamentosas. Los ascos con cuatro a ocho ascosporas son unitunicados y forman una capa en la base y en los lados del peritecio; su forma es cilíndrica a clavada y el ápice es claramente amiloide. Las ascosporas que son unicelulares de color oscuro y forma ovalada a elipsoide y ligeramente curvadas, presentan una ranura germinal lateral y otras veces un poro germinal (Hanlin, 1992).

Estos hongos son saprótrofos y crecen sobre madera en descomposición, produciendo la pudrición blanca. Unas pocas especies pueden ser patógenas de plantas. Una especie representativa del género es *Xylaria polymorpha* (Pers.:Fr.) Grev. (fig. 10.69) y como anamorfo se ha descrito el género *Nodulisporium* (Hanlin, 1992). *X. polymorpha* ha sido registrada para Venezuela, Trinidad, la amazonía brasileña, y en Colombia en varias localidades del departamento de Caquetá. Otra especie, *Xylaria telfairii* (Berk.) Sacc. también tiene registros para Venezuela, Trinidad, México, y Colombia en los departamentos de Antioquia, Caquetá y Chocó (Franco-Molano *et al*., 2005).

Familia **Magnaporthaceae** de ubicación incierta en la clase Sordariomycetes

Esta familia fue descrita en 1994 y se considera de ubicación incierta dentro de la clase Sordariomycetes. Según Kirk *et al.* (2008) comprende 13 géneros y 93 especies. Los hongos de esta familia se caracterizan por presentar



Fig. 10.68. *Thamnomyces chordalis*
Fotografía: TEHO



Fig. 10.69. *Xylaria polymorpha*
Fotografía: TEHO

ascocarpo peritecioide sin estroma. A veces pueden formar esclerocios. El peritecio es de color negro, cuello largo y presenta perífisis y paráfisis de pared delgada. Esta estructura se encuentra inmersa en el tejido del hospedero. Los ascos son más o menos cilíndricos, persistentes, de pared gruesa pero no bitunicados y tienen un poro apical grande rodeado de un anillo amiloide. Las ascosporas son septadas, a veces filiformes con la célula media coloreada, no presentan poro germinal ni cubierta. Se encuentran en raíces y tallos de gramíneas y su distribución es amplia. Hay reportes de aislamientos de estos hongos en hojas y desechos de madera sumergidos en agua dulce (Shearer *et al.,* 1999). Los anamorfos son variados y usualmente pigmentados y formados de estructuras de tejido similar a esclerocio. Los conidióforos son simples, con proliferación percurrente, presentando conidios hialinos, alargados y fragmoconidios (Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Magnaporthe*** R.A. Krause & R.K. Webster.

La fase teleomórfica de este hongo se caracteriza por no formar estroma y por tener peritecios ostiolados, solitarios, dispersos e inmersos en el tejido del hospedero. Este peritecio presenta un cuello ostiolar prominente que emerge del sustrato. El color del peritecio es de marrón a negro con una zona ventral globosa y un cuello ostiolar cilíndrico que es de color más claro en el ápice. El interior del cuello del peritecio está cubierto con perífisis delgadas. La pared del peritecio está compuesta de varias capas de células pigmentadas siendo las externas aplanadas y las internas angulares. El centro inicialmente está compuesto de células seudoparenquimatosas de pared delgada que se separan en bandas de tejido a medida que los ascos se desarrollan. Los ascos se forman en un himenio cubriendo la parte inferior del peritecio. Estos ascos son unitunicados de forma cilíndrica a subclavada, con un pie corto y un ápice grueso con un poro rodeado por un anillo inamiloide refringente. La pared del asco se disuelve en la madurez dejando salir las ocho ascosporas, las cuales tienen septos en un sólo sentido y son fusiformes, curvadas, hialinas pero a veces con la célula de la mitad tornándose amarilla o amarilla marrón con el tiempo. La pared es lisa y usualmente contiene glóbulos de grasa. Su hábitat son las hojas y los tallos del arroz (*Oryza sativa*) y otras gramíneas (Hanlin, 1998).

Magnaporthe oryzae B. antes *M grisea* (T.T. Hebert) M.E. Bar:, es la causa del añublo del arroz, enfermedad muy extendida que ocasiona enormes pérdidas en este cultivo. Las lesiones necróticas en las hojas son de forma alargada. En el cultivo, el hongo se encuentra en la forma de su anamorfo *Pyricularia oryzae*, Cavara, que presenta conidióforos simpodiales, largos, delgados y simples. Los conidios tienen forma ovopiriforme a casi elipsoides unidos al conidióforo por la parte más ancha, presenta dos o tres células (Hanlin, 1998; Barnett & Hunter, 1998; Webster & Weber, 2007).

HONGOS LIQUENIZADOS

Un liquen es el fenotipo simbionte que surge de la asociación entre una especie de hongo y uno o más organismos autótrofos fotosintéticos (alga verde o cianobacteria). Como toda asociación simbiótica, los participantes obtienen beneficios y por tanto se considera una asociación mutualista. Se denomina **micobionte** al hongo que participa en ella y **ficobionte** o fotobionte al organismo autótrofo. La naturaleza dual de estos fenotipos simbióticos se conoce desde mucho tiempo atrás, la simbiosis fue reconodia por De Bary en 1886 y por Schwendener en 1867.

Usualmente en esta simbiosis el micobionte es el que aporta la mayor cantidad de biomasa incluyendo la superficie externa del talo proporcionándole al ficobionte agua y protección por medio de las hifas que desarrolla a su alrededor. A su vez, el fotobionte, habitante interno compuesto de células o filamentos de alga o cianobacteria, proporciona al micobionte productos que se derivan de la fotosíntesis; las cianobacterias exportan glucosa y las algas verdes exportan polioles como eritritol, ribitol y sorbitol. Cuando estos compuestos son incorporados en el micobionte son rápidamente convertidos en manitol. Adicionalmente, las cianobacterias fijan nitrógeno que también puede ser utilizado por el micobionte (Honegger, 2001; Chaparro & Aguirre, 2002; Herrera & Ulloa, 2004; Miadlikowska *et al.,* 2006; Webster & Weber, 2007).

A partir de la unión del micobionte y ficobionte se origina un talo morfológicamente diferente a los componentes de esta asociación, en la cual el micobionte determina la estructura y morfología del talo que es importante para la determinación de las diferentes especies (Honegger, 2001; Chaparro & Aguirre, 2002; Herrera & Ulloa, 2004; Miadlikowska *et al.,* 2006; Webster & Weber, 2007).

Hay que distinguir entre hongos liquenizados y hongos liquenícolas, estos últimos son hongos que crecen y toman sus nutrientes de líquenes donde habitan. Es difícil interpretar la biología de esta simbiosis múltiple,

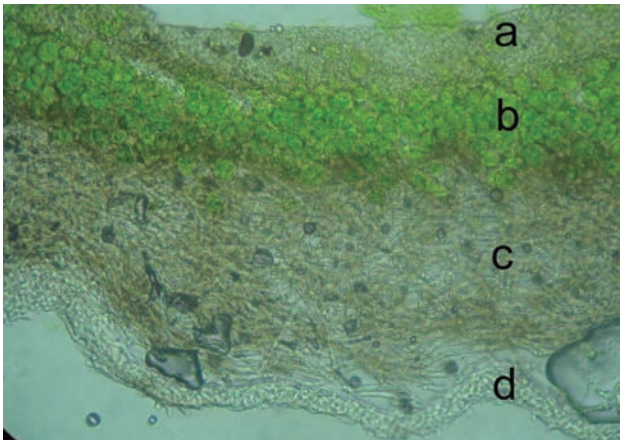


Fig. 10.70. Morfología microscópica de corte transversal de talo folioso (40x). a) Corteza superior; b) Capa algal; c) Médula; d) Corteza inferior
Fotografía: LAMFU

que unas veces no causa mayor daño al talo, considerándose un comensal de éste, pero otras veces pueden causar efectos devastadores (Honegger, 2001).

Se han descrito una gran cantidad de especies de líquenes, más de 13.500. El micobionte presenta una gran diversidad, mientras que el ficobionte está limitado a unas pocas especies, ya que éste no ha sido muy bien estudiado. De estos ficobiontes el género más común de alga verde es *Trebouxia* y de cianobacterias el género *Nostoc*. En el 85% de los hongos liquenizados el ficobionte es un alga verde, en el 10% de esta asociación son cianobacterias y en el otro 5% hay dos fotobiontes en la simbiosis (alga verde y cianobacteria). El micobionte, aproximadamente en el 98% de los líquenes, es un hongo del filo Ascomycota, una pequeña cantidad forma asociación con hongos conidiales y hongos del filo Basidiomycota. La simbiosis con el filo Ascomycota es tan grande que se considera que aproximadamente el 42% de todos estos hongos están liquenizados (Honegger, 2001; Lutzoni *et al.,* 2001; Webster & Weber, 2007).

En el grupo de hongos liquenizados del filo Basidiomycota se conoce un número limitado de especies en unos pocos géneros, cuyo representante fúngico presenta holobasidios del grupo de los "Homobasidiomycetes". Los micobiontes están asociados con cianobacterias o algas verdes, simbiosis cuya expresión fenotípica es el talo. De los nueve géneros en que se conocen especies liquenizadas, algunos son: *Athelia* Pers.*, Dictyonema* Reinsch (fig. 10.70) y *Omphalina* Quél (Oberwinkler, 2001).

Según Lutzoni *et al.* (2001) en la evolución de los líquenes, por estudios en filogenia molecular, se encontró que los líquenes son ancestrales y que los eventos de liquenización de saprótrofos son poco frecuentes. Por lo tanto, la pérdida de liquenización ha sido mayor en la evolución del filo Ascomycota, contrario a lo que se pensaba anteriormente. En la asociación simbiótica de basidiolíquenes (Agaricoides) del género *Omphalina,* ésta ocurrió como una transición a partir de especies no liquenizadas.

Taylor *et al.* (1997) encuentran en cortes del Rhynie chert de Escocia, que data de unos 400 millones de años, estructuras morfológicas que sugieren la asociación entre un hongo y una cianobacteria, sin embargo, no se ha podido demostrar que dicha asociación estuviese constituida de hongos con micelio septado o pertenecientes al filo Ascomycota, pues los micelios observados no septados los lleva a relacionarlos con el filo Glomeromycota.

Tipos de talo

Los tipos de talo se denominan de acuerdo con su complejidad y estratificación (distribución de células de alga entre las hifas fúngicas) (Alexopoulos *et al.*, 1996). Los taxa que desarrollan talos simples, sin capas diferenciadas se denominan **homómeros**, y son considerados **microlíquenes**, donde el alga está irregularmente distribuida. Por otro lado, los taxa con talos **heterómeros** son conocidos como **macrolíquenes,** presentan anatomía estratificada, en los que existe una corteza superior seguida del fotobionte que se localiza en un nivel determinado (**capa algal**), luego la **médula** que está conformada por hifas entrelazadas de manera laxa en distintas capas y la corteza inferior (fig. 10.70) y (Honegger, 2001).

Dentro de los microlíquenes según su forma se denominan **leprosos** a los líquenes con apariencia polvorienta; **crustáceos** a los que están fuertemente unidos al sustrato y presentan apariencia areolada a lobada y **gelatinosos** los que presentan apariencia mucilaginosa. En los macrolíquenes existen dos formas: **foliosos** con apariencia de hoja, los cuales están unidos al sustrato por medio de filamentos llamados **rizinas**, y **fruticosos** con forma de arbustos ramificados en mayor o menor grado, los cuales pueden surgir de estados iniciales crustáceos o foliosos (fig. 10.71) (Chaparro & Aguirre, 2002; Webster & Weber, 2007).

Reproducción

En la reproducción vegetativa entre las diásporas más comunes, tenemos los **soredios** que son pequeños grupos de células de algas rodeadas por hifas fúngicas, las cuales se producen sobre toda la superficie del talo



Fig. 10.71. Tipos de talo en líquenes. A) y B) Crustáceos; C) Folioso (*Lobaria* sp.); D) Basidioliquen (*Dyctionema* sp.); E) Dimórfico (*Cladonia* sp.); F) Fruticoso (*Usnea* sp.)
Fotografía: LAMFU

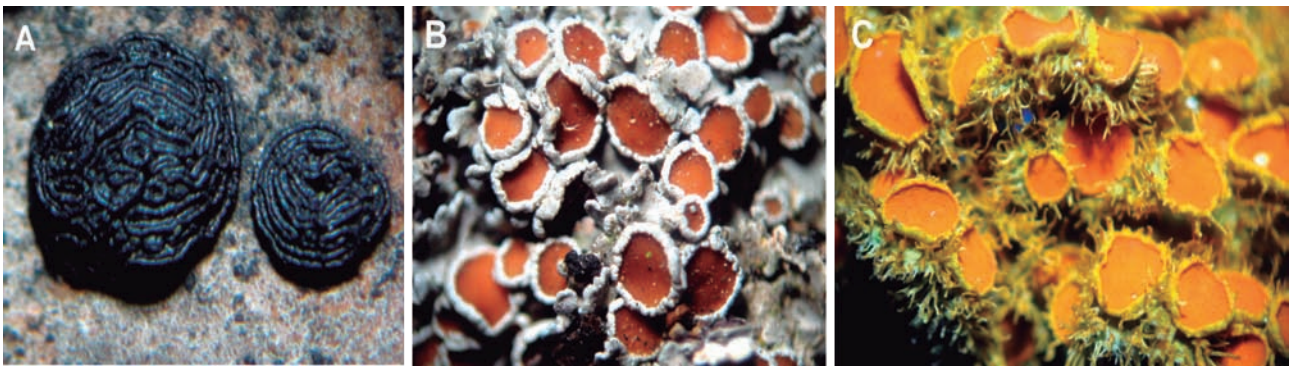


Fig. 10.72. Algunos apotecios presentes en líquenes: A) Apotecios convolutos; B) Apotecios de *Pannaria* sp.; C) Apotecios de *Teloschistes* sp.
Fotografías: LAMFU

o sobre estructuras especializadas llamadas **soralios**. Otra forma de diásporas son los **isidios**, estructuras de crecimiento cilíndrico que se forman en la cara superior del talo, contienen el componente algal, tejido medular y están cubiertas por una corteza. Al soltarse del talo, los isidios funcionan como propágulos vegetativos (Honegger, 2001; Chaparro & Aguirre, 2002; Webster & Weber, 2007).

El micobionte puede reproducirse en forma asexual o sexual. La reproducción asexual ocurre en picnidios inmersos en el talo observándose solamente el ostiolo; dentro de estos se encuentran células conidiógenas las cuales originan los conidios de formas variadas. Algunos conidios se forman en un tipo de fructificación asexual de forma similar a una oreja o asa denominado **campilidio**, y otras veces los conidios se pueden producir directamente de una sola hifa a partir de células conidiógenas o por fragmentación de una hifa (Ott & Lumbsch, 2001; Chaparro & Aguirre, 2002; Ulloa & Hanlin, 2006).

En la reproducción sexual se presentan los mismos tipos de ascocarpos que en los hongos no liquenizados: apotecios (fig. 10.72) con ascos inoperculados, peritecios, seudotecios o histerotecios; los cleistotecios, así como los apotecios con ascos operculados no se han encontrado en hongos liquenizados. Los ascocarpos pueden presentar diferentes tipos de márgenes, los cuales son muy importantes a nivel taxonómico. Se denominan **excípulos** a los márgenes presentes en los discomycetes, peridio en los pirenomycetes o seudoperidio en los loculascomycetes. Estos cuerpos fructíferos producen ascosporas que son dispersadas y pueden originar la formación de un nuevo talo. Este último puede ocurrir si se da el contacto entre el micelio que surge de una espora germinada del micobionte y células de algas o cianobacterias de vida libre. Las hifas del micobionte crecen alrededor cubriendo las células del fotobionte, que, después de un tiempo, si estos dos son compatibles y las condiciones ambientales son favorables, se da la formación del talo maduro. Hasta el momento esto no está muy bien estudiado y se desconoce con qué frecuencia ocurre este evento en la naturaleza. La formación del talo también puede ocurrir con los conidios producidos en los picnidios de líquenes que presentan reproducción asexual (Ott & Lumbsch, 2001; Honegger, 2001; Webster & Weber, 2007).

Química y sustratos

Los metabolitos secundarios en líquenes han sido ampliamente estudiados, por su gran utilidad e importancia a nivel taxonómico. Aproximadamente 750 productos se han analizado en hongos liquenizados del filo Ascomycota. Las principales vías biosintéticas para su producción son las del ácido siquímico para la producción de ácido pulínico y terfenil quinonas; la vía del ácido mevalónico para la producción de esteroides y terpenoides; la vía del acetato polimalonato para la producción de ácidos grasos y compuestos relacionados, y numerosos compuestos fenólicos como antraquinonas, ésteres bencílicos, depsonas, naptopiranos, entre otros. Estos metabolitos son producidos generalmente por el micobionte cuando está asociado con el ficobionte, mas no como organismo creciendo en forma independiente (Ott & Lumbsch, 2001; Webster & Weber, 2007).

La colonización de una gran diversidad de ambientes y sustratos, y el desarrollo de una evolución adaptativa por parte de los líquenes se debe principalmente a las ventajas que provee la asociación simbiótica: habilidad de tolerar épocas repetidas de sequía, alta irradiación solar, supervivencia a temperaturas extremas y metales pesados, entre otras. Experimentos recientes en astrobiología han demostrado la gran capacidad de supervivencia

que tienen estos organismos en las condiciones del espacio exterior, manteniendo su actividad fotosintética. Los metabolitos secundarios, parietina y carotenoides, en la especie *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr. (familia Teloschistaceae, orden Teloschistales), y ácido úsnico en *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (familia Rhizocarpaceae, orden Teloschistales), son, entre otros, los responsables de su resistencia a altas dosis de radiación UV (Webster & Weber, 2007; Sancho *et al.,* 2009).

Debido a la ausencia de "raíces" en los líquenes, estos están generalmente obligados a tomar sus nutrientes y minerales de la atmósfera. Aunque la mayoría de los líquenes son sensibles a agentes contaminadores del ambiente, algunos son capaces de crecer en medios ricos en metales pesados, como es el caso de *Xanthoria parietina* (L.) Beltr., en el cual algunos parámetros fisiológicos como asimilación de pigmentos, actividad del fotosistema II, y compuestos como clorofila a y b, no son alterados por una alta concentración de metales pesados posiblemente debido a la presencia de parietina (Dzubaj *et al.,* 2008).

Los hongos liquenizados se han encontrado en los polos, los desiertos, los trópicos y en los cuerpos de algunos animales. Sin embargo, algunos líquenes han desarrollado especificidad por ciertos sustratos como superficies rocosas los cuales se denominan **xaxícolas**; los que crecen dentro de las rocas se denominan **endolíticos**; los que crecen sobre suelo, cortezas de árboles y hojas se denominan **terrícolas**, **corticícolas** y **folícolas**, respectivamente (Alexopoulos *et al*., 1996; Chaparro & Aguirre, 2002; Herrera & Ulloa, 2004).

Los hongos liquenizados se encuentran en las siguientes clases del filo Ascomycota: Eurotiomycetes (sólo en dos órdenes Verrucariales y Pyrenulales), Dothidiomycetes (unas pocas familias), Arthoniomycetes, Lecanoromycetes y Lichinomycetes, de las cuales trataremos las dos últimas (Ott & Lumbsch, 2001; Lumbsch & Huhndorf, 2007; Cannon & Kirk, 2007).

Clase Lecanoromycetes

Esta clase fue establecida por Eriks & Winka en 1997. Según Lumbsch & Huhndorf (2007) comprende tres subclases **Acarosporomycetidae**, **Lecanoromycetidae** y **Ostropomycetidae**. Es una clase muy diversa si consideramos su complejidad fenotípica. Una característica común de esta clase es la ontogenia del ascocarpo predominando la formación de cuerpos fructíferos tipo apotecio, aunque estos son muy diversos en su forma. En sólo cuatro familias de esta clase el ascocarpo es un peritecio. En esta clase están incluidos aproximadamente el 90% de las especies fúngicas Ascomycota que forman líquenes (Miadlikowska *et al.,* 2006).

Subclase Acarosporomycetidae

Esta subclase comprende sólo un orden **Acarosporales** y una familia **Acarosporaceae**. Generalmente, se caracteriza por la formación de talos crustáceos y escamosos, y por tener un fotobionte clorococcoide del género *Trebouxia*. Los apotecios presentan ascos que pueden portar más de cien ascosporas por asco; estos ascos son unitunicados con una zona apical con proyección en forma de bóveda denominada **tolus**, inamiloide o ligeramente amiloide (Miadlikowska *et al*., 2006; Ulloa & Hanlin, 2006).

Orden **Acarosporales**

Familia **Acarosporaceae**

Los miembros de esta familia y orden se caracterizan por tener el ascocarpo inmerso o sésil, discoide o raramente peritecioide, presentan excípulo hialino y anular, el himenio es inamiloide, presenta paráfisis poco ramificadas, septadas y pobremente anastomosadas. Los ascos son unitunicados, con múltiples ascosporas por asco; sus ascosporas son hialinas, pequeñas, aseptadas, sin cubierta gelatinosa. Los organismos pertenecientes a esta familia cuando presentan anamorfos son picnidios inmersos en el talo, con producción de conidios hialinos, pequeños y elipsoides. Los hongos liquenizados de este grupo antes estaban clasificados en el orden Lecanorales, sin embargo, Reeb *et al.* (2004) y Lutzoni *et al.* (2004) mediante filogenia molecular demostraron que la familia Acarosporaceae tuvo una divergencia temprana de las subclases Lecanoromycetidae y Ostropomycetidae. Dentro de los géneros ubicados en esta familia están ***Acarospora*** A. Massal. y ***Sarcogyne*** Flot. de amplia distribución (Hibbett *et al*., 2007; Cannon & Kirk, 2007).

Subclase Ostropomycetidae

En esta subclase se incluyen hongos liquenizados y no liquenizados, con talos que pueden ser crustáceos, escuamulosos o filamentosos, los fotobiontes pueden ser trentepolioides o clorococoides. El ascocarpo puede ser de tipo apotecial o peritecial, los ascos unitunicados

portan ocho ascosporas o menos (Miadlikowska *et al.,* 2006). Según Lumbsch & Huhndorf (2007) esta subclase comprende cuatro órdenes: Agyriales, Pertusariales, **Baeomycetales** y **Ostropales** de los cuales trataremos los dos últimos ya que existen géneros reportados para Colombia. Los géneros del orden Agyriales se encuentran ubicados principalmente en regiones australes y boreales, y los hongos pertenecientes al orden Pertusariales tienen amplia distribución (Cannon & Kirk, 2007).

Orden **Baeomycetales**

Comprende hongos liquenizados con fotobiontes clorococoides. Los ascocarpos tienen forma de disco y son sésiles o raramente estipitados, el excípulo puede ser hialino o pigmentado, anulado o cupulado y el himenio es inamiloide. Las paráfisis septadas son de moderadamente ramificadas a muy ramificadas. Presentan ascos unitunicados, inamiloides, con un ápica ligeramente amiloide. En este orden existe sólo la familia **Baeomycetaceae** (Hibbett *et al*., 2007).

Familia **Baeomycetaceae**

Presenta talo de forma variada, usualmente crustáceo o escuamuloso. Los ascocarpos son sésiles o con estípites muy cortos y a veces formados en grupos o en ramas no liquenizadas, planos o convexos de color rosado o marrón, con paráfisis simples o escasamente ramificadas, a menudo hinchadas en los ápices, el himenio puede ser amiloide o inamiloide; los ascos son de pared delgada, no engrosados en el ápice con poro apical amiloide o inamiloide. Las ascosporas son hialinas, sin septos o transversalmente septadas. Pueden presentar anamorfos de tipo picnidial. Los organismos pertenecientes a esta familia se encuentran ampliamente distribuidos. A esta familia pertenecen los géneros *Baeomyces* Dumort. y *Phyllobaeis* Gierl & Kalb. y está catalogada con amenaza de extinción en zonas de páramo colombianas. En Colombia el género *Baeomyces* se encuentra entre los 1200 y 3800 msnm, es terrícola y se ubica en barrancos a lo largo de carreteras (Chaparro & Aguirre, 2002; Cannon & Kirk, 2007).

Orden **Ostropales**

Según Hibbett *et al.* (2007), este orden comprende once familias, algunas de las cuales anteriormente eran clasificadas como órdenes. Entre estas familias una de ellas presenta hongos no liquenizados que forman apotecio como el género *Phaneromyces* Speg. & Harriot. Sólo trataremos la familia **Coenogoniaceae** por encontrarse en numerosos pisos térmicos en Colombia, entre los 600 y 3500 msnm (Chaparro & Aguirre, 2002).

Familia **Coenogoniaceae**

La familia se caracteriza por presentar un talo variable, filamentoso con apariencia de fieltro o crustáceo, raramente dimidiado, de color gris, verde o amarillo. El ascocarpo es un apotecio en forma de disco, urceolado (resupinado), amarillo a marrón, algunas veces con el margen lobulado o piloso sobre los cuales, a veces, se encuentran elementos algales. Presenta paráfisis a menudo con los ápices hinchados.

Los ascos son cilíndricos, de pared delgada y amiloide, no tienen estructuras apicales, contienen ocho ascosporas. Las ascosporas son más o menos elipsoidales hialinas, septadas o aseptadas sin cubierta o apéndice. Los hongos de esta familia pueden presentar anamorfos de tipo picnidial. Como ejemplo nombraremos al género *Coenogonium* Ehrenb. ex Nees, que en Colombia se encuentra principalmente creciendo sobre troncos y corteza de árboles (Chaparro & Aguirre, 2002; Cannon & Kirk, 2007).

Subclase **Lecanoromycetidae**

A esta subclase pertenecen organismos con talos variados, ascocarpos generalmente apotecios planos o en forma de copa, con o sin margen, con estructuras similares al talo vegetativo del liquen, raramente con una masa mucilaginosa o pulverulenta denominada **macedio**, presentan paráfisis usualmente ramificadas, con un epitecio amiloide. Los ascos presentan paredes gruesas de una sola capa con parte apical conspicua amiloide, raramente son de pared delgada y dehiscentes. Las ascosporas presentan formas variadas. Según Lumbsch & Huhndorf (2007) esta subclase comprende tres órdenes: **Lecanorales**, Peltigerales y Telochistales.

Orden **Lecanorales**

Conocido como el grupo más típico dentro de los hongos liquenizados abarca el mayor número de especies. Para este orden se conoce un gran número de familias. Según Miadlikowska *et al.* (2006) este orden comprende ocho familias, sin embargo, Lumbsch & Huhndorf (2007) ubican veinte familias de las cuales trataremos, por tener géneros representativos en Colombia, las familias **Cladoniaceae, Lecanoraceae, Parmeliaceae** y **Ramalinaceae**. Los líquenes pertenecientes a este orden presentan

apotecio, ascos unitunicados y ascosporas de formas variadas, entre otras características (Kirk *et al.,* 2001).

Familia **Cladoniaceae**

El talo que presentan los líquenes de esta familia es usualmente **dimórfico** y está compuesto de un talo primario, adherido al sustrato que puede ser evanescente a persistente, con morfología crustácea, foliosa o escuamulosa, sin rizoides; y un talo secundario (**podecio**) más o menos vertical usualmente ramificado sólido o hueco a infundibuliforme, fruticoso y donde se desarrolla y porta el ascocarpo; algunas veces presenta soredios y cefalodios. El ascocarpo es un apotecio entero a lobulado, sin margen diferenciado, generalmente de colores brillantes; en el himenio se encuentran paráfisis ramificadas que se anastomosan. Los ascos son de forma cilíndrica a claviforme con el ápice engrosado y con la parte apical amiloide, presentando usualmente una capa gelatinosa externa, amiloide; las ascosporas usualmente son unicelulares y hialinas. Cuando presentan anamorfos son de tipo picnidial con conidios más o menos filiformes. El ficobionte es generalmente un alga verde. Esta familia según Lumbsch & Huhndorf (2007) contiene dieciséis géneros, de los cuales trataremos a *Cladonia* Hill ex. P. Browne, debido a su amplia distribución (Chaparro & Aguirre, 2002; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Cladonia*** Hill ex. P. Browne.

Los líquenes de este género se encuentran en hábitats muy variados, principalmente sobre suelos, barrancos, sobre briofitas; en Colombia se encuentran entre los 300 y 4500 msnm y es el género del cual se ha registrado el mayor número de especies. Presentan talo primario, escuamuloso a folioso con corteza en la parte superior, persistente; los podecios son huecos los cuales pueden ubicarse en la parte superficial. El talo no es ramificado o con ramificaciones irregulares, raramente es cladonoide generalmente en forma de vaso o copa (escifado), con escuámulas podeciales y frecuentemente con soredios. Para este género se han descrito aproximadamente 400 especies (Chaparro & Aguirre, 2002; Webster & Weber, 2007).

El ácido úsmico se encuentra comúnmente en las especies de *Cladonia* y su concentración en el talo aumenta linealmente con la intensidad de la luz UV. Cuando crecen en zonas más expuestas al sol son de color amarillo, mientras que en zonas sombreadas son gris verdosas, sin embargo, este ácido no es el responsable de la coloración del talo (Webster & Weber, 2007).

Familia **Lecanoraceae**

Según Lumbsch & Huhndorf (2007) esta familia contiene veintiséis géneros, de los cuales sólo trataremos a *Lecanora* Ach. Los organismos de esta familia se caracterizan por presentar talo crustáceo, granular a placoideo a escuamuloso, raramente fruticoso. Ascocarpo raramente con margen talino (tejido externo al excípulo) algunas veces areolada y con márgenes radiados. Algunas veces los soredios, isidios y cefalodios están ausentes. El ascocarpo es sésil con estípite corto raramente inmerso, usualmente con un margen bien desarrollado, concoloro con el talo, el disco es a menudo fuertemente pigmentado. En el apotecio se pueden presentar paráfisis simples o que se anastomosan, usualmente con los ápices claviformes y epitecio pigmentado, los ascos son cilíndricos a claviformes de pared gruesa con una región apical amiloide bien desarrollada, usualmente una cámara ocular bien desarrollada y un cojín apical con capa externa amiloide de material gelatinizado, los ascos presentan entre 8 y 32 ascosporas, que son de forma claviforme a elongada raramente acicular, hialinas lisas septadas y aseptadas sin cubierta gelatinosa o apéndices. Cuando presentan anamorfos son picnidiales con formas variadas más o menos inmersos en el tejido del talo, incoloros o marrón. Usualmente las células conidiógenas, dentro de los picnidios, nacen en conidióforos cortos y ramificados; estas células conidiógenas son elongadas con proliferación percurrente. Los conidios usualmente son baciliformes o filamentosos, hialinos y aseptados (Chaparro & Aguirre, 2002; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Lecanora*** Ach.

Para este género se han descrito aproximadamente 300 especies, las cuales se presentan en climas con estaciones. El ficobionte usualmente pertenece al género *Trentepohlia*. La especie *L. conizaeoides* Nyl. ex Cromb. por ser tolerante a la contaminación atmosférica con SO_2^-, en regiones del norte de Europa hacia los años cincuenta se convirtió en el liquen predominante, requiriendo, en el momento, elevadas concentraciones de SO_2^- para crecer bien. En los años recientes en estas zonas, por la implementación de programas para eliminar emisiones de este gas, el liquen ha desaparecido, y por ende las zonas han sido recolonizadas por líquenes sensibles al SO_2^- (Chaparro & Aguirre, 2002; Cannon & Kirk, 2007; Webster & Weber, 2007).

Familia **Parmeliaceae**

Esta familia es cosmopolita, encontrándose en un amplio rango de zonas climáticas, según Kirk *et al.* (2008) comprende 88 géneros. Son variados en la forma del talo y en su química.

Tradicionalmente, se han utilizado como colorantes para teñir lanas y también han sido usados en la industria de perfumería, sin embargo, no existen grandes estudios sobre el uso o aplicación de los metabolitos secundarios que producen. El talo de estos líquenes es folioso o fruticoso, algunas veces filamentosos, con corteza en ambas superficies y usualmente con rizoides, a menudo con pigmentos brillantes y produciendo propágulos vegetativos de distintos tipos. El ascocarpo es un apotecio sésil, ocasionalmente inmerso o estipitado, algunas veces marginal y bien desarrollado. Los ascos son elongados a claviformes con una zona apical amiloide y un tapón ligeramente amiloide; las ascosporas son de forma variada, usualmente pequeñas, hialinas, aseptadas, con o sin cubierta. Cuando presentan anamorfos son picnidiales y se encuentran inmersos en el talo, con conidios generalmente que son baciliformes o filiformes. Se encuentran en maderas, rocas y algunas veces creciendo sobre suelo (Chaparro & Aguirre, 2002; Cannon & Kirk, 2007).

En Colombia los géneros que componen la más alta diversidad de líquenes están ubicados en esta familia. Algunos de estos, que se ubican en regiones de páramo, son: *Alectoria* Ach., *Anzia* Stizenb, *Cetrariastrum* Sipmam, *Everniastrum* Hale ex. Sipmam *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl. *Hypotrachyna* (Vain.) Hale, *Oropogon* Th. Fr., *Parmotrema* Massal y *Usnea* Dill ex. Adans. En estudios basados en composición y distribución general de líquenes en suelos, rocas, prados, matorrales y cañadas en zonas xerofíticas o subxerofíticas del departamento de Cundinamarca se han registrado las siguientes especies para la familia Parmeliaceae: *Xanthoparmelia taractica* (Kremp.) Hale, *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Flavopunctelia flaventior* (Stirt.) Hale Hale, *Rimelia reticulata* (Taylor) Hale & A. Fletcher y *Usnea bogotensis* Vain (Sipmam *et al*., 2000, Pinzón & Linares, 2006).

Familia **Ramalinaceae**

El talo de estos líquenes es fruticoso, muy ramificado, erecto o pedunculado, las ramas usualmente planas, lisas o sulcadas, grises a amarillas, no gelatinosas y algunas veces presentan **seudocifelas**, poros que se localizan en la cara ventral o dorsal de algunos talos foliosos o fruticosos; las seudocifelas con presencia de soralios (estructura corticales pulverulentas por donde salen los soredios). Ascocarpo con estípite corto y a menudo con ramas laterales cortas, usualmente pálidas, pruinoso; presentan paráfisis escasamente ramificadas, los ascos son elongados a claviformes con tapón apical amiloide y usualmente un cojín apical bien desarrollado que no se colorea; las ascosporas son hialinas con un septo, a veces curvadas, con cubierta mucilaginosa. Los líquenes de esta familia, cuando presentan anamorfos, son picnidiales y están inmersos en el talo, a veces el ostiolo es negruzco, las células conidiógenas dentro del picnido son percurrentes y los conidios son hialinos y baciliformes. Como ejemplo nombraremos el género *Ramalina* Ach. (Cannon & Kirk, 2007). Según Lumbsch & Huhndorf (2007) esta familia comprende 36 géneros; describiremos el género ***Ramalina***.

Género ***Ramalina*** Ach.

En este género los apotecios son marginales o laminares y se sitúan a lo largo de las ramas; presentan seudocifelas, principalmente se encuentran como pedúnculos en cortezas y ramas de árboles y arbustos. En Colombia este género se encuentra entre 250-3500 msnm (Chaparro & Aguirre, 2002).

Orden **Peltigerales**

Este orden comprende dos subórdenes: **Collematineae** y **Peltigerineae**. Peltigerineae difiere del suborden Collematineae, principalmente por el desarrollo de talos conspicuos heterómeros, por la ocurrencia de simbiosis tripartita con el fotobionte secundario *Nostoc*, la presencia de asociaciones bipartitas con algas verdes del género *Coccomyxa* y por la producción de metabolitos secundarios especialmente triterpenoides. En el primer suborden se ubican cuatro familias y en el segundo, tres (Miadlikowska *et al.,* 2006; Lumbsch & Huhndorf, 2007). Trataremos la familia **Coccocarpiaceae** dentro del suborden Collematineae y las familias **Lobariaceae** y **Peltigeraceae** dentro del suborden Peltigerineae.

Familia **Coccocarpiaceae**

El talo generalmente es folioso bien desarrollado y laxamente adherido. El ascocapo es un apotecio formado de la agregación de células cortas que se derivan de las hifas talinas adyacentes, plano o fuertemente convexo, típicamente oscuro o concoloro con el talo; el himenio no

es gelatinoso y presentan paráfisis escasas ramificadas y pigmentadas en los ápices y con epitecio bien desarrollado. Los ascos tienen un tapón apical bien desarrollado, amiloide o con una estructura en forma de anillo, usualmente con una capa externa, amiloide, gelatinosa. Las ascosporas son aseptadas o con septos transversales. Cuando presentan anamorfos son de tipo picnidial. Esta familia presenta una gran distribución incluyendo zonas australes y boreales.

De los cinco géneros ubicados en esta familia, según Kirk *et al.* (2008), describiremos el género ***Coccocarpia*** Pers. Este género se encuentra en Colombia entre los 2000-3300 msnm; presenta talos foliosos de tamaño pequeño, color azul con cara ventral tomentosa, se desarrollan como epifitas de ramas y en partes superiores del dosel y de las coronas de árboles (Chaparro & Aguirre, 2002; Cannon & Kirk, 2007).

Familia **Lobariaceae**

En esta familia los líquenes presentan talo folioso diseminándose en forma irregular, presentan lóbulos, muchas veces ramificados; la superficie superior es lisa o arrugada, algunas veces sulcada o reticulada; la superficie inferior puede presentar corteza, algunas veces con **cifelas** (pequeñas depresiones en forma de copa, delimitadas por un estrato cortical, ubicadas en la superficie inferior) o seudocifelas, con aberturas puntuales o areoladas y presencia de rizoides. Los soredios y los isidios pueden estar presentes. El ascocarpo es una apotecio que no se desarrolla en algunas especies, puede ser sésil o estipitado; el himenio es cóncavo cuando está inmaduro, a menudo con márgenes conspicuas. Presenta ascos con ápice engrosado, con anillo amiloide; las ascosporas son hialinas a marrón con septo transversal. Cuando presentan anamorfos son de tipo picnidial, con células conidiógenas percurrentes y conidios pequeños y hialinos. Esta familia tiene géneros de amplia distibución en el trópico y hacia las zonas templadas del sur. Nombraremos los géneros ***Lobaria*** (Schreb) Hoffm. y ***Sticta*** (Schreb) Ach., de los siete géneros ubicados en esta familia (Kirk *et al*., 2008).

Género ***Lobaria*** (Schreb) Hoffm.

Se caracteriza por tener talos foliosos con lóbulos anchos y en su cara ventral tiene apariencia tomentosa. Numerosas especies de este género han sido registradas zonas de Colombia (Sipmam *et al.,* 2000; Chaparro & Aguirre, 2002).

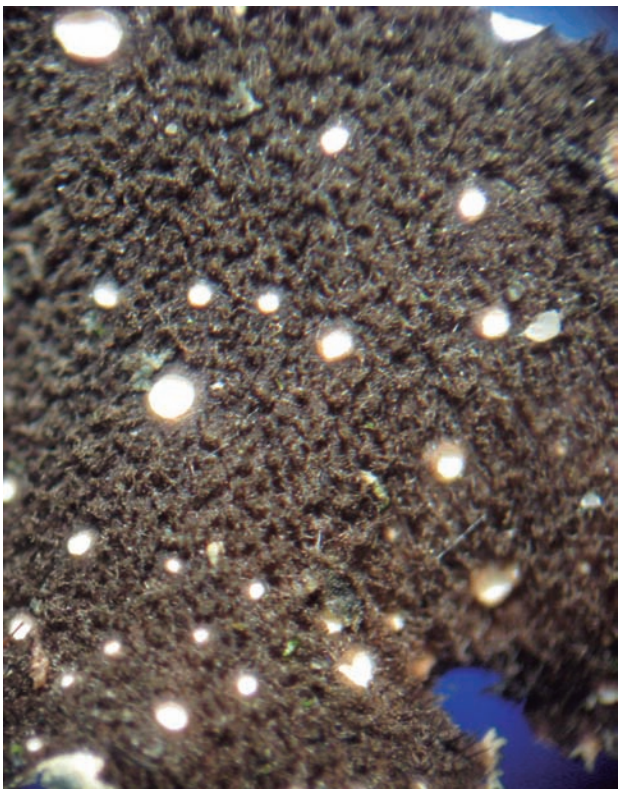


Fig. 10.73. Cifelas de *Sticta* sp.
Fotografía: las autoras

Género ***Sticta*** (Schreb) Ach.

Dentro de este género se ha descrito la especie *S. humboldtii* Hook que se encuentra en diferentes localidades de Colombia y Centroamérica. Se caracteriza por presentar talos foliosos, los cuales presentan cifelas en su superficie ventral (fig. 10.73). Se desarrollan sobre briofitos y en ramas grandes y pequeñas de árboles (Sipmam *et al.,* 2000; Chaparro & Aguirre, 2002).

Familia **Peltigeraceae**

En esta familia se forman asociaciones con algas verdes o cianobacterias. Presentan talos foliosos, lobulados y grandes, de colores verdes o grisáceos, presentan corteza en la superficie ventral, la cual puede ser tomentosa y con presencia de rizoides. El ascocarpo es un apotecio que se forma en la cara superior, con cubierta que se rompe al desarrollarse y exponer el himenio, presenta paráfisis entre los ascos. Los ascos son fisitunicados con un anillo apical amiloide y una capa gelatinizada ligeramente amiloide. Las ascosporas son hialinas a marrón, alargadas con septo transversal. Cuando presentan anamorfo son picnidiales. Los géneros de este grupo presentan amplia

distribución tanto en los trópicos como en la Antártida (Cannon & Kirk, 2007). Sólo nombraremos el género ***Peltigera*** Willd.

Género ***Peltigera*** Willd.

Presenta talos foliosos con presencia de lóbulos marginales dactiliformes. Los apotecios se ubican en la cara superior, planos o con los bordes replegados hacia abajo con rizoides. Se encuentra sobre hojarasca, en la orilla de los bosques sobre rocas, además se conoce que produce una gran cantidad de metabolitos secundarios. En Colombia, hasta el año 2000, se han encontrado diez especies de las más de 45 descritas, algunas distribuidas en zonas de páramo (Sipmam *et al.,* 2000; Chaparro & Aguirre, 2002).

Clase Lichinomycetes

Orden Lichinales

Anteriormente ubicada como orden Lichinales dentro de la clase Lecanoromycetes. En el año 2004 Reeb *et al.* establecen una nueva clase Lichinomycetes, de acuerdo con trabajos en filogenia molecular, ya que los organismos pertenecientes a este grupo estuvieron muy bien soportados como linaje independiente. Presentan talo crustáceo, escuamuloso, folioso, umbilicado o fruticoso de tamaño pequeño, generalmente gelatinoso. El ficobionte es una cianobacteria en casi todos los casos. El ascocarpo al principio es peritecioide, generalmente volviéndose apotecioide, puede estar inmerso o ser sésil, se forma de picnidios o de hifas generativas, o de los talos. Los ascos pueden ser prototunicados o unitunicados, con ocho o más ascosporas (hasta cien por asco); ascosporas unicelulares, hialinas.

Según Lumbsch & Huhndorf (2007), esta clase sólo comprende un orden Lichinales con cuatro familias, dentro de las cuales la familia Lichinaceae comprende el mayor número de géneros (42) con distribución en las regiones del norte y del sur con presencia de estaciones. Sólo trataremos la familia **Peltulaceae**, con el género *Peltula* Nyl. reportado en Colombia.

Familia **Peltulaceae**

El talo de estos líquenes es de color oscuro, claviforme a **peltado** (en forma de disco con pequeño pie en el centro) o **ligulado** (aplando y estrecho), marrón a negro, no muy gelatinoso. El ascocarpo está inmerso en el talo, al principio con forma peritecioide pero pronto se vuelve apotecioide, su peridio no está muy bien definido, y el apotecio presenta paráfisis simples o anastomosadas. Los ascos tienen un ápice grueso cuando son jóvenes y algunas veces son bitunicados. El género *Peltula* se encuentra ampliamente distribuido con predilección en regiones áridas (Cannon & Kirk, 2007).

BIBLIOGRAFÍA

Adams, M. D., A. R. Kerlavage, R. D. Fleischmann, R. A. Fuldner, C. J. Bult, N. H. Lee, E. F. Kirkness, K. G. Weinstock, J. D. Gocayne, O. White, G. Sutton; J. Blake; R. C. Brandon, Man-Wai Chiu ; R. A. Clayton; R. T Cline, M. D. Cotton; J. Earle-Hughes; L. D. Fine, L. M. Fitzgerald, W. M. Fitzhugh, J. L. Fritchman, N. S. Geoghagen, A. Glodek, C. L. Gnehm, M. C. Hanna, E. Hedblom, P. S. Hinkle, J. M. Kelley, K. M. Klimek, J. C. Kelley, L. Li-ing; S. M. Marmaros, J. M. Merrick, R. F. Moreno-Palanques, L. A. Mcdonald, D. T. Nguyen, S. M Pellegrino, C. A. Phillips, S. E. Ryder, J. L. Scott, D. M. Saudek, R. Shirley, K. V. Small, T. Spriggs, T. R. Utterback, J. F. Weidman; L. Yi, R. Barthlow, D. P. Bednarik, C. Liang, M. A. Cepeda, T. A. Coleman, E. Collins, D. Dimke, F. Ping; A. Ferrie, C. Fischer, G. A. Hastings & Wei-Wu He. 1995. Initial assessment of human gene diversity and expression patterns based upon 83 million nucleotides of cDNA sequence. Nature, 377: 3–174.

Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology. Fifth edition. Elsevier Academic Press. New York, E. U.

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims., M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th Ed. John Wiley & Sons INC. New York. E. U.

Arango, M. 2007. Dermatofitos. Pp. 712-728. *En:* Díaz F.J., S. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A.E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo, & J. Robledo (Eds.). Fundamentos básicos de medicina. Microbiología de las infecciones humanas. Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB). Medellín, Colombia.

Barnett, H. L. & B. B. Hunter. 1998. Illustrated Genera of Imperfect Fungi. 4th ed. APS Press. The American Phytopathological Society.

Barnett, J. A. R. W. Payne & D. Yarrow. 2000. Yeasts: Characteristics and identification, Third edition. Cambridge University Press. Inglaterra.

Barr, M. E. 1990. Prodromus to Nonlychenized Pyrenomycetous Members of Class Hymenoascomycetes. Mycotaxon 39: 43-184.

—. 1987. Prodromus to Class Loculoascomycetes. Hamilton I. Newell, Inc. Amherst, Massachussets. E. U.

—. 1983. The Ascomycetes Connection. Mycologia, 75: 1-13.

Beever, R. E. & P. L. Weeds. 2004. Taxonomy and Genetic Variation of *Botrytis* and *Botryotinia*. Pp. 29-45. *En*: Elad Y., B. Williamson, P. Tudzynski & N. Delen (Eds). *Botrytis*: Biology Pathology and Control. Kluwer Academic Publishers, Boston. E. U.

Benjamin, R. K., M. Blackwell, I. H. Chapela, R. A. Humber, K. G. Jones, K. D. Klepzig, R. W. Lichtwardt, D. Malloch, H. Noda, R. A. Roeper, J. W. Spatafora, A. Weir. 2004. Insect – and other Arthropod – Associated Fungi. Pp. 408 – 413. *En:* Mueller, G., G. Bills, M.S. Foster (Eds.). Biodiversity of Fungi. Inventory and Monitoring Methods. Elsevier Academic Press, New York. E. U.

—. 1973. Laboulbeniomycetes. 223 - 246. *En:* Ainsworth, G.C., F.K. Sparrow, A.S. Sussman. (Eds). The Fungi An Advanced Treatise. Vol. IV A. Academic Press New York, E. U.

— & L. Shanor 1952. Sex of host specificity and position specificity of certain species of *Laboulbenia* on *Bembidion picipes*. American Journal of Botany, 39: 125 - 131.

— & L. Shanor 1950. The development of male and female individuals in the dioecious species *Laboulbenia formicarum* Thaxter. American Journal of Botany, 37: 471-476.

Bhardwaj, S., R. Sutar, A. K. Bachhawat, S. Singhi & A. Chakrabarti. 2007. PCR-based identification and strain typing of Pichia anomala using the ribosomal intergenic spacer region IGS1. Journal of Medical Microbiology 56: 185–189.

Bisby, F.A, Y.R Roskov, T.M Orrell, D. Nicolson, L.E Paglinawan, N. Bailly, P.M Kirk PM, T. Bourgoin, G. Baillargeon. 2009. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2009 Annual Checklist [En linea]. Disponible en: www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2009/. Species 2000: Reading, Inglaterra.

Bischoff, J. F., P. Chaverri, J. F. White. 2005. Clarification of the host substrate of *Ascopolyporus* and description of *Ascopolyporus philodendrus* sp. nov. Mycologia, 97: 710–717.

Blackwell, M., & D. Malloch. 1989. *Pyxidiophora:* A link between the Laboulbeniales and hyphal ascomycetes. Memoirs of the New York Botanical Garden (Rogerson Festschrift) 49:23-32.

—, J.R. Bridges, J.C. Moser & T. Perry.1986. Hyperphoretic Dispersal of a *Pyxidiophora* Anamorph. Science, 232: 993-995.

Boekhout, T., V. Robert, M. Smith, J. Stalpers, D. Yarrow, P. Boer, G. Giswijt, C. P. Kurtzman, J. W. Fell, E. Guého, J. Guillot, I. Roberts. 2002. Yeast of the World, morphology, physiology, sequences and identification. [CD-ROM]. Biodiversity Center of ETI, Multimedia interactive sofware. University of Amsterdam, Holanda.

Brasier, C. and S kirk 2001. Designation of the EAN and NAN races of Ophiostoma noro-ulmi as species. Mycological Research, 105: 547-554.

Braun, U, R. T. A. Cook, A. J. Inman, & H.D. Shin. 2002. The Taxonomy of the Powdery Mildew Fungi. Pp. 13 – 55. *En*: Bélanger, R.R., W.R. Bushnell, A.J. Dik & T.L.W. Carver (Eds.). The Powdery Mildews. A Comprehensive Treatise. APS Press. St. Paul, Minnesota.

Brummer, E., E. Castañeda & A. Restrepo. 1993. Paracoccidioidomycosis and Update. Clinical Microbiological Reviews, 6: 89-117.

Burnett, J. 2003. Fungal Population and Species. Oxford University Press. New York, E.U.

Cannon, P. F & P. M Kirk. 2007. Fungal Families of the World. CABI Egham, Inglaterra.

Cano, L. E. 2007. *Paracoccidioides brasiliensis*. Pp. 751–762. *En:* Díaz F.J., S. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A.E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo, & J. Robledo (Eds.). Fundamentos básicos de medicina. Microbiología de las infecciones humanas. Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB). Medellín, Colombia.

Carbone, I., & L. M. Kohn. 1993. Ribosomal DNA sequence divergence within internal transcribed spacer 1 of the Sclerotiniaceae. Mycologia, 85: 415-427.

Chaverri, P., J. Bischoff, H. C Evans & K. Hodge. 2005. *Regiocrella*, a new entomopathogenic genus with a pycnidial anamorph and its phylogenetic placement in the Clavicipitaceae. Mycologia, 97: 1225-1237.

Currah, R.S. 1985 Taxonomy of the onygenales: Arthrodermataceae, Gymnoascaceae, Myxotrichaceae, and Onygenaceae. Mycotaxon, 24: 1-216.

Chaparro, de Valencia, M. & J. Aguirre. 2002. Hongos liquenizados. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Colombia.

Deacon, J. 2006. Fungal Biology. 4th ed. Blackwell Publishing, MA, E. U.

Dennis, R.W.G. 1970. Fungus Flora of Venezuela and adjacent Countries. Her Majesty's Stationery Office. Inglaterra.

Diehl, W.1950. *Balansia* and the *Balansiae* in America. Agricultural monograph No. 4. U.S.D.A. Washington. *En*: Sung, G., J. Sung, L. Nigel, Hywel-Jones , J. W. Spatafora (Eds.). 2007a. A multi-gene phylogeny of Clavicipitaceae (Ascomycota, Fungi): Identification of localized incongruence using a combinational bootstrap approach. Molecular Phylogenetics and Evolution 44: 1205.

Dugan, F. M. 2006. The Idenfication of Fungi. APS Press St. Paul, Minnesota. E. U.

Dzubaj A., Bac˘kor M., J. Tomko, E. Peli & Z. Tuba. 2008. Tolerance of the lichen *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. to metal stress. Ecotoxicology and Environmental Safety, 70: 319-326.

Ellis, M. B. 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Inglaterra.

Eriksson, O. E. 2006. Outline of Ascomycota. Myconet, 12: 1-82.

—, H.O. Baral, R.S. Currah, K. Hansen, C.P. Kurtzman, T. Laessøe, & G. Rambold. 2002. Notes on ascomycete systematics. Myconet, 8: 3434.

— & Winka K. 1997. Supraordinal taxa of Ascomycota. Myconet 1(1).

Fisher, M. C., G. L. Koening, T. J. White & J. W. Taylor. 2002. Molecular and phenotypic description of *Coccidioides posadasii* sp. nov., previously recognized as the non-California population of *Coccidioides immitis*. Mycologia, 94: 73-84.

Fleet, G.H. 1997. Wine. Pp. 682. *En*: Doyle M.P., L.R. Beuchat., T.J. Montville (Eds.). Food Microbiology Fundamentals and Frontiers. ASM Press. Washington D. C., E. U.

Franco, L. 2007. *Coccidioides* spp. Pp. 763–765. *En:* Díaz F.J., S. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A.E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo, & J. Robledo (Eds.). Fundamentos básicos de medicina. Microbiología de las infecciones humanas. Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB). Medellín, Colombia.

Franco-Molano A. E., A. M. Vasco-Palacios, C. A. López-Quintero & T. Boekhout. 2005. Macrohongos de la Región del Medio Caquetá, Colombia. Multimpresos. Medellín. Colombia.

Fulci, V. & G. Macino. 2007. Quelling: post-transcriptional gene silencing guided by small RNAs in *Neurospora crassa*. Current Opinion in Microbiology, 10:199–203.

Galagan, J. E., S. E. Calvo, C. Cuomo, L. J. Ma, J. R. Wortman, S. Batzoglou, S. Lee, M. Bastürkmen, C. C. Spevak, J. Clutterbuck, V. Kapitonov, J. Jurka, C. Scazzocchio, M. Farman, J. Butler, S. Purcell, S. Harris, G. H. Braus, O. Draht, S. Busch, C. D'Enfert, C. Bouchier, G. H. Goldman, D. Bell-Pedersen, S. Griffiths-Jones, J. H. Doonan, J. Yu, K. Vienken, A. Pain, M. Freitag, E. U. Selker, D. B. Archer, M. A. Peñalva, B. R. Oakley, M. Momany, T. Tanaka, T. Kumagai, K. Asai, M. Machida, W. C. Nierman, D. W. Denning, M. Caddick, M. Hynes, M. Paoletti, R. Fischer, B. Miller,. P. Dyer, M.S. Sachs, S. A. Osmani & B. W. Birren. 2005. Sequencing of *Aspergillus nidulans* and comparative analysis with *A. fumigatus* and *A. oryzae*. Nature, 438: 1105-1115.

Gams, W., E. S. Hoekstra & A. Aptroot. 1998. CBS Course of Mycology. 4Th Ed. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn, Holanda.

Geiser, D. M., C. Gueidan, J. Miadlikowska, F. Lutzoni, F. Kauff, V. Hofstetter, E. Fraker, C. L. Schoch, L. Tibell, W. A. Untereiner & A. Aptroot. 2006. Eurotiomycetes: Eurotiomycetidae and Chaetothyriomycetidae. Mycologia, 98: 1053–1064.

— & K.F. LoBuglio. 2001. The monophyletic Plectomycetes; Ascospherales, Onygenales, Eurotiales. Pp. 201-219. *En*: Esser, K. & P.A. Lenke (Eds.). The Mycota VII A. Springer-Verlag, Berlin. Alemania.

González, A. 2007a. *Pneumocystis jiroveci*. Pp. 780 – 788 *En*: Díaz F.J., S. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A.E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo, & J. Robledo (Eds.). Fundamentos básicos de medicina. Microbiología de las infecciones humanas. Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB). Medellín, Colombia.

—. 2007b. *Penicillium marneffe*. Pp.770-774. *En*: Díaz F.J., S. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A.E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo, & J. Robledo (Eds.). Fundamentos básicos de medicina. Microbiología de las Infecciones Humanas. Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB). Medellín, Colombia.

Gryzenhout, M., H. Myburg, B.D. Wingfield, M.J. Wingfield. 2006. Cryphonectriaceae (Diaporthales), a new family including *Cryphonectria*, *Chrysoporthe*, *Endothia* and allied genera. Mycologia, 98: 239–249.

Hagler, W. M, N. R. Towers, C. J. Mirocha, R. M Eppley & W. L. Bryden. 2001. Chapter 23: Zearalenona: Mycotoxin or Mycoestrogen?. *En*: Sumerell, B. A, J. F. Leslie, D. Backhouse, W. R. bryden & L. W Burgers (Eds.). *Fusarium*, Paul E. Nelson Memorial Symposium. APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

Hanlin R.T. 1998. Illustrated Genera of Ascomycetes vol II. APS Press St. Paul, Minnesota. E. U.

—. 1992. Illustrated Genera of Ascomycetes Vol. I. 3rd Printing. APS Press St. Paul, Minnesota. E. U.

Hansen, K. & D.H. Pfister. 2006. Systematics of the Pezizomycetes-the operculate discomycetes. Mycologia, 98:1029-1040.

—, K., T. Laessoe, D. H. Pfister. 2001. Phylogenetics of the Pezizaceae, with an emphasis on Peziza. Mycologia, 93:958-990.

Harmaja, H. 2002. Caloscyphaceae, a new family of the Pezizales. Karstenia, 42:27–28.

Hawksworth, D. L., P.M. Kirk, B.C. Sutton & D.N. Pegler. 1995. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th edition, CAB International. Wallingtord. Inglaterra.

Herrera, T. & M. Ulloa. 2004. El Reino de los Hongos. Micología básica y aplicada. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. México.

Herskowitz I. 1988. The life cycle of the budding yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Microbiology Review 52:536-553.

Hibbett, D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lücking, H. Thorsten Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. Mclaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Köljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlikowska, A. Miller, J. M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schübler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. Yao, N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research, 111: 509-547.

Honegger, R. 2001. The Symbiotic Phenotype of Lichen-Forming Ascomycetes. Pp. 165-188. *En:* B. Hock (Ed.). The Mycota: fungal associations Vol 9. Springer- Verlag, New York, E. U.

Hoog, G.S., J. Guarro, J. Gené & M.J. Figuerras. 2000. Atlas of Clinical Fungi. 2nd Ed. Centraalbureau voor Schimmelcultures. Utrecht, Holanda.

Hoopen, G. M. Ten & U. Krauss. 2006. Biology and control of *Rosellinia bunodes*, *Rosellinia necatrix* and *Rosellinia pepo*: A Review Crop Protection, 25:89–107.

Horst, R.K. 1983. Compendium of Rose Diseases. Pp. 8-9. APS Press The American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota. E. U.

Hughes, S. J. 1976. Sooty moulds. Mycologia, 68: 693–820.

James, T.Y., F. Kauff1, C. L. Schoch, P. B. Matheny, V. Hofstetter, C. J. Cox, G. Celio, C. Gueidan, E. Fraker, J. Miadlikowska, H. T. Lumbsch, A. Rauhut, V. Reeb, A. E. Arnold, A. Amtoft, J. E. Stajich, K. Hosaka, G. H.Sung, D. Jonson, B. O'Rourke, M. Crockett, M. Binder, J. M. Curtis, J. C. Slot, Z. Wang, A. W. Wilson, A. Schußler, J. E. Longcore, K. O'Donnell, S. Mozley-Standridge, D. Porter, P. M. Letcher, M. J. Powell, J. W. Taylor, M. M. White, G. W. Griffith, D. R. Davies, R. A. Humber, J. B. Morton, J. Sugiyama, A. Y. Rossman, J. D. Rogers, D. H. Pfister, D. Hewitt, K. Hansen, S. Hambleton, R. A. Shoemaker, J. Kohlmeyer, B. Volkmann-Kohlmeyer, B., R. A. Spotts, M. Serdani, P. W. Crous, K. W. Hughes, K. Matsuura, E. Langer, G. Langer, W. A. Untereiner, R. Lucking, B. Budel, B., D. M. Geiser, A. Aptroot, P. Diederich, I. Schmitt, M. Schultz, R. Yahr, D. S. Hibbett, F. Lutzoni, D. J. McLaughlin, J. W. Spatafora & R. Vilgalys. 2006. Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. Nature 443: 818-822.

Johnston, P. R. & D. Park 2005. *Chlorociboria* (Fungi, Helotiales) in New Zealand. New Zealand Journal of Botany, 43: 679–719.

Jong, S. C. & J. D. Rogers. 1969. *Poronia oedipus* in culture. Mycologia, 61: 853-862.

Kendrick, B. 2000. The Fith Kingdom. 3rd ed. Focus Publishing, R.Pullins Company, Newburyport M.A. E. U.

Kirk, P. M, P.F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th ed. CABI Publishing. Inglaterra.

—, P.F. Cannon., J.C. David & J.A. Stalpers. 2001. Dictionary of the Fungi, 9th ed. CABI Publishing. Surrey, Inglaterra.

Klich, M.A. 2002. Identification of common *Aspergillus* species. CBS, Utrech, Holanda.

Kobayasi, Y. 1941. The genus *Cordyceps* and its allies. Pp. 7. *En*: Sung, G., N. Hywel-Jones , J. Sung, J. J. Luangsa-ard, B. Shrestha & J. W. Spatafora. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. Studies in Mycology, 2007, vol. 57.

Korf, R. P. 1972. Synoptic Key to the Genera of the Pezizales. Mycologia, 64: 937-994.

Kramer, C. L. 1960. Morphological Development and Nuclear Behavior in the genus *Taphrina*. Micologia, 52: 295–320.

Kreger-van Rij, N.J.W. (Ed.). 1984. The yeasts a taxonomic study. Third edition. Elsevier Amsterdan.

Kurtzman, C.P. 1999. *Pichia* E. C. Hansen emend. Kurtzman. Pp. 273-352. *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.) The Yeast A taxonomic study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier. Amsterdam, Holanda.

Lachance, M. A. 1999. *Kluyveromyces* van der Walt emend. Van der Walt. Pp. 227-247. *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.). The Yeast a Taxonomic Study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier. New York, E. U.

— & W. T. Starmer. 1999. Ecology of Yeast. Pp. 21-30. *En*: Kurtzman C.P., J. W. Fell (Eds). The Yeast. A Taxonomic Study. 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier. New York. E. U.

Laurila, M.R.L., P. S. Salgado, E. V. Makeyev, J. Nettelship, D. I. Stuart, J. M. Grimes & D. H. Bamford. 2005. Gene silencing pathway RNA-dependent RNA polymerase of *Neurospora crassa*: yeast expression and crystallization of selenomethionated QDE-1 protein. Journal of Structural Biology, 149: 111–115.

Leslie, J. F. & B. A. Summerell. 2006. The *Fusarium* Laboratory Manual. Blackwell Publishing, Iowa. E. U.

Lumbsch, H. T. & S. M. Huhndorf. 2007. Outline of Ascomycota – 2007. Myconet, 13:1-58.

Lutzoni, F.,F. Kauff, C. J. Cox, D. McLaughlin, G. Celio, B. Dentinger, M. Padamsee, D.Hibbett, T. Y. James, E. Baloch, M. Grube, V. Reeb, V. Hofstetter, C. Schoch, A. E. Arnold, J. Miadlikowska, J. Spatafora, D. Johnson, S. Hambleton, M. Crockett, R. Shoemaker, G-H. Sung, R. Lücking, T. Lumbsch, K. O'Donnell, M. Binder, P. Diederich, D. Ertz,C. Gueidan, K. Hansen, R. Harris, K. Hosaka, Y-W. Lim, B. Matheny, H. Nishida, D. Pfister, J. Rogers, A. Rossman, I. Schmitt, H. Sipman, J. Stone, J. Sugiyama, R. Yahr, & R. Vilgalys. 2004. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. American Journal of Botany, 91:1446–1480.

—, M. Pagel, V. Reeb. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. Nature, 411:937-940.

Marasas, W. F., J. D. Miller, R. T. Riley & A. Visconti. 2001. Chapter 24 Fumonisins-Ocurrence Toxycology, Metabolism and Risk Assesment. *En*: Sumerell, B. A, J. F. Leslie, D. Backhouse, W. R. Bryden & L. W Burgers (Eds.). *Fusarium* Paul E. Nelson Memorial Symposium APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

—, P. E. Nelson & T. A.Toussoun 1984. Toxigenic *Fusarium* Species, identity and micotoxicology. Penn. State University Press, E. U.

Masuda M., Y. Nagai, N. Oshima, K. Tanaka, H. Murakami, H. Igarashi & H. Okayama. 2000. Genetic Studies with the Fission Yeast *Schizosaccharomyces pombe* suggest involvement of Wee1, Ppa2, and Rad24 in induction of cell cycle arrest by Human Immunodeficiency Virus Type 1 Vpr. Journal of Virology, 74: 2636–2646.

McGinnis, M.R. 1980. Laboratory Handbook of Medical Mycology. Academic Press, New Cork, E. U.

Medel, R. & S. Chacón. 2000. Contribución al conocimiento del género *Plectania* (Pezizales, Sarcosomataceae) en México. Acta Botánica Mexicana, 50:11-19.

Miadlikowska J.; F. Kauff , V. Hofstetter, E. Fraker, M. Grube , J. Hafellner, V. Reeb, B. Hodkinson,P., M. Kukwa, R. Lücking, G. Hestmark, M. Otalora, A. Rauhut, B. Büdel, C. Scheidegger, E. Timdal, S. Stenroos, I. Brodo, G. Perlmutter, D. Ertz, P. Diederich, J. Lendemer J. C., P. May, C. L. Schoch,A. E. Arnold, C. Gueidan, E. Tripp, R. Yahr, C. Robertson & F. Lutzoni. 2006. New insights into classification and evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from phylogenetic analyses of three ribosomal RNA- and two protein-coding genes. Mycologia, 98:1088-103.

Miller, J. D, J. W. Apsimon, B. A. Blackwell, R. Greenhalgh & A. Taylor. 2001. Chapter 22 Deoxinivalenol: A 25 year perspective on a Trichotecene of agricultural importance. *En*: Sumerell, B. A, J. F. Leslie, D. Backhouse, W. R. bryden & L. W Burgers (Eds). *Fusarium* Paul E. Nelson Memorial Symposium APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

Miller, M.W & H.J. Phaff. 1999. *Saccharomycodes* E.C. Hansen. Pp. 372-373. *En*: Kurtzman C.P, J. W. Fell (Eds.). The Yeast. A Taxonomic Study. 4th ed. Revised and Enlarged. Elsevier. New York. E. U.

Momany, M., J. Zhao, R. Lindsey & P. J. Westfall. 2001. Characterization of the *Aspergillus nidulans* Septin (*asp*) Gene Family. Genetics, 157: 969–977.

Moore, R. T. 1990. The Genus *Lalaria* Gen. Nov. Taphrinales Anamorphosum. Mycotaxon, 38: 315-330.

Moore-Landecker, E. 1996. Fundamentals of the Fungi. 4th ed. Prentice Hall, New York. E. U.

Nucci, M. & E. Anaissie. 2007. *Fusarium* Infections in Immunocompromised Patients. Clinical Microbiology Reviews, 20: 695–704.

O'Donnell, K., E. Cigelnik, N. S. Weber & J.M. Trappe. 1997. Phylogenetic Relationships among Ascomycetous Truffles and the True and False Morels Inferred from 18S and 28S Ribosomal DNA Sequence Analysis. Mycologia, 89:48-65.

Oberwinkler, F. 2001. Basidiolichens. Pp. 211-225. *En*: Hock B. (Ed.). The Mycota: Fungal Associations. Vol. IX. Springer-Verlag, New York, E. U.

Oliva, A., A.Rosebrock, F. Ferrezuelo, S. Pyne, H. Chen, S. Skiena, B. Futcher & J. Leatherwood. 2005. The Cell Cycle–Regulated Genes of Schizosaccharomyces pombe. Plos Biology, 3: 1239-1260.

Ott, S. & H. T. Lumbsch. 2001. Morphology and Phylogeny of Ascomycete Lichens. Pp. 189-210. *En*: Hock B. (Ed.). The Mycota: Fungal Associations. Vol. IX. Springer-Verlag, New York, E. U.

Pacioni, G., M. Leonardi, P. Aimola, A.M. Ragnelli, A Rubini & F. Paolocci. 2007. Isolation and charaterization of some mycelia inhabiting Tuber ascomata. Mycological Research, 111:1450-1460.

Paulin-Mahady, A. E., T. C. Harrington & D. McNew. 2002. Phylogenetic and taxonomic evaluation of *Chalara*, *Chalaropsis*, and *Thielaviopsis* anamorphs associated with *Ceratocystis.* Mycologia, 94: 62–72.

Pfister, D., & J. W. Kimbrough. 2001. Discomycetes. Pp. 262. *En*: Esser, K. & P.A. Lenke (Eds.). The Mycota VII A. Springer-Verlag, Berlin. Alemania.

Phaff , H.J. 1999. Chemotaxonomy based on the polysaccharidddde composition of cell and capsules. Pp. 45-47. *En*: Kurtzman C.P, J. W. Fell (Eds). The Yeast. A Taxonomic Study. 4th ed. Revised and Enlarged. Elsevier. New York. E. U.

Pinzón, M. & E. Linares. 2006. Diversidad de líquenes y briofitos en la región subxerofítica de La Herrera, Mosquera (Cundinamarca, Colombia) Riqueza y Estructura. Caldasia, 28:243-257.

Pitt, J.I. 1979. The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. Academic Press. New York, E. U.

Prashanthi, S.K.& S. Kulkarni 2005.*Aureobasidium pullulans*,a potencial mycoherbicide for biocontrol of eupatorium [*Chromolaena odorata* (L.) King and Robinson] weed. Current Science, 88:18-21.

Reeb, V., F. Lutzoni & C. Roux. 2004. Contribution of RPB2 to multilocus phylogenetic studies of the euascomycetes (Pezizomycotina, Fungi) with special emphasis on the lichen-forming Acarosporaceae and evolution of polyspory. Molecular Phylogenetics and Evolution, 32: 1036–1060.

Restrepo, A. 2006. C*occidioides immitis* Rixford et Gilchrist 1895, y *Paracoccidioides brasiliensis* (Splendore 1912) Almeida 1930: dos hongos patógenos restringidos al continente americano. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias, 30: 367-386.

—. 1990. Paracoccidiodes brasiliensis. Pp. 2028-2031. En: Mandell. G. R. G. Douglas & J. E. Bennett (Eds). Principles and Practice of Infectious Diseases, 3th Edition. Churchill Livingstone Inc., New York, E.U.

Rippon, J.W. 1988. Medical Mycology: The Pathogenic Fungi and The Pathogenic Actinomycetes. 3rd ed. W.B. Saunders Company. Philadelphia, PA. E. U.

Roeijmans, H., H. Prillinger, C. Umile, J. Sujiyama, T. Nakase & T. Boekout. 1999. Análisis of carbohydrate composition of cell ellas and extracellular carbohydrates. Pp. 103-105. En: *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.) The Yeast A taxonomic study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier. Amsterdam, Holanda.

Rogers, J.D., Y.M. Ju & M.J. Michaels. 2002. The Genus *Phylacia*, sitio web Home of the Xylariaceae. [En línea]. Disponible en: http://mycology.sinica.edu.tw/Xylariaceae/information.asp?qrySectionName=Phylacia&qryIDString=5025 [Consulta: 10 de abril de 2008].

— & Y. M. Ju. 1998. The genus *Kretzchmaria*. Mycotaxon, 68: 345-393.

—. 1981. *Sarcoxylon* and *Entonaema* (Xylariaceae). Mycologia, 73: 28-61.

Rogerson, C.T. 1970. The hypocrealean fungi (Ascomycetes, Hypocreales). Mycologia, 62: 864–910.

Romano, P., R. Marchese, C. Laurila, G. Saleano & L. Turbanti. 1999. Biotechnological suitability of Saccharomycodes ludwigii for fermented beverages. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 15: 451-454.

Ross, I. 1979. Biology of the Fungi. Their Development, Regulation, and Associations. McGraw- Hill. New York, E. U.

Rossi, W. & M. Blackwell 1986. New species of *Laboulbenia* from termite hosts in Africa. Mycologia, 78: 142-145.

Rossman, A. Y., D. F. Farr & L. A. Castlebury. 2007. A review of the phylogeny and biology of the Diaporthales. Mycoscience, 48:135–144.

—, G. J. Samuels, C. T. Rogerson & R. Lowen. 1999. Genera of Bionectriaceae, Hypocreaceae and Nectriaceae (Hypocreales, Ascomycetes). Studies in Mycology, 42:1-248.

Samson, R.A., E. S. Hoekstra, J.C. Frisvad & O. Filtenborg. 2002. Introduction to Food and airborn fungi, 6Th ed. Centralbureau voor Schimmelcultures, Utrecth, Holanda.

Samuels, G. J. 2004. *Trichoderma* a guide to identification and biology. United States Dept. of Agricultural Research Service. Beltsville, E. U.

— & M. Blackwell. 2001. Pyrenomycetes – Fungi with perithecia. *En:* McLaughlin D. J., E. G. McLaughlin & P. A. Lemke (Eds.). The Mycota: Systematics and Evolution. Vol. VII A. Springer, Verlag. New York, E. U.

Sancho, L., R. De la Torre & A. Pintado. 2009. Lichens, new and promising material from experiments in astrobiology. Fungal Biology Reviews, doi:10.1016/j.fbr.2008.12.001.

Shearer, C. A., J. L. Crane & W. Chen. 1999. Freshwater Ascomycetes: Ophioceras Species. Mycologia, 91: 145-156.

Schmitt, I., G. Mueller, H. T. Lumbsch. 2005. Ascoma morphology is homoplaseous and phylogenetically misleading in some pyrenocarpous lichens *Mycologia,* 97: 362–374.

Schoch, C. L., G. Sung, F. López-Giráldez, J. P. Townsend, J. Miadlikowska,V. Hofstetter, B. Robbertse,P. B. Matheny, F. Kauff, Z. Wang, C. Gueidan, R. M. Andrie, K. Trippe, L. M. Ciufetti, A. Wynns, E. Fraker, B. P. Hodkinson, G. Bonito, J. Z. Groenewald, M. Arzanlou, G. Sybren de Hoog, P. W. Crous, D. Hewitt, D. H. Pfister, K. Peterson, M. Gryzenhout, M. J. Wingfield, A. Aptroot, Sung-Oui Suh, M. Blackwell, D. M. Hillis, G. W. Griffith, L. A. Castlebury, A. Y. Rossman, H. T. Lumbsch, R. Lücking, B. Büdel, A. Rauhut, P. Diederich, D. Ertz, D. M. Geiser, K. Hosaka, P. Inderbitzin, J. Kohlmeyer, B. Volkmann-Kohlmeyer, L. Mostert, K. O'Donnell, H. Sipman, J. D. Rogers, R. A. Shoemaker, J. Sugiyama, R. C. Summerbell, W. Untereiner,P. R. Johnston, S. Stenroos, A. Zuccaro, P. S. Dyer, P. D. Crittenden, M. S. Cole, K. Hansen, J. M. Trappe, R. Yahr, F. Lutzoni & J. W. Spatafora. 2009. The Ascomycota Tree of Life: A Phylum-wide Phylogeny Clarifies the Origin and Evolution of Fundamental Reproductive and Ecological Traits. Systematic Biology, 58:224–239.

—. 2007. Dothideomycetes. *En* The Tree of Life Web Project, http://tolweb.org/ [En línea]. Disponible en: http://tolweb.org/Dothideomycetes/29051/2007.03.19. [Consulta: 19 de Marzo de 2007].

—, R. A. Shoemaker, K. A. Seifert, S. Hambleton, J. W. Spatafora & P. W. Crous. 2006. A multigene phylogeny of the Dothideomycetes using four nuclear loci. Mycologia, 98: 1041–1052.

Simmons, E. G. 1986. *Alternaria* Themes and Variations. Mycotaxon, 25: 287-308.

Sipmam, H., Aguirre J. & Rangel-C.H. 2000. Líquenes. Pp. 379-434. *En*: Rangel O. (Ed.) Colombia Diversidad Biótica III. Unibiblos. Bogotá, Colombia.

Spatafora, J. 2007a. Pezizomycotina. *En:* The Tree of Life Web Project, http://tolweb.org/. [En línea]. Disponible en: http://tolweb.org/Pezizomycotina/29296/2007.12.19. [Consulta: 19 de diciembre de 2007].

—, G. Sung, J. Sung, N. L. Hywel-Jones, J . F. White. 2007b. Phylogenetic evidence for an animal pathogen origin of ergot and the grass endophytes. Molecular Ecology, 16: 1701–1711.

—, G. Sung, D. Johnson, C. Hesse, B. O'Rourke, M. Serdani, R. Spotts, F. Lutzoni, V. Hofstetter, J. Miadlikowska, V, Reeb, C. Gueidan, E. Fraker, T. Lumbsch, R. Lu¨cking, I. Schmitt, K. Hosaka, A. Aptroot, C. Roux, A. N. Millar, D. M. Geiser, J. Hafellner, G. Hestmark, A. E. Arnold, B. Bedel, A. Rauhut, D. Hewitt, W. A. Untereiner, M. S. Cole, C. Scheidegger, M. Schultz, H. Sipman & C. L. Schoch. 2006. A five-gene phylogeny of Pezizomycotina. Mycologia, 98: 1018-1028.

Stensvand, A., H. Eikemo, D.M. Gadoury & R.C. Seem. 2005. Use of a Rainfall Frequency Threshold to Adjust a Degree-Day Model of Ascospore Maturity of *Venturia inaequalis.* Plant Disease, 89: 198-202.

Suh, S-O., M. Blackwell., C. P. Kurtzman. & M. A. Lachance. 2006. Phylogenetics of Saccharomycetales, the ascomycete yeasts. Mycologia, 98: 1006–1017.

Sullivan, R. F., G. F. Bills, N. Hywel-Jones & J. F. White Jr. 2000. *Hyperdermium*: a new clavicipitalean genus for some tropical epibionts of dicotyledonous plants. Mycologia, 92: 908–918.

Sung, G., J. Sung, N. Hywel-Jones & J. W. Spatafora. 2007a. A multi-gene phylogeny of Clavicipitaceae (Ascomycota, Fungi): Identification of localized incongruence using a combinational bootstrap approach. Molecular Phylogenetics and Evolution, 44: 1204-1223.

—, N. Hywel-Jones , J. Sung, J. J. Luangsa-ard, B. Shrestha & J. W. Spatafora. 2007b. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. Studies in Mycology, 57: 1-63.

Sutton, B. C 1980. The Coleomycetes. Commonwealth Mycological Institute. Kew, Surrey, Inglaterra.

Swart, L. P. W. Crous, J. Kang, G. R.A. Mchau, I. Pascoe & M.E. Palm. 2001. Differentiation of species of *Elsinoë* associated with scab disease of Proteaceae based on morphology, symptomatology and ITS sequence phylogeny. Mycologia, 93: 366-379.

Tavares, I.I. 1985. Laboulbeniales (Fungi, Ascomycetes). Mycologia Memoir, 9: 1–627.

Taylor, J.W., E.C. Swann & M.L. Berbee. 1994. Molecular Evolution of Ascomycete Fungi: Phylogeny and Conflict. Pp. 201-212. *En*: Hawksworth, D. L. (Ed). Ascomycete Systematics Problems and Perspectives in the Nineties. Plenum Press. New York, E. U.

Taylor, T.N., H. Hass, H. Kerp, M. Krings & R.T. Hanlin. 2005. Perithecial ascomycetes from the 400 million year old Rhynie chert: an example of ancestral polymorphism. *Mycologia,* 97: 269–285.

—, Hagen H. & Kans K. 1997. A cyanolichen from the lower Devonian Rhynie Chert. American Journal of Botany, 84: 992.

Tehler, A., J.S. Farris, D. L. Lipscomb & M. Källersjö. 2000. Phylogenetic analyses of the fungi based on large rDNA data sets. Mycologia, 92: 459-474.

Ulloa, M. & R. T. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, St. Paul, Minnesota, E. U.

Vaughan-Martini, A. & A. Martini. 1999. *Saccharomyces* Meyen ex Rees. Pp. 358-371. *En*: Kurtzman C.P, J. W. Fell (Eds). The Yeast. A Taxonomic Study. 4th ed. Revised and Enlarged. Elsevier. New York. E. U.

Von Arx, J. A. 1981. Systematiccs of Conidial Yeasts. Pp. 85-96. *En*: Gary T., H. J. Cole & B. Kendrick (Eds). Biology of Conidial Fungi. Academic Press. New York, E. U.

Wang, Z., P. R. Johnston, S. Takamatsu, J. W. Spatafora & D. S. Hibbett. 2006. Toward a phylogenetic classification of the Leotiomycetes based on rDNA data. Mycologia, 98: 1065- 1075.

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3rd ed. Cambridge University Press. New York, E. U.

Weir, A. & M. Hughes. 2002. The taxonomic status of Corethromyces bicolor from New Zealand, as inferred from morphological, developmental, and molecular studies. Mycologia, 94: 483-493.

— & M. Blackwell. 2001. Molecular data support the Laboulbeniales as a separate class of Ascomycota, Laboulbeniomycetes. Mycological Research, 105: 1182-1190.

Wendland, J. & A. Walther. 2006. Septation and Cytokinesis in Fungi. Pp. 105-121. *En*: Kues U. & R. Fisher (Eds.). The Mycota: Growth Differentiation and Sexuality, Vol. I. 2nd ed. Springer – Verlag. New York. E. U.

Whetzel, H. H. 1945. A Synopsis of the Genera and Species of the Sclerotiniaceae, a Family of Stromatic Inoperculate Discomycetes. Mycologia, 37: 648-714.

Whiteside, W. C. 1961. Morphological studies in the Chaetomiaceae I. Mycologia, 53: 512-523.

Winka, K. & O. E. Eriksson. 2000. Adding to the bitunicate puzzle - studies on the systematic positions of five aberrant ascomycete taxa. Pp. 1-13. *En*: Winka, K. (Ed.). Phylogenetic relationships within the Ascomycota based on 18S rDNA sequences. Umeå (Sweden): PhD Thesis, Umeå University.

Zhang, L., J. Yang, Q. Niu, X. Zhao, F. Ye L. Liang & K. Zhang. 2008. Investigation on the infection mechanism of the fungus *Clonostachys rosea* against nematodes using the green fluorescent protein. Applied Microbiology and Biotechnology, 78: 983–990.

—, L. A. Castlebury, A. N. Miller, S. M. Huhndorf, C. L. Schoch, K. A. Seifert, A. Y. Rossman, J. D. Rogers, J. Kohlmeyer, B. Volkmann-Kohlmeyer & G. H. Sung. 2006. An overview of the systematics of the Sordariomycetes based on a four-gene phylogeny. Mycologia, 98: 1076-1087.

CAPÍTULO
11

FILO
BASIDIOMYCOTA

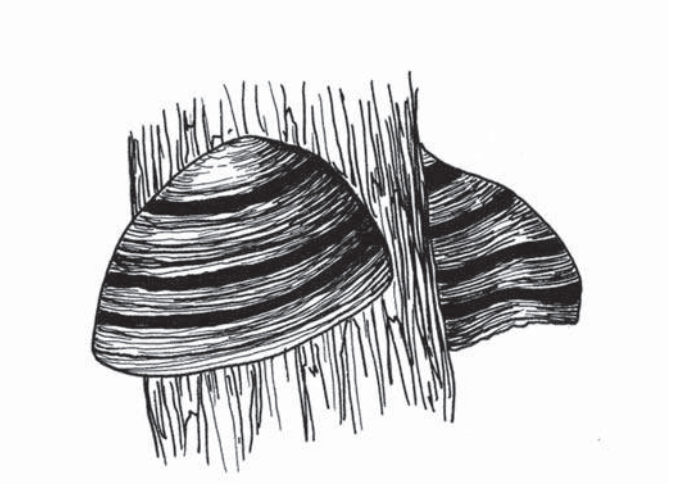
GENERALIDADES

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

SUBFILO AGARICOMYCOTINA

SUBFILO PUCCINIOMYCOTINA

SUBFILO USTILAGINOMYCOTINA



Subreino **Dikaria**

Basidiomycota y Ascomycota son los filos que forman este subreino (Hibbett *et al*., 2007).

FILO **BASIDIOMYCOTA**

GENERALIDADES

Este filo comprende aproximadamente 31.515 especies correspondientes al 32,27% de las especies de hongos descritas (Kirk *et al.,* 2008); sus miembros pueden ser unicelulares o multicelulares, tener reproducción sexual y asexual o sólo una de ellas, ocupar hábitats acuáticos o terrestres y tener una morfología tan variable que es imposible encontrar una característica única y constante para el grupo. El principal carácter diagnóstico para el filo, es la presencia de los **basidios** que producen las esporas sexuales o basidiosporas y de los cuales el grupo toma su nombre. La presencia del **septo doliporo**, la formación de las fíbulas (aunque no están presentes en todos los Basidiomycota) y las múltiples capas que poseen las paredes de las hifas son otras de las características diagnósticas. En el basidio que es la célula en la cual ocurre cariogamia y meiosis y sobre la cual se forman las basidiosporas, se reconocen tres partes: el **probasidio** donde ocurre la cariogamia, el **metabasidio** donde ocurre la meiosis y los **esterigmas** (entre el metabasidio y la basidiospora) sobre los cuales se forman las esporas; debe tenerse en cuenta que algunos grupos de este filo no presentan esterigmas. Los basidios son muy variables en cuanto a su morfología, número de esporas producidas y forma de unión de las esporas al esterigma. Un basidio típico u **holobasidio**, en el cual el metabasidio no tiene septos; generalmente tiene cuatro esterigmas y sobre cada uno de ellos se produce una espora, pero el número de esterigmas o esporas producidas varía por clases, familias, géneros y especies. Hay basidios septados longitudinal o transversalmente y se denominan **fragmobasidios** o **heterobasidios** y en ellos el esterigma que es muy prominente se denomina **epibasidio**. Las esporas contienen uno o dos núcleos haploides, como resultado de la meiosis, pueden tener una descarga activa o **"balistosporas"** en la mayoría de

los Basidiomycota o pasiva o **"estatismosporas"** en los Geastreaceae, Lycoperdaceae, Nidulariacae, Phallaceae, entre otros (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Las hifas de los Basidiomycota se caracterizan porque además de poseer paredes con capas múltiples, son septadas y a excepción de los Urediniomycetes que tienen septo en polea, las demás clases poseen **septo doliporo** en el cual el septo tiene un poro central rodeado por una dilatación en forma de barril de la pared septal y recubierto, por los dos lados, por una membrana perforada o **parentesoma** formada por repliegues del retículo endoplasmático. Los dos polisacáridos principales que conforman la pared de los Basidiomycota miceliales son quitina y β-glucanos, en las levaduras de este filo, los polisacáridos principales son quitina y mananos (Alexopoulos & Mims, 1979).

Las esporas al germinar dan origen al micelio primario el cual es monocariótico (sus células poseen un núcleo haploide) y cuando dos hifas son compatibles se unen y originan un micelio secundario y dicariótico (sus células poseen núcleos haploides que se complementan genéticamente) y éste al formar el primordio y en el cuerpo fructífero se denomina micelio terciario. En un gran número de Basidiomycota, la condición dicariótica se mantiene ya que poseen **fíbula**s o **grapas de conexión,** que permiten el paso de núcleos de una célula a otra (fig. 11.1).

Los hongos del filo Basidiomycota se caracterizan por ser principalmente heterotálicos. La clase Urediniomycetes (royas) y algunos hongos del orden antiguo Aphyllophorales presentan **heterotalismo unifactorial o bipolar**, en el cual un par de alelos o idiomorfos (*A* y *a*) controlan la compatibilidad y la probabilidad de un cigoto *Aa* es del 50%. Los demás órdenes presentan **heterotalismo bifactorial o tetrapolar** que involucra dos *loci* compatibles, cada uno con un par de alelos o idiomorfos (*A* y *a* o *B* y *b*) que controlan la compatibilidad; la constitución genética de una cepa puede ser *AB*, *aB*, *Ab* y *ab*, sólo aquellos talos que se combinen para dar un cigoto *AaBb* son compatibles e interfértiles y la probabilidad es del 25%. Se ha encontrado que en algunas especies los alelos o idiomorfos pueden ser numerosos para *A* y para *B* y se han registrado 126 *A* y 354 *B* para *Pleurotus populinus* O. Hilber & O.K. Mill. lo que genera 45.000 tipos de apareamiento (Casselton & Challen, 2006). Además, en algunas especies de Basidiomycota tales como *Ustilago maydis* O. Hilber & O.K. Mill., *Coprinus cinereus* (Schaeff.) Gray, *Schizophyllum commune* Fr. y *Cryptococcus neoformans* (San Felice) Vuill. interviene un número mayor de genes y, por lo tanto, usar el término bifactorial podría causar confusión (Webster & Weber, 2007).

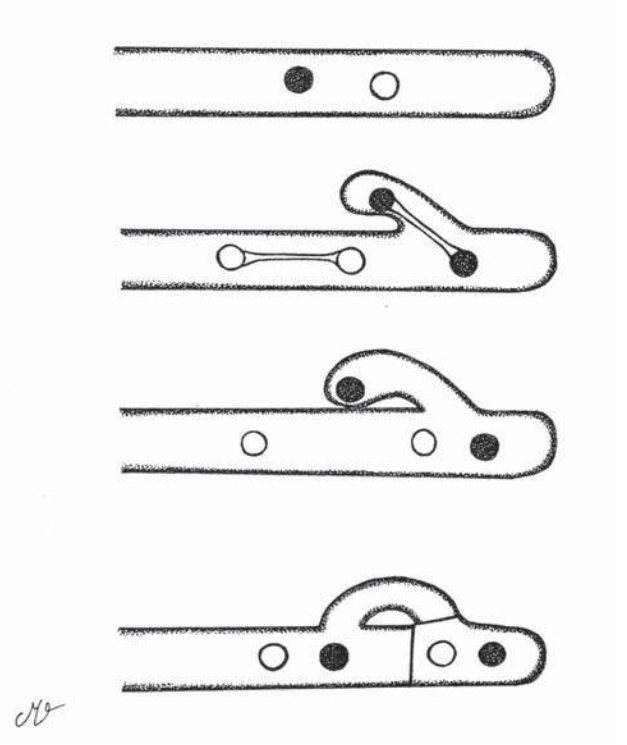


Fig. 11.1. Formación de una grapa de conexión o fíbula
Esquema: Marleny Vargas

En *Schizophyllum commune* participan cuatro *loci* de entrecruzamiento (*Aa*, *Ab*, y *Ba*, *Bb*) que se encuentran en dos cromosomas y regulan cambios en el desarrollo que van desde formar un micelio homocariote estéril hasta formar un micelio dicariótico fértil capaz de producir basidiocarpos diferenciados con basidios y basidiosporas (Carlile *et al*., 2001).

En los Basidiomycota la reproducción asexual ocurre por gemación, producción de conidios, clamidoconidios y oidios (con apariencia semejante a artroconidios).

El hábitat de la mayoría de los Basidiomycota es terrestre y sus esporas son dispersadas por el viento principalmente, pero algunos crecen en agua dulce o hábitats marinos en todas las latitudes. Muchos de los hongos de este filo son saprótrofos y están involucrados en la descomposición de madera y muchos tipos de materia orgánica y, por lo tanto, los encontramos en o sobre estiércol, troncos de árboles muertos o en pie, hojas, corteza de plantas vivas o muertas; algunos son patógenos de plantas, animales y del hombre, como las especies del género *Armillaria* Fr. (Staude), el *Cryptococcus* Vuill., las royas y los carbones; otros como las especies de *Amanita* Pers., *Boletus* Fr. y *Russula* Pers. se asocian en simbiosis mutualistas a las raíces de los árboles y forman las micorrizas ectotróficas o ectomicorrizas (Webster & Weber, 2007).

La fructificación de los Basidiomycota se denomina **cuerpo fructífero**, **carpóforo**, **esporóforo**, **basidiocarpo, esporocarpo** o **basidioma**, y aunque el micelio puede persistir muchísimos años en estado vegetativo, como en el caso de *Armillaria* que dura por lo menos 1500 años en bosques canadienses (Webster & Weber, 2007), la longevidad de los cuerpos fructíferos es variable y depende de la predación, de los parásitos y de las condiciones ambientales (Arnolds, 1995). No todos los Basidiomycota crecen en forma micelial y forman cuerpos fructíferos, algunos son levaduras, otros son dimórficos capaces de crecer como levadura y formar micelios rudimentarios y, en otros, como las royas y carbones, el cuerpo fructífero consiste en un probasidio enquistado o teliospora (Alexopoulos *et al*., 1996).

Los cuerpos fructíferos de muchos Basidiomycota son comestibles y varios de ellos como *Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach y *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler se cultivan comercialmente; otros, como varias especies de *Psilocybe* Fr. P. Kumm son alucinógenos; algunos como *Chlorophyllum molybdites* (G. Mey.) Massee, son tóxicos y otros como *Amanita virosa* Secr. son venenosos. Boa (2004) recopilando información de 110 países del mundo agrupa los hongos en general, en categorías en las que se reconoce que el número de hongos comestibles y aquellos realmente utilizados en la alimentación es el más alto, seguido por los medicinales; considera además que el número de hongos tóxicos es relativamente pequeño y que los venenosos son una minoría. En la actualidad, en biotecnología se usan los hongos para la búsqueda de metabolitos y principios activos que puedan ser utilizados como o en la producción de alimentos y medicinas, así como en otros procesos industriales.

CLASIFICACIÓN **TAXONÓMICA DE BASIDIOMYCOTA**

Debido a estudios moleculares y ultraestructurales, la taxonomía de Basidiomycota ha cambiado rápidamente y muchos de los grupos tradicionalmente reconocidos han desaparecido porque sus miembros han sido reubicados en los grupos de la clasificación actual que incluye los subfilos Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina y Agaricomycotina.

En la figura 11.2 se presenta la clasificación taxonómica tomada de Hibbett *et al*. (2007) y Kirk *et al.* (2008). Los nombres en **negrilla** corresponden a las diferentes categorías taxonómicas tratadas en este capítulo.

SUBFILO AGARICOMYCOTINA

El subfilo Agaricomycotina que es uno de los tres clados mayores en los Basidiomycota, contiene aproximadamente 20.000 especies que corresponden al 70% de los Basidiomycota conocidos. En promedio el 98% de las especies de Agaricomycotina conocidas se ubican en el clado de los Agaricomycetes en el que encontramos setas, hongos pestilentes, hongos leñosos, bejines o cojines, entre otros. En los otros dos clados, Tremellomycetes y Dacrymycetes, encontramos los hongos con basidiocarpos gelatinosos y translúcidos así como algunas especies de levaduras (Hibbett *et al.,* 2007).

Agaricomycotina incluye hongos cuyos cuerpos fructíferos tienen una gran variedad de formas (fig. 11.3) y texturas que reciben el nombre de acuerdo con el tipo y posición del himenóforo y que poseen holobasidios (anteriormente denominados Homobasidiomycetes) siendo comunes el tipo **agaricoide o agaricaceo**, cuyo himenóforo está formado por lamelas por ejemplo, *Agaricus* L., *Amanita, Lepiota* (Pers.) Gray; **boletoide o boletaceos,** con himenóforo formado por tubos (por ejemplo, *Boletus, Leccinum* Gray, *Tylopilus* P. Karst., *Xanthoconium* Singer); **poroide,** himenóforo formado por poros (por ejemplo, *Polyporus* Fr., *Pycnoporus* P. Karst., *Trametes* Fr.); **hidnoide o hidnaceos,** himenóforo formado por dientes o espinas (por ejemplo, *Hydnum* L., *Sarcodon* Quél ex P. Karst.); **clavado**, correspondiente al cuerpo fructífero con forma de bate y toda la superficie es fértil o anfígena (por ejemplo, *Clavariadelphus* Donk, *Clavulina* J. Schröt.); **coraloide** cuerpo fructífero con forma de coral en el cual la superficie fértil está ampliamente distribuida (por ejemplo, *Ramaria, Clavicorona)*; **resupinado**, si el himenóforo está en la parte superior del cuerpo fructífero y éste se une como una costra al sustrato (por ejemplo, *Corticium* Pers., *Pulcherricium* Parmasto); **gasteroide**, si el himenóforo está completamente encerrado (por ejemplo, *Geastrum* Pers., *Lycoperdon* Pers., *Morganella* Zeller); y, **secotioide** si el cuerpo fructífero parece un agaricáceo no abierto y la gleba consiste en lamelas contortas (p. ej. *Podaxis* Desv.). También hacen parte de este subfilo los hongos gelatinosos que poseen fragmobasidios (anteriormente denominados Heterobasidiomycetes) y levaduras basidiomycetaceas (Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

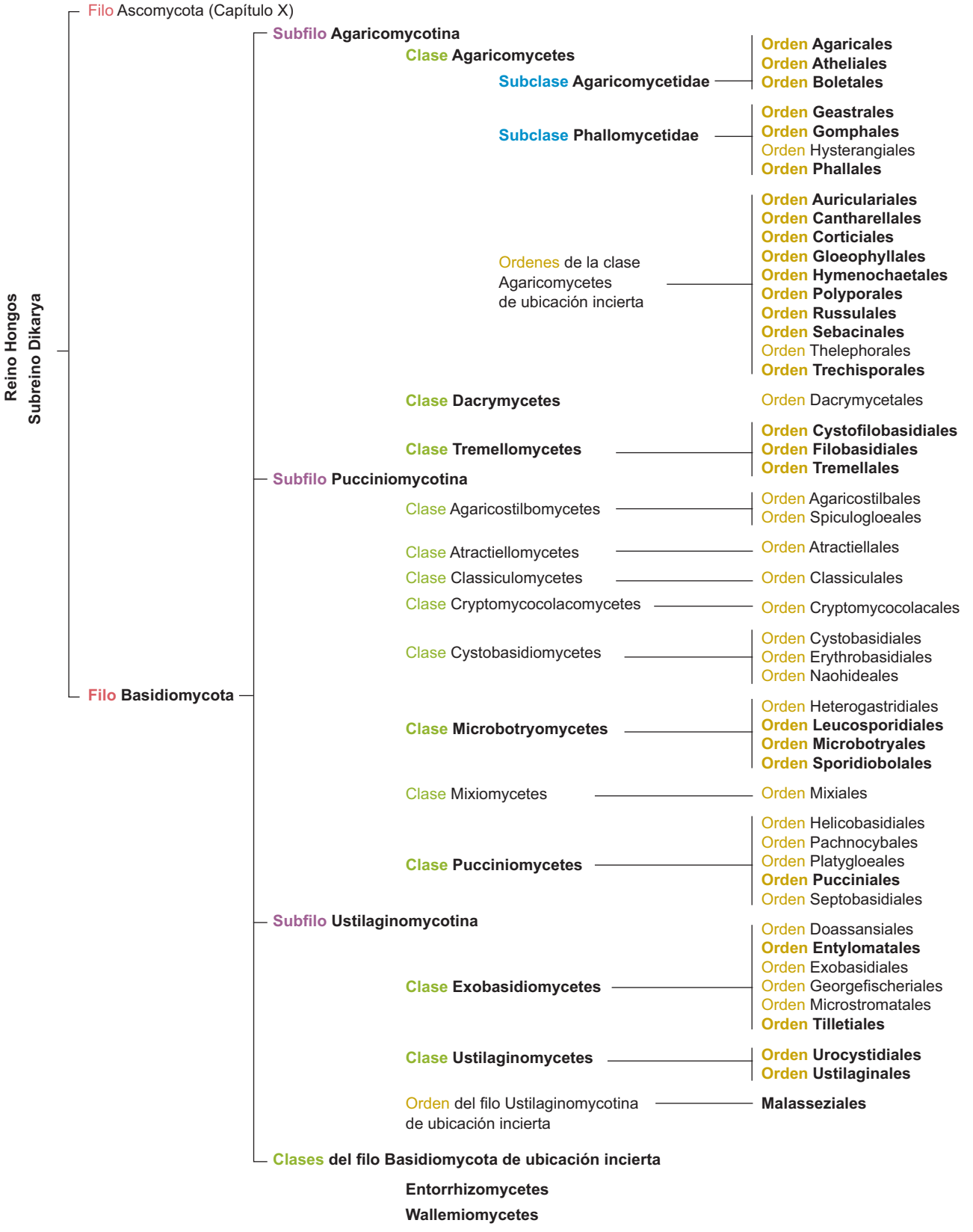


Fig. 11.2. Clasificación taxonómica del filo Basidiomycota

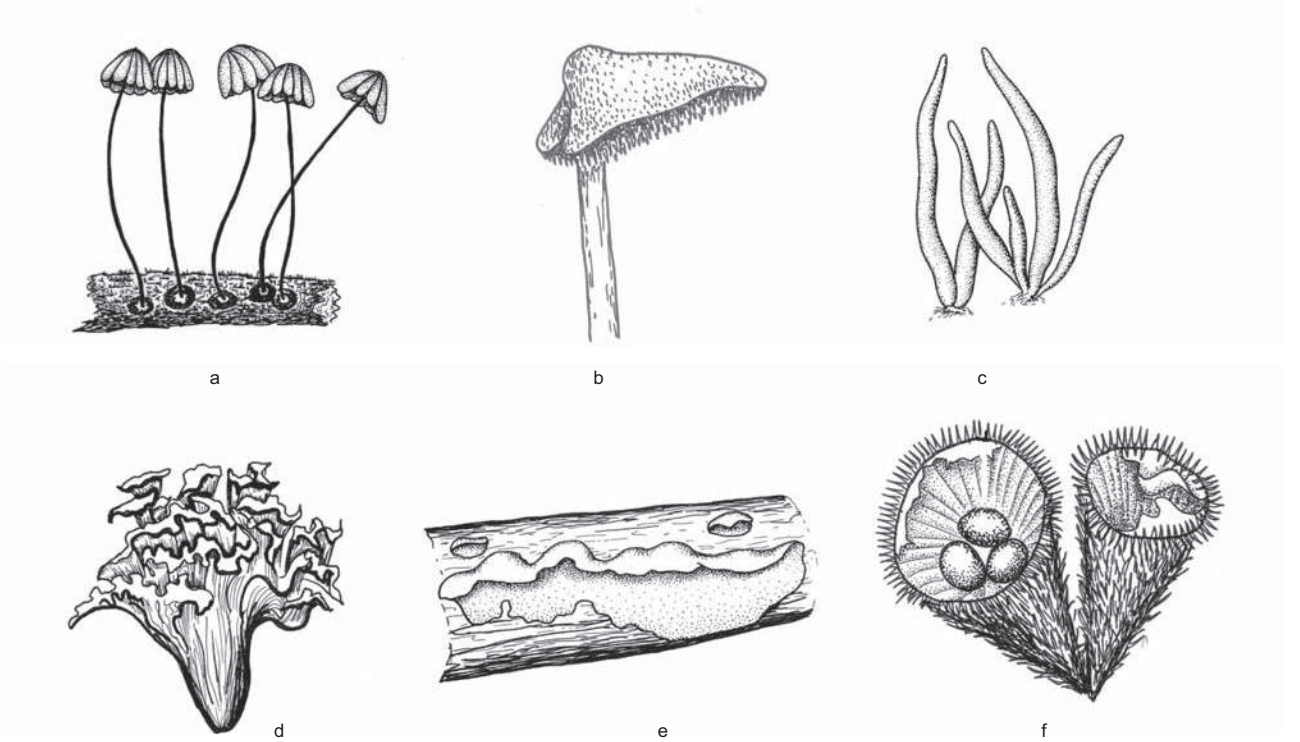


Fig. 11.3. Tipos de cuerpos fructíferos. a) agaricoide, b) hidnoide, c) clavarioide, d) coraloide, e) resupinado, f) gasteroide
Esquemas: Jhon Jairo Colorado López

Debido a que en estudios filogenéticos recientes, los clados con holobasidios y clados con fragmobasidios se entrelazan, los términos "Homobasidiomycetes" y "Heterobasidiomycetes" no deben usarse para referirse a taxones formalmente descritos y en caso de usarse deben hacerse como términos descriptivos sin implicación taxonómica (Hibbett *et al*., 2007) y así se emplearán en este texto. Igualmente los términos "Hymenomycetes" (himenomycetes) y "Gasteromycetes" (gasteromycetes), se emplearán sólo para describir el himenóforo expuesto o completamente encerrado respectivamente y no con implicación taxonómica.

Estructura y morfogénesis de los basidiocarpos

Los basidiocarpos de los Agaricomycotina difieren en formas, texturas y colores. En los basidiocarpos tipo agaricoide, boletoide, algunos poroides y en algunos hidnoides que tienen forma de "sombrilla", se reconoce el píleo, el himenóforo (conjunto de lamelas, dientes, poros y tubos) y estípite (fig. 11.4) y se encuentran en los órdenes Agaricales, Boletales, Cantharellales, algunos Polyporales y Russulales principalmente. La textura es muy variable y puede ser carnosa y putrescente, cartilaginosa, leñosa, corchosa y la diferencia está dada por el tipo de hifa que lo constituye.

En los cuerpos fructíferos gasteroides y secotioides (fig. 11.5) se reconocen dos estructuras básicas: la **gleba**, que es una masa de hifas sobre las cuales se producen los basidios y las esporas, que está completamente encerrada por el **peridio.** Otras estructuras tales como columela, seudocolumela, ostíolos, peridiolos, apófisis, pedicelo, trabéculas y receptáculo, así como modificaciones o divisiones de estas estructuras deberán tenerse en cuenta en algunos grupos.

Sistema hifal

El sistema hifal de los basidiocarpos está dividido en categorías que incluyen las células terminales (dermatocistidios, himenocistidios y basidios), los caracteres de la hifas que constituyen las superficies (cutícula del píleo y del estípite y el himenio) y las características de las hifas del contexto o trama del píleo, el estípite y las lamelas o tubos.

Corner (1932) mostró que miembros de Polyporales estaban constituidos por tres tipos de hifas (generativas,

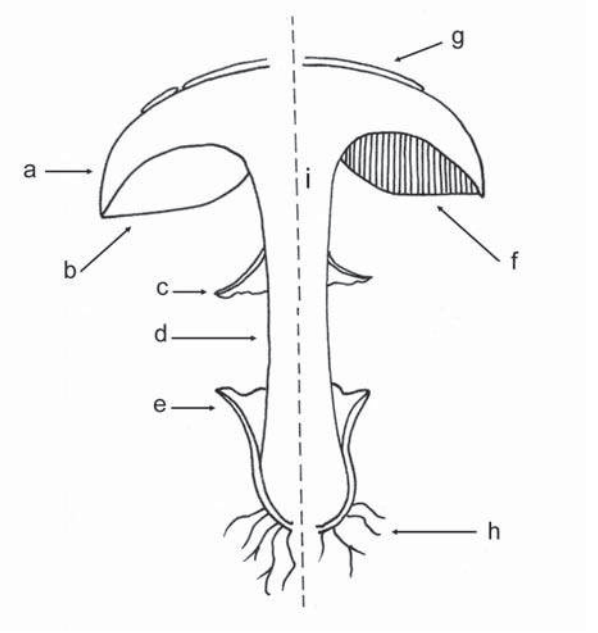


Fig. 11.4. Estructura de un cuerpo fructífero agaricoide y boletoide. a) píleo, b) himenóforo lamelado, c) anillo, d) estípite, e) volva, f) himenóforo tubulado, g. restos de velo universal, h. micelio basal
Esquema: Jhon Jairo Colorado López

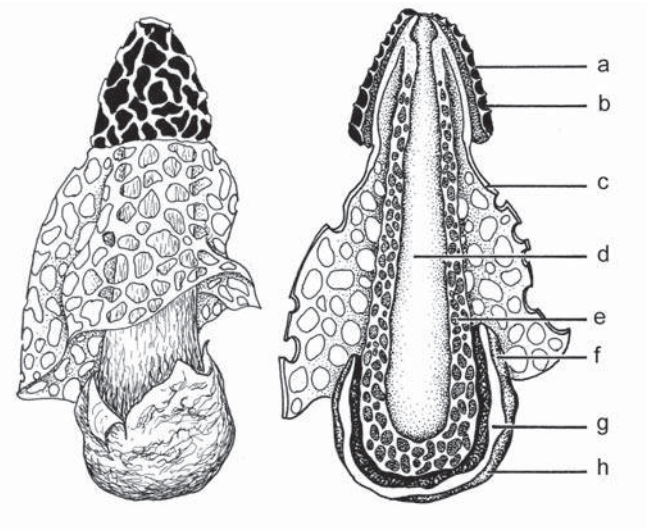


Fig. 11.5. Estructura de un cuerpo fructífero gasteroide. a) gleba, b) puentes de gleba, c) indusio, d) interior del estípite, e) cámaras del estípite, f) exoperidio, g) endoperidio, h) volva
Fuente: esquema realizado por Jhon Jairo Colorado López, tomado y modificado de Miller & Miller (1988)

esqueléticas y de unión), más tarde se reconocieron otros tipos de hifas en la formación de los basidiocarpos (Cunninghman, 1954; Talbot, 1954; Singer, 1975; Largent *et al.,* 1977; Kirk *et al.,* 2001) y aunque el análisis de las hifas se ha utilizado en la taxonomía de Agaricales y Polyporales, no es el único carácter que deba utilizarse para una clasificación natural de estos grupos.

Las **hifas generativas** se caracterizan por ser septadas, tener paredes delgadas, poseer o no fíbulas y ser ramificadas. Estas hifas se encuentran en alguno de los estados de desarrollo de todos los basidiocarpos, originan los basidios y las otras células del himenio, y dan origen a los otros tipos de hifas del basidiocarpo. Las **hifas esqueléticas** son cenocíticas y no ramificadas, sus paredes son gruesas y el lumen obliterado, excepto en algunos ápices que presentan contenidos densos. Las **hifas de unión** o **ligativas** son angostas, de pared gruesa, muy ramificadas y frecuentemente carecen de lumen (fig. 11.6) (Largent *et al.,* 1977; Gilberston & Ryvarden, 1986).

También se han descrito hifas intermedias entre los tres tipos principales: las **sarcohifas** que son hifas esqueléticas infladas con paredes y septos delgados, comunes en algunos miembros de Ganodermataceae; las hifas **esqueleto-ligativas** son hifas esqueléticas de unión (Largent *et al*., 1977) y las **hifas arboriformes** (Teixeira, 1956) que son hifas esqueléticas con ramificaciones terminales.

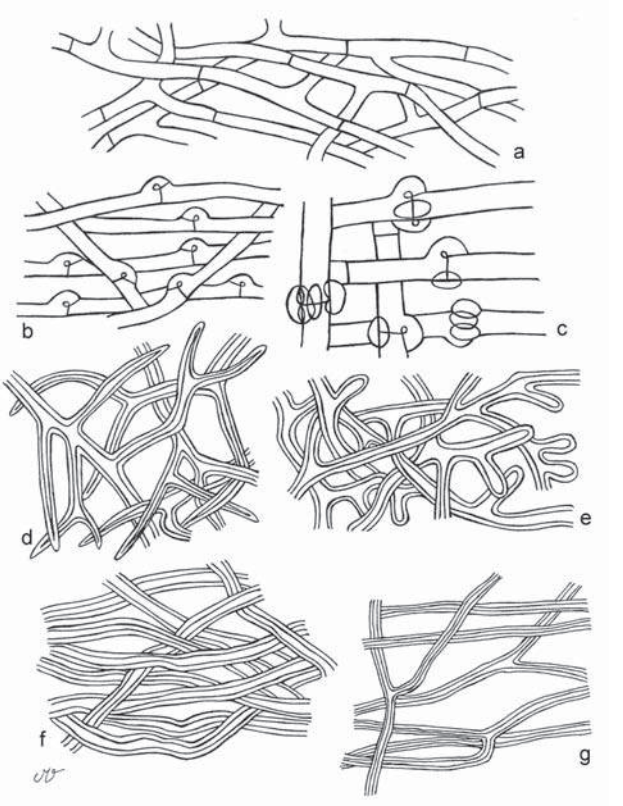


Fig. 11.6. Tipos de hifas en basidiomycetes. a), b) y c) hifas generativas; d) y e) hifas esqueléticas; f) y g) hifas ligativas o de unión
Esquema: Marleny Vargas

La combinación de hifas en un basidiocarpo forman sistemas míticos y en su categorización se reconocen tres de ellos (Talbot, 1954). Sistema **monomítico** formado por hifas generativas**;** sistema **dimítico** formado por hifas generativas y esqueléticas y sistema **trimítico** con hifas generativas, esqueléticas y de unión. Estos sistemas pueden presentar variaciones y es así como encontramos el sistema **anfimítico** con hifas generativas y de unión; el sistema **fisalodimítico** que es cualquier sistema en el que se encuentren hifas infladas o vesiculosas y el sistema **sarcomítico** conformado por hifas esqueléticas de pared delgada (Largent *et al*., 1977).

Desarrollo de los basidiocarpos

Los cuerpos fructíferos se forman a partir de un agregado de hifas dicarióticas o micelio secundario que al principio son poco diferenciadas (**prosénquima**) y luego se entrelazan y empaquetan densamente (**plecténquima**) o laxamente (**seudoparénquima**) (Webster & Weber, 2007).

Se han descrito varios tipos de desarrollo según como se proteja la formación del himenóforo. Muchos Agaricales y Boletales protegen el desarrollo del himenóforo produciendo una o varias membranas o con el crecimiento de ciertas áreas o partes, una vez el primordio se haya iniciado.

Los tipos de desarrollo se describen con términos técnicos (Reijnders, 1948 y 1963; Watling, 1975; Moore, 1998) que hacen referencia a la posición del himenóforo con relación a la presencia o ausencia de tejidos protectores, a las relaciones entre el himenóforo y los tejidos circundantes y a los tejidos relacionados con el desarrollo inicial del himenóforo.

Himenóforo gimnocárpico (*gimno* = desnudo; *carpo* = fruto): el himenóforo se desarrolla sin protección, está expuesto a lo largo de su desarrollo y es a menudo decurrente. En este tipo de proceso el píleo se forma de las hifas de la parte superior del estípite, luego se expande por crecimiento marginal y el himenóforo se desarrolla, periférica y centrífugalmente, por debajo de éste. Este proceso ocurre en *Cantharellus* Adans. ex Fr.*, Boletus, Russula, Lactarius* Pers. y *Clitocybe* Fr. (Staude).

Himenóforo angiocárpico (*angio* = escondido; *carpo* = fruto): el himenóforo se desarrolla y madura en una cavidad que, desde su inicio, está completamente cerrada por una cubierta o velo universal. Este tipo de desarrollo se presenta en *Bovista* Pers.*, Calvatia* Fr.*, Lycoperdon* y *Morganella,* entre otros.

Himenóforo hemiangiocárpico: el himenóforo se desarrolla dentro de una cavidad pero se expone antes de alcanzar la madurez, por el rompimiento de las membranas que lo encierran. En este tipo de desarrollo no se presenta velo universal y hay una unión firme entre el borde del píleo y el estípite y siempre que el píleo se expande, deja un anillo sobre el estípite. Kühner (1983) dividió el término en cuatro grupos, basado en el número y localización de membranas protectoras. **Paravelangiocárpico**, cuando hay una membrana interna que protege el desarrollo del himenóforo; **monovelangiocárpico,** si sólo hay una membrana externa protegiendo el desarrollo del himenóforo; **bivelangiocárpico,** si una capa interna y una externa protegen el desarrollo himenóforo y **metavelangiocárpico**, si las hifas de algunos tejidos proliferan para proteger el himenóforo en desarrollo.

Clase Agaricomycetes

Es un grupo monofilético bien soportado por análisis bayesianos (Hibbett, 2006), que incluye los anteriormente denominados "Homobasidiomycetes" y a la que se adicionan ahora los Auriculariales y Sebacinales. Los hongos de esta clase se caracterizan por presentar basidiocarpos de formas diversas como se describe en el subfilo Agaricomycotina. Por lo tanto, en este grupo podemos reconocer un gran número de caracteres, siendo probable que el tipo agaricoide haya evolucionado repetidas veces; los basidios presentan de dos a ocho esporas y la mayoría tienen parentesomas perforados que hacen que se vean discontinuos cuando se observan con microscopía electrónica de transmisión (Hibbett *et al.,* 2007).

Según Kirk *et al.* (2008) la clase tiene 2 subclases, 17 órdenes, 100 familias, 1147 géneros y 20.951 especies. Sin embargo, Hibbett *et al*. (2007) ubican tres órdenes en la subclase Agaricomycetidae, cuatro en la Phallomycetidae y diez órdenes *incertae sedis*. Los órdenes que trataremos son:

Agaricales	Boletales	Geastrales
Auriculariales	Cantharellales	Corticiales
Gomphales	Phallales	Sebacinales
Gloeophyllales	Polyporales	Trechisporales
Hymenochaetales	Russulales	

Subclase Agaricomycetidae

Esta subclase que según Hibbett *et al.* (2007) incluye los órdenes Agaricales, Boletales y Atheliales, fue descrita por

Locquin en 1984 sin incluir este último orden, pero por no tener la descripción de las características taxonómicas en latín, no tiene validez. Parmasto la describe formalmente en 1986 sin incluir el orden Atheliales.

Orden **Agaricales**

Los Agaricales constituyen el clado más grande de los hongos formadores de setas con aproximadamente 13.233 especies distribuidas en 413 géneros y 33 familias (Kirk *et al*., 2008) que son más de la mitad de las especies de homobasidiomycetes conocidas. Matheny *et al.* (2006) presentan la filogenia de los Agaricales basada en el análisis multilocus de seis genes en la que reconocieron seis clados: **Agaricoide, Tricholomatoide, Marasmioide, Pluteoide, Hygrophoroide** y **Plicaturopsidoide.**

Los caracteres macro y microscópicos usados en clasificaciones anteriores y que incluían el color de la esporada y algunas características macroscópicas, microscópicas y citológicas, llevaron al establecimiento de grupos artificiales. Sin embargo, luego de realizar un análisis filogenético se obtuvieron resultados inesperados que han provocado un cambio en la clasificación del orden en los últimos años; esto no implica el rechazo de algunas relaciones evolutivas establecidas anteriormente. Los estudios moleculares recientes han podido demostrar que la forma del cuerpo fructífero y el tipo de himenóforo no dan información filogenética suficiente y, por lo tanto, muchas familias y géneros no eran monofiléticos (Matheny *et al*., 2006). Además, Moncalvo *et al*. (2002), en su estudios sobre euagáricos, plantean que las características ecológicas de estos hongos dan mayor información sobre el diagnóstico de grupos naturales, que las características morfológicas; que hasta ese momento no se habían tenido en cuenta.

Muchos Agaricales son saprótrofos y obtienen alimento de materia orgánica en descomposición, otros son parásitos de plantas y otros hongos y unos pocos capturan o son parásitos de vertebrados e invertebrados. Además, algunos Agaricales están comprometidos en simbiosis mutualistas y forman ectomicorrizas con las raíces de plantas vasculares o se asocian con algas verdes unicelulares o con cianobacterias para formar líquenes. Las orquídeas y las plantas micotróficas dependen de Agaricales (*Armillaria y Tricholoma*) y de otros Agaricomycetes para su nutrición (Matheny *et al.,* 2006).

Las especies de Agaricales están ampliamente distribuidas y se pueden encontrar en un gran número de ecosistemas terrestres en los que se incluyen los desiertos, pastizales, diferentes tipos de bosques, tundras y hábitats de zonas costeras tropicales, templadas y árticas.

Los seis mayores clados de los Agaricales se describen siguiendo la información de Matheny *et al.* (2006), anotando que varios de ellos no están resueltos completamente y que, por lo tanto, podría haber algunos cambios.

Clado I. Plicaturopsidoide. Sus miembros divergieron en forma temprana de los Agaricales formando un pequeño taxón con basidiocarpos de morfología variada (lamelados, clavados, coraloides, pileoestipitados y resupinados). El clado tiene dos subgrupos el Atheliaceae en el que se encuentran *Podoserpula* D. A. Reid, *Plicaturopsis* D. A. Reid y *Sclerotium* Tode y un segundo subgrupo que incluye miembros de Hygrophoraceae, *Camarophyllopsis hymenocephala* (A.H. Sm. & Hesler), y hongos con basidiocarpos clavados y coraloides de Clavariaceae. La ecología de algunos miembros del clado es desconocida y se cree que la mayoría son saprótrofos, todavía no se sabe si el clado contiene hongos formadores de ectomicorrizas.

Clado II. Pluteoide. Este clado, aunque no ha sido resuelto completamente, parece contener cuatro familias de agaricaeos y gasteromycetes: Pluteaceae, Amanitaceae, Pleurotaceae y Limnoperdonaceae, así como varios géneros lamelados.

Morfológicamente, los taxa del clado Pluteoide poseen cistidios himeniales (*Pluteus* Fr.*, Volvariella* Speg.*, Hohenbuehelia* Schulzer*, Cantharocybe* H. E. Bigelow R A. H. Sm.*, Tricholomopsis* Singer y *Melanoleuca* Pat.) y otros comparten esporas salmón, rosadas o marrón rojizo con paredes complejas (Pluteaceae y Limnoperdonaceae). Pluteaceae y Amanitaceae poseen esporas multinucleadas, mientras que Pleurotaceae, *Tricholomopsis* y algunos Pluteaceae poseen esporas uninucleadas.

La mayoría de los taxa del clado son descomponedores a excepción del linaje ectomicorrízico de *Amanita*. *Pleurotus* Fr. P. Kumm *y Hohenbuehelia* se caracterizan por su habilidad para atacar y consumir nematodos.

Clado III. Hygrophoroide. Este clado incluye la mayoría de los Hygrophoraceae (exceptuando *Neohygrophorus* Singer ex Singer y *Camarophyllopsis* Herink), algunos géneros de Tricholomataceae y Tricholomatales, así como hongos con forma de clava o coraloide de Pterulaceae y Typhulaceae. La mayoría de los hongos de este grupo poseen basidios delgados y largos y esporas uninucleadas, aunque algunas especies de *Hygrocybe* (Fr.) Kummer e *Hygrophorus* Fr. poseen esporas multinucleadas.

En el clado se encuentran hongos saprótrofos, hongos indicadores de la calidad del hábitat y hongos patógenos de gramíneas.

Clado IV. Marasmoide. Es un clado bien soportado y diverso taxonómicamente, que aunque está dominado por especies lameladas de esporada blanca, también incluye hongos cifeloides, resupinados y con forma

de clava. En este clado se ubican siete familias y clados monofiléticos: Omphalotaceae, Marasmiaceae, Cyphellaceae, Physalacriaceae, Lachnellaceae, Schizophyllaceae y el clado Hydropoide.

La mayoría de los hongos de este clado descomponen madera y hojarasca, algunos son colonizadores primarios de estos sustratos y otros son patógenos de plantas y algas. Los hongos ectomicorrízicos parecen no haber evolucionado en este grupo.

Clado V. Tricholomatoide. Este clado incluye cuatro familias: Tricholomataceae *s. s.*, Lyophyllaceae, Entolomataceae y Mycenaceae y el clado de *Catathelasma*. Este clado incluye especies que poseen basidios con gránulos siderofílicos que podría ser una sinapomorfia para Lyophyllaceae.

Este clado incluye hongos lamelados y pileoestipitados en su mayoría, pero también incluyen algunos hongos secotiodes.

La ecología de los linajes del clado es diversa. El clado incluye micoparásitos en los géneros *Collybia* (Fr.) Staude*, Dendrocollybia* R. H. Petersen & Redhead*, Asterophora* Ditmar*, Lyophyllum s. l.* y en Entolomataceae. Algunos son capaces de reducir nitratos como *Clitocybe nebularis* (Batsch) P. Kumm., están asociados a concentraciones altas de urea como *Nolanea* o están involucrados en el parasitismo de briofitos como *Lyophyllum* P. Karst. o en asociaciones con termitas como *Termitomyces*.

Clado VI. Agaricoide. Comprende catorce familias y tribus de agaricáceos de esporada oscura, así como algunos gasteromicetes. El clado incluye a Cystodermateae, Nidulariacaee, Agaricaceae, Hydnangiaceae, Psathyrellaceae, Bolbitiaceae, Cortinariaceae *s. s*., Gymnopileae, Panaeoleae, Tubarieae, Crepidotaceae, Inocybaceae, Strophariaceae *s. s*. e Hymenogastraceae.

La mayoría de los miembros del clado se caracterizan por poseer basidiosporas pigmentadas y multinucleadas y un apéndice hilar con poro abierto. El clado consiste básicamente en el concepto de Agaricales de Kühner pero incluye Hydnangiaceae, Nidulariaceae, Lycoperdaceae y hongos secotiodes. Muchos de los taxa del clado Agaricoide poseen basidiosporas con poro germinal (Psathyrellaceae, Agaricaceae, Panaeolaceae y algunos Bolbitiaceae), aunque la distribución filogenética de estos no es clara. Además, los hongos del clado presentan esporas amiloides a excepción de algunas especies de *Cystoderma* Fayod y la psilocibina puede encontrarse en varios linajes: *Conocybe* Fayod*, Copelandia* Bres., *Gymnopilus* P. Karst*., Inocybe* (Fr.) Fr. *s.s., Panaeolina* Maire y *Panaeolus* (Fr.) Quél.

En el clado Agaricoide encontramos hongos formadores de ectomicorrizas (Hydnangiaceae, Cortinariaceae *s. s*., Inocybaceae), los géneros *Descolea* Singer y *Phaeocollybia* R. Heim y algunos Hymenogastraceae. Las otras taxa del clado son saprótrofas y en algunos linajes de Agaricaceae se encuentran hongos que forman asociaciones simbióticas con hormigas.

Las familias del orden que se tratarán en este texto corresponden a las encontradas en NCBI, Index Fungorum y Kirk *et al.* (2008). Las familias del orden Agaricales que trataremos son:

Agaricaceae	Hydnangiaceae	Pleurotaceae
Amanitaceae	Hygrophoraceae	Pluteaceae
Bolbitiaceae	Marasmiaceae	Psathyrellaceae
Cortinariaceae	Mycenaceae	Schizophyllaceae
Entolomataceae	Nidulariaceae	Strophariaceae
Hymenogastraceae	Physalacriaceae	Tricholomataceae

Familia **Agaricaceae**

Esta familia es una de las más diversas e incluye aproximadamente 85 géneros y 1340 especies (Kirk *et al*., 2008). Macroscópicamente los miembros de esta familia se caracterizan por presentar cuerpos fructíferos pileoestipitados con himenóforo lamelado que constituyen una mayoría y cuerpos fructíferos secotiodes y gasteroides y por la presencia de velo universal (volva) y velo parcial (anillo) en algunos de los géneros y especies. A esta familia pertenecen géneros de esporada blanca, negra, marrón y verde. Microscópicamente, se encuentra variación en la morfología de la trama himeniífera y de la superficie del píleo o pileipelis, así como en la morfología de las esporas y en la reacción de éstas al reactivo de Melzer, al azul de cresil y al azul de algodón principalmente.

Los hongos de la familia Agaricaceae se encuentran en suelo, arena, humus, tejidos de plantas vivas o muertas, sobre musgos y en madera de angiospermas y coníferas; son frecuentes en invernaderos, estepas y desiertos. Son hongos saprótrofos, muy diversos en regiones tropicales.

A pesar de la variación en la macro y micromorfología, los estudios moleculares evidencian que los principales géneros en los que se incluyen *Agaricus* y *Lepiota* son monofiléticos; además, las tribus *Agaricaceae, Lepioteae* y *Leucocoprineae*, no tienen soporte molecular (Vellinga, 2004).

En la actualidad se incluyen en esta familia todos los géneros considerados como pertenecientes y que pertenecieron a ella tales como *Cystoderma* y géneros que se consideraban entre los Gasteromycetes y que estaban ubicados en Lycoperdaceae, Mycenastraceae, Phelloriniaceae y Tulostomataceae (Vellinga, 2004).



Fig. 11.7. *Battarrea* sp.
Fotografías: LAMFU

En esta familia incluiremos la descripción que anteriormente se utilizaba para algunos "gasteromicetos", ahora reubicados en la familia Agaricaceae. Los cuerpos fructíferos gasteroides son epigeos al madurar, de pequeños a grandes y su forma puede ser globosa, subglobosa o piriforme, sésiles o con estípites muy cortos o largos que pueden llegar a alcanzar los 50 cm de longitud (Esqueda *et al*., 2002), como ocurre en el género *Battarrea* Pers. (fig. 11.7); superficie blanca o marrón claro, lisa, granulosa o ligeramente espinosa y la liberación de esporas se realiza por un poro apical u orificio irregular. Exoperidio delgado y a veces inconspicuo, persistente o evanescente. Endoperidio, por lo general, compuesto por múltiples capas. La gleba es de una sola cámara y el capilicio está bien desarrollado degenerándose en una masa pulverulenta, sin columela. El capilicio está formado por hifas largas, aseptadas o con septos muy separados, ramificadas o no, de paredes esclerotizadas, elásticas o frágiles y algunas veces ornamentadas o perforadas; algunos géneros como *Battarrea* presentan eláteres cilíndricos con bandas internas en forma de espiral o anular (Walker, 1996). Esporas globosas a ovoides, lisas, equinuladas a verrucosas, pediceladas o no, marrón pálido, oscureciéndose en reactivo de Melzer. Basidios con esterigmas conspicuos, evanescentes. Son saprotrófos y crecen sobre pasto y dentro del bosque; algunos forman "anillos de hada". Su distribución es cosmopolita y algunas especies son comestibles (Cannon & Kirk, 2007).

En esta familia se ubican 85 géneros (Kirk *et al.,* 2008), de los cuales trataremos:

Agaricus *Chlorophyllum*
Bovista *Coprinus*
Calvatia *Lepiota*
Leucocoprinus *Macrolepiota*
Lycoperdon

Género ***Agaricus*** Fr.

Los miembros de este género se caracterizan por presentar basidiocarpos agaricoides que varían en tamaño y que generalmente son de medianos a grandes, que se reconocen fácilmente por tener esporada marrón con tintes purpúreos pero nunca con tintes naranja, lamelas libres y anillo. El píleo tiene formas que van desde convexa, umbonada, plano-convexa a plana y la superficie puede ser glabra, escamosa, escamosa-fibrilosa o presentar escamas piramidales o areoladas; el contexto, que generalmente es blanco, puede tomar un color amarillo a rojizo al ser expuesto o con el tacto y en varias especies tienen olor y sabor a almendra. Las lamelas que son blancas, al principio, cambian a rosado y finalmente a marrón a medida que las esporas van madurando. El estípite es central y anillado: el anillo es membranoso, generalmente delgado y evanescente; pero en el género también hay especies con anillos gruesos y dobles. Las esporas son marrón en masa y cuando se observan al microscopio de luz, tienen pared lisa y compuesta y presentan poro germinal conspicuo en la mayoría de especies; además por su color son "invisiblemente" dextrinoides o seudoamiloides. La trama himeniífera o himenoforal es regular o irregular, no poseen pleurocistidios y los queilocistidios, son abundantes en algunas especies. El pileipelis es generalmente un cutis (fig. 11.8). Las hifas no presentan fíbulas o son muy raras (Singer, 1986). La reacción en cruz de Shaeffer que se realiza con anilina y ácido nítrico sobre la superficie del píleo es una de las pruebas macroquímicas que se hace a las especies del género.

El género es cosmopolita en distribución y sus especies se encuentran en suelo, excremento, humus, nidos de termitas y hormigas. Aunque, en el género hay especies que al ser consumidas causan intoxicaciones generalmente leves, la mayoría son comestibles y se cultivan comercialmente. El cultivo de *Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach, se ha convertido en una gran industria.

Género ***Bovista*** Pers.

Las especies de este género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos globosos piriformes y a veces



Fig. 11.8. *Agaricus rufoaurantiacus*
Fotografía: TEHO

capitados, sésiles o con un corto seudoestípite y con o sin cordones miceliales. El exoperidio compuesto de dos capas, es delgado, frágil y con frecuencia evanescente; la superficie es lisa, granular y equinulada a escamosa al madurar. El endoperidio es delgado, liso, frágil y presenta poro apical. La subgleba es compacta o no, nunca esponjosa, sin cavidades. Las esporas son globosas, subglobosas, elípticas, lisas u ornamentadas, con o sin poros, de color marrón oscuro a marrón púrpura, con o sin pedicelo. El capilicio puede ser de tipo lycoperdon, tipo bovista o tipo transición (Miller & Miller, 1988; Ellis & Ellis, 1990).

Género ***Calvatia*** Fr.

En este género los cuerpos fructíferos son globosos a subglobosos, piriformes u ovoides (fig. 11.9) . El peridio está compuesto por exo y endoperidio. El exoperidio es simple, liso y de color blanco cuando es joven, tomentoso y resquebrajado formando escamas piramidales al madurar. El endoperidio es más oscuro que el exoperidio y se torna gris con la edad, no presenta poro apical y se abre de forma irregular liberando las esporas. La gleba al principio es blanca y sólida, con el tiempo se vuelve amarilla



Fig. 11.9. *Calvatia cyathiformis* (Bosc) Morgan
Fotografía: TEHO

verdosa o marrón y esponjosa. La subgleba es celular y a veces con cavidades grandes, no se separan de la gleba por un verdadero diafragma. El capilicio está formado por hifas con poros, muy frágiles y ligeramente ramificadas, septadas o no. Las esporas son globosas, subglobosas o limoniformes, gutuladas, lisas o verrucosas y pediceladas o no (Miller & Miller, 1988; Ellis & Ellis, 1990).

Los hongos de este género pueden consumirse sólo cuando la gleba está blanca. A excepción de *Calvatia gigantea* (Batsch) Lloyd que puede llegar a pesar aproximadamente 20 k, las otras especies son más pequeñas. Es común en praderas y en los claros de los pinares.

Género ***Chlorophyllum*** Massee.

Las especies del género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos agaricoides grandes, de esporada blanca o verde, lamelas libres separadas del estípite por un collar, y poseen anillo. El píleo es grande, tiene formas que van desde convexa, plano-convexa a plana en las cuales el umbo no es muy pronunciado; la superficie de píleo, que es entera en los primordios, se rompe a medida que el píleo se expande y deja un centro entero o **calote,** y escamas hacia el margen; el contexto es blanco y puede o no presentar cambios al ser manipulado, en *Chl. molybdites* (G. Mey.) Massee (fig. 11.10) el contexto cambia a rojizo; el olor y sabor es indistintivo o muy suave pero agradable o a veces dulce. Las lamelas son blancas, libres y separadas del estípite por un espacio denominado **collar**. El estípite es central, bulboso y anillado; la superficie es fibrilosa y no presenta bandas por rompimiento del epicutis; el anillo es doble, membranoso y movible. Las esporas son hialinas en agua y KOH, dextrinoides en reactivo de Melzer, metacromáticas en azul de cresil y cianofílicas en azul de algodón, la pared es gruesa y lisa y a excepción de una especie, presentan poro germinal conspicuo. La trama himeniífera o himenoforal es regular en especímenes jóvenes y lacunar o trabecular en especímenes maduros; no poseen pleurocistidios y los queilocistidios son abundantes. El pileipelis es tricodermal. Las hifas presentan fíbulas en la mayoría de las especies (Singer, 1986).

El género es cosmopolita en distribución y sus especies crecen en hábitats urbanos y ruderales. *Chlorophyllum molybdites* es común en antejardines y lugares donde hay pasto; hay que tener cuidado ya que causa intoxicaciones leves o severas.



Fig. 11.10. *Chlorophyllum molybdites*
Fotografía: TEHO

Género ***Coprinus S***. F Gray.

Por evidencia molecular, algunas especies de este género han sido ubicadas en la familia Agaricaceae ya que están más relacionadas con *Macrolepiota* Singer. Otras especies se trasladaron a *Coprinopsis* P. Karst., *Coprinellus* P. Karst o *Parasola* Redhead, Vylgalys & Hopple dentro de Psathyrellaceae (Redhead *et al*., 2001).

Las especies del género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos agaricoides, pequeños a medianos y muy frágiles (fig. 11.11); la esporada es negra, las lamelas libres y algunas especies poseen anillo. El píleo es delgado y membranoso, cónico, campanulado a plano a medida que se expande; la superficie puede ser flocosa, tomentosa, micácea o granulosa y plicada o estriada en el margen. El contexto es muy delgado. Las lamelas son libres a adnadas, delgadas y cercanas, caracterizadas por ser deliquescentes o por autodigerirse para liberar las esporas. El estípite es central, cilíndrico, frágil y delgado, con o sin anillo; el anillo, si está presente, es membranoso y evanescente. Las esporas son oscuras cuando se observan al microscopio, la pared es lisa y presentan poro germinal conspicuo. La trama himeniífera o himenoforal es regular a irregular, poseen pleurocistidios y queilocistidios. El pileipelis es himeniforme. Las hifas presentan o no fíbulas (Singer, 1986).

Las especies del género cosmopolitas en su distribución, son solitarias, gregarias o fasciculadas, saprótrofas y crecen en suelo o sobre material vegetal en descomposición, algunas son coprófilas.

Género ***Lepiota*** Pers. Gray.

Los miembros de este género se caracterizan por presentar basidiocarpos agaricoides de pequeños a medianos, esporada blanca, lamelas libres y anillo (fig. 11.12). El píleo tiene formas que van desde convexa, plano-convexa a plano en las que un pequeño umbo puede reconocerse; la superficie del píleo es escamosa, escamosa-fibrilosa o escuamulosa y generalmente el centro es entero y liso formando un calote; el contexto puede ser blanco o concoloro con la superficie del píleo, en algunas especies se puede presentar un cambio de color cuando es expuesto o con el tacto; el olor y sabor es indistintivo, suave a fuerte. Las lamelas, que son blancas, en algunos casos cambian al manipularse. El estípite es central y anillado: el anillo es membranoso a fibriloso, generalmente delgado



Fig. 11.11. *Coprinus comatus* (O.F. Müll.) Pers.
Fotografía: TEH0

y evanescente. Las esporas son hialinas en agua y KOH, dextrinoides o raramente inamiloides en reactivo de Melzer, no metacromáticas en azul de cresil y cianofílicas en azul de algodón, pueden tener forma elipsoide, fusoide o espolonada principalmente, la pared es lisa o raramente ornamentada y no presentan poro germinal. La trama himeniífera o himenoforal es regular; raramente poseen pleurocistidios y los queilocistidios están presentes en la mayoría de las especies. El pileipelis puede ser tricodermal a himeniforme y no presentan esferocistos. Las hifas pueden o no presentar fíbulas (Singer, 1986; Candusso & Lanzoni, 1990).

El género es cosmopolita en distribución pero más diverso en suelos bajos tropicales y sus especies que son saprótrofas se encuentran en suelo, sobre restos vegetales de helechos y palmas y sobre fibras vegetales y paja. Ninguna de las especies de este género ha sido registrada como comestible y varias de ellas son venenosas (Singer, 1986).

Género ***Leucocoprinus*** Patouillard.

Las especies del género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos agaricoides, pequeños a medianos pero



Fig 11.12. *Lepiota* sp.
Fotografía: TEH0



Fig. 11.13. *Leucocoprinus cepistipes* (Sowerby) Pat.
Fotografías: TEHO



Fig. 11.14. *Lycoperdon* sp.
Fotografías: TEHO

muy frágiles; la esporada es blanca, las lamelas libres y poseen anillo (fig. 11.13). El píleo es delgado y membranoso, convexo, plano-convexo; la superficie puede ser flocosa, escuamulosa o escamosa y generalmente estriada en el margen. El contexto es blanco o concoloro con la superficie y puede o no presentar cambios al ser manipulado. Las lamelas son libres, delgadas y pueden o no estar separadas del estípite por un collar. El estípite es central, cilíndrico a bulboso y anillado; la superficie es fibrilosa; el anillo es membranoso y evanescente. Las esporas son hialinas en agua y KOH, dextrinoides en reactivo de Melzer, metacromáticas en azul de cresil y cianofílicas en azul de algodón, la pared es simple o compleja y lisa y el poro germinal conspicuo. La trama himenoforal o himeniífera es regular; algunas especies poseen pleurocistidios y los queilocistidios son abundantes. El pileipelis es variable en las especies. Las hifas raramente presentan fíbulas (Singer, 1986).

El género es cosmopolita en distribución y sus especies son más abundantes en suelos bajos y bosques anectotróficos. Algunas especies muy vistosas y tóxicas crecen en materas y jardines, por lo tanto, se deben tomar precauciones ya que llaman la atención de los niños.

Género ***Lycoperdon*** Pers.

Las especies de este género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos globosos a subglobosos, claviformes, piriformes y a veces capitados (fig. 11.14). El peridio está compuesto por exo y endoperidio. El exoperidio, forma unas escamas irregulares, flocosas, granulares, equinuladas, piramidales de consistencia algodonosa o harinosa y

con frecuencia evanescentes, formadas por esferocistos, blanco o de varios colores. El endoperidio es delgado, frágil y presenta el poro apical que se abre para dejar salir las esporas. La gleba tiene una seudocolumela en la mayoría de las especies y la subgleba es esponjosa con cavidades fácilmente visibles. El diafragma o membrana que separa la gleba y la subgleba, puede estar ausente o muy poco desarrollado. El capilicio está formado por hifas ramificadas y entremezcladas, sin contenido citosplasmático, resultantes de la maduración de las esporas. Las esporas son globosas, subglobosas a ampliamente elipsoides, verrucosas, ligeramente verrucosas o lisas y pediceladas en algunas especies (Miller & Miller, 1988).

No son tóxicos y se pueden consumir sólo aquellos ejemplares grandes y jóvenes, cuya gleba esté completamente blanca. En nuestros bosques es común encontrar las especies *L. perlatum* Pers. y *L. pyriforme* Schaeff.

Género ***Macrolepiota*** Singer

El *Macrolepiota* es un género caracterizado porque la mayoría de sus especies producen cuerpos fructíferos agaricoides, grandes y esbeltos de esporada blanca, lamelas libres separadas del estípite por un collar y anillo. El píleo tiene formas que van desde convexa, plano-convexa a plana en las cuales el umbo se reconoce fácilmente; la superficie de píleo, que es entera en los primordios, se rompe a medida que el píleo se expande y deja un centro entero o calote y escamas hacia el margen; el contexto es blanco y no presenta cambios al ser manipulado; el olor y sabor es indistintivo o muy suave pero agradable. Las lamelas son blancas, libres y separadas del estípite por un collar. El estípite es central y anillado; la superficie del estípite presenta, en la mayoría de las especies, bandas que se forman por rompimiento del epicutis a medida que el estípite se elonga; el anillo es grueso, membranoso y movible. Las esporas son hialinas en agua y KOH, dextrinoides en reactivo de Melzer, metacromáticas en azul de cresil y cianofílicas en azul de algodón, la pared es lisa y presentan poro germinal conspicuo. La trama himenoforal o himeniífera es regular en especímenes jóvenes y lacunar o trabecular en especímenes maduros; no poseen pleurocistidios y los queilocistidios son abundantes. El pileipelis puede ser tricodermal a himeniforme y no presentan esferocistos. Las hifas pueden o no presentar fíbulas (Singer, 1986).

El género es cosmopolita en distribución, sus especies que son saprótrofas se encuentran en suelo. Ninguna de las especies de este género ha sido registrada como venenosa y *Macrolepiota colombiana* Franco-Mol. (fig. 11.15) es consumida por campesinos de Boyacá.



Fig. 11.15. *Macrolepiota colombiana*
Fotografía: TEHO

Familia **Amanitaceae**

Esta familia que tiene aproximadamente 23 sinónimos y 521 especies distribuidas en tres géneros, se caracteriza, macroscópicamente, por presentar cuerpos fructíferos pileoestipitados, por lo general, grandes y carnosos, con himenóforo lamelado y la presencia de un velo universal que persiste formando la volva, a veces frágil, en la base del estípite y como fragmentos en la superficie del píleo. El velo parcial que forma el anillo puede o no estar presente. Los miembros de la familia poseen lamelas libres o casi libres y esporada blanca. Microscópicamente la trama himenoforal o himeniífera de los miembros de esta familia es bilateral o divergente en las lamelas maduras y regular a irregular en los promordios; la superficie del píleo o pileipelis está formada por hifas repentes que forman un cutis o por hifas anticlinales a la superficie y embebidas en una matriz gelatinosa que forman un ixotricodermio. Las esporas que tienen forma globosa, subglobosa a casi elipsoides pueden ser amiloides o inamiloides en el reactivo de Melzer y acianofílicas cuando se tratan con azul de algodón. La presencia, en el contexto, de las estructuras de "amanita" o acrofisálides que son hifas que se inflan en el extremo terminal, son típicas de la familia (Singer, 1986).

Los hongos de la familia Amanitaceae se encuentran en suelo y humus; la mayoría de las especies forma asociaciones micorrízicas. Aunque Kirk *et al*. (2001) y Cannon & Kirk (2007) incluyeron los miembros de la familia en Pluteaceae basados en Moncalvo *et al.* (2000) la monofilia no fue soportada por Hibbett *et al*. (2000), y en Kirk *et al*. (2008) estas dos familias son tratadas en forma independiente y asimismo son tratadas en este texto.

Segun Kirk *et al*. (2008) esta familia comprende tres géneros: ***Amanita***, ***Catatrama*** y ***Limacella***.

Género ***Amanita*** Pers.

Los miembros de este género se caracterizan por presentar basidiocarpos pluteoides o lepiotoides que varían en tamaño y que generalmente van de medianos a grandes. Los cuerpos fructíferos de las especies de *Amanita* se reconocen fácilmente por tener esporada blanca, lamelas libres o casi libres y volva. El píleo tiene formas que van desde convexa, plano-convexa a plana y la superficie puede ser glabra a finamente fibrilosa y con frecuencia presenta restos de velo universal cuya forma y color varían de acuerdo con la especie, seca o víscida; el margen puede ser liso, sulcado-estriado a estriado; el contexto es generalmente blanco y puede tomar un color rojizo al ser expuesto o con el tacto. Las lamelas son libres o casi libres, cercanas a apretadas, de color blanco. El estípite es central, cilíndrico y con frecuencia, bulboso o abruptamente bulboso y puede o no tener anillo; el anillo, cuando está presente, es membranoso y puede estar ubicado en la parte apical, superior, media o inferior del estípite. Las esporas que son blancas, crema o amarillo muy pálido en masa, son pequeñas a grandes, generalmente globosas o subglobosas, de pared delgada y amiloides o inamiloides en el reactivo de Melzer. La trama himenoforal o himeniífera es divergente; no poseen pleurocistidios y los queilocistidios sólo están presentes en algunas especies. El pileipelis es un epicutis formado por hifas repentes entremezcladas y radialmente dispuestas. Las hifas pueden o no presentar fíbulas (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Aunque las especies del género son cosmopolitas en distribución, ocupan áreas pequeñas y definidas: la mayoría de las especies forman ectomicorrizas con plantas de las familias Fagaceae, Pinaceaea y Dipterocarpaceae, principalmente. En América del Sur la diversidad es baja y confinada principalmente a los ecosistemas andinos (fig. 11.16) (Bas, 1978; Tulloss, 2005).

El género, que incluye algunas especies comestibles, es popular porque la mayoría de las especies son tóxicas o venenosas y algunas de ellas mortales. La mayoría de las muertes causadas por micetismos (envenenamientos por macrohongos) en Europa y Estados Unidos se le atribuyen a *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.) Link, comúnmente llamada "ángel de la muerte" y de la cual se han extraído amatoxinas y falotoxinas que son péptidos cíclicos muy tóxicos cuando se inyectan intravenosamente. Cuando se ingieren estos hongos las falotoxinas son inactivas y las amatoxinas activas y es por eso que están involucradas en los envenenamientos con *Amanita* (Alexopoulos *et al*., 1996).

Género ***Catatrama*** Franco-Mol.

Este género y su única especie *Catatrama costaricensis* Franco-Mol. se caracteriza macroscópicamente por producir cuerpos fructíferos lepiotoides. Píleo convexo a plano con un umbo amplio; superficie seca, escuamulosa recurvada; escuamulas de color marrón; margen apendiculado. Lamelas libres a casi libres, blancas; margen ondulado. Estípite central, cilíndrico; superficie escuamulosa, concolora con la superficie del píleo, anillado y con rizomorfos blancos en la base. Anillo superior, fibriloso. Esporas blancas en masa, globosas, equinuladas, inamiloides, cianofílicas, sin poro germinal. Trama himenoforal o himeniífera divergente, inamilode. Cistidios ausentes. Pileipelis formado por hifas perpendiculares y paralelamente dispuestas. Fíbulas presentes (Franco-Molano, 1991).

Este género descrito de una colección realizada en bosques de *Quercus* en Costa Rica, también ha sido registrado para Brasil (Wartchow *et al*., 2007) y para la India (Vrinda *et al*., 2000).

Género ***Limacella*** Earle.

Es un género pequeño que se caracteriza por producir cuerpos fructíferos medianos y ocasionalmente grandes, con hábito amanitoide. Píleo de forma campanulada a plana, con frecuencia umbonada; superficie víscida a glutinosa que se seca rápidamente, sin remanentes de velo; margen en ocasiones apendiculado. Lamelas libres o casi libres, blancas y delgadas. Estípite central, víscido a glutinoso, anillado y sin volva. Anillo membranoso o como una banda glutinosa. Esporas blancas en masa, pequeñas, globosas a elipsoides, de pared delgada lisa, rugulosa o finamente verrucosa, hialinas en KOH, inamiloides o muy raramente dextrinoides en el reactivo de Melzer, acianofílicas en azul de algodón. Trama himenoforal divergente. Cistidios ausentes. Pileipelis formado por un ixotricodermio de hifas filamentosas embebidas en una matriz gelatinosa. Fíbulas presentes (Singer, 1986).

Las especies del género son saprótrofas y se encuentran en suelo y en madera en descomposición y son posiblemente ectomicorrízicas facultativas. Están ampliamente distribuidas, sobre todo en el hemisferio norte.

Familia **Bolbitiaceae**

Macroscópicamente los miembros de esta familia se caracterizan por presentar cuerpos fructíferos pileoestipitados o agaricoides, pequeños a medianos, algunas veces efímeros con himenóforo lamelado y velo parcial (anillo) en algunos de los géneros y especies; raramente los



Fig. 11.16. *Amanita muscaria* (L.) Lam (izq). *Amanita flavoconia* G.F. Atk. (der)
Fotografía: TEHO

cuerpos fructíferos son gasteroides, secotiodes o gelatinosos. A esta familia pertenecen géneros de esporada marrón oscuro (con tonos grises) y marrón negruzco. Microscópicamente la superficie del píleo o pileipelis es himeniforme y consiste de células piriformes o globosas y de pileocistidios que cuando están presentes son bien diferenciados. Las esporas son generalmente lisas aunque se encuentran esporas verrucosas en algunas especies y el poro germinal es conspicuo. La trama himenoforal o himeniífera es regular o irregular, hialina o ligeramente coloreada. Los pleurocistidios pueden o no estar presentes y los queilocistidios son abundantes. El estípite es muy frágil y su superficie o estipitipelis con frecuencia presenta caulocistidios. Las fíbulas pueden o no estar presentes (Pegler, 1983; Cannon & Kirk, 2007).

Los hongos de la familia Bolbitiaceae se encuentran en suelo, humus, semillas, frutos, paja, excremento, arena, sobre carbón, pastizales, dentro y fuera de los bosques, y son frecuentes en invernaderos.

Según Kirk *et al*. (2001) esta familia puede no ser monofilética desde el punto de vista de la taxonomía molecular y debería tener una circunscripción más amplia a la dada por Singer (1986) para incluir géneros tales como *Hebeloma* Fr. P. Kumm, *Naucoria* Fr. P. Kumm, *Panaeolus* y *Panaeolina* Maire. Según Kirk *et al*. (2008). La familia comprende 17 géneros de los que trataremos a ***Bolbitius*** y ***Panaeolus.***

Género ***Bolbitius*** Fr.

Los miembros del género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos micenoides a coprinoides, efímeros y frágiles, la esporada es marrón naranja mate a marrón-chocolate, las lamelas libres y algunas especies poseen anillo. El píleo es delgado, membranoso y frágil, campanulado, cilíndrico, elipsoide, convexo o parabólico; la superficie es húmeda, micácea, muy raramente víscida, higrófana, lisa, rugulosa, pubescente o no; margen entero, erodado o apendiculado en algunas especies. El contexto es muy delgado. Las lamelas son adnadas, delgadas. El estípite es central, cilíndrico, frágil y delgado, sin anillo; la superficie en sedosa, villosa, pubescente o pruinosa; el anillo, si está presente, es membranoso y evanescente. Las esporas son oscuras cuando se observan al microscopio, la pared es lisa o rugulosa, ampliamente elipsoides, lenticulares a hexagonales y presentan poro germinal conspicuo. La trama himenoforal es regular a irregular, pleurocistidios ausentes o como crisocistidios y queilocistidios abundantes. El pileipelis es un epitelio que puede o no presentar pileocistidios. Las fíbulas por lo general están presentes (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Las especies del género comprenden hongos saprótrofos y se encuentran en suelo, en pastizales y sobre excremento o estiércol. Están ampliamente distribuidos.

Género ***Panaeolus*** (Fries) Quélet.

Los miembros del género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos pequeños a medianos (fig. 11.17) y ocasionalmente grandes, delgados, no deslicuescentes cuyas lamelas se ven moteadas en la madurez; la esporada es negra. El píleo es delgado, membranoso y frágil, campanulado, cilíndrico, elipsoide, convexo o parabólico; la superficie es húmeda, micácea, muy raramente víscida, higrófana, lisa o rugulosa, pubescente o glabra; margen entero, erodado o apendiculado en algunas especies.



Fig. 11.17. *Panaeolus sphinctrinus (Fr.) Quél* (izq.). *P. semiovatus* (Sowerby) S. Lundell & Nannf (der.)
Fotografías: TEHO

El contexto es muy delgado. Las lamelas son anexas y delgadas. El estípite es central, cilíndrico, frágil y delgado, con o sin anillo; la superficie es sedosa, villosa, pubescente o pruinosa; el anillo, si está presente, es membranoso y evanescente. Las esporas son oscuras cuando se observan al microscopio, la pared es lisa o rugulosa, ampliamente elipsoides, lenticulares a hexagonales y presentan poro germinal conspicuo. La trama himenoforal es regular a irregular, pleurocistidios ausentes o como crisocistidios, queilocistidios abundantes. El pileipelis es un epitelio que puede o no presentar pileocistidios. Las fíbulas por lo general están presentes (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Los hongos de las especies del género son saprótrofos y se encuentran en suelo, en pastizales y sobre estiércol. Están ampliamente distribuidos.

Familia **Cortinariaceae**

Los hongos de esta familia se caracterizan por producir basidiocarpos pequeños y delicados a grandes, carnosos y firmes; micenoides, tricolomatoides o foliotoides y muy raramente crepidotoides. Las lamelas son adnadas a decurrentes y a veces libres. La esporada es marrón pálido a marrón oscuro. El estípite es generalmente central y raramente lateral o ausente. El anillo puede estar presente o ausente y generalmente en forma de cortina. Microscópicamente la superficie del píleo o pileipelis es variable y puede ser un epicutis de hifas repentes, epitelial o tricodermal de acuerdo con el género. Las esporas pueden ser pequeñas o grandes, globosas, elipsoides, amigdaliformes a fusoides y de pared compuesta que puede ser lisa u ornamentada y sin poro apical. La trama himenoforal es regular. Los pleurocistidios raramente están presentes y por lo general poseen abundantes queilocistidios y en ocasiones metuloides. Las fíbulas están presentes en la mayoría de las especies (Pegler, 1983; Cannon & Kirk, 2007).

A las especies de esta familia pertenecen hongos por lo general ectomicorrizos obligados y se encuentran en suelo, sobre madera o más raramente sobre raíces de pastos, tallos y rizomas de orquídeas, helechos y sobre hojas de palma.

En esta familia se ubican doce géneros (Kirk *et al*., 2008); trataremos el género ***Cortinarius.***

Género ***Cortinarius*** Fr.

Por su gran número de especies, este género ha sido un reto para los taxónomos, nada más en Gran Bretaña hay un listado de 230 especies (Webster & Weber, 2007). Del género *sensu lato* se han segregado *Dermocybe* (Fr.) Wünsche*, Phlegmacium* Wünsche*, Myxacium* (Fr.) P. Kumm*, Telamonia* (Fr.) Wünsche.

Los hongos de las especies del género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos pequeños a grandes, micenoides, colibioides, clitociboides y tricolomatoides a casi pluteoides. La esporada es marrón-amarillo u ocráceo. El píleo es convexo, campanulado, cónico o umbonado;



Fig 11.18. *Cortinarius iodes* Berk. & M.A. Curtis
Fotografía: TEHO

superficie seca o víscida y de coloración variable; margen entero a erodado (fig. 11.18). El contexto generalmente es grueso y concoloro con la superficie del píleo. Las lamelas son sinuadas a subdecurrentes, cercanas a distantes de coloración variable en jóvenes y tomando el color de las esporas al madurar. El estípite es central, cilíndrico, delgado o grueso y carnoso; superficie seca o víscida, con o sin remanentes del velo parcial formando un anillo en forma de cortina. Las esporas son de color marrón oscuro en montajes con agua o KOH, inamiloides en reactivo de Melzer, con ornamentaciones conspicuas o inconspicuas, pero nunca lisas, sin placa suprahilar y sin poro germinal. La trama himenoforal o himeniífera es regular, pleurocistidios muy raramente presentes y queilocistidios ausentes en la mayoría de especies, el pileipelis es un cutis de hifas repentes, las fíbulas generalmente están presentes (Singer, 1986).

La mayoría de las especies del género son ectomicorrizas obligadas con Pinaceae, Fagaceae, Caesalpinaceae y algunos géneros de Myrtaceae. Varias especies del género han sido registradas como venenosas. Presentan hábito solitario a gregario.

Familia **Entolomataceae**

Esta familia con 1071 especies (Kirk *et al*., 2008) se caracteriza porque sus miembros producen basidiocarpos pileoestipitados o agaricoides (omfalinoides, colibioides, clitociboides, tricolomatoides o pleurotoides) y, en algunas pocas especies, gasteroides. Las esporas son rosadas, gris-rosado a canela-rosado en masa. El píleo varía en forma y puede ser convexo, umbonado, papilado, umbilicado o infundibuliforme, superficie glabra o muy finamente fibrilosa, seca, nunca glutinosa. Lamelas adnadas, anexas, sinuadas a decurrentes, cercanas o subdistantes. Estípite central, excéntrico o ausente, sin anillo. Esporas angulares (iso o heterodiamétricas), subhialinas en KOH, inamiloides en reactivo de Melzer. El pileipelis es variable y puede ser un epicutis indiferenciado de hifas repentes radialmente dispuestas, un tricodermio en empalizada o un epitelio. La trama himenoforal o himeniífera es regular. Los queilocistidios están presentes o no y los pleurocistidios raramente presentes. Pueden o no presentar fíbulas (Pegler, 1983; Cannon & Kirk, 2007).

Los hongos de las especies de esta familia son por lo general saprótrofos y aunque no son ectomicorrízicos obligados, algunos son facultativos (Singer, 1986), un número muy bajo son micoparásitos. Los miembros de la familia son cosmopolitas en distribución y comunes en zonas templadas y tropicales.

En la familia Entolomataceae se ubican cuatro géneros (Kirk *et al.,* 2008) de los cuales trataremos: ***Clitopilus***, ***Entoloma*** y ***Leptonia.***

Género ***Clitopilus*** Kummer.

Es un género con pocas especies (aprox. 30) (Kirk *et al*., 2008), cuyos miembros producen basidiocarpos pequeños,

medianos o grandes, omfaloides, clitociboides y pleurotoides. El píleo puede presentar varias formas que van de convexo, plano o a veces umbilicado; superficie glabra, subglabra y de color claro (blanco, grisáceo, crema) generalmente; margen involuto o decurvado. El contexto es carnoso, algunas veces ligeramente gelatinizado. Las lamelas son decurrentes, blancas al principio y rosadas a medida que las esporas maduran. El estípite puede o no estar presente, central, excéntrico o lateral. Las esporas son rosadas en masa, ovoides a elipsoides, de pared delgada que se colapsa fácilmente y con crestas longitudinales inconspicuas, hialinas en KOH, inamiloides en reactivo de Melzer. La trama himenoforal o himeniífera es regular o subregular. Pleurocistidios ausentes. Queilocistidios presentes en algunas especies. El pileipelis está formado por hifas repentes y radialmente dispuestas que forman un epicutis. Sin fíbulas (Pegler, 1983).

Los hongos de las especies del género son saprótrofos, terrestres o lignícolas y raramente coprófilos, crecen en suelo y sobre madera u hojarasca en descomposición. Cosmopolitas en distribución.

Género ***Entoloma*** Kummer.

Los miembros de las especies de este género se caracterizan por producir cuerpos fructíferos pequeños, medianos y grandes, tricolomatoides, micenoides o colibiodes, raramente clitociboies. El píleo es con frecuencia umbonado pero su forma varía de cónica, convexa, plano-convexa o a veces, papilada; superficie seca, glabra a fibrilosa, margen entero, erodado, ondulado. Contexto grueso o delgado. Las lamelas son anexas o adnadas y a veces con diente decurrente. El estípite es central, carnoso o fibroso. Las esporas son rosadas, marrón-rosa o vinácea en masa, angulares, pared delgada, hialinas en KOH, inamiloides en reactivo de Melzer, cianofílicas en azul de algodón. La trama himenoforal o himeniífera es regular. Los pleuro y queilocistidios raramente están presentes. El pileipelis consiste de hifas repentes, paralelas o ligeramente entremezcladas y radialmente dispuestas formando un epicutis, a veces gelatinizado. Las fíbulas pueden o no estar presentes (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Los hongos de las especies del género crecen sobre suelo, madera y hojarasca en descomposición, en musgo o sobre carpóforos de otros hongos y aunque no son ectomicorrízicos, hay algunos pocos que son facultativos. Su distribución es cosmopolita pero ocupa áreas definidas; algunas secciones del género predominan en zonas templadas y otras en zonas tropicales. En el género hay especies venenosas y comestibles, estas últimas se venden en los mercados de Europa y Asia.

Género ***Leptonia*** (Fr.) Kumm.

Los cuerpos fructíferos de las especies de este género son colibioides o, raramente, omfalinoides. El píleo es convexo y depreso en el centro a umbilicado, raramente papilado; superficie no higrófana, opaca o translúcida estriada, de colores brillantes que incluyen el azul, violeta, gris, marrón rojizo, marrón oscuro a vináceo, fibrilosa, escuamulosa, velutinosa o granulosa, algunas veces rugosa; margen entero, a veces ondulado. Contexto carnoso. Las lamelas son adnadas, a veces con diente decurrente, cercanas, blancas, a veces con borde coloreado. El estípite es central, en ocasiones excéntrico, delgado, cartilaginoso; superficie glabra o escamulosa. Las esporas son rosadas en masa, polihédricas, heterodiamétricas en su mayoría. Pleurocistidios ausentes. Queilocistidios presentes. La trama himenoforal o himeniífera es regular. El pileipelis formado por hifas repentes o epicutis o, algunas veces, tricodermal. Las fíbulas están ausentes, raramente presentes, y algunas veces confinadas a la base del basidio (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Familia **Hydnangiaceae**

Esta familia está compuesta por dos géneros ***Hydnangium*** y ***Laccaria*** (Kirk *et al*., 2008), incluye cuerpos fructíferos agaricoides y gasteroides, epigeos o hipogeos. Los cuerpos fructíferos agaricoides son pequeños a medianos, rara vez grandes y su esporada es blanca. El píleo es convexo a plano y a veces levantado; superficie húmeda, higrófana, opaca, glabra a fibrilosa; margen entero, erodado o crispado. Las lamelas son adnadas con diente decurrente, subdistantes a distantes, blancas, rosadas o lila. El estípite es central, algunas veces excéntrico; superficie fibrosa. Las esporas son globosas, subglobosas o raramente elipsoides, equinadas o equinuldas pero en ocasiones lisas, hialinas en KOH, inamiloides en el reactivo de Melzer. Los pleurocistidios pueden o no estar presentes. Los queilocistidios están presentes en la mayoría de los casos. La trama himenoforal o himeniífera es regular. El pileipelis es poco diferenciado. Las fíbulas están presentes (Cannon & Kirk, 2007).

Los cuerpos fructíferos gasteroides son pequeños o medianos, su forma es irregular, de pared delgada y el peridio es algunas veces evanescente. Su distribución es cosmopolita y se encuentran tanto en zonas templadas como tropicales. Las especies estudiadas son ectomicorrízicas y se asocian a bosques de coníferas y deciduos.

Los géneros de la familia son ***Laccaria*** e ***Hydnangium*** considerados como sinónimos por algunos autores. En este texto se tratarán como géneros separados ya que

ambos están bien representados en Colombia y se encuentran en bosques de coníferas, *Eucalyptus* y *Quercus*.

Género ***Hydnangium*** Wallr.

Presentan cuerpo frutífero hipogeo o semihipogeo, globoso o irregular, sin estípite pero con una base estéril y micelio basal que forma rizomorfos. El peridio es delgado y a veces evanescente; superficie rojiza que se torna marrón al madurar. La gleba es carnosa, rosado pálido, formada por cavidades irregulares, sin columela. Las esporas son globosas, equinuladas, hialinas a amarillo pálido; con espinas cónicas. Los basidios son bispóricos (Singer, 1986).

Es un pariente cercano de *Laccaria*, en el que las láminas se encuentran sustituidas por pliegues laberintiformes. Muy común en las plantaciones de *Eucalyptus* y en suelos arenosos.

Género ***Laccaria*** Berk. & Br.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos naucorioides, raramente tricolomatoides. El píleo es convexo, algunas veces depreso en el centro, delgado o carnoso; superficie seca, subhigrófana, lisa o estriada, glabra o escuamulosa. La lamelas son adnadas a subdecurrentes, gruesas, distantes, de colores vivos. El estípite es central, cilíndrico; superficie, fibrosa; sin velo parcial. Las esporas son de color blanco en masa, globosas, raramente elipsoides, espinosas raramente lisas, hialinas e inamiloides. La trama himenoforal o himeniífera es regular. Pleurocistidios ausentes. Queilocistidios inconspicuos. El pileipelis consiste de una cutis de hifas indiferenciadas (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Las especies del género son humícolas (Pegler, 1983). En Colombia se encuentra comúnmente la especie *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke (fig. 11.19) en bosques de *Eucalyptus.*

Familia **Hygrophoraceae**

Los miembros de esta familia han sido, algunas veces, incluidos dentro de Tricholomataceae, sin embargo, estudios filogenéticos recientes separan las dos familias (Moncalvo *et al*., 2002; Cannon & Kirk, 2007; Webster & Weber, 2008). Se caracterizan por presentar cuerpos fructíferos pileoestipitados, pequeños a medianos y generalmente de colores brillantes debido a la presencia de pigmentos carotenoides. Himenóforo lamelado; lamelas gruesas y cerosas. Los géneros que pertenecen a esta familia son de esporada blanca. El píleo puede ser cónico,



Fig. 11.19. *Laccaria laccata*
Fotografía: TEHO

campanulado, convexo, plano-convexo a plano, algunas veces perforado en el centro; superficie seca, húmeda, víscida o glutinosa, glabra a fibrilosa, a veces translúcida. Contexto suave. Las lamelas son anexas, adnadas a decurrentes, gruesas, generalmente subdistantes. El estípite es central, frágil a quebradizo. Anillo presente. Las esporas son pequeñas a grandes, subglobosas, ovoides a elipsoides, a veces constreñidas, la pared es delgada y lisa, aunque las esporas ornamentadas caracterizan al género *Hygroaster* Singer, inamiloides, raramente amiloides. Los basidios son largos y delgados (hasta seis veces más largos que anchos). Los pleurocistidios cuando están presentes son inconspicuos. Los queilocistidios pueden o no estar. La trama himenoforal o himeniífera es regular, irregular o divergente. El pileipelis consiste en un epicutis de células repentes o de un tricodermio, algunas veces dentro de una matriz gelatinosa, muy raramente el pileipelis es himeniforme. Estipitipelis con frecuencia presenta caulocistidios. Las fíbulas pueden o no estar presentes (Pegler, 1983; Cannon & Kirk, 2007).

Los hongos de la familia Hygrophoraceae se encuentran en suelo aunque algunos son lignícolas y crecen sobre madera en descomposición. Están ampliamente distribuidos en todas las zonas ecológicas a excepción de zonas muy áridas.

La familia comprende nueve géneros de los cuales trataremos ***Hygroaster*** e ***Hygrocybe.***

Género ***Hygroaster*** Singer.

Las especies del género se caracterizan por producir basidiocarpos pequeños a medianos, omfaloides o clitociboides. Píleo convexo a plano-convexo, ligeramente

depreso en el centro, a veces perforado; superficie húmeda, glabra, a veces translúcida, marrón-oliváceo, marrón-amarillento, marrón-grisáceo, blanco o raramente de colores brillantes; margen entero, incurvado o involuto. El contexto es carnoso o muy delgado y concoloro con la superficie del píleo. Las lamelas son andadas con diente decurrente a decurrentes, subdistantes a distantes, gruesas y cerosas. El estípite es central, cilíndrico a bulboso, sin velo parcial. Las esporas son blancas en masa, ampliamente elipsoides a subglobosas, nodulosas o espinosas, de pared delgada, hialinas en KOH, inamiloides en reactivo de Melzer, acianofílicas en azul de algodón. La trama himenoforal himeniífera es subregular a divergente desde un estrato medio. El pileipelis consiste de un epicutis formado por hifas repentes radialmente dispuestas, a veces ligeramente gelatinizado. Las fíbulas están presentes o ausentes. Micelio basal pobremente desarrollado (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Las especies del género se encuentran en suelo o sobre madera en descomposición. Su distribución parece estar confinada a áreas subtropicales y tropicales ya que las especies descritas de zonas templadas de Europa, podrían pertenecer a otros géneros (Franco-Molano & López-Q., 2007). En Colombia se encuentra *H. nodulisporus* (Dennis) Singer y *H. cleefii* Franco-Mol. & López-Q. en tierras bajas del Chocó y la Amazonía.

Según Singer (1986) el género se ubica en la familia Hygrophoraceae y así se considera en este texto. Su ubicación en Tricholomataceae (Kirk *et al.,* 2008) parece no tener un buen soporte molecular.

Género ***Hygrocybe*** (Fr.) Kummer

Las especies del género se caracterizan por producir basidiocarpos pequeños a medianos (fig. 11.20). El píleo es convexo a cónico, algunas veces depreso en el centro; superficie húmeda, seca o víscida, frecuentemente de colores brillantes, rojos, amarillos o vináceos, muy pocas veces de colores opacos y sin pigmentos; margen entero, incurvado o involuto. Contexto carnoso o muy delgado y concoloro o más claro que la superficie del píleo. Lamelas anexas a decurrentes, subdistantes a distantes, gruesas y cerosas. El estípite es central, cilíndrico a sub-bulboso; superficie fibrosa. Las esporas son blancas en masa, globosas a ovoides, raramente elipsoides, lisas, de pared delgada, hialinas en KOH, inamiloides en reactivo de Melzer. Los basidios son tetraspóricos o bispóricos, algunas veces dimórficos. Pleurocistidios generalmente ausentes, queilocistidios con frecuencia presentes. La trama himenoforal o himeniífera es subregular a regular. El pileipelis consiste de una epicutis indiferenciada, tricodermal en palizada o



Fig. 11.20. *Hygrocybe* sp.
Fotografía: TEHO

una ixocutis, pero nunca himeniforme. Fíbulas presentes o ausentes. Micelio basal pobremente desarrollado (Cantrell & Lodge, 2001). En Colombia es común encontrar *H. conica* (Schaeff.) P. Kumm., *H. miniata* (Fr.) P. Kumm. e *H. trinitensis* (Dennis) Pegler, entre otras especies.

Familia **Hymenogastraceae**

La posición de esta familia dentro del orden Agaricales corresponde a la clasificación encontrada en el NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy, junio del 2009) y así será considerada en este texto. Según Cannon & Kirk (2007) la familia está ubicada en el orden Boletales y de acuerdo con el Index Fungorum, *Hymenogaster* Vittad. pertenece la familia Strophariaceae.

La familia se caracteriza porque sus cuerpos fructíferos son gasteroides, hipogeos, globosos o de forma irregular. El peridio es blanquecino, marrón u oliváceo, seco o víscido, liso o raramente fibroso, delgado e inseparable del tejido interno. La gleba multiloculada y los basidios tapizan las paredes de los lóculos, formando un himenio. La columela se desarrolla de varias formas y puede estar presente o ausente; cuando está presente es en forma de cojín y de venas dendríticas. El sistema hifal es monomítico compuesto de hifas infladas que pueden o no tener fíbulas. Cistidios por lo general ausentes. Los basidios

son clavados a cilíndricos, bi o tetrasporados. Las esporas son simétricas o asimétricas, elipsoidales, cilíndricas, fusiformes o limoniformes, de color marrón, inicialmente lisas y luego verrucosas, reticuladas o irregularmente surcadas, algunas veces con cubierta externa, inamiloides (Cannon & Kirk, 2007). El género tipo de esta familia es *Hymenogaster.*

Género ***Hymenogaster*** Vittad.

Los cuerpos fructíferos son hipogeos, tuberiformes, globosos, subglobosos o piriformes, homogéneos, ligeramente lobulados o sulcados. El peridio no desprendible de los tejidos internos; superficie cerosa o algodonosa, blanca u ocre grisáceo. La gleba es laberintiforme formada por cámaras visibles, de consistencia carnosa y seca, inicialmente blanquecina, marrón, marrón-rojizo o marrón violáceo al madurar. Columela ausente. Las basidiosporas son elipsoides a ahusadas, amarillas a marrón, lisas o verrucosas, con episporio y frecuentemente con perisporio, generalmente pediceladas, inamiloides, ortotrópicas y estatismospóricas. Las fíbulas pueden o no estar presentes (Miller & Miller, 1988; Ellis & Ellis, 1990).

Familia **Marasmiaceae**

Los miembros de esta familia presentan cuerpos fructíferos pileoestipitados. El píleo puede ser convexo o campanulado, con apariencia plegada y superficie usualmente verrugosa, villosa o setosa. Lamelas adnadas o a veces unidas a un collar en el ápice del estípite. El estítipe puede ser central o excéntrico, carnoso o cartilaginoso, de superficie hirsuta o villosa; usualmente presentan rizomorfos. No presentan velo parcial. Microscópicamente las esporas pueden ser elipsoides, cilíndricas o clavadas; hialinas, lisas y de pared delgada. Usualmente presentan cistidios (Cannon & Kirk, 2007).

Son saprótrofos, colonizadores de madera y hojas muertas, también algunos son parásitos de plantas. Estos hongos predominan en los trópicos (Cannon & Kirk, 2007).

Es una familia numerosa con 54 géneros de los que trataremos: ***Crinipellis***, ***Gymnopus***, ***Marasmius*** y ***Campanella.***

Género ***Crinipellis*** Pat.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos colibioides o marasmioides (fig. 11.21). El píleo es convexo, delgado; superficie escuamulosa, pubescente o pilosa. Las lamelas son anexas. El estípite es central de



Fig. 11.21. *Crinipellis* sp.
Fotografía: TEHO

superficie pilosa, nunca glabra. Las esporas son de color blanco en masa, ovoides, elipsoides a elongadas, lisas, hialinas, inamiloides o ligeramente dextrinoides en el reactivo de Melzer. La trama himenoforal o himeniífera es subregular. Pleurocistidios a veces presentes. Queilocistidios presentes. El pileipelis consiste de hifas de pared gruesa, no ramificadas, lisas, dextrinoides a ligeramente amiloides, que surgen de un hipotriquio (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Algunas especies del género son parásitas, como la especie *Crinipellis perniciosa* (Stahel) Singer agente causal de la enfermedad "escoba de brujas" del cacao (*Theobroma cacao*) cuyo origen se cree fue en la Amazonía; se ha registrado principalmente en plantaciones de cacao en Brasil causando grandes pérdidas económicas (Rincones *et al.,* 2006). Otras especies de *Crinipellis* son saprótrofas. Su distribución es mundial, aunque se han registrado mayormente en el trópico (Pegler, 1983).

Género ***Gymnopus*** (Pers.) Roussel

Produce cuerpos fructíferos colibioides (fig. 11.22), raramente tricolomatoides. El píleo es convexo, planoconvexo a aplanado, con o sin umbo o papila, superficie higrófana o no, translúcida lisa o estriada. Las lamelas son libres, emarginadas o adnadas, cercanas o distantes. El estípite es central, cilíndrico, algunas veces amplio hacia la base, sólido a fistuloso, con la base usualmente estrigosa. Las esporas son blancas en masa, elipsoides a oblongas, raramente subglobosas a globosas, pared delgada, hialinas, inamiloides, con una pared delimitada por un apéndice hilar. La trama himenoforal o himeniífera es regular a subregular. Pleurocistidios ausentes y en algunas especies inconspicuos. Queilocistidios usualmente presentes,



Fig. 11.22. *Gymnopus macropus* Halling.
Fotografía: TEHO

cilíndricos, flexuosos, clavados o irregularmente coraloides. El pileipelis es un cutis o un ixocutis de hifas cilíndricas radialmente orientadas o entrelazadas, también puede ser un tricodermio conformado por elementos coraloides terminales e irregulares. Fíbulas presentes en todos los tejidos (Antonín *et al.,* 1997).

Son saprótrofos, humícolas o lignícolas, raramente parásitos. Presentan distribución cosmopolita (Antonín *et al*., 1997). Para las especies distribuidas en el neotrópico, tradicionalmente tratadas en el género *Collybia*, se crearon nuevas combinaciones con el género *Gymnopus* (ver género *Collybia*).

Género ***Marasmius*** Fr.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos omfalinoides o colibioides (fig. 11.23), raramente pleurotoides. El píleo convexo a campanulado, de superficie lisa, no escamosa. Lamelas anexas, adnadas o unidas a un collar que surge del ápice del estípite; raramente son intervenosas. Estípite central o excéntrico a veces ausente, de apariencia similar a un alambre de consistencia dura o cartilaginosa; usualmente presentan rizomorfos. Las esporas son de color blanco a crema en masa, ovoides o lanceoladas y elongadas, lisas, hialinas, inamiloides, de pared delgada. La trama himenoforal o himeniífera es regular, dextrinoide o inamiloide. Pleurocistidios presentes o ausentes. Queilocistidios presentes. El pileipelis consiste de estructuras epiteliales de paredes lisas, verrugosas o setuloides, a veces hay presencia de estructuras rameales (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Las especies pueden ser lignícolas, humícolas o folícolas. Su distribución es mundial, aunque predominan en el trópico (Pegler, 1983).



Fig. 11.23. *Marasmius atrorubens* Berk (arriba); *Marasmius cladophyllus* Berk (abajo)
Fotografías: Roy E. Halling (arriba); TEHO (abajo)

Género ***Campanella*** Henn.

Anteriormente este género se trataba dentro de la familia Tricholomataceae, sin embargo por estudios recientes de filogenia molecular y de caracteres morfológicos, las especies de *Campanella*, en su mayoría tropicales, están más cercanamente relacionadas con el género *Tetrapyrgos*, tradicionalmente tratado dentro de la familia Marasmiaceae (Moncalvo *et al.,* 2002; Bougher, 2007). Por lo anterior el género *Campanella* lo trataremos dentro de la familia Marasmiaceae.

Los miembros de las especies de este género producen cuerpos fructíferos pleurotoides (fig. 11.24), de tamaño pequeño. El píleo es suborbicular a flabiforme; de superficie glabra a pruinosa. Las lamelas son intervenosas, alveolares o meruliodes. Estípite ausente o poco desarrollado. Las esporas son de color blanco en masa, subglobosas a elipsoides, lisas, hialinas, de pared delgada e inamiloides. La trama himenoforal o himeniífera es gelatinizada. Pleurocistidios ausentes. Queilocistidios a veces presentes. El pileipelis consiste de una epicutis

conformada de estructuras rameales o asterostromeloides (Pegler, 1983). Las especies del género pueden ser lignícolas, sobre restos de madera (Pegler, 1983; Bougher, 2007).

Familia **Mycenaceae**

Los miembros de esta familia se caracterizan macroscópicamente por presentar cuerpos fructíferos pileoestipitados, pequeños y delicados. El píleo puede ser convexo o campanulado, delgado; con superficie pelúcida, carnosa o gelatinosa, a veces con colores vivos. El estípite puede ser central o excéntrico, delicado; de superficie pelúcida. No presentan velo parcial. Microscópicamente las esporas son elipsoides, cilíndricas o clavadas; hialinas, lisas, de pared delgada. Usualmente presentan cistidios (Cannon & Kirk, 2007). Los hongos de la familia Mycenaceae son saprótrofos, colonizadores de madera y hojarasca (Cannon & Kirk, 2007).

Esta familia comprende 10 géneros (Kirk *et al*., 2008); trataremos los géneros ***Mycena*** y ***Xeromphalina***.

Género ***Mycena*** (Pers. Ex Fr.) S. F. Gray.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos omfalinoides, micenoides o colibioides (fig. 11.25), de tamaño pequeño. Píleo típicamente cónico o campanulado, delgado; superficie pelúcida, estriada. Lamelas anexas a decurrentes, a veces intervenosas a reticuladas. Estípite central, delgado y delicado; cartilaginoso y hueco. Las esporas son de color blanco a crema en masa, globosas, elipsoides o cilíndricas, amiloides aunque a veces reaccionan levemente en el reactivo de Melzer. La trama himenoforal o himeniífera es regular a subregular; a veces amiloide. Pleurocistidios ausentes, cuando presentes son conspicuos. Queilocistidios casi siempre presentes. El pileipelis consiste de una epicutis de hifas repentes, indiferenciadas o en forma de escoba (*broom cells*) (Pegler, 1983; Singer, 1986). Las especies del género pueden ser lignícolas, también se encuentran en humus.

Género ***Xeromphalina*** Kühner & Maire.

Sus especies pueden producir cuerpos fructíferos omfalinoides, marasmioides o colibioides, de colores vivos (fig. 11.26). Píleo convexo, plano-convexo, usualmente con centro depreso; superficie de color marrón a vinácea; margen incurvado, muchas veces estriado a sulcado. Lamelas ampliamente adnadas a decurrentes, a veces intervenosas. Estípite central, a menudo con superficie tomentosa y



Fig. 11.24. *Campanella alba* (Berk. & M.A. Curtis) Singer
Fotografía: Roy E. Halling





Fig. 11.25. *Mycena pura* (Pers.) P. Kumm. (arriba); *Mycena holoporphyra* (Berk. & M.A. Curtis) Singer (abajo)
Fotografías: TEHO



Fig. 11.26. *Xeromphalina tenuipes* (Schwein.) A.H. Sm
Fotografía: TEHO

oscura hacia la base. Las esporas son de color blanco en masa, elipsoides, lisas, hialinas, de pared delgada, amiloides en el reactivo de Melzer. La trama himenoforal o himeniífera es regular. Pleurocistidios y dermatocistidios usualmente presentes. Queilocistidios presentes. El pileipelis consiste de un tricodermio en empalizada (Pegler, 1983; Singer, 1986).

Las especies del género están distribuidas principalmente en zonas templadas y tropicales. Crecen sobre madera muerta y humus (Pegler, 1983).

Familia **Nidulariaceae**

Aunque según Kirk *et al*. (2008) esta familia es sinónima de Agaricaceae en este texto se considera como una familia independiente dentro del orden Agaricales, y así mismo ha sido tratada por Cannon & Kirk (2007), ya que su proximidad con Agaricaceae no es clara.

Los hongos de esta familia se caracterizan por producir cuerpos fructíferos gasteroides, epígeos, pequeños y con forma de urna o nido, que pueden o no presentar una cubierta membranosa en la parte superior denominada **epifragma**; en el interior del carpóforo están los peridiolos que pueden estar libres o adheridos a la pared del endoperidio por funículos. El exoperidio es marrón pálido, marrón grisáceo o canela, liso, estriado, glabro, velutinoso, fibriloso, tomentoso a pubescente. La gleba está compuesta de varias cámaras (peridiolos), que contienen las esporas. No presenta capilicio y el himenio no está bien definido. Las esporas son generalmente grandes, elipsoidales a cilíndricas, lisas, hialinas y de pared delgada. Los basidios están en agrupaciones, son evanescentes y poseen de 4-8 esterigmas. El sistema hifal es dimítico y presenta fíbulas (Ellis & Ellis, 1990; Domínguez de Toledo, 1993; Cannon & Kirk, 2007).

Los miembros de esta familia presentan hábito a menudo gregario, son saprótrofos y crecen sobre restos vegetales, excremento y están ampliamente distribuidos en muchos ecosistemas (Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Cyathus*** Haller ex. Pers.

Presenta cuerpos fructíferos en forma de trompeta, urna o nido, de color marrón a marrón grisáceo piriformes u ovoides y el epifragma es blanco. El peridio presenta tres capas. La superficie del endoperidio puede ser brillante a marrón opaca; lisa a longitudinalmente estriada. Los peridiolos pueden presentar colores negros a marrones oscuros y están unidos al endoperidio por funículos. No presenta capilicio. Las esporas son elípticas a subglobosas; hialinas o de color amarillo-marrón; de pared gruesa (Miller & Miller, 1988).

Pueden crecer sobre madera o restos de madera, y algunas especies crecen sobre fragmentos de madera en excremento de vaca o caballo. Presentan hábito gregario (Miller & Miller, 1988). La especie comúnmente encontrada en Colombia es *Cyathus striatus* (Huds.) Willd. (fig. 11.27), cuya superficie externa o peridio es hirsuta o villosa.

Género ***Nidularia*** Fr. & Nordholm.

Estos hongos presentan cuerpos fructíferos en forma de copa o subglobosa irregular; delgados y frágiles; no presentan epifragma. La superficie del peridio es un tomento compuesto de células espinosas irregulares sobre una pared compacta que se rompe en la madurez exponiendo los peridiolos. Los peridiolos están embebidos en una matriz gelatinosa; no presentan funículos. Las esporas son elípticas a ampliamente elípticas; hialinas y pared ligeramente engrosada (Miller & Miller, 1988).

Familia **Physalacriaceae**

Esta familia se caracteriza porque sus miembros producen basidiocarpos estipitados, capitados, con una estructura fértil en forma globosa o clavada de superficie glabra o pruinosa. Estípite central, corto; superficie seca o víscida. Himenóforo cubriendo toda o parte de la superficie externa y orientado hacia el suelo. Las esporas son elipsoides, fusiformes, cilíndricas o lacrimoides, pared delgada y lisa, hialinas en agua y KOH e inamiloides en reactivo de Melzer. Sistema hifal monomítico, hifas gelatinizadas o no, inamiloide. La trama himenoforal o himeniífera es variable. Pueden presentar cistidios (Cannon & Kirk, 2007).



Fig. 11.27. *Cyathus striatus* (Huds.) Willd.
Fotografía: TEHO

Los hongos de esta familia son por lo general saprótrofos, crecen sobre hojarasca o madera en descomposición; algunos son patógenos. Su distribución es principalmente tropical (Cannon & Kirk, 2007).

Esta familia comprende 11 géneros (Kirk *et al.,* 2008) de los cuales trataremos ***Armillaria***, ***Gloiocephala*** y ***Oudemansiella***.

Género ***Armillaria*** Fr. ex Fr.

Los basidiocapos son por lo general cespitosos (fig. 11.28). Píleo de tamaño variado, convexo, plano-convexo a umbonado, de color amarillo pálido a marrón amarillento o marrón claro, de superficie glabra o escuamulosa. El himenóforo es lamelado; lamelas adnadas a decurrentes, cercanas a subdistantes, que varian en color de crema a rosado pálido. El estípite es central, fibroso, a menudo con anillo membranoso a flocoso. La esporada es blanca a crema y puede oscurecerse cuando se deshidrata el cuerpo fructífero; las esporas son ovoides a elipsoides, inamiloides, de pared delgada a ligeramente gruesa, lisas o verruculosas. Los basidios son clavados, tetraesterigmados, raramente biesterigmados. Los queilocistidios pueden o no estar presentes. La trama himenoforal o himeniífera es regular a ligeramente divergente. El pileipelis es una epicutis no diferenciada (Pegler, 1983; Watling *et al*., 1991).

En este género se ubican varias especies que causan la enfermedad de la raíz en árboles de madera dura como pinos, robles y eucaliptos, entre otros. El proceso de infección de las raíces se lleva a cabo por medio de rizomorfos que se unen a la raíz, luego, a partir de los ápices de los rizomorfos se originan unas hifas que penetran la capa externa de la raíz y la penetración continúa por combinación de medios químicos y mecánicos. Enzimas como la suberinasa ayudan a degradar la suberina que se encuentra en la corteza; la fenoloxidasa causa una coloración marrón en los tejidos. Algunos de los síntomas asociados a la enfermedad son la reducción del diámetro y altura de los árboles, decaimiento general del árbol, el tejido foliar se torna de color rojizo, marrón o se



Fig. 11.28. *Armillaria puiggarii* Speg.
Fotografía: TEHO



Fig. 11.29. *Gloiocephala quercetorum* Ald.-Góm. & Franco-Mol.
Fotografía: TEHO

decolora y, en estados avanzados puede haber muerte de las ramas y árboles enteros (Morrison *et al*., 1991). *Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm, está ampliamente distribuida.

El crecimiento de *Armillaria* en medios de cultivo requiere una alta fuente de carbohidratos, estos incluyen medios de cultivos a base de pan, granos de maíz, agares suplementados con extractos de frutas o vegetales (Garraway *et al*., 1991).

Género ***Gloiocephala*** Massee.

Las especies de este género pueden producir cuerpos fructíferos estipitados, raramente sésiles o espatulados (fig. 11.29). El himenóforo es ligeramente venoso, meruliode o lamelado. Contexto delgado, inamiloide o ligeramente dextrinoide. Las esporas son oblongas, ovoides a fusoides, lisas, hialinas, de pared delgada, inamiloides. La trama himenoforal o himeniífera es regular. Queilocistidios presentes y capitados. Presenta esclerocistidios filiformes o subcapitados en las superficies del píleo y del estípite. El pileipelis es epitelial (Pegler,1983; Singer, 1986).

Las especies del género son folícolas o lignícolas; con distribución cosmopolita, sin embargo se presentan principalmente en el trópico (Pegler, 1983; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Oudemansiella*** Speg.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos colibioides o tricolomatoides, usualmente grandes (fig. 11.30). El píleo generalmente presenta cutícula desprendible; superficie seca, víscida o glutinosa. Lamelas anexas o adnadas nunca libres o decurrentes, generalmente gruesas, anchas y blancas. Estípite central, radicado. Pueden o no presentar velo parcial. Las esporas son blancas en masa, grandes, globosas a elipsoides, lisas, raramente espinosas, hialinas, inamiloides, a menudo de pared gruesa. Trama himenoforal o himeniífera regular. Cistidios presentes, grandes y anchos. El pileipelis es un epitelio conformado de hifas infladas, anchas sobre una capa gelatinosa. Presenta fíbulas (Pegler, 1983; Singer, 1986; Boekhout, 1998b). Los hongos del género están ampliamente distribuidos y son principalmente lignícolas.

Familia **Pleurotaceae**

La familia Pleurotaceae ha estado ubicada tanto en el orden Agaricales, relacionada con la familia Amanitaceae, como en el orden Polyorales. Actualmente se incluye dentro del orden Agaricales (Kirk *et al*., 2008).

Los cuerpos fructíferos en esta familia son persistentes, con hábito pleurotoide, pileados, seudoestipitados o sésiles, adheridos directamente al sustrato, de tamaño mediano a grande. El píleo es convexo, más o menos plano a algunas veces depreso. La superficie del píleo es de color blanco, blancuzco, grisáceo, marrón purpuráceo, marrón, marrón oscuro o negro. El himenóforo es lamelado. No presenta anillo ni volva. Microscópicamente posee basidiosporas cilíndricas, hialinas o blancas, inamiloides. El sistema hifal es monomítico o dimítico; la trama himenoforal o himeniífera es irregular o ligeramente regular, algunas veces con hifas de paredes gruesas mezcladas con elementos de paredes delgadas.



Fig. 11.30. *Oudemansiella canarii* (Jungh.) Höhn.
Fotografía: TEHO

Cistidios presentes o ausentes, usualmente en borde de la lamela, algunas veces de paredes gruesas (Pegler, 1983; Cannon & Kirk, 2007).

Los hongos de esta familia están ampliamente distribuidos, son parasíticos y saprótrofos creciendo sobre madera de plantas vasculares, raramente en suelo, algunas especies forman trampas para nematodos. Esta familia que incluye cerca de 54 especies; tiene sólo dos géneros, ***Pleurotus*** y ***Hohenbuehelia*** (Thorn *et al*., 2000).

Género ***Pleurotus*** (Fr.) P. Kumm.

Denominados en inglés *oyster mushrooms* (hongos ostras) y en nuestro medio su nombre común es orellana. Los basidiocarpos pueden encontrarse solitarios a cespitosos. Las especies desarrollan píleos típicamente flabelados a dimidiados, lateralmente adheridos al sustrato o con un estípite corto que puede ser excéntrico o lateral. La superficie del píleo puede ser coloreada o no. El himenóforo es lamelado; las lamelas son decurrentes o algunas veces adnadas con diente decurrente, apretadas a moderadamente espaciadas; el magen de la lamela, entero o denticulado. El contexto blanco, carnoso, suave, nunca gelatinizado. Microscópicamente poseen sistema hifal monomítico, con hifas generativas de paredes delgadas, hialinas, septadas y con fíbulas. La trama himenoforal o himeniífera es subregular a irregular. La esporada es blanca, crema o rosado pálido. Las esporas son cilíndricas, raramente ovoides, hialinas, inamiloides, de paredes delgadas, lisas. Queilocistidios presentes (Pegler, 1983; Singer, 1986).



Fig. 11.31. *Hohenbuehelia nigra* (Schwein.) Singer
Fotografía: TEHO

Los hongos del género tienen distribución cosmopolita, son saprótrofos y se encuentran en madera muerta. Algunas especies de este género, *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. y *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél. son comestibles y su cultivo está ampliamente difundido a nivel mundial (FAO, 2004).

Género ***Hohenbuehelia*** Schulzer.

Las especies de este género forman basidiocarpos pleurotoides (fig. 11.31). Píleo reniforme a espatulado; superficie algunas veces higrófana, seca o víscida, glabra o villosa. Lamelas decurrentes, cercanas. El estípite presente o raramente desarrollado, corto y lateral o con un seudoestípite. El contexto, al menos en parte gelatinizado, inamiloide. Las basidiosporas son subglobosas, elipsoides o cilíndricas, con las paredes hialinas, inamiloides, delgadas y lisas. Cistidios metuloides, originados en la

trama, conspicuos, ventricosos, fusoides, hialinos a estramíneos, de paredes muy gruesas e incrustaciones cristalinas en el ápice. El pileipelis indiferenciado de hifas repentes. Fíbulas presentes (Pegler, 1983; Singer, 1986). Son hongos lignícolas de distribución mundial; se diferencian de *Pleurotus* por la presencia de cistios metuloides.

Familia **Pluteaceae**

Esta familia se caracteriza porque sus miembros producen basidiocarpos típicamente pileoestipitados, pluteoides. La esporada es rosada, rosada-salmón o rosada-marrón. El píleo es convexo, plano-convexo a plano, a menudo umbonado; presentan superficie glabra o muy finamente fibrilosa, lisa o ligeramente estriada, seca o víscida. Las lamelas son libres o ligeramente anexas, usualmente cercanas. El estípite es central, con o sin anillo y pueden o no presentar volva. Las esporas son globosas a elipsoides, lisas, sin poro germinal, con pared moderadamente gruesa, inamiloides en reactivo de Melzer. El pileipelis es variable: puede ser un tricodermio, un epitelio o una epicutis de hifas repentes. La trama himenoforal o himeniífera es convergente. Pleurocistidios raramente ausentes y queilocistidios presentes (Pegler, 1983; Vellinga, 1990).

Los hongos de las especies de esta familia son por lo general saprótrofos, no son ectomicorrízicos, raramente son micoparásitos. Son cosmopolitas en distribución (Pegler, 1983).

Según Kirk *et al.* (2008) esta familia comprende cuatro géneros, de los que trataremos ***Pluteus*** y ***Volvariella***.

Género ***Pluteus*** Fr.

Las especies de este género pueden producir cuerpos fructíferos pequeños o grandes, pluteoides. El píleo es convexo a plano-convexo, en algunas especies el centro es umbonado; la superficie es seca o víscida, glabra a fibrilosa; margen entero. Contexto delgado, inamiloide, con o sin fíbulas. Lamelas libres, blancas o amarillentas, tornándose rosadas con la edad. El estípite es central, cilíndrico, frágil; la superficie es fibrilosa-estriada o fibrilosa-escamosa. Las esporas son rosadas en masa, globosas a elipsoides, lisas, con pared moderadamente gruesa, inamiloides en reactivo de Melzer. La trama himenoforal o himeniífera es convergente. Pleuro y queilocistidios presentes. El pileipelis consiste de una epicutis de hifas repentes y elongadas, radialmente dispuestas o de un epitelio. Fíbulas ausentes o raramente presentes (Pegler, 1983; Vellinga, 1990).

Las especies del género son saprótrofas, crecen generalmente sobre madera en descomposición y suelo. Su distribución es cosmopolita (Pegler, 1983).

Género ***Volvariella*** Speg.

Las especies de este género pueden producir cuerpos fructíferos pequeños o grandes, pluteoides. El píleo es convexo a plano-convexo; la superficie es seca o gelatinosa, glabra a fibrilosa; el margen es estriado, sulcado o entero. Contexto delgado, carnoso, blanco, usualmente sin fíbulas. Las lamelas son libres, rosadas a marrón-rosadas con la edad. El estípite es central y la superficie es glabra, fibrilosa o lisa. Velo parcial ausente. El velo universal es sacciliforme. Las esporas son rosadas a rosadas-canela en masa, ovoides a elipsoides, lisas, inamiloides en reactivo de Melzer. La trama himenoforal o himeniífera es convergente. La capa suhimenial es seudoparenquimatosa. Pleuro y queilocistidios presentes. El pileipelis consiste de un cutis o una ixocutis, a veces con transiciones a tricodermis. Fíbulas ausentes (Pegler, 1983; Vellinga, 1990).

Las especies del género son saprótrofas, crecen sobre madera, suelo o sobre otros agaricales en descomposición. Su distribución es cosmopolita, sin embargo, no se presenta en las zonas alpinas o en el ártico (Pegler, 1983).

Familia **Psathyrellaceae**

Esta familia fue establecida como consecuencia de estudios moleculares en el género *Coprinus s. l.* Inicialmente Hopple & Vylgalys (1994) en sus estudios demostraron que la especie tipo *Coprinus comatus* (O.F. Müll.) Pers. no formaba un grupo monofilético con otras especies de *Coprinus,* por lo que fue agrupada con miembros de la familia Agaricaceae; las otras especies de *Coprinus* se agrupaban cercanas al género *Psathyrella* (Fr.) Quél. Más adelante Redhead *et al.* (2001) erigen la familia Psathyrellaceae para ubicar las especies del género *Coprinus* que agrupaban con el género *Psathyrella* y establecen nuevas combinaciones nominales de *Coprinus* spp. con los géneros *Coprinellus* y *Coprinopsis*.

Los miembros de esta familia presentan píleo cónico o campanulado; membranoso a carnoso; superficie glabra, costrosa o granular, a menudo lacerada. Las lamelas son libres o adnadas. El estípite es central, con o sin anillo. Las esporas presentan varias formas y pared gruesa, lisa, raramente ornamentada, usualmente presentan poro germinal. Estos hongos son saprótrofos, crecen en pasto, excremento y madera en descomposición, entre otros (Cannon & Kirk, 2007).

Esta familia comprende doce géneros (Kirk *et al*., 2008) de los cuales trataremos a ***Psathyrella***.

Género ***Psathyrella*** (Fr.) Quél.

Sus especies producen cuerpos fructíferos micenoides, colibioides o galerinoides. El píleo es campanulado o cónico, delgado y frágil; superficie con frecuencia higrófana; el margen frecuentemente apendiculado. Las lamelas son anexas a adnadas, raramente adnado-decurrentes. El estípite es central, liso o fibriloso. Velo parcial presente o ausente. Las esporas son negro-chocolate o marrón opaco en masa; lisas a veces punteadas o verrucosas, por lo general presentan un poro germinal truncado. La trama himenoforal o himeniífera es regular a subregular. Pleurocistidios presentes. Crisocistidios presentes o ausentes. El pileipelis usualmente consiste de un epicutis himeniforme. Presentan fíbulas (Singer, 1986; Largent, 1986; Vasutová *et al*., 2008).

Crecen sobre suelo, raramente en excremento y madera; de distribución amplia, sin embargo, predominan en el hemisferio norte (Largent, 1986; Vasutová *et al*., 2008).

Familia **Schizophyllaceae**

Esta familia se caracteriza porque sus miembros producen basidiocarpos pleurotoides, pileados con forma de lengua. Las basidiocarpos imbricados pueden ser sésiles o con un estípite corto y excéntrico. El píleo presenta superficie lisa o villosa, de colores grisáceos, blancos o amarillentos. El himenóforo inicialmente es liso y ceroso, volviéndose tuberculado, radialmente sulcado o formando una serie de lamelas falsas. Las esporas son ovoides, cilíndricas, elipsoides o alantoides, lisas, hialinas o amarillentas, de pared delgada e inamiloides. Presentan fíbulas (Cannon & Kirk, 2007).

Los hongos ubicados en esta familia están ampliamente distribuidos, son saprótrofos, crecen sobre madera en descomposición; sin embargo, algunos pueden ser patógenos (Cannon & Kirk, 2007).

Según Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican dos géneros; trataremos el género ***Schizophyllum.***

Género ***Schizophyllum*** Fr. ex Fr.

Las especies desarrollan basidiocarpos típicamente pleurotoides, sésiles, densamente imbricados. Píleo subgloboso a reniforme, delgado o coriáceo; superficie de color blanco o gris-marrón. El himenóforo radialmente sulcado o formando una serie de lamelas falsas. El contexto delgado y de consistencia dura. Microscópicamente poseen esporas elipsoides, alantoides a cilíndricas. Cistidios a veces presentes. El pileipelis es un tricodermio de hifas densa o laxamente entrelazadas (Pegler, 1983).



Fig. 11.32. *Schizophyllum commune*
Fotografía: TEHO

Género de distribución cosmopolita pero predomina en zonas cálidas. Es saprótrofo, crece sobre una amplia variedad de maderas. La especie *Schizophyllum commune* Fr. (fig. 11.32) es patógena de plantas leñosas o también es oportunista creciendo en tejidos de mamíferos (Cannon & Kirk, 2007); adicionalmente, esta especie se ha usado en estudios genéticos, citológicos, de apareamiento y de fisiología, entre otros (Raper & Hoffman, 1974; Raudaskoski & Viitanen, 1982).

Familia **Strophariaceae**

Esta familia se caracteriza porque sus miembros producen basidiocarpos foliotoides, crepidotoides, tricolomatoides, colibiodes, micenoides o secotioides, pequeños y delicados o grandes y robustos. La esporada puede ser negra-lilácea, marrón oscura o canela ferrugínea. El píleo es cónico, convexo a plano-convexo; superficie a veces escamosa, higrófana o no, húmeda a víscida o seca. Lamelas anexas a decurrentes. El estípite puede ser central o excéntrico; con o sin anillo, cuando presenta éste es membranoso, en forma de cortina o evanescente. Las esporas son a menudo lenticulares, lisas, con un poro germinal conspicuo. El pileipelis consiste de un cutis o un ixocutis, a veces con transiciones a tricodermios. Crisocistidios presentes o ausentes y queilocistidios siempre presentes (Pegler, 1983; Noorderloos, 1999).

Los hongos ubicados en esta familia son saprótrofos, lignícolas o coprófilos. No son ectomicorrízicos y presentan una distribución cosmopolita (Noorderloos, 1999; Cannon & Kirk, 2007).

La familia comprende 18 géneros (Kirk *et al.,* 2008) de los cuales trataremos: ***Hypholoma***, ***Pholiota*** y ***Psilocybe***.

Género ***Hypholoma*** (Fr.) Kummer.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos cespitosos, naucorioides a tricolomatoides. El píleo es convexo a plano-convexo; superficie seca, lisa, generalmente de colores vivos; margen apendiculado, delgado. Las lamelas son anexas a ampliamente adnadas o con diente decurrente y se oscurecen rápidamente. El estípite es central, de consistencia dura o cartilaginosa, hueco. Velo parcial ausente o cuando está presente tiene forma de cortina. Las esporas son marrón-ocráceas en masa, elipsoides, lisas, de pared gruesa, algunas especies presentan poro germinal. La trama himenoforal o himeniífera es regular. Queilocistidios presentes. Crisocistidos presentes, hialinos, clavados o mucronados con contenidos refringentes. El pileipelis consiste de un epicutis de hifas delgadas (Pegler, 1983).

Las especies del género son lignícolas pero también crecen sobre suelo. Su distribución es cosmopolita (Pegler, 1983).

Género ***Pholiota*** (Fr.) Kummer.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos pequeños o medianos, tricolomatoides o micenoides. El píleo es cónico o convexo de superficie seca, víscida o glutinosa, glabra, escamosa o escuamulosa. Las lamelas son anexas, adnadas-emarginadas a subdecurrentes, marrón cuando maduran. El estípite central; superficie glabra o escamosa, a menudo con escuámulas hacia la base. El velo parcial es persistente, aracnoide a membranoso, a veces dejando remanentes en el estípite y el píleo. Las esporas son de color marrón pálido a oscuro en masa, ovoides, elipsoides o faseoliformes, con un poro germinal no muy conspicuo. La trama himenoforal o himeniífera es regular a subregular. Pleurocistidios ausentes o presentes. Queilocistidios siempre presentes. El pileipelis consiste de un cutis o un ixocutis de hifas delgadas, cilíndricas o infladas. Fíbulas presentes (Pegler, 1983; Noorderloos, 1999).

Las especies del género son saprótrofas, algunas son parásitas, crecen sobre suelo y madera viva o en descomposición. El género está ampliamente distribuido (Pegler, 1983; Noorderloos, 1999).

Género ***Psilocybe*** (Fr.) Kummer.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos pequeños o medianos, tricolomatoides, micenoides, colibioides, omfalinoides o pleurotoides. Píleo subgloboso, cónico, convexo, a menudo umbonado o papilado; superficie seca, víscida o glutinosa, higrófana o no. Lamelas casi libres, adnadas, adnadas-emarginadas o subdecurrentes, marrón negro-violáceo. Estípite central a veces excéntrico, delgado; superficie nunca víscida. Velo parcial ausente o cuando existe, está en forma de fibrillas, nunca membranoso. Esporas marrón-violáceo a negro-violáceo en masa, ovoides, elipsoides o lenticulares, lisas, de pared gruesa, presentan poro germinal que trunca el ápice. Trama himenoforal o himeniífera subregular. Pleurocistidios ausentes o presentes. Queilocistidios abundantes como leptocistidios o crisocistidos. El pileipelis consiste de un epicutis delgado de hifas filamentosas y hialinas. Presenta fíbulas (Pegler, 1983; Noorderloos, 1999).

Las especies del género son saprótrofas, crecen sobre suelo, madera, pasto o musgo. Su distribución es cosmopolita, con muchas especies en el trópico (Pegler, 1983; Noorderloos, 1999).

Este género incluye especies como *Psilocybe mexicana* R. Heim, *P. semilanceata* (Fr.) P. Kumm. y *P. cubensis* (Earle) Singer (fig. 11.33) entre otras, cuyos basidiocarpos tienen propiedades alucinógenas. La psilocibina y la psilocina que son los compuestos psicoactivos de este género, son alcaloides derivados de la hidroxitriptamina, relacionados con la bufotenina y la serotonina, y actúan sobre el sistema serotonérgico del cerebro (Lincoff & Mitchel, 1977; Webster & Weber, 2007).

Familia **Tricholomataceae**

Tradicionalmente reconocida por ser una de las familias con mayor número de géneros, recientemente, Moncalvo *et al.* (2002) basados en análisis filogenéticos de la subunidad grande ribosomal reubicaron varios de los géneros de la familia Tricholomataceae en otras familias: Mycenaceae, Marasmiaceae, Hydnangiaceae, Physalacriaceae.

Los hongos integrantes de esta familia producen basidiocarpos tricolomatoides raramente colibiodes, pequeños y delicados o grandes y carnosos. La esporada es blanca. El píleo tiene superficie lisa, fibrilosa, glabra o escamosa, víscida o seca. El himenóforo con pocas excepciones, es lamelado. Lamelas adnado-emarginadas a subdecurrentes. El estípite es central, de consistencia carnosa o fibrilosa. El velo parcial que forma el anillo puede o no estar presente. Las esporas presentan forma globosa, elipsoide, fusiforme o angular; lisas, de pared delgada,



Fig. 11.33. *Psilocybe cubensis*
Fotografía: TEHO

hialinas, inamiloides raramente amiloides, sin poro germinal. El pileipelis consiste de un epicutis indiferenciado de hifas repentes o de un tricodermio. Los cistidios y las fíbulas pueden o no estar presentes (Pegler, 1983; Cannon & Kirk, 2007).

Los hongos ubicados en esta familia son saprótrofos, pueden formar ectomicorrizas y presentan una distribución amplia, especialmente en zonas templadas (Cannon & Kirk, 2007).

Según Kirk *et al.* (2008) esta familia comprende 78 géneros de los que trataremos: ***Collybia***, ***Lepista***, ***Omphalina*** y ***Tricholoma.***

Género ***Collybia*** (Fr.) Staude.

Antonín *et al*. (1997) proponen que la mayoría de los taxa formalmente clasificados dentro de este género deberían ser transferidos a *Gymnopus* y *Rhodocollybia*, reduciendo el género *Collybia* a las especies que poseen cuerpos fructíferos colibiodes pequeños y que crecen sobre basidiocarpos momificados de *Russula* y *Lactarius* o sobre esclerocios como *C. tuberosa* (Bull.) P. Kumm., especie tipo del género. Las descripciones de especies neotropicales de *Collybia s. l.* exhiben características morfológicas más cercanamente relacionadas con la descripción actual del género *Gymnopus* ubicado en la familia Marasmiaceae (Mata & Petersen, 2003).

Género ***Lepista*** (Fr.) W. G. Smith.

Sus especies producen cuerpos fructíferos tricolomatoides o clitociboides, usualmente cespitosos, de colores violáceos o con tintes púrpura (fig. 11.35). El píleo presenta generalmente superficie higrófana, lisa, seca,



Fig. 11.34. *Collybia popayanica* Halling
Fotografía: Roy E. Halling

glabra; margen ondulado. Lamelas sinuado-adnadas a decurrentes, blancas. Estípite central, fibroso o carnoso. Las esporas son blancas a rosadas en masa, elipsoides, ovoides a oblongas, lisas o verrucosas, hialinas, inamiloides y cianofílicas. Trama himenoforal o himeniífera regular. Cistidios ausentes. El pileipelis es un cutis de hifas indiferenciadas (Pegler, 1983; Singer, 1986). El género está ampliamente distribuido, especialmente en zonas templadas. Crece sobre material vegetal en descomposición (Pegler, 1983) y en pasto cerca de bosques de *Quercus*.

Género ***Omphalina*** Quél.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos omfalinoides. El píleo es convexo a ampliamente convexo, depreso a umbilicado; superficie higrófana, glabra o con escamas cerca del centro; margen incurvado o recto. Las



Fig. 11.35. *Lepista sordida* (Schumach) Singer
Fotografías: TEHO



Fig. 11.36. *Tricholoma caligatum* (Viv.) Ricken (izq); *Tricholoma* sp. (der)
Fotografías: TEHO

lamelas son decurrentes, generalmente gruesas y distantes. El estípite es central, frágil, sin velo parcial. Las esporas son de color blanco raramente rosado en masa, ovoides, elipsoides a cilíndricas, lisas, de pared delgada. La trama himenoforal o himeniífera es irregular, raramente regular. Pleurocistidios ausentes. Queilocistidios a veces presentes (Singer, 1986).

Las especies del género se encuentran sobre humus, musgo o madera. El género está ampliamente distribuido (Largent, 1986).

Género ***Tricholoma*** (Fr.: Fr.) Staude.

Los hongos integrantes de este género producen cuerpos fructíferos tricolomatoides raramente colibioides. El píleo presenta formas variadas, de superficie seca o víscida, lisa, glabra, fibrilosa, escuamulosa o escuarrosa (fig. 11.36). Las lamelas son sinuadas, raramente anexas a adnadas, blancas, amarillas o grisáceas. El estípite es central, fibriloso o carnoso, sólido o hueco; no presenta velo parcial, o cuando lo presenta tiene forma de cortina. Las

esporas son blancas en masa, subglobosas, elipsoides o fusoides; superficie lisa, hialina, de pared delgada e inamiloides. La trama himenoforal o himeniífera es regular a subregular. Pleurocistidios y queilocistidios raramente presentes. El pileipelis es un epicutis poco desarrollado, una ixocutis o un ixotricodermio (Pegler, 1983; Noorderloos & Christensen, 1999).

El género está ampliamente distribuido. Se encuentra principalmente en suelo y muchas especies forman asociaciones micorrízicas (Pegler, 1983).

Orden **Boletales**

En este orden se ubican los hongos que producen cuerpos fructíferos carnosos, pileoestipitados con un himenóforo tubular o que se observa como una transición entre tubos y lamelas (Webster & Weber, 2007). También se ubican hongos que presentan basidiocarpos gasteroides (epigeos o hipogeos) o resupinados con himenóforo hidnoide, merulioide o liso; y una única especie similar a los poliporos *Bondarcevomyces taxi* (Bondartsev) Parmasto. En vista de la diversidad que existe con respecto a las formas de los basidiocarpos, el fenómeno de homoplasia en la evolución de los Boletales es común y, por ende, no existe un carácter morfológico obvio que una el grupo (Binder & Hibbett, 2006).

Muchos Boletales forman ectomicorrizas, son saprótrofos, comparten los mismos hábitats que los hongos que pertenecen al orden Agaricales, sin embargo, no presentan pudrición blanca. Son terrestres o lignícolas y cuando son lignícolas, por lo general, causan pudrición marrón. Algunos hongos de las familias Boletaceae y Gomphidiaceae son micoparásitos.

Binder & Hibbett (2006) mediante estudios filogenéticos multigénicos plantean la organización filogenética y taxonómica en este orden, además de la relación que existe con los órdenes Agaricales y Atheliales. Los Boletales constituyen uno de los clados más grandes de los hongos formadores de setas con aproximadamente 1316 especies distribuidas en 96 géneros y 17 familias (Kirk *et al*., 2008). Las familias del orden Boletales tratadas en este texto son: **Boletaceae, Calostomataceae** y **Suillaceae**.

Familia **Boletaceae** Chevall.

Esta familia que tiene aproximadamente 26 sinónimos y 787 especies distribuidas en 35 géneros (Kirk *et al.,* 2008) se caracteriza macroscópicamente por presentar cuerpos fructíferos pileoestipitados o gasteroides, generalmente grandes y carnosos. El píleo presenta superficie víscida o seca. El himenóforo puede ser tubular o con lamelas irregularmente anastomosadas, de colores vivos. El estípite es robusto, usualmente bulboso, con interior sólido o hueco y la presencia o no de un velo parcial, este último de colores vivos o marrón. Las esporas que son de color oliva, marrón, raramente púrpura en masa, presentan forma ovoide, fusiforme-cilíndrica o subglobosa y son lisas, sulcadas a reticuladas. Los cistidios frecuentemente están presentes en todos los tejidos pero son inconspicuos. Fíbulas generalmente ausentes (Cannon & Kirk, 2007).

Los hongos de esta familia están ampliamente distribuidos; las formas gasteroides se encuentran generalmente en el trópico. Los cuerpos fructíferos se desarrollan sobre suelo y humus, algunas especies son saprótrofas y la mayoría forman asociaciones micorrízicas (Cannon & Kirk, 2007).

En esta familia se ubican 35 géneros (Kirk *et al*., 2008); trataremos los géneros: ***Austroboletus, Boletus, Leccinum, Phylloporus, Strobilomyces*** y ***Tylopilus.***

Género ***Austroboletus*** Corner (Wolfe).

Las especies de este género pueden producir cuerpos fructíferos boletoides de pequeños a medianos. El píleo es de convexo a plano-convexo, el centro puede ser ligeramente umbonado; superficie de húmeda a subgelatinosa, lisa a escuamulosa; margen entero, apendiculado en algunas especies. Contexto delgado a moderadamente grueso; blanco e inmutable por manipulación a ocasionalmente rosado a rojo rosado cerca de la cutícula. Los poros son ligeramente amplios variando de 0,5 a 2 por mm, la longitud de los tubos varía de 0,5 a 2 cm de largo; el color de los poros y la superficie de los tubos se ha considerado un carácter unificador para el género, siendo estos usualmente blancos a crema pálidos cuando jóvenes, llegando a ser rosados a rojo rosados y en algunos taxa rosado-vináceos con la edad. El estípite es central, cilíndrico; superficie reticulada, lacunosa o lacerada. La esporada es de color rosa-vináceo a marrón-púrpura o canela rojizo. Microscópicamente presenta esporas cilíndricas, elípticas a ovoide-elípticas, lisas, ligeramente reticuladas, verruculosas o verrugosas con la edad, pared delgada, dextrinoides en reactivo de Melzer. La trama himenoforal o himeniífera es divergente tipo boletoide, con hifas hialinas a amarillo crema, de grosor variado. Los basidios varían de clavados a esferopedunculados de dos a cuatro esterigmas. Los



Fig. 11.37. *Boletus truncatus*
Fotografía: Roy E. Halling



Fig. 11.38. *Leccinum andinum* Halling
Fotografía: Roy E. Halling

pleurocistidios son estrechamente ventricoso-fusoides a lanceolados. Los queilocistidos son cilíndricos a subclavados. Los caulocistidos son clavados. El pileipelis aparece primero como una empalizada o un tricodermo entremezclado y luego se transforma en un ixotricodermo (Wolfe, 1979; Singer, 1986).

Aunque las especies ectomicorrízicas han sido poco estudiadas, algunas se han encontrado en las zonas templadas del norte y del sur, la mayoría se encuentran en el neotrópico y paleotrópico (Singer, 1986). Dentro de las especies formadoras de ectomicorrizas están *A. lacunosus (Kuntze) T.W. May & A.E. Wood, A. rostrupii* (Syd. & P. Syd.) E. Horak y *A. gracilis* (Peck) Wolfe (Kuo, 2005; Fulgensi *et al*., 2010). *Austroboletus subvirens* (Hongo) Wolfe es común en Colombia formando ectomicorrizas con *Quercus humboldtii*.

Género ***Boletus*** Fries.

Es un género con aproximadamente 300 especies que se caracterizan por producir basidiocarpos medianos a grandes y generalmente robustos (fig. 11.37). El píleo con frecuencia es convexo, pero su forma varía de globosa a plano-convexa; superficie seca o víscida, glabra, fibrilosa o escamosa. El contexto es carnoso y puede o no cambiar de color cuando se corta o manipula. El himenóforo es tubular, de color amarillo a marrón, tornándose o no azul al manipularlo. El estípite es central a ligeramente excéntrico, cilíndrico a bulboso, carnoso; superficie glabra, fibrilosa, reticulada o alveolada. Las esporas son amarillo-marrón opacas, ámbar-marrón, canela, oliva a marrón oscuro en masa, pequeñas y redondas a grandes y fusiformes, usualmente elongadas, lisas, alveoladas o reticuladas. La trama himenoforal o himeniífera es divergente e inamiloide. Pleuro y queilocistidios generalmente presentes. El pileipelis consiste de un tricodermio o de un ixotricodermio. Fíbulas ausentes (Smith & Thiers, 1971; Halling & Mueller, 2005).

Las especies del género son ectomicorrízicas, crecen sobre suelo o musgo. Su distribución es cosmopolita; algunas especies del género predominan en zonas templadas y otras en zonas tropicales.

Género ***Leccinum*** S. F. Gray.

Es un género con aproximadamente 75 especies caracterizadas por producir basidiocarpos medianos a grandes y generalmente robustos (fig. 11.38). El píleo es convexo a plano-convexo de superficie seca o húmeda, lisa a rugulosa, glabra, fibrilosa, velutinosa a tomentosa. El contexto es carnoso. El himenóforo es tubular, de color pálido o blanco, raramente amarillo. El estípite es central, cilíndrico a bulboso, carnoso; superficie usualmente ornamentada con puntos o escuamulas que presentan varios colores, generalmente volviéndose oscuros en la madurez. Las esporas son rosadas, canela, oliva a marrón oscuro en masa, elipsoides a fusiformes, lisas, dextrinoides o inamiloides. La trama himenoforal o himeniífera es divergente, inamiloide. Pleuro y queilocistidios generalmente presentes. El pileipelis consiste de un tricodermio o de un ixotricodermio. Fíbulas ausentes (Smith & Thiers, 1971; Halling & Mueller, 2005).

Las especies del género son ectomicorrízicas, crecen sobre suelo. Su distribución es cosmopolita; sin embargo, predominan en zonas templadas.

Se considera que la mayoría de las especies de *Leccinum* son comestibles. En China se venden en mercados como productos secos o frescos (Fu *et al*., 2006).

Género ***Phylloporus*** Quél.

Es un género con aproximadamente 50 especies, que se caracterizan por producir basidiocarpos pequeños a medianos. El píleo es convexo, plano-convexo a plano, algunas veces depreso en el centro; superficie seca, lisa, glabra, tomentosa a ligeramente areolada. El contexto es de color blanco o amarillo crema, a veces tornándose azul. El himenóforo es lamelar, presenta lamelas anastomosadas, cercanas a distantes y de color amarillo generalmente. El estípite es central, cilíndrico; la superficie es flocosa, fibrilosa a pruinosa. Las esporas son de color marrón-oliva en masa, ovoides, subelipsoides, subfusiformes, lisas e inamiloides. La trama himenoforal es divergente, inamiloide. Pleuro y queilocistidios presentes. El pileipelis consiste de un tricodermio o de una capa himeniforme en empalizada (Mosser, 1983; Halling & Mueller, 2005).

Las especies del género son ectomicorrízicas, crecen sobre suelo. Su distribución predomina en el trópico. *Phylloporus phaeoxanthus* Singer & L.D. Gómez y *Phylloporus fibulatus* Singer, Ovrebo & Halling, son comunes en bosques de roble en Colombia.

Género ***Strobilomyces*** Berkeley.

Es un género con aproximadamente 20 especies que se caracterizan por producir basidiocarpos medianos y grandes. El píleo es hemisférico, convexo a plano-convexo; superficie fibrilosa, escamosa a escuarrosa, con escamas color gris a casi negras (fig. 11.39). El contexto es carnoso, de color blanco o gris, tornándose de un color rojizo y luego negro. El himenóforo es tubular, de color pálido a grisáceo en basidiocarpos jóvenes a negro en maduros. El estípite es central, cilíndrico, carnoso; superficie flocosa, reticulada a alveolada, de color pálido, gris a negro; presenta velo parcial. Las esporas son de color marrón a negro en masa, globosas, sulcadas, reticuladas a equinuladas y ornamentadas. La trama himenoforal o himeniífera es divergente, inamiloide. Pleuro y queilocistidios generalmente presentes con contenidos de color marrón. El pileipelis consiste de un tricodermio o de fascículos suberectos de hifas. Fíbulas ausentes (Smith & Thiers, 1971; Halling & Mueller, 2005).

Las especies del género son ectomicorrízicas, crecen sobre suelo. Su distribución es cosmopolita.

Género ***Tylopilus*** Karsten.

Es un género con aproximadamente 75 especies (Kirk *et al*., 2008) que se caracterizan por producir basidiocarpos grandes (fig. 11.40). El píleo es hemisférico, convexo,

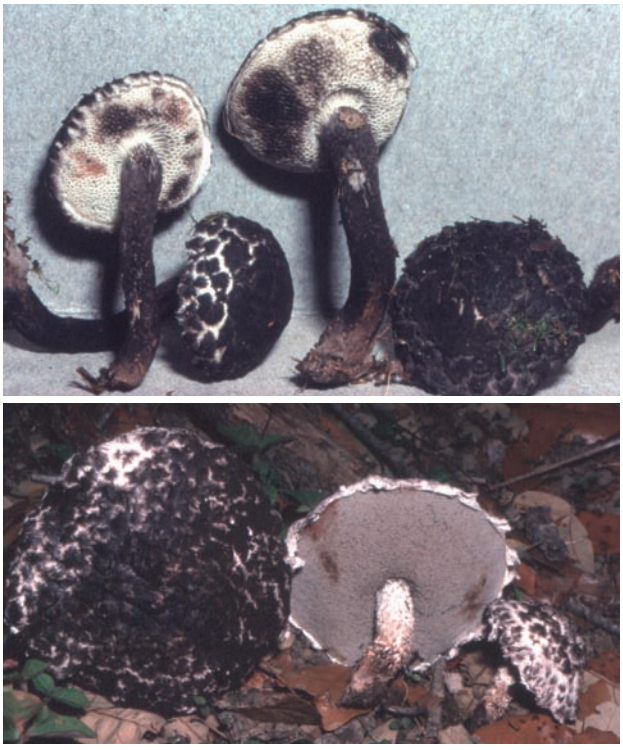


Fig. 11.39. *Strobilomyces confusus* Singer (arriba); *Strobilomyces floccopus* (Vahl) P. Karst. (abajo)
Fotografías: Roy E. Halling



Fig. 11.40. *Tylopilus obscurus* Halling
Fotografía: Roy E. Halling

plano-convexo a plano; superficie seca, subtomentosa a velutinosa, lisa. Contexto carnoso, de color blanco a naranja pálido. El himenóforo es tubular de color blanco, rosado a marrón pálido. El estípite es central, cilíndrico, carnoso, robusto; superficie glabra, pruinosa, reticulada a ligeramente alveolada; sin velo parcial. El sabor de los basidiocarpos puede ser muy amargo o muy dulce. Las esporas son de color marrón vináceo a marrón rosado en masa, elipsoides, fusiformes a subcilíndricas, lisas, inamiloides o dextrinoides. La trama himenoforal e himeniífera es divergente, inamiloide. Pleuro y queilocistidios generalmente presentes. El pileipelis consiste de un tricodermio. Fíbulas ausentes (Smith & Thiers, 1971; Halling & Mueller, 2005).

Las especies del género crecen sobre suelo. Su distribución es cosmopolita. Algunas especies son comestibles y otras se consideran tóxicas.

Familia **Calostomataceae**

Esta familia se caracteriza por producir cuerpos fructíferos gasteroides, epigeos, consistentes de un cuerpo fructífero más o menos globoso, sobre un estípite higroscópico muy gelatinizado que llega a ser duro y córneo que persiste después de la dispersión de esporas. El ostíolo apical está bien desarrollado con un peristoma ornamentado y frecuentemente de colores brillantes. El peridio presenta tres capas, la externa es gelatinosa, la media membranosa y la interna delgada y en parches. La gleba es pulverulenta, capilicio ausente. Los basidios son clavados o inflados, con cuatro a doce esterigmas apicales o laterales. Las esporas son globosas a elipsoidales, hialinas o amarillosas, con un episporio reticulado (Cannon & Kirk, 2007).

Esta familia es monogenérica y sus especies presumiblemente son saprótrofas, desarrollándose sobre suelo. Se encuentran en el trópico y en las regiones templadas y cálidas (Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Calostoma*** Desv.

Tradicionalmente, este taxón fue clasificado dentro del grupo de los "Gasteromycetes", sin embargo, Binder & Bresinsky (2002) basados en análisis moleculares sugieren que este género tiene un ancestro común con los Boletales y lo reposicionan como grupo hermano de los géneros *Boletinellus* Murrill y *Phlebopus* (R. Heim) Singer.

Las especies de este género producen un cuerpo fructífero gasteroide estipitado (fig. 11.41), el cual se compone de un peridio de dos capas: el exoperidio, que a su vez se compone de una capa externa gruesa que varía de ligera a fuertemente gelatinizada y una interna más delgada y cartilaginosa; ambas capas se rompen en flecos y escamas en la madurez, y el endoperidio que es globoso a subgloboso, duro y cartilaginoso cuando seco, y dehiscente por medio de una boca roja, pronunciada y radiada. La gleba es blanca a blanco amarillosa, encerrada por una membrana color crema o amarillo llamada membrana de la gleba. Los capilicios son escasos, frágiles, originándose del peridio interno. Las fíbulas están presentes. Las esporas son grandes, globosas a elípticas, lisas, rugosas o perforadas (Johnson, 1929).



Fig. 11.41. *Calostoma cinnabarinum* Corda.
Fotografía: TEHO

Las especies de este género tienen una distribución cosmopolita y se han encontrado en las regiones de bosques caducifolios, templados, tropicales o subtropicales (Castro-Mendoza *et al*., 1983), generalmente asociadas con especies arbóreas de las familias Fagaceae, Nothofagaceae, Myrtaceae y Dipterocarpaceae. Aunque Cannon & Kirk (2007) las reporta como saprótrofas, Wilson *et al.* (2007) han demostrado su asociación ectomicorrízica con especies arbóreas del género *Quercus*.

Familia **Suillaceae**

Comprende aproximadamente 15 sinónimos y 54 especies distribuidas en tres géneros, de los cuales trataremos a ***Suillus*** S. F. Gray. Los hongos de esta familia se caracterizan macroscópicamente por presentar cuerpos fructíferos pileoestipitados o gasteroides, por lo general, grandes y carnosos. El píleo presenta superficie víscida o glutinosa, glabra o escuamulosa. El himenóforo es tubular, con tubos de color amarillo u oliva que se unen al estípite de forma sinuada-adnada. El estípite es robusto con superficie lisa o escabrosa, con presencia o no de un

velo parcial. Las esporas son de color marrón o amarillo, presentan forma ovoide, fusiforme-cilíndrica o elongada, lisas. Los cistidios pueden o no estar presentes, cuando existen, contienen sustancias resinosas. El pileipelis está compuesto de hifas gelatinosas. Fíbulas generalmente ausentes (Cannon & Kirk, 2007; Kirk *et al*., 2008).

Los hongos de esta familia están ampliamente distribuidos, principalmente en zonas templadas. Los cuerpos fructíferos se desarrollan sobre suelo y humus y forman asociaciones micorrízicas con coníferas (Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Suillus*** S. F. Gray.

Es un género con aproximadamente 90-100 especies que se caracterizan por producir basidiocarpos medianos a grandes, carnosos (fig. 11.42). El píleo, que se descompone rápidamente, es convexo, plano-convexo a plano; superficie víscida o glutinosa, glabra, fibrilosa, escuamulosa o tomentosa. Contexto carnoso de color crema a amarillo, que al cortar puede o no cambiar a azul-verdoso. El himenóforo es tubular, de color amarillo pálido, amarillo oscuro, naranja, ocre a marrón oscuro. Estípite central a excéntrico, cilíndrico a clavado, carnoso; superficie generalmente con puntos glandulares o fibrilosa; con o sin anillo. La esporada que se realiza una vez el píleo a evaporado el exceso de humedad, es amarillo-marrón, oliva, marrón-oliva a marrón oscuro. Las esporas son de forma globosa, ovoide, oblonga, subfusiforme a elipsoide, lisas. Trama himenoforal o himeniífera bilateral, con hifas generalmente gelatinosas. Cistidios presentes con contenidos oscuros, fasciculados. El pileipelis consiste de un ixotricodermio. Fíbulas ausentes (Smith & Thiers, 1971; Webster & Weber, 2007).

Estudios realizados en quimiotaxonomía de boletales por Besl & Bresinsky (1997) han demostrado que algunas sustancias como el ácido pulvínico y las grevilinas proporcionan el pigmento amarillo característico de los cuerpos fructíferos del género *Suillus*. Adicionalmente, los pigmentos lipofílicos como fenoles y quinonas con cadenas diterpeno, encontrados en *Suillus,* no se han hallado en otros miembros del orden Boletales.

Las especies del género forman asociaciones micorrízicas con coníferas, crecen sobre suelo o musgo. Su distribución es cosmopolita, aunque predominan en zonas templadas del hemisferio norte. La presencia de especies de *Suillus* en nuestro país se debe principalmente a la introducción de plantaciones de pino (*Pinus* spp.).



Fig. 11.42. *Suillus luteus* (L.) Roussel.
Fotografía: TEHO

Subclase **Phallomycetidae**

Esta subclase fue creada por Hosaka *et al.* (2007) a partir de análisis filogenéticos para ubicar los órdenes Geastrales, Gomphales, Hysterangiales y Phallales. Las especies de esta subclase son hipogeas o epigeas, solitarias, gregarias o cespitosas, con formas variadas, globosas y completamente cerradas, resupinadas, efuso-reflexas, pileadas, en forma de cornetas, embudos, corales, estrellas, a clavas, con receptáculos basales separados o en ramas irregulares. Rizomorfos a menudo visibles en la base o lados del basidioma. El himenóforo a veces se torna azul con sulfato ferroso. La gleba puede ser mucilaginosa, gelatinosa, cartilaginosa o pulverulenta al madurar, y el color es variable: gris, verde, oliva, canela, marrón o negro, a menudo con columela bien desarrollada. A nivel microscópico a veces producen acantocistidios mutilados con contenidos de color amarillento. Las esporas que están expuestas sobre un himenio o encerradas dentro de una gleba, son balitospóricas o **estatismospóricas**, simétricas o asimétricas, globosas a subglobosas, elipsoides, alargadas, cilíndricas o fusiformes, verrucosas a ligeramente equinuladas, a veces con una cubierta denominada **utrículo** (el perisporio) o remanentes del episporio que las rodea, hialinas o marrón en KOH, a menudo cianofílicas.

Orden **Geastrales**

Las especies de este orden producen cuerpos fructíferos hipogeos o epigeos, solitarios, gregarios o cespitosos, con un estroma común o subículo; encerrados con aperturas como estrellas (estelados) o rayos irregulares en la

madurez; cuerpo endoperidial sésil a estipitado. Los rizomorfos a menudo visibles en la base del basidioma, hifas vesiculosas con acantocistidios de contenido amarillento. El peridio presenta de dos a cinco capas: si el exoperidio se abre en la madurez, el endoperidio puede poseer uno o múltiples estomas, presentar dehiscencia irregular o descargar un peridiolo. La gleba a menudo pulverulenta en la madurez puede difundirse desde una columela central, dividirse en uno o varios peridiolos o en lóculos esféricos o alargados, amarillos a naranjas, marrones a negros. Capilicio presente o ausente. Los basidios son globosos, claviformes, piriformes o tubulares, a menudo con ápice reducido redondeado, de cuatro a ocho esporas. Las esporas son estatismospóricas, simétricas, globosas, subglobosas a elipsoides, lisas a verrucosas, equinuladas o con crestas ramificadas, hialinas a marrón en KOH, inamiloides en reactivo de Melzer (Hosaka *et al.* 2007).

Según Kirk *et al.* (2008) en este orden se ubica la familia **Geastraceae**.

Familia **Geastraceae**

La familia se caracteriza porque sus cuerpos fructíferos son gasteroides, epigeos raramente hipogeos; su forma puede ser ovoide, con extremos romos o acuminados; superficie lisa a rugosa. Los cuerpos fructíferos presentan tres capas de peridio: exoperidio, mesoperidio y endoperidio. El exoperidio de paredes gruesas, se divide desde el ápice del cuerpo fructífero para formar de 4-12 rayos, lóbulos o brazos que se abren en forma de estrella. El mesoperidio casi siempre está unido al exoperidio, formando parte de la pared de los brazos. El endoperidio de pared delgada puede ser sésil o pedicelado de superficie glabra o rugosa, ostiolado y con peristoma. La gleba se desarrolla radialmente desde una seudocolumela central, ovoide y blanca, marrón con la madurez; usualmente la gleba se rompe mostrando una masa polvosa. El capilicio es abundante, formado por hifas no ramificadas, cilíndricas o irregulares de pared gruesa. Esporas globosas a subglobosas, rugosas o espinosas, con presencia o no de un pedicelo. Basidios evanescentes en estadios jóvenes, clavados, con cuatro a ocho esporas. Fíbulas usualmente presentes (Miller & Miller, 1988; Cannon & Kirk, 2007).

Los miembros de esta familia son saprótrofos, crecen sobre suelo y algunos forman ectomicorrizas. Su distribución es cosmopolita (Cannon & Kirk, 2007).

Esta familia comprende siete géneros (Kirk *et al.*, 2008) de los que describiremos ***Geastrum*** y ***Myriostoma***.

Género ***Geastrum*** Pers.

Los cuerpos fructíferos de las especies de este género pueden ser sésiles o ligeramente estipitados, globosos, en forma de cebolla, lageniformes, en ocasiones el basidioma se desarrolla sobre un subículo. El exoperidio puede poseer de tres a cuatro capas, y al romperse en la madurez se abre en forma de estrella (fig. 11.43) con tres a quince rayos que en ocasiones son higroscópicos. El endoperidio puede ser pedunculado o sésil, membranoso, flexible y, por lo general, permanece intacto en especímenes muy maduros. El peristoma que puede estar ausente o presente es un carácter importante en la determinación de especies. El capilicio está compuesto de hifas de pared gruesa, no ramificadas, sin fíbula. Los basidios presentan normalmente cuatro a ocho esporas. Las esporas son de pared delgada, lisas o rugosas, globosas a subglobosas (Cunningham, 1979; Sunshede, 1989).

Varias descripciones de basidiomas maduros en especies de *Geastrum* muestran la existencia de cristales de oxalato de calcio en las paredes internas del exoperidio y externas del endoperidio (Whitney & Arnott, 1986).

Género ***Myriostoma*** Desv.

Sus especies presentan cuerpos fructíferos epigeos y ovoides en la madurez. El exoperidio se abre en forma de estrella con cinco a diez rayos, recurvados, lisos o rimosos. El endoperidio que está soportado sobre el exoperidio por unas columnas rígidas, presenta superficie lisa que se deshace para formar varios ostíolos lacerados. La gleba es blanca y en la madurez marrón y pulverulenta. El paracapilicio está compuesto de hifas hialinas, no ramificadas de pared gruesa. Las esporas son globosas, subreticuladas con arrugas prominentes (Miller & Miller, 1988).

Este género presenta sólo dos especies *Myriostoma coliforme* (Dicks.) Corda y *M. anglicum* Desv., *M. coliforme* es cosmopolita y crece sobre suelo.

Orden **Gomphales**

Este orden monofilético y soportado por análisis bayesiano, actualmente incluye algunas familias como Clavariadelphaceae y Gauteriaceae. El orden hace parte de unas de las subclases de Phallomycetidae (Hosaka *et al.*, 2007; Larsson, 2007) junto con otros tres órdenes: Geastrales, Hysterangiales y Phallales. Las especies del orden Gomphales poseen basidiocarpos efusos, clavarioides a pileados y a menudo estipitados; el himenóforo puede variar de liso a hidnoide o lamelado. Las esporas son marrones, de paredes lisas a ornamentadas, inamiloides.



Fig. 11.43. *Geastrum* sp.
Fotografía: TEHO

Los poros septales son doliporos con parentosoma perforado. Son terrestres, saprótrofos o ectomicorrízicos, algunas especies crecen sobre madera.

En este orden se ubican tres familias: Clavariadelphaceae, **Gomphaceae** y Lentariaceae (Kirk *et al.*, 2008). Trataremos la segunda.

Familia **Gomphaceae**

Son hongos que desarrollan cuerpos fructíferos efímeros, simples o compuestos, efusos, pileados estipitados, cantareloides, clavarioides, ramarioides, flabeliformes, turbinados a infundibuliformes, algunos ramificados, pequeños a grandes. El color del píleo puede ser blanco, crema, amarillento, grisáceo, en algunos casos tener tonos rojizos. No poseen volva ni anillo. El contexto es delgado y frágil a más o menos carnoso, blanco a pálido. Himenóforo acanalado o lamelado, dentado, vesiculado o liso; en el género *Gomphus* las lamelas son decurrentes. El sistema hifal es monomítico con hifas generativas infladas. Las basidiosporas son hialinas a blancas o marrón amarillento, lisas u ornamentadas. Hifas generativas delgadas, infladas o no, ramificadas, septadas, con fíbulas. Las esporas de varias formas, subglobosas, elipsoides, amigdaliformes, subcilíndricas, sigmoides, ornamentadas, raramente lisas, inamiloides, cianófilas, inamiloides. Los cistidios rara vez presentes (Cannon & Kirk, 2007). Son hongos saprótrofos y los basidiocarpos crecen en el suelo, algunas veces en la hojarasca o en madera muerta.

Ségun Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican trece géneros, de los cuales trataremos el género ***Gomphus***.

Género ***Gomphus*** Persoon.

Gomphus es un género antiguo de hongos similares a los Cantharellales y fueron tratados, hasta hace poco dentro de la familia Cantharellaceae; sin embargo, estudios moleculares recientes muestran que están lejos de ellos (Kuo, 2006). Los basidiocarpos son generalmente robustos y carnosos con forma de trompeta; el himenóforo es rugoso o acanalado. *Gomphus* se diferencia de los Cantharellales por poseer escamas en la superficie del píleo y tener estípites fusionados que comparten dos o más píleos. Bajo el microscopio, las especies de *Gomphus* tienen esporas rugulosas, mientras que en *Cantharellus* y *Craterellus* las esporas son lisas.

Las especies de este género son más comunes en bosques montanos y la mayoría son micorrizas de árboles. Investigaciones preliminares indican una relación potencial entre la apariencia de los basidiocarpos de *Gomphus* y el volumen de madera en descomposición presente (Giachini, 2004).

Las especies de *Gomphus* se conocen como no tóxicas, pero muchas son no palatables y otras pocas causan problemas gastrointestinales (Kuo, 2006), *Gomphus clavatus*, *Gomphus floccosus* y *Gomphus kauffmanii* están reportadas en la literatura como comestibles (FAO, 2004).

Orden **Cantharellales**

La circunscripción de Cantharellales ha sido controversial. En algunos análisis filogenéticos Tulasnellaceae y Ceratobasidiaceae se incluyen en Cantharellales (Hibbett & Binder, 2002) pero soportado por arreglos, a veces, débiles (Larsson, 2007). Un reciente estudio multigénico de Basidiomycota (Matheny *et al*., 2007) muestra una mejor resolución e incluye a Tulasnellaceae y Ceratobasidiaceae dentro de Cantharellales. El orden posee cerca de 300 especies reconocidas (Moncalvo *et al*., 2006). Muchos de los géneros de este orden son importantes en culinaria debido a su sabor, éste es el caso de *Cantharellus* Adans. ex Fr. e *Hydnum* L.

Este orden posee una amplia variación morfológica (Webster & Weber, 2007). Los hongos de este orden poseen basidiocarpos gimnocárpicos ligeramente clavados, clavarioides o pileoestipitados; himenóforo liso, con pliegues, lamelas o dentado. Microscópicamente poseen doliporos con parentosoma perforado; esporas hialinas e inamiloides. Son ectomicorrízicos o saprótrofos y se encuentran en suelo o sobre madera.

Kirk *et al.* (2008) ubican en este orden siete familias de las cuales trataremos: **Cantharellaceae**, **Clavulinaceae** e **Hydnaceae**.

Familia **Cantharellaceae**

Los basidiocarpos de la mayoría de las especies de *Cantharellus* poseen tonos brillantes amarillos y rojos debido a la presencia de carotenos como la cantaxantina en

el caso de *Cantharellus cinnabarinus* (Schwein.) Schwein, también pueden ser de colores oscuros o pálidos. Los basidiocarpos son agaricoides, pileados en forma de embudo o trompeta, el himenóforo consistente en un retículo radialmente ramificado, fuertemente decurrente surcado, rugoso a casi liso como en *Craterellus* Pers. (fig. 11.44), en algunos casos intervenoso o liso. Microscópicamente tienen sistema hifal monomítico con hifas infladas; las esporas son hialinas, lisas, inamiloides, el número de esterigmas varía de cuatro a siete. Algunas especies son ectomicorrizas de coníferas (*Pinus*) y angiospermas, otras son saprótrofas y los basidiocarpos crecen en suelo o son humícolas. Los miembros de la familia tienen amplia distribución y se encuentran en gran variedad de ecosistemas. Algunas especies de los géneros *Cantharellus* (*Cantharellus cibarius* Fr. y *C. tubaeformis* Fr.) y *Craterellus* son muy apetecibles (Webster & Weber, 2007).

De los cinco géneros incluidos en esta familia por Kirk *et al.* (2008), sólo trataremos a ***Cantharellus***.

Género ***Cantharellus*** Adans. ex Fr.

Este género está compuesto por 65 especies de distribución cosmopolita (Kirk *et al*., 2001). Los basidiocarpos son carnosos o subcoriáceos, putrescentes, agaricoides, generalmente infundibuliformes. El margen del píleo es incurvado cuando joven, con el himenóforo liso o formado por venosidades gruesas, radiales, fuertemente decurrentes (fig. 11.45). Microscópicamente tienen sistema hifal monomítico, hifas generalmente fibuladas en la mayoría de las especies, infladas, de paredes delgadas a gruesas. Las esporas son blancas a amarillas o rosadas, lisas de paredes delgadas, elipsoides, obtusas, inamiloides con contenido opalescente o gutuladas. Sin cistidios. Son hongos humícolas, pocas especies lignícolas (Corner, 1966).

La mayoría de especies pertenecientes al género *Cantharellus* son comestibles siendo *C. cibarius* la más popular. Posee un alto contenido en proteínas, carbohidratos y fibra, por lo cual resulta muy nutritivo (FAO, 2004).



Fig. 11.44. *Craterellus* sp.
Fotografía: TEHO



Fig. 11.45. *Cantharellus lateritius* var. *colombianus R.H. Petersen*
Fotografía: TEHO

Familia **Clavulinaceae**

Los hongos de esta familia tienen cuerpos fructíferos similares a *Clavaria* aunque se ubiquen en clados diferentes (Webster & Weber, 2007). Los basidiocarpos son de formas ahusadas a coraloides, blancos, grises, amarillo pálido o rosados; el himenóforo es liso o con pliegues. Una de las características principales son los basidios con dos esterigmas fuertemente curvados. Las basidiosporas son lisas, hialinas, inamiloides. El sistema hifal es monomítico con hifas generativas infladas, fibuladas. Esta familia, con 38 especies descritas, está distribuida mundialmente (Kirk *et al*., 2001); las especies son saprótrofas creciendo en el suelo de los bosques.

Según Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican cuatro géneros de los cuales trataremos al género ***Clavulina***.

Género ***Clavulina*** J. Schröt..

Las especies de este género forman cuerpos fructíferos ramificados y contiene al menos 50 especies de amplia distribución (Moncalvo *et al.,* 2006). Tradicionalmente, fue segregada de otros hongos coraloides por la presencia de basidios biesterigmados y cornudos pero se han encontrado especies neotropicales con basidiocarpos no ramificados y o infundibuliformes más que con basidiocarpos coraloides o con cuatro a seis esporas por basidio (Henkel *et al*., 2005)

Familia **Hydnaceae**

Familia de distribución mundial con once especies descritas (Kirk *et al.,* 2001). Los basidiocarpos son pileados y se caracterizan por tener el himenóforo dentado o con espinas agudas. Generalmente de colores claros, crema, amarillo o marrón rojizo. El sistema hifal es monomítico con hifas generativas infladas, produciendo en el cuerpo fructífero una consistencia carnosa (Webster & Weber, 2007). Las basidiosporas son subglobosas a obovoides, lisas, hialinas. No presentan cistidios. Las especies son saprótrofas, humícolas. Algunas especies de esta familia como *Hydnum repandum* L. son comestibles (FAO, 2004).

En esta familia se ubican nueve géneros (Kirk *et al.,* 2008), de los cuales trataremos a ***Hydnum*.**

Género ***Hydnum*** L.

Género morfológicamente bien definido con cerca de 120 especies descritas; éstas se caracterizan por formar cuerpos fructíferos carnosos con himenóforos dentados o espinosos (fig. 11.46) y esporas rosadas y lisas (Moncalvo *et al*., 2006). Son humícolas, algunas especies causan infecciones en árboles vivos y otras son ectomicorrizas.

Orden **Gloeophyllales**

Este orden de hongos descomponedores de madera está filogenéticamente definido y se caracteriza por la habilidad de producir pudrición amarilla. Incluye las familias, Gloeophyllaceae, en los que se incluyen los géneros *Gloeophyllum, Neolentinus* Redhead & Ginns*, Heliocybe* (Hibbet *et al*., 2007; Larsson *et al*., 2007) y Boreostereaceae, donde está el género *Veluticeps*.

En este orden se encuentra la familia **Gloeophyllaceae** (Kirk *et al*., 2008).



Fig. 11.46. *Hydnum repandum*
Fotografía: TEH0

Familia **Gloeophyllaceae**

Las especies de esta familia se caracterizan por formar basidiocarpos anuales o perennes, resupinados o pileados, coriáceos o leñosos. Píleo zonado en tonos marrón; contexto marrón, marrón rojizo oscuro a marrón oscuro. El himenóforo poroide o lamelado sinuoso; lamelas irregularmente bifurcadas e interrumpidas, gruesas y bordes que no se dividen longitudinalmente como en Schyzophyllaceae. Sistema hifal dimítico, con hifas generativas cilíndricas y abundantes hifas esqueléticas. Cistidios presentes o ausentes. Las basidiosporas son cilíndricas o alantoides, hialinas, inamiloides. Estos hongos, de amplia distribución, son saprótrofos y producen pudrición marrón (Cannon & Kirk, 2007).

En esta familia se ubican seis géneros de los cuales trataremos ***Gloeophyllum*** y ***Veluticeps*.**

Género ***Gloeophyllum*** P. Karsten.

Los basidiocarpos de las especies de este género son anuales a perennes, sésiles a estipitados, dimidiados a fuertemente unidos o en forma de roseta, de color marrón, con superficie tomentosa a híspida. El himenóforo es irregular, distintamente lamelado o daedaloide, marrón suave a dorado. Microscópicamente se caracteriza por tener sistema hifal dimítico o trimítico con hifas generativas fibuladas, hifas esqueléticas marrón dorado e hifas de unión raras a comunes. Los cistidios generalmente están presentes y son de paredes gruesas a delgadas, lisos o con leves incrustaciones apicales. Las basidiosporas son cilíndricas, lisas, hialinas, inamiloides. Puede confundirse con *Coriolopsis* Murrill pero este género tiene himenóforo poroide e hifas esqueléticas hialinas (Ryvarden, 1991, 2004).

Género ***Veluticeps*** (Cooke) Pat.

Es un pequeño género de hongos descomponedores de madera que produce basidiocarpos resupinados, perennes, duros, de color marrón que se oscurecen al aplicar KOH; himenóforo liso, rugoso. Los cistidios se organizan en fascículos (Ryvarden, 2004).

Orden **Hymenochaetales**

Este clado comprende cerca de 630 especies (Hibbett & Thorn, 2001) con una gran diversidad de formas. Inicialmente estos hongos estaban incluidos en familias pertenecientes al orden de los "Aphyllophorales"; gracias a estudios moleculares se redefinió su clasificación y se creó el orden Hymenochaetales. Muchas de las especies son efusas o efuso reflexas y unas pocas tienen basidiocarpos pileados y estipitados (agaricoides), forma de coral (clavarioides) o en algunos casos pueden ser espatuladas o como rosetas. El himenóforo puede ser poroide, liso, lamelado o algunas veces dentado. Las características microscópicas son extremadamente variables; el sistema hifal es monomítico en algunas especies pero la mayoría presenta un sistema hifal trimítico. Esporas lisas y formas variables, algunas pocas especies tienen esporas finamente ornamentadas. La mayoría de los Hymenochaetaceae tienen un tipo de cistidios característico llamados **setas** de paredes gruesas, oscuras, marrones, usualmente con ápices agudos, y cuya función es posiblemente la protección del himenóforo de los insectos (Larsson *et al*., 2007). Estos hongos son saprótrofos, la mayoría vive en madera muerta y degradan celulosa, hemicelulosa y lignina. Varias especies de *Inonotus* P. Karst. y *Phellinus* Quél son utilizadas en medicina tradicional de Asia para tratar el cáncer y la diabetes (Larsson *et al*., 2006). Las especies de Hymenochaetales están ampliamente distribuidas.

Según Kirk *et al.* (2008) en este orden se ubican las familias **Hymenochaetaceae** y **Schizoporaceae.**

Familia **Hymenochaetaceae**

Los hongos de las especies de esta familia son saprótrofos, muy raramente ectomicorrízicos facultativos. Los basidiocarpos son perennes o anuales, estipitados a resupinados o unidos lateralmente al sustrato, planos o más o menos depresos, de color marrón amarillento, marrón claro, marrón rojizo, marrón oscuro a negruzco. El himenóforo poroide o liso. El sistema hifal es monomítico o dimítico de hifas generativas no fibuladas, paredes delgadas, hialinas y septación simple; las hifas esqueléticas, si están presentes son de paredes gruesas de color amarillo a marrón. Las basidiosporas son hialinas a marrón amarillo, usualmente lisas a raramente ornamentadas de paredes finas a anchas, inamiloides, raramente amiloides o dextrinoides. Algunas de las especies de esta familia presentan setas himeniales o hifas setales de paredes muy gruesas y de coloración marrón. El género *Hymenochaete* Lév. parece ser el más primitivo, donde todas las especies tienen setas en el himenio, estos órganos se han ido perdiendo sucesivamente, a medida que los taxa más complejos fueron evolucionando (Ryvarden, 2004). Unas de las características principales para reconocer en campo las especies de esta familia es que los tejidos tienen reacción xantocroica positiva (se tornan oscuros, casi negros) en KOH.

Algunas especies *Phellinus* e *Inonotus* están implicadas en enfermedades de árboles y pinos ya que producen pudrición de médula y raíces. Los basidiocarpos en suelo o en madera muerta o árboles vivos causan pudrición blanca. Los Hymenochaetaceae contienen un grupo de componentes orgánicos denominados estirilpironas que son similares a componentes encontrados en varias familias de plantas y que probablemente forman parte de la defensa contra la infección (Larsson *et al*., 2006). Esta familia es cosmopolita, contiene 27 géneros (Kirk *et al.,* 2008), de los cuales sólo trataremos el género ***Phellinus.***

Género ***Phellinus*** Quélet.

Las especies del género *Phellinus* poseen basidiocarpos pileados a resupinados, perennes a raramente anuales. La superficie del píleo es de color marrón oscuro a negro en especies costrosas, más raramente ocráceo pálido, de hirsuto a glabro, algunas veces surcado o radialmente agrietados en basidiocarpos viejos. El himenóforo es poroide con poros variables, pero principalmente pequeños, de color marrón. El contexto es marrón rojizo oscuro a castaño o marrón amarillento, leñoso, en algunos casos algodonoso. El sistema hifal es dimítico con hifas generativas que presentan septos simples, usualmente hialinas, de paredes delgadas y, raramente, paredes gruesas y marrón dorado; las hifas esqueléticas son amarillentas a marrón, de paredes delgadas a gruesas, inamiloides o dextrinoides en algunas especies. Las hifas setales están presentes o ausentes en el margen. Las esporas son globosas a cilíndricas, hialinas a marrón, de paredes delgadas a gruesas, dextrinoides o inamiloides (Ryvarden, 1991). Todas las especies crecen sobre madera muerta o viva y producen pudrición blanca sobre angiospermas y gimnospermas. Los integrantes de género tienen distribución cosmopolita y se distribuyen en numerosas especies, algo difíciles de distinguir.



Fig. 11.47. *Clathrus archerii* (Berk.) Dring
Fotografías: TEHO

Familia **Schizoporaceae**

Los hongos de esta familia tienen basidiocarpos con forma de repisa y unidos lateralmente al sustrato, planos, incrustados o resupinados. El himenóforo es poroide, con poros pequeños pero algunas veces fusionados, espinosos o lisos por desintegración del himenio. Las basidiosporas son hialinas, blancas o amarillo marrón a oliva o marrón, elipsoides, usualmente lisas, inamiloides. El sistema hifal es monomítico o dimítico, hifas generativas septadas y fibuladas. Pueden ser parásitos de plantas vasculares o saprótrofos. De distribución mundial, se pueden encontrar en una amplio rango de hábitats incluyendo bosques mixtos y de coníferas (Cannon & Kirk, 2007).

La familia Schizoporaceae contiene 14 géneros (Kirk *et al.,* 2008) de los cuales se tratará el ***Hyphodontia*.**

Género ***Hyphodontia*** J. Erikss.

Las especies del género *Hyphodontia* se caracterizan por presentar basidiocarpos resupinados, adnados o efusos, de consistencia suave y fibrosa cuando son frescos. El himenóforo puede ser liso, tuberculado a dentado con dientes pequeños, delgados, cónicos a cilíndricos. Poseen sistema hifal monomítico, con hifas generativas lisas, de paredes delgadas a engrosadas usualmente nodoso-septadas, principalmente ramificadas desde las fíbulas u opuestas a éstas. Las hifas del subículo son algunas veces débilmente dextrinoides y distintamente cianófilas. Cistidios presentes de dos formas, septocistidios al menos capitados y algunas veces incrustados; lagenocistidios o terminaciones hifales cilíndricas y fuertemente incrustadas apicalmente. Las basidiosporas presentan diversas formas, lisas, de paredes delgadas e inamiloides.

Orden **Phallales**

Este clado monofilético es soportado por análisis bayesianos (Hosaka *et al*., 2006). Los hongos de este orden poseen desarrollo angiocárpico y una gran variedad de formas, inicialmente parecen un huevo y al madurar emerge el basidiocarpo como una clava con un seudoestípite, sin anillo pero con volva, con ápice ensanchado como en *Phallus* Junius ex L., enrejado como en *Ileodictyon* Tul. ex M. Raoul, en lengüetas separadas como en *Clathrus* P. Micheli ex L. (fig. 11.47) o falsas trufas

(Protophallaceae), la gleba es gelatinosa y generalmente fétida aunque puede ser inodora o tener olores dulces, excepto en *Gastroporium* Mattir. que posee gleba pulverulenta. Pueden llegar a tener unos 20 cm de alto, ser de consistencia carnosa, fuertemente pigmentados y rojos o ser blancos. El himenóforo es liso o irregularmente doblado, surcado o arrugado. Las basidiosporas son estatismospóricas, pequeñas, elipsoides y lisas (Domínguez de Toledo, 1993).

Los basidiocarpos que se desarrollan en el suelo son epigeos al madurar. La mayoría de los taxa son saprótrofos debido a su hábitat lignícola, pero algunas especies han sido registradas como ectomicorrizas (Hosaka *et al*., 2007). El olor fétido que los caracteriza es vital para la dispersión de sus esporas. Se pueden encontrar en pastizales, bosques de coníferas, en bosques mezclados, paisajes alterados por el hombre. Su distribución es cosmopolita.

Según Kirk *et al.* (2008) en este orden se ubican las familias Claustulaceae y **Phallaceae.**

Familia **Phallaceae**

Los hongos pertenecientes a esta familia son de formas y colores muy diversos y algunas veces ni siquiera es fácil reconocerlos como hongos. Se caracterizan por tener un receptáculo simple, no ramificado y una gleba unida a la parte superior externa del receptáculo. La gleba por lo menos, en algún estado de su desarrollo, es víscida de olor nauseabundo fuerte, importante para la dispersión de sus esporas, ya que atrae moscas y otros insectos que se llevan las masas de esporas en sus extremidades hacia otros lugares. La familia Phallaceae se diferencia de Lysuraceae y Clathraceae en que en estas familias los cuerpos fructíferos poseen receptáculos divididos en largos brazos en los que se encuentra la gleba, en Lysuraceae la gleba tiende a migrar a la cara exterior de los brazos, en Clathraceae está unida sólo al interior de estos (Dring, 1980).

La otra característica importante de la familia Phallaceae es que durante los primeros estadios del desarrollo del cuerpo fructífero presenta forma de huevo, que luego se rompe y se expande y, en algunos casos, desaparece totalmente durante la madurez (Domínguez de Toledo, 1993). Algunas especies de esta familia se consumen en estados inmaduros, cuando todavía están en forma de huevo y no han desarrollado su olor nauseabundo característico. Dos de las especies comestibles más reconocidas de esta familia son *Phallus fragrans* M. Zhang, *Phallus impudicus* L. (FAO, 2004).

Según Kirk *et al*. (2008) esta familia comprende 21 géneros; trataremos el género ***Phallus***.

Género ***Phallus*** Junius ex L.

Los hongos pertenecientes a esta familia producen basidiocarpos que emergen de un huevo subterráneo, característico de la familia, con un receptáculo siempre estipitado generalmente con forma faloide, constituido por un pie no dividido apicalmente, en cuyo extremo se encuentra adherida la gleba en forma externa y olores nauseabundos. Los hongos del género tienen una amplia distribución.

Orden **Polyporales**

Taxonómicamente los Polyporales constituyen un clado complicado y no completamente entendido. Durante muchos años, la mayoría de las especies de Polyporales fueron descritas bajo el género *Polyporus* Fr. (Overholts, 1953), pero hoy *Polyporus* es un género con pocas especies ya que de él se han segregado muchos otros géneros. Estos hongos hacían parte del orden "Aphyllophorales" *s.l.* que agrupaba todos los hongos basidiomicetos himenocetoides que no hacían parte de los Agaricales y aunque siempre fue reconocido como grupo polifilético, es gracias a los estudios actuales que se ha logrado reorganizar y entender las relaciones filogenéticas de él (Volk, 2000).

Los Polyporales forman un grupo de hongos muy diverso y son principalmente descomponedores de materia orgánica. El desarrollo de los basidiocarpos es gimnocárpico y presentan una gran variedad de formas, texturas y tamaños. El himenóforo en este grupo es principalmente tubular como en los hongos del orden Boletales, pero también puede ser lamelar como en el género *Lentinus* Fr. o liso como en especies de la familia Podoscyphaceae. El sistema hifal puede ser monomítico pero en la mayoría de los casos es dimítico o trimítico. Muchos de estos hongos no poseen un estípite bien desarrollado y crecen como una costra sobre el sustrato como es el caso de muchos Corticiaceos o, en algunos casos, poseen estípites más o menos centrales y crecen en la base de los árboles dando la apariencia de crecer en el suelo.

Los Polyporales son un grupo importante en los ecosistemas naturales ya que son descomponedores de madera, participan en el proceso de liberación y reciclaje de nutrientes y son considerados elementos claves en el mantenimiento de la estructura y función de los ecosistemas. La mayoría de estos hongos poseen complejos enzimáticos que incluyen lignina peroxidasa (LiP), manganeso peroxidasa (MnP) y lacasas (Peláez *et al.,* 1995) que les permiten degradar compuestos químicos recalcitrantes como la lignina y los polifenoles de

plantas (Eriksson *et al*., 1990). Los hongos de pudrición blanca remueven la lignina antes o al mismo tiempo que la celulosa, dejando una coloración de un blanco pálido como es el caso de *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. Los hongos de pudrición marrón eliminan los componentes celulíticos de la madera dejando una coloración marrón en el sustrato como resultado de la descomposición y de la lignina modificada (Frankland, 1982; Webster & Weber, 2007). En algunos casos los Polyporales permanecen en el sustrato largos períodos de tiempo, algunas veces hasta cientos de años sobre un mismo árbol, por lo que pueden ser utilizados por otros organismos (Volk, 2000). Algunas especies causan pudrición de árboles vivos y son considerados patógenos.

Muchas especies de Polyporales han sido ampliamente utilizadas en la medicina oriental, incluyendo a *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst. comúnmente llamado reishi, *Polyporus umbellatus* (Pers.) P. Karst. y *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray (maitake) por tener propiedades anticancerígenas y antitumorales o servir como homeostáticos (Hobbs, 1995; FAO, 2004). Algunas especies son utilizadas como comestibles como es el caso de *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, o pollo de la madera y varias especies de *Lentinus* son utilizadas por grupos indígenas de la Amazonía colombiana y brasilera (Franco-Molano *et al.,* 2005). Adicionalmente, estos hongos tienen un gran valor biotecnológico debido a su habilidad para degradar madera (Volk, 2008). Las especies de Polyporales están ampliamente distribuidas y se pueden encontrar en un gran número de ecosistemas terrestres.

Las especies de este orden producen cuerpos fructíferos estipitados, pileados y resupinados; con transiciones efuso-reflexos; anuales y poco perennes. El píleo es glabro o cubierto con algún tipo de pelo; cuando glabro puede ser opaco o brillante, en algunas especies es primero brillante y más o menos liso, pero con el tiempo se endurece, se raja y se vuelve opaco. Su contexto es homogéneo, en algunas especies de consistencia doble (color o consistencia diferente). El himenóforo es poroide, laberintiforme, lamelado o hidnoide. Las esporas son de tamaño, forma y tipo variable según el género, usualmente son de pequeñas a medianas, pared delgada, hialinas, inamiloides y lisas, algunas son elipsoides y globosas con ornamentaciones, amiloides o dextrinoides; truncadas en cuerpos fructíferos perennes. El sistema hifal puede ser trimítico, dimítico o monomítico. La ocurrencia de los cistidios es variable (Ryvarden, 1991).

Las especies de este orden son cosmopolitas y se encuentran en todos los continentes y en la mayoría de zonas climáticas (Ryvarden, 1991). Todas las especies son saprótrofas, la mayoría de ellas de madera. Por lo tanto, se encuentran típicamente en árboles vivos o moribundos o en madera muerta caída.

Ségun Kirk *et al.* (2008) en este orden se ubican 13 familias. Trataremos las familias **Ganodermataceae**, **Meruliaceae** y **Polyporaceae.**

Familia **Ganodermataceae**

Los integrantes de la familia están ampliamente distribuidos y son abundantes en los trópicos. Estos hongos son lignícolas, causan pudrición blanca en el sustrato sobre el que están creciendo. Los basidiocarpos son anuales a perennes, pileados, algunas veces estipitados. Píleo velutinoso a glabro, de color amarillo, marrón o negro, opaco o lacado, con o sin cutícula. El himenóforo es tubular, con poros pequeños a grandes, tubos algunas veces estratificados. Sistema hifal dimítico o trimítico, con hifas generativas fibuladas, algunas veces difíciles de encontrar; las hifas esqueléticas no ramificadas o arboriformes están presentes en todas las especies. Las esporas son elipsoides a globosas y de paredes dobles, con la pared externa lisa y la pared interna verruculosa a ornamentada o con columnas, engrosada y generalmente coloreada (Ryvarden, 2004).

En la familia Ganodermataceae se ubican cuatro géneros (Kirk *et al.,* 2008) de los cuales trataremos: ***Amauroderma*** y ***Ganoderma***.

Género ***Amauroderma*** Murrill.

Es un género tropical, cuyas especies se caracterizan por producir basidiocarpos anuales a perennes, central a lateralmente estipitados (fig. 11.48), creciendo solitarios o en grupos pequeños. El píleo es de consistencia coriácea, corchosa o leñosa, redondeado, dimidiado o reniforme, cóncavo, umbilicado a fuertemente infundibuliforme; la superficie del píleo puede presentar colores variados desde beige, ocráceo, marrón hasta casi negro, puede ser finamente tomentosa o glabra, opaca o brillante. La superficie de los poros es blanca u ocrácea cuando está fresca y se oscurece tornándose negra o marrón cuando se seca. Los poros son redondos o angulares, medianos a pequeños, tubos raramente estratificados. Contexto blanco a ocráceo o marrón oscuro. El sistema hifal es dimítico, con hifas generativas de paredes delgadas, hialinas a marrón dorado, hifas esqueléticas arboriformes a raramente no ramificadas, hialinas a marrón, inamiloides, algunas dextrinoides. Las basidiosporas son hialinas a amarillo pálido, subglobosas a cilíndricas, bitunicadas con la pared interior finamente asperulada, uniformemente anchas. Cistidios ausentes (Ryvarden, 2004).



Fig. 11.48. *Amauroderma* sp.
Fotografía: TEHO

Los integrantes del género habitualmente parasitan raíces de árboles vivos, los basidiocarpos se producen, por lo general, cuando el hospedero está muerto. La distribución es amplia y posee una gran cantidad de especies tropicales. Estos hongos producen pudrición blanca.

Género ***Ganoderma*** P. Karst.

Se diferencia de *Amauroderma* por las esporas truncadas. La mayoría de las especies nacen sobre madera muerta mientras que *Amauroderma* crece en el suelo. Microscópicamente los dos géneros son similares. Las especies producen basidiocarpos anuales o perennes, estipitados a sésiles. La superficie del píleo está formada por una cutícula engrosada opaca o brillante y lacada formada por un himenodermo de células terminales claviformes. El contexto es de color crema a marrón oscuro, de consistencia suave o corchosa a fibrosa. El himenóforo está formado por tubos en capas o uniestratificado; tubos pálidos a marrón violáceo; los poros son crema, cambiando a marrón al maltratarse, regulares en forma, 4-7 por mm. El estípite, cuando está presente, es central a lateral. El sistema hifal es dimítico, con hifas generativas fibuladas y las hifas esqueléticas hialinas a marrón, no septadas, algunas veces con ramificaciones largas. Las basidiosporas son amplias a estrechamente elipsoides con poro germinal y ápice truncado, con dos paredes: el exosporio hialino, separado por columnas o crestas sinuosas del endosporio que es de color marrón. Cistidios ausentes (Ryvarden, 2004).

Las especies de *Ganoderma* causan pudrición blanca en madera viva o muerta. El género con distribución cosmopolita comprende 250 especies y la mayoría de ellas son tropicales (Kirk *et al.,* 2008).

Familia **Meruliaceae**

Los basidiocarpos en la familia Meruliaceae, son persistentes, dimidiados, en forma de repisa, más o menos adheridos al sustrato o incrustados, resupinados a reflexos. En esta familia predominan los géneros corticioides, pero incluye algunos poliporos. El himenóforo, expuesto en la superficie, presenta espinas o es irregularmente surcado o arrugado, liso a seudoporoso. El sistema hifal es monomítico. Los cistidios son del tipo leptocistidio. Las basidiosporas son hialinas, elipsoidales, generalmente lisas, inamiloides. Gloeocistidios algunas veces presentes. Los hongos de las especies de esta familia son saprótrofos, crecen sobre madera en descomposición y están ampliamente distribuidos. La familia incluye subclados bien soportados, cubriendo la mayoría de las especies de *Phlebia* Fr. y géneros con basidiocarpos similares (Larsson, 2007).

Esta familia es numerosa y comprende 47 géneros de los cuales trataremos ***Phlebia*** y ***Podoscypha.***

Género ***Phlebia*** Fr.

Este género contiene especies que forman basidiocarpos de consistencia cartilaginosa a subgelatinosa, se diferencia por la presencia de un himenóforo dentado, espinoso o reticulado. Microscópicamente, su sistema hifal es monomítico; hifas de paredes delgadas o gruesas, lisas, usualmente nodoso-septadas con o sin una matriz gelatinosa. Los basidios se ubican en una palisada densa (Larsson, 2007). El género tiene una amplia distribución y sus miembros son descomponedores de madera.

Género ***Podoscypha*** Patouillard.

Está compuesto por especies que tienen una estructura más o menos compleja. Los basidiocarpos son lateralmente estipitados a infundibuliformes con una consistencia más o menos coriácea, particularmente cuando están secos. En el campo, los basidiocarpos pueden ser blancos a ligeramente marrones rojizos, llegando a ser totalmente marrones rojizos con la edad o al secarse. La cutícula está bien desarrollada y compuesta de hifas de paredes gruesas con pigmentos localizados en sus paredes. Las hifas generativas presentan paredes delgadas, ramificadas y con fíbulas; las hifas esqueléticas tienen paredes gruesas. Los gloeocistidios provienen de las hifas generativas y se proyectan en la superficie del estípite, del píleo y del himenio (Welden, 1966).

Familia **Polyporaceae**

Los hongos de la familia Polyporaceae producen cuerpos fructíferos anuales que crecen solitarios, fasciculados o gregarios. Pueden estar adheridos directamente al sustrato o ser estipitados central o lateralmente. Se pueden encontrar hongos con el píleo liso, escamoso o finamente tomentoso pero después glabro; son coloreados con tonos marrón y, cuando están viejos, algunas veces púrpura. La consistencia es suave cuando son frescos y duros cuando están secos. Himenóforo poroide, aunque en el género *Lentinus* Fr. es lamelado; los poros son enteros, redondeados a angulares, pequeños a grandes y su superficie blanca a crema. El contexto es blanco. El estípite es glabro a finamente tomentoso, de color marrón claro o fuerte a negruzco; la superficie es lisa o longitudinalmente fibrilosa. El sistema hifal es dimítico, con hifas generativas hialinas de paredes delgadas, fibuladas; las hifas de unión son arboriformes a dendriformes con ramificaciones largas terminando en punta. Las esporas son cilíndricas, de paredes delgadas, hialinas, lisas, inamiloides. No presentan cistidios. Estos hongos crecen sobre madera en descomposición o son parásitos de árboles vivos y producen pudrición marrón o blanca (Ryvarden, 1991).

Según Kirk *et al*. (2008) en esta familia se ubican 92 géneros; describiremos los géneros: ***Lentinus, Polyporus, Pycnoporus*** y ***Trametes.***

Género ***Lentinus*** Fr.

El género *Lentinus* fue creado por Fries y publicado válidamente e incluido en el orden Agaricales, en 1825. Algunos estudios moleculares han sugerido que *Lentinus* está más relacionado con Polyporaceae que con Agaricales (Hibbett & Vilgalis, 1993). En general, los basidiocarpos de *Lentinus* pueden ser extremadamente variables, de consistencia membranosa cuando son jóvenes a correosa al madurar. La superficie varía de fibrilosa, villosa a escuamulosa, de color beige a tonos marrón oscuro. Pueden ser estipitados o no, con estípite central o excéntrico. El himenóforo es lamelar, con lamelas decurrentes, con el margen ligeramente aserrado. Algunas veces presentan anillo. Microscópicamente el sistema hifal es dimítico consistiendo de hifas generativas no infladas con fíbulas y frecuentemente hifas esqueleto-ligativas muy largas, sin septos, generalmente no ramificadas, de paredes engrosadas. Una característica propia de este género y otros géneros de Polyporaceae es la presencia de ***pegs*** hifales, que son estructuras compuestas por fascículos de hifas no ramificadas que se proyectan desde la superficie del himenio. Adicionalmente, el género puede presentar otras estructuras estériles como metuloides, gloeocistidios, esqueletocistidios y queilocistidios. Las basidiosporas son cilíndricas, de paredes delgadas, hialinas y lisas, inamiloides y no dextrinoides. Este es un género principalmente tropical, descomponedor de materia orgánica. Algunas especies de *Lentinus* son utilizadas en la alimentación (FAO, 2004; Franco-Molano, 2005).

Género ***Polyporus*** Fr.

En el género *Polyporus*, los basidiocarpos varían de flabeliformes con un reducido estípite lateral (grupo *Favolus*) a centralmente estipitados (Grupo *Polyporellus*) y se pueden encontrar creciendo solitarios, gregarios o cespitosos. La superficie del píleo puede ser lisa, escamosa o finamente tomentosa es especímenes jóvenes y glabra con la edad; la coloración varía desde tonos marrón claro a oscuro o negruzco. El himenóforo es poroide, con el tamaño de los poros muy variable, de redondos a angulares, con una coloración que varía de blanca a crema. El contexto es blanco. Microscópicamente se caracterizan por poseer un sistema hifal dimítico con hifas generativas de paredes delgadas, hialinas, fibuladas e hifas de unión, arboriformes a dendriformes con ramificaciones largas, generalmente dicotómicas con ápices puntudos o en forma de látigo. Las basidiosporas son cilíndricas, rectas o curvas, de paredes delgadas, lisas e inamiloides. Estos hongos crecen sobre madera muerta en descomposición (Núñez & Ryvarden, 1995).

Género ***Pycnoporus*** P. Karst.

Los basidiocarpos de este género son sésiles, efuso-reflexo o dimidiados; el color del píleo es rojo-naranja fuerte en especímenes jóvenes y en especímenes muy maduros el color tiende a palidecer. El himenóforo es poroide: poros concoloros con la superficie del píleo, circulares a angulares, de tres a cuatro poros por milímetro. El contexto es naranja rojizo, coriáceo. Microscópicamente se caracterizan por presentar un sistema hifal trimítico; las hifas generativas presentan fíbulas. Las esporas son cilíndricas, hialinas, de pared lisa, inamiloides en reactivo de Melzer. No presenta cistidios. Los integrantes del género son cosmopolitas y causan pudrición blanca en madera muerta, raramente en coníferas. *Pycnoporus sanguineus* (fig. 11.49) está ampliamente distribuido en el trópico y subtrópico (Núñez & Ryvarden, 2001). Se ha demostrado que *P. sanguineus* produce un pigmento, la **cinabarina**, de color naranja que posee actividad antimicrobiana (Samnia *et al*., 1998).



Fig. 11.49. *Pycnoporus sanguineus* (L.) Murrill
Fotografía: TEHO

Género ***Trametes*** Fr.

Presenta cuerpos fructíferos pileados, sésiles, dimiados a flabeliformes, de hábito solitario o imbricado y consistencia dura o flexible. El píleo puede presentar superficie glabra, velutinosa, tomentosa o híspida, de colores variados, usualmente con zonaciones. Himenóforo poroide; poros de color blanco, crema a gris pálido. El contexto es blanco crema, con una línea oscura en algunas especies. El sistema hifal es trimítico, con hifas generativas hialinas y fíbuladas; las hifas esqueléticas son rectas de pared gruesa. Los cistidios están ausentes pero en algunas especies hay presencia de terminaciones hifales acuminadas que penetran el himenio. Las esporas son elipsoides a alantoides, hialinas de pared delgada e inamiloides. Es un género que presenta distribución amplia y causa pudrición blanca en madera muerta (Núñez & Ryvarden, 2001).

Orden **Russulales**

El orden Russulales es uno de los principales linajes de los "Homabasidiomycetes" dilucidados recientemente por datos moleculares (Miller *et al.,* 2006). Este grupo monofilético incluye 13 clados, once de ellos son aceptados actualmente como familias (Larsson, 2007).

El orden es morfológicamente muy diverso e incluye una gran variedad de basidiocarpos: resupinados, discoides, efuso-reflexos, clavarioides, pileados o gasteroides y con himenóforo liso, poroide, hidnoide, lamelado a laberintiforme. Los gloeocistidios presentan contenidos aldehídicos, característicos de este orden (Larsson, 2007). Funcionalmente, las especies de hongos de este orden son saprótrofas pero otras son ectomicorrizas, parásitas de raíces o simbiontes de insectos. La distribución de los hongos pertenecientes al orden es cosmopolita (Kirk *et al.* 2001).

En este orden según Miller *et al.* (2006) se ubican 12 familias, de las cuales trataremos:

Albatrellaceae
Auriscalpiaceae
Bondarzewiaceae
Russulaceae
Stereaceae

Familia **Albatrellaceae** Nuss

Esta familia está compuesta por géneros con poros como *Albatrellus* Gray y *Polyporoletus* Snell, algunos taxa gastroides y corticioides (Larsson, 2006; Miller *et al.,* 2006). Basidiocarpos estipitados, pileados, unidos lateralmente o incrustados en el sustrato. Píleo plano, algunas veces depreso o cóncavo; superficie con escamas o no. Himenóforo tubular, decurrente. Basidiosporas más o menos esféricas a elipsoides, hifas no fibuladas. Estos hongos, saprótrofos y ectomicorrízicos, tienen amplia distribución (Kirk *et al*., 2001).

En esta familia se ubican siete géneros (Kirk *et al.,* 2008); de los cuales sólo trataremos a ***Albatrellus.***

Género ***Albatrellus*** Gray

Basidiocarpos carnosos, central o excéntricamente estipitados. Himenóforo poroide. Sistema hifal monomítico compuestos de hifas generativas con septos simples y/o fíbulas, algunas veces infladas, amiloides o inamiloides; hifas oleíferas algunas veces presentes, sin cistidios. Basidiosporas lisas, elipsoides, hialinas y amiloides o inamiloides (Ryvarden, 1980).

Familia **Auriscalpiaceae**

En esta familia se forman basidiocarpos efuso o efuso-reflexos (*Gloiodon*), pileado con o sin estípite (*Auriscalpium*), o resupinados (*Dentipratulum*); superficie glabra o tomentosa a híspida cuando son jóvenes. Himenóforo aculeado, dentado o lamelado, en algunos casos con lamelas (Lentinellaceae) lacerado-dentadas. Contexto firme a suave, blanco a marrón, en algunos casos en la parte superior del píleo presentan una línea negra, o enteramente consistente de un tomento negro debido a la extensión de hifas generativas y esqueléticas. Esporas blancas en masa, subglobosas a elipsoides, ligeramente espinuladas, verrucosas o lisas, hialinas, amiloides. Gloeocistidios presentes. Estos hongos crecen sobre madera en descomposición, principalmente en árboles muertos o ramas caídas. La familia, ampliamente distribuida, consta de seis géneros (Kirk *et al.,* 2008). Trataremos el género ***Auriscalpium***.

Género ***Auriscalpium*** Gray.

En las especies de este género se producen cuerpos fructíferos pileados, estipitados, solitarios. Los píleos son orbiculares, plano-convexos o depresos en el centro, lisos a radialmente rugulosos, generalmente glabros ligeramente brillantes, marrón oscuro con algunas sombras rojizas; presentan una pequeña protuberancia cerca al margen, con estriaciones radiales muy finas; margen incurvado (en condiciones secas), crenulado o con espinas. El estípite es central a ligeramente excéntrico, sólido, curvado en la parte baja, ensanchándose hacia arriba, híspido particularmente hacia la base, surgiendo de un subículo lanoso, concoloro y con incrustaciones de arena. El himenóforo está cubierto de espinas de hasta unos 7 mm de longitud, decurrentes, apretadas, subuladas (con ápices en forma de puntas no muy finas); espinas en distintos tonos de marrón. Contexto del píleo suave y esponjoso a coriáceao, de blanco a marrón, en algunas especies cubierto por una acícula dura negruzca. La esporada es de color blanco. Las esporas son subglobosas a elipsoides, ligeramente espinosas a verrugosas o lisas, amiloides, hialinas en KOH. Los basidios son clavados, con cuatro esterigmas y fíbulas basales. El sistema hifal es monomítico o dimítico, compuesto por hifas generativas y esqueléticas; hifas oleaginosas o aceitosas poco evidentes. Gloeocistidios numerosos, generalmente fusiformes y de pared delgada (Geesteranus, 1978).

Los cuerpos fructíferos de este género se encuentran en piñuelas de Gymnospermas, entre Gramíneas o entre el musgo (Geesteranus, 1978). Estos hongos poseen una distribución amplia (Kirk *et al*., 2008), que incluye Asia, Oceanía, Europa, el oeste y el este de América del Norte y América Central (Geesteranus, 1978; Petersen & Cifuentes, 1994).

Familia **Bondarzewiaceae**

Esta familia se caracteriza por formar basidiocarpos generalmente anuales, flablelados, himenóforo liso, dentado espinoso o poroide; esporas globosas, elipsoides a casi cilíndricas, generalmente ornamentadas, pared delgada o gruesa, amiloides. Hifas fibuladas o no. Estos hongos causan pudrición blanca, pueden ser micorrizas pero también patógenos de raíces (Miller *et al*., 2006). De los ocho géneros de esta familia (Kirk *et al.,* 2008) trataremos a ***Bondarzewia*** y ***Wrightoporia.***

Género ***Bondarzewia*** Singer.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos anuales, central a lateralmente estipitados o sésiles. Píleo solitario a imbricado, flabeliforme a semicircular; superficie ocrácea a marrón purpúrea, finamente tomentosa, estrigosa a glabra. Contexto blanco o amarillo claro, rígido-carnoso a duro cuando seco. Tubos de hasta 2 cm de largo concoloros y continuos con el contexto, a veces decurrentes en el estípite. Los poros son de color blanco a crema, circulares a angulares, de 1-3 por milímetro. Estípites cortos y robustos. Sistema hifal dimítico; hifas generativas con septos simples; hifas esqueléticas hialinas con pocas ramificaciones; hifas laticíferas presentes en la trama. Basidios clavados, grandes, de 40-55 µm x 8-12 µm, con cuatro esterigmas. Cistidios ausentes. Las esporas son globosas a subglobosas, hialinas, ornamentadas con puentes cortos e irregularmente dispuestos, amiloides (Núñez & Ryvarden, 2001).

Las especies de este género causan la pudrición blanca de médula de raíz y yemas de coníferas y maderables vivos, se ha reportado su presencia en regiones templadas y tropicales (Núñez & Ryvarden, 2001).

Género ***Wrightoporia*** Pouzar.

Las especies de este género forman basidiocarpos resupinados o ampliamente efusos, suaves o duros, algunas veces con rizomorfos en la superficie inferior. Himenóforo poroide de color crema a ocráceo; poros redondeados a irregulares, de 2-6 por mm, disepimentos delgados a gruesos; contexto muy delgado. Sistema hifal dimítico, con hifas generativas fibuladas de paredes delgadas, hifas esqueléticas dominantes, de paredes engrosadas y dextrinoides. Cistidios ausentes. Las basidiosporas son ampliamente elípticas, pequeñas, lisas o con pequeñas verrugas, de paredes gruesas a delgadas, amiloides. Género de amplia distribución. Este género se distingue por la combinación de esporas amiloides e hifas esqueléticas dextrinoides. Podría confundirse con *Anomoporia* Pouzar, pero éste tiene sistema hifal monomítico. Otros géneros con esporas amiloides son *Amylonotus* Ryvarden y *Bondarzewia* pero estos tienen esporas ornamentadas y los basidiocarpos son pileados y tienen sistemas hifales diferentes (Ryvarden, 1980; CBS, 2003).

Familia **Russulaceae**

Los análisis de Larsson & Larsson (2003) muestran que el antecesor de los géneros agaricoides *Russula* y *Lactarius,* probablemente sea un hongo con características de corticioide. La familia incluye miembros con una gran diversidad de basidiocarpos, desde resupinados, a gasteroides, pileados con himenóforos lamelados a poroides que pueden ser blancos o tener coloraciones brillantes que incluyen tonos rojizos, amarillos, verdes y azules.

Una sinapomorfía entre los Russulaceae de himenóforo lamelado y laberintiforme es la presencia de esferocistos formando una trama himenoforal heterómera, la presencia de estas células hace que estos hongos sean muy frágiles y se degraden rápidamente. Los esferocistos aparecen en este grupo de hongos pero no se encuentran en ningún otro clado dentro de Russulales (Miller *et al*., 2006). Los hongos del género *Lactarius* producen látex que puede observarse al cortar los basidiocarpos (fig. 11.50) o tener aromas agradables como a nuez, *Lactarius glyciosmus* (Fr.) Fr. o a curry, *L. camphoratus* (Bull.) Fr. Las basidiosporas son blancas en masa, ornamentadas, hialinas, amiloides. Sus hábitos incluyen ectomicorrizas (*Russula, Lactarius*) y especies descomponedoras de madera (Miller *et al.,* 2006). La familia, de amplia distribución, está compuesta por 1243 especies (Kirk *et al,* 2008). Varias especies de *Russula* y *Lactarius* son comestibles: *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr., *R. delica* Fr., *R. virescens* (Schaeff.) Fr., *Lactarius indigo* (Schwein.) Fr. (Mata *et al.,* 2003; Franco-Molano *et al*., 2000; FAO, 2004)

En esta familia según Kirk *et al.* (2008) se ubican 5 géneros, se tratará el género ***Russula***.

Género ***Russula*** Pers.

Este género monofilético, incluye especies con basidiocarpos muy llamativos (la palabra *Russula* se deriva del latín *russus* que significa rojo) (fig. 11.51), algunos comestibles y muy difíciles de identificar. En general los basidiocarpos son grandes, con la superficie de colores fuertes (blanco, amarillo, verde, rojo, púrpura o negro). Las lamelas son rectas, apretadas y varían de blanco a *beige*. Esporas ornamentadas con pequeñas espinas, amiloides. Existen cerca de 750 especies en el mundo, ampliamente distribuidas y ectomicorrízicas (Kirk *et al.,* 2001; Webster & Weber, 2007).



Fig. 11.50. *Lactarius indigo* (Schwein.)
Fotografía: TEHO



Fig. 11.51. *Russula* sp.
Fotografías: TEHO

Familia **Stereaceae**

La familia está compuesta por especies con cuerpos fructíferos corticioides planos, discoides a efuso-reflexos e himenóforo liso, tuberculado o rugoso. Muchas especies poseen acantohifidios, o estructuras himeniales más o menos prominentes como cistidios. *Stereum* Hill ex Pers. *y Aleurodiscus* Rabenh. ex J. Schröt, son los géneros con el mayor número de especies, ambos dominados por hongos que se desarrollan en ramas muertas o aún unidas a árboles en sitios expuestos. Los acantohifidios sirven probablemente como protección contra la desecación (Larsson, 2007). El sistema hifal es dimítico y raramente trimítico y se diferencia formando una cutícula pubescente a hirsuta. Himenio formado por hifas con septo simple, paredes gruesas y cistidios. Causan pudrición blanca en madera dura o coníferas. Las esporas y los tejidos de este grupo son muchas veces amiloides (Miller *et al*., 2006). La familia tiene 124 especies distribuidas en 22 géneros (Kirk *et al.*, 2008), de estos trataremos los géneros ***Aleurodiscus*** y ***Stereum.***

Género ***Aleurodiscus*** Rabenh. ex Schöt.

Las especies de este género producen cuerpos fructíferos de apariencia variable, cupulados, corticioides o

esteroides, de margen variable pues en algunas especies está delimitada y en otras no muy diferenciada. Las esporas son amiloides, lisas u ornamentadas, pequeñas a grandes. Muchas especies presentan sistema hifal monomítico y unas pocas presentan hifas esqueléticas en el subículo. Los basidios varían en tamaño de medianos a grandes, con cuatro esterigmas prominentes. Los elementos estériles pueden ser **acantófisis** que son cistidios botriosos, clavados o coraloides con espínulas en la superficie, o **dendrohifidios** que son parafísis o cistidios simples o ramificados, provistos de ornamentaciones a manera de espinas en parte o la totalidad de estos (Núñez & Ryvarden, 1997; Ulloa & Hanlin, 2006).

Las especies de este género ocasionan pudrición blanca sobre troncos de árboles de madera dura y Gymnospermas; su distribución es cosmopolita (Núñez & Ryvarden, 1997).

Género ***Stereum*** Hill ex Pers.

Los hongos de este género forman basidiocarpos que crecen sobre tocones y ramas caídas. La mayoría de especies poseen hifas laticíferas especializadas (sanguinolentas) que se extienden desde el contexto hasta el himenio, de paredes gruesas y se interpretan como hifas esqueléticas homólogas a los gloeocistidios de otros miembros del clado russuloide. Este género es de amplia distribución (Webster & Weber, 2007).

Orden Sebacinales

Orden basal de los "Hymenomycetes", se caracterizan por tener basidios septados longitudinalmente (heterobasidios) y parentosoma imperforado. Cistidios y fíbulas ausentes. Algunas especies forman basidiocarpos macroscópicamente visibles, otro grupo posiblemente perdió los basidiomas. La identificación de las especies de este grupo se realiza generalmente con análisis de ADN. Los miembros de este orden son micorrizas de plantas como Ericaceas, orquídeas y helechos. Las especies cultivadas poseen hifas monilioides (Moncalvo *et al*., 2006; Selosse *et al*., 2007).

Según Kirk *et al*. (2008) en este orden sólo se ubica la familia **Sebacinaceae.**

Familia Sebacinaceae

Los integrantes de esta familia se caracterizan por formar basidiocarpos pustulosos a continuos, resupinados, incrustados, erectos, simples a coraloides, flabelados a infundibuliformes, de consistencia suave, gelatinosa a cartilaginosa o coriácea. Sistema hifal monomítico formado por hifas de color marrón, sin fíbulas, septos con doliporo y parentosoma continuo. Basidiosporas ampliamente ovoides, cilíndricas, curvadas o alantoides, que en la mayoría de las especies germinan por repetición. Especies micorrízicas o lignícolas, de amplia distribución.

De los ocho géneros ubicados en esta familia (Kirk *et al*., 2008) trataremos el ***Sebacina***.

Género ***Sebacina*** Tul. & C. Tul.

Las especies de éste género están ampliamente distribuidas y forman basidiocarpos con una amplia variación morfológica, pueden ser resupinados o incrustados, algunas veces con lóbulos libres, textura coriácea a gelatinosa; himenóforo liso a ondulado. Basidios septados, cada célula formada por un epibasidium tubular que puede ser largo y tortuoso, gloeocistidios ausentes, presente en el género *Bourdotia* (Bres.) Bres. & Torrend, hifas sin fíbulas, basidiosporas blancas en masa, germinando por repetición y por producción de conidios (Ervin, 1957).

Orden Trechisporales

El orden, con una sola familia, está compuesto por hongos corticioides principalmente, algunos con himenóforo poroide (Larsson, 2007). El tipo nutricional no es muy conocido pero muchas de las especies ocurren sobre madera descompuesta o en el suelo con materia en descomposición, es posible que al menos algunas especies vivan saprótrofas en el suelo o en interacción con plantas (Larsson, 2007).

Familia Sistotremataceae

Los integrantes de la familia, con ocho géneros y 120 especies (Kirk *et al.,* 2001), tienen una distribución amplia y forman basidiocarpos resupinados a pileados, raramente estipitados, frágiles, gelatinosos o cerosos. Himenóforo espinoso, liso, venoso o poroide. Sistema hifal monomítico formado por hifas infladas en los septos, fibuladas. Cistidios presentes o no. Basidios uniformes, piriformes o clavados, con constricciones en la parte media, con hasta 12 esterigmas. Basidiosporas hialinas, lisas, inamiloides (Cannon y Kirk, 2007).

Género ***Sistotrema*** Fries.

Las especies de este género se caracterizan por tener basidios uniformes con 6-8 esterigmas e hifas con contenidos oleosos y generalmente fibuladas. Los basidiocarpos pueden ser resupinados o pileados. Himenóforo liso, dentado o poroide. El sistema hifal monomítico, hifas generalmente de paredes delgadas, lisas, con septos nodosos, algunas veces con los septos ampuloides, cistidios presentes o ausentes. Las basidiosporas son de varias formas, lisas, de paredes delgadas, inamiloides. Algunas veces la gran variabilidad morfológica dentro de las especies ha causado problemas para los taxónomos (Hallenberg, 1984).

CLASE **DACRYMYCETES**

Los Dacrymycetes son hongos saprótrofos que producen la pudrición marrón de la madera degradando la celulosa y hemicelulosa y cambiando, en algunos casos, la estructura de la lignina. Los basidiocarpos son pequeños, gelatinosos o cerosos, de color amarillo o anaranjado debido a pigmentos carotenoides y su forma es variada; se encuentran principalmente en ramas muertas. Tienen basidios en forma de tenedor (heterobasidios), carecen de fíbulas y el septo doliporo está rodeado de un parentesoma sin perforar (Wells & Bandoni, 2001; Webster & Weber, 2007).

Esta clase presenta sólo un orden, Dacrymycetales, una familia Dacrymycetaceae y nueve géneros. El género tipo es *Dacrymyces* Nees. Otros géneros de esta clase son *Dacryopinax* G. W. Martin, *Calocera* (Fr.) Fr. y *Guepinopsis* Pat. (Hibbett *et al.,* 2007).

CLASE **TREMELLOMYCETES**

Este grupo está formado por hongos dimórficos y algunas especies se caraterizan por presentar cuerpos fructíferos gelatinosos y translúcidos que probablemente constituyan una condición plesiomórfica dentro de los Agaricomycotina, o porque el parentesoma tiene forma de saco. Los Tremellomycetes incluyen micoparásitos y patógenos de mamíferos y aunque muchos se han cultivado, no se sabe hasta qué punto son capaces de funcionar como saprótrofos en la naturaleza (Hibbett, 2006).

Esta clase incluye tres órdenes: **Cystofilobasidiales**, **Filobasidiales** y **Tremellales**, que se describen a continuación (Hibbett *et al.,* 2007).

Orden Cystofilobasidiales

Familia Cystofilobasidiaceae

El orden descrito por Fell *et al.* (1999) para incluir levaduras con holobasidios y teliosporas, incluye hongos heterotálicos u homotálicos secundarios caracterizados porque los septos de las hifas presentan doliporo pero carecen de parentesoma. La pared celular contiene xilosa. Los miembros de este grupo asimilan el D Glucoranato, nitritos, nitratos y *myo*-inositol. La coenzima Q tiene ocho o diez isoprenos y las secuencias 25S y 18S del rDNA indican monofilia de este orden dentro de los Tremellomycetes (Cannon & Kirk *et al.,* 2007). En este orden sólo se ubica la familia Cystofilobasidiaceae, que comprende nueve géneros (Kirk *et al*., 2008) de los cuales trataremos ***Cystofilobasidium*** e ***Itersonilia***.

Género ***Cystofilobasidium*** Oberwinkler & Bandoni.

Las especies de este género se caracterizan por producir colonias de color naranja, salmón o canela debido a la presencia de pigmentos carotenoides. La reproducción asexual se realiza por gemación polar de células haploides o diploides y no se forman balistoconidias. Aunque se pueden producir seudohifas, el verdadero micelio, fibulado o afibulado, sólo se produce durante la reproducción sexual. Los septos del micelio carecen de parentesoma. En el micelio del estado teleomórfico, se producen probasidios o teliosporas intercalares, globosas y de pared pigmentada, que germinan formando holometabasidios piriformes, delgados tubulares o cortos con basidiosporas terminales sésiles. En este género hay especies homo y heterotálicas (Kwon-Chung, 1998*a*).

Este grupo puede hacer o no fermentación. El D-Glucoranato, *myo*-inositol y los nitratos son algunas veces asimilados y en algunos casos se producen compuestos similares al almidón. Las reacciones al azul B de diazonio y a la ureasa son positivas. Se produce CoQ 9 o 10 y la xilosa se presenta en todas las células hidrolizadas (Kwon-Chung, 1998*a*).

Cystofilobasidium capitatum (Fell, I.L. Hunter & Tallman) Oberw. & Bandoni, es la especie tipo y *C. bisporidii*

(Fell, I.L. Hunter & Tallman) Oberw. & Bandoni, *C. lari-marini* (Saëz & T.L. Nguyen) Fell & Tallman y *C. ferigula* J.P. Samp., Gadanho & R. Bauer, son algunas de las especies del género.

Género ***Itersonilia*** Derx.

El género se caracteriza porque el micelio es hialino, septado y dicariótico o muy raramente monocariótico. Las fíbulas se presentan en la fase dicariótica pero en la fase monocariótica se pueden observar fíbulas incompletas. Los septos poseen doliporo pero carecen de parentesomas. Las hifas infladas o células esporógenas son globosas, subglobosas piriformes u ovoides, solas o agrupadas, terminales o intercaladas y tienen pared delgada o de alguna manera engrosada. Las blastoconidias que se forman por germinación de la célula esporógena o como blastoconidias secundarias, tienen simetría bilateral, y su forma puede ser lunada a subpiriforme y su germinación da lugar a los apresorios. Las clamidosporas se presentan sólo algunas veces y la fase monocariótica es en forma de levadura. Este grupo no fermenta azúcares y la reacción al azul B de diazonio y a la ureasa son positivas; todas las células hidrolizadas presentan xylosa y la mayor ubiquinona que tiene es la Q-9 (Boekhout, 1998*a*). *Itersonilia perplexan* es la especie tipo. Las especies de *Itersonilia* que habitan en la filosfera y las cepas dicarióticas son patógenas de plantas como el *Chrysantemum.* En Colombia se ha encontrado afectando *Gerbera*, *Chrysantemum* y *Rosa* (Martha Arboleda, comunicación personal-abril 2011. Laboratorio Agrodiagnóstico).

Orden Filobasidiales

Familia Filobasidiaceae

Género ***Filobasidium*** Olive.

Este orden y familia sólo comprende un género, cuyas especies se caracterizan por presentar células esféricas, ovoides, elipsoides o elongadas y su reproducción asexual ocurre por gemación de estas células. Forma seudomicelio y micelio verdadero; en medio sólido las colonias son blancas, crema o rosado pálido y con frecuencia mucoides. La reproducción sexual es heterotálica y después del apareamiento, el micelio produce holometabasidios pero no hay producción de basidiocarpos. Las basidiosporas son sésiles y se producen en el ápice del metabasidio en forma verticilada con la apariencia de una flor cuando se observa apicalmente. Presentan fíbulas y los septos doliporos, pueden o no tener parentesoma (Kwon-Chung, 1998*b*).

Este grupo puede fermentar. El D-Glucuronato, *myo*-inositol y los nitratos son algunas veces asimilados y producen compuestos similares al almidón. Las reacciones al azul B de diazonio y a la ureasa son positivas. Produce Co Q 9 o 10 y en hidrolizados de células enteras se presenta xilosa (Kwon-Chung, 1998*b*).

Existen varias especies de las cuales nombraremos *Filobasidium floriforme* Olive, que representa la especie tipo. Otras especies presentan fases asexuales en diferentes géneros anamórficos, como *F. capsuligenum* (Fell, Statzell, I.L. Hunter & Phaff) Rodr. Mir cuyo anamorfo es *Candida japonica* Diddens & Lodder y *F. guttulatum* Kwon-Chung cuyo anamorfo es *Cryptococcus unigut-tulatus* (Wolfram & Zach) Phaff & Fell (Kwon-Chung, 1998*b*).

Orden Tremellales

Por estudios de ADNr se postula que son un grupo distinto que se separó en forma temprana del linaje de los "hymenomycetes". Los hongos pertenecientes a este orden se caracterizan en su mayoría por tener basidios tremeloides con septos longitudinales (fragmobasidio) (fig. 11.52), que se producen en el himenio de cuerpos fructíferos angiocárpicos o hemiangiocárpicos. El micelio presenta septo doliporo con sistema membranoso (parentesoma) asociado (Wells, 1994). Dentro de este grupo actualmente también se encuentra el género *Filobasidiella* que presenta holobasidios (Findley *et al.,* 2009). El ciclo de vida de los Tremellales es dimórfico, con un estado levaduriforme haploide y uno micelial dicariótico que forma fíbulas. En general son heterotálicos y se dice que la compatibilidad es tetrapolar modificada ya que el locus A tiene dos alelos y el B tiene múltiples alelos; el locus A controla la conjugación y el B el crecimiento de los dicarióticos resultantes. Los dos alelos A codifican para hormonas tipo péptido y para los receptores de la hormona de la hifa compatible. La mayoría son hongos gelatinosos y translúcidos de color blanco, amarillo, marrón o casi negros. Casi todos los hongos pertenecientes a este orden son saprótrofos; algunos pueden ser parásitos de otros hongos Basidiomycota y Ascomycota (Wells & Bandoni, 2001; Webster & Weber, 2007).

En este orden se ubican nueve familias (Kirk *et al*., 2008) de las cuales trataremos la familia **Tremellaceae**.

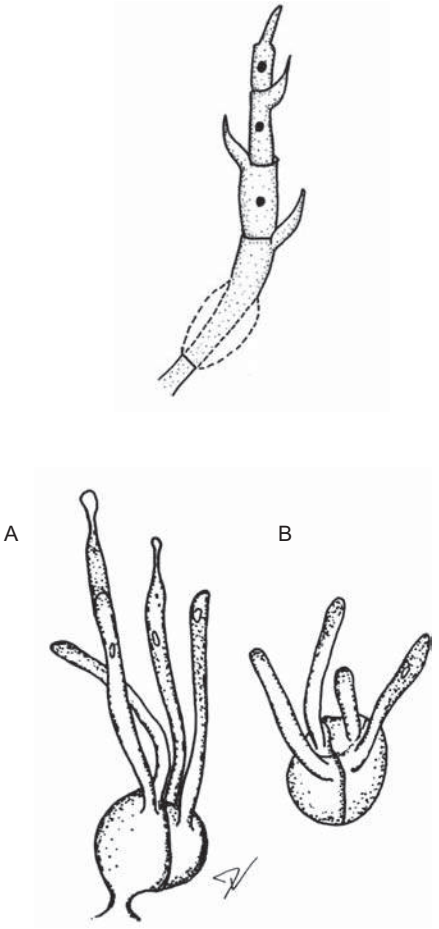


Fig. 11.52. Fragmobasidio de *Auricularia* (arriba). Fragmobasidios de *Tremella* (abajo), a) vista lateral, b) vista polar
Esquemas: Jhon Jairo Colorado (arriba); Natalia Vargas (abajo)

Familia Tremellaceae

En esta familia los hongos teleomorfos presentan cuerpos fructíferos cerebriformes, irregularmente lobados o pustulados; a menudo gelatinosos y de colores vivos. En algunos casos carecen de cuerpo fructífero. El sistema hifal es monomítico, con septos doliporo, fíbulas y a menudo presentan haustorios. Los basidios se forman en los ápices de hifas fértiles que tienen una fíbula basal, son de formas variadas, con septos transversales, longitudinales u oblicuos, y generalmente producen una basidiospora sobre un esterigma. Las esporas son globosas a elipsoidales, generalmente presentan descarga activa, son de pared lisa y delgada e inamiloides. Los anamorfos son tipo levadura, con reproducción a través de gemación (Cannon & Kirk, 2007). Trataremos los géneros ***Tremella*** y ***Filobasidiella***.

Género ***Tremella*** Pers.

El género comprende alrededor de 80 especies de las cuales la más estudiada ha sido *Tremella mesenterica* Retz. (fig. 11.53) que se caracteriza porque sus cuerpos fructíferos de color amarillo o naranja crecen sobre madera de varios árboles. Las especies del género son micoparásitas y este parasitismo ocurre mediante la producción de haustorios ramificados. Los haustorios consisten en segmentos binucleados de hifas delimitados en su base por una fíbula y que dan origen a varios filamentos delgados que contactan las hifas del huésped disolviendo la pared y formando un microporo para establecer contacto citoplasmático directo (Webster & Weber, 2007). Las estructuras microscópicas son las típicas descritas para la familia Tremellaceae.

Género ***Filobasidiella*** Kwon-Chung

Este género fue propuesto por Kwon-Chung (1975) para ubicar la fase sexual del *Cryptococcus neoformans* (San Felice) Vuill., que obtuvo en el laboratorio al hacer cruces con 15 aislamientos provenientes de pacientes con criptococosis. En cuatro de los cruces realizados se obtuvo la fase sexual: *Filobasidiella neoformans* Kwon-Chung.

En 1976 Kwon-Chung realiza cruces de otros aislamientos diferentes a los anteriores y describe a: *Filobasidiella bacillispora* Kwon-Chung, cuya principal diferencia con la anterior radica en la forma de las basidiosporas.

En este género hay otras dos especies descritas *F. depauperata* (Petch) Samson, Stalpers & Weijman y *F. lutea* P. Roberts, pero *Filobasidiella neoformans* es la especie tipo.

De las especies de este género sólo forman fase asexual, *Filobasidiella bacillispora* y *F. neoformans*, cuyos anamorfos son *Cryptococcus gattii* (Vanbreus. & Takashio) Kwon-Chung & Boekhout y el complejo *C. neoformans*, respectivamente (ver descripción del género *Cryptococcus* en el capítulo 9).

La reproduccion sexual de *F. neoformans* ocurre por conjugación de células levaduriformes **a** y **α** y la produccion de hifas dicarióticas con fíbulas; los septos presentan doliporo pero carecen de parentesoma. La cariogamia ocurre en el metabasidio seguida de meiosis y repetidas mitosis de manera que las basidiosporas uninucleadas geman en forma basípeta, formando cuatro cadenas en el ápice del metabasidio, siendo esta última la principal característica morfológica del género. No hay formación de basidiocarpos y los basidios que no son septados y carecen de esterigma, son delgados con ápices ensanchados



Fig. 11.53. *Tremella mesenterica*
Fotografías: TEHO



Fig. 11.54. *Auricularia fuscosuccinea* (Mont.) Henn. (izq.); *A. mesenterica* (Dicks.) Pers. (der.)
Fotografías: TEHO

y se originan lateral o terminalmente, en las hifas dicarióticas (Kwon-Chung, 1975). A diferencia de *F. neoformans*, *F. depauperata* es homocariota, no presenta fíbulas, los septos presentan parentesoma y en medio de cultivo crece filamentoso. *F. lutea* presenta basidiocarpos pequeños efusos, amarillos como pequeños parches, creciendo dentro del himenio de hongos corticioides; los basidios son parcialmente septados y presentan fíbulas en el micelio (Roberts, 1997; Sivakumaram *et al*., 2002).

Las especies del género no realizan fermentación y asimilan el D-Glucuronato y el *myo*-inositol pero no los nitratos. Las reacciones al azul B de diazonio y a la ureasa son positivas; producen coenzima Q10 y la xylosa está presente en la totalidad de las células hidrolizadas (Kwon-Chung, 1998*c*).

El género *Filobasidiella* se diferencia morfológicamente del género *Filobasidium* por la forma de sus metabasidios y en el arreglo de las basidiosporas. En el género *Filobasidiella* se hacen en cadenas mientras que en *Filobasidium* forman un verticilo en el ápice del metabasidio (Kwon-Chung, 1975; Kwon-Chung, 1998*b*).

Orden Auriculariales

Familia Auriculariaceae

En este orden y familia los hongos presentan basidiocarpos hemiangiocárpicos, resupinados o aplanados, gelatinosos y sésiles. A nivel microscópico presentan hifas con septos doliporo y fíbulas. Los metabasidios son cilíndricos y septados transversalmente, con una a cuatro células cada una portando un esterigma y una basidiospora (Kirk *et al*., 2008). Las basidiosporas se descargan activamente, son hialinas, de pared lisa, reniformes o alantoides (Cannon & Kirk, 2007). Uno de los géneros representantes de esta familia es *Auricularia* (fig. 11.54).

BIBLIOGRAFÍA

Alexopoulos, C.J., C.W. Mins., M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons INC. New York, E.U.

—, & C. W. Mims. 1979. Introductory Mycology. John Wiley & Sons INC. New York, E.U.

Antonín, V., R. E. Halling & M. E. Noorderloos. 1997. Generic concepts within the groups of *Marasmius* and *Collybia* sensu lato. Mycotaxon, 63: 359-368.

Arnolds, E. 1995. Conservation and management of natural populations of edible fungi. Canadian Journal of Botany, 73: 987–998.

Bas, C. 1978. Studies in *Amanita*—I. Some species from Amazonia. Persoonia, 10: 1-22.

Besl, H. Bresinsky A. 1997. Chemosystematics of Suillaceae and Gomphidiaceae (Suborder Suillineae). Pl Syst. Evol 206: 223-242.

Binder M. & D.S. Hibbett. 2006. Molecular systematics and biological diversification of Boletales. Mycologia, 98: 971-981.

Binder, M. & A. Bresinsky. 2002. Derivation of a polymorphic lineage of Gasteromycetes from boletoid ancestors. Mycologia, 94: 85-98.

Boa, E., 2004. Wild Edible fungi a global overview of their use and importance to people. Non-wood Forest Products. No. 17. FAO. Disponible en: http://www.fao.org/docrep/007/y5489e.

Boekhout, T. 1998*a*. *Itersonilia* Derx. Pp. 775-776. *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.) The Yeast A taxonomic study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier, Amsterdam.

—. 1999b. *Oudemansiella*. Pp. 177-178. *En*: Bas, C., Th. Kuyper, M. E. Noordellos & E. C. Vellinga (Eds.). Flora Agaricina Neerlandica. Vol. 4. A. A Balkema Publishers, Rotterdam, Netherlands.

Bougher, N. L. 2007. The genus *Campanella* in Western Australia. Mycotaxon, 99: 327-335.

Candusso, M. & G. Lanzoni. 1990. Lepiota s. l. Libreria aditrice Giovanna Biella, Saronno, Italia. Pp. 116.

Cannon, P. F.;& P. M Kirk. 2007. Fungal Families of the World. CABI, Egham, Inglaterra.

Cantrell, S.A. & D.J. Lodge. 2001. Hygrophoraceae (Agaricales) of the Greater Antilles: *Hygrocybe* subgenus Pseudohygrocybe section Firmae. Mycological Research, 105: 215-224.

Carlile, M. S. Watkinson & G. Gooday. 2001. The Fungi. Academic Press, California, E.U.

Casselton, L. & M. Challen. 2006. The mating type genes of the Basidiomycetes. *En*: Kües & Fisher (Eds.). The Mycota I, Growth, differentiation and sexuality. Springer, Berlin, Alemania.

Castro-Mendoza, E.O., K. Miller Jr, & D. A. Stetler. 1983. Basidiospore wall ultrastructure and tissue system morphology in the genus *Calostoma* in North America. Mycologia, 75: 36-45.

CBS. 2003. Data from CBS Aphyllophorales database. Centraalbureau voor Schimmelculture. http://www.cbs.knaw.nl/databases/index.htm. Consultado 30 abril, 2008.

Corner, E. J.H. 1966. A Monograph of Cantherelloid Fungi. Pp. 255. Oxford Univ. Press. E.U.

Corner, E. J. 1932. The fruit body of *Polystictus xanthopus* Fr. Annals of Botany, 46: 71-111.

Cunningham, G. H. 1979. The Gateromycetes of Australia and New Zealand. J. Cramer, Alemania.

—. 1954. Hyphal systems as aids in identification of species and genera of the Polyporaceae. Transactions of The British Mycological Society, 37: 44-50.

Domínguez de Toledo, L. 1993. Gasteromycetes (Eumycota) del centro y oeste de Argentina. I. Análisis crítico de los caracteres taxonómicos, clave de los géneros, Ord. Podaxales. Darviniana, 32: 195-235.

Dring, DM. 1980. Contribution towards a rational arrangement of the Clathraceae. Kew Bulletin 35: 1-96.

Ellis, M.B. & J.P Ellis. 1990. Fungi without Gills (Hymenomycetes and Gasteromycetes). Chapman and Hill: London. U.K.

Eriksson, K., R.A. Blanchette & P. Ander. 1990. Microbial and enzimatic degradation of wood and wood components. Springer-Verlag, Berlin. Alemania.

Ervin, M. 1957. The Genus *Sebacina*. Mycologia, 49: 118-123.

Esqueda, M., T. Herrera, E. Pérez-Silva, A. Aparicio & G. Moreno. 2002. Distribution of *Battarrea phalloides* in Mexico. Mycotaxon, 82: 207-214.

Fell, J.W., T. Boekhout, A. Fonseca, G. Scorzetti & A. Statzell-Tallman. 2000. Biodiversity and systematics of basidiomycetous yeasts as determined by large-subunit rDNA D1/D2 domain sequence analysis. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 50: 1351-1371.

—, H. Roeijmans & T. Boekhout. 1999. Cystofilobasidiales, a new order of basidiomycetous yeast. International Journal of Systematic Bacteriology, 49: 907-913.

—, & A. Statzell-Tallman. 1998. *Cryptococcus* Vuillemin. *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.) The Yeast A taxonomic study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier, Amsterdam.

Findley, K., M. Rodríguez-Carres, B. Metin, J. Kroiss, A. Fonseca, R. Vilgalys & J. Heitman. 2009. Phylogeny and phenotypic characterization of pathogenic *Cryptococcus* species and closely related saprobic taxa in the Tremellales. Eukaryotic Cell, 8: 353–361.

Franco-Molano, A. E. & C. A. López-Q. 2007. A new species of *Hygroaster* (Hygrophoraceae, Agaricales) from Colombia. Mycotaxon, 99: 189-195.

—, A.E., A.M. Vasco-Palacios, C. López-Quintero & T. Boekhout. 2005. Macrohongos de la región del medio Caquetá. Guía de campo. Multimpresos, Medellín, Colombia.

—, A. E. 2001. *Catatrama* (Tricholomataceae), A new genus from Costa Rica. Mycologia, 83: 501-505.

—, A.E., R. Aldana-Gómez, R.E. Halling, 2000. Setas de Colombia. 1ª ed. Medellín : Multimpresos. 156 pp.

Frankland, J. C., J. N. Hedger & M. J. Swift, (Eds.). 1892. Decomposer Basidiomycetes: their Their Biology and Ecology. Pp. 370. Cambridge University Press.

Fu, S.Z., Q.B. Wang & Y. Yao. 2006. An annotated checklist of *Leccinum* in China. Mycotaxon 96: 47-50.

Fulgenzi, T., R. Halling & T. Henkel. 2010. *Fistulinella cinereoalba* sp. nov. and new distribution records for *Austroboletus* from Guyana. Mycologia, 102: 224-232.

Garraway, M. A. Hütterman & P. Wargo. 1991. Ontogeny and physiology. Pp. 21-23. *En*: Shaw III, C. & G. Kile (Eds.). Armillaria root disease. Agriculture Handbook No. 691. United States Department of Agriculture, Washington, E.U.

Giachini, A. J. 2004. Systematics, phylogeny, and ecology of *Gomphus sensu lato.* Doctoral dissertation, Oregon State University. E.U.

Gilberston, R. L. & L. Ryvarden. 1986. North American Polypores Vol. 1. Fungi Flora, Oslo, Noruega.

Hallenberg, N. 1984. A taxonomic analysis of the *Sistotrema brinkmannii* complex (Corticiaceae, Basidiomycetes). Mycotaxon, 21: 389–411.

Halling, R.E. & G.M. Mueller. 2005. Common Mushrooms of the Talamanca Mountains, Costa Rica. New York Botanical Garden Press, Bronx. New York, E.U.

Henkel T.W., Meszaros R., Aime M.C., Kennedy A. 2005. New species of *Clavulina* from the Pakaraima Mountains of Guyana. Mycological Progress, 4: 342-350.

Hibbett D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lücking, H. Thorsten Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. Mclaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Köljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlikowska, A. Miller, J. M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schübler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. Yao, N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research 111: 509-547.

—, L.B. Gilbert & M.J. Donoghue. 2000. Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. Nature, 407: 506-508.

—. 2006. A Phylogenetic overview of the Agaricomycotina. Mycologia 98: 917-925.

—. & M Binder. 2002. Evolution of complex fruiting body morphologies in homobasidiomycetes. Proceedings of the Royal Society of London, 269: 1963–1969.

—. & R.G. Thorn. 2001. Basidiomycota: Homobasidiomycetees. Pp 121-168. *En*: McLaughlin D.J, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (Eds.). The Mycota VII, part B. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, E.U.

—. & R. Vilgalys. 1993. Phylogenetic relationships of the Basidiomycete genus *Lentinus* inferred from molecular and morphological characters. Systematic Botany, 18: 409-433.

Hobbs, L. 1995. Medicinal Mushrooms: An Exploration of Tradition, Healing and Culture. Pp. 161. Interweave Press, INC. Loveland, Colorado. E.U.

Hopple, J. & R. Vilgalys. 1994. Phylogenetic relationships among coprinoid taxa and allies based on data from restriction site mapping of nuclear rDNA. Mycologia*,* 86**:** 96–107.

Hosaka, K., S.T. Bates, R.E. Beever, M.A. Castellano, W. Colgan, III, L.S. Dominguez, E.R. Nouhra, J. Geml, A.J. Giachini, S.R. Kenney, N.B. Simpson J.W. Spatafora & J.M. Trappe. 2007. Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with the establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. Mycologia 98: 949-959.

Johnson, M. M. 1929. The Gasteromycetae of Ohio, Puffballs, Birds-Nest fungi and Stinkhorns. Ohio Biological Survey Bulletin, 6*:* 271-352.

Kirk, P. M, P.F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. (Eds.). 2008. Dictionary of the Fungi, 10th Edition. CABI Publishing. UK.

—, Cannon, P.F., David, J.C. & J.A Stalpers (Eds.). 2001. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi 9th edition CAB International, UK.

Kühner, R. 1938. Le genre *Mycena*. Enciclopédie Mycologique, VIII. Paris. Lechevaliér editéur. 710 pp.

Kuo, M. 2006. The genus *Gomphus*. Consultado 28 de abril de 2008 de www.mushroomexpert.com. Página web: http://www.mushroomexpert.com/gomphus.html.

Kuo, M. 2005. *Austroboletus gracilis*. Consultado el 18 de enero de 2011 de www.mushroomexpert.com. Página web: http://www.mushroomexpert.com/austroboletus_gracilis.html.

Kwong-Chung, K.J. 1998a. *Cystofilobasidium* Oberwinkler & Bandoni. Pp. 646-653. *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.) The Yeast A taxonomic study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier, Amsterdam.

—.1998b. *Filobasidium* Olive. Pp. 663-669. *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.) The Yeast A taxonomic study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier, Amsterdam.

—. 1998c. *Filobasidiella* Kwong-Chung. Pp. 656-662. *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.) The Yeast A taxonomic study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier, Amsterdam.

—, Y.C. Chang, R. Bauer, E.C. Swann, J.W. Taylor & R. Goel. 1995. The characteristics that differentiate *Filobasidiella depauperata* from *Filobasidiella neoformans*. Pp. 67–79. *En*: Boekhout T, Samson A. eds. Heterobasidiomycetes: systematic and applied. Studies in Mycology, 38. Baarn: CBS.

—. 1976. A New Species of *Filobasidiella*, the Sexual State of *Cryptococcus neoformans* B and CSerotypes. Mycologia, 68: 942-946.

—. 1975. A New Genus, *Filobasidiella*, the Perfect State of *Cryptococcus neoformans*. Mycologia, 67: 1197-1200.

Largent D.L. 1986. How to Identify Mushrooms to Genus I: Macroscopic Features. Mad River Press, Inc., Eureka. E.U.

—, D. Johnson & R. Watling. 1977. How to Identify Mushrooms to Genus III: Microscopic Features. Mad River Press, Inc., Eureka. E.U.

Larsson K.H. 2007. Re-thinking the classification of corticioid fungi. Mycological Research 111:1040-1063.

Larsson, K.H., E. Parmasto, M. Fischer, E. Langer, K. K. Nakasone & S. A. Redhead. 2006. Hymenochaetales: a molecular phylogeny fro the hymenochaetoid clade. Mycologia, 98: 926-936.

Larsson E & K.H. Larsson. 2003. Phylogenetic relationships of russuloid basidiomycetes with emphasis on aphyllophoralean taxa. Mycologia, 95:1037-1065.

Lincoff, G. & D. H. Mitchel. 1977. Toxic and hallucinogenic mushroom poisoning. Van Nostrand Reinhold Company, New York, E.U.

Mass Geesteranus, R. A. 1978. Notes on Hydnums – XI. Persoonia, 9: 491-500.

Mata, J. L. & R. H. Petersen. 2003. Type studies of Neotropical *Collybia* species. Mycotaxon, 86: 303-316.

Mata, M., R.E. Halling & G.M. Mueller. 2003. Macrohongos de Costa Rica. Vol 2. I Edición. Edit. INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

Matheny, P.B, J.M Curtis, V. Hofstetter, M.C. Aime, J.M. Montalvo, Z.W. Ge, Z.L. Yang, J.C. Slot, J.F. Ammirati, T.J. Baroni, N.L. Bougher, K.W. Hughes, J.D. Lodge, R.W. Kerrigan, M.T. Seidl, D.K. Aanen, M. DeNitis, G.M. Daniele, D.E. Desjardin, B.R. Kropp, L.L. Norvell, A. Parker, E.C. Vellinga, R. Vilgalys & D.S. Hibbett. 2006. Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. Mycologia, 98:982–995.

Miller, SL., E. Larsson, K-H Larsson, A. Verbeken & J. Nuytinck. 2006. Perspectives in the new Russulales. Mycologia, 98: 960-970.

Miller, O. K. & H. H. Miller. 1988. Gasteromycetes: Morphological and developmental features with keys to the orders, families, and genera. Eureka, CA: Mad River Press.

Moncalvo, J.M., R.H. Nilsson, B. Koster, S.M. Dunham, T. Bernauer, P.B. Matheny, T. McLenon, S. Margaritescu, M. Weiß, S. Garnica, E. Danell, G. Langer, E. Langer, E. Larsson, K.H. Larsson & R. Vilgalys. 2006. The cantharelloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods. Mycologia, 98: 937-948.

—, R.Vilgalys, S.A. Redhead, J.E. Johnson, T.Y. James, M.C. Aime, V. Hofstetter, S.J.W. Verduin, H. Clemencon, H. & O.K. Miller, O.K. 2002. One hundred and seventeen clades of euagarics. Molecular Phylogenetics and Evolution 23, 357-100.

—, F. M. Lutzoni, S. A. Rehner, J. Johnson & R. Vilgalys. 2000. Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. Systematic biology, 49: 278-305.

Moore, D. 1998. Fungal Morphogenesis. Cambridge University Press, New York, E.U.

Morrison, D. R. Williams & R. Whitney. 1991. Infection, disease development, diagnosis and detection. Pp. 62-75. *En*: Shaw III, C. & G. Kile (Eds.). Armillaria root disease. Agriculture Handbook No. 691. United States Department of Agriculture, Washington, E.U.

Moser, M. 1983. Keys to Agarics and Boleti (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). Roger Phillips, London, U.K.

Noordeloos, M.E. & M. Christensen. 1999. Tricholoma. 27-106. *En:* Bas, C., Th. Kuyper, M. E. Noordellos & E. C. Vellinga (Eds.). Flora Agaricina Neerlandica. Vol. 4. A. A Balkema Publishers, Rotterdam, Netherlands.

Noorderloos, M. E. 1999. Strophariaceae Sing. & Smith. Pp. 27-107. *En:* Bas, C., Th. Kuyper, M. E. Noordellos & E. C. Vellinga (Eds.). Flora Agaricina Neerlandica. Vol. 4. A. A Balkema Publishers, Rotterdam, Netherlands.

Núñez, M. & L. Ryvarden. 2001. East Asian Polypores, Synopsis Fungorum, Oslo, Noruega.

—, & L. Ryvarden. 1997. The genus *Aleurodiscus* (Basidiomycotina). Pp. 164. Synopsis fungorum 12, Fungiflora, Oslo, Noruega.

—, & L. Ryvarden. 1995. *Polyporus* (Basdiomycotina) and related genera. Pp. 85. Synopsis Fungorum 10. Fungiflora. Oslo, Noruega.

Overholts, L. O. 1953. The Polyporaceae of the United States, Alaska and Canada. Pp. 466. Ann Arbor: University of Michigan Press, E.U.

Pegler, D. 1983. Agaric flora of the Lesser Antilles. Kew Bulletin Additional Series IX. Londres, U.K

Peláez, F., M.J. Martínez & A.T. Martínez. 1995. Screening of 68 species of basidiomycetes for enzymes involved in lignin degradation. Mycological Research 99:37-42

Petersen, R. H & J. Cifuentes. 1994. Notes on mating systems of *Auriscalpium vulgare and A. villipes*. Mycological Research, 98: 1427-1430.

Raper, J.R. & R.M. Hoffman. 1974. *Schizophyllum commune.* Pp. 597-626. *En*: King, R.C. (Ed). Handbook of Genetics. Plenum Press. New York, E.U.

Raudaskoski, M. & H. Viitanen. 1982. Effect of aeration and light on fruit body induction in *Schizophyllum commune* Fungi. Transactions of the British Mycological Society, 78: 89-96.

Redhead, S.A., R. Vilgalys, J.M. Moncalvo, J. Johnson & J.S Jr. Hopple. 2001. *Coprinus* Pers. and the disposition of *Coprinus* species *sensu lato*. Taxon, 50: 203-241.

Reijnders, A. F. M. 1963. Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. The Hague, Dr W. Junk.

—.1948. Etudes sur le développement et l'organization histologique des carpophores dans les Agaricales. Rec. Trav. Bot. Neerland, 41: 213–396.

Renker, C., V. Blanke, B. Borstler, J. Heinrichs & F. Buscot. 2004. Diversity of *Cryptococcus* and *Dioszegia* yeasts (Basidiomycota) inhabiting arbuscular mycorrhizal roots or spores. FEMS Yeast Research, 4: 597–603.

Rincones, J.,G.D. Mazotti, G. W. Griffith, A. Pomela, A. Figueira, A., G.A. Leal, M.V. Queiroz, J. F. Pereira, R.A. Azevedo, G.A. Pereira & L. W. Meinhardt. 2006. Genetic variability and chromosome-length polymorphisms of the witches' broom pathogen *Crinipellis perniciosa* from various plant hosts in South America. Mycological Research, 110: 821-832. 2006.

Roberts, P. 1997. New Heterobasidiomycetes from Great Britain. Mycotaxon, 63: 195-216.

Ryvarden, L. 2004. Neotropical polypores: Part 1: Introduction, Ganodermataceae & Hymenochaetaceae. Synopsis Fungorum, Volume 19.

—, L. 1991. Genera of Polypores. Nomenclature and taxonomy. Synopsis Fungous 5. Fungiflora. Noruega.

Selosse, M.A., S. Setaro, F. Glatard, R. Richard, C. Urcelay & M. Weiss. 2007. Sebacinales are common mycorrhizal associates of Ericaceae. New Phytologist 174: 864–878.

Singer, R. 1986. The Agaricales in Modern Taxonomy. Sven Koeltz Scientific Books. Koenigstein, Alemania.

—, R. 1975. The Agaricales in modern taxonomy. 3rd ed. Valduz: J. Cramer. Alemania.

Sivakumaran, S. P. Bridge & P. Roberts. 2002. Genetic relatedness among *Filobasidiella* species. Mycopathologia 156: 157–162.

Smania, E. de F. A. Smania Jr. & C. Loguercio-Leite. 1998. Cinnabarin synthesis by *Pycnoporus sanguineus* strains and antimicrobial activity against bacteria from food products. Revista. Microbiológica, 29: 317-320.

Smith, A.H. & H.D. Thiers, 1971. The boletes of Michigan. Ann Arbor: U Michigan, E.U.

Sunhede, S. 1989. Geastraceae (Basidiomycotina), Morphology, Ecology and Systematics with special emphasis on the North European species. Synopsis Fungorum 1, Fungiflora, Oslo, Noruega.

Talbot, P. H. 1954. Micromorphology of the lower Hymenomycetes Bothalia 6: 249-299.

Texeira, A. R. 1956. Método para o estudo das hifas do carpóforo de fungos poliporáceos. Instituto de Botânica, São Paulo, Brasil.

Thorn, R.G., J.M. Moncalvo, C.A. Reddy & R. Vilgalys. 2000. Phylogenetic analyses and the distribution of nematophagy support a monophyletic Pleurotaceae within the polyphyletic pleurotoid-lentinoid fungi. Mycologia, 92: 241–252.

Tulloss, R. E. 2005. *Amanita* - distribution in the Americas with comparison to eastern and southern Asia and notes on spore character variation with latitude and ecology. Mycotaxon, 93: 189-231.

Ulloa, M. & R. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, St. Paul, Minnesota, E.U.

Vasutová, M, V. Antonín & A. Urban. 2008. Phylogenetic studies in *Psathyrella* focusing on sections Pennatae and Spadiceae – new evidence for the paraphyly of the genus. Mycological Research, 112: 1153–1164

Vellinga, E.C. 2004. Genera in the family Agaricaceae: evidence from nrITS and nrLSU sequences. Mycological Research, 108: 354-77.

—.1990. *Pluteus*. *En*: Bas, C., Th. Kuyper, M.E. Noordelos & E.C. Vellinga (Eds.). Flora Agaricina Neerlandica Vol. 2. Pp. 31-55. Rotterdam, A. A. Balkema. Holanda.

Volk, T. J. 2000. Polypore primer: An introduction to the characters used to identify poroid wood decay fungi. McIlvainea, 14: 74-82.

Vrinda, K.B, C.K. Pradeep, S. Mathew & T.K. Abraham**.** 2000**.** *Catatrama* (Tricholomataceae), a genus new to India. Persoonia 17 (3).

Walker, J. 1996. Keys to Orders. Pp. 107. *En*: Grgurinovic, C. & K. Mallett (Eds.). Fungi of Australia Vol. 1A, Introduction-Classification, Australian Biological Resources Study, Canberra, Australia.

Wartchow, F**.,** Jair Putzke, M. A. Q. Cavalcanti. 2007. *Catatrama costaricensis Agaricales*): a strange lepiotoid fungus is found in South America. Mycotaxon 101: 35– 39.

Watling, R. G. Kile & H. Bursdal, Jr. 1991. Nomenclature, taxonomy and identification. Pp. 3-4. *En*: Shaw III, C. & G. Kile (Eds.). Armillaria root disease. Agriculture Handbook No. 691. United States Department of Agriculture, Washington, E.U.

Watling, R. 1975. Studies in fruit body development in the Bolbitiaceae and the implications of such work. Nova Hedwigia, 51, 319–346.

Webster, J. & R.W.S. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3rd ed.. Cambridge University Press, New York, E.U.

Welden, A. L. 1966. *Stereum radicans*, Clavariadelphus and the Gomphaceae. Brittonia, 18: 127-131.

Wells, K. & R. J. Bandoni. 2001. Heterobasidiomycetes. Pp. 108-110. *En*: Mclaughlin, D. J., E. G. Mclaughlin & P. A. Lemke (Eds.). The Mycota, VII B. Springer Verlag, Berlín, Alemania.

Wells, K. 1994. Jelly Fungi, Then and Now!. Mycologia, 86: 18-48.

Whitney, K.D. & H.J. Arnott. 1986. Calcium oxalate crystals and basidiocarp dehiscence in *Geastrum saccatum* (Gasteromycetes). Mycologia, 78: 649-56.

Wilson, A.W., E. A. Hobbie & D.S. Hibbett. 2007. The ectomycorrhizal status of *Calostoma cinnabarinum determined using isotopic, molecular, and morphological methods. Canadian Journal of Botany, 85: 385-93.*

Wolfe, C. B. 1979. *Austroboletus* and *Tylopilus* subgenus *Porphyrellus*. Bibliotheca Mycologica, 69: 1-148.

Young Kim, S. & H. Sung Jung. 2000. Phylogenetic Relationships of the Aphyllophorales Inferred from Sequence Analysis of Nuclear Small Subunit Ribosomal DNA. The Journal of Microbiology, 38:122-131.

SUBFILO PUCCINIOMYCOTINA

En este subfilo monofilético, se ubican cerca de ocho mil especies de hongos, algunos conocidos tradicionalmente como **royas** y otros que por presentar un alto grado de variación a nivel morfológico y ecológico se ubicaban anteriormente en otros grupos taxonómicos. Los organismos pertenecientes al orden Mycrobotriales antes se ubicaban en el subfilo Ustilaginomycotina, muchas levaduras del filo Basidiomycota antes se relacionaban con el grupo de los Auriculariales, y la especie *Mixia osmundae* (Nishida) C.L. Kramer formalmente se ubicaba en el filo Ascomycota (Aime *et al.,* 2006; Webster & Weber, 2007).

Varios estudios morfológicos, ecológicos, fisiológicos y químicos se han llevado a cabo para delimitar los taxa clasificados en este subfilo, sin embargo, los estudios moleculares son los que mayor impacto han tenido en cuanto al entendimiento de las relaciones filogenéticas que existen entre los organismos de este subfilo (Aime *et al.,* 2006; Bauer *et al.,* 2006). Los estudios moleculares reconocen ocho clados principales con el rango de clases, de estos sólo trataremos dos, la clase Pucciniomycetes y la clase Microbotryomycetes.

Los organismos de este subfilo se encuentran en todos los ambientes y aunque la mayoría de las especies son parásitas fitopatógenas, también se han descrito entomopatógenos, micoparásitos y algunos saprótrofos. Unas pocas especies producen basidiocarpos y algunas son dimórficas (Aime *et al*., 2006).

Clase Pucciniomycetes

Los hongos de esta clase (antes orden Uredinales dentro Teliomycetes) están distribuidos en aproximadamente siete mil especies de las cuales cerca de cinco mil son fitopatógenas productoras de roya, algunas son entomopatógenas y otras micoparásitas. Según Bauer *et al.* (2006) y Hibbett *et al.* (2007) en esta clase se ubican entomopatógenos como *Septobasidium* Pat. del orden Septobasidiales, y *Tuberculina* Tode ex Sacc. anamorfo de *Helicobasidium* Pat., ubicado en el orden Helicobasidiales, micoparásito de las fases haploides de algunas royas y filogenéticamente muy relacionadas con éstas (Bauer *et al.,* 2004; Lutz *et al.,* 2004).

Hoy en día, según Hibbett *et al.* (2007) y Bauer *et al.* (2006), en esta clase se consideran los órdenes Helicobasidiales, Pachnocybales, Platygloeales, Pucciniales y Septobasidiales, de los cuales sólo trataremos el orden **Pucciniales** donde se ubican las royas.

Orden Pucciniales

En este orden Kirk *et al*. (2008) ubican 14 familias que comprenden microorganismos parásitos biótrofos obligados denominados royas, nombre que se refiere al color rojo-marrón de algunas de las esporas. Estos organismos se caracterizan por presentar micelio septado, uninucleado o binucleado, hialino, intercelular con haustorios y no presentan fíbula. El micelio no presenta septo doliporo como ocurre en los hongos clasificados en el subfilo Agaricomycotina, sino septos simples donde el poro septal puede estar abierto, o taponado por material amorfo denso a los electrones; este material se le conoce como tapón en forma de polea (*pully-wheel*) (Swan *et al.*, 2001).

Estos organismos presentan los ciclos de vida más complejos dentro de los hongos verdaderos, pueden formar hasta cinco tipos diferentes de esporas que corresponden a cinco estadíos en el ciclo de vida (tabla 11.1). En el estadio 0 se forman los **espermacios** (células sexuales masculinas) dentro del **espermogonio** (tabla 11.2) (fig. 11.55) y las hifas receptoras que serán dicariotizadas. El estadio I es el resultado de la espermatización y formación de micelio dicarión (n+n) donde se producirán **ecios** (ecidios) (figs. 11.56 y 11.57), generalmente en forma de campana con cadenas de **eciosporas** (ecidiosporas). A partir de la germinación de las eciosporas se desarrollará el estadio II, donde el micelio (n+n) fructificará produciendo **urediniosporas** (uredosporas) en **uredinios** (uredosoros) (fig. 11.58), siendo ésta la fase repetitiva de las royas. El estadio III ocurre cuando en el micelio dicarión, una vez que se dan las condiciones ambientales específicas, se foman **telios** con **teliosporas** (n+n) (fig. 11.59). Allí ocurrirá la cariogamia volviéndose diploides (2n) o probasidio enquistado. Cuando la teliospora germina forma el **basidio** (promicelio o metabasidio) donde ocurre la meiosis y se forman las **basidiosporas** sobre los esterigmas, las cuales corresponden al estadio IV (fig. 11.60) (Hiratsuka, 1973; Alexopoulos *et al.,* 1996; Swan *et al.,* 2001; Herrera & Ulloa, 2004; Agrios, 2005).

Los estadios anteriormente descritos pueden ocurrir en un hospedero o en dos. Cuando las royas para completar su ciclo de vida necesitan dos hospederos se denominan **heteroicas**: en uno de los hospederos se producen el estadio 0 y I y los estadios II y III en el otro; el estadio IV no es parasítico y, por lo tanto, las basidiosporas

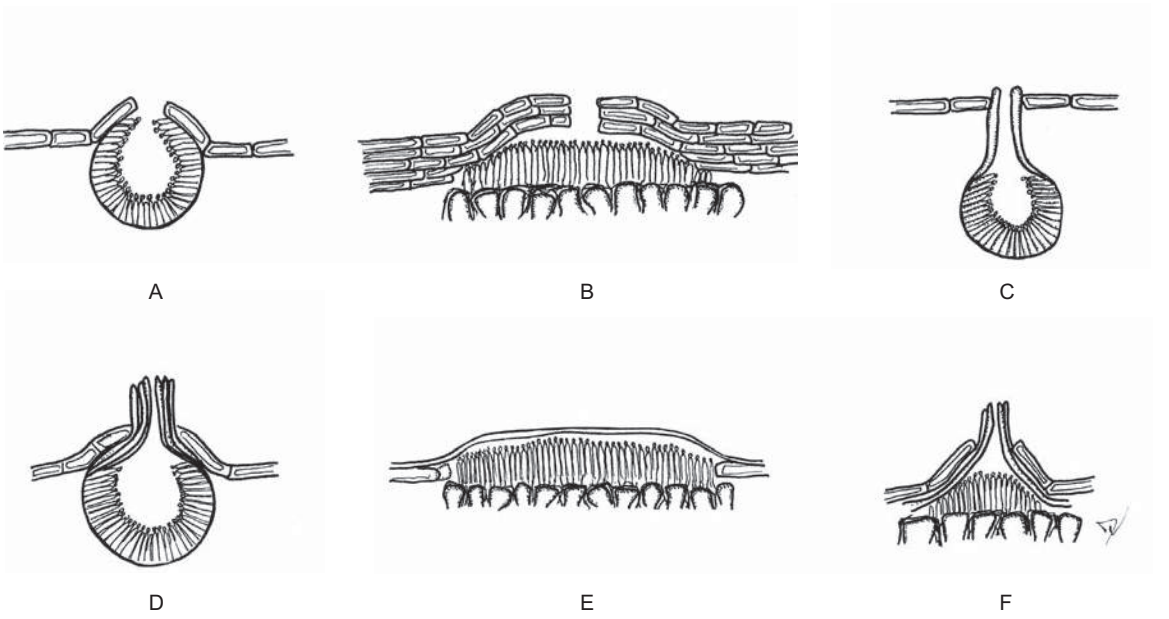


Fig. 11.55. Tipos de espermogonio. A. Grupo I, tipo *Melampsora* Castagne. B. Grupo II, tipo *Cronartium* Fr. C. Grupo III, tipo *Mikronegeria* Dietel. D. Grupo V, tipo *Puccinia* Pers ex. Pers. E. grupo IV, tipo *Phragmidium* Link. F. Grupo VI, tipo *Pakopsora* Dietel (Cummins & Hiratsuka, 2003)
Esquema: Natalia Vargas

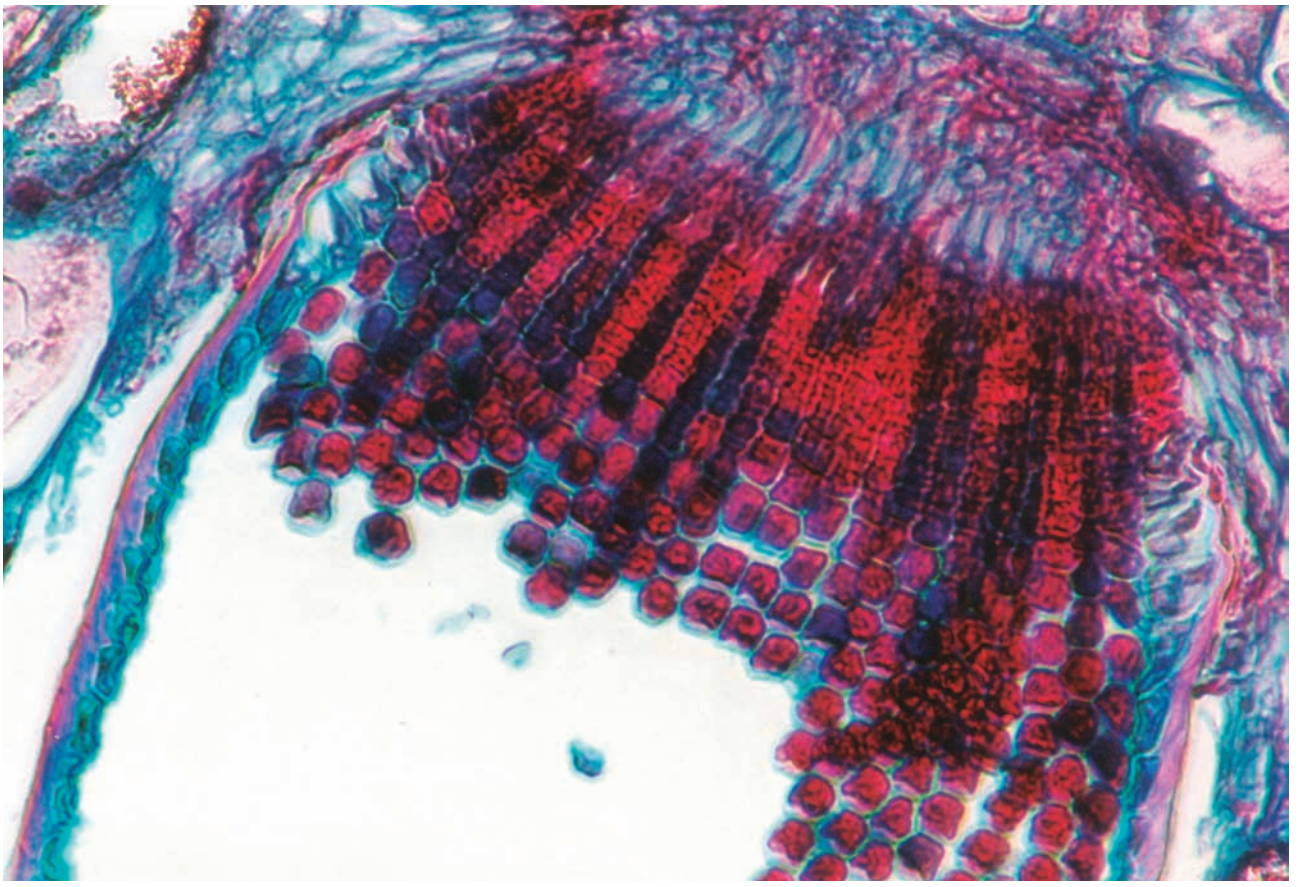


Fig. 11.56. Ecio con eciosporas de *Puccinia graminis*
Fotografía: LAMFU

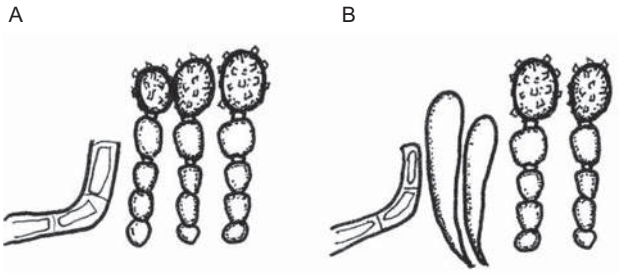


Fig. 11.57. Algunas variaciones de ecios tipo ceoma. A. Ecio sin paráfisis. B. Ecio con paráfisis periféricas
Esquema: Natalia Vargas, modificado de Scott & Chakravorty (1982)

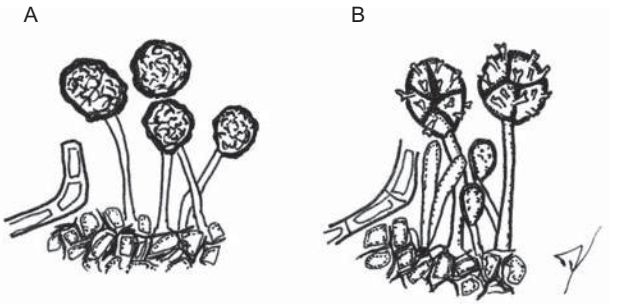


Fig. 11.59. Variaciones morfológicas de telios. A. Teliosporas pediceladas y unicelulares. B. Telios con paráfisis y teliosporas fragmentadas
Esquema: Natalia Vargas, modificado de Scott & Chakravorty (1982)

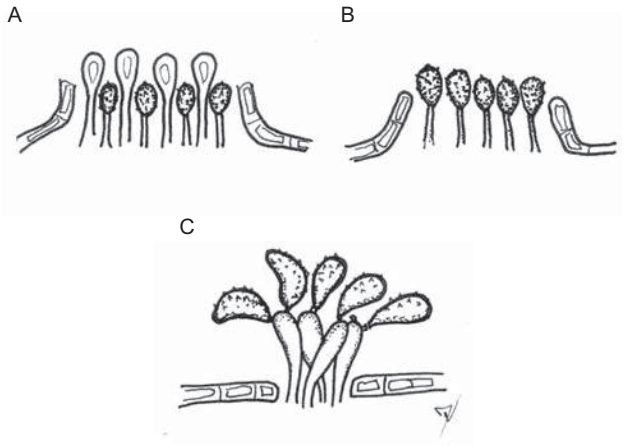


Fig. 11.58. Diferentes morfologías de uredinios. A. Uredinios con paráfisis internas y urediniosporas pediceladas. B. Uredinios sin estructuras limitantes y urediniosporas pediceladas. C. Uredinio superestomatal de *Hemileia* sp.
Esquema: Natalia Vargas, modificado de Scott & Chakravorty (1982)

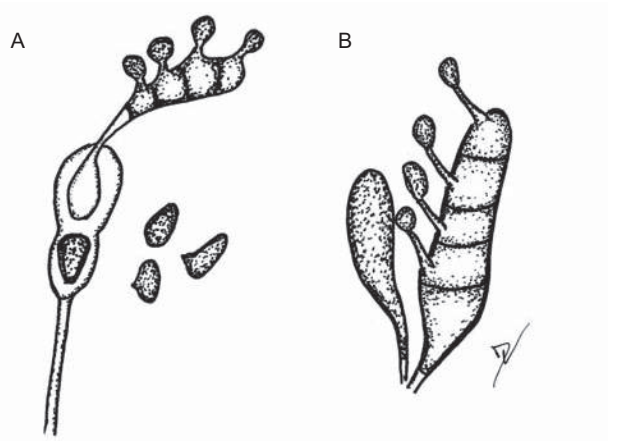


Fig. 11.60. Variación en la formación de los basidios. A. Basidio externo de *Puccinia* sp. B. Basidio semiinterno de *Mikronegeria faji*
Esquema: Natalia Vargas, modificado de Scott & Chakravorty (1982)

no emergen de un tejido específico del hospedero. En este texto seguiremos a Alexopoulos *et al*. (1996) y denominaremos **hospedero primario** a la planta en que se produce el estadio III, y donde se desarrollan los estadios 0 y I se denominará **hospedero alterno**. Cuando completan su ciclo de vida en un sólo hospedero se denominan **autoicas**. A diferencia de otros hongos dentro del filo Basidiomycota, las royas no presentan cuerpos fructíferos bien desarrollados, sino masas de esporas o estructuras fructíferas denominadas soros. Además, las royas pueden ser homotálicas o heterotálicas según su tipo de apareamiento sea + o - (Alexopoulos *et al.,* 1996; Swan *et al.,* 2001; Herrera & Ulloa, 2004; Agrios, 2005).

En las royas, de acuerdo con el origen de los soros y esporas, se pueden considerar estados anamorfos (imperfectos) o estados teleomorfos (perfectos). Los soros de origen asexual son de tres tipos: espermogonios con espermacios, ecios con eciosporas y uredinios con urediniosporas. Los telios con teliosporas son considerados el estado teleomorfo (Laudon, 1967b; Hiratsuka, 1973; 1990). La asignación de dos nombres uno para el anamorfo y otro para el teleomorfo, ha sido usado por algunos autores como reconocimiento de la importancia que tienen los estados anamórficos como entidades definidas en el ciclo de vida de algunas royas (Ono *et al*., 1992, Buriticá & Hennen, 1994; Buriticá, 1998, 1999).

Estadio	Espora	Estructura	Número de núcleos
0	Espermacios Hifas receptoras	Espermogonio	Uninucleado (n)
I	Eciosporas	Ecios	Binucleada (n + n)
II	Urediniosporas	Uredinios	Binucleada (n + n)
III	Teliosporas	Telios	Binucleada (n + n) Cariogamia (2n)
IV	Basidiosporas	Basidios	Uninucleadas (n)

Tabla 11.1. Nombres actuales de los tipos de esporas de las royas, estructuras donde se forman y estado nuclear. Modificado de Alexopoulos *et al.* (1996)

Grupo	Tipo de espermogonio	Descripción de los espermogonios
I	**1**	Son subepidérmicos, inmersos en el mesófilo; generalmente globosos; himenio fuertemente convexo. No presentan estructuras que los delimiten (perífisis, paráfisis ostiolares y peridio).
	2	Son subepidérmicos; de crecimiento determinado e himenio plano. En algunas especies los espermogonios se producen en las cavidades subestomatales y los estomas funcionan como ostiolos. No presentan estructuras que los delimiten (perífisis, paráfisis ostiolares y peridio).
	3	Son subcuticulares; de crecimiento determinado e himenio plano. No presentan estructuras que los delimiten (perífisis, paráfisis ostiolares y peridio).
II	**9**	Son intracorticales entre el peridermo y el córtex; de crecimiento indeterminado e himenio plano.
III	**12**	Son subepidermales, inmersos profundamente en el mesófilo; irregularmente ampuliformes, uniloculados o multiloculados y el himenio es fuertemente convexo. No presentan perífisis especializadas.
IV	**6**	Son intraepidérmicos; de crecimiento determinado e himenio plano. Presentan perífisis paráfisis ostiolares.
	8	Son subepidermales, se desarrollan entre la epidermis y el mesófilo; de crecimiento indeterminado e himenio plano.
	10	Son intraepidérmicos, se originan dentro de las células epidermales y el himenio está dentro de éstas; de crecimiento indeterminado e himenio plano.
	11	Son subcuticulares y usualmente se originan subepidermalmente pero el micelio crece hacia fuera entre las células epidermales y el himenio está debajo de la cutícula; de crecimiento indeterminado e himenio plano.
V	**4**	Son subepidérmicos; de crecimiento determinado e himenio fuertemente convexo. Presentan perífisis bien desarrolladas
VI	**5**	Son subepidérmicos; de crecimiento determinado e himenio plano. Presentan perífisis y peridio
	7	Son subcuticulares; de crecimiento indeterminado e himenio plano. Presentan perífisis y peridio.

Tabla 11.2. Tipos de espermogonio
Tomado y modificado de Hiratsuka & Cummins (1963)

Las royas pueden clasificarse de acuerdo con su ontogenia, su morfología o sus ciclos de vida. La clasificación ontogenista fue planteada inicialmente por Cummins en 1959, quien nombra las estructuras por su función y le da más importancia a la posición de las esporas en el ciclo de vida, que a la morfología. Los espermacios que se caracterizan por ser pequeños, uninucleados, hialinos, de forma

variada y poseer material nuclear y citoplasma pequeño, actúan como gametos masculinos + o –, no son infectivos y se producen dentro de los espermogonios junto con un exudado dulce; su función es dicariotizar la hifa receptora correspondiente (+ o -). Los espermogonios pueden ser subcuticulares, intraepidermales, subepidermales, subhipodermales, subestomatales o intracorticales, según su posición dentro del tejido del hospedero. Las eciosporas son las esporas no repetitivas que resultan de la dicariotización. Las urediniosporas son las esporas dicarióticas repetitivas. Las teliosporas son las esporas que al germinar producen basidios donde se forman las basidiosporas que son haploides (Hiratsuka & Cummins, 1963; Hiratsuka, 1973; Cummins & Hiratsuka, 2003).

De acuerdo con su morfología, las eciosporas se caracterizan porque forman cadenas (similar a los artroconidios) y, usualmente, presentan ornamentaciones verrucosas. La morfología de los ecios se ha usado como herramienta de clasificación de acuerdo con la presencia o no de peridio, la naturaleza de éste, la posición de la estructura en el hospedero y la forma del himenio, entre otras. Las urediniosporas siempre son unicelulares y se encuentran solitarias con pedicelos y a veces con ornamentaciones equinuladas. Las teliosporas se caracterizan por presentar paredes gruesas, sin embargo, estas esporas tienen gran variación morfológica dentro de los géneros, lo que dificulta su clasificación y es por eso que ésta se hace basándose en su ontogenia (Laudon, 1973; Littlefield & Heath, 1979).

Tipos de ecio

1. Tipo **ceoma** (fig. 11.57): es el menos organizado de los tipos de ecios, su forma es irregular debido a que carece de un peridio bien definido, sin embargo, en *Melampsora* Castagne puede presentarse un peridio rudimentario compuesto de una capa simple de células. El ecio tipo ceoma, presenta paráfisis.
2. Tipo **ecio** (fig. 11.56): consiste en una estructura cilíndrica o con forma de copa, bien delimitada por un peridio formado por células romboides de paredes gruesas.
3. Tipo **rostelio**: consiste en una estructura con forma de cuerno, de aproximadamente 1-3 mm, rodeada de un peridio tubular, con una capa simple de células a menudo elongadas.
4. Tipo **peridermio**: consiste en una estructura en forma de lengua o ampolla aplanada en uno de sus lados. El peridio está bien desarrollado y está formado por varias capas de células de pared gruesa que cubren el ecio en su totalidad, razón por la cual se le llegó a denominar como ecios operculados. Se pudo haber interpretado como "opérculo" a una porción del peridio que al desintegrarse, permaneció unida al ecio.
5. Tipo **uredinio**: estructura que carece de peridio y porta eciosporas pedunculadas, equinuladas morfológicamente parecidas a las urediniosporas.

Clasificaciones de los ciclos de vida de las royas

La clasificación de Laudon

Laudon (1967*a*) utiliza el cero y números romanos (0, I, II, III y IV) que indican la morfología y exponentes que indican la función (fig. 11.61), sin embargo, en la actualidad esta clasificación no es muy utilizada ya que puede generar confusión.

Macrocíclicas:
0 - I - II - III – IV Ejemplo: *Puccinia graminis*

Braquicíclicas:
0 - II ^{I} - II ^{II}- III – IV Ejemplo: *P. punctiformis*

II ^{I}: Morfología de urediniosporas pero función de eciosporas
II^{II}: Morfología de urediniosporas y funcionan como urediniosporas

Demicíclicas:
0 - I ^{I} - I ^{II} - III – IV Ejemplo: *Coleosporium* spp.
0 - I - III - IV Ejemplo: *Gymnosporangium* spp.

I ^{I}: Forma de eciospora que funciona como eciospora
I ^{II}: Forma de eciospora que funciona como urediniospora

Microcíclicas:
(0) – III – IV Ejemplo: *P. heterospora*

Endocíclicas:
0 – I ^{III} – IV Ejemplo: *Endophyllum* spp.

I ^{III}: Forma de eciospora que funciona como teliospora

Fig. 11.61. Nomenclatura de los ciclos de vida usada por Laudon (1967) Tomada de Laudon (1973)

El problema con estas clasificaciones es que a veces no concuerdan y en algunos géneros es confusa ya que por la definición ontogénica unas esporas deberían llamarse urediniosporas, mientras que la morfología las define como eciosporas. En consecuencia, la mayoría de

autores prefieren usar las definiciones ontogénicas antes de describir royas con dos estadios repetidos, es decir, dos eciosporas en el ciclo de vida.

La clasificación según sus ciclos de vida varía de acuerdo con los diferentes autores y se reconoce principalmente la clasificación tradicional de Schröter (1894) y la clasificación usada por Alexopoulos *et al.* (1996).

Clasificación tradicional

Schöter (1894) describió el sistema tradicional, en el cual las royas pueden ser de seis tipos: euformas, braquiformas, opsisformas, microformas, hemiformas y endoformas (fig. 11.62).

Euformas:	
0 - I - II - III – IV	Ejemplo: *Puccinia graminis* (heteroica) *P. helianthi* (autoica)
Braquiformas:	
0 - II - III – IV	Ejemplo: *P. punctiformis*
Opsisformas:	
0 - I - III – IV	Ejemplo: *Gymnosporangium* sp.
Microformas:	
(0) - III – IV	Ejemplo: *P. heterospora*
Hemiformas:	
II - III - IV	Ejemplo: *Hemileia vastatrix,* *P. chrysanthemi*
Endoformas:	
0 - I – IV	Ejemplo: *Endophyllum*
Demicíclicas:	
0 - I - III - IV	Ejemplo: *Gymnosporangium cornutum* (heteroica) *Gymnoconia peckiana* (autóica)
Microcíclicas:	
0 – III – IV	Ejemplo: *Kunkelia nitens* (autóica) *Puccinia malvacearum* (autóica)

Fig. 11.62. Clasificación tradicional de las royas según Schöter (1894) Tomada de Laudon (1973)

Littlefield & Heath, 1979; Scout & Chakravorty, 1982; Alexopoulos *et al*., 1996, dividen las royas en tres grupos: macrocíclicas, demicíclicas y microcíclicas (fig. 11.63).

Macrocíclicas:	
0 - I - II - III – IV	Ejemplo: *Puccinia graminis* (heteroica) *P. helianthi* (autoica)
Demicíclicas:	
0 - I - III – IV	Ejemplo: *Gymnosporangium cornutum* (heteroica) *Gymnoconia peckiana* (autoica)
Microcíclicas:	
0 – III – IV	Ejemplo: *Kunkelia nitens* (autoica) *Puccinia malvacearum* (autoica)

Fig. 11.63. Clasificación de las royas según Alexopoulos *et al.* (1996). Tomado y modificado de Alexopoulos *et al*. (1996)

Las royas constituyen una de las enfermedades más destructivas de las plantas, causando grandes pérdidas económicas en numerosos tipos de cultivo como trigo (*Triticum* spp.), avena (*Avena sativa*), cebada (*Hordeum vulgare*), centeno (*Secale cereale*), fríjol (*Phaseolus vulgaris*), espárragos (*Asparagus officinalis*), caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), algodón (*Gossypium* spp.), soya (*Glycine max*) y pastos (*Pennisetum clandestinum, Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus,* etcétera) entre otros; en plantas ornamentales como clavel (*Dianthus caryophillus*), crisantemo (*Chrysanthemum coronarium*) y rosa (*Rosa* spp.), entre otros, y en arbustos y árboles como cafeto (*Coffea arabica*) y pino (*Pinus* spp.), respectivamente. Las royas atacan principalmente las hojas y los tallos. De acuerdo con Cummins & Hiratsuka (2003) y Agrios (2005), los síntomas más comunes causados por las royas son:

1. Hipertrofia e hiperplasia (agallas)
   Ejemplo: *Cronartium quercuum* Miyabe ex Shirai*, Endocronartium harknesii* (Moore) Y. Hirats.
2. Fasciación (escoba de bruja)
   Ejemplo: *Melampsorella caryophyllacearum* J. Schröt.*, Chrysomyxa woronii* Tranzschel.
3. Malformación
   Ejemplo: *Blastospora smilacis* Dietel*, Pucciniastrum goeppertianum* (J. G. Kühn) Kleb.
4. Formación de seudoflores
   Ejemplo: *Puccinia monoica* Arth.*, Uromyces pisi* (Pers.) Wint.

Aunque la relación hospedero-roya es muy específica, los géneros *Puccinia* Pers. y *Uromyces* (Link) Unger, comprenden especies que son capaces de parasitar plantas de muchas familias. Sin embargo, muchos géneros parecen estar definitivamente asociados con ciertas plantas y esto se presenta en algunas royas heteroicas (aplicándose a uno o a los dos hospederos) y en algunas royas autoicas (Cummins & Hiratsuka, 2003).

Según Kirk *et al*. (2008) este orden comprende 14 familias de las cuales describiremos las familias **Cronartiaceae, Melampsoraceae, Phragmidiaceae, Pucciniaceae** y **Uncolaceae.**

Familia **Cronartiaceae**

Las royas de esta familia presentan espermogonio grupo II (tipo 9). El ecio es de tipo peridermio con peridio bien desarrollado, de una o más capas de células, que se rompe irregularmente para liberar las esporas. Eciosporas catenuladas, verrucosas. Uredinio generalmente discoide, peridio discreto y células ostiolares diferenciadas, a veces con paráfisis intrasorales; urediniosporas solitarias y equinuladas, con poros germinales bizonados. Telios columnares y firmes; teliosporas unicelulares, embebidas en una matriz común, con uno a tres poros germinales. Basidio externo (Cummins & Hiratsuka, 2003; Cannon & Kirk, 2007).

Género *Cronartium* Fr.

El género incluye royas heteroicas que producen espermogonios y ecios en especies de *Pinus*, causando daños económicos importantes; sus estados uredinio y telio se producen en varias dicotiledóneas. *Cronartium flaccidum* (Alb. & Schwein.) G. Winter y *C. ribicola* A. Dietr. causan la roya ampollada del pino blanco (*Pinus strobus*) y fueron introducidos en Norteamérica a finales del siglo XIX. *C. quercuum* (Berk.) Miyabe ex Shirai causa enanismo en varias especies de pinos jóvenes y agallas de los conos en los pinos adultos (Cannon & Kirk, 2007; Herrera & Ulloa, 2004).

Familia **Melampsoraceae**

Esta familia, monogenérica, presenta espermogonios grupo I (tipo 2 o 3), cónicos. Ecios tipo ceoma sin peridio o con peridio rudimentario. Eciosporas catenuladas y verrucosas. Uredinios con abundantes paráfisis capitadas y con peridio rudimentario. Urediniosporas solitarias y equinuladas, con poros germinales dispersos. Telio subepidermal o raramente subcuticular, pero sin ser superficial, con teliosporas adheridas lateralmente. Teliosporas unicelulares, sésiles y pigmentadas que germinan externamente para formar las basidiosporas.

Género ***Melampsora*** Castagne.

El género comprende royas heteroicas y autoicas, en su mayoría macrocíclicas. Su distribución es mundial *M. lini* (Ehrenb) Lév., causa la roya del lino (*Linum usitatissimum)* (Cummins & Hiratsuka, 2003; Cannon & Kirk, 2007).

Familia **Phragmidiaceae**

Las royas pertenecientes a esta familia presentan espermogonios grupo IV (tipo 6, 8, 10 u 11). Ecios tipo ceoma con eciosporas catenuladas, con o sin células intercalares, verrucosas o equinuladas o tipo uredinio con esporas que crecen solitarias sobre pedicelos. Uredinio subepidermal o subcuticular, con pared delgada, paráfisis periféricas, urediniosporas solitarias, generalmente equinuladas y con poros germinales dispersos. Telios sobresalientes con o sin paráfisis; teliosporas rojizas o marrón oscuro, de una o varias células y septos transversales, pediceladas, con uno o más poros germinales en cada célula; basidio externo. Estas royas son autoicas y su distribución es amplia, especialmente en climas templados. Varias especies de *Phragmidium* Link afectan rosas ornamentales (fig. 11.64) (Cummins & Hiratsuka, 2003; Cannon & Kirk, 2007).

Familia **Pucciniaceae**

Presentan espermogonios grupo V (tipo 4), subepidermales, ampuliformes, ostiolados, con paredes discretas. Ecios generalmente de tipo ecio o ceoma, con o sin peridio y eciosporas catenuladas y en su mayoría verrucosas; o raramente de tipo uredinio, sin peridio y con eciosporas solitarias o raramente catenuladas. Uredinio tipo *Uredo* con o sin paráfisis o tipo *Uredostilbe* con peridio en empalizada; urediniosporas, pediceladas, solitarias, generalmente equinuladas, con varios poros germinales. Telios con o sin paráfisis; teliosporas solitarias, generalmente pediceladas, con una o dos (raramente más) células, septos transversales u oblicuos y un poro germinal en cada célula. Germinación generalmente por basidio externo, raramente basidio interno. Heteroicas o autoicas. La distribución de los organismos ubicados en esta familia es cosmopolita, tienen gran importancia por la destrucción que causa en cultivos de cereales (Cummins & Hiratsuka, 2003; Cannon & Kirk, 2007).

En esta familia se ubican aproximadamente 20 géneros de los cuales nombraremos *Puccinia,* cuya especie *P. graminis* Pers., causa la roya del tallo de cereales, con formas especiales que atacan trigo, centeno, cebada, etcétera (fig. 11.65); *P. sorghi* Schwein. causa la roya del maíz (*Zea mays*), común en zonas tropicales; *P. melanocephala* Syd. & P. Syd. causa la roya de la caña de azúcar, entró a Colombia por Santander y es un problema serio en el Valle del Cauca y *P. striiformis* Westend. causa la roya amarilla de la cebada y ocasiona grandes pérdidas en Colombia. Otros géneros de esta familia *Gymnosporangium* R. Hedw. ex DC., cuya especie *G. juniperi-virginianae* Schwein. causa la roya del enebro de virginia (*Juniperus virginiana*) y el manzano (*Malus domestica*); *Uromyces* cuyas especies *U. appendiculatus* (Pers.) Link causa la roya del frijol; *U. fabae* (Pers.) de Bary, la roya del haba (*Vicia faba*) y *U. dianthi* (Pers.) Niessl la roya del clavel (*Dianthus caryophyllus*) (Alexopoulos *et al.,* 1996; Cummins & Hiratsuka, 2003).

Puccinia graminis Pers. Anton de Bary a mitad del siglo XIX fue el primero que probó, mediante experimentos de inoculación, que esta roya completaba su ciclo de vida en dos hospederos, es decir que era heteroica y demostró que el agracejo *Berberis* sp. era el huésped alterno donde se producían los espermogonios y eciosporas, siendo estas últimas las que producen la infección en el trigo. Es una roya macrocíclica pues tiene los estadios 0, I, II, III, IV (fig. 11.65). *P. graminis* presenta diferentes formas especiales (f.sp.) que sólo parasitan una especie de gramínea: *P. graminis* f. sp. *tritici* Erikss. & Henning parasita el trigo, *P. graminis* f. sp. *hordei* la cebada, *P. graminis* f. sp. *secalis* Erikss. & Henning, centeno y *P. graminis* f. sp. *avenae* Erikss. & Henning, la avena. Esta roya es heterotálica y por lo tanto hay espermogonios con espermacios e hifas receptoras + y espermogonios con espermacios e hifas receptoras –. Los espermacios + son llevados por insectos hasta espermogonios – donde dicariotizan las hifas receptoras – y viceversa (Alexopoulos *et al.,* 1996; Herrera & Ulloa, 2004).

En los países con estaciones al llegar la primavera, las teliosporas que han permanecido en el suelo durante el invierno, sobre restos de plantas infectadas, germinan produciendo basidios y basidiosporas + y – que son liberadas con fuerza y llevadas por el viento hasta el haz de las hojas jóvenes del agracejo (*Berberis* sp.) germinando y penetrando la epidermis donde el micelio crece inter- e intracelularmente. Tres o cuatro días después el micelio forma los espermogonios que rompen la epidermis y sus aberturas emergen a la superficie de la hoja para expulsar los espermacios embebidos en una sustancia pegajosa y dulce; los insectos que son atraídos por esa

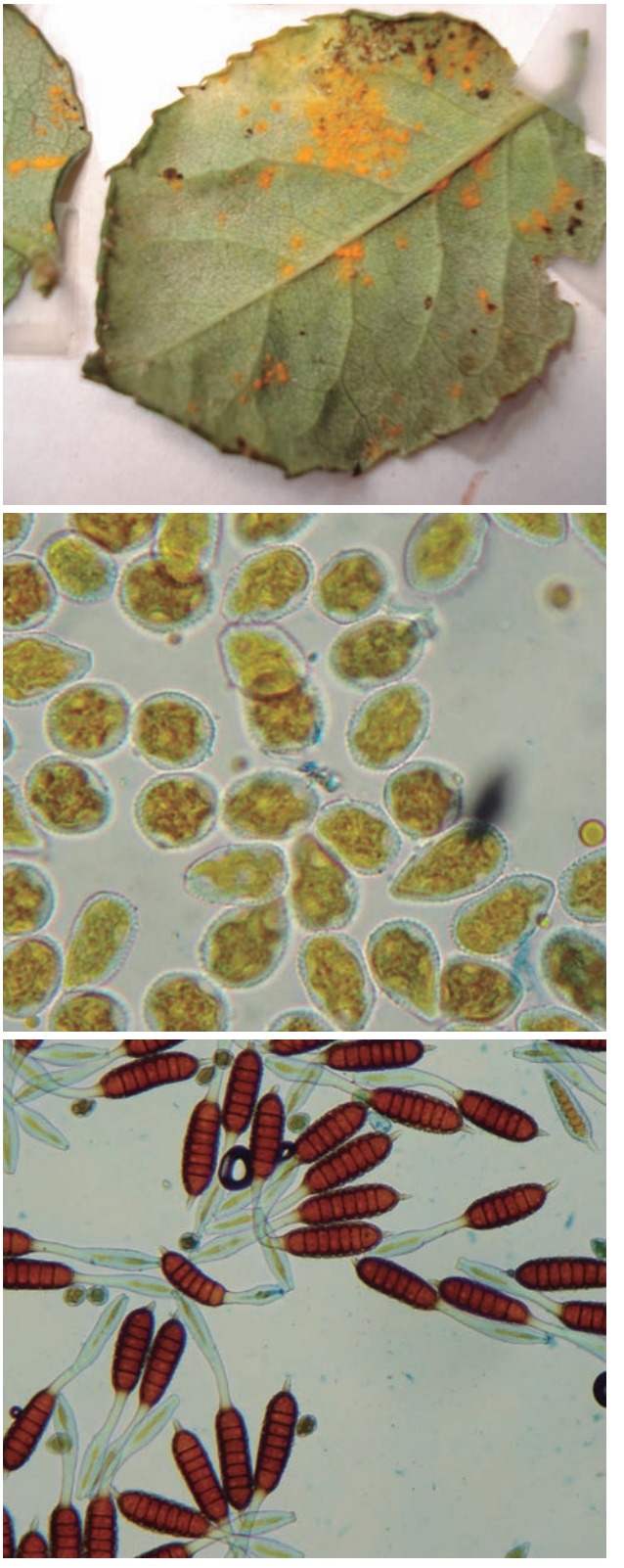


Fig. 11.64. *Phragmidium* sp.: hojas de rosa donde se observan uredinios (color naranja) y telios (color oscuro) en el envés; microscopía de urediniosporas; microscopía de teliosporas
Fotografías: LAMFU

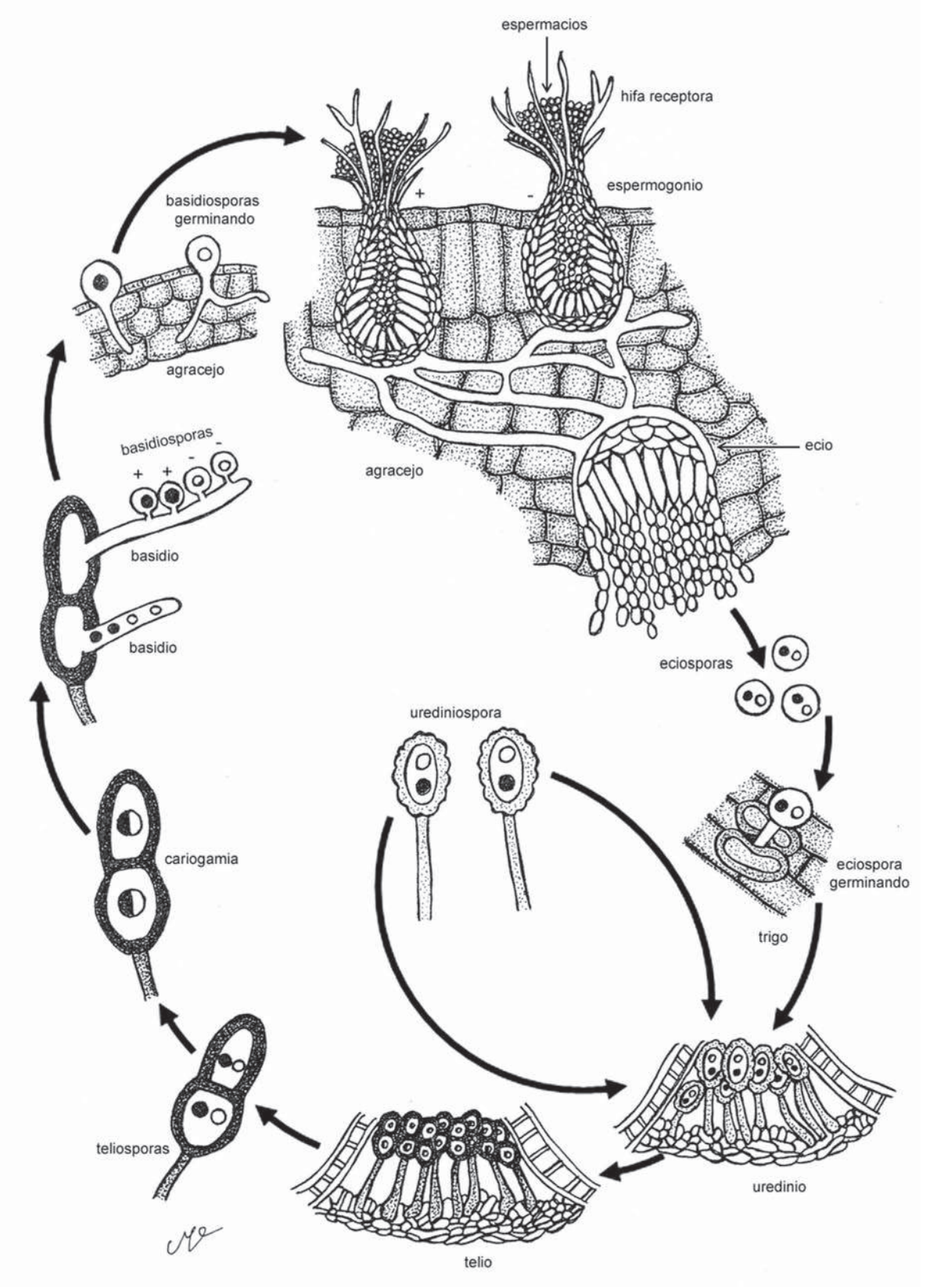


Fig. 11.65. Ciclo de vida de *Puccinia graminis*
Esquema: Marleny Vargas

sustancia, transportan espermacios en sus cuerpos y los llevan a otros espermogonios, donde al encontrar hifas receptoras compatibles las dicariotizan. Mientras ocurre la dicariotización, el micelio se desarrolla en el interior de la hoja y forma primordios de ecidios monocarióticos, en la epidermis inferior (envés). Una vez los primordios de ecios se han dicariotizado completan su desarrollo formando los ecios dentro de los cuales se forman eciosporas en cadena; al romperse la epidermis inferior de la hoja, las eciosporas son liberadas y transportadas por el viento hasta las plantas de trigo donde germinan penetrando por los estomas en tallos, hojas y vainas. En el interior foman un micelio dicariótico en el cual se producirán uredinios con urediniosporas binucleadas y anaranjadas que pueden reinfectar la misma u otras plantas. Este estadio es la fase repetitiva de las royas. Cuando va llegando el otoño, el micelio dicariótico que formaba uredinios, forma telios oscuros y teliosporas bicelulares y oscuras, que pueden permanecer en los restos de las plantas y sobrevivir el invierno para reiniciar el ciclo en la primavera siguiente (Alexopoulos *et al*. 1996; Agrios, 2005; Webster & Weber, 2007).

Familia **Uncolaceae**

Género ***Uncol*** Buriticá & Rodríguez.

Es una familia monogenérica cuya especie *Uncol diazii* Buriticá & Rodríguez presenta espermogonios grupo I (tipo 1) sin estructuras estériles. Los uredinios (anamorfo tipo *Calidion* Syd. & Syd.), son supraestomatales y con paráfisis; urediniosporas sésiles o pedunculadas y equinuladas. Presenta telios supraestomatales y parafisados; teliosporas sésiles, unicelulares o en cadenas de dos a tres con poro germinal único. Los basidios son externos (Buriticá & Rodríguez, 2000).

Géneros de posición incierta dentro del orden Pucciniales

Género ***Hemileia*** Berk & Broome.

Es una roya hemicíclica a la que no se le conocen los estadios 0 y I y en su ciclo de vida, el estadio II, urediniosporas, es el predominante y el estadio III, teliosporas, es raro (sólo se ha reportado pocas veces). El estadio IV son basidiosporas que se producen en basidios externos. (fig. 11.66). Los uredinios son subepidermales en su origen y típicamente son supraestomatales. Las urediniosporas son pediceladas y se originan en grupos. Son asimétricas, con un lado cóncavo, rugoso y el otro liso. El género es importante porque contiene las especies que causan la roya anaranjada y la roya harinosa del cafeto que son producidas por *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. y *Hemileia coffeicola* Maubl., respectivamente. Esta última hasta ahora solamente tiene importancia en África Occidental y se considera menos dañina que la roya anaranjada. *Hemileia colombiana* Buriticá se ha reportado en plantas de la familia Apocynaceae (Buriticá, 1978; Becker-Raterink *et al*., 1991).

Hemileia vastatrix Berk. & Br. Es una roya con distribución mundial y de gran importancia donde se cultiva el cafeto, ya que estas plantas son infectadas por la germinación de las urediniosporas, en el envés de la hoja cuando las condiciones ambientales son apropiadas y aunque éstas pueden germinar por varios poros, sólo uno de los tubos germinales es exitoso, crece y se dirige hacia uno de los estomas donde forma el apresorio. Del apresorio emerge un tubo de penetración hacia el interior de la hoja y forma hifas somáticas que crecen intercelularmente originando los haustorios intracelulares. Los síntomas que comienzan a los pocos días de la infección se presentan como manchas redondas de color amarillo claro y translúcidas en el envés foliar y manchas aceitosas en el haz. Luego las urediniosporas emergen por los estomas y dan a la lesión del envés, un color anaranjado más intenso. A medida que pasa el tiempo, las lesiones aumentan de tamaño dejando una zona necrótica. La vida de la hoja se reduce considerablemente causando la defoliación de la planta. En Colombia, los cafetos de la variedad caturra son afectados fácilmente por esta roya, sin embargo, la variedad *colombia* es resistente aunque ha ido disminuyendo (Gopalkrishnan, 1951; Rajendren, 1967; Becker-Raterink *et al*., 1991; Cummins & Hiratsuka, 2003).

Hemileia vastatrix presenta hifas somáticas abundantes, de 5-6 µm de diámetro, hialinas, tortuosas e irregularmente ramificadas; micelio intercelular dentro del mesófilo con haustorios vesiculares de 7-8 x 4-4,5 µm de 1 o 2 células. Las hifas esporógenas se originan de una región del parénquima en empalizada y crecen hacia las cavidades subestomatales para formar estromas compactos. Las urediniosporas son binucleadas y presentan un comportamiento nuclear único con cariogamia y meiosis en ellas (Rajendren, 1967). Se forman en los ápices de las hifas esporógenas que emergen por los estomas, tienen un tamaño de 25-35 x 12-28 µm, son reniformes o con forma de media luna, lisas en la parte ventral y verrucosas en la parte dorsal, el contenido de su interior es granular y anaranjado. Las teliosporas son poco frecuentes, lisas

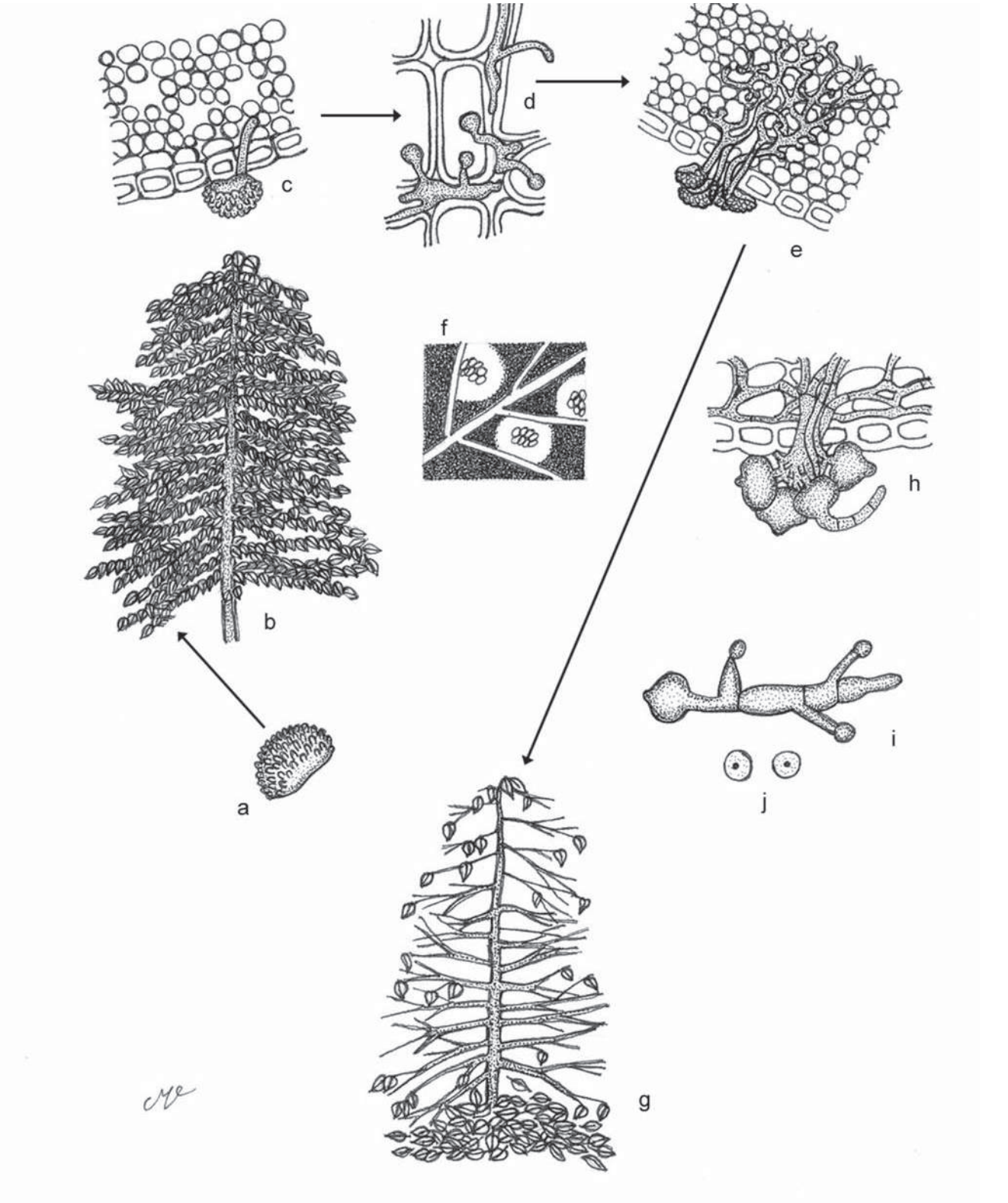


Fig. 11.66. Ciclo de vida de *Hemileia vastatrix.* a) Uredospora. b) Cafeto. c) Germinación de la uredospora. d) Formación de los haustorios. e) Uredinios con urediniosporas. f) Formación de soros naranja en el envés de las hojas. g) Desfoliación del cafeto. h) Telio con teliosporas. i) Basidio externo. j) Basidiosporas
Esquema: Marleny Vargas

y napiformes, su tamaño es de 15-18 x 18-24 µm y germinan generalmente estando unidas a su soporte formando un basidio con cuatro basidiosporas no infectivas para el cafeto. Tampoco se les conoce hospedero alterno. La diseminación de las esporas se realiza principalmente por acción de la lluvia (Rajendren, 1972; Harr, 1979; Cadena, 1982).

Clase Microbotryomycetes

Bauer *et al*. (2006) basados en estudios de filogenia molecular erigen como monofilética esta clase, sin embargo, a nivel morfológico y ecológico es bastante diversa. Se caracteriza porque en todos los estados teleomórficos presentan fragmobasidios, la esporulación teleomórfica puede variar desde teliosporas únicas o por la formación de basidios dispersos o de basidiomas complejos tipo picnidiode. A excepción del orden Microbotriales, los miembros de esta clase poseen organelos altamente especializados denominados **colacosomas** caracterizados por poseer una zona central densa a los electrones rodeados por una región transparente a los electrones. En general, son microorganismos dimórficos produciendo una fase de levadura en el estadio haploide y pueden ser fitoparásitos, micoparásitos y algunos se han considerado saprótrofos, sin embargo, esta forma de vida no se podrá definir con certeza hasta que se investiguen los ciclos de vida de estos hongos en condiciones naturales (Bauer *et al*., 2006).

Comprende cuatro órdenes: Heterogastridiales, **Leucosporidiales**, **Microbotryales**, y **Sporidiobolales** (Kirk *et al*., 2008); describiremos los tres en negrilla.

Orden Leucosporidiales

Estos hongos no son fitoparásitos. En su fase levaduriforme (estado unicelular) presentan colonias blancas a crema. En la fase sexual el micelio no presenta haustorios, tiene colacosomas y poros septales simples. Las teliosporas germinan produciendo basidios septados transversalmente, liberando las basidiosporas en forma pasiva. En la fase levaduriforme además de gemaciones puede producir balistoconidios y a nivel bioquímico la mayoría de las especies generalmente asimilan D-glucosamina, D-xilosa, D-rafinosa y crecen en medio libre de vitaminas (Sampaio *et al*., 2003).

En este orden se ubica la familia **Leucosporidiaceae** (Kirk *et al*., 2008).

Familia **Leucosporidiaceae**

Estos hongos forman colonias levaduriformes, incoloras a crema. Las hifas carecen de haustorios y presentan colacosomas y poros septales. Las teliosporas son globosas de paredes delgadas o gruesas y al germinar forman basidios septados transversalmente con basidiosporas en el extremo distal de cada célula. Las basidiosporas son pequeñas, hialinas y de pared delgada y su descarga es pasiva. El anamorfo es un hifomiceto que se reproduce por gemación y raramente por balistoconidios. Los miembros de esta familia están ampliamente distribuidos y se encuentran en ambientes acuáticos y sicrófilos (Cannon & Kirk, 2007).

Esta familia, según Kirk *et al.* (2008), comprende tres géneros de los que describiremos el género ***Leucosporidium***.

Género ***Leucosporidium*** Fell, Statzell, Hunter & Phaff.

En medio sólido estos hongos forman colonias blancas o crema a menudo mucoides y sin pigmentos carotenoides. Las dos fases, levadura y micelio, pueden ocurrir en el cultivo. Las levaduras son ovoides a elongadas y se reproducen por gemación, a veces pueden producir seudomicelio. La fase micelial está caracterizada por un micelio verdadero con o sin fíbulas y la formación de teliosporas terminales e intercalares. El poro septal es simple y no presenta balistosporas o balistoconidios. Las especies del género son *L. antarticum* Fell, Statzell, I.L. Hunter & Phaff, *L. fellii, L. capsuligenum* Fell, Statzell, I.L. Hunter & Phaff, *L. golubevii* Gadanho, J.P. Samp. & R. Bauer y *L. scottii* Fell, Statzell, I.L. Hunter & Phaff (Statzell-Tallman & Fell, 1998).

El género *Leucosporidiella* Samp. (anamorfo de *Leucosporidium*) fue erigido por Sampaio *et al*. (2003) para crear nuevas combinaciones de especies anamorfas que anteriormente estuvieron ubicadas en el género *Rhodotorula* F. C Harrison, muy cercanamente relacionadas con el teleomorfo *Leucosporidium scottii* Fell, Statzell, I.L. Hunter & Phaff. Las especies son *Leucosporidiella creatinivora* (Golubev) J.P. Samp., *L. fragaria* (J.A. Barnett & Buhagiar) J.P. Samp, *L. muscorum* (Di Menna) J.P. Samp y *L. yakutica* (Golubev) J.P. Samp. El anamorfo *Leucosporidiella* presenta colonias levaduriformes mucoides de color crema. A nivel bioquímico asimila inositol y no produce compuestos amiloides, además utiliza nitrato como única fuente de nitrógeno y es positivo para la asimilacion de D-glucoronato y algunos compuestos aromáticos (Sampaio *et al.,* 2003).

Orden **Microbotryales**

Los denominados carbones del orden Microbotryales que de acuerdo con estudios moleculares y ultraestructurales anteriormente fueron clasificados en el subfilo Ustilaginomycotina, ahora se reubican en el subfilo Pucciniomycotina; hongos como *Sphacelotheca* de Bary y *Microbotryum* Lév. están clasificados en el orden Microbotryales de acuerdo con características químicas como la presencia de manosa como el principal carbohidrato en la pared celular y la ausencia de hifas intracelulares y haustorios en el hospedero (Bauer *et al*., 2001). Los hongos de este orden se caracterizan por ser fitoparásitos. Las hifas dentro de los hospederos crecen en forma intercelular y presentan basidios transversalmente septados de donde se producen múltiples basidiosporas sésiles (Bauer *et al*., 1997).

Este orden comprende dos familias (Kirk *et al*., 2008); trataremos la familia **Microbotryaceae**.

Familia **Microbotryaceae**

Estos hongos se caracterizan porque las hifas son intercelulares, no presentan haustorios y en su madurez los septos no tienen poros. Los soros se desarrollan en las anteras, filamentos u ovarios de sus hospederos, raramente sobre flores o tejido foliar y generalmente el tejido generativo es reemplazado por masas de esporas de color marrón oscuro a violáceo; los soros pueden o no tener peridio y la columela generalmente está ausente. Las teliosporas son globosas de ovoides a angulares, hialinas de marrón a violeta pálido, de pared lisa, reticulada o verrucosa; al germinar forman basidios de tres a cuatro células y sin esterigmas que proliferan produciendo basidiosporas sésiles apicales o laterales. Las basidiosporas son hialinas, aseptadas y de pared delgada. Generalmente, estos hongos presentan distribución en zonas templadas (Bauer *et al*, 1997; Cannon & Kirk, 2007).

Esta familia, según Kirk *et al*. (2008), comprende cinco géneros de los cuales trataremos *Microbotryum* y *Sphacelotheca*.

Género ***Microbotryum*** Lév.

Los hongos de este género son conocidos tradicionalmente como carbón de las anteras de plantas dicotiledoneas. Mediante estudios moleculares Almaraz *et al*. (2002) resuelven la filogenia de este género separándolo en dos grandes grupos: 1) aquellos que parasitan las anteras de plantas de la familia Caryophyllaceae, y 2) especies que causan carbón en varios órganos de su hospedero. Las especies pertenecientes al segundo grupo, considerados especies de *Ustilago* anteriormente, ahora son renombradas junto con el género *Microbotryum* (Webster & Weber, 2007).

Género ***Sphacelotheca*** de Bary

Este hongo se conoce como "carbón" que afecta principalmente maíz o sorgo, presentando amplia distribución mundial. El carbón del sorgo es causado por *Sphacelotheca sorghi* y se manifiesta en la panoja. *S. reiliana* (J.G. Kühn) G.P. Clinton causa el carbón de la espiga, que en maíz se manifiesta en la mazorca (inflorescencia femenina) donde una masa de esporas y una membrana transitoria pueden reemplazar toda la mazorca dándole un aspecto tiznado o en la borla (inflorescencia masculina) donde solamente flores individuales pueden ser atacadas (Njuguna, 2001).

Presentan soros con un peridio compuesto de células redondas, hialinas que se sobrelapan con el tejido de la pared de los ovarios vegetales; el crecimiento de los soros es indeterminado y cesa solamente cuando las partes florales mueren. Presentan columela compuesta de células similares a la pared externa del peridio. Entre el peridio y la columela se encuentran las esporas de color oscuro que están muy cercanamente agrupadas pero separadas y se forman en cadenas ascendentes, sinuosas con células conectivas (disyuntores) entre las esporas (Langdon & Fullerton, 1978; Ulloa & Hanlin, 2006).

Orden **Sporidiobolales**

Son hongos no fitoparásitos que en medio de cultivo presentan colonias levaduriformes rosadas. En la fase sexual el micelio carece de haustorios, presenta colacosomas y poros septales. Las teliosporas al germinar producen basidios septados transversalmente y la liberación de las basidiosporas es pasiva. En la fase levaduriforme además de gemaciones puede producir balistoconidios. Fisiológicamente son incapaces de utilizar el D-glucuronato e inositol (Sampaio *et al.,* 2003).

Este orden comprende la familia **Sporidiobolaceae** (Kirk *et al*., 2008).

Familia **Sporidiobolaceae**

Los hongos de esta familia forman colonias levaduriformes rosadas, las hifas carecen de haustorios y presentan colacosomas y poros septales. Las teliosporas son

subglobosas de pared delgada o gruesa y germinan formando basidios elongados transversalmente septados, con basidiosporas en el extremo distal de cada célula. Las basidiosporas son pequeñas, hialinas, de pared delgada y son descargadas pasivamente. Los anamorfos se reproducen por gemación y algunas veces forman balistoconidios. Estos hongos son cosmopolitas y algunas especies son sicrófilas. En esta familia encontramos los géneros *Rhodosporidium* Banno y *Sporidiobolus* Nyland. Los anamorfos se ubican en los géneros *Rhodotorula* y *Sporobolomyces* Kluyver & C. B. Niel, sin embargo, muchas especies anamórficas anteriormente asignadas a estos géneros no pertenecen a esta familia. Es importante anotar que algunas especies de este grupo dañan alimentos y, raramente, se han reportado como patógenos humanos oportunistas (Cannon & Kirk, 2007).

Según Kirk *et al*. (2008) esta familia comprende tres géneros: *Aessosporon*, *Rogersiomyces* y *Sporidiobolus*.

BIBLIOGRAFÍA

Agrios, G.N. 2005. Plant Pathology. 5th edition. Elsevier Academic Press. New York, NY. USA.

Aime, M. C., B. Matheny, D. A. Henk, E. M. Frieders, R. H. Nilsson, M. Piepenbring, D. J. McLaughlin, L. J. Szabo, D. Begerow, J. P. Sampaio, R. Bauer, M. Weiß, F. Oberwinkler & D. Hibbett. 2006. An overview of the higher level classification of Pucciniomycotina based on combined analyses of nuclear large and small subunit rDNA sequences. Mycologia, 98: 896–905**.**

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims., M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th Ed. John Wiley & Sons INC. New York. E. U.

Bauer, R., M. Lutz & F. Oberwinkler. 2004. *Tuberculina*-rusts: a unique basidiomycetous interfungal cellular interaction with horizontal nuclear transfer. Mycologia, 96: 960- 967.

—, R., D. Begerow, J. P. Sampaio, M. Weiß & F. Oberwinkler. 2006. The simple-septate basidiomycetes: a synopsis. Mycological Progress, 5: 41–66.

Becker-Raterink, S. W. B. C. Moraes & M. Quijano-Rico. 1991. La roya del cafeto, conocimiento y control. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), Eschborn, Alemania.

Buriticá, P. 1978. Los hongos de Colombia-II. Nuevas especies de Uredinales. Caldasia 12: 165.

—, & J. Hennen. 1994. Familia Phakopsoraceae (Uredinales). Géneros anamórficos y teliomórficos. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 19: 47-62.

—, 1998. La familia Phakopsoraceae en el Neotrópico II. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 22: 325-334.

—, 1999. Familia Phakopsoraceae. (Fungi: Uredinales) Generalidades y Afinidades. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 52: 467-505.

—, & P. Rodríguez. 2000. Un nuevo género de Uredinales sobre filices, con implicaciones taxonómicas sobre todo el orden. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 24: 111-115.

Cadena, G. 1982. Biología de *Hemileia vastatrix*. Pp. 1-26. *En*: Taller sobre la roya del cafeto *Hemileia vastatrix* Berk y Br Abril 12-17 de 1982. Federación Nacional de Cafeteros. Gerencia Técnica, Cenicafe. Manizales, Colombia.

Cummins, G. B. 1959. Illustrated Genera of Rust Fungi. Burgess Publishing Company, Minnesota, U.S.A.

—, & Y. Hiratsuka. 2003. Illustrated Genera of Rust Fungi, 3rd edition. APS. St. Paul, Minnesota, U.S.A.

Findley, K., M. Rodríguez-Carres, B. Metin, J. Kroiss, A. Fonseca, R.Vilgalys, & J. Heitman. 2009. Phylogeny and Phenotypic Characterization of Pathogenic Cryptococcus Species and Closely Related Saprobic Taxa in the Tremellales. Eukaryotic Cell 8: .353-361.

Gopalkrishnan, K.S. 1951.Notes on the morphology of the genus Hemileia. Mycologia 43: 271-283.

Harr, J. 1979. *Hemileia vastratix* Berk. & Br. Publ. Div. Agron. Dep. Investig. Snadoz, S.A. 27 pp.

Herrera, T. & M. Ulloa. 2004. El reino de los hongos: micología básica y aplicada. 2nd ed. Fondo de Cultura Económica, Universidad Autónoma de México, México.

Hibbett, D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lücking, H. Thorsten Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. McLaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y-C. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Kőljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlikowska, A. Miller, J-M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schübler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. Yao, N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research, 111: 509-547.

Hiratsuka, Y. & G. B. Cummins. 1963. Morphology of the spermogonia of the rust fungi. Mycologia 55: 487-507.

—, 1973. The nuclear cycle and the terminology of spore states in Uredinales. Mycologia 65: 432-443.

—, 1990. Auriculariaceous "rust". Reports of the Tottori Mycological Institute 28: 25-30.

Langdon, R. F. & R. A. Fullerton. 1978. The genus Sphacelotheca (Ustilaginales): criteria for its delimitation and the consequences there of. Mycotaxon, 6: 421-456.

Laudon, G. F. 1967*a*. Terminology of the Rust Fungi. Transaction of the British Mycological Society 50: 189-194.

—, 1967b. The taxonomy of the imperfect rust. Transaction of the British Mycological Society, 50: 349-353.

—, 1973. Uredinales. Chapter 15. Pp. 247-179. *En*: Ainsworth, G. C., F. Sparrow & A. S. Sussman (Eds.). The Fungi an Advanced Treatrise, Vol. IVB. Academic Press, New York, U.S.A.

Littlefield, L. & M. Heath. 1979. Ultrastructure of Rust Fungi. Academic Press, New York, U.S.A.

Lutz, M., R. Bauer, D. Begerow & F. Oberwinkler. 2004 *Tuberculina-Helicobasidium:* Host specificity of the *Tuberculina*-stage reveals unexpected diversity within the group. Mycologia 96: 1316-1329.

Njuguna, J. 2001. Combating head smut of Maize caused by Sphacelotheca reiliana through resistance breeding. Seventh eastern and southern. Africa Regional Maize Conference. Pp. 110-112.

Ono, Y., P. Buriticá & J. Hennen. Delimitation of *Phakopsora*, *Physopella* and *Cerotelium* and their species on Leguminosae. Mycological Research 96: 825-850.

Rajendren, R. 1967 A new type of nuclear life cycle in *Hemileia vastratix*. Mycologia, 59: 279-285.

—, R. 1972. Development and parasitism in the genus *Hemileia* (Uredinales). Mycopathologia et Mycologia applicata, 47: 81-91.

Sampaio J.P, Gadanho M., Bauer, R. & M. Weiß M . 2003. Taxonomic studies in the Microbotryomycetidae: *Leucosporidium golubevii* sp. nov., *Leucosporidiella* gen. nov. and the neworders Leucosporidiales and Sporidiobolales. 2: 53–68.

Statzell-Tallman, A. & J. W. Fell. 1998. Leucosporidium Fell, Statzell, I .L. Hunter & Phaff. Pp. 670-675. *En*: Kurtzman C. P. & J.W. Fell (Eds.) The Yeast A taxonomic study, 4th ed. Revised and Enlarged, Elsevier, Amsterdam.

Swann, E.C., E. M. Frieders & D. J. McLaughlin. 2001. Urediniomycetes. Pp. 37-56. *En*: McLaughlin D.J., E.G. McLaughlin, P.A. Lemke (Eds.). The Mycota: Volume VII Part B. Systematics and Evolution. Springer-Verlag, New York, U.S.A.

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3th ed. Cambridge University Press. New York, U.S.A.

SUBFILO
USTILAGINOMYCOTINA

En este subfilo se ubican los **carbones,** patógenos biótrofos que afectan angiospermas de gran importancia económica. Se denominan carbones por los soros o masas laxas de esporas de colores oscuros que se forman generalmente en hojas, tallos, flores, inflorescencias o semillas de pastos y otras herbáceas. Estas esporas funcionan como teliosporas intercalares (Webster & Weber, 2007). Los carbones se caracterizan por presentar diferentes tipos de teliosporas, micelio con conexiones similares a fíbula (Bauer *et al*., 2001), ausencia de esterigmas en los basidios, ciclo de vida sencillos y a menudo presentan fases saprótrofas, cortas o largas, en estado levaduriforme produciendo células uninucleadas gemantes llamadas **esporidios**. Existen carbones blancos, como los que afectan las hojas de dalia, que producen teliosporas ligeramente coloreadas pero no negras. Las teliosporas de los carbones blancos germinan dentro de las hojas. Actualmente se reconocen aproximadamente 1500 especies de carbones (Webster & Weber, 2007).

Varias evidencias morfológicas, moleculares y fisiológicas separan el subfilo Ustilaginomycotina de los subfilos Agaricomycotina y Pucciniomycotina. Los poros septales están encerrados por capuchones de membrana. Los hongos del subfilo Ustilaginomycotina presentan una composición celular distintiva de carbohidratos donde predomina la glucosa y la ausencia de xilosa (Begerow *et al.,* 2006). Estos hongos presentan **zonas de interacción** entre parásito-hospedero que se evidencia como depósitos fúngicos que resultan de la exocitosis de vesículas primarias. Estas zonas de interacción son características ultraestructurales importantes para la clasificación taxonómica en el subfilo Ustilaginomycotina, y se dividen en zonas de interacción extendidas y locales. Las zonas de interacción locales pueden ser de varios tipos con o sin estructuras de interacción y estas últimas pueden ser sencillas o complejas. Las zonas de interacción extendidas presentan depósitos de material fúngico en toda la zona de contacto con la célula hospedera (Bauer *et al*., 1997 y 2001).

A diferencia de los hongos clasificados en el subfilo Pucciniomycotina, los carbones pueden o no presentar haustorios y cuando los presentan estos se forman como hifas intracelulares sencillas o extensiones hifales que invaginan el plasmalema y que no se diferencian en un cuello angosto y un cuerpo haustorial amplio. Además, las hifas intracelulares de los carbones usualmente producen una capa gruesa que puede observarse por microscopía electrónica. Los basidios de los carbones a menudo producen numerosas basidiosporas, en el caso de las royas generalmente se producen cuatro basidiosporas por basidio. Las teliosporas de los Ustilaginomycotina no suelen ser pedunculadas (Bauer *et al.,* 2001; Begerow *et al*., 2006; Webster & Weber, 2007).

Hay que aclarar que el término "carbón" no tiene implicación taxonómica. Los carbones han evolucionado en diferentes grupos taxonómicos, cuya mayoría pertenece al subfilo Ustilaginomycotina. Los denominados carbones del orden Microbotryales, que de acuerdo con estudios moleculares y ultraestructurales anteriormente fueron clasificados en este subfilo, ahora se reubican en el subfilo Pucciniomycotina; hongos como *Sphacelotheca* y *Microbotryum* están clasificados en el orden Microbotryales de acuerdo con características químicas como la presencia de manosa como el principal carbohidrato en la pared celular y la ausencia de hifas intracelulares y haustorios en el hospedero (Bauer *et al*., 2001). La mayoría de los hongos ubicados en el subfilo Ustilaginomycotina pertenecen a la clase Ustilaginomycetes que comprende los órdenes Urocystales cuyos hongos presentan holobasidios y el orden Ustilaginales en donde predominan los hongos con fragmobasidios. Este subfilo no sólo comprende los carbones sino también parásitos de plantas sin teliosporas como *Graphiola*, *Exobasidium* y *Microstroma,* entre otros (Begerow *et al.,* 2006).

Ciclo de vida de un carbón

En el ciclo de vida de los carbones se presentan dos fases (fig. 11.67): una fase saprótrofa haploide, en la que el hongo es incapaz de ser infectivo, y una fase parásita dicariótica que predomina en el ciclo de vida. En algunas especies la fase saprótrofa puede desarrollarse de manera prolongada con reproducción similar a la de las levaduras, en otras especies se desarrollan anamorfos con hifas que se generan a partir de basidiosporas producidas después de la meiosis del núcleo diploide en el interior del basidio; los anamorfos producen balistoconidios de descarga violenta. La fase saprótrofa finaliza con la conjugación de células haploides compatibles para producir micelio infectivo (Vánky, 2002; Webster & Weber, 2007).

La fase dicariótica comienza con la infección, a menudo sistémica, por parte del micelio 2n dentro de

la planta hospedera creciendo de manera inter- o intracelular. Los tejidos meristemáticos son densamente colonizados por hifas septadas y ramificadas, usualmente no se presentan haustorios especializados, sin embargo, las hifas pueden entrar a las células hospederas a través de la invaginación del plasmalema del hospedero. En muchos casos el micelio es perenne y puede no ser evidente su presencia dentro de los tejidos vegetales hasta que la formación de las esporas comienza (Vánky, 2002). Durante la formación de los soros el micelio dicariótico se agrupa en los espacios intercelulares destruyendo los tejidos blandos del hospedero; los carbones pueden producir una gran variedad de soros en diversos órganos vegetales. Dentro de los soros, las hifas esporógenas están compuestas de células binucleadas, cuyos núcleos se fusionan, después las paredes celulares se engrosan y las células se fragmentan. Éstas finalmente se agrandan y se vuelven globosas dando lugar a las **teliosporas** caracterizadas por tener paredes muy gruesas, usualmente oscuras, con superficies que pueden ser lisas u ornamentadas con espinas o retículos. Las teliosporas son los órganos de resistencia y dispersión por viento o por adhesión a la superficie de algunas semillas (fig. 11.68). La mayoría de las teliosporas de los carbones germinan de manera similar a como ocurre en las esporas de las royas. La teliospora actúa como **probasidio** que germina para producir un **promicelio** o metabasidio septado, siendo éste último donde ocurre la meiosis y del cual se producen las basidiosporas haploides (**esporidios**) en ausencia de esterigmas. Las basidiosporas o esporidios son incapaces de reinfectar el hospedero y por el contrario geman para producir células levaduriformes elongadas que pueden comportarse como saprótrofas durante un tiempo prolongado (Vánky, 2002; Webster & Weber, 2007). En la naturaleza, la fase dicariótica es parásita obligada de las plantas con flores y la fase haploide no es patógena y crece muy bien en medios de cultivo simples.

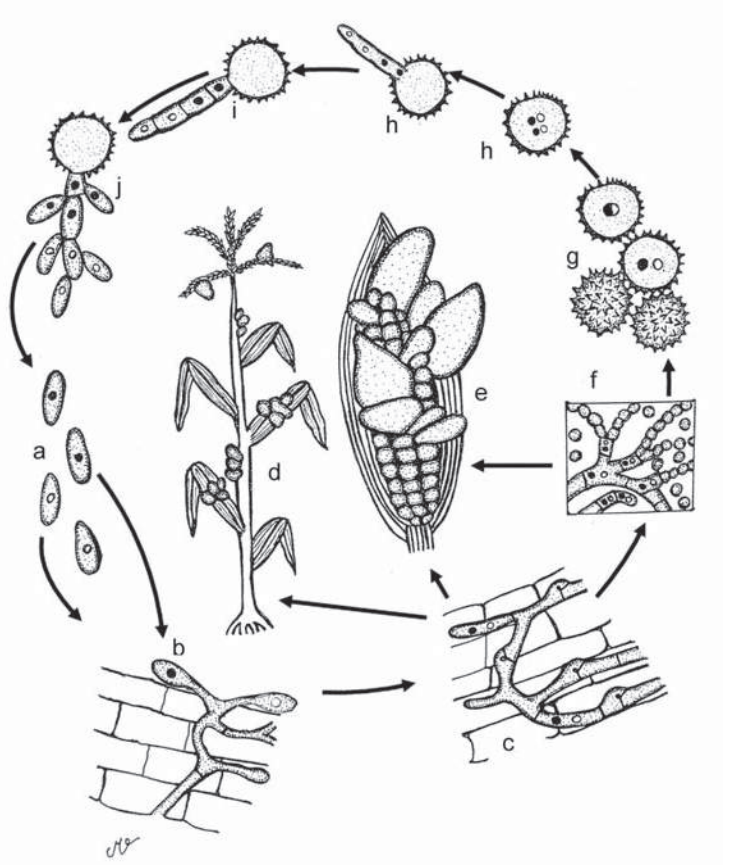


Fig. 11.67. Ciclo de vida de Ustilago maydis. a) Basidiosporas. b) Formación del micelio dicarión. c) Crecimiento intracelular del micelio dicarión. d) Planta de maíz con agallas en las inflorescencias. e) Agallas en la mazorca. f) Formación de las teliosporas. g) Teliosporas dicarióticas. h) Meiosis. i) Formación del basidio. j) Producción de basidiosporas
Esquema: Marleny Vargas

Clase Exobasidiomycetes

En esta clase, erigida por Begerow *et al.* (2006), se ubican microorganismos que presentan una ecología muy diversa y que a diferencia de la clase Ustilaginomycetes interactúan con sus hospederos a través de zonas locales. Sin embargo, según estudios de filogenia molecular se ubica como grupo hermano de la clase Ustilaginomycetes, presentando como carácter compartido la presencia

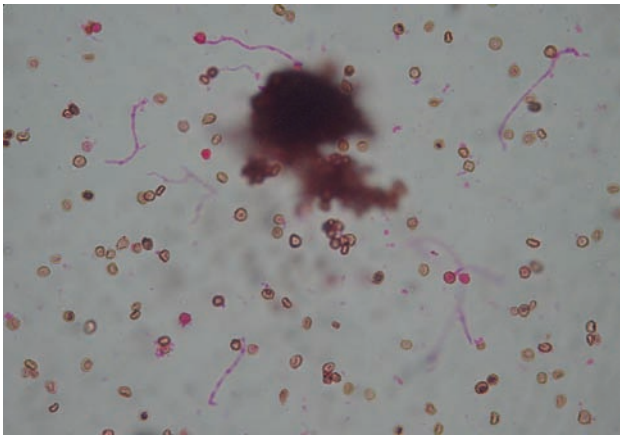


Fig. 11.68. Teliosporas de *Ustilago maydis.*
Fotografía: LAMFU

de capuchones de membranas en los poros septales y la ausencia de aglomeraciones de hifas intracelulares. A diferencia de los hongos pertenecientes a la clase Ustilaginomycetes, estos hongos se distinguen por producir basidios directamente del micelio parasítico y no a partir de las teliosporas (Webster & Weber, 2007). Los hongos patógenos de plantas ubicados en esta clase presentan diversos mecanismos de interacción con sus hospederos (Bauer *et al*., 1997). En esta clase según Kirk *et al*. (2008) se ubican seis órdenes: Doassansiales, **Entylomatales**, Exobasidiales, Georgefischeriales, Microstromatales y **Tilletiales**; de estos trataremos los resaltados en negrilla.

Orden **Entylomatales**

Familia **Entylomataceae**

Las especies de este orden y familia son biótrofos, causan agallas, inflamaciones o manchas en un amplio rango de plantas dicotiledóneas principalmente de la familia Asteridae, Rosidae y Ranunculales. Los soros se forman en hojas y en tallos. Las teliosporas usualmente son lisas, hialinas a amarillo pálido inmersas en los tejidos del hospedero en arreglos solitarios o adheridas en grupos irregulares; a menudo presentan una capa externa gelatinosa. Las teliosporas al germinar producen basidios septados transversalmente de cuyos ápices se producen cuatro a ocho basidiosporas de manera agrupada. Estos hongos presentan anamorfos similares a levaduras que usualmente producen balistoconidios (Bauer *et al*., 2001; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Entyloma*** de Bary

En este género se ubican especies que forman soros en partes vegetativas de plantas dicotiledóneas, en su mayoría sobre hojas y tallos; usualmente forman manchas y a veces pústulas, hinchazones o agallas. Las esporas pueden o no adherirse en grupos irregulares; están permanentemente embebidas en el tejido hospedero, son hialinas a marrón pálido, de pared lisa a menudo con una capa gelatinosa hialina. No presenta haustorios. El poro septal es simple con dos capuchones de membrana (Vánky, 2002).

En Colombia se han registrado las especies *Entyloma australe* Speg creciendo en uchuva (*Physalis peruviana*), *Entyloma calendulae* Syd.; en caléndula (*Calendula officinalis*), *Entyloma dahliae* Syd. & P. Syd.; en dalia (*Dahlia pinnata*), *Entyloma spilanthis* Spegazzini sobre botón de oro (*Acmella oppositifolia*) (Piepenbring, 2002), entre otras.

Orden **Tilletiales**

Los organismos clasificados en este orden no son dimórficos, presentan doliporos estriados en los septos y las teliosporas son las que presentan mayor tamaño dentro de los organismos del filo Ustilaginomycotina. Estos organismos son parásitos de pastos a excepción de *Erratomyces* que parasita plantas de la familia Fabaceae, y los soros se desarrollan en los ovarios (Piepenbring & Bauer, 1997).

De acuerdo con Kirk *et al.* (2008) este orden comprende una familia que se describe a continuación.

Familia **Tilletiaceae**

Estos hongos se caracterizan por producir las llamadas **bolas** (*bunt*) compuestas de masas de esporas intercaladas con células estériles y los soros se forman principalmente en los ovarios. Las hifas presentan septos doliporos y se desarrollan intercelularmente. No producen haustorios. Las teliosporas son amarillas a marrón oscuro, a menudo ornamentadas con espinas, tubérculos, retículos o surcos, generalmente están rodeadas de una capa gelatinosa o un apéndice mucoso. Los miembros de esta familia difieren de la familia Ustilaginaceae por el mecanismo de germinación de las teliosporas, el núcleo diploide en las teliosporas maduras realiza meiosis antes de la germinación, seguida de divisiones mitóticas sincrónicas, el núcleo haploide migra al promicelio, el cual no desarrolla septos como ocurre en los miembros de la familia Ustilaginaceae. Una vez las teliosporas germinan, producen basidios septados, elongados y cilíndricos, los cuales portan de seis a dieciséis basidiosporas filiformes. Los anamorfos producen balistoconidios (Cannon & Kirk, 2007).

De los seis géneros clasificados (Kirk *et al*., 2008) en esta familia trataremos el género *Tilletia*.

Género ***Tilletia*** Tul. & C. Tul.

Los microorganismos clasificados en este género son carbones que infectan cogollos, cuyas teliosporas se caracterizan por ser densamente tuberculadas (Pimentel *et al*., 1998). La enfermedad carbón parcial del trigo o carbón carnal causada por *Tilletia indica*, una de las más devastadoras a mediados de los años noventa en Estados Unidos, se desarrolla en una parte de los granos infectados por lo que de ahí se deriva su nombre. Varias especies se han registrado en Colombia: *Tilletia ayresii* Berkeley creciendo sobre guinea (*Panicum máximum*), *Tilletia caries* (DC.) Tul. & C. Tul y *Tilletia laevis* J. G. Kühn creciendo en trigo (*Triticum aestivum*), *Tilletia colombiana* Vánky creciendo en *Brachypodium mexicanum* (Piepenbring, 2002).

Clase Ustilaginomycetes

En esta clase se ubican organismos que según estudios ultraestructurales y moleculares forman un grupo monofilético. Se caracterizan por la formación de zonas de interacción extendida con sus hospederos, son dimórficos, forman teliosporas y son gastroides (Bauer *et al*., 1997; Begerow *et al*., 1997). Según la clasificación propuesta por Kirk *et al.* (2008) en esta clase se ubican dos órdenes: Urocystidiales y Ustilaginales.

Orden Urocystidales

Estos hongos desarrollan los soros en partes vegetativas de sus hospederos; se caracterizan por presentar doliporos en los septos maduros de las hifas sorales y por presentar haustorios con morfología botriosa sin constricciones en los puntos de penetración (Bauer *et al*., 1997; 2001). Se considera que en este grupo algunos taxones presentan características morfológicas y ecológicas con alto grado de divergencia. Por ejemplo, la especie *Ustacystis waldsteiniae* (Peck) Zundel no presenta holobasidios sino fragmobasidios; el género *Doassansiopsis* (Stech.) Dintel tiene bolas de esporas complejas y se comporta como parásito de plantas acuáticas (Bauer *et al*., 1997).

Inicialmente Begerow *et al.* (2006), basados en estudios moleculares, ubicaron en este orden tres familias: Doassansiopsaceae, Mycosyringaceae y Urocystidaceae. En la actual clasificación, según Kirk *et al.* (2008), se incluye la familia Glomosporiaceae. En este texto trataremos las familias Glomosporiaceae y Urocystidaceae.

Familia **Glomosporiaceae**

En esta familia se ubican hongos que parasitan ovarios de un amplio rango de plantas dicotiledóneas, especialmente legumbres. Los soros que se desarrollan en los ovarios pueden causar su deformación. En la parte interna de los soros se ubican bolas de esporas que se pueden o no fragmentar fácilmente, cada bola contiene numerosas esporas. Las teliosporas son redondas o angulares, marrón, de pared gruesa, verrucosas; al germinar se forman basidios o hifas septadas o aseptadas. Los basidios son septados o aseptados, cilíndricos que pueden asemejarse a hifas, en cuyo ápice se producen agrupaciones de basidiosporas. Las basidiosporas son elongadas, elipsoidales a ovoides (Cannon & Kirk, 2007).

En la familia Glomosporiaceae se ubican tres géneros (Kirk *et al*., 2000) de los cuales trataremos el género *Thecaphora*.

Género ***Thecaphora*** Fingerh

Estos microorganismos desarrollan soros en varias tejidos de plantas dicotiledóneas; están llenos de masas de esporas que van de color amarillo a marrón rojizo, pero nunca negro ni con tintes violáceos. Las esporas se pueden aglutinar de manera firme o laxa, son subpolihédricas irregulares, de pared lisa y delgada en los lados de contacto y ornamentadas y gruesas en los lados libres. La germinación de la espora resulta en la formación de basidios a menudo hinchados en la base, inicialmente aseptados y luego septados, con o sin ramificaciones. La interacción con los tejidos del hospedero se da por crecimiento intracelular de las hifas. Los septos maduros no presentan poros (Vánky, 2002).

Familia **Urocystidaceae**

En esta familia se ubican los carbones que presentan soros en hojas y tallos y que producen inflamaciones o agallas; estos soros contienen masas pulverulentas de esporas individuales o de agregados de éstas. Las hifas contienen poros septales sencillos con dos capuchones de membrana y dos placas no membranosas que encierran el poro. Las teliosporas son globosas a ovoides a elongadas, de color marrón-rojizo u oliváceo, raramente septadas. Las teliosporas germinan formando un basidio cilíndrico cenocítico, en cuyo ápice se producen agrupaciones de basidiosporas elongadas, filiformes, que al fusionarse por pares generan las hifas infectivas (Cannon & Kirk, 2007).

Según Kirk *et al*. (2008) la familia Urocystidiaceae comprende siete géneros, de los cuales describiremos el género *Urocystis*.

Género ***Urocystis*** Rabenh ex Fuckel.

Este género se caracteriza principalmente porque las teliosporas consisten de una o más células fértiles melanizadas rodeadas por varias células estériles (Webster & Weber, 2007). Los soros de *Urocystis* se desarrollan principalmente en hojas y tallos, a veces en flores y semillas y con menos frecuencia en raíces, causando manchas, hinchazones o agallas que contienen masas pulverulentas de esporas de color marrón o marrón-negro. Los balones de esporas son persistentes, compuestos de una o varias esporas pigmentadas, fértiles, rodeadas de células estériles pálidas y pequeñas. La interacción con el hospedero se da por la formación de haustorios con zonas de interacción extendida. El poro septal es simple con capuchones de membrana y dos placas no membranosas que encierran el poro (Vánky, 2002).

La especie *Urocystis ranunculi* (Libert) Moesz, Karpat. se ha registrado en páramos de Colombia, creciendo en rejoncito (*Ranunculus pilosus*) (Piepenbring, 2002).

Orden **Ustilaginales**

Estos carbones parasitan hospederos específicos de las familias Poaceae y Cyperaceae, esporulando en las partes reproductivas de sus hospederos (Bauer *et al*., 2001). Los soros se desarrollan en las anteras, los ovarios o las inflorescencias. A diferencia de los Urocystidales, los Ustilaginales no presentan doliporos en los septos maduros de las hifas sorales y por el contrario se observan hinchazones medianas que se asemejan a poros (Bauer *et al.,* 1997). Las hifas se desarrollan intercelularmente, a menudo presentan haustorios y a veces fíbulas. Las esporas maduras presentan un núcleo diploide delimitado por una endospora delgada y una exospora gruesa y ornamentada (Kirk *et al*., 2008). En este orden se ubican ocho familias de las cuales trataremos Anthracoideaceae y Ustilaginaceae.

Familia **Anthracoideaceae**

Estos hongos presentan soros globosos a ovoides, compuestos de tejido de los ovarios vegetales y rodeados por una masa seca de esporas negras. Las teliosporas son globosas, ovoides o poligonales a menudo aplanadas, de color marrón oscuro, usualmente ornamentadas con espinas, arrugas o gránulos, rodeadas de una capa gelatinosa que se rompe en la madurez. La característica distintiva de esta familia es la producción de dos basidiosporas por los basidios aéreos. Las basidiosporas son hialinas y presentan formas cilíndricas a ovoides (Cannon & Kirk, 2007). Esta familia comprende veinte géneros según Kirk *et al*. (2008) de los cuales nombramos a *Cintractia* Cornu que ataca plantas de la familia Cyperaceae. En Colombia se han registrado *C. amazonica* Syd. & P. Syd, *C. axicola* (Berk) Cornu, *C. fimbristylicola* Pavgi & Mundk y *C. limitata* G.P. Clinton (Piepenbring, 2002).

Familia **Ustilaginaceae**

En esta familia se ubican organismos biótrofos que se desarrollan sobre plantas de las familias Cyperaceae y Poaceae. Desarrollan soros en inflorescencias, hojas o tallos, que se revientan en la madurez dejando expuestas masas pulverulentas de esporas marrones oscuras; a menudo presentan columela o hifas parecidas a eláteres. Las hifas se desarrollan intracelularmente cubiertas por una matriz opaca, en los septos no se producen poros. Las teliosporas se forman por separado, raramente en parejas, de color marrón-oliváceo, usualmente con ornamentaciones como verrugas, retículos o espinas. Cuando germinan, las teliosporas producen basidios septados transversalmente. Las basidiosporas son elongadas, hialinas de pared delgada y se forman lateral o terminalmente (Cannon & Kirk, 2007).

En este texto describiremos el género *Ustilago,* de los 17 géneros ubicados en esta familia según Kirk *et al.* (2008).

Género ***Ustilago*** Pers. Roussel

De todos los géneros que producen carbones, *Ustilago* contiene el mayor número de especies (aproximadamente 200) (Kirk *et al*., 2008). Estos microorganismos desarrollan soros sobre diferentes partes de plantas hospederas de la familia Poaceae, que al madurar explotan produciendo masas pulverulentas de esporas negras a oliváceas. Las esporas son simples, de tamaño pequeño a mediano, color marrón y presentan paredes usualmente ornamentadas (verrucosas, equinuladas o reticuladas) raramente lisas. Las esporas al germinar producen fragmobasidios que portan basidiosporas o hifas terminales o laterales. La interacción entre parásito hospedero se da por hifas intracelulares cubiertas de una matriz opaca a los electrones (Vánky, 2002).

Algunas especies registradas en Colombia son: *Ustilago affinis* Ellis & Everhart creciendo sobre grama o pasto (*Stenotaphrum secundatum*), *Ustilago avenae* (Pers.) Rostrup, Overs. Kongel sobre avena (*Avena sativa)*, *Ustilago hordei* (Pers.) Lagerh. Mitt y *Ustilago nuda* (Jensen) Rostr. Tidsskr., en cebada (*Hordeum vulgare)*, *Ustilago maydis* (DC.) Corda creciendo en maíz (*Zea mays)*, *Ustilago scitaminea* Syd., sobre especies de caña de azúcar (*Saccharum* spp.), *Ustilago striiformis* creciendo en *Holcus lanatus*, *Ustilago tritici* (Pers.) Rostrup en *Triticum aestivum* y *Ustilago venezueliana* Syd. & P. Syd sobre páspalo (*c)* (Piepenbring, 2002).

Órdenes de ubicación incierta en el subfilo Ustilaginomycotina

Orden **Malasseziales**

Este orden de ubicación incierta dentro del subfilo Ustilaginomycotina comprende un sólo género de levaduras *Malassezia* Baill, que se caracterizan por ser microbiota

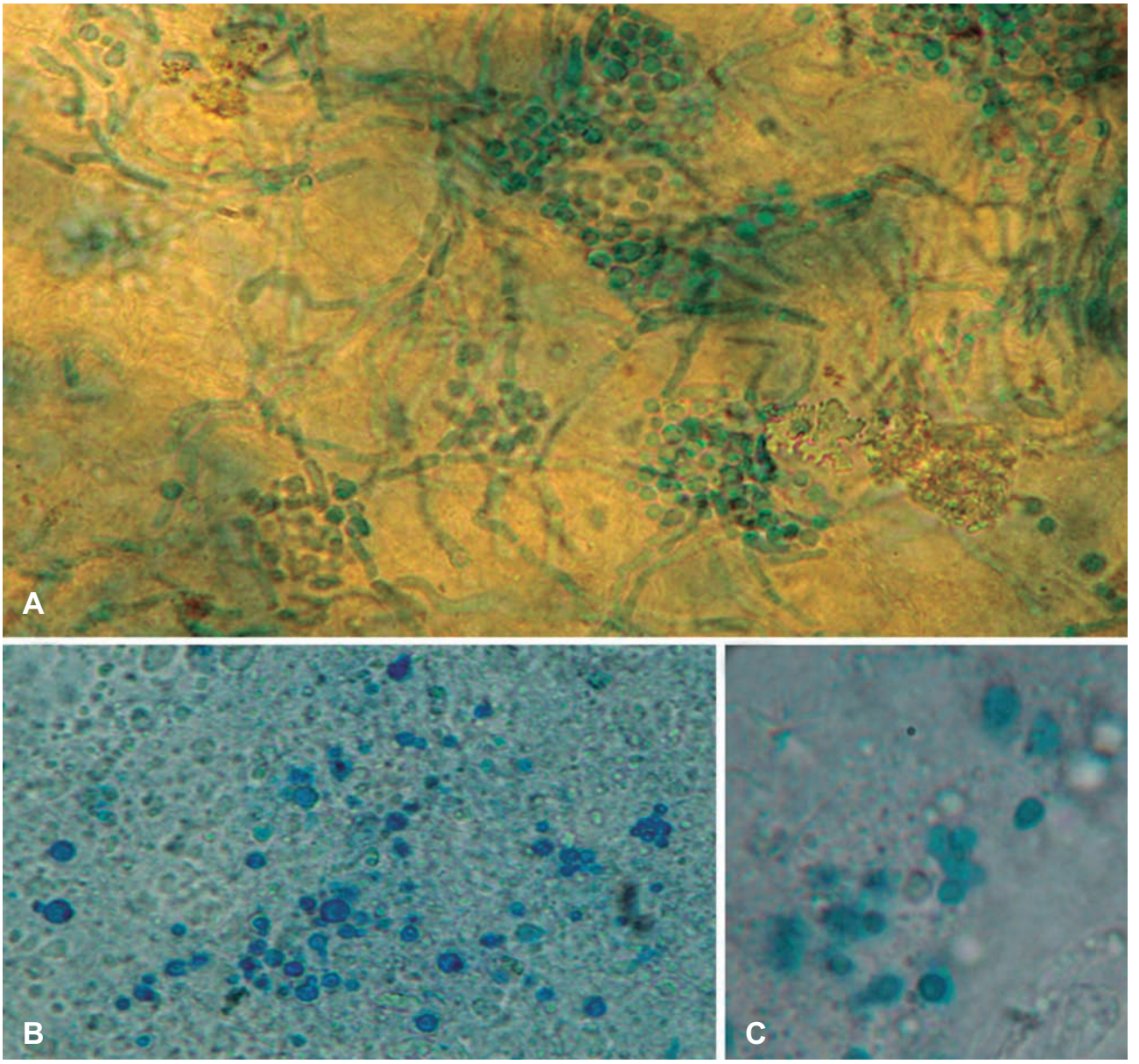


Fig. 11.69. Microscopía de escamas de PV preparación de KOH 20% + tinta azul negra (arriba); microscopía de escamas de DS preparación de KOH 20% + tinta azul – negra vista con menor y mayor aumento (abajo)
Fotografías: LEMM (arriba); LAMFU (abajo)

normal del humano y numerosos animales de sangre caliente. Hasta el momento comprende 14 especies, la última, *M. cuniculli* Cabañes et Castellá, descrita en 2011 (Cabañes *et al*., 2011).

Género ***Malassezia*** Baill.

Begerow *et al*. (2000) inicialmente ubicaron por estudios moleculares este género en la clase Exobasidiomycetes. Posteriormente, Hibbett *et al*. (2007), siguiendo a Matheny *et al*. (2007), proponen una ubicación incierta en el subfilo Ustilaginomycotina. Este género fue creado en 1889 para ubicar un hongo que se observaba en exámenes en fresco de escamas de lesiones de pitiriasas versicolor (PV). Sin embargo, pasaron muchos años para poderlo cultivar y aceptar que éste y otro género descrito en 1904, correspondiente a levaduras observadas en la piel y en lesiones de dermatitis seborreica (género *Pityrosporum* Sabour), eran el mismo. Se le dio prelación al nombre *Malassezia* por ser el más antiguo (Hay &. Migley, 2010).

Las levaduras de este género se caracterizan por ser organismos lipofílicos que forman parte de la microbiota

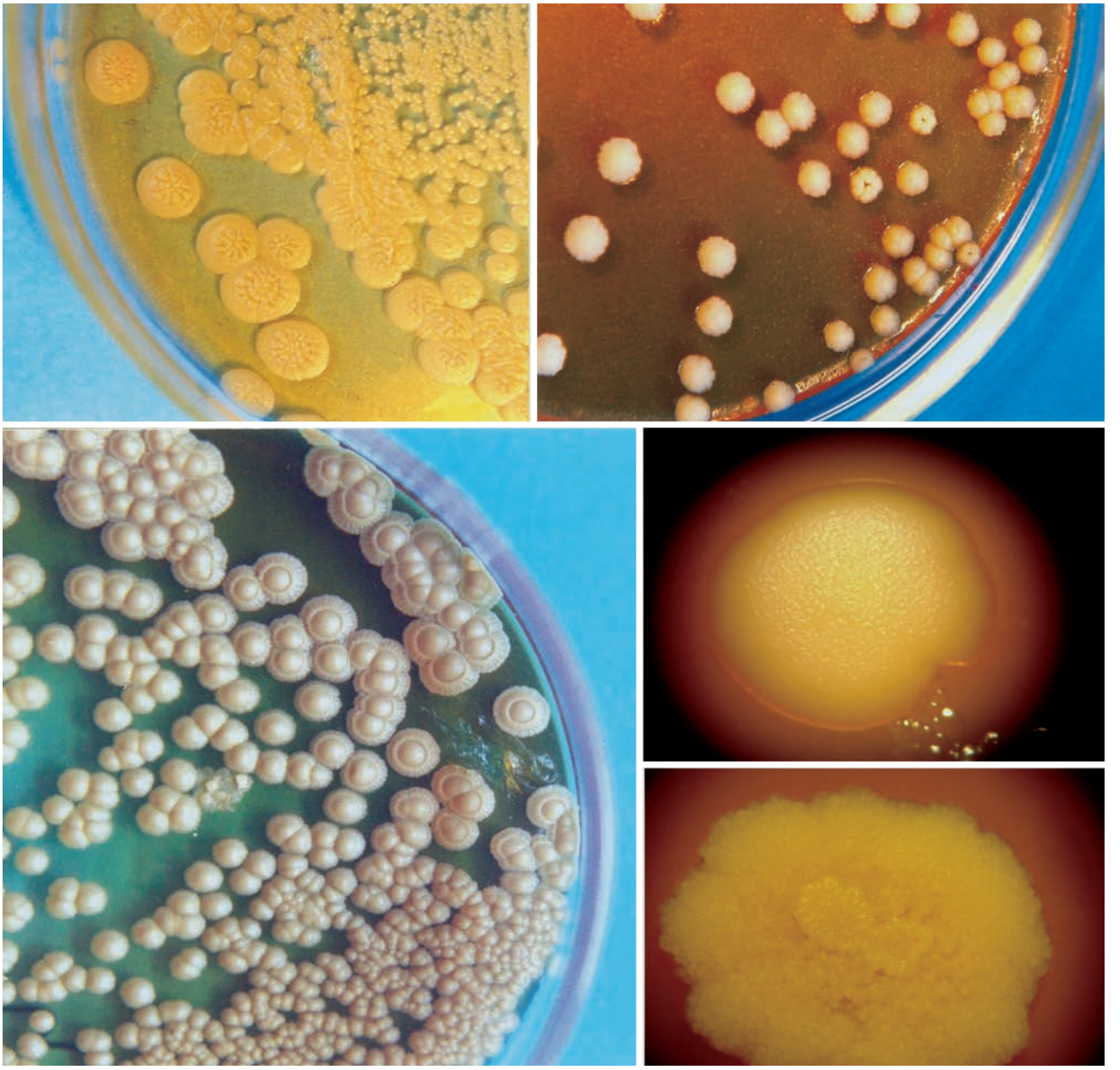


Fig. 11.70. *Malassezia* spp. Diversos tipos de colonias, creciendo en medio de agar dixón modificado
Fotografías: LAMFU

normal humana y de animales, encontrándose en las zonas ricas en glándulas sebáceas. Son agentes etiológicos de algunas lesiones de la piel como PV, foliculitis por *Malassezia*, dermatitis seborreica (DS) entre otras. Sin embargo, sólo son agentes etiológicos comprobados de las dos primeras. De las otras lesiones todavía no es claro el papel que desempeñan en ellas. Desde 1980 se ha reportado a *Malassezia* causando infecciones sistémicas oportunistas en prematuros y adultos mayores.

En cultivo presentan una morfología característica: son muy pequeñas y su gemación es unipolar a excepción de una especie que presenta gemaciones simpodiales. Aunque en los exámenes en fresco de muestras de PV se observan levaduras y fragmentos de micelio verdadero, en cultivos raramente se observan estos últimos. Por el contrario, en los exámenes en fresco de DS sólo se ven levaduras al igual que en los cultivos de estas muestras (fig. 11. 69). Otra característica del género es el requerimiento de lípidos en medios de cultivo para que haya crecimiento. Las colonias son de crecimiento lento (más de 48 horas) y pueden presentar varios tipos de morfología (figs. 11.70) y microscópicamente las levaduras presentan

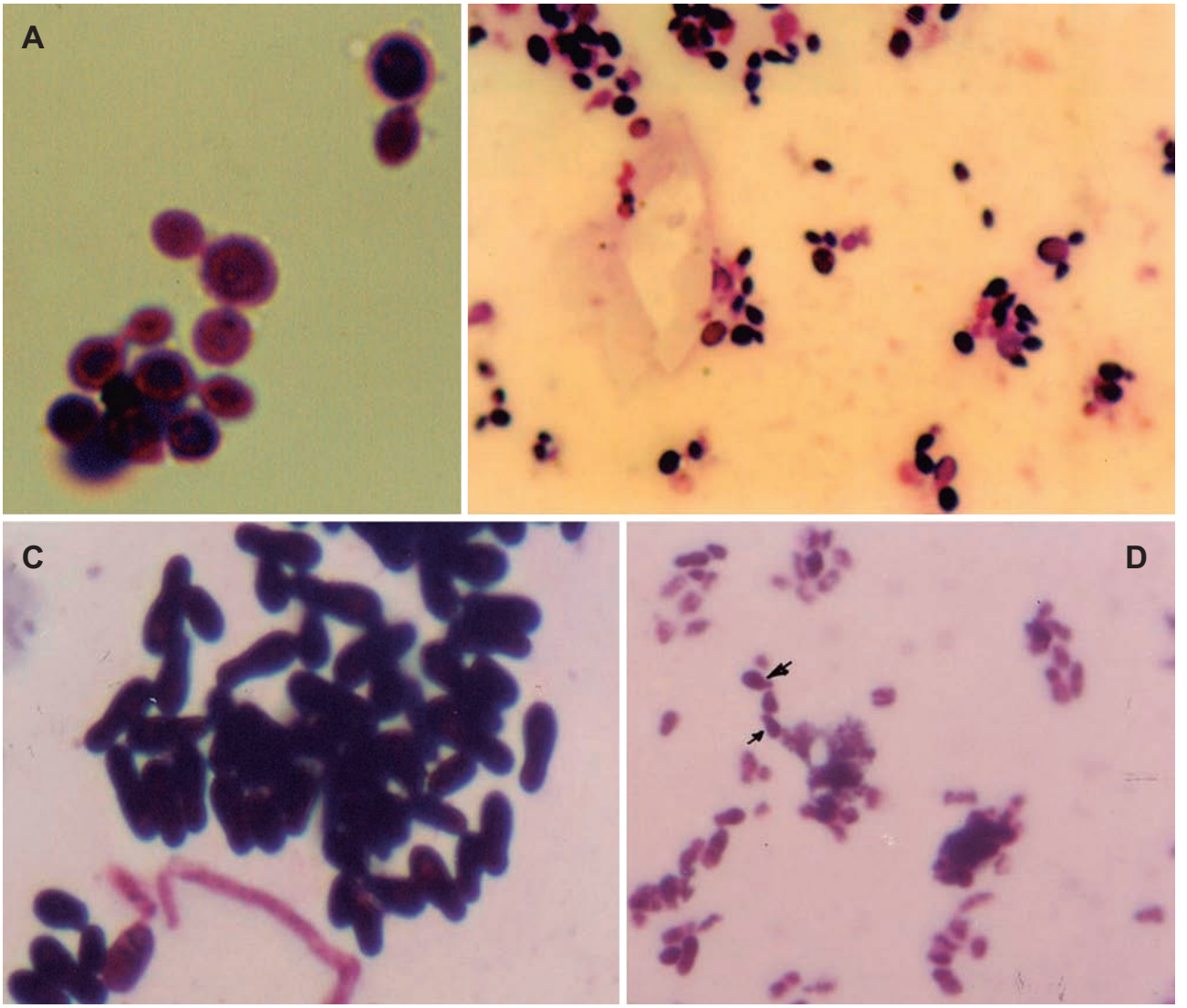


Fig. 11.71. A) *Malassezia globosa*. B) *M. sympodialis*. C) *M. furfur*. D) *M. slooffiae*. Frotis coloreados con GRAM
Fotografías: LAMFU

diversidad de morfología y tamaño (11.71). Hasta el año 1990 el género sólo comprendía tres especies *Malassezia furfur* (Robin) Baillon, *M. sympodialis* Simmons & Guého y *M. pachydermatis* (Weidman) Godge; más adelante, en 1996, se describen cuatro especies nuevas, *M globosa* Midgley, Guého & Guillot, *M. obtusa* Midgley, Guillot & Guého, *M. restricta* Guého, Guillot, Midgley y *M. sloofiae* Guillot, Midgley & Guého. Entre los años 2002 y 2011 se describen siete especies más, de las cuales seis provienen de animales. Para la identificación de este género no se realizan pruebas de asimilación de carbohidratos debido a la necesidad de adicionar lípidos al medio de cultivo, en consecuencia se ha desarrollado una metodología particular que involucra la utilización en caja de Petri, de diferentes fuentes de ácidos grasos como son Tween 20, 40, 60, 80 y Cremophor EL, teniendo algunas especies un patrón específico de utilización de estos compuestos. Sin embargo, González *et al*. (2009) reportan que en Colombia se aíslan, con cierta frecuencia, cepas de *M. furfur*, identificadas por técnicas de biología molecular, con un patrón atípico de asimilación de Tween. Asimismo, las pruebas de susceptibilidad a antimicóticos no están bien estandarizadas, no obstante, Rincón *et al*. (2006) utilizaron dos medios suplementados para hacer las pruebas de microdilución a 200 aislamientos de *Malassezia* spp. siguiendo la técnica del Clinical and Laboratory Standards Institute (CLSI), encontrando que *M. globosa* y *M. restricta* fueron las menos susceptibles a los antimicóticos probados (Ahearn & Simmons, 1998; Hay & Migley, 2010).

Clase **Entorrhizomycetes** de ubicación incierta dentro del filo Basidiomycota

Esta clase fue erigida por Begerow *et al.* (2006) para ubicar el género *Entorrhiza* Weber, cuyas especies representan un grupo de organismos que se desarrolla causando agallas dentro de las raíces de plantas de las familias Cyperaceae y Juncaceae. Su distribución es principalmente en zonas templadas. De acuerdo con estudios ultraestructurales y moleculares se ubica como grupo hermano de otros representantes del subfilo Ustilaginomycotina; sin embargo, según Hibbett *et al.* (2007) la ubicación de esta clase en el filo Basidiomycota es incierta. Las teliosporas de *Entorrhiza* se forman intracelularmente, a menudo solitarias y la germinación de las teliosporas no presenta septación ni tubos de germinación. A diferencia de otros organismos clasificados en Ustilaginomycotina los poros septales no están encerrados por un capuchón de membrana (Bauer *et al*., 2001; Cannon & Kirk, 2007).

BIBLIOGRAFÍA

Ahearn, A.D.G. & R.B. Simmons. 1998. *Malassezia* Buillon. *En*: The Yeasts: A Taxonomic Study. Fourth revised and enlarged edition. (Eds.) Kurtzman C.P. & Fell J.W. Elsevier. NY. E.U. Pp. 782-784.

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims., M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th Ed. John Wiley & Sons INC. New York. E. U.

Bauer, R., D. Begerow, F. Oberwinkler, M. Piepenbring & M.L. Berbee. 2001. Ustilaginomycetes. Chapter 3. Pp. 57-83. *En*: Esser, K. & P.A. Lemke (Eds.). The Mycota VII B. Springer Verlag, New York, U.S.A

—, F. Oberwinkler & K. Vánky. 1997. Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa. Canadian Journal of Botany, 75: 1273-1314.

Begerow, D. M. Stoll & R. Bauer. 2006. A phylogenetic hypothesis of Ustilaginomycotina based on multiple gene analyses and morphological data. Mycologia, 98: 906-916.

Cabañes, F.J., S. Vega & G. Castellá. 2011. *Malassezia cuniculi* sp. nov, a novel yeast species isolated from rabbit skin. Medical Mycology, V. 49: 40-48.

Cannon, P. F & P. M Kirk. 2007. Fungal Families of the World. CABI Egham,U.K,.

González, A., R. Sierra, M. E. Cárdenas, A. Grajales, S. Restrepo, M. C. Cepero de García, & A. Celis. 2009. Physiological and Molecular Characterization of Atypical Isolates of *Malassezia furfur.* Journal of Clinical Microbiology. 47: 48-53.

Hay, R.J. & G. Midgley. 2010. Introduction: *Malassezia* Yeasts from a Historical Perspective. En: *Malassezia* and the Skin. Boekhout, T., E. Guého, P. Mayser & A. Velegraki (Eds.). Pp. 1-16. Springer-Verlag, Berlin.

Hibbett, D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lücking, H. Thorsten Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. McLaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y-C. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Kőljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlikowska, A. Miller, J-M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schübler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. Yao, N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research, 111: 509-547.

Piepenbring, M. 2002. Annotated checklist and key for Smut Fungi in Colombia, Lista anotada y clave para los ustilaginales de Colombia. Caldasia 24: 103-119.

Rincón, S., M. C. Cepero de García & A. Espinel-Ingroff.. 2006. A modified Christensen's Urea and CLSI Broth Microdilution method for testing susceptibilities of six *Malassezia* species to voriconazole, itraconazole, and ketoconazole. Journal of Clinical Microbiology, 44: 3429-3431.

Vánky, K. 2002. Illustrated Genera of Smut Fungi. 2nd Edition. A.P.S. St. Paul Minnesota, U.S.A

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. Third Edition. Cambridge University Press. New York, U.S.A.

CAPÍTULO
12

FILO **"ZYGOMYCOTA"** "GRUPOS ZYGOMYCETES Y TRICHOMYCETES"

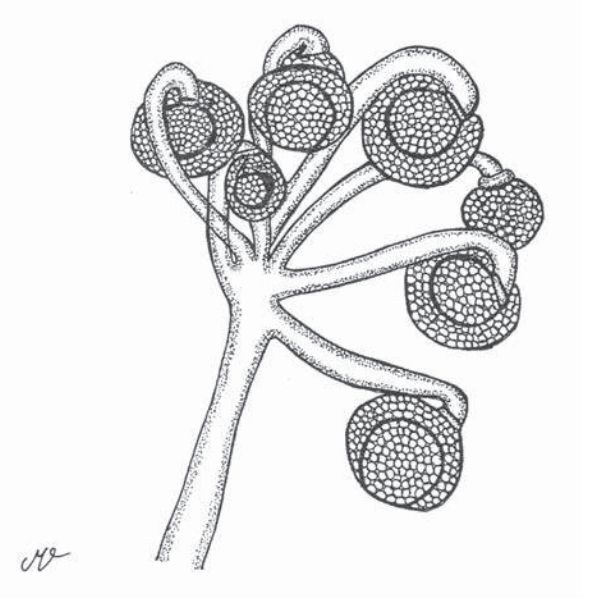
INTRODUCCIÓN

SUBFILO MUCOROMYCOTINA

SUBFILO ENTOMOPHTHOROMYCOTINA

SUBFILO ZOOPAGOMYCOTINA

SUBFILO KICKXELLOMYCOTINA



INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente el filo Zygomycota comprendía un grupo de hongos muy heterogéneos que no presentan esporas móviles y estaba dividido en dos clases "Zygomycetes" y "Trichomycetes", sin embargo, hoy en día, esta clasificación no se mantiene. Hibbett *et al.* (2007) dividen este grupo en varios subfilos, no asignados a ningún filo; ya que el antiguo filo Zygomycota es un grupo polifilético. Cuando se realicen mayores estudios de filogenia molecular de este grupo, podrá ser validado nuevamente el filo Zygomycota incluyendo el subfilo Mucoromycotina y tal vez otros clados. Adicionalmente, la clase "Trichomycetes" desaparece y dos órdenes que se mantienen como hongos, los Harpellales y los Asellariales, se ubican en el subfilo Kickxellomycotina. Por estudios moleculares se demostró, además, que los órdenes Amoebidiales y Eccrinales, también ubicados anteriormente en los "Trichomycetes", no son hongos sino que están más relacionados con organismos del reino Protozoa (Benny & O'Donnell, 2000; White *et al.,* 2006).

En este libro seguiremos la clasificación filogenética según Hibbett *et al.* (2007), Kirk *et al*. (2008), y para la familia Mycocladiaceae la de Hoffman *et al*. (2007). El grupo comprende cuatro subfilos. La clasificación taxonómica de este grupo hasta la categoría de orden se muestra en la figura 12.1.

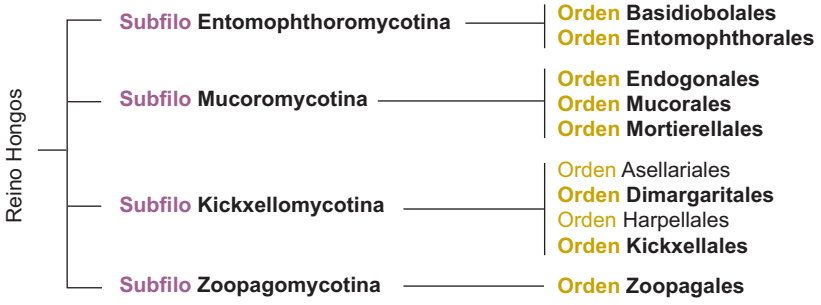


Fig. 12.1. La clasificación taxonómica del filo "Zygomycota"

SUBFILO **MUCOROMYCOTINA**

Hibbett *et al.* (2007) describen este subfilo por primera vez. Comprende hongos saprótrofos o parásitos facultativos que no forman haustorios y algunos forman

ectomicorrizas. El micelio es ramificado, escasamente septado y generalmente ancho (≥ 7 µm). La reproducción asexual ocurre por formación de esporangios, esporangiolos o merosporangios; algunos pueden producir clamidosporas, artrosporas o blastosporas. La reproducción sexual se da por la formación de cigosporas.

Este subfilo comprende tres órdenes: **Mucorales**, **Endogonales** y **Mortierellales**.

Orden Mucorales

En este orden se ubican aproximadamente 300 especies que presentan esporulación y crecimiento rápido, encontradas comúnmente en suelos, aire, estiércol y materia orgánica. Algunas especies son beneficiosas usadas en fermentación para producción de diferentes comidas asiáticas y otras en la producción de compuestos orgánicos (O'Donnell *et al.,* 2001).

Asimismo, algunas especies son patógenas de animales y plantas o responsables de infecciones oportunistas en pacientes inmunocomprometidos. Algunos géneros como *Rhizopus* Ehrenb.*, Choaenophora* Curr. y *Mucor* Fresen, pueden afectar plantas produciendo pudriciones blandas de diferentes frutos y vegetales tanto en cultivo como en poscosecha. El género que se aísla con mayor frecuencia de mucormicosis es *Rhizopus,* aunque también, con menor frecuencia, se informan como agentes etiológicos los géneros *Mucor*, *Rhizomucor* Lucet & Constantin, *Cunninghamella* Matr., *Apophysomyces* Misra y *Lichtheimia corymbifera* (Cohn) Vuill. [(antes *Absidia corimbifera* (Cohn) Sacc. & Trotter, o *Mycocladus corimbifer* (Cohn) J.H. Mirza] y *Saksenaea* S.B. Saksena (O'Donnell *et al.,* 2001; Agrios, 2005; White *et al*., 2006; Álvarez *et al*., 2009).

Morfológicamente, los hongos pertenecientes a este orden se distinguen por presentar micelio ancho y escasamente septado o cenocítico, talo haploide, pared compuesta por quitina, quitosán y ácido poligalacturónico, y por el dimorfismo de algunas especies. La reproducción asexual se realiza por medio de esporangiosporas que se forman en esporangios multiesporados, merosporangios o esporangiolos; las esporangiosporas son unicelulares, no mótiles. Las características de la reproducción asexual es lo que se ha usado como carácter taxonómico determinante de las diferentes familias y especies (Alexopoulos *et al*., 1996; Webster & Weber, 2007; Kirk *et al.,* 2001; O'Donnell *et al*., 2001; White *et al*., 2006).

Blakeslee, en 1904, se dio cuenta de que eran necesarias dos cepas que denominó + y - para la reproducción

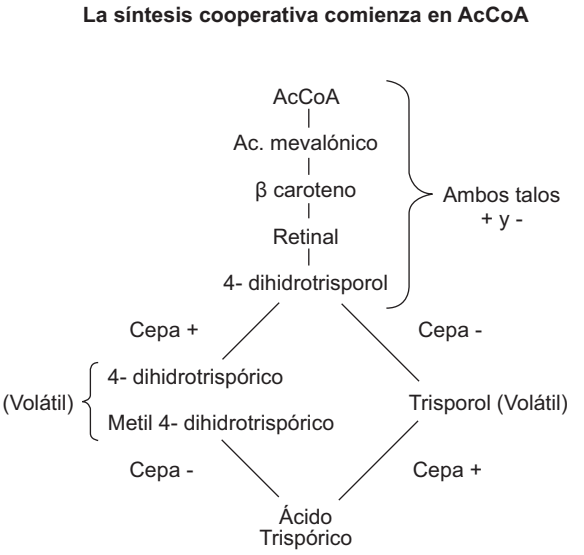


Fig. 12.2. Síntesis del ácido trispórico. AcCoA: Acetil CoA. Tomado y modificado de Deacon (2006)

sexual de estos hongos, y Burgeff, en 1924, demostró que los talos producían sustancias difusibles que estaban involucradas con la formación de la estructura sexual, sin embargo, sólo más adelante fue que se comprendió la producción de la feromona y la reproducción de estos hongos (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

La reproducción sexual se lleva a cabo por medio de la formación de cigosporas; las especies de este grupo se caracterizan por ser en su mayoría heterotálicas y pocas veces homotálicas. Las heterotálicas presentan dos tipos de apareamiento o *Mating type* denominados + y -; la fusión de los gametangios está bajo la influencia de una feromona, el ácido trispórico. Este ácido se produce mediante la síntesis cooperativa llevada a cabo por los dos talos compatibles. Cada tipo de apareamiento produce prohormonas que son compuestos volátiles que inducen el tropismo y se difunden hacia el talo opuesto, donde son metabolizadas y convertidas en hormona activa, formándose los **cigóforos** (fig. 12.2). Cuando los **cigóforos** compatibles hacen contacto se unen y se desarrollan los progametangios, los cuales van a dar lugar a gametangios y células suspensoras. Los gametangios se fusionan y dan lugar a la formación de la cigospora o espora de reposo, la cual germina después de la meiosis y da origen a un esporangio o a una hifa (Alexopoulos *et al.,* 1996; Kirk *et al.,* 2001; O'Donnell *et al*., 2001; White *et al*., 2006; Webster & Weber, 2007).

Estudios de filogenia molecular han demostrado que la clasificación que se había dado de las familias del orden Mucorales es artificial, debido a la dificultad que

se presenta al estudiar los caracteres fenotípicos y microscópicos del grupo (O'Donnell *et al.,* 2001; Webster & Weber, 2007). En este texto seguiremos la clasificación propuesta por Bisby *et al*. (2009), Kirk *et al.* (2008) y el Index Fungorum, los cuales tratan nueve familias; además, añadiremos la familia Mycocladiaceae erigida por Hoffman *et al*. (2007). Describiremos las familias: **Cunninghamellaceae**, **Mucoraceae**, **Phycomycetaceae**, **Pilobolaceae**, **Radiomycetaceae**, **Syncephalastraceae** y **Umbelopsidaceae**.

Familia **Cunninghamellaceae**

Los miembros de esta familia presentan crecimiento rápido o lento, con micelio cenocítico que llena o no la caja de Petri. Algunos géneros presentan esporangiolos uniesporados, pedicelados o no. En otros se presentan esporangios multiesporados, globosos, piriformes o en forma de mancuerna, con columela y apofisados. Los esporangióforos pueden ser ramificados o no y, en algunos casos, se presentan estolones y rizoides. Son principalmente heterotálicas aunque hay especies homotálicas. Las cigosporas son más o menos globosas y generalmente de color oscuro y pueden presentar ornamentaciones. Su distribución es amplia y se encuentran principalmente en zonas tropicales. En esta familia se ubican cinco géneros de los que trataremos sólo dos (O'Donnell, 1979; Benny & Benjamin, 1991; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Cunninghamella*** Matr.

Las especies de este género presentan crecimiento rápido, con colonias de apariencia algodonosa y de color blanco a gris. El micelio es ramificado y cenocítico. Los esporangióforos son ramificados, cenocíticos o septados y terminan en vesículas fértiles; las vesículas fértiles portan esporangiolos de pie corto, globosos, subglobosos a piriformes, a veces clavados y de pared lisa; los esporangiolos son uniesporados, acolumelados, lisos o espinosos (fig. 12.3). Las especies son generalmente heterotálicas y raramente homotálicas. Las cigosporas son globosas a subglobosas, presentan una pared cigosporangial pigmentada y ornamentada; las células suspensoras son opuestas, lisas, más o menos hinchadas, iguales en las especies heterotálicas y diferentes en las homotálicas (O'Donnell *et al*., 2001; Cannon & Kirk, 2007; Asha & Vidyavathi, 2009; Benny, 2009).

El género comprende catorce especies que crecen comúnmente sobre suelo, en material vegetal y animal. Algunas son capaces de metabolizar una gran variedad

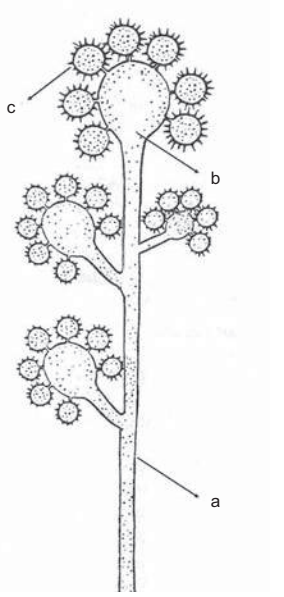


Fig. 12.3. *Cunninghamella.* Esporangiolos. a) esporangióforo, b) vesícula, c) esporangiolo
Esquema: Marleny Vargas

de compuestos xenobióticos mediante la biotransformación, además, poseen sistemas metabólicos análogos al de los animales como el de la citocromo P450 monoxigenasa y enzimas involucradas en el metabolismo de drogas. Dentro de las especies más comunes se encuentran: *C. bertholletiae* Stadel, patógeno de humanos y animales; *C. echinulata* (Thaxt.) Thaxt. y *C. elegans* Lendn.; esta última es capaz de producir quitina equivalente a las que producen los moluscos y los crustáceos en sus caparazones, adicionalmente, el sistema enzimático del citocromo P450 de esta especie está implicado en el metabolismo de hidrocarburos aromáticos policíclicos (PAH) que son agentes contaminantes (Asha & Vidyavathi, 2009; Benny, 2009).

Género ***Gongronella*** Ribaldi

Las especies del género presentan crecimiento lento y su micelio es hialino o ligeramente coloreado. Los esporangióforos son erectos o circinados, ramificados y septados y presentan estolones y rizoides poco desarrollados. Los esporangios, cuyas paredes son delicuescentes, son pequeños y poseen columela reducida con apófisis de forma globosa y conspicua formando una constricción entre la apófisis y la pared del esporangio. Las esporangiosporas son pequeñas, unicelulares, hialinas, de pared lisa y tamaño variable. El cigosporangio se forma en el micelio aéreo y es de color marrón a negro con ornamentaciones; las células suspensoras son opuestas y no presentan apéndices (Hesseltine & Ellis, 1964).

Familia Mucoraceae

Los hongos ubicados en esta familia pueden ser homotálicos o heterotálicos. Se caracterizan por presentar esporangióforos simples o a veces ramificados que surgen del micelio aéreo. Los esporangios son multiesporados, columelados, sin apófisis, de paredes persistentes o delicuescentes, lisos o equinulados. En algunos géneros además del esporangio pueden presentar esporangiolos que se forman en el mismo esporangióforo del esporangio u otros esporangióforos similares. Las esporangiosporas son globosas a elipsoides, hialinas, lisas u ornamentadas. Los cigosporangios son globosos a subglobosos, de color marrón oscuro a marrón rojizo o marrón claro. Los géneros más representativos de esta familia son *Absidia, Mucor, Rhizomucor, Rhizopus* y *Zygorhynchus* Vuill. (Alexopoulos *et al.,* 1996; Cannon & Kirk, 2007). En la familia Mucoraceae el carácter homoplásico (convergencia evolutiva) de las estructuras de reproducción asexual la hace ser polifilética. En esta familia se ubican veinticinco géneros de los cuales trataremos cinco: *Absidia, Mucor, Rhizopus, Rhizomucor* y *Thamnidium* (O'Donnell *et al*., 2001; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Absidia*** Tiegh.

Las especies de este género *s. l.* usualmente son saprótrofas, crecen en sustratos como estiércol y pan; algunas se han encontrado en casos de micosis bronquial, micosis de oído y de la faringe (Herrera & Ulloa, 2004). Hoffmann *et al.* (2007) basados en estudios morfológicos, fisiológicos y filogenéticos, crean la familia Mycocladiaceae, para ubicar las especies termotolerantes de este género tales como *Mycocladus corymbifer* (Cohn) Vanová & Mirza (Basionym: *Absidia corymbifera* (Cohn) Sacc. & Trotter) registrada como agente etiológico de mucormicosis y *Mycocladus blackesleeanus* (Lendn.) Mirza (Basionym: *Absidia blackesleeana* Lendn.), entre otras. En el 2009 Hoffmann *et al.,* después de estudiar de nuevo las especies descritas como *Mycocladus,* llegan a la conclusión de que no estaban bien clasificadas en esta familia y describen una familia nueva, la Lichtheimiaceae, donde reubican las especies termotolerantes de *Absidia s. l*. y explican con detalles las razones por las cuales estos cambios nomenclaturales eran necesarios. En la familia Lichtheimiaceae, cuya especie tipo es *Lichtheimia corymbifera* (Cohn) Vuill. incluye a *L. ramosa* Zopf, *L. blakesleeana* (Lendn.) Hoffm., Walther & Voigt, *L. hyalospora* (Saito) Hoffm., Walther & Voigt, para las cuales citan sus respectivos sinónimos. Las especies mesófilas como *Absidia glauca* Hagem y *A. spinosa* Lendn., entre otras, se mantienen en la familia Mucoraceae.

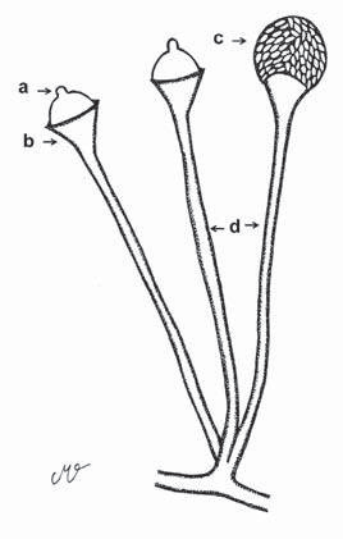


Fig. 12.4. *Absidia* sp. a) columela papilada, b) apófisis, c) esporangio, d) esporangióforo
Esquema: Marleny Vargas

Las especies mesófilas se distinguen por presentar esporangios con forma de pera, apofisados, con columela papilada y esporangiosporas globosas a subglobosas; los esporangióforos nacen sobre los estolones y pueden ser simples o ramificados, alternados con los rizoides (fig. 12.4). La mayoría de las especies son heterotálicas; *A. spinosa* es homotálica. Las especies termotolerantes *de Lichtheimia,* usualmente presentan esporangióforos erectos y solitarios raramente en verticilos, los esporangios son redondeados y la apófisis es menos pronunciada en algunas especies y la columela no presenta papila. Las esporangiosporas pueden ser de formas diversas. La reproducción sexual es por formación de cigosporas; las especies de *Lichtheimia* son heterotálicas y la cigospora es de pared lisa, en las especies mesófilas, género *Absidia s. s.,* a algunas no se les conoce reproducción sexual y en las que las forman, las cigosporas son de paredes rugosas y presentan apéndices en las células suspensoras (O'Donnell, 1979; Webster & Weber, 2007; Hoffmann *et al*., 2007).

Género ***Mucor*** Fresen.

Las especies de este género son cosmopolitas, se encuentran en suelo y son de crecimiento rápido en temperaturas entre los 10 y los 40 °C con óptimos entre los 20 y los 35 °C. Algunas especies de este género son utilizadas comercialmente y en el oriente se utilizan para la producción de tofu, queso chino o torta de soya (O'Donnell, 1979; Webster & Weber, 2007).

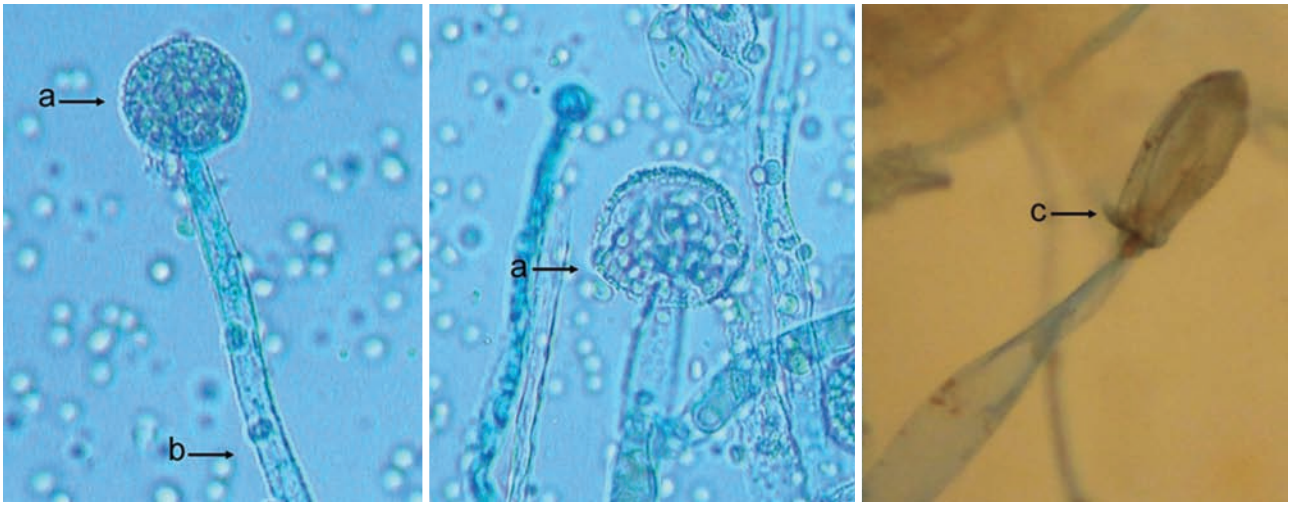


Fig. 12.5. *Mucor* sp. a) esporangio, b) esporangióforo, c) collarete
Fotografía: LAMFU

Las especies del género *Mucor* se caracterizan por presentar hifas hialinas a marrón claro; esporangios globosos sin apófisis y con columela, que crecen de esporangióforos a menudo ramificados; las esporangiosporas que tienen formas variables son de pared lisa o ligeramente ornamentada. Algunas especies forman clamidosporas. Este género se diferencia de *Rhizopus* por la ausencia de rizoides y estolones y por presentar columela de forma elongada a cilíndrica (fig. 12.5). La reproducción sexual es por formación de cigosporas, que se forman en el micelio aéreo y son de color oscuro con las paredes rugosas y células suspensoras iguales por ser las especies heterotálicas (Herrera & Ulloa, 2004; Samson *et al*., 2004; Webster & Weber, 2007).

Algunas especies que pueden crecer en condiciones semianaeróbicas cambian su morfología de micelial a levaduriforme, fenómeno denominado dimorfismo y que ha sido principalmente estudiado en la especie *Mucor rouxii* (Calmette) Wehmer. Adicionalmente, en el género hay especies que pueden causar infecciones en pacientes inmunocomprometidos (Alexopoulos *et al.,* 1996; Herrera & Ulloa, 2004; Webster & Weber, 2007).

Género ***Rhizopus*** Ehrenb.

Las especies de este género se encuentran en el suelo principalmente pero también se han aislado de pacientes con mucormicosis. Algunas especies pueden causar pudrición blanda en batata y en frutas como fresas y melocotones; otras especies se usan en procesos industriales para la producción de alcohol, ácido fumárico y ácido láctico. *R. oligosporus* Saito (*R. microsporus* var. *oligosporus*) ha sido usado en la preparación de *tempeh*, comida fermentada a base de frijol de soya y de algunos cereales en Indonesia. La especie *R. oryzae* Went & Prins. Geerl. tiene actividad amilolítica y es usado para la producción industrial de enzimas. *R. stolonifer* presenta crecimiento rápido y se ha encontrado asociado a frutas maduras y en descomposición. Estudios basados en cromatografía líquida han demostrado que la especie *R. microsporus* produce sustancias tóxicas como rhizoxinas y rhizoninas (O'Donnell, 1979; Herrera & Ulloa, 2004; Webster & Weber, 2007; Jennessen *et al.,* 2005, 2008).

En general, los hongos pertenecientes a este género presentan crecimiento rápido, micelio ancho cenocítico y se caracterizan por tener rizoides bien desarrollados en la base de los esporangióforos en los extremos de los estolones (nodos). Los esporangios son globosos a subglobosos, columelados y nacen de esporangióforos apofisados. Después de la dispersión de las esporas, las columelas colapsan y toman la forma de paraguas (fig. 12.6). Las esporangiosporas son de forma subglobosa, bicónicas ovaladas con la superficie surcada. Pueden o no presentar clamidosporas. Aunque la mayoría de especies son heterotálicas algunas de ellas son homotálicas; las cigosporas son negras con la superficie verrucosa, las células suspensoras son iguales en las especies heterotálicas (Domsch *et al*., 1993).

Género ***Rhizomucor*** Lucet & Constantin

Las especies de este género se distinguen de las especies de *Mucor* por presentar rizoides poco desarrollados en la base de los esporangióforos y por ser termofílicas con un crecimiento óptimo a 50 °C; se ha encontrado que *Rh. pusillus* (Lindt) Schipper sobrevive a un tratamiento

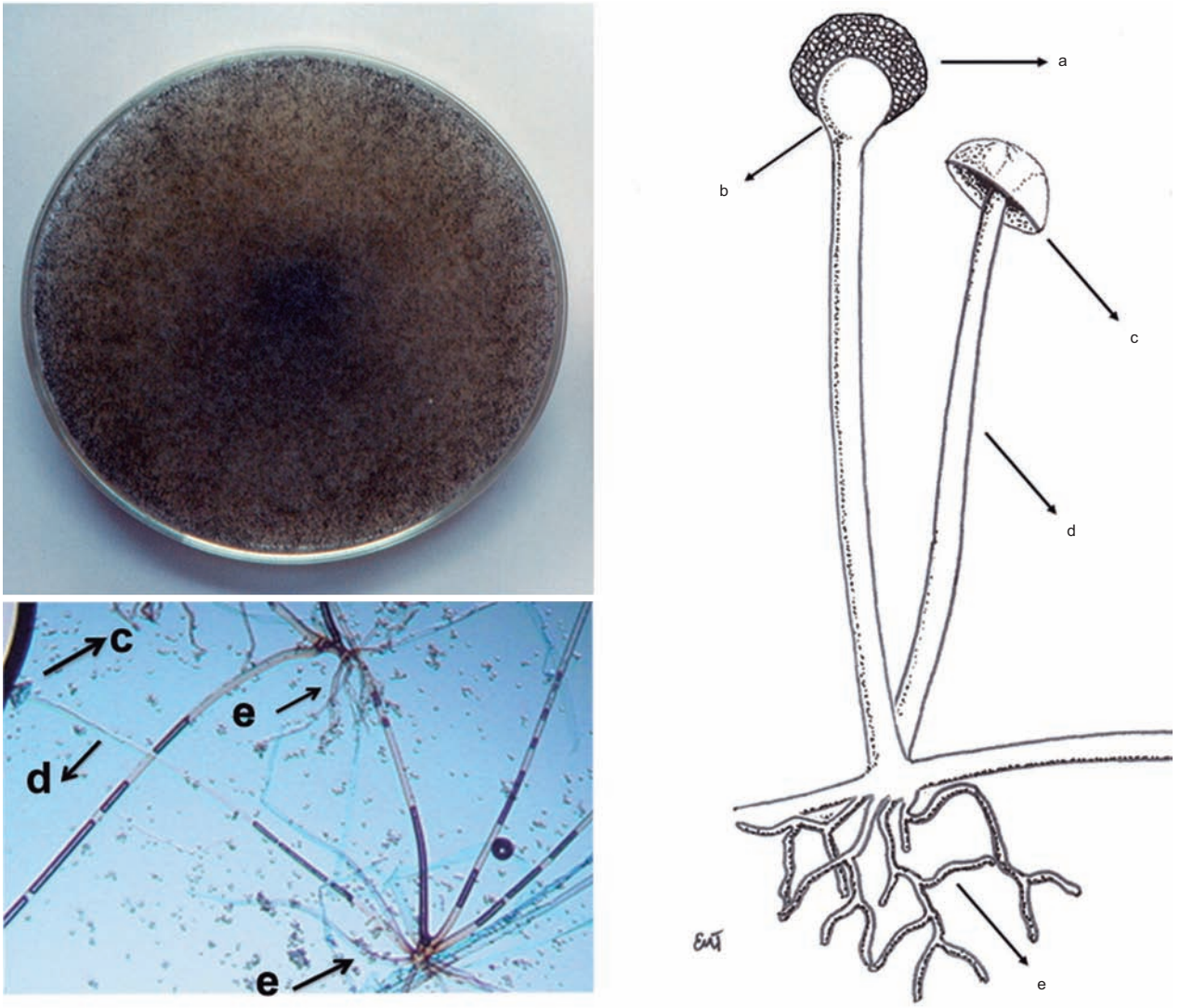


Fig. 12.6. *Rhizopus* sp. Características morfológicas macroscópicas y microscópicas: a) esporangio, b) columela, c) columela colapsada, d) esporangióforo, e) rizoides. Colonia de Rhizopus sp (arriba izq.), estructuras microscópicas (abajo izq.).
Fotografías: LAMFU; *esquema:* Edgar Medina

por calor de 68 °C por 45 minutos, mientras que las esporas de la especie *Rh. miehei* (Cooney & R. Emers.) Schipper, mueren en cinco minutos en agua a 65 °C (Deploey, 1992). Esta última especie se ha citado como agente etiológico de mucormicosis en el hombre y, además, se ha encontrado creciendo en compostaje, sobre cultivos de champiñones, en estiércol de caballo, pudrición de maíz y semillas de cacao, entre otros (Domsch & Gams, 1993).

Género ***Thamnidium*** Link

Este género fue propuesto como una familia por Brefeld en 1881 con una terminación que hizo el nombre inválido (Thamnidieen). En 1930 fue validada por Fitzpatrick como Thamnidiaceae, comprendiendo cinco géneros. Según O'Donnell *et al.* (2001) basados en estudios moleculares de regiones ribosomales, concluyen que la evolución homoplásica (convergencia) en caracteres de reproducción asexual de la familia Thamnidiaceae ha contribuido a una clasificación polifilética y ambigua en los géneros ubicados en ella. Hoy en día Kirk *et al*. (2008) sitúan el género *Thamnidium* en la familia Mucoraceae.

Las especies de este género se caracterizan por presentar micelio abundante. Los esporangióforos simples o ramificados portan esporangios terminales y esporangiolos en el ápice de pequeñas ramas laterales y subterminales que se dividen en forma dicótoma. Los esporangios son globosos a subglobosos, con columela y multiesporados; la pared es dehiscente. Las ramas son lisas y a veces costrosas, nacen del esporangióforo en pares, solas o en

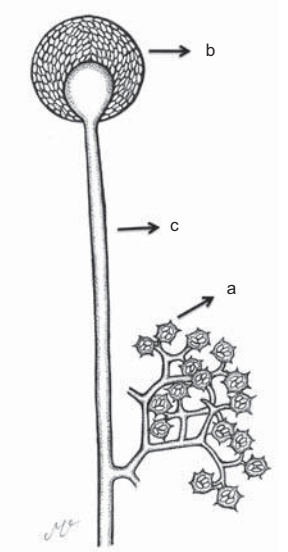


Fig. 12.7. *Thamnidium* sp. a) esporangiolo, b) esporangio, c) esporangióforo
Esquema: Marleny Vargas

verticilos y terminan en esporangiolos con unas pocas esporas y raramente uniesporados (fig. 12.7). A veces el esporangióforo puede presentar sólo el esporangio o los esporangiolos. Las esporangiosporas, tanto del esporangio como las de los esporangiolos son similares, de forma ovoide, elipsoide o triangular y de pared lisa. Los hongos de este género son heterotálicos y la cigospora es globosa a subglobosa de pared rugosa oscura, casi negra; las células suspensoras son opuestas y más o menos iguales. La especie tipo de este género es *T. elegans* Link que tiene una amplia distribución, es sicrófilo y se ha encontrado creciendo en carne refrigerada (Domsch & Gams, 1993); se ha aislado de estiércol de diferentes animales (lagartija, conejo, ciervo, rana, ratas y ratones, entre otros) y de suelo (Benny, 1992; Benny, 2009).

Género ***Zygorhynchus*** Vuill.

Las especies de este género que son homotálicas se caracterizan porque en cultivo presentan esporangióforos regularmente ramificados que al principio producen sólo esporangios y cuando el cultivo tiene más de siete días se producen las cigosporas. Los esporangios tienen columela y numerosas esporangiosporas. Las esporangiosporas son lisas o finamente rugosas. Las cigosporas se producen a partir de heterogametangios de tamaño y grosor diferentes, son de color oscuro y paredes ornamentadas (fig. 12.8). Las especies de este género se distinguen de algunas especies de *Mucor* por ser homotálicas y por las diferencias morfológicas de las células suspensoras (Domsch & Gams, 1993; Herrera & Ulloa, 2004).

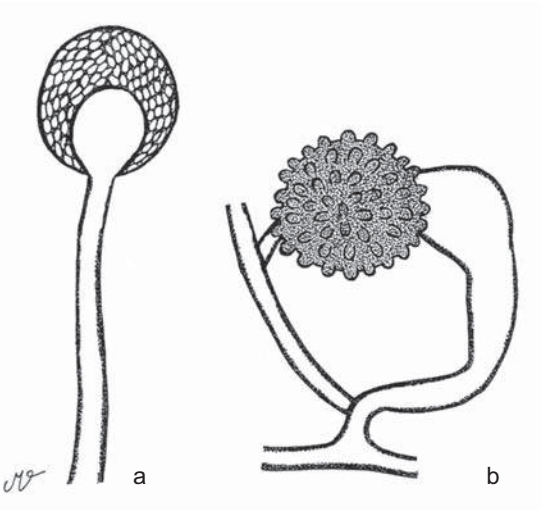




Fig. 12.8. *Zygorhynchus* sp. a) esporangio, b) y c) cigospora
Esquema: Marleny Vargas. *Fotografía:* LAMFU

Familia **Phycomycetaceae**

Los hongos de esta familia son heterotálicos, homotálicos o no se conoce su fase sexual; presentan un talo vegetativo micelial y carecen de cuerpos fructíferos complejos. El micelio es cenocítico, ramificado, a veces de color amarillento y puede presentar células similares a trofocistos. Los trofocistos son porciones anchas de las hifas a partir de las cuales se forman los esporangióforos. Los esporan-

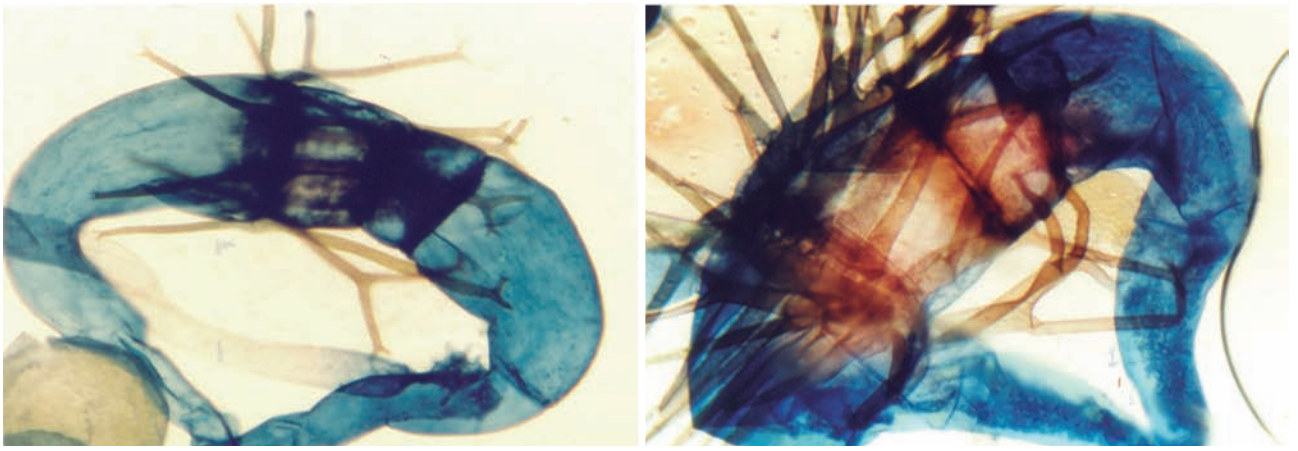


Fig. 12.9. *Phycomyces blakesleeanus*. Cigospora en formación
Fotografías: LAMFU

gióforos que se forman del micelio que está en el sustrato pueden alcanzar varios centímetros de longitud, son simples y erguidos y presentan fototropismo positivo. El esporangio, generalmente grande, es globoso, negro, a veces con brillo metálico, multiesporado, columelado y carece de esporangiolos. Las esporangiosporas son globosas a elipsoides, lisas, hialinas o amarillentas. Las cigosporas son globosas a subglobosas, marrón a marrón oscuro y con ornamentaciones conspicuas; las células suspensoras son más o menos iguales, regularmente hinchadas, con apéndices dicotómicamente ramificados (Cannon & Kirk, 2007; Benny, 2009).

Los hongos de esta familia que se ubican principalmente en los géneros *Phycomyces* y *Spinellus*, son de amplia distribución, comúnmente encontrados en las regiones templadas. Crecen sobre suelo, excrementos de mamíferos, frutas caídas, o algunas especies pueden ser parásitos facultativos de los cuerpos fructíferos de los hongos pertenecientes a la familia Tricholomataceae.

Género ***Phycomyces*** Burgeff

Phycomyces blakesleeanus Burgeff (fig. 12.9) tipo de la familia y del género es un hongo heterotálico que presenta las características de la familia y sus esporangióforos que tienen fototropismo positivo pueden alcanzar de 10 a 15 cm de longitud.

El tamaño del esporangióforo, su fácil cultivo y mantenimiento, su rápido crecimiento y su sensibilidad y variedad de respuestas a la luz, ha hecho que este hongo sea muy usado en el laboratorio. Su fototropismo positivo ha servido para estudiar el desarrollo del esporangióforo y la regulación de la biosíntesis del pigmento β-caroteno que es difusible y da color amarillo al micelio y al medio de cultivo de las especies del género. *Phycomyces blakesleeanus* reacciona a una variedad de estímulos ambientales (por ejemplo, gravedad, viento, tacto, cercanía de objetos) cambiando la velocidad y dirección del crecimiento (Cerdá-Olmedo, 2001; O'Donnell, 2001; Cannon & Kirk, 2007; Benny, 2009).

Familia **Pilobolaceae**

Los hongos de esta familia se caracterizan por presentar micelio vegetativo cenocítico, fototropismo positivo de sus esporangióforos y son heterotálicos. Los esporangióforos que nacen directamente del micelio sumergido en el sustrato son usualmente solitarios, no ramificados, con columela, con pared persistente de color oscuro y usualmente con vesícula subesporangial; los esporangios son descargados de forma violenta en *Pilobolus* Tode o pasiva en *Utharomyces* Boedijn, la pared del esporangio es persistente; las esporangiosporas son hialinas, amarillas o marrón pálido, a veces con ornamentaciones (fig. 12.10). Las cigosporas son de color marrón a negro y se forman dentro del sustrato o en la superficie de éste; las células suspensoras son opuestas, lisas, más o menos hinchadas e iguales.

Los géneros representativos son *Pilobolus* y *Utharomyces* distribuidos en zonas tropicales y subtropicales, aislados de excrementos de animales herbívoros y no herbívoros. Delgado *et al*. (2005) aislaron *Utharomyces epallocaulus* Boedijn ex P.M. Kirk & Benny de excrementos de ratón y rata en Venezuela, el cual se conoce como productor de cigomicosis en animales (Kirk & Benny, 1980; Cannon & Kirk, 2007; Benny, 2009).

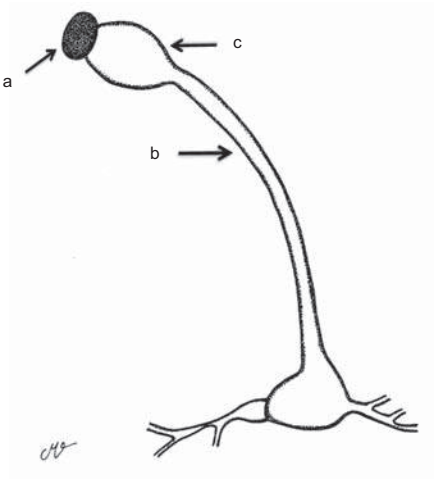


Fig. 12.10. *Pilobolus* sp. a) esporangio, b) esporangióforo, c) vesícula subesporangial
Esquema: Marleny Vargas

Familia Radiomycetaceae

En esta familia se ubican los géneros *Radiomyces* Embree, *Apophysomyces* P. C. Misra y *Saksenaea* S. B. Saksena. Estos hongos presentan micelio abundante, cenocítico, ramificado, con presencia de rizoides y estolones que con el tiempo toman coloración oscura. Las colonias son algodonosas y de crecimiento rápido. Los esporangióforos pueden ser simples o ramificados, presentando esporangios o esporangiolos según el género. En esta familia hoy se consideran estos tres géneros pues se han ubicado por estudios moleculares, el género *Saksenaea*, antes de la familia Saksenaeaceae, y *Apophysomyces* antes de la familia Mucoraceae. El género *Radiomyces* es un hongo coprófilo y se desarrolla al principio de la sucesión de hongos en el estiércol (Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Saksenaea*** S. B. Saksena.

Adicionalmente a las características de la familia los esporangióforos son cortos y nacen opuestos a los rizoides. Los esporangios presentan forma de botella de base ancha y cuello angosto y largo (lageniforme), son columelados, las paredes son persistentes menos en el ápice por donde salen las esporangiosporas (fig. 12.11). La forma de éstas es oblonga y de tamaño pequeño. No se le conoce reproducción sexual.

La única especie descrita es *S. vasiformis* S.B. Saksena. Este hongo se encuentra en suelos y materia orgánica en descomposición y ha sido registrado para Estados Unidos, Panamá, Honduras, India e Israel. Su esporulación *in vitro* es difícil y para estimularla se han utilizado agar

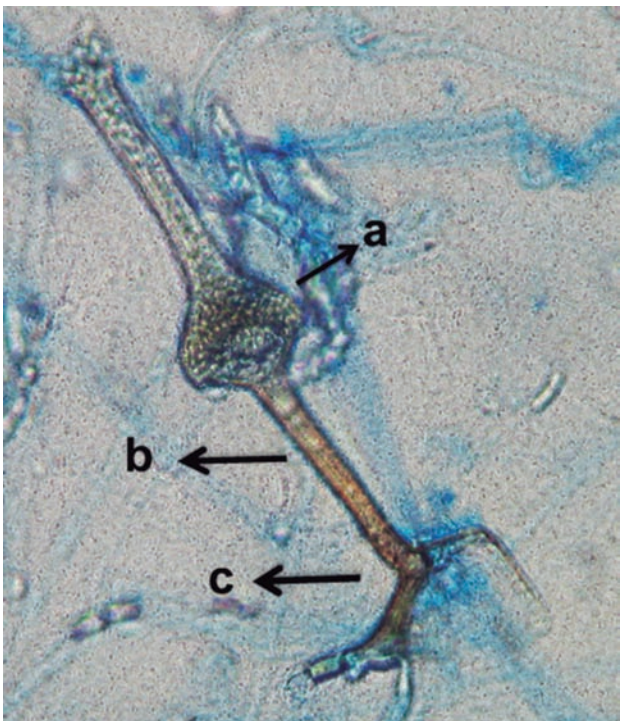


Fig. 12.11. *Saksenaea* sp. a) esporangio, b) esporangióforo, c) rizoides
Fotografía: CIB

infusión de heno, a veces agar Czapek's, agar agua y agar extracto de levadura. Esta especie es agente etiológico de mucormicosis en diferentes países tropicales y subtropicales, entre ellos Colombia. Se ha asociado con implantación percutánea e infección traumática y generalmente en heridas abiertas (Ajello *et al.,* 1976; Padhyay & Ajello, 1988; Ribes *et al.,* 2000; Kirk *et al*., 2001; Durango, 2007; Benny, 2009).

Género ***Apophysomyces*** P. C. Misra

La colonia de estos hongos en agar sintético mucor (SMA) o en extracto de levadura-almidón soluble (YpSs) es de crecimiento rápido llenando completamente la caja en siete días a 30-32 °C; el micelio al principio es blanco y con el tiempo se vuelve marrón grisáceo; el reverso es amarillo pálido; presenta micelio aéreo con hifas aéreas ramificadas, lisas, hialinas y sumergido con hifas muy delgadas y muy ramificadas, hialinas, cenocíticas. Los esporangióforos se forman lentamente y usualmente nacen simples formando un ángulo recto con las terminaciones de las ramas hifales. El origen de los esporangióforos generalmente se delimita por dos septos y este segmento presenta unas paredes ligeramente más gruesas y de color marrón grisáceo. El esporangióforo puede presentar estolones con un grupo de rizoides debajo. El esporan-

gio es terminal, único, piriforme con apófisis conspicua en forma de embudo o de campana, multiesporado, con columela hemisférica, presentan pared delgada, delicuescentes y puede observarse un pequeño collarete en la base de la columela. Las esporangiosporas subhialinas son oblongas con extremos redondeados de pared delgada y lisa (fig. 12.12) (Misra *et al*., 1979; Durango, 2007; Benny, 2009).

Este hongo crece en suelo y materia orgánica en descomposición en áreas rurales tropicales y subtropicales. La única especie *A. elegans* P.C. Misra, K.J. Srivast. & Lata se ha aislado de mucormicosis en humanos en varios países como Estados Unidos, Australia, India, México, Venezuela y Colombia. En Colombia ha sido reportado como agente de mucormicosis en un niño de 7 años con politraumatismo por accidente de tránsito que desarrolló una fascitis necrosante. El tratamiento con antimicóticos resultó infectivo, ocasionando la muerte ocho semanas después del accidente (Ruiz *et al.,* 2004; Benny, 2005).

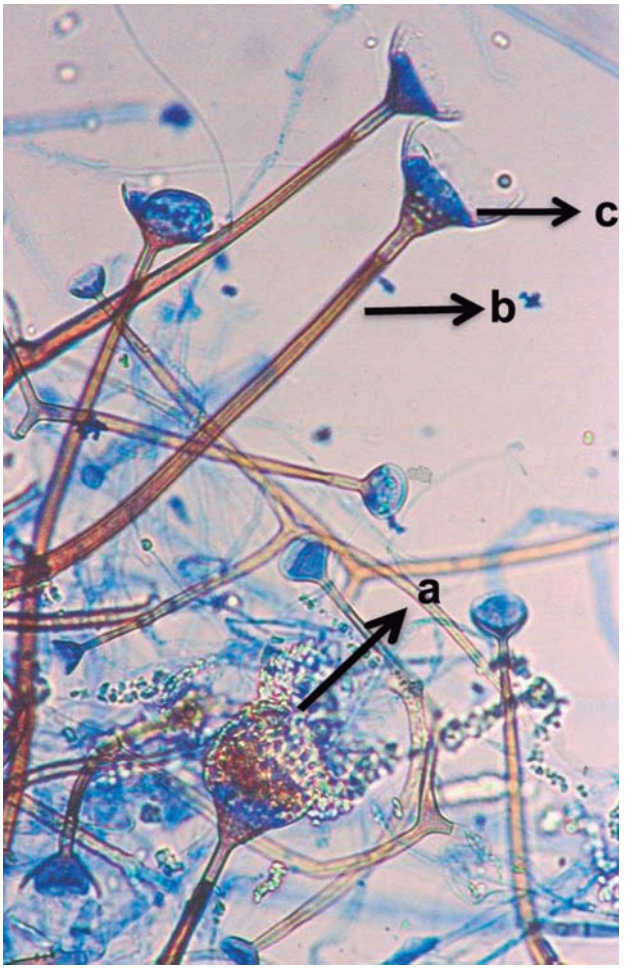


Fig. 12.12. *Apophysomyses* sp. a) esporangio, b) esporangióforo, c) apófisis
Fotografía: CIB

Familia Syncephalastraceae

Esta familia se caracteriza por presentar micelio cenocítico que puede presentar rizoides y estolones, los esporangióforos nacen del micelio aéreo, son simples o simpodiales y terminan en un ensanchamiento que se cubre en su superficie de merosporangios. Las especies son heterotálicas y la reproducción sexual es mediante la formación de cigosporas (Cannon & Kirk, 2007). Actualmente, esta familia comprende ocho géneros (Kirk *et al*., 2008) de los cuales el más representativo es *Syncephalastrum* Schröt.

Género ***Syncephalastrum*** Schröt

Estos hongos presentan micelio abundante, con hifas cenocíticas, anchas, estolones y, a menudo, rizoides. Los esporangióforos que nacen del micelio aéreo y terminan en una vesícula esférica que lleva los merosporangios en toda su superficie, son comúnmente simpodiales, aunque a veces pueden ser simples. Los merosporangios cilíndricos de pared delgada, contienen unas pocas esporas en hilera o pueden ser monospóricos. Las esporangiosporas son globosas a subglobosas de pared lisa y ligeramente hialina. En el micelio vegetativo pueden producirse clamidosporas. Son heterotálicas y la cigospora tiene forma globosa a subglobosa con una pared oscura y verrucosa. Las células suspensoras son similares, opuestas y no presentan apéndice (fig. 12.13) (Cannon & Kirk, 2007; Benny, 2009).

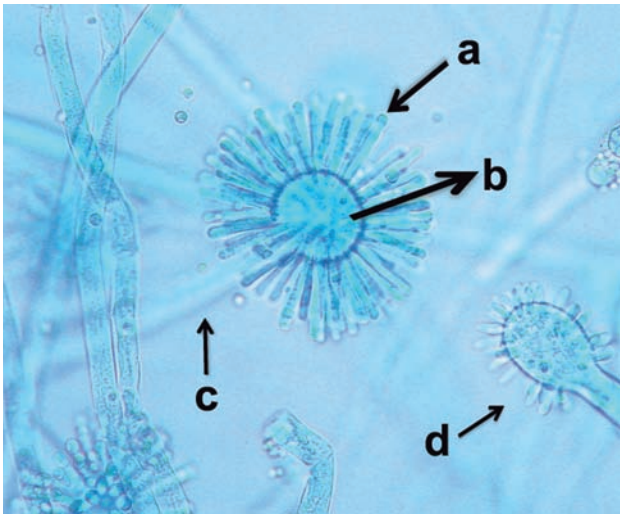


Fig. 12.13. *Syncephalastrum* sp**.** a) merosporangio, b) vesícula, c) esporangióforo, d) vesícula con merosporangios en formación
Fotografía: LAMFU

Los hongos de este género están ampliamente distribuidos en áreas tropicales y subtropicales. Se encuentran en suelo y excrementos y un único caso, *S. racemosum,* se ha reportado en herida abierta contaminada con esporas de aire o suelo (Ribes *et al*., 2000). Zheng *et al.* (1988) describieron la otra especie del género, *S. monosporum* R.Y. Zheng, G.Q. Chen & F.M. Hu, la cual presenta merosporangios uniesporados (Cannon & Kirk, 2007; Benny, 2009).

Familia **Umbelopsidaceae W. Gams & W Meyer**

Esta familia fue erigida por Gams & Meyer (Meyer & Gams, 2003) para ubicar las especies del grupo "*Mortierella isabellina"* que fueron inicialmente distribuidas en los géneros *Umbelopsis* Amos & H. L. Barnett y *Micromucor* (W. Gams) von Arx. Posteriormente, mediante estudios moleculares, O'Donnell *et al*. (2001) demostraron que las especies del grupo *Umbelopsis-Micromucor* son muy distantes de la familia Mortierellaceae y forman un grupo basal a todos los géneros del orden Mucorales. El micelio es cenocítico de donde nacen los esporangióforos en grupos; los esporangios tienen una o pocas esporangiosporas. No se les conoce reproducción sexual (Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Umbelopsis*** Amos & H. L. Barnett

A las especies del género *Umbelopsis* no se les conoce reproducción sexual y se caracterizan por presentar colonias de crecimiento lento, con hifas no septadas y delgadas. Los esporangióforos en forma de racimo o verticilados nacen del micelio sumergido (fig. 12.14). El esporangio, de forma globosa o elongada, posee columela muy pequeña y rudimentaria; el número de esporas en los esporangios varía desde una a numerosas. Las esporangiosporas de forma globosa, elipsoide o angular, raramente claviforme y en algunas especies con apéndice, poseen pared lisa y ligeramente pigmentada. En el género se pueden presentar clamidosporas con abundante concentración de lípidos. La especie tipo de este género es *Umbelopsis isabellina* (Oudem.) W. Gams (Basonym. *Mortierella isabellina*) (Meyer & Gams, 2003; Cannon & Kirk, 2007).

Orden **Endogonales**

Históricamente en este orden se ubicaron los hongos formadores de micorrizas arbusculares que actualmente pertenecen al filo Glomeromycota (v. capítulo 13). El orden Endogonales comprende una sola familia Endogonaceae que contiene hongos caracterizados por ser saprótrofos o ectomicorrizas y que se reproducen por la formación de cigosporas con células suspensoras yuxtapuestas (Benny *et al*., 2001; White *et al.,* 2006).

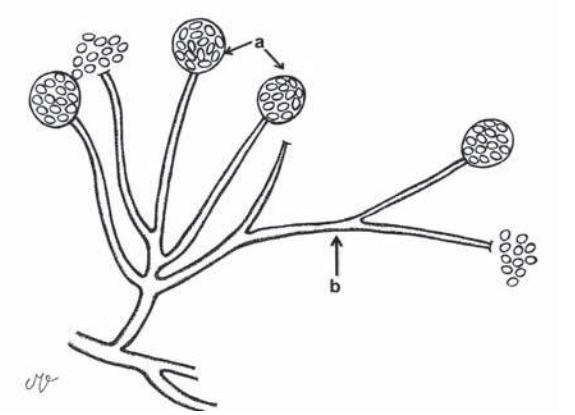


Fig. 12.14. *Umbelopsis* sp. a) esporangios, b) esporangióforo ramificado
Esquema: Marleny Vargas

Familia **Endogonacae**

La familia Endogonaceae se caracteriza por producción de cuerpos fructíferos hipogeos llamados esporocarpos de forma globosa a irregular y que crecen en suelo y restos vegetales. Los esporocarpos sólo contienen cigosporas, éstas son a menudo muy alargadas, subglobosas a elipsoides, de pared gruesa y de color marrón a rojizas. El género representativo de esta familia es *Endogone* Link que forma ectomicorrizas con plantas anuales y perennes (Cannon & Kirk, 2007).

Orden **Mortierellales**

El orden Motierellales, hoy en día está muy bien soportado por estudios de filogenia molecular como un linaje independiente del grupo de los Mucorales (Tanabe *et al.,* 2004; White *et al.,* 2006). Estos hongos tienen micelio delgado, colonias con zonaciones y, a menudo, con olor a ajo. En la reproducción asexual los esporangios pueden tener una o muchas esporas, con columela rudimentaria o sin ella. Clamidosporas lisas o rugosas. Son heterotálicos y las cigosporas son lisas, desnudas o con cubierta hifal (Benny, 2009).

Familia Mortierellaceae

Los hongos que pertenecen a esta familia presentan esporangióforos que nacen del sustrato o de hifas aéreas. Son erguidos y a menudo con rizoides basales, forman esporangios o esporangiolos. Los esporangios generalmente no tienen columela o es rudimentaria si se presenta. Las esporangiosporas son globosas a elipsoides, lisas u ornamentadas y hialinas. Dentro de la familia hay especies heterotálicas y homotálicas. Las cigosporas son globosas a subglobosas, hialinas, lisas o angulares con células suspensoras opuestas, iguales o diferente (Cannon & Kirk, 2007). Según Benny (2009), en esta familia se ubican seis géneros de los cuales sólo nombraremos el género *Mortierella*.

Género ***Mortierella*** Coemans

Los hongos que pertenecen a este género se caracterizan por presentar esporangios apicales, generalmente, globosos de paredes delicuescentes, que pueden presentar una, dos o varias esporangiosporas. Las esporangiosporas son hialinas, de pared lisa, y de formas variadas (fig. 12.14). Las cigosporas son lisas u ornamentadas con células suspensoras opuestas (Benny, 2009).

Los hongos del género *Mortierella* Coemans son muy comunes en el suelo y su distribución es amplia. Una de las especies *Mortierella wolfii* B.S. Mehrotra & Baijal es el agente causal de distintos tipos de micosis en bovinos en Nueva Zelanda, Australia, Europa y Estados Unidos, produciendo aborto, placentitis, neumonía y micosis sistémica. No se han documentado infecciones en humanos (Ribes *et al*., 2000; Benny, Cannon & Kirk, 2007; Benny, 2009).

SUBFILO **ENTOMOPHTHOROMYCOTINA**

Los hongos de este subfilo son patógenos obligados de plantas criptógamas y de animales, principalmente artrópodos; ocasionalmente pueden ser parásitos facultativos de vertebrados o pueden ser saprótrofos. La fase somática consiste de un micelio bien definido cenocítico o septado, con pared o sin ella, que puede fragmentarse para formar cuerpos hifales multinucleados; los protoplastos pueden ser de tipo hifoide o ameboide y cambian de forma. Algunos taxa pueden formar rizoides. Estudios ultraestructurales han demostrado que en este subfilo, la fase asexual forma conidióforos y conidios y no esporangióforos y esporangiolos uniesporados como se consideraba anteriormente. Los conidióforos pueden ser simples o ramificados. Las conidios primarios son uni o multinucleados y pueden ser descargados violentamente por diferentes mecanismos o descargarse en forma pasiva. A partir de estos conidios primarios pueden originarse conidios secundarios. Estos hongos forman cigosporas con pared gruesa de dos capas. Las cigosporas se originan después de la conjugación de gametangios indiferenciados que se forman en el mismo cuerpo hifal o en las hifas; también pueden formar acigosporas sin que haya previa conjugación de gametangios. Este subfilo comprende un sólo orden: Entomophthorales (Hibbett *et al.,* 2007).

Orden Entomophthorales

El nombre de este orden literalmente quiere decir "destructores de insectos", sin embargo, numerosas especies son saprótrofas y se encuentran en suelo, hojarasca y excrementos. También algunos han sido reportados como parásitos de algas, numerosos invertebrados y un género es parásito en los gametofitos de los helechos. Muchos pueden ser parásitos facultativos de animales superiores como caballos, perros y hasta el hombre. Su distribución es principalmente en climas cálidos. La fase somática es micelial la cual se fragmenta formando cuerpos hifales; presentan conidióforos y conidios que pueden tener uno o varios núcleos, la descarga de los conidios puede ser activa o pasiva (Benny, 2009). Este orden comprende cinco familias: **Ancylistaceae**, **Entomophthoraceae**, Completoriaceae, Meristacraceae y Neozygitaceae de las cuales sólo trataremos las dos primeras.

Familia Ancylistaceae

Las colonias de esta familia presentan crecimiento rápido, son planas pero con el tiempo se pliegan en forma radial, de color crema hasta tostado o marrón con la edad; la apariencia puede ser polvorienta debido al micelio superficial. Los conidióforos son simples solitarios y nacen directamente del micelio vegetativo. Los conidios primarios son terminales, esféricos de una sola célula con una papila prominente y a veces con apéndices filiformes. Estos conidios primarios son descargados con fuerza y pueden germinar formando hifas o conidios secundarios más pequeños. El núcleo es pequeño

y presenta un nucleolo prominente. La reproducción sexual es por formación de cigosporas que se originan por conjugación de dos hifas (Cannon & Kirk, 2007; Benny, 2009). Esta familia comprende tres géneros de los cuales describiremos sólo uno.

Género ***Conidiobolus*** Brefeld

Este género incluye veintidós especies que se caracterizan por producir las cigosporas en línea con los heterogametangios. *Conidiobolus coronatus* (Costantin) A. Batko tiene una amplia distribución pero se encuentra principalmente en bosques tropicales húmedos en África. En el hombre produce la **conidiobolomicosis** (entomoftoromicosis) una micosis subcutánea. Crece en medios de cultivo formando una colonia adherida al medio de textura correosa presentando surcos y pliegues; luego se forman lo conidióforos con los conidios que son disparados y se acumulan en las paredes del tubo. Los conidios son grandes de más de 25 µm y presentan papilas (fig. 12.15). Como saprótrofo este hongo se encuentra en restos de plantas. La especie *C. incongruus* Drechsler ha sido implicada en numerosas infecciones invasivas en el hombre y *C. lamprauges* Drechsler es patógeno únicamente de caballos (Ribes *et al.,* 2000; Durango, 2007).

Familia **Entomophthoraceae**

Los miembros de esta familia son parásitos obligados de insectos, forman cuerpos hifales, con o sin pared celular. Los conidióforos son simples o ramificados dicotómicamente, solitarios, cilíndricos o ligeramente claviformes, llevando en el ápice una célula conidiógena que produce un conidio terminal esférico de una sola célula, de base truncada y con una pequeña papila; estos conidios son descargados con fuerza y germinan formando hifas o pequeños conidióforos que llevan una conidia secundaria pequeña, la cual presenta núcleo pequeño con nucleolo prominente. La cigospora es hialina, ligeramente pigmentada, de forma ovoide o globosa, lisa aunque en algunos casos la pared también puede ser rugosa; esta cigospora germina directamente produciendo conidios secundarios o un conidióforo (Cannon & Kirk, 2007).

Esta familia contiene doce géneros, patógenos obligados de artrópodos principalmente de insectos. El orden Diptera es atacado por el género *Entomophthora* Fresen, los órdenes Orthoptera y Coleoptera por el género *Entomophaga* Batko y el orden Cicadidae por *Massospora* Peck (Cannon & Kirk, 2007).

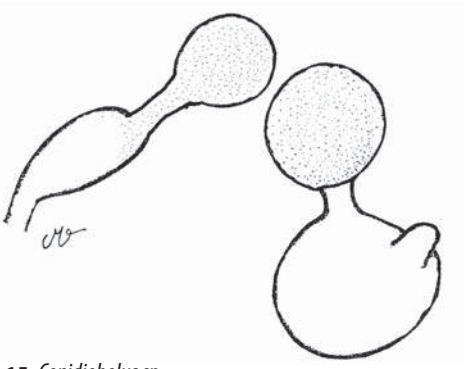


Fig. 12.15. *Conidiobolus* sp.
Esquema: Marleny Vargas

Género ***Entomophthora*** Fresen.

El género se caracteriza por descargar los conidios por una modificación del mecanismo de eversión papilar que se conoce como cañón fúngico. Adicionalmente, poseen conidios con forma de campana y papila truncada (Alexopoulus *et al.*, 1996).

Sólo trataremos *Entomophthora muscae* (Cohn) Fresen. Este hongo puede encontrarse en los cuerpos muertos de la mosca común (*Musca domestica*) y otros dípteros (fig. 12.16). Este parásito obligado invade el hemocele del insecto y le produce la muerte aproximadamente en 7 a 10 días. Una vez muerto el insecto, las células conidiógenas crecen hacia el exterior entre los segmentos del exoesqueleto. Los conidios multinucleados cubiertos de una sustancia mucilaginosa que se forman sobre el ápice de las células conidiógenas, son descargados con fuerza (fig. 12.16). De esta descarga algunos conidios pueden adherirse a la cutícula de otra mosca, germinando sobre ella, penetrándola (mediante mecanismos enzimáticos y mecánicos) y las hifas que crecen en el interior se rompen para formar protoplastos sin pared que son llevados por el sistema circulatorio del insecto a todo el cuerpo. Después, estos protoplastos segregan la pared y se convierten en cuerpos hifales; a medida que la infección avanza hay cambios en el comportamiento del insecto hasta producirle la muerte. A pocas horas de la muerte, el micelio cenocítico penetra entre los segmentos abdominales y se desarrollan los conidióforos y conidios. En los cadáveres de las moscas pueden producirse hasta 8000 conidios. Dentro de los cuerpos se pueden formar acigosporas que pueden germinar produciendo conidióforos (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007). Si los conidios no llegan al sustrato apropiado, estos pueden adherirse a cualquier superficie formando un conidio secundario que también es disparado. Esta producción de conidios secundarios puede repetirse tres o cuatro veces hasta

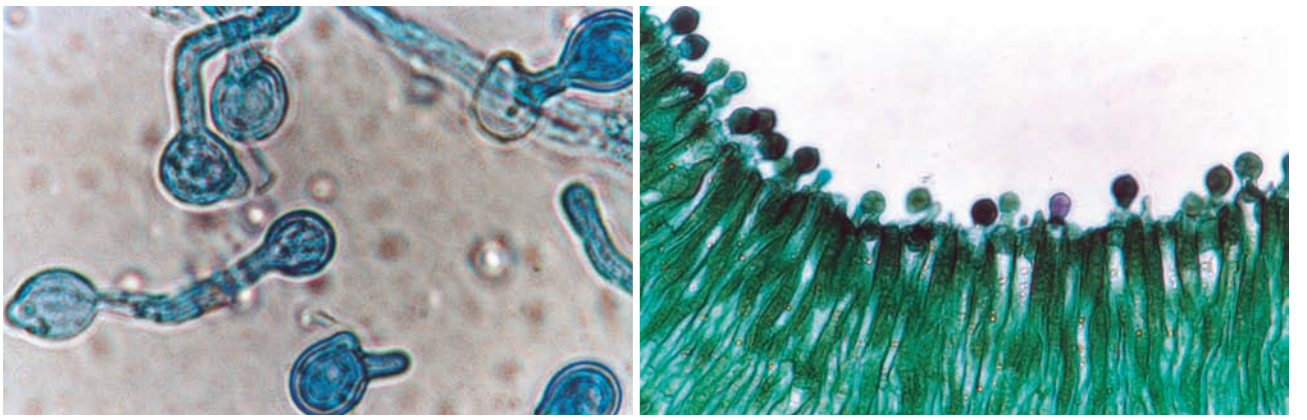


Fig. 12.16. Corte de cutícula de mosca infectada con *Entomophthora muscae* (Cohn) Fresenius (der.). Conidios germinando (izq.)
Fotografía: LAMFU

que se adhiera a un sustrato apropiado (otra mosca) o hasta que se agoten las reservas del protoplasma. Los machos que tratan de cruzarse con hembras enfermas, pueden adquirir el patógeno (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Orden Basidiobolales

Cavalier-Smith (1998) propone el orden Basidiobolales para ubicar los miembros del género *Basidiobolus* Eidam, ya que por estudios de filogenia molecular su ubicación es más cercana al filo Chitrydiomycota que al grupo de los "Zygomycetes" (Benny *et al*., 2001). Sin embargo, Lutzoni *et al*. (2004) por medio de análisis bayesiano del alineamiento de secuencias de las dos unidades ribosomales, ubica estos hongos dentro de los "Zygomycetes" pero no cerca de los Entomophthorales. Tanabe *et al.* (2004) analizando genes como el factor de elongación y la subunidad grande de la polimerasa II dependiente de ARN, determinan que *Basidiobolus* está filogenéticamente alejado de los Entomophthorales; por lo tanto, se hace necesario el análisis filogenético con otros genes para dilucidar la relación con estos grupos. Este orden contiene una sola familia Basidiobolaceae y un solo género *Basidiobolus* con cinco especies.

Familia Basidiobolaceae

Esta familia incluye organismos saprótrofos que ocurren en el suelo o en excrementos de anfibios o reptiles. Pueden ser patógenos débiles de los invertebrados. Presentan micelio más o menos abundante, compuesto de células uninucleadas, a menudo formando cuerpos hifales uninucleados y a veces células levaduriformes. Presenta conidióforos que no son ramificados y desarrollan una vesícula subconidial. Los conidios primarios son descargados con fuerza por ruptura de la vesícula subconidial (subesporangial), son unitunicados, uninucleados, redondeados y en algunas especies varias células vegetativas a menudo parecen multiesporados por producir internamente varios protoplastos. Todas las células son uninucleadas y el núcleo es relativamente grande. Los conidios secundarios se parecen a los primarios pero son más pequeños. Algunas veces se producen clamidosporas. Las cigosporas son de pared lisa ondulada, formadas por dos gametangios que nacen de segmentos hifales adyacentes; su núcleo es grande con nucleolo central conspicuo y no presentan heterocromatina (Benny, 2009).

Género ***Basidiobolus*** Eidam

El género *Basidiobolus* se caracteriza por presentar colonias planas y plegadas de crecimiento rápido al inicio, de color gris con tintes crema o amarillo y de apariencia cerosa. Usualmente pueden formarse colonias satélites por la germinación de conidios primarios que son descargados con fuerza. Presenta micelio ancho. Los conidióforos primarios presentan vesícula, son de forma globosa y son solitarios. Los conidióforos secundarios no presentan vesícula subconidial, son claviformes con un ápice adhesivo y son descargados en forma pasiva (fig. 12.17). Son homotálicos y las cigosporas son de pared gruesa, con apéndices en forma de punta que corresponden a los restos de los gametangios. Estos apéndices permiten diferenciar

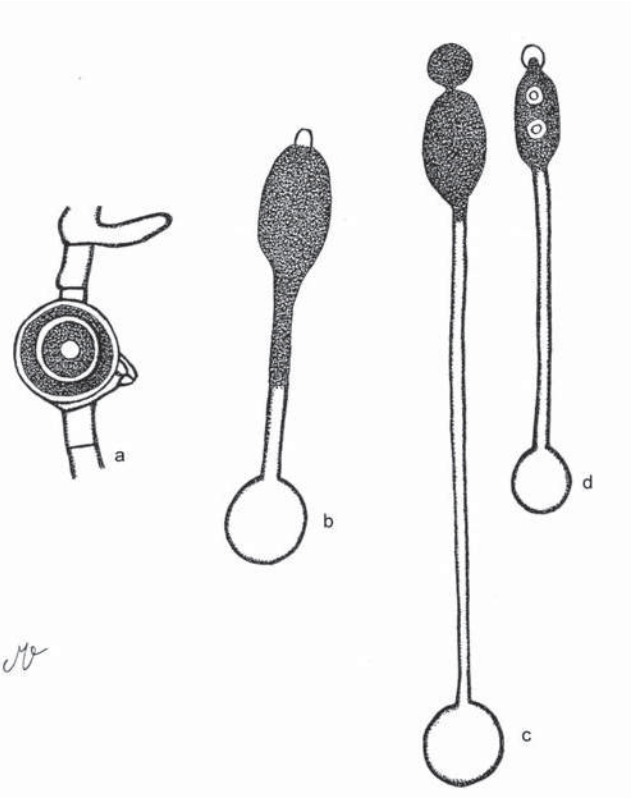


Fig. 12.17. *Basidiobolus* sp. a) cigospora, b), c) y d) conidióforos
Esquema: Marleny Vargas

Basidiobolus de *Conidiobolus*. Este hongo presenta distribución mundial y se ha aislado como comensal en el intestino y excremento de ranas (Ribes *et al.,* 2000; Webster & Weber, 2007; Cannon & Kirk, 2007).

Basidiobolus afecta a humanos produciendo basidiobolomicosis (antes entomoftoromicosis) que afecta el tejido celular subcutáneo. Una de las especies representativas del género es *B. ranarum* se ha reportado también en animales domésticos como el caballo. La basidiobolomicosis se presenta principalmente en Uganda y otras partes de África, en India y en algunas zonas de Asia (Webster & Weber, 2007; Cannon & Kirk, 2007; Durango, 2007).

SUBFILO **ZOOPAGOMYCOTINA**

Este subfilo fue erigido recientemente por Hibbett *et al*. (2007) para ubicar a los hongos endo y ectoparásitos de microanimales y hongos. La descripción de este subfilo está basada principalmente en la que realizó Benjamin (1979), el talo puede estar constituido por un micelio simple o ramificado; cuando son ectoparásitos presentan haustorios. La reproducción asexual es por la formación de esporangiolos uni o multiesporados. La reproducción sexual es mediante la formación de cigospora. Actualmente, en este subfilo se adicionan, por estudios de filogenia molecular, algunos hongos que producen artroconidios como ocurre en el género *Helicochephalum* Thaxt.

Orden Zoopagales

Los hongos de este orden presentan cuerpos vegetativos consistentes en hifas simples o ramificadas. Los ectoparásitos forman haustorios en las células del hospedero. La reproducción asexual ocurre por medio de clamidosporas, artroconidios o esporangiosporas producidas en esporangiolos uni o multiesporados (merosporangios). Las cigosporas son más o menos globosas y se forman a partir de hifas similares a las vegetativas aunque más o menos ensanchadas (Benjamin, 1979; Hibbett *et al.,* 2007).

Según Kirk *et al.* (2008) este orden comprende cinco familias: Cochlonemataceae, Helicocephalidaceae, **Piptocephalidaceae**, Sygmoideomycetaceae y Zoopagaceae de las cuales trataremos la tercera.

Familia Piptocephalidaceae

Los hongos de esta familia son micoparásitos biótrofos que forman apresorio y haustorio, principalmente en especies hospederas del orden Mucorales y algunos hongos de otros filos. Los hongos de esta familia pueden mantenerse en cultivo dual, en medio extracto de levadura-almidón soluble (YpSs). El crecimiento del hongo hospedero disminuye pero se mantiene y el parásito presenta desarrollo de hifas tipo aracnoide en su hospedero (Benjamin & Tucker, 1978).

Estos hongos presentan hifas somáticas inconspicuas, los esporangióforos pueden ser erguidos, ramificados y llevar merosporangios directamente sobre ellos o en ápices que pueden ser hinchados, o sobre unas células redondeadas llamadas células-cabeza (*head-cell*) que pueden ser efímeras. Los merosporangios pueden contener una o varias esporangiosporas. Pueden ser moniliformes como resultado de gemaciones acropétas que se desprenden en la madurez o pueden ser cilíndricos con

esporas que se forman simultáneamente. La pared del merosporangio puede ser dehiscente o persistente y las esporangiosporas son liberadas por una ruptura circuncísil. Las cigosporas son rugosas producidas por copulación de gametangios yuxtapuestos, paralelos o entrelazados. Los géneros representantes son *Piptocephalis* de Bary, *Syncephalis* Tiegh & Le Monn y *Kuzuhaea* Benj., este último es parásito del género *Umbelopsis* (Benjamin & Tucker, 1978; Benny, 2005; Webster & Weber, 2007; Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Syncephalis*** Tiegh & Le Monn

Los integrantes de este género se caracterizan por ser parásitos de hongos del orden Mucorales, aunque se ha encontrado parasitando *Fusarium* sp. (observaciones de M. C. Cepero de García, Inf. inédita). Las hifas aéreas que pueden crecer encima del hospedero son delgadas y cenocíticas. Los esporangióforos presentan rizoides y una vesícula apical fértil (fig. 12.18). Pueden ser homotálicos y las cigosporas son lisas u ornamentadas. Algunas de las especies son muy comunes y se aíslan junto con su hospedero de suelo y estiércol. Para mantenerlo en el laboratorio se requiere cultivar al hospedero en medio extracto de levadura-almidón soluble (YpSs) (Benjamin, 1979; Benjamin & Tuker, 1968; Benny, 2009).

SUBFILO **KICKXELLOMYCOTINA**

Hibbett *et al.* (2007) erigen este subfilo para ubicar los órdenes Kickxellales, Harpellales, Dimargaritales y Asellariales.

Los hongos de este subfilo pueden ser saprótrofos, micoparásitos o simbiontes obligados. El talo que surge de estructuras de adhesión a los hongos hospederos (grapa o *holdfast*) puede comportarse como parásito formando haustorios o producir hifas subaéreas, septadas y ramificadas. Presentan micelio ramificado o no y con septos con cavidades en forma de disco con tapón. La reproducción asexual se da por esporangiolo uniesporado o merosporangios que contienen dos esporas; por **tricosporas** (esporangiolo uniesporado con apéndices) o por artrosporas. La reproducción sexual se realiza mediante cigosporas globosas, bicónicas o alantoides y enrolladas (Hibbett *et al.,* 2007).

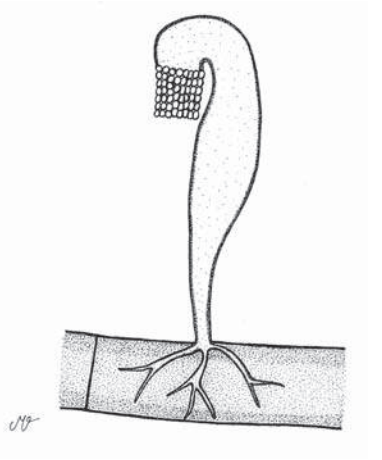


Fig.12.18. *Syncephalis*
Esquema: Marleny Vargas

Orden **Kickxellales**

Los hongos de este orden presentan distribución amplia y son principalmente saprótrofos o parásitos débiles, no productores de haustorio, en hongos de las familias Mucoraceae y Saprolegniaceae. La fase vegetativa consiste en hifas septadas que dan origen a esporangióforos septados, ramificados o no. Los septos presentan cavidades en forma de disco con tapones incoloros, biconvexos o biumbonados que no se disuelven en soluciones alcalinas diluidas. La reproducción asexual es por la formación de esporangiolos uniesporados formados en seudofiálides (con forma de botella), que nacen de unas ramitas fértiles, globosas o elongadas, septadas o no, denominadas **esporocladios**. Las cigosporas son de pared gruesa, generalmente lisa, de color brillante y el cigosporangio es de pared delgada, siendo las hifas sexuales de morfología similar a las hifas vegetativas (Benjamin, 1979). Este género comprende una única familia Kickxellaceae.

Familia **Kickxellaceae** Linder

Los hongos de esta familia presentan esporóforos que se originan a partir del micelio que se encuentra en el sustrato y pueden ser complejos. Existen erectos ascendentes o rastreros; simples o ramificados y algunas veces setiformes; la región esporógena se caracteriza por ser complejamente ramificada y tener una porción o vesícula fértil en espiral o hélice que sostiene un esporangiolo uniesporado. Las esporangiosporas aunque tienen formas variables son generalmente elongadas, fusiformes y aciculares. Las cigosporas de pared lisa se forman por la

conjugación de gametangios indiferenciados parecidos a clamidosporas. El cigosporangio es delgado y hialino (Cannon & Kirk, 2007).

Según Benny (2009) en esta familia se ubican doce géneros, de los cuales sólo nombraremos el género *Coemansia* van Tiegh & Le Monn.

Género ***Coemansia*** van Tiegh & Le Monn

Este género se caracteriza por tener esporangióforos septados simples o ramificados y una región fértil más o menos recta o enrollada. Los esporocladios se producen en el ápice de los esporangióforos hacia los lados de la región fértil y hacia la parte externa del enrollamiento a medida que el ápice crece. Los esporocladios son multicelulares y producen en la base seudofiálides de cada una de las cuales se origina un esporangiolo uniesporado que puede ser de formas variadas. Las cigosporas son subglobosas y las células suspensoras son indiferenciadas (fig. 12.19) (Benny, 2009).

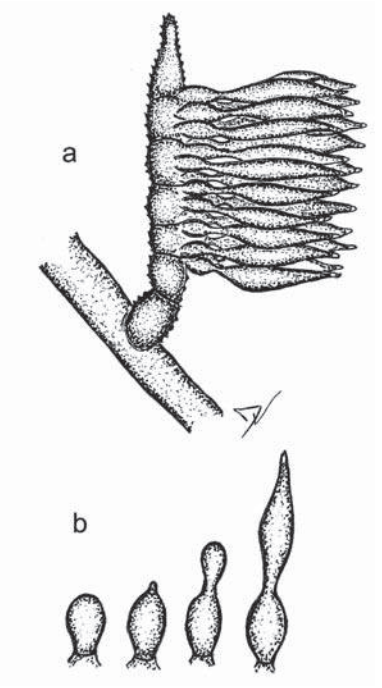


Fig. 12.19. *Coemansia mojavensis*. a) esporocladio, b) desarrollo de seudofiálides en el esporocladio
Esquema: Natalia Vargas

Orden Harpellales

Este orden fue ubicado anteriormente en el grupo "Trichomycetes" (del griego *tricho,* peludo y *mycetes* hongo), término usado para referirse a la apariencia que muestra la cubierta del intestino de algunos artrópodos, por la asociación con estos hongos, hoy en día usar trichomycetes sólo tiene un sentido de grupo ecológico. Su estudio en el neotrópico es escaso y no hay muchos reportes de ellos; recientemente Siri & López-Lastra (2010) reportan en Argentina cuatro nuevas especies del orden Harpellales y Valle & Cafaro (2010) realizan el reporte de una especie nueva de Harpellales, *Smittium caribense* L.G. Valle & Cafaro. Son endosimbiontes o endocomensales de larvas de artrópodos y viven adheridos por grapas, más o menos simples, a la capa quitinosa del tracto digestivo de sus hospederos. Los insectos más comúnmente infectados por estos hongos son larvas de moscas negras (Simuliidae), jején (Chironomidae) y mosquitos (Culicidae). Presentan talos simples o ramificados y septados (Lichwardt, 1972; Benjamin, 1979; Webster & Weber, 2007; Hibbett *et al.,* 2007).

Para su reproducción estos hongos desarrollan estructuras asexuales y sexuales. Las estructuras asexuales, llamadas **tricosporas**, son esporangios elongados, dehiscentes que contienen una espora uninucleada y que al ser liberada exhibe uno o más apéndices basales; estos apéndices se usan como mecanismo de diseminación ya que se enredan entre los filamentos de algas o desechos que rodean el hospedero. La reproducción sexual se lleva a cabo por la formación de cigosporas bicónicas producidas dentro de cigosporangios; la forma bicónica es característica de los hongos de este orden y se cree que ha sido una adaptación para el paso a través del intestino del insecto (Benjamin, 1979; Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

En este orden se ubican dos familias: Harpellaceae y **Legeriomycetaceae**, de las cuales trataremos la segunda.

Familia Legeriomycetaceae

Los hongos de esta familia presentan talo ramificado, unido a la cutícula de la parte posterior del intestino de larvas de insectos acuáticos o como endocomensales obligados de insectos de los géneros Ephemeroptera y Plecoptera. Los esporangios (tricosporas) son uniesporados con uno o más apéndices basales largos. Son heterotálicos. La cigospora puede ser cónica o bicónica. En esta familia el género tipo es *Smittium* R. Poiss., y nombraremos la especie *Smittium culisitae* Lichtw (Cannon & Kirk, 2007).

Simittim culisitae crece en el intestino de larvas de Dípteros, pero puede ser cultivado en el laboratorio

empleando medios ricos. Todos los aislamientos pueden crecer *in vitro* en medio infusión-cerebro-corazón (BHI, por su sigla en inglés) a un décimo de concentración en tubos tapa rosca, a los que se adiciona 1 cm^3 de agua destilada en el fondo. Para mantener el cultivo se debe humedecer la superficie del medio con esta misma agua; cuando se siembra en caja se utiliza el mismo medio y se recubre con una capa ligera de agua. Para estimular la producción de esteroles se usa el medio Triptona-Glucosa (TG) (Benjamin & Tucker, 1978; Horn & Lichtwardt, 1981).

Este hongo habita larvas de cualquier estadio de las especies *Aedes albopictus, A. vexans, A. aegypti* y *Culiseta impatiens*, entre otras. Como ejemplo de la asociación que establecen estos hongos como comensales y endosimbiontes con sus hospederos, está la asociación entre la especie *Smittium culisitae* y *Aedes aegypti*, donde la producción de esteroles y algunas vitaminas del complejo B por parte del hongo son utilizadas como fuentes nutricionales por las larvas del mosquito, para estimular posteriores estadios larvales y de pupa (El-Buni & Lichtwardt, 1976; Horn & Lichtwardt, 1981).

BIBLIOGRAFÍA

Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology. 5th ed. Elsevier Academic Press, Boston, E. U.

Ajello, L., D.F. Dean, & R.S. Irwin. 1976. The zygomycete *Saksenaea vasiformis* as a pathogen of humans with a critical review of the etiology of zygomycosis. Mycologia, 68:52-62.

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims., M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York, E. U.

Álvarez, E., D. A. Sutton, J. Cano, A. W. Fothergill, A. Stchigel, M. G. Rinaldi, & J. Guarro. 2009. Spectrum of Zygomycete species identified in clinically significant specimens in the United States. Journal of Clinical Microbiology, 47: 1650-1656.

Asha, S. & M. Vidyavathi. 2009. *Cunninghamella*, A microbial model for drug metabolism studies, A review. Biotechnology Advances, 27: 16-29.

Benjamin, R. K. 1979. Zygomycetes and their spores. Pp. 573-621 *En:* Kendrick, B. (Ed.) The Whole Fungus, Vol 2. National Museums of Canada, Ottawa, Canada.

—. 1966. The merosporangium. Mycologia, 58: 1-42.

—, & B. Tucker. 1978. *Syncephalis cornu*. Pp. 161-162. *En:* M.S. Fuller (Ed.). Lower fungi in the laboratory. Palfrey Contributions in Botany. No. 1. Department of Botany, University of Georgia, Athens, Georgia, E. U.

Benny, G. L. 2009. Zygomycetes. Disponible en http://www.zygomycetes.org. Consultado septiembre del 2009.

—., R. A. Humber & J. B. Morton. 2001. Zygomycota: Zygomycetes. Pp. 113–146. *En:* McLaughlin D.J., E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (Eds.) The Mycota. Vol. VIIA. Systematics and evolution. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.

—. & K. O'Donnell. 2000. *Amoebidium parasiticum* is a protozoan, not a Trichomycete. Mycologia 92: 1133-1137.

—. 1992. Observations on Thamnidiaceae (Mucorales). V. Thamnidium. Mycologia, 84: 834-842.

—. & R. K. Benjamin. 1991. The Radiomycetaceae (Mucorales; Zygomycetes). III. A new species of *Radiomyces*, and cladistic analysis and taxonomy of the family; with a discussion of evolutionary ordinal relationships in Zygomycotina. Mycologia, 83: 713-735.

Bisby, F.A, Y.R. Roskov, T.M. Orrell, D. Nicolson, L.E Paglinawan, N. Bailly, P.M Kirk PM, T. Bourgoin, G. Baillargeon. 2009. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2009 Annual Checklist. Disponible en: www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2009/. Species 2000: Reading, Inglaterra.

Cannon, P. F & P. M. Kirk. 2007. Fungal Families of the World. CABI UK Center, Egham, Inglaterra.

Cavalier-Smith, T. 1998**.** A revised six-kingdom system of life. Biological Reviews, 73: 203-266.

Cerdá-Olmedo, E. 2001. *Phycomyces* and the biology of light and color. FEMS, Microbiology Reviews, 25: 503-512.

Deacon, J. (2006. Fungal Biology. 4th ed. Blackwell Publishing, MA, E. U.

Delgado, A., L. Urdaneta & A. Piñeiro. 2005. Hongos coprofílicos del estado Zulia, Venezuela. Divisiones: Myxomycota, Zygomycota y Basidiomycota. Revista Científica, FCV-LUZ / XV: 57-63.

Deploey, J.J. 1992. Some factors affecting germination of *Rhizomucor miehei* sporangiospores. Mycologia, 84: 77-81.

Domsch, K. H & W. Gams. 1993. Compendium of soil fungi. Vol 1. IHW Verlag. Alemania.

Durango, H. E. 2007. Mohos aseptados. Pp. 729-741. *En*: Díaz F.J., S. Estrada, L. Franco, J.M. Jaramillo, A.E. Maestre, S. Ospina, C. Robledo, & J. Robledo (Eds.). Fundamentos Básicos de Medicina. Microbiología de las infecciones humanas. Corporación para Investigaciones Biológicas (CIB). Medellín, Colombia.

El-Buni, A. M. & Robert W. Lichtwardt. 1976. Asexual sporulation and mycelial growth in axenic cultures of *Smittium* spp. (Trichomycetes). Mycologia, 68: 559-572.

Herrera, T. & M. Ulloa. 2004. El reino de los hongos: micología básica y aplicada. 2nd ed. Fondo de Cultura Económica, Universidad Autónoma de México, México.

Hesseltine, C. W & J. J Ellis. 1964. The genus *Absidia*: *Gongronella* and cylindrical-spored species of *Absidia*. Mycologia, 56: 568-601.

Hibbett, D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lücking, H. Thorsten Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. McLaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y-C. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Kőljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlikowska, A. Miller, J-M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schübler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. Yao, N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research, 111: 509-547.

Hoffmann, K., G. Walther & K. Voigt. 2009. *Mycocladus* vs. *Lichtheimia*: a correction (*Lichtheimiaceaea* fam. nov., *Mucorales, Mucormycotina*). Mycological Research, 113: 277-278.

Hoffmann, K., S. Discher & K. Voigt. 2007. Revision of the genus *Absidia* (Mucorales, Zygomycetes) based on physiological, phylogenetic, and morphological characters; thermotolerant *Absidia* spp. form a coherent group, Mycocladiaceae fam. nov. Mycological Research, 111: 1169-1183.

Horn, B.W. & R. W. Lichtwardt. 1981. "Studies on the nutritional relationship of larval *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) with *Smittium culisetae* (Trichomycetes)." Mycologia, 73: 724-740.

Jennessen, J., J. Schnürer, J. Olsson, R.A. Samson, J. Dijksterhuis. 2008. Morphological characteristics of sporangiospores of the tempe fungus *Rhizopus oligosporus* differentiate it from other taxa of the *R. microsporus* group. Mycological Research, 112: 547-563.

—, K. Nielsen, J. Houbraken, E. Lyhne, J. Schnürer, J. Christian Frisvad, & R. A. Samson. 2005. "Secondary metabolite and mycotoxin production by the *Rhizopus microsporus* group. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 53: 1833-1840.

Kirk, P. M, P.F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th Edition. CABI Publishing. Inglaterra.

—, P.F. Cannon & J.A. Stalpers. 2001. Dictionary of the fungi. 9th ed. CAB International, Wallingford, Inglaterra.

—, & G. L. Benny. 1980. The genus *Utharomyces* Boedijn (Pilobolaceae: Zygomycetes). Transation on the British. Mycological Society, 75:123-131.

Lickwardt, R.W. 1972. Undescribed genera and species of Harpellales (Trichomycetes) from the guts of aquatic insects. Mycologia, 64: 167-197.

Lutzoni, F.,F. Kauff, C. J.Cox, D. McLaughlin, G. Celio, B. Dentinger, M. Padamsee, D.Hibbett, T. Y. James, E. Baloch, M. Grube, V. Reeb, V. Hofstetter, C. Schoch, A. E. Arnold, J. Miadlikowska, J. Spatafora, D. Johnson, S. Hambleton, M. Crockett, R. Shoemaker, G-H. Sung, R. Lücking, T. Lumbsch, K. O'Donnell, M. Binder, P. Diederich, D. Ertz,C. Gueidan, K. Hansen, R. Harris, K. Hosaka, Y-W. Lim, B. Matheny, H. Nishida, D. Pfister, J. Rogers, A. Rossman, I. Schmitt, H. Sipman, J. Stone, J. Sugiyama, R. Yahr, & R. Vilgalys. 2004. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. American Journal of Botany, 91:1446-1480.

Meyer, W. & W. Gams. 2003. Delimitation of *Umbelopsis* (Mucorales, Umbelopsidaceae fam. nov.) based on ITS sequence and RFLP data. Mycological Research, 107: 339-350.

Misra, P. C., K. J. Srivastava, L. Kanchan. 1979. *Apophysomyces*, a new genus of the Mucorales. Mycotaxon, 8: 377-382.

O'Donnell, K., F. Lutzoni, T. Ward & L. Benny. 2001. Evolutionary relationships among mucoralean fungi (Zygomycota): Evidence for family polyphyly on a large scale. Mycologia, 93: 286-296.

—. 1979. Zygomycetes in culture. Department of Botany. University of Georgia. Georgia, E. U.

Padhyay, A.A., & L. Ajello. 1988. Simple method of inducing sporulation by *Apophysomyces elegans* and *Saksenaea vasiformis*. Journal of Clinical. Microbiology, 26:1861-1863.

Ribes, J., C. Vanover-Sams & D. Baker. 2000. Zygomycetes in Human Disease. Clinical Microbiology Reviews, 13: 236-301.

Ruiz, C.E., M. Arango, A. L. Correa, L. S. Lopéz & A. Restrepo. 2004. Fascitis necrosante por *Apophysomyces elegans*, moho de la familia Mucoraceae en paciente inmunocompetente. Biomédica, 24: 239-251.

Samson, R. A., E.S. Hoekstra & J.C. Frisvad. 2004. Introduction to food- and airborne fungi. 7th ed. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Utrecht, Holanda.

Siri, A. & C.C. López Lastra. 2010. Diversity of trichomycetes in larval flies from aquatic habitats in Argentina. Mycologia, 102: 347-362.

Tanabe, Y., M. Saikawa, M. Watanabe & J. Sugiyama. 2004. Molecular phylogeny of Zygomycota based on EF-1a and RPB1 sequences: limitations and utility of alternative markers to rDNA. Molecular Phylogenetics and Evolution, 30: 438-449.

Valle, L.G & M.J. Cafaro. 2010. First report of Harpellales from the Dominican Republic (Hispaniola) and the insular effect on gut fungi. Mycologia, 102:363-373.

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3th ed. Cambridge University Press. New York, E. U.

White, M., T. James, K. O'Donnell, M. J. Cafaro, Y. Tanabe & J. Sugiyama. 2006. Phylogeny of the Zygomycota based on nuclear ribosomal sequence data. Mycologia, 98: 872-884.

Zheng, R-Y., G-Q. Chen & F.-M. Hu. 1988. Monosporus varieties of *Syncephalastrum*. Mycosystema, 1:35-52.

CAPÍTULO
13

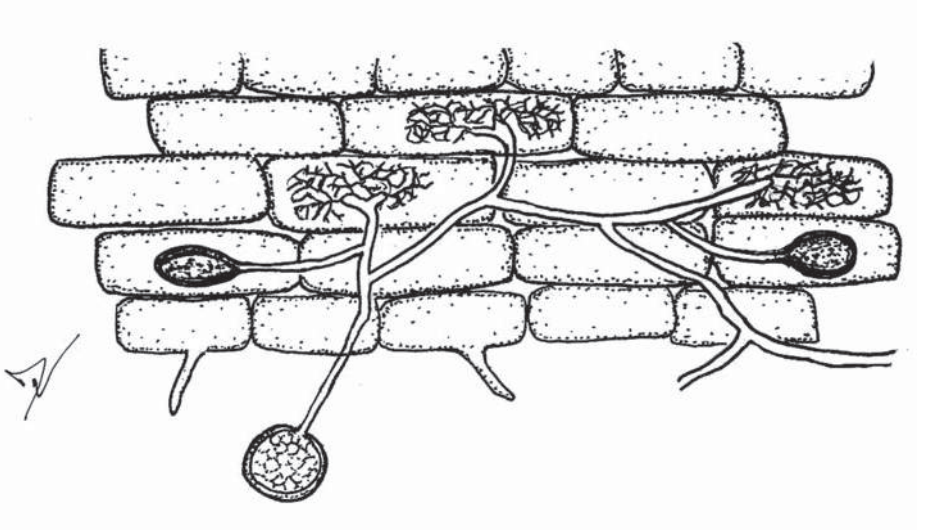
FILO GLOMEROMYCOTA

INTRODUCCIÓN

¿CÓMO SE ESTABLECE LA SIMBIOSIS DE LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES (MA) CON LAS RAÍCES DE LAS PLANTAS?

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

FILO GLOMEROMYCOTA



INTRODUCCIÓN

Este filo agrupa los hongos que colonizan las raíces de las plantas y que forman asociaciones simbióticas mutualistas micorriza arbuscular (MA), conocidas anteriormente como micorriza vesículo-arbuscular (MVA) o endomicorriza. Además, en este filo se ubica el hongo endocitobiótico *Geosiphon pyriformis* (Kütz.) F. Wettst.

La primera descripción completa de una micorriza arbuscular (MA) fue realizada por el micólogo francés Dangeard, quien pensó que este tipo de hongo era perjudicial para la raíz. Sus observaciones las describió en dos artículos publicados en 1896 y 1900; y en sus dibujos se observan claramente vesículas y arbúsculos dentro de raíces de álamo. Schlit en 1889 y Janse en 1896, vieron estas asociaciones en plantas tropicales haciendo observaciones muy detalladas y establecieron que el hongo no causaba daños en la anatomía de la raíz y por el contrario ésta era vigorosa y saludable a pesar de presentar dentro de ellas micelio escasamente septado (Sánchez de Prager, 1999).

Este filo fue erigido recientemente entre los organismos del reino Hongos y separado del filo "Zygomycota", al cual pertenecían anteriormente, por sus características ecológicas particulares y por análisis basados en filogenia molecular. Con la nueva clasificación basada principalmente en la secuenciación y análisis de la subunidad pequeña de los genes ribosomales (18S), se ha puesto en evidencia que, de hecho, los organismos pertenecientes a este nuevo filo forman un grupo monofilético y están más cercanos filogenéticamente a los filos Ascomycota y Basidiomycota que a los "Zygomycota". Los genes que codifican proteínas también han sido usados para realizar hipótesis filogenéticas en este filo, sin embargo, éstas no han tenido gran resolución debido a la escasez de taxa secuenciados (Redecker *et al.,* 2000; Schüβler *et al.,* 2001; Redecker & Rabb, 2006).

Basándose en registros fósiles se considera que estos hongos se originaron posiblemente hace 460-455 millones de años durante el período Ordovicico, y que fueron un factor importante para la colonización de hábitats terrestres por parte de las plantas (Redecker *et al*., 2000; Franken & Requena, 2001). Taylor *et al.* (1995) propusieron un nombre genérico *Glomites* T. N. Taylor, W. Remy, Hass & Kerp para el hongo cuyos arbúsculos, hifas y clamidosporas fueron observados en rizomas fosilizados de la planta vascular *Aglaophyton* del período Devónico.

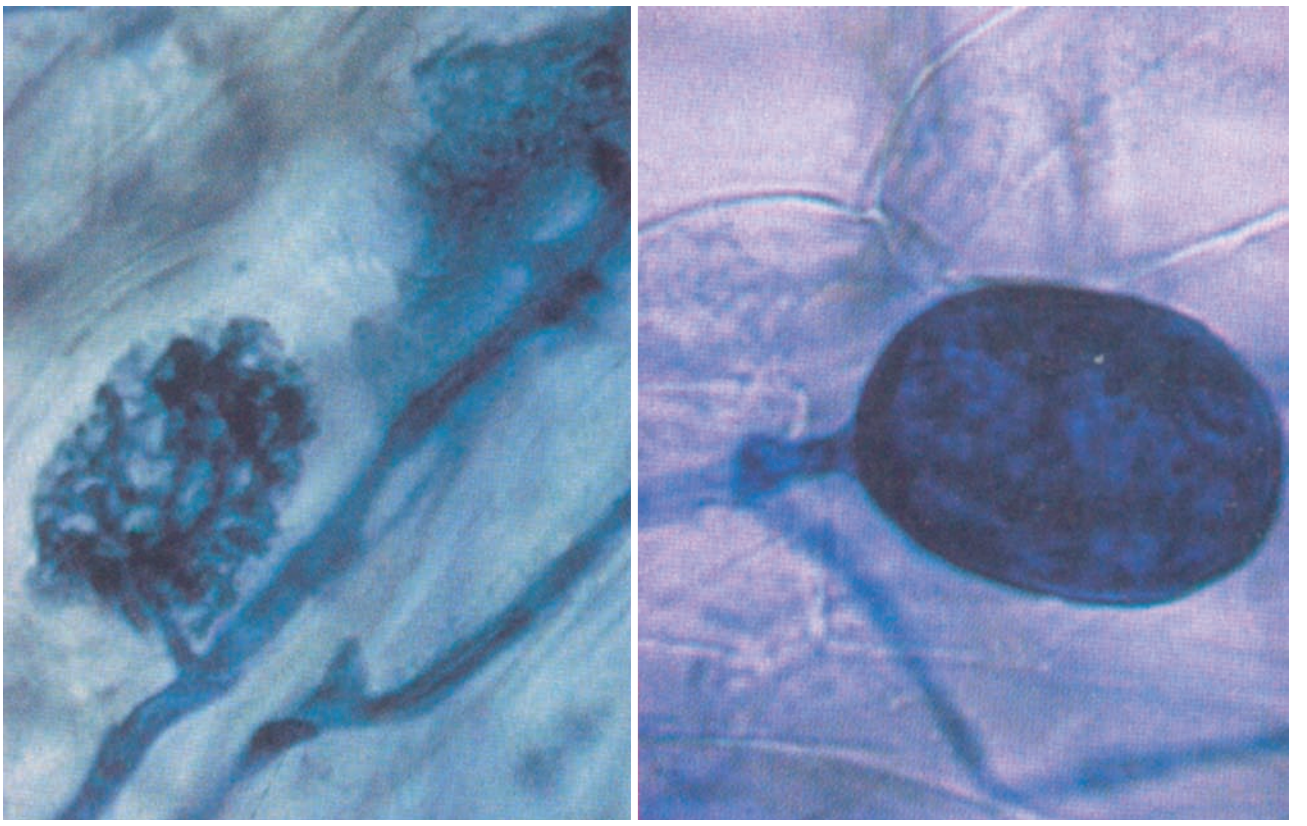


Fig. 13.1. Arbúsculo (izq.) y vesícula (der.)
Fuente: tomado de Guerrero (1996)

¿CÓMO SE ESTABLECE LA SIMBIOSIS DE LAS **MICORRIZAS ARBUSCULARES (MA)** CON LAS RAÍCES DE LAS PLANTAS?

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares son considerados como los más comunes en el suelo y están asociados con al menos el 80% de las plantas vasculares. No suelen tener rangos de hospedero específico (Webster & Weber, 2007; Blaszkowski *et al.,* 2009).

El ciclo de vida de una micorriza arbuscular comienza con la germinación de la espora; consecuentemente, el tubo germinal crece y se ramifica, permaneciendo activo alrededor de treinta días. Cuando el hospedero está ausente, las hifas presentan un desarrollo limitado, se tabican en los extremos, retraen el citoplasma hacia la espora y entran en una etapa de reposo. Al entrar en contacto con la raíz, el ápice de las hifas se ensancha dando lugar a un **apresorio** y las hifas de penetración se extienden intercelularmente dentro de los tejidos de las raíces. Usualmente, las hifas hacen contacto con las células hospederas penetrando su pared causando invaginación de la membrana plasmática. Dentro de las células se desarrollan estructuras muy ramificadas, en forma de árbol, llamadas **arbúsculos** (fig. 13.1). Además, en los extremos o puntos intermedios de las hifas se pueden formar, en algunos géneros, ensanchamientos con forma de globo, de pared engrosada, multinucleados, con un alto contenido lipídico llamados **vesículas** que también pueden desarrollarse dentro de las células (fig. 13.1). Simultáneamente a la colonización intrarradical del hongo, las hifas se ramifican exteriormente, este micelio externo tiene un papel importante porque constituye la estructura adicional de absorción, por medio de la cual la planta obtiene nutrientes que de otra forma no estarían a su alcance. En algunos géneros en este micelio externo se forman **células auxiliares** aisladas o agrupadas cuya función hasta el momento no está bien dilucidada (Alexopoulos *et al*., 1996; Sánchez de Prager, 1999; Franken & Requena, 2001; Redecker & Raab, 2006; Webster & Weber, 2007).

CLASIFICACIÓN **TAXONÓMICA**

Tomada de Schüßler *et al*. (2001) y Bisby *et al*. (2009). Los nombres en **negrilla** corresponden a las diferentes categorías taxonómicas tratadas en este capítulo. En la figura 13.2 se muestra la clasificación taxonómica del filo Glomeromycota hasta la categoría de orden.

FILO **GLOMEROMYCOTA**

Clase **Glomeromycetes**

Este filo fue erigido por Schüßler *et al.* (2001); comprende aproximadamente 200 especies de hongos simbiontes obligados y un género endocitobiótico *Geosiphon* F. Wettst. Presentan micelio cenocítico o raramente septado, con crecimiento hipogeo y algunas veces epigeo. Su hábitat son las raíces de sus hospederos, suelo o fragmentos de raíces. Producen esporas grandes (40-800 µm) con paredes formadas de diferentes capas, las cuales están constituidas principalmente de polisacáridos, proteínas y lípidos. Las esporas pueden producirse solitarias, en grupos o en agregados rodeados de hifa, formando los denominados esporocarpos (1-25 mm). Taxonómicamente, la diferenciación de géneros en este filo se realiza de acuerdo con la formación y morfología de la espora, y en la especie, por características en la estructura de la pared de la espora. Este último carácter presenta variaciones y los tipos de pared pueden ser descritos utilizando microscopía de interferencia diferencial (microscopía de Nomarski) o usando un diagrama denominado murograma (Walker, 1983; Sancholle *et al.,* 2001; Schüßler *et al.,* 2001; Redecker & Raab, 2006, Webster & Weber, 2007).

Los miembros de este filo forman micorrizas con un gran número de angiospermas de importancia económica, así como algunas briofitas, pterodófitas, e incluso algunas algas. La simbiosis bipartita está caracterizada por la transferencia bidireccional de nutrientes, mediante la cual la planta puede acceder a elementos de baja solubilización como el fósforo y el hongo puede aprovechar el carbón fijado por la planta, además de esto, los hongos MA pueden influenciar el crecimiento y salud de la planta así como incrementar su resistencia contra patógenos de raíz. De importancia económica se han reportado MA en cultivos de café, soya, algodón, maíz, caña de azúcar y en algunas hortalizas y frutales, entre otros. Sin embargo, un alto porcentaje de familias de plantas como Chenopodiaceae, Polygonaceae y Brassicacea no presentan MA (Alexopoulos *et al.,* 1996; Sánchez de Prager, 1999; Franken & Requena, 2001).

Ninguno de estos hongos puede ser cultivado en forma axénica ya que dependen de la planta para obtener sus fuentes de carbono y de energía. Se ha realizado cultivo dual de *Glomus intraradices* N.C. Schenck & G.S. Sm. con raíces modificadas de zanahoria, y *Gigaspora margarita* W.N. Becker & I.R. Hall con raíces modificadas de tomate (Fortin *et al*., 2002).

Orden **Paraglomerales**

Son hongos hipogeos cuyas vesículas son raras, eventualmente inexistentes. Al igual que en los demás grupos se ha separado por una secuencia particular del gen 18S (Schüßler *et al.,* 2001). En este orden se describe una familia.

Familia **Paraglomeraceae**

Los miembros de esta familia así como el género *Archaeospora* Morton & Redecker (Archaesoporaceae) forman parte de lo que se considera el linaje ancestral de los Glomeromycota. Un carácter que soporta este hecho es la presencia de ciertos ácidos grasos únicos no presentes en otros miembros del filo Glomeromycota. Forman arbúsculos y vesículas dentro de las raíces y se caracterizan por formar esporas hipogeas o parcialmente epigeas; forman esporas glomeroides, es decir que se desarrollan de una forma blástica a partir del ápice de una hifa esporógena. La pared de las esporas está compuesta por múltiples capas siendo la más interna, gruesa y flexible; no presentan **escudo de germinación** (Redecker & Rabb, 2006; Cannon & Kirk, 2007). Estos escudos son estructuras especializadas que ayudan a la germinación de la espora permitiendo el rompimiento del grupo externo de paredes por los tubos de germinación (Dotzler *et al.,* 2006).

El género representativo de esta familia es *Paraglomus* J. B. Morton & D. Redecker. Sus estructuras intrarradicales, al ser tratadas con colorantes ácidos como el azul de tripano, se tiñen muy ligeramente o no alcanzan a teñirse (Redecker & Raab, 2006).



Fig. 13.2. Clasificación taxonómica del filo Glomeromycota

Orden **Diversisporales**

Son hongos hipogeos que forman micorrizas arbusculares con o sin vesículas; con o sin **células auxiliares** hipogeas. Pueden formar esporas producidas dentro de un **sáculo esporífero** (esporas acaulosporoides), esporas que se desarrollan de la base bulbosa de una hifa esporífera (esporas gigasporoides) o esporas glomeroides. Poseen una secuencia específica del gen 18S. Se definen dentro de este orden cuatro familias: Acaulosporaceae, Gigasporaceae, Pacisporaceae y Diversisporaceae (Schüßler *et al.,* 2001; Walker & Schüßler, 2004).

Familia **Acaulosporaceae**

Sus miembros se caracterizan por la producción de clamidosporas solitarias o en **carpóforos** y por la producción de esporas que se originan en hifas que sostienen un sáculo esporífero. Este sáculo colapsa durante la maduración de la espora y eventualmente desaparece. Todos los miembros de esta familia comparten el carácter flexible de las paredes internas. Forman arbúsculos y vesículas intrarradicales. Las especies representativas son *Acaulospora* Berd. & Trappe y *Entrophospora* R. N. Ames & R. W. Schneid, que se pueden distinguir por la posición del saco esporífero (Redecker & Raab, 2006; Cannon & Kirk, 2007).

Familia **Diversisporaceae**

Los hongos ubicados en esta familia se caracterizan por presentar esporas glomeroides y la germinación de la espora no está acompañada por la formación de escudos de germinación. El género representante es *Diversispora* C. Walter & A. Schüßler. El nombre de este género se refiere a la naturaleza tan diversa de las esporas encontradas en este orden. Las paredes internas de las esporas no cambian de color al tratarlas con reactivo de Melzer (Walker & Schüßler, 2004).

Familia **Gigasporaceae**

Se caracterizan por formar arbúsculos o células enrolladas denominadas **pelotones** y células auxiliares; mas no vesículas intrarradicales. Las esporas pueden ser hipogeas o epigeas; se forman en una célula esporógena con forma de bulbo y germinan por una abertura que se forma *de novo* en la pared de la espora (Redecker & Raab, 2006; Cannon & Kirk, 2007).

Los géneros representativos son *Gigaspora* Gerd. & Trappe y *Scutellospora* C. Walter & F. E. Sanders, cuyas características distintivas se basan en la morfología y germinación de la espora. Estos dos géneros se diferencian en los tipos de germinación: una pared germinal en *Gigaspora* y un escudo de germinación en *Scutellospora*. Las esporas del género *Scutellospora* poseen paredes internas flexibles, no pigmentadas naturalmente, pero que pueden colorearse con reactivo de Melzer (Redecker & Raab, 2006; Cannon & Kirk, 2007).

Familia **Pacisporaceae**

Forman arbúsculos, vesículas y pelotones. Las esporas son mayormente hipogeas aunque algunas pueden ser epigeas, solitarias, con una pared interna flexible y la germinación se lleva a cabo con formación de un escudo de germinación. El género representante de esta familia es *Pacispora* Ole & E. Sieverd. (Cannon & Kirk, 2007).

Orden **Glomerales**

Los hongos clasificados en este orden son principalmente hipogeos formadores de endomicorrizas con esporas, arbúsculos o vesículas. El micelio es cenocítico y presenta reproducción asexual por clamidosporas que se originan apicalmente en hifas fértiles, aunque a veces son intercalares. Las esporas son solitarias o en grupos o en **esporocarpos**. Se diferencian de los demás hongos

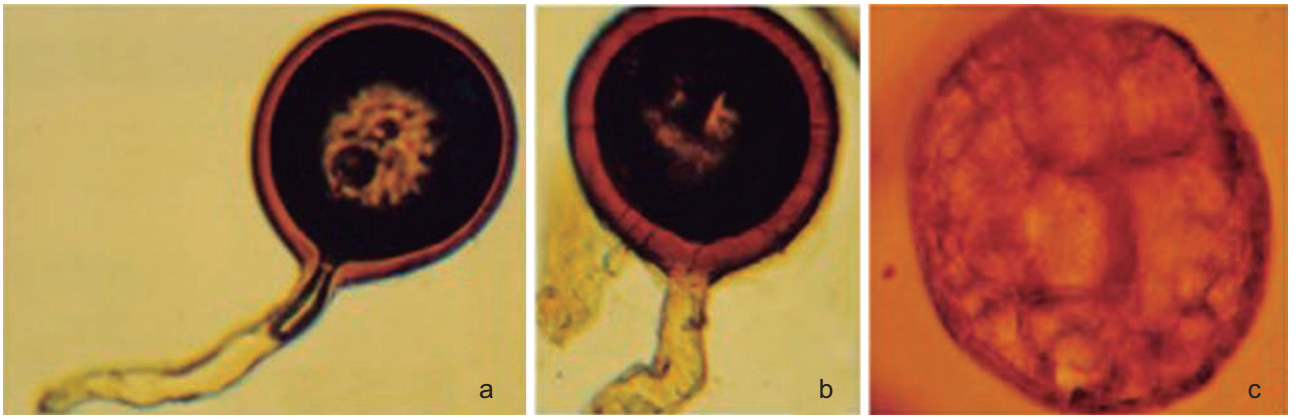


Fig. 13.3. Esporas de algunos representantes del filo Glomeromycota. a) *Glomus* Tul. & C. Tul. b) *Glomus* sp. c) *Sclerocystis* sp. Berk & Broome
Fotografías: Catalina Botero

micorrícico-arbusculares por un motivo específico en la secuencia del 18S. Los géneros más representativos son *Glomus* Tul. & C. Tul. y *Sclerocystis* Berk. & Broome (fig. 13.3) (Schüβler *et al*., 2001).

Familia Glomeraceae

Según Cannon & Kirk (2007) los organismos pertenecientes a esta familia forman arbúsculos, vesículas y pelotones. Se caracterizan por formar esporas hipogeas o en parte epigeas, terminales, solitarias, formadas en racimos o en esporocarpos. No producen células auxiliares.

Género ***Glomus*** Tul. & C. Tul

Considerado como uno de los géneros más importantes y que a la fecha sus especies conforman cerca del 53% de los hongos formadores de micorrizas arbusculares conocidos. Presentan distribución mundial, generalmente en zonas donde el fósforo es un limitante para el crecimiento de su hospedero. En este género las especies presentan esporas que nacen terminales de una o más hifas, son de formas variadas globosas, subglobosas, ovaladas, oblongas y presentan colores que van de hialino a amarillo a marrón oscuro a negro (fig. 13.3); no presentan pared interna flexible y la pared de la espora puede tener varias capas. Algunas especies pueden formar clamidosporas y, otras especies, esporas intrarradicales. Además de las especies encontradas en diferentes plantas cultivadas y no cultivadas, se han descrito nueve especies de este género por esporas aisladas en dunas marinas asociadas a raíces de plantas de estos ecosistemas (Morton, 1988; Blaszkowski *et al.,* 2009).

Orden **Archaeosporales**

Los hongos de este orden son hipogeos, forman endocitosimbiosis con procariotas fotoautótrofos y otros forman micorrizas arbusculares con o sin vesículas. Las esporas no son pigmentadas. Actualmente se definen tres familias por análisis de l8S: **Archaeosporaceae**, **Appendicisporacae** y **Geosiphonaceae** (Schüβler *et al.,* 2001).

Familia Archaeosporaceae

Como en las familias anteriormente descritas, ésta se define por una secuencia particular del gen 18S rDNA. Los miembros de esta familia están relacionados filogenéticamente al hongo no micorrícico *Geosiphon pyriformis* (Kütz) v. Wettstein.

Los hongos de esta familia forman micorrizas (MA) con presencia de arbúsculos y ausencia de vesículas. Presentan reproducción asexual por esporas que se originan a partir del cuello de un sáculo esporífero formado terminalmente de una hifa fértil. Sin embargo, la característica principal de esta familia es que pueden presentar esporas dimórficas. Es decir, pueden presentar esporas tipo *Acaulospora* como las que se acaban de describir, y esporas del tipo glomeroide como las expuestas en el género *Glomus*. Se reconoce un sólo género, *Archaeospora* (Redecker & Raab, 2006; Cannon & Kirk, 2007).

Hasta hace poco Walker *et al.* (2007), basados en evidencia molecular del 18S, separaron algunos miembros de esta familia y propusieron la creación de la familia Ambisporaceae. De esta forma, se resolvió el problema del origen polifilético que anteriormente presentaba esta

familia. Sin embargo, en el mismo año se estableció que la especie tipo de la familia Ambisporaceae era ilegítima, por consiguiente, se cambió el nombre a Appendicisporaceae (Walker *et al.,* 2007*b*).

Familia Appendicisporaceae

Los hongos clasificados en esta familia presentan como característica principal la posibilidad de formar dos tipos de esporas, glomeroides o acaulosporas o pueden tener simultáneamente los dos tipos. Las esporas glomeroides son muy flexibles e incoloras. Las acaulosporas se forman de sáculos esporíferos hialinos a subhialinos, a veces pediceladas. Un representante de esta familia es el género *Appendispora* K. D. Hyde que presenta amplia distribución (Cannon & Kirk, 2007; Walker *et al.,* 2007*b*).

Familia Geosiphonaceae

La especie representativa es *Geosiphon pyriformis* que produce esporas similares a las de la familia Glomeraceae. Este organismo establece simbiosis con cianobacterias (*Nostoc punctiforme*) que se ubican en "vejigas" unicelulares producidas en el ápice de las hifas. Hasta el momento, esta asociación simbiótica solamente se ha podido encontrar en forma natural y en abundancia en la localidad de Bibergermünd (Spessart Mountains, Alemania) y se plantea hipotéticamente como ancestral. Éste sería un paso crucial para que las primeras algas asociadas con este hongo, u otros hongos ancestrales similares en el filo Glomeromycota, colonizaran la tierra (Pirozynski & Malloch, 1975; Schüßler & Kluger, 2001; Kluger, 2002).

Inicialmente en el ciclo de vida de esta asociación, el hongo y la cianobacteria presentan vida libre sobre suelos pobres en fosfato. Para que se lleve a cabo una interacción exitosa las células de *Nostoc* deben estar en estadios vegetativos tempranos (primordios) inmóviles; los tricomas móviles (hormogonios) tardíos no son reconocidos por el hongo y por tanto no serán incorporados intracelularmente. Al ocurrir esta primera interacción, el ápice de la hifa fúngica engolfa por endocitosis los tricomas de *Nostoc*. A medida que estos son incorporados, la hifa se hincha formando una vejiga de hasta 2 mm de longitud. Dentro de la vejiga, las células de *Nostoc* se dividen y se vuelven fisiológicamente activas. Es importante aclarar que las células de *Nostoc* de vida libre forman heteroquistes (células especializadas fijadoras de N) que sólo se forman dentro de las vejigas desarrolladas. Dentro de la vejiga, entre la pared de las células de *Nostoc* y la membrana plasmática de *Geosiphon,* hay un compartimiento rico en quitina llamado **simbiosoma**. Este espacio es muy similar al que presentan las micorrizas arbusculares entre el hongo y las células vegetales (Schüßler & Kluger, 2001; Kluge, 2002).

La asociación *Geosiphon-Nostoc* en algunas ocasiones es tratada como liquen, sin embargo, según Kluge (2002), la diferencia fundamental entre estas dos es que en el sistema *Geosiphon* la cianobacteria vive endocitobióticamente dentro de la célula fúngica, mientras que en los líquenes la cianobacteria permanece fuera de la célula fúngica (Kluge, 2002).

BIBLIOGRAFÍA

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims & M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York, U.S.A.

Bisby, F.A, Y.R Roskov, T.M Orrell, D. Nicolson, L.E Paglinawan, N. Bailly, P.M Kirk PM, T. Bourgoin, G. Baillargeon. 2009. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2009 Annual Checklist. Disponible en: www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2009/. Species 2000: Reading, UK.

Błaszkowski, J., G. M. Kovács & T. Balázs. 2009. *Glomus perpusillum*, a new arbuscular mycorrhizal fungus. Mycologia, 101: 247-255.

Cannon P.F. & P.M. Kirk. 2007. Fungal Families of the world. CABI UK Center. Egham, U.K.

Dotzler, N., Krings, M., Taylor, T.N., Agerer, R. 2006. Germination shields in *Scutellospora* (Glomeromycota: Diversisporales, Gigasporaceae) from the 400 million-year-old Rhynie chert. Mycological progress 5(3): 178-184, DOI: 10.1007/s11557-006-0511-z.

Franken, P. & N. Requena. 2001. Molecular Approaches to arbuscular mycorrhiza functioning. Pp. 19-28. *En*: B. Hock (Ed.). The Mycota IX: Fungal associations. Springer, New York, U.S.A.

Fortin, J. A. G. Becard, S. Declerck, Y. Dalpé, M. St-Arnaud, A. P. Coughlan & Y. Piché. 2002. Arbuscular Mycorrizha on root organ cultures. Canadian Journal of Botany, 80: 1-20.

Guerrero, E. 1996. Micorrizas: fundamentos biológicos y estado del arte. Pp. 1-46. *En*: Guerrero, E., Azcon, C., Barea, J. M. Moyersonen, B., Orozco, C., Cano, C., Mejía, D., Mayer, J., Rivillas, C., & Rivera de Bustos, E. L. (Eds.). Micorrizas, Recurso Biológico del Suelo. Fondo FEN Colombia, Bogotá.

Kluge, M. 2002. A fungus eats a cynobacterium: The story of the *Geosiphon pyriformis* endocyanosis. Proceedings of the Royal Irish Academy, 102: 11-14.

Morton, J. B. 1988. Taxonomy of VA Mycorrizhal fungi; classification, nomenclature and identification. Mycotaxon, 32: 267-324.

Pirozynski, K. A. & D.W. Malloch. 1975. The origin of land plants: A matter of mycotrophism. Biosystems, 6: 153-164.

Redecker, D. & P. Raab. 2006. Phylogeny of the Glomeromycota (arbuscular mycorrhizal fungi): recent developments and new gene markers. Mycologia, 98: 885-895.

—. Kodner & L.E. Graham. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. Science, 289: 1920-1921.

Sánchez de Prager, M. 1999. Endomicorrizas en agroecosistemas colombianos. Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira, Colombia.

Sancholle, M., Y. Dalpé & A. Grandmougin-Ferjani. 2001. Lipids on Mycorrizhae. Pp. 63-93. *En*: Hock, B. (Ed.). The Mycota IX: Fungal associations. Springer, New York, U.S.A.

Schüßler, A., D. Schwarzott & C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. Mycological Research, 105: 1413-1421.

—, & M. Kluge. 2001. *Geosiphon pyriforme*, an Endocytosymbiosis between fungus and Cyanobacteria, and its meaning as a model system for Arbuscular Mycorrhizal research. Pp. 151-161. *En*: B. Hock (Ed.). The Mycota IX: Fungal associations. Springer, New York, U.S.A.

Taylor, T. N., W. Remy, H. Hass & H. Kerp Source. 1995. Fossil Arbuscular Mycorrhizae from the Early Devonian. Mycologia, 87: 560-573.

Walker, C. 1983. Taxonomic concepts in the endogonaceae: spore wall characteristics in species descriptions. Mycotaxon, 18: 443-455.

—, M. Vestberg, F. Demircik, H. Stockinger, M. Saito, H. Sawaki, I. Nishimura & A. Schüßler. 2007*a*. Molecular phylogeny and new taxa in *Archaeosporales* (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen.sp.nov., *Ambisporaceae* fam. nov., and emendation of *Archaespora* and *Archaesporaceae*. Mycological Research, 111: 137-153.

—, M. Vestberg & A. Schüßler. 2007b. Nomenclatural clarifications in *Glomeromycota*. Mycological Research, 111: 253-255.

—, & A. Schüßler. 2004. Nomenclatural clarifications and new taxa in the Glomeromycota. Mycological Research, 108: 979-982.

Webster J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. Third Edition. Cambridge University Press. New York, U.S.A.

CAPÍTULO
14

GRUPO DE HONGOS "CHYTRIDIOMYCETES"

GENERALIDADES

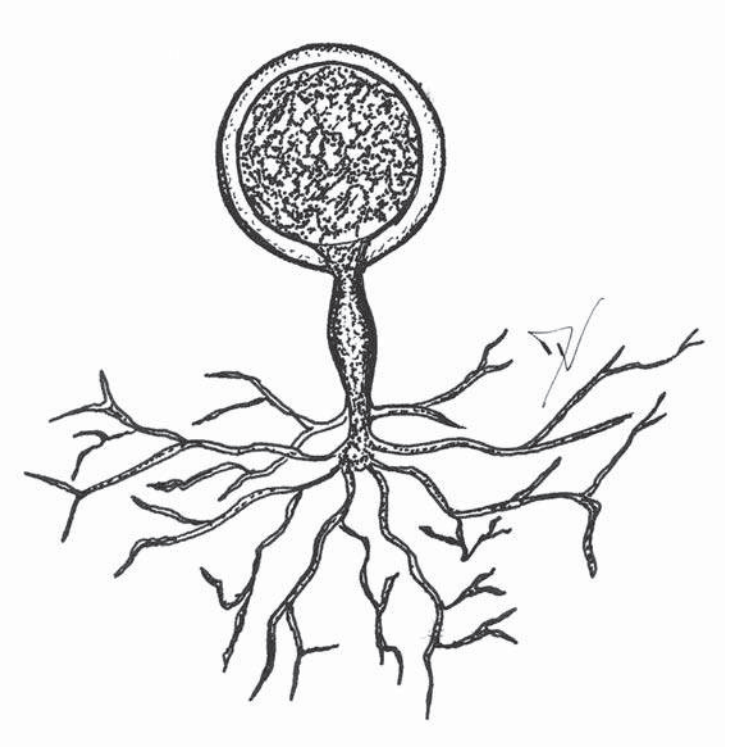
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA FILOGENÉTICA DE LOS "CHYTRIDIOMYCETES"

FILO CHYTRIDIOMYCOTA

FILO NEOCALLIMASTIGOMYCOTA

FILO BLASTOCLADIOMYCOTA

FILO CRYPTOMYCOTA



GENERALIDADES

En este capítulo el término "Chytridiomycetes" se usa sin que tenga implicación taxonómica. Se tratarán los tres filos en los que se ha dividido el antiguo filo Chytridiomycota (James *et al*., 2006*b*), siguiendo la clasificación filogenética de los hongos según Hibbett *et al.* (2007).

Este grupo está integrado por los siguientes filos:

- Filo **Chytridiomycota**
- Filo **Neocallimastigomycota**
- Filo **Blastocladiomycota**
- Filo **Cryptomycota**

Los hongos ubicados en estos filos se caracterizan por ser los únicos en el reino Hongos que presentan células móviles, zoosporas y gametos (fig. 14.1), en algún estadio de su ciclo de vida. A excepción de los hongos del tracto digestivo de los mamíferos herbívoros del filo Neocallimastigomycota, que son anaerobios y poseen células móviles poliflageladas, las células móviles de los otros filos poseen un flagelo posterior tipo látigo. La disposición de los ribosomas en la zoospora varía en los diferentes filos, se encuentran agregados sobre el núcleo formando el *nuclear cap*, agregados alrededor del núcleo, agregados entre el núcleo y los glóbulos lipídicos o están dispersos por todo el protoplasma (Alexopoulos *et al.,* 1996; Barr, 2001; Webster & Weber, 2007; Ross, 1979). Como en otros grupos de hongos, las zoosporas de "Chytridiomycetes" presentan una orientación única para su enquistamiento y germinación (fig. 14.2).

El talo, que es cenocítico, tiene forma globosa, ovoide, micelial o rizoidal y puede ser eucárpico u holocárpico. Además, el talo puede ser **monocéntrico**, si tiene sólo un centro para su crecimiento y reproducción y forma un sólo órgano reproductivo (zoosporangio o esporangio de resistencia) o **policéntrico**, si tiene más de un centro de crecimiento y desarrollo y más de un órgano reproductivo. Según la forma de crecimiento sobre el sustrato puede ser **endobiótico,** como el género *Olpidium* (A. Braun) J. Schröt si crece dentro de una célula; **epibiótico,** si crece sobre una célula como en el caso de *Chytriomyces* Karling*;* **interbiótico,** si crece sobre varias células, como ocurre en el género *Spizellomyces* D.J.S. Barr. (fig. 14.3). En aquellos hongos con alternancia de generaciones, el cigoto se convierte en espora, esporangio de resistencia o en talo diploide. La pared celular de estos hongos tiene quitina y glucano (Alexopoulos *et al.,* 1996; Barr, 2001; Webster & Weber 2007; Ross, 1979).

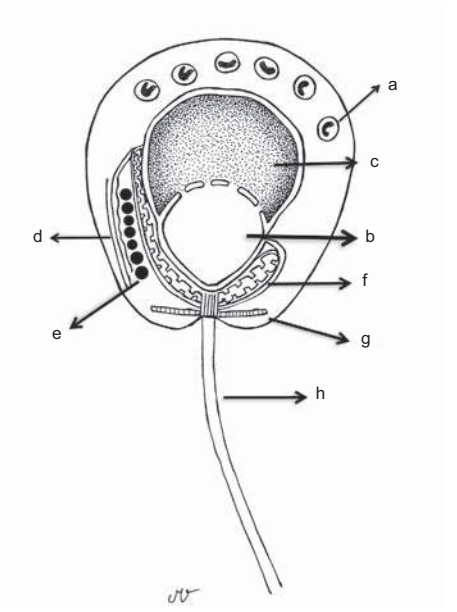


Fig. 14.1. Esquema de la estructura de zoospora de *blastocladiella* sp. a) partículas gamma, b) núcleo, c) gorro nuclear, d) complejo lateral, e) cuerpos lipídicos, f) mitocondria, g) microtúbulos. h) flagelo
Esquema: Marleny Vargas

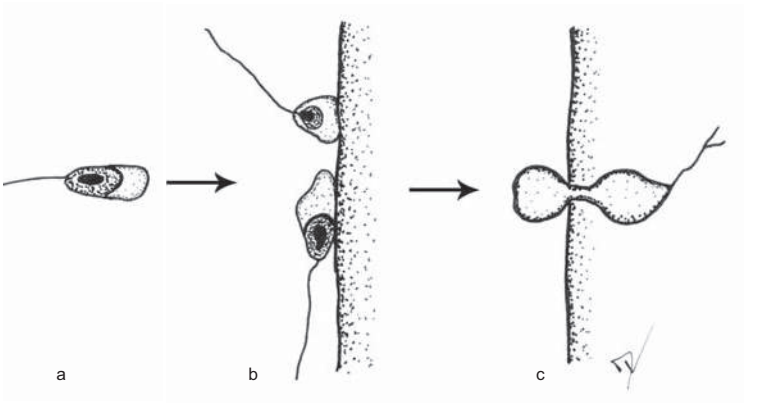


Fig. 14.2. Proceso de penetración de zoospora de *Catenaria* sp. a) zoospora, b) enquistamiento y c) germinación
Esquema: Natalia Vargas

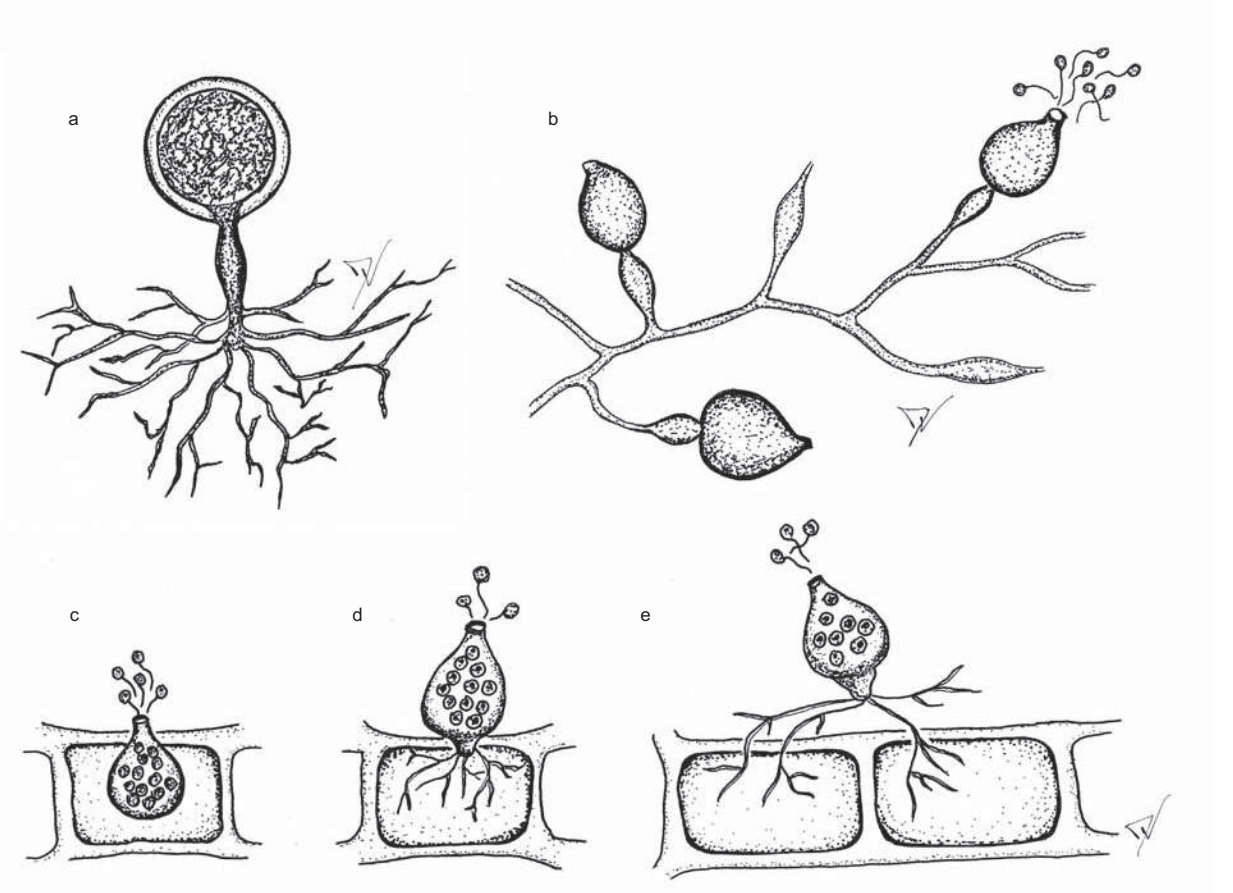


Fig. 14.3. Diferentes morfologías de talos. a) monocéntrico y eucárpico, b) policéntrico y eucárpico, c) talo endobiótico, d) epibiótico, e) talo interbiótico
Esquema: Natalia Vargas

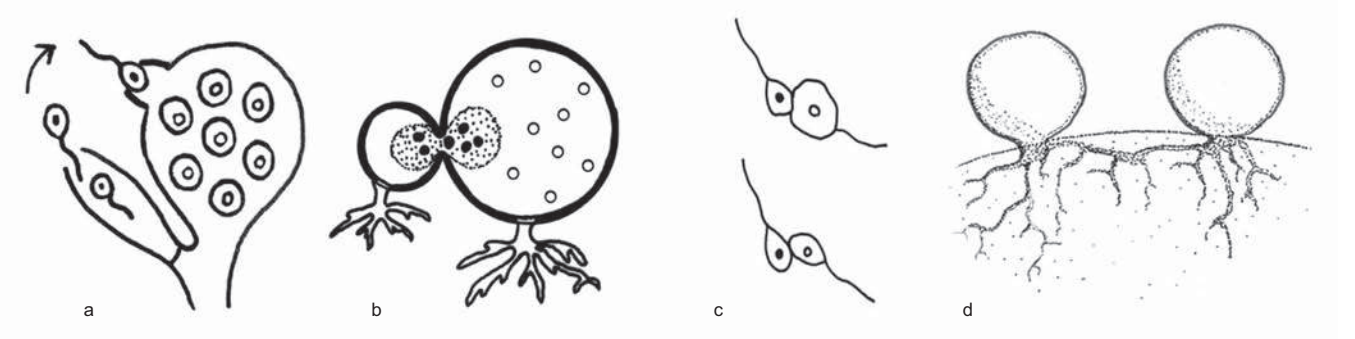


Fig. 14.4. Formas de plasmogamia. a) oogámica con fertilización de gametos femeninos inmóviles por gametos masculinos móviles, b) copulación gametangial, c) copulación planogamética: anisogametos e isogametos, d) somatogamia

En estos filos la reproducción sexual puede ser oogámica con fertilización del gameto femenino no móvil por un gameto masculino móvil (**anterozoide**), como en *Monoblepharis* Cornu (fig. 14.4*a*); por copulación gametangial con transferencia de todo el protoplasma de una célula a otra como en el género *Zygorhizidium* Löwenthal (fig. 14.4*b*); por copulación planogamética con isogametos, como en el género *Synchytrium* de Bary & Woronin (fig. 14.4*c*, abajo); por copulación planogamética con anisogametos como en el género *Allomyces* E. J. Butler (fig. 14.4*c*, arriba) y por somatogamia cuando hay fusión de estructuras somáticas como rizoides o rizomicelio para formar una espora de resistencia, como se presenta en el género *Chytriomyces* (fig. 14.4*d*) (Beakes, 1995; Alexopoulos *et al.,* 1996; Barr, 2001; Webster & Weber, 2007; Ross, 1979).

El hábitat de estos hongos puede ser acuático o terrestre y en el filo al que pertenecen las especies anaerobias, el hábitat es el tracto digestivo o rumen de mamíferos herbívoros. Además, los hongos de este grupo pueden ser saprótrofos o parásitos, algunos de ellos parásitos obligados (Alexopoulos *et al.,* 1996; Barr, 2001; Webster & Weber, 2007; Ross, 1979).

CLASIFICACIÓN **TAXONÓMICA DE LOS "CHYTRIDIOMYCETES"**

La clasificación que estaremos usando en este texto ha sido tomada de Hibbett *et al.* (2007), Kirk *et al.* (2008), Letcher *et al.* (2008*a* y *b*) y de Bisby *et al.* (2009). Para un listado completo de géneros y especies consultar: www.catalogueoflife.org/annual-checklist. Los nombres en **negrilla** corresponden a las diferentes categorías taxonómicas tratadas en este capítulo. En la figura 14.5 se muestra la clasificación taxonómica de la antigua clase "Chytridiomycetes" hasta la categoría de orden.

FILO **CHYTRIDIOMYCOTA**

Es un grupo monofilético que comprende organismos cuyo talo puede ser monocéntrico, policéntrico o filamentoso y la reproducción asexual se realiza por medio de zoosporas que se forman dentro de un zoosporangio y que presentan un flagelo posterior en látigo, un centríolo no funcional, un cinetosoma que en corte transversal muestra nueve tripletas de microtúbulos ubicados en la periferia rodeando un par central, y el complejo globular del microcuerpo lipídico (MLC). Los zoosporangios pueden ser **operculados** o **inoperculados** o con descarga de zoosporas por medio de papila (fig. 14.6) (Barr, 2001; Hibbett *et al*., 2007).

La pared celular presenta quitina y glucano y poseen división nuclear cerrada. La reproducción sexual que no es oogámica, ocurre por somatogamia con la fusión de estructuras somáticas como los rizoides, para formar el esporangio de resistencia o por copulación planogamética isogámica para formar un cigoto y luego un esporangio de resistencia. Los miembros de este grupo se caracterizan por ser holocárpicos o eucárpicos, que pueden ser también endobióticos, epibióticos o interbióticos. Su distribución es cosmopolita y su hábitat es acuático fundamentalmente, pero también se encuentran en el suelo, como saprótrofos o como parásitos (Barr, 2001).

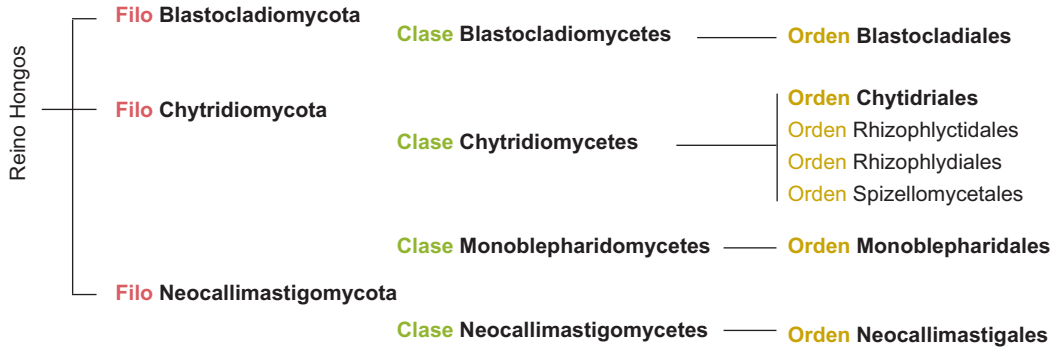


Fig. 14.5. Clasificación taxonómica de la antigua clase "Chytridiomycetes"

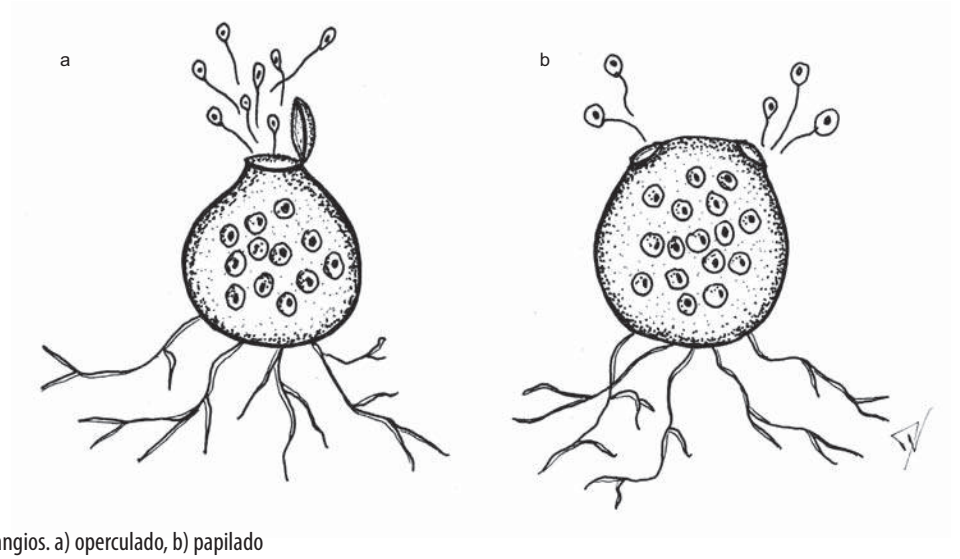


Fig. 14.6. Zoosporangios. a) operculado, b) papilado
Esquema: Natalia Vargas

Clase Chytridiomycetes

Cavalier-Smith (1998) propuso esta clase para incluir organismos cuya reproducción asexual se realiza por zoosporas que poseen un flagelo posterior, un cinetosoma y un centríolo no funcional. El talo es monocéntrico o rizomicelial policéntrico y su reproducción sexual es no oogámica (Hibett *et al.,* 2007).

Esta clase comprende cuatro órdenes de los cuales sólo se tratará el primero.

Orden **Chytridiales**
Orden Spizellomycetales
Orden Rhizophydiales
Orden Rhizophlyctidales

Sobre los órdenes no tratados es importante anotar que por estudios moleculares de secuencias ribosomales y estudios morfológicos por microscopía electrónica de transmisión, el orden Rhizophydiales se amplía a siete familias Letcher *et al.* (2008a) y el orden Rhizophyctidales (Letcher *et al.,* 2008b) comprende cuatro familias donde se ubican las diferentes especies que conforman el complejo "*Rhizophlyctis rosea*", que con una excepción todas las especies estudiadas son celulolíticas. El orden Spizellomycetales fue establecido por Barr en 1980 para incluir hongos caracterizados por tener zoosporas con movimientos ameboides limitados y poseer varias gotas de lípidos (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Orden Chytridiales

Es el orden del filo Chytridiomycota con mayor número de especies. Los hongos de este orden se caracterizan por tener talos monocéntricos o policéntricos rizomiceliales. Tienen una gran variabilidad en la organización

del talo según se encuentren en su hábitat natural o en medio de cultivo (Barr, 2001; Webster & Weber, 2007). Las zoosporas tienen un flagelo y presentan un tapón opaco a los electrones, microtúbulos que se extienden en forma paralela a un lado del cinetosoma, ribosomas agregados cerca del núcleo y éste no está asociado con el cinetosoma, también presentan rumposoma asociado al glóbulo lipídico. El **rumposoma** es un organelo de la zoospora cerca del flagelo compuesto por túbulos que lo unen al cinetosoma por túbulos. Toda esta asociación sirve para anclar el glóbulo lipídico en cierta posición en la zoospora.

Simmons *et al.* (2009) basados en filogenia molecular de secuencias de rDNA, erigen un nuevo orden Labulomycetales para ubicar las especies del grupoclado "*Chytriomyces angularis* Longcore y *C. poculatus* Willoughby & Townley" las cuales representan un nuevo género: *Lobulomyces* D. R. Simmons y a su vez una nueva familia: Lobulomycetaceae. Dentro de los caracteres morfológicos que distinguen a los miembros del género *Lobulomyces* están la ausencia de un velo laxo rodeando el zoosporangio; zoosporas con conexión fibrilar entre los cinetosomas y extensiones flagelares anterior y posterior.

Según Kirk *et al.* (2008) en el orden Chytridiales se ubican cuatro familias de las cuales describiremos la **Chytridiaceae**, **Cladochytriaceae** y **Synchytriaceae**.

Familia **Chytridiaceae**

Esta familia se caracteriza por presentar talo epibiótico y eucárpico monocéntrico con rizoides, sin embargo, algunos géneros pueden ser endobióticos. El zoosporangio es operculado o inoperculado, las esporas de resistencia pueden ser endógenas o exógenas y cuando germinan forman un zoosporangio epibiótico. Son saprótrofos o parásitos de algas, de Straminipila y de otros "Chytridiomycetes" (Cannon & Kirk, 2007). De los 33 géneros ubicados en esta familia según Kirk *et al*. (2008), describiremos el género *Chytriomyces.*

Género ***Chytriomyces*** Karling

Como ejemplo mencionaremos a *Chytriomyces hialinus* Karling, hongo eucárpico, monocéntrico, de distribución cosmopolita y una de las especies más comunes de este género Sparrows (1960). *C. hialinus* es un hongo saprótrofo dulce acuícola que crece en su hábitat natural sobre restos de la cubierta de quitina de insectos. Puede ser aislado de suelo o agua con el método del cebo usando, entre otros, el exoesqueleto del camarón. Se puede cultivar en medios como M_3 y YpSs ¼ (Miller & Dylewski, 1978; Fuller, 1987). La reproducción asexual se lleva a cabo por medio de la formación de zoosporas en un esporangio que puede o no poseer apófisis y su descarga ocurre a través de un opérculo en forma de tapa. La reproducción sexual se da por somatogamia, con la anastomosis de los rizoides de los dos talos compatibles y la formación, en el punto de unión, de un esporangio de resistencia (fig. 14.7).

Chytriomyces confervae (Wille) A. Batko (*Chytridium confervae* (Wille) Minden) es un buen representante de este género, muy fácil de aislar utilizando como cebo el polen de pino y realizando cultivos axénicos en medio YpSs ¼. El talo que es monocéntrico y eucárpico presenta apófisis. La reproducción asexual se da por medio de la formación de zoosporas en un esporangio cuya descarga se realiza a través de un opérculo. La reproducción sexual, por somatogamia, ocurre por anastomosis de los rizoides de los dos talos, formando un esporangio de resistencia en el punto de unión (Gauriloff, 1978; Fuller, 1987).

Familia **Cladochytriaceae**

En los integrantes de esta familia el talo puede ser eucárpico y policéntrico típicamente ramificado, con más de dos centros de desarrollo. El sistema de rizomicelio, que lleva hifas y numerosos esporangios es bien diferenciado. Los zoosporangios, terminales o intercalares, son inoperculados y rara vez operculados; las zooporas son uniflageladas y los esporangios de resistencia, lisos o espinosos, se forman de la unión de rizomicelios. Estos hongos son acuáticos, algunos son queratinofílicos, ampliamente distribuidos pero hay muy pocos estudios sobre este grupo (Cannon & Kirk, 2007). Según Kirk *et al*. (2008) en esta familia se ubican diez géneros y describiremos el género *Nowakowskiella.*

Género ***Nowakowskiella*** Schröter

El género comprende organismos policéntricos, operculados y saprótrofos que se encuentran en agua dulce y sobre material vegetal en descomposición (Marano *et al.,* 2007). Pueden ser aislados usando como cebo hojas de pasto hervido, celofán u otro material que contenga celulosa y, una vez cultivados, el talo es extenso con esporangios terminales e intercalares. Los esporangios son subglobosos o en forma de pera y generalmente operculados. La reproducción sexual se lleva a cabo formando esporangios de resistencia donde ocurre cariogamia y meiosis, seguida de mitosis adicionales. El contenido del esporangio de resistencia se segmenta formando zoosporas que son expulsadas a través de una papila; otras

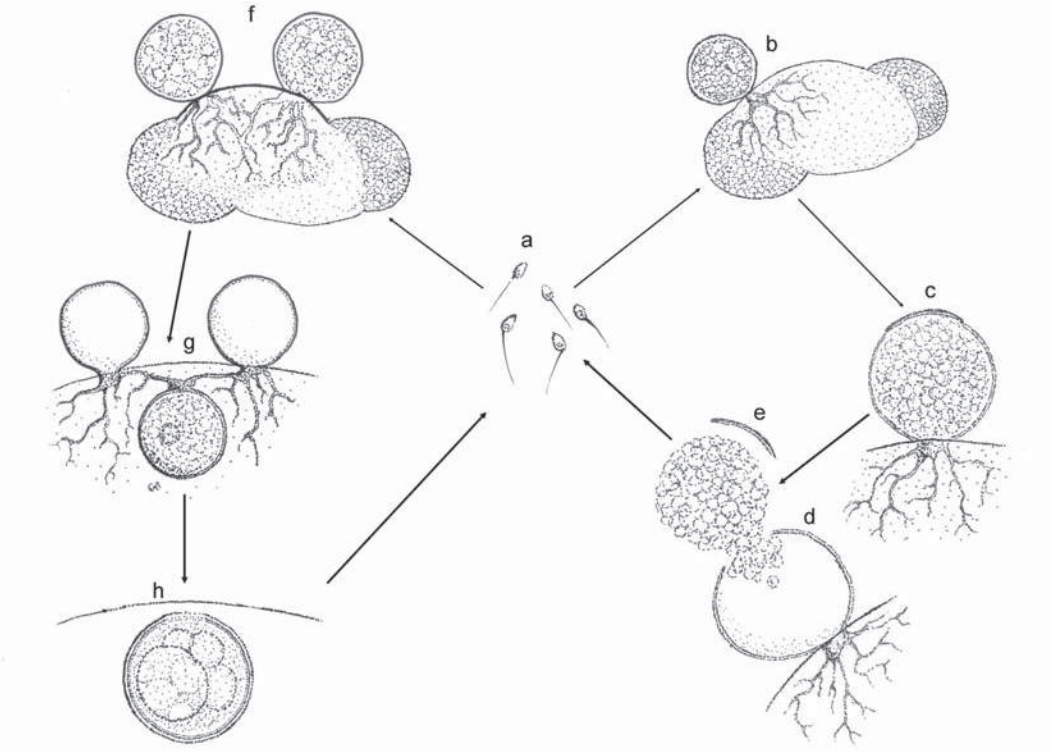


Fig. 14.7. Ciclo de vida de *Chytriomyces hyalinus*. a) zoosporas, b) talo epibiótico en formación, c) talo maduro en que se observa el opérculo, d) salida de las zoosporas, e) opérculo, f) dos talos realizando somatogamia, g) eporangios vacíos y comienzo de la formación del esporangio de resistencia, h) esporangio de resistencia maduro
Esquema: Edgar Medina

veces el esporangio de resistencia puede originar un zoosporangio de pared delgada dentro del cual se diferencian las zoosporas (Johnson, 1977; Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Familia **Synchytriaceae**

El talo de los hongos de esta familia es endobiótico y holocárpico. La reproducción sexual se realiza por copulación planogamética y la reproducción asexual por la formación de zoosporas. El cigoto (2n) y las zoosporas (n) forman quistes sobre la célula hospedera antes de penetrarla. Una vez en la célula hospedera se forma el prosoro y luego el soro esporangial donde se forman las zoosporas o, alternativamente, el cigoto (2n) puede convertirse en una espora de resistencia que después de la meiosis produce esporangios con zoosporas. Estos hongos inducen, en los hospederos, la formación de agallas en tallos o tubérculos (Cannon & Kirk, 2007). Esta familia comprende cinco géneros y el más representativo es *Synchytrium* De Bary & Woronin del cual se han descrito cerca de 120 especies (Kirk *et al*., 2008).

Género ***Synchytrium*** De Bary & Woronin

Este género presenta un talo holocárpico y endobiótico. Una especie importante es *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Percival, patógeno biótrofo y agente etiológico de la verruga de la papa y otras especies de solanáceas. Este hongo sobrevive en suelo en forma de esporas de resistencia que pueden permanecer viables por cuarenta años y germinar produciendo una o varias zoosporas en condiciones favorables (Agrios, 2005). Los esporangios de resistencia tienen pared gruesa con ornamentaciones irregulares, núcleo y gotas de grasa (Lange, 1987), las esporas de resistencia se forman en los tubérculos muy infectados, la gran mayoría de este tejido se convierte en verrugas. Las verrugas son células que sufren hiperplasia debido a la presencia del hongo (Webster & Weber, 2007). La germinación del esporangio de resistencia puede ocurrir espontáneamente o puede ser estimulada por el paso a través del tracto digestivo de los caracoles. Las zoosporas nadan hasta encontrar al hospedero y lo penetran por alguna abertura natural o pueden enquistarse sobre los tubérculos jóvenes que no estén suberizados. La célula

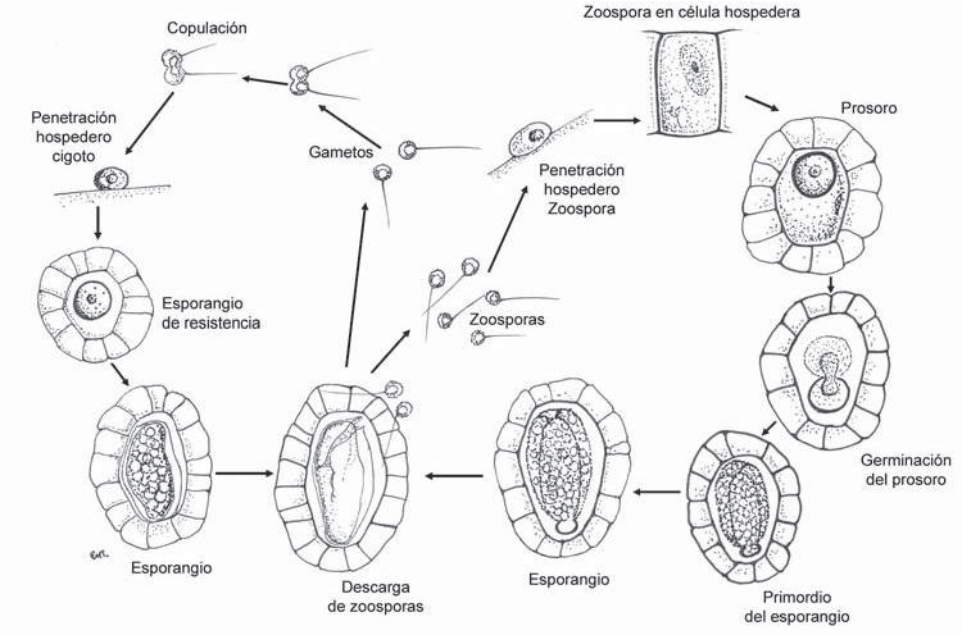


Fig. 14.8. Ciclo de vida de *Synchytrium endobioticum*
Esquema: Edgar Medina

infectada y las que la rodean se hipertrofian llegando a formar lo que se denomina el prosoro. El contenido citoplasmático se transfiere a la vesícula, el **prosoro** madura y forma un esporangio capaz de producir entre 500 y 600 zoosporas similares a las que se forman al germinar los esporangios de resistencia y que pueden reinfectar e iniciar nuevos ciclos asexuales (Alexopoulos *et al*., 1996; Webster & Weber, 2007).

Estas zoosporas también son capaces de funcionar como isoplanogametos y fusionarse mediante copulación, dando origen a un cigoto que se enquista en la superficie del hospedero. Cuando el cigoto infecta al hospedero, las células infectadas se dividen de manera inusual (hiperplasia) formando verrugas de nuevo. Las esporas de resistencia formadas en esta lesión eventualmente llegan al suelo y pueden germinar creando un esporangio dentro del cual se forman zooporas (fig. 14.8). Se cree que en la germinación de esta estructura ocurre la meiosis antes de la formación de las zoosporas (Webster & Weber, 2007; Hampson *et al*., 1994).

Género *Batrachochytrium* Longcore, Pessier & D.K. Nichols del orden Rhizophydiales de ubicación incierta

Durante los años noventa se observó una disminución considerable en las poblaciones de anfibios en América Central (Panamá) y en Queensland (Australia), sin que se supiera el origen y sin encontrar evidencia de causas ambientales. Se logró determinar como causa de la muerte una infección cutánea cuyo agente etiológico es un hongo perteneciente al grupo de los "Chytridiomycetes". Berger *et al*. (1998) reportan esta enfermedad como una chytridiomicosis, siendo este hongo el primero del grupo en ser registrado como patógeno de animales vertebrados (Annis *et al*., 2004).

Las especies de anfibios que han sido atacados son: *Dendrobates azureus*, *Litoria caerulea*, *Taudactylus acutirostris*, *Myxophyes fasciolatus*, *Bufo bufo*, *B. boreas, B. baxteri*, *B. guttatus*, *Atelopus varius*, *A. chiriquiensis* y *Eleutherodactylus emcelae* entre otras, y en la especie de salamandra *Ambystoma tigrinum*. Las lesiones en la piel son similares en todos los anfibios y predominan en abdomen, pelvis y extremidades. Las lesiones presentan moderada hiperplasia epidérmica y una marcada hiperqueratosis, dando como resultado el engrosamiento del estrato córneo de la epidermis, de dos a cinco veces su tamaño normal, observándose el hongo en las áreas afectadas (Pessier *et al*., 1999; Annis *et al.,* 2004).

El microorganismo fue descrito como género y especie nueva por Longcore *et al*. (1999), denominándolo como *Batrachochytrium dendrobaditis* Longcore, Pessier & D.K. Nichols y ubicándolo en el orden Chytridiales. La ultraestructura de la zoospora y la secuenciación de la

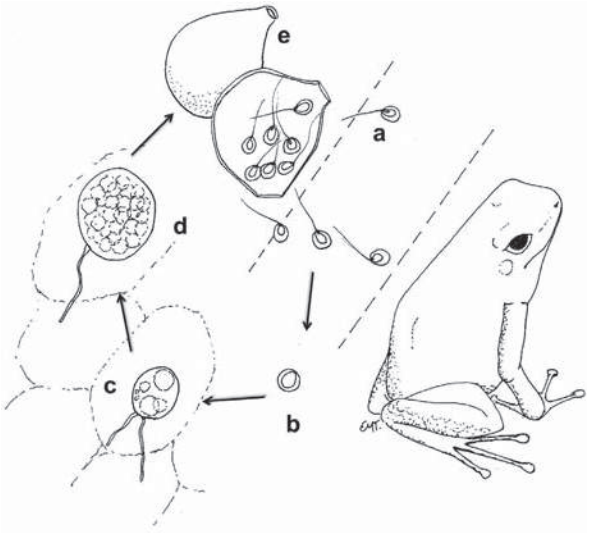


Fig.14.9. Ciclo de vida de *Batrachochytrium dendrobaditis.* a) zoospora, b) enquistamiento, c) germinación del quiste, d) formación del talo, e) zoosporangios papilados
Esquema: Edgar Medina

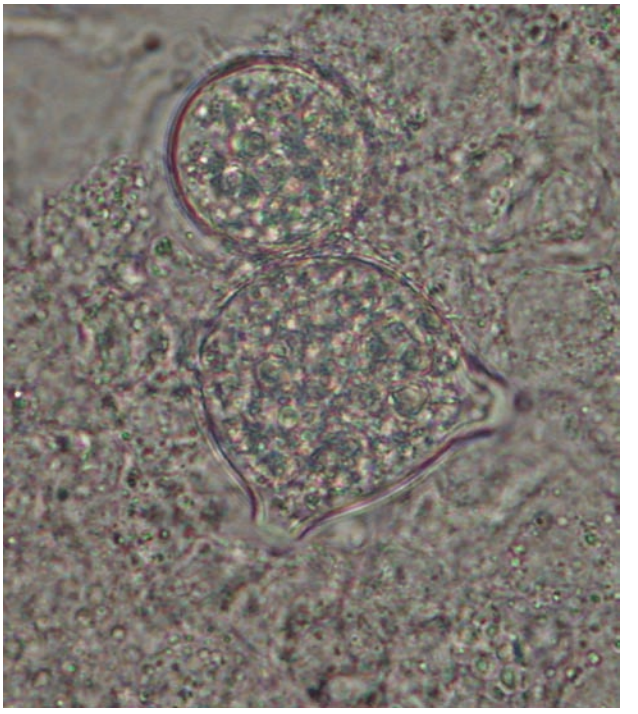


Fig. 14.10. Tejido de rana infectado por *Batrachochytrium dendrobaditis*
Fotografía: LAMFU

subunidad pequeña del DNA ribosomal (ssu-rDNA) indican que este organismo es diferente a los otros "Chytridiomycetes" conocidos.

El talo del hongo sobre el hospedero y en cultivo puede variar en su morfología, observándose talos monocéntricos o coloniales que presentan numerosas paredes en su interior, los talos presentan rizoides y la descarga de las zoosporas se realiza por una o dos papilas del esporangio (Longcore *et al.*, 1999) (figs. 14.9 y 14.10).

Familia **Olpidiaceae** de ubicación incierta no asignada a orden alguno

La familia que consta de cinco géneros (Kirk *et al*., 2008) se caracteriza porque sus miembros poseen talo monocéntrico y holocárpico o monocéntrico y eucárpico con elementos rizoidales especializados. La reproducción asexual se realiza por la producción de zoosporas en un esporangio y la reproducción sexual por fusión de isoplanogametos; el cigoto después de penetrar la célula hospedera, forma una espora de resistencia endobiótica. Tienen distribución amplia, pueden parasitar plantas de importancia económica, algas, hongos acuáticos, rotíferos y otros invertebrados que hacen parte de su ciclo de vida acuático (Cannon & Kirk, 2007).

Género ***Olpidium*** (Braun) Schröter

James *et al.* (2006*b*), en su estudio sobre la filogenia molecular de los hongos ubicados anteriormente en el filo Chytridiomycota, encontraron por estudios de secuencia de DNA ribosomal (18S 5.8S 28S) que el género *Olpidium* se agrupa con algunos hongos del filo "Zygomycota".

El género con aproximadamente treinta especies comprende organismos holocárpicos y endobióticos parásitos de plantas, algas, musgos y raíces. *Olpidium brassicae* (Woronin) Dang. es común en las raíces de repollo, especialmente en suelos húmedos, pero también puede encontrarse en raíces de muchos otros hospederos (monocotiledóneas y dicotiledóneas), la importancia de este organismo radica en que es vector de varios virus que afectan las plantas (fig. 14.11).

Los zoosporangios se forman dentro de las células de las raíces y una vez maduros forman tubos de descarga que permiten la salida de las zoosporas que nadan hasta otras células de la raíz, se enquistan y germinan penetrándolas e inician de nuevo el ciclo asexual del hongo. La reproducción sexual ocurre por la copulación de planogametos que se enquistan y penetran las células dando origen a esporangios de resistencia (Barr, 1968; Alexopoulos *et al*., 1996; Webster & Weber, 2007).

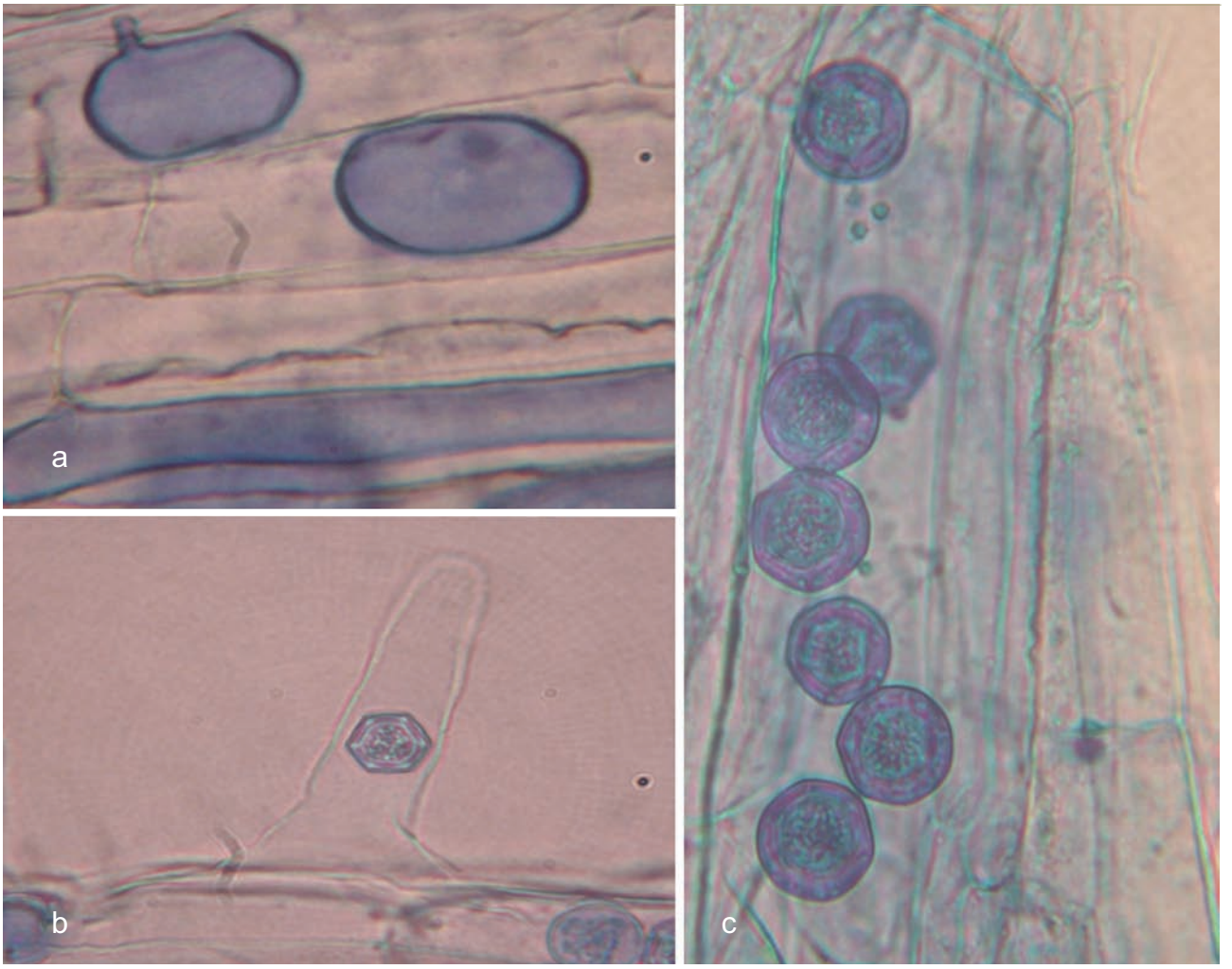


Fig. 14.11. *Olpidium* sp. a) zoosporangios con tubo de descarga (izq. arriba), b) esporangio de resistencia en raicilla (izq. abajo), c) esporangios de resistencia (der.) *Fotografías:* Camilo Beltrán, Corpoica (CBB)

Clase **Monoblepharidomycetes**

Orden **Monoblepharidales**

Para esta clase y orden se conocen pocas especies, el orden comprende cuatro familias dentro de las cuales la mayoría son saprótrofos, pueden crecen sobre ramitas o frutas sumergidas en agua dulce. Pueden presentar talos filamentosos, a menudo con una grapa o gancho basal que sirve para adherirse al sustrato. Las zoosporas se caracterizan por poseer un cinetosoma paralelo a centriolo no flagelado, poseen rumposomas adyacentes al microcuerpo lipídico. La posición de las mitocondrias dentro de la zoospora varía según la especie. La reproducción sexual es oogámica por medio de anterozoides uniflagelados formados en anteridios y gametos femeninos no flagelados que se forman en oogonios (Barr, 2001; Webster & Weber, 2007; Hibbett *et al.,* 2007).

Familia **Monoblepharidaceae**

La familia comprende un género *Monoblepharis* Cornu., cuyos miembros son, por lo general, saprótrofos y pueden encontrarse en suelos, ramitas o frutas sumergidas en agua dulce, que se caracterizan por ser filamentosos y eucárpicos y presentar talos diferenciados en hifas bien desarrolladas, ramificadas y multinucleadas. Los zoosporangios son terminales, delgados, cilíndricos, delimitados en la base por un septo y pueden ramificarse o tener proliferación interna; la salida de las zoosporas se hace por medio de un poro apical. En la reproducción sexual los

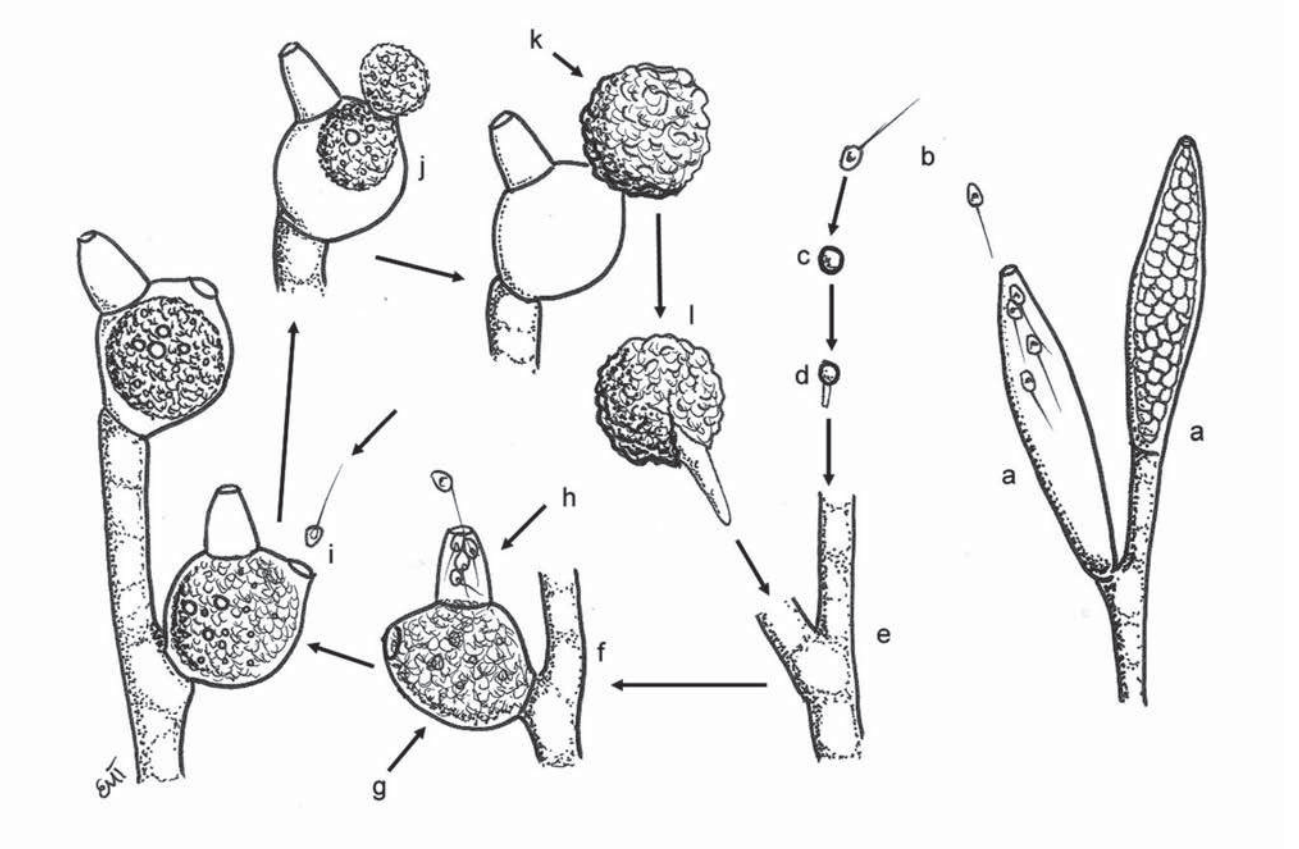


Fig. 14.12. Ciclo de vida de *Monoblepharis polymorpha.* a) zoosporangios, b) zoosporas, c) quiste, d) quiste germinado, e) talo, g) oogonio, h) anteridio, i) anterozoide penetrando el oogonio, j) cigoto emergiendo, k) cigoto maduro
Esquema: Edgar Medina

oogonios pueden ser intercalares o terminales con una papila y una sola oosfera; los anteridios que pueden estar unidos al oogonio o estar libres en los ápices de la hifa, son más o menos cilíndricos y en ellos se forman los anterozoides que escapan nadando hacia el oogonio y lo penetran a través de la papila presente en la pared, fertilizando la oosfera. Después de esta fusión el protoplasto emerge del oogonio secretando una pared gruesa alrededor de éste, ocurre cariogamia y consecuentemente la formación del cigoto (Alexopoulos *et al.,* 1996; Cannon & Kirk, 2007). La oospora algunas veces se queda en el interior del oogonio y otras veces se mueve hacia el ápice del oogonio y permanece de forma exógena. Las zoosporas poseen ribosomas agregados alrededor del núcleo central y numerosos cuerpos lipídicos en la parte anterior, y en la parte posterior posee mitocondrias y rumposoma. Las zoosporas móviles pueden desarrollar seudópodos en la parte anterior (Alexopoulos *et al.,* 1996; Barr, 2001; Webster & Weber, 2007; Cannon & Kirk, 2007).

FILO **NEOCALLIMASTIGOMYCOTA**

Clase **Neocallimastigomycetes**

Hibbett *et al.* (2007) describen este grupo como nuevo filo y clase para incluir organismos anaerobios estrictos

que se encuentran en el sistema digestivo (rumen) de mamíferos herbívoros y aunque no se ha comprobado, posiblemente se encuentren en otros ambientes anaeróbicos (terrestres o acuáticos). Los organismos de este filo y clase se caracterizan por tener talo monocéntrico o policéntrico, carecer de mitocondrias y presentar hidrogenosomas de origen mitocondrial. Las zoosporas son uni o poliflageladas, presentan cinetosoma no funcional y el centriolo está ausente. Los cinetosomas están rodeados por el aparato flagelar que incluye un anillo circunflagelar, y presentan agregados de ribosoma en la parte anterior, pero carecen del complejo de microcuerpos de glóbulos de grasa (MLC) y rumposomas. La membrana nuclear no se disuelve durante la mitosis (Alexopoulos *et al.,* 1996; Wubah *et al.,* 1991; Webster & Weber, 2007).

Los hongos de este grupo por tener mayor capacidad de degradación del material vegetal que las bacterias y los protozoarios, del rumen de los mamíferos herbívoros son de importancia en su nutrición (Alexopoulos *et al.,* 1996). La reproducción asexual se realiza con formación de zoosporangios que pueden ser sésiles o estipitados e inmóviles, dentro de los cuales se diferencian las zoosporas. La reproducción sexual es singámica con formación de esporangios de resistencia que pueden ser una forma de sobrevivir en condiciones desfavorables (Alexopoulos *et al.,* 1996; Wubah *et al.,* 1991).

Durante los años setenta Orpin realizó numerosos estudios con estos organismos y fue el primero que demostró que algunos flagelados del rumen de las ovejas eran hongos anaeróbicos y no protozoarios como se había aceptado durante numerosos años. Él aisló un organismo multiflagelado que llamó *Neocallimastix frontalis* (Braune) Vavra & Joyón ex Heath, que poseía una fase móvil o zoospora y una forma no móvil vegetativa con rizoides (Bauchop, 1979).

Estos hongos degradan principalmente la celulosa y la hemicelulosa de las plantas que los herbívoros consumen y que por sí mismos no podrían hacerlo; por esto, esta simbiosis es altamente beneficiosa para estos animales. Desde 1975 cuando Orpin cultivó el *Neocallimastix frontalis* se ubicó dentro de los Chytridiomycetes teniendo en cuenta su morfología. Este descubrimiento no fue fácilmente aceptado pues los hongos se consideraban aerobios y algunos anaerobios facultativos pero no se conocían anaerobios estrictos (Orpin, 1994).

Orden **Neocallimastigales**

Los organismos pertenecientes a este orden son anaerobios obligados que crecen en el rumen, tracto digestivo y el ciego de algunos mamíferos herbívoros y que tienen como función desdoblar la celulosa facilitando la acción de las bacterias. El talo puede ser monocéntrico o policéntrico y tienen zoosporas a menudo poliflageladas (con varios flagelos) o, en algunos casos, uniflageladas. Los ribosomas están agregados, por lo general, en la parte anterior; el núcleo se localiza en el centro y los hidrogenosomas en la parte posterior de la zoospora. Estos organismos carecen de cinetosoma (Barr, 2001).

Familia **Neocallimastigaceae**

Esta familia, con seis géneros y aproximadamente veinte especies (Kirk *et al*., 2008), es única en el orden Neocallimastigales. El talo puede ser mono o policéntrico; los ribosomas, los hidrogenosomas y los flagelos son como se describen en el orden. Los cinetosomas no poseen soportes y en su lugar se encuentra una estructura compleja, opaca a los electrones, que los rodean. Las raíces flagelares comprenden una red de microtúbulos que se extienden, sin un arreglo regular, dentro del citoplasma. Las zoosporas no poseen mitocondrias, se enquistan, y desarrollan rizoides y pueden producir nuevas zoosporas en cualquier estadio de su desarrollo. Las zoosporas son liberadas una vez la pared del esporangio se ha disuelto (fig. 14.13). El organismo tipo es *Neocallimastix frontalis* y otros géneros de la familia son: *Anaeromyces* Breton, Bernalier, Dusser, Fonty, B. Gailard & J. Guillot, *Caecomyces* Gold, *Cyllamyces aberensis* Ozkose, B.J. Thomas, D.R. Davies, G.W. Griff. & Theodorou *Orpinomyces* Barr, Kudo, Jakober & Cheng *Piromyces* J.J Gold, I. B. Heath & Bauchop (Cannon & Kirk, 2007).

FILO **BLASTOCLADIOMYCOTA**

Clase **Blastocladiomycetes**

El filo comprende organismos saprótrofos y parásitos de hongos, algas, plantas e invertebrados y algunos pueden ser anaerobios facultativos. Los talos pueden ser monocéntricos, policéntricos o miceliares y en uno de los géneros, *Coelomomyces* Keilin, el talo carece de pared. La reproducción asexual se realiza por medio de zoosporas. Las zoosporas poseen un sólo flagelo posterior en forma

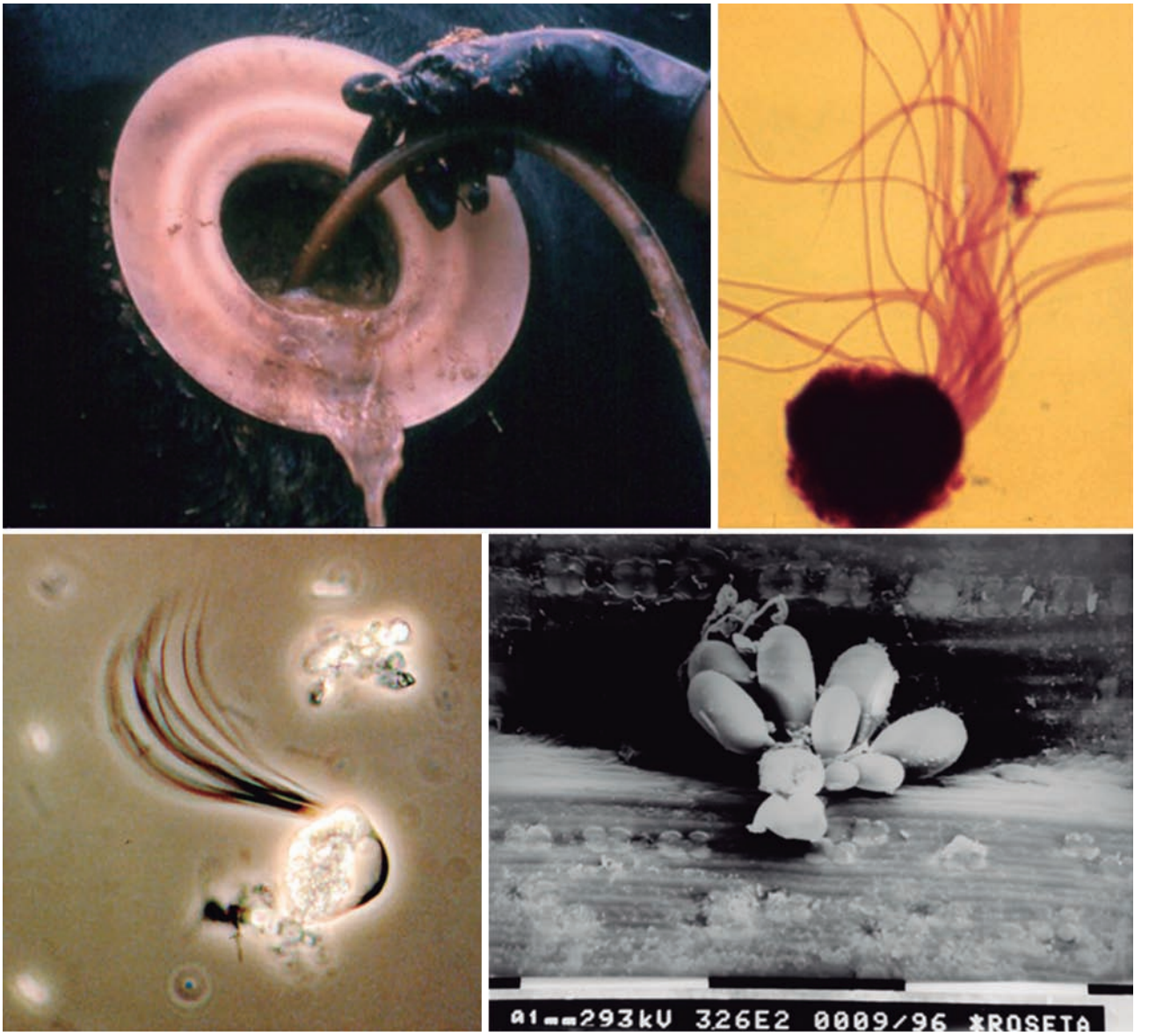


Fig. 14.13. Neocallimastigota. Obtención del contenido ruminal mediante cánula (arriba izq.). Zoospora con flagelos múltiples con dos coloraciones diferentes (arriba der., abajo izq.). Esporangios con rizoides penetrando material vegetal en el rumen (abajo der.)
Fotografías: Fernando Rodríguez, Corpoica (CBB)

de látigo y almacenan reservas de lípidos y glucógeno, que forman con los microcuerpos y algunas membranas, el complejo lateral. Los ribosomas ubicados sobre la superficie anterior del núcleo están encerrados en una membrana y forman el capuchón del núcleo (*nuclear cap*). El núcleo tiene forma cónica y termina cerca del cinetosoma, los microtúbulos salen radialmente, rodeando el núcleo desde el extremo proximal del cinetosoma. El flagelo carece de tapón opaco a los electrones, en la zona de transición. La reproducción sexual se realiza por la copulación de planogametos (James *et al.,* 2006*b*).

Esta clase comprende un sólo orden: **Blastocladiales**.

Orden Blastocladiales

El orden comprende cinco familias: **Blastocladiaceae**, **Coelomomycetaceae**, Catenariaceae, Physodermataceae y Sorochytriaceae (Kirk *et al.,* 2008), de las cuales trataremos las dos primeras.

Los microorganismos ubicados en este orden son principalmente saprótrofos y se encuentran en suelo, lodo, agua, plantas acuáticas y materia orgánica (*Allomyces* y *Blastocladiella* Matthews, son saprótrofos; *Coelomomyces* es parásito obligado). Algunos pueden ser patógenos de plantas, invertebrados y de hongos. Los

hongos de este orden son generalmente aerobios, aunque algunos pueden ser anaerobios facultativos. La alternancia de generaciones ocurre en *Allomyces* Butler y *Coelomomyces* Keilin (Alexopoulos *et al*., 1996; Webster & Weber, 2007).

Familia **Blastocladiaceae**

Los hongos de esta familia poseen zoosporangios sésiles con una papila de descarga apical. Las zoosporas tienen un sólo flagelo posterior y, con frecuencia, un *nuclear cap* conspicuo; las esporas de resistencia, truncadas en la base, tienen paredes delgadas y finamente ornamentadas. Están ampliamente distribuidos y se encuentran principalmente en suelos tropicales inundados. Algunos fósiles reconocidos como hongos, parecen pertenecer a esta familia (Cannon & Kirk, 2007). Esta familia, según Kirk *et al*. (2008) comprende cinco géneros, de los cuales trataremos *Allomyces* y *Blastocladiella*.

Género ***Allomyces*** Butler

El género *Allomyces* tiene numerosas especies y se caracteriza porque sus integrantes son saprótrofos y comunes en suelos inundados de zonas tropicales y subtropicales, pero también se han encontrado en zonas desérticas. El género presenta alternancia de generaciones con gametotalo (n) y esporotalo (2n) (figs. 14.14 y 14.15). Los talos, donde se forman las estructuras de reproducción, son filamentosos y policéntricos, se ramifican dicotómicamente y poseen rizoides que los fijan al sustrato. Los dos talos de *Allomyces*, gametofito y esporofito, se distinguen morfológicamente sólo cuando se forman las estructuras de reproducción. En el gametotalo se forman el gametangio femenino, que es de mayor tamaño e incoloro; el gametangio masculino, más pequeño y de color naranja debido a los pigmentos carotenoides que posee; ambos se forman en los ápices de las ramas dicótomas, y la posición sobre éstas depende de la especie; en algunas especies el gametangio masculino es **epígino** y se ubica en el ápice e inmediatamente debajo de éste se ubica el gametangio femenino que es **hipógino,** y en otras especies el gametangio femenino es el que se ubica en el ápice. En los gametangios femenino y masculino se forman los anisoplanogametos, el femenino, de mayor tamaño, y el masculino más pequeño y de mayor movilidad. Ambos anisoplanogametos presentan flagelo posterior y son liberados al medio y en su unión interviene una feromona, la **sirenina**, cuya estructura química es un sesquiterpenodiol bicíclico, producida por los gametos femeninos, y segregada al ambiente (agua). Esta feromona segregada durante 4 a 6 horas y activa en concentraciones de 10^{-10} g/ml, tiene efecto quimiotáctico sobre los gametos masculinos que además de tener receptores para la sirenina, producen la hormona **parasina** que atrae a los gametos femeninos; la fuente de energía para el movimiento de los gametos se encuentra en el complejo lateral donde hay lípidos de reserva. Cuando los gametos hacen contacto el masculino se desliza sobre el femenino en forma ameboide y cuando las áreas cercanas a los flagelos hacen contacto ocurre plasmogamia y luego cariogamia para la formación de un cigoto (2n) que al germinar dará origen al esporotalo (2n) donde se formarán dos tipos de esporangios: los mitosporangios que originan zoosporas (2n) que al germinar darán origen a otros esporotalos y los meiosporangios (esporangios de resistencia), donde ocurre la meiosis y donde se producen zoosporas (n) que después de enquistarse y germinar darán origen al gametolato (Griffin, 1994; Ross, 1979; Alexopoulos *et al.,* 1996. Webster & Weber, 2007).

Género ***Blastocladiella*** Matthews

Los hongos del género *Blastocladiella* poseen talo monocéntrico y eucárpico. El talo que es muy pequeño y posee rizoides, puede formar esporangios de resistencia. Las zoosporas estudiadas con microscopía electrónica poseen las denominadas **partículas gamma**, consideradas como organelos que guardan proteína y flagelo posterior en látigo. Las zoosporas de *Blastocladiella* fueron utilizadas en investigaciones de los años cuarenta para demostrar el movimiento, el enquistamiento y el desarrollo del talo maduro o zoosporangio, dentro del cual se diferencian las zoosporas que escapan de él por una papila. El tiempo de generación de este organismo es de 24 horas a 22 °C.

Familia **Coelomomycetaceae**

Los integrantes de la familia presentan alternancia de generaciones. El esporotalo que se desarrolla en larvas de dípteros se convierte en esporangio de resistencia de pared gruesa, color marrón, liso o a veces ornamentado; el gametotalo se desarrolla en microcrustáceos. Su hábitat es acuático y su distribución es amplia en todos los continentes exceptuando la Antártida (Cannon & Kirk, 2007). Según Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican dos géneros; describiremos el género *Coelomomyces*.

Género ***Coelomomyces*** Keilin

Los hongos del género *Coelomomyces* son patógenos de invertebrados de agua dulce (por ejemplo, copépodos) y

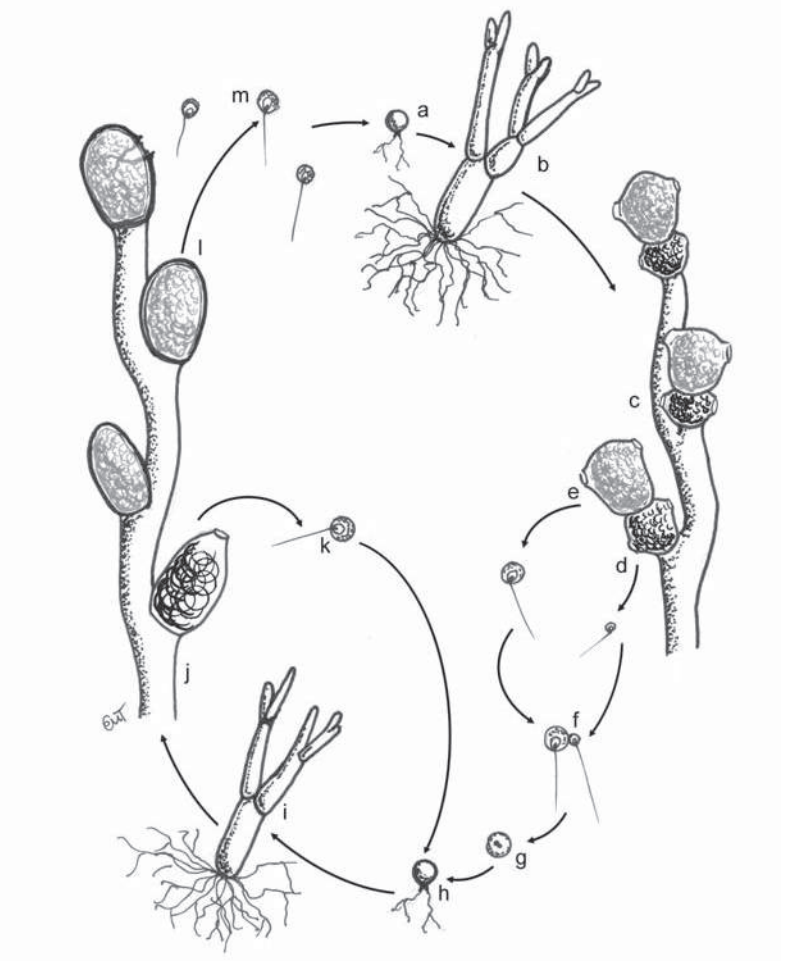


Fig. 14.14. Ciclo de vida de *Allomyces arbusculus*. a) germinación del quiste, b) gametotalo, c) gametotalo maduro, d) gametangio masculino, e) gametangio femenino, f) copulación de anisogametos, g) cigoto, h) germinación del cigoto, i) esporotalo, j) mitosporangio, k) zoospora (2n), l) esporangio de resistencia o meiosporangios, m) zoospora (n)
Esquema: Edgar Medina

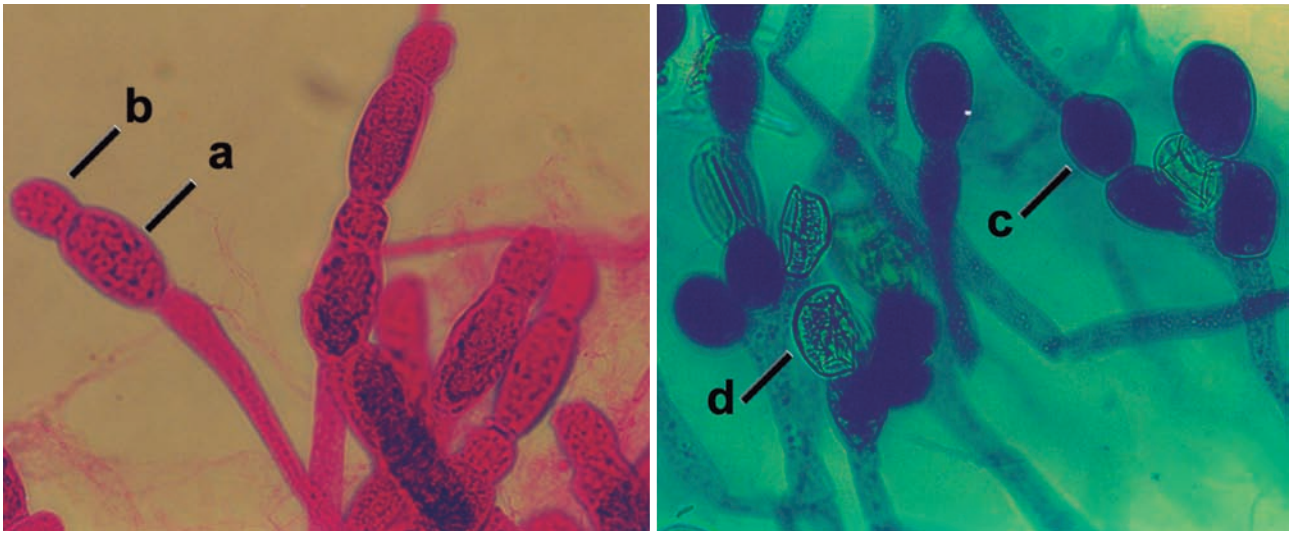


Fig. 14.15. *Allomyces macrogynus*: gametotalo (izq.) a) gametangio femenino, b) gametangio masculino; esporotalo (der.) c) esporangio de resistencia, d) mitosporangro
Fotografías: LAMFU

larvas de numerosas especies de mosquito. El género fue creado por Keilin en 1921, al encontrar el hongo dentro de la cavidad del hemoceloma de una larva del mosquito *Aedes aegypti* (vector de la fiebre amarilla). Los miembros de este género se caracterizan por ser parásitos obligados de invertebrados, presentar alternancia de generaciones y completar su ciclo de vida en dos hospederos. El esporotalo y los esporangios de resistencia se forman en la larva del mosquito y el gametotalo en un copépodo.

El cigoto se enquista sobre la larva del mosquito y la penetra para formar cuerpos hifales y micelio (esporotalo). El esporotalo que no posee pared da origen, en su madurez, a los esporangios de resistencia que poseen una pared gruesa. En condiciones apropiadas, estos esporangios de resistencia liberan zoosporas compatibles (+ y -), que al encontrar el huésped alterno (copépodo) se enquistan y penetran el hemocele para formar los gametotalos (+ y -). Estos gametotalos, que tampoco presentan pared, se transforman en gametangios que producen gametos (+ y -) que al fusionarse dan origen al cigoto y éste, al encontrar la larva del mosquito, completa su ciclo vida (fig. 14.16). Los hospederos parasitados (copépodo y mosquito) no sobreviven y por tanto no se ha podido utilizar este hongo para control biológico de mosquitos que transmiten enfermedades al hombre (Alexopoulos *et al*., 1996; Whisler *et al.,* 1975; Herrera & Ulloa, 2004).

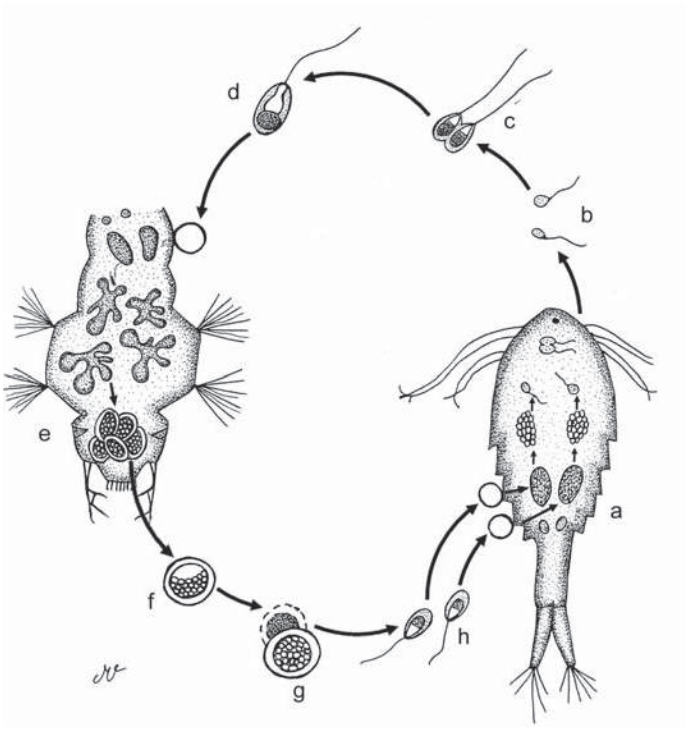


Fig. 14.16. Ciclo de vida de *Coelomomyces psorophorae*. a) copépodo con gametotalo, b) isogametos, c) copulación isogamética, d) cigoto, e) larva de mosquito con quistes y esporotalos sin pared, f) esporangio de resistencia, g)esporangio liberando zoosporas, h) zoosporas
Esquema: Marleny Vargas

FILO **CRYPTOMYCOTA**

Este filo, validado por Jones *et al.* (2011), incluye hongos unicelulares caracterizados porque sus zoosporas son unicelulares y poseen un sólo flagelo microtubular; además, la pared de los quistes carece de quitina y celulosa. Estos hongos forman asociaciones epibióticas y endobióticas (Jones, *et al.,* 2011).

Género ***Rozella*** Cornu

Este género era de ubicación incierta en la clasificación taxonómica filogenética de Hibbett *et al.* (2007) y la del NCBI. Según James *et al.* (2006a) y Bruns (2006), el género es un linaje separado en el árbol de los hongos y la rama más primitiva en diferenciarse dentro del reino Hongos; hoy está ubicado en este nuevo Filo.

El género *Rozella* comprende aproximadamente veinte especies y son endoparásitos obligados de hongos acuáticos. *Rozella allomycis* Faust, parásito obligado de algunas especies de *Allomyces,* infectando el gametotalo y el esporotalo. Es holocárpico y puede mantenerse en cultivo dual con su hospedero. Las zoosporas de *R. allomycis* son liberadas del zoosporangio que se encuentra dentro de los ápices del talo del *Allomyces,* y por quimiotaxis, son atraídas hacia otras células no parasitadas. Las zoosporas se adhieren a la superficie del hospedero, se enquistan, producen tubo germinal y penetran dentro de la célula de *Allomyces* provocando la formación de septos y desarrollando un sólo esporangio que no tiene pared propia sino la del hospedero y que llena completamente el segmento del talo de *Allomyces*. Dentro del esporangio se diferencian las zoosporas que finalmente son liberadas a través de una papila de descarga en la pared del hospedero. También se observa la formación de esporangios de resistencia que son esféricos y espinosos (Held, 1987; Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

BIBLIOGRAFÍA

Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology. 5th ed. Elsevier Academic Press. New York, E.U.

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims. & M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York, E.U.

Annis, S. L, F. Dastoor, H. Ziel, P. Daszak & J. Longcore. 2004. A DNA-based assay identifies *Batrachochytrium dendrobatidis* in amphibians. Journal of Wildlife Diseases, 40: 420-428.

Barr D. J. S. 2001 Chytridiomycota. Pp. 93-112. *En:* D. J. Mclaughlin, E. G. Mclaughlin & P. A. Lemke. (Eds.). The Mycota VII A. Systematic and Evolution. Springer-Verlag. New York, E.U.

Barr, D. J. S. 1968. A new species of *Olpidium parasitic* on cucumber roots. Canadian Journal of. Botany. 46: 1087-1091.

Bauchop, T. 1979. Rumen anaerobic fungi of cattle and sheep. Applied Environmental Microbiology, 38: 148-158.

Beakes, G. W. 1995. Sporulation of lower fungi. Pp.339-366. *En:* Gow, N.R. & G.M. Gadd (Eds.). The Growing Fungus. Chapman & Hall, London, Inglaterra.

Berger, L., R. Speare, P. Daszak, D. E. Green, A.A. Cunningham, C.L. Goggin, R. Slocombe, M.A. Ragan, A.D. Hyatt, K. MacDonald, H.B. Hines, K.R. Lips, G. Marantelli & H. Parkes. 1998. Crytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. Proceedings of the National Academic of Sciences, 95:9031-9036.

Bisby, F.A, Y.R Roskov, T.M Orrell, D. Nicolson, L.E Paglinawan, N. Bailly, P.M Kirk PM, T. Bourgoin, G. Baillargeon. 2009. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2009 Annual Checklist. Disponible en: www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2009/. Species 2000: Reading, Inglaterra.

Bruns, T. 2006. A kingdom revised. Nature, 443: 758-761.

Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. Biological . Reviews, 73: 246.

Cannon P. F & P. M. Kirk. 2007. Fungal families of the world. CABI UK, Egham, Inglaterra.

Fuller, M.S. 1987. *Chytridium confervae.* Pp. 10-11 *En:* Fuller M. S. & A Jaworski (Eds.). Zoosporic fungi in teaching & research. Southeastern Publishing Corporation. Georgia. E.U.

Gauriloff, L. P. 1978. *Chytridium confervae.* Pp. 21-22. *En:* Fuller, M. S (Ed.). Lower fungi in the Laboratory. Department of Botany, University of Georgia. Athens, Georgia. E.U.

Griffin, D. H. 1994. Fungal Physiology. Wiley-Liss, New York. E.U.

Hampson, M. C., A. F Yang & A.K. Bal. 1994. Ultrastructure of *Synchytrium endobioticum* resting spores and enhancement of germination using snails. Mycologia, 86:733-740.

Held, A.A. 1987. *Rozella alomyces*. Pp. 26-27. *En:* Fuller M. S. & A. Jaworski (Eds.). Zoosporic fungi in teaching & research. Southeastern Publishing Corporation. Georgia. E.U.

Herrera, T. & M. Ulloa. 2004. El reino de los hongos: micología básica y aplicada. 2nd ed. Fondo de Cultura Económica, Universidad Autónoma de México. México.

Hibbett, D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lücking, H. Thorsten Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. McLaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y-C. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Kőljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlikowska, A. Miller, J-M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schübler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. Yao, N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research, 111: 509-547.

James, T.Y., F. Kauff1, C. L. Schoch, P. B. Matheny, V. Hofstetter, C. J. Cox, G. Celio, C. Gueidan, E. Fraker, J. Miadlikowska, H. T. Lumbsch, A. Rauhut, V. Reeb, A. E. Arnold, A. Amtoft, J. E. Stajich, K. Hosaka, G. H.Sung, D. Jonson, B. O'Rourke, M. Crockett, M. Binder, J. M. Curtis, J. C. Slot, Z. Wang, A. W. Wilson, A. Schußler, J. E. Longcore, K. O'Donnell, S. Mozley-Standridge, D. Porter, P. M. Letcher, M. J. Powell, J. W. Taylor, M. M. White, G. W. Griffith, D. R. Davies, R. A. Humber, J. B. Morton, J. Sugiyama, A. Y. Rossman, J. D. Rogers, D. H. Pfister, D. Hewitt, K. Hansen, S. Hambleton, R. A. Shoemaker, J. Kohlmeyer, B. Volkmann-Kohlmeyer, B., R. A. Spotts, M. Serdani, P. W. Crous, K. W. Hughes, K. Matsuura, E. Langer, G. Langer, W. A. Untereiner, R. Lucking, B. Budel, B., D. M. Geiser, A. Aptroot, P. Diederich, I. Schmitt, M. Schultz, R. Yahr, D. S. Hibbett, F. Lutzoni, D. J. McLaughlin, J. W. Spatafora & R. Vilgalys. 2006a. Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. Nature, 443: 818-822.

—, P. M Letcher, J. E Longcore, S. E. Mozley-Standridge, D. Porter. M. J. Powell, G. W Griffith, & R. Vilgalys. 2006b A molecular phylogeny of the flagellated fungi (Chytridiomycota) and description of a new filo (Blastocladiomycota). Mycologia, 98: 860-871.

Johnson, T. W. 1977. Resting spore germination in three Chytrids. Mycologia, 69:34-45

Jones D. M., M., T. A. Richards, D. L. Hawksworth, and D. Bass. 2011. Validation and justification of the phylum name *Cryptomycota* phyl. nov. IMA Fungus 2: 173-175.

Kirk, P. M., P. F Cannon, J. C. David & J. A. Stalpers. 2001. Dictionary of the Fungi. 9th ed. CABI Publishing. Inglaterra.

—, P. F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi. 10th ed. CABI Publishing. Inglaterra.

Lange, L. 1987. *Synchytrium endobioticum*. Pag. 24. *En*: Fuller M. S. & A. Jaworski (Eds.). Zoosporic fungi in teaching & research. Southeastern Publishing Corporation. Athens, Georgia, E.U.

Letcher, P., C. Vélez, M. E. Barrantes, M. Powella, Churchill, P. &. Wakefield. 2008*a*. Ultrastructural and molecular analyses of *Rhizophydiales* (Chytridiomycota) isolates from North America and Argentina. Mycological Research, 112: 759-782.

—, M. Powell, D. Barr, P. Churchill, W. Wakefield & K. Picard. 2008*b* Rhizophlyctidalesa new order in Chytridiomycota. Mycological Research, 112: 1031-1048.

Longcore, J. E., A. P Pessier, & D. K Nichols. 1999. *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov. a chytrid pathogenic to amphibians. Mycologia, 91: 219-227.

Marano, AV., MM. Steciow, M.L. Arellano, AM. Arambarri & MV. Sierra. 2007. El Género Nowakowskiella (Cladochytriaceae, Chytridiomycota) en ambientes de la Pcia. de Buenos Aires (Argentina): Taxonomía, frecuencia y abundancia de las especies encontradas. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 42: 13-24.

Miller, C. E. & D. P Dylewski. 1978 Pp. 15-18. *En:* Fuller M. S. (Ed.). Lower fungi in the laboratory. Department of Botany, University of Georgia, E.U.

Orpin, C. G. 1994. Anaerobic fungi: Taxonomy, Biology and distribution in Nature. Pp. 1-45. *En:* Mountfort, D. O. & C.G. Orpin (Eds.). Anaerobic fungi: biology, ecology and function. Marcel Dekker. New York, E.U.

Pessier, A. P., D.K. Nichols, J.E. Longcore & M.S. Fuller. 1999. Cutaneous chytridiomycosis in poision dart frogs (*Dendrobates* spp.) and white's tree frogs (*Litoria caerulea*). Journal of Veterinary Diagnostic Investigation, 11:194-199.

Ross, I. K. 1979. Biology of the fungi, their development, regulation, and associations. McGraw-Hill, New York, New York, E.U.

Simmons, D.R, T. James, A. Meyer & J. Longcore. 2009. Lobulomycetales, a new order in the Chytridiomycota. Mycological Research, 113: 450-460.

Sparrow, F. K. 1960 Aquatic phycomycetes. 2nded. University of Michigan Press. Ann Arbor.
Michigan, E.U.

Webster, J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3th ed. Cambridge University Press. New York, E.U.

Whisler, H. C., S. L. Zebold & J.A. Shemanchuk. 1975. Life history of *Coelomomyces psorophorae.* Proceedings of the National Academy of Sciences, 72: 693-696.

Wubah, D. A., M.S. Fuller & D.E. Akin. 1991. Resistant body formation in *Neocallimastix* sp., an anaerobic fungus from the rumen of a cow. Mycologia, 83: 40-47.

CAPÍTULO
15

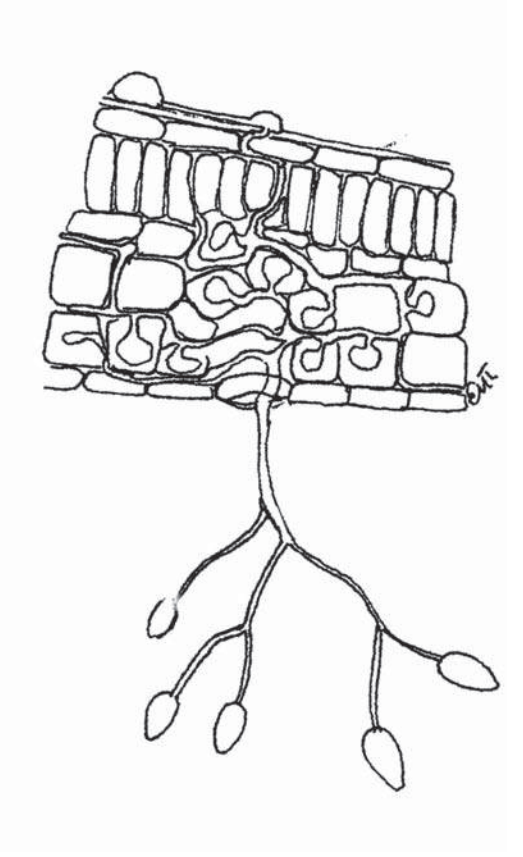
REINO **STRAMINIPILA O CHROMISTA**

INTRODUCCIÓN

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

FILO OOMYCOTA

FILO HYPHOCHYTRIOMYCOTA



INTRODUCCIÓN

El reino **Chromista** fue propuesto por Cavalier-Smith (1981) con el fin de agrupar los hongos acuáticos, Oomycetes y aquellos organismos que poseen clorofila a y c, que presentan el cloroplasto en el retículo endoplásmico rugoso, a diferencia de las plantas verdaderas; y que presentan dos flagelos. Sin embargo, el origen monofilético de este reino es controversial debido principalmente a la presencia de organismos no fotosintéticos (Cavalier-Smith *et al.,* 1994). Dick (2001a) le dio tal importancia a la presencia del flagelo que le cambió el nombre al reino por **Straminipila**. Este reino comprende además algas pardas, diatomeas, crisófitas y criptomonadas.

En la actualidad existe mucha controversia en lo que se refiere a la utilización de uno u otro término, aunque recientemente Cavalier-Smith & Chao (2006) los consideran sinónimos.

Dentro del reino Chromista se encuentran tres grandes grupos: Heteroconta, Haptofita y Criptista (Cavalier--Smith *et al.,* 1994). Al grupo Heteroconta posteriormente se le dio el estatus de infrarreino (Cavalier-Smith, 1998), donde se encuentran todos los eucariontes biflagelados y todos aquellos derivados o descendientes de estos que hayan perdido uno o los dos flagelos. Aquellos que pueden tener actividad fotosintética están agrupados bajo el filo Ocrofita, aquellos que son heterótrofos corresponden a los filos **Bigyra** y **Pseudofungi** (Riisberg *et al*., 2009). Dentro del filo **Pseudofungi** se encuentran los organismos que tradicionalmente han sido estudiados por los micólogos: Oomycetes e Hyphochytriomycetes y dentro del filo Bigyra se encuentran los Labyrinthulomycetes, organismos acuáticos que utilizan un mucílago como medio para adherirse al sustrato sólido (Webster & Weber, 2007).

La taxonomía basada en el reino Straminipila es ampliamente empleada. Según Dick (2001*a*), el reino Straminipila comprende el filo **Heteroconta** y dentro de éste se encuentran las clases **Peronosporomycetes**, **Hyphochytriomycetes** y **Labyrinthista**. Otros consideran que dentro del reino Straminipila se ubican con rango taxonómico de filo, los grupos **Oomycota** (alternativamente llamado **Peronosporomycetes**), **Hyphochytriomycota** y **Labyrinthulomycota** (Webster & Weber, 2007; Kirk *et al*., 2008).

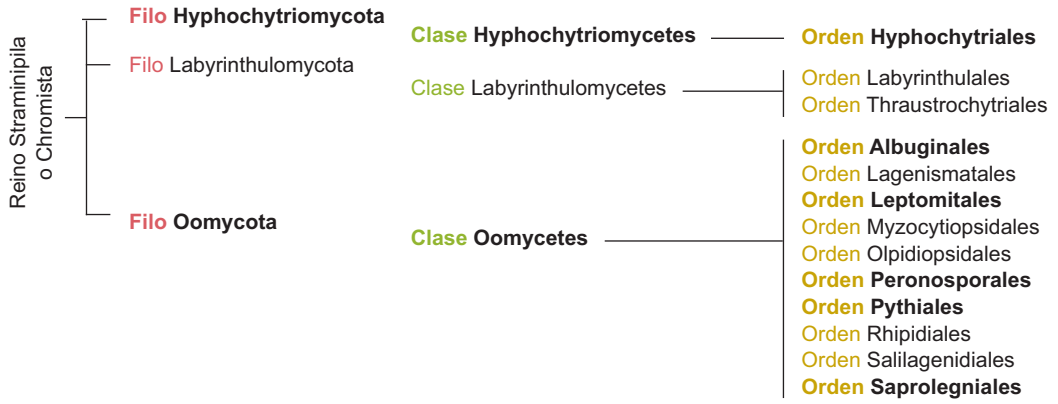


Fig. 15.1. Clasificación taxonómica del reino Straminipila

CLASIFICACIÓN **TAXONÓMICA**

La siguiente clasificación se basa en la usada por Kirk *et al*. (2008), Bisby *et al*. (2009) y la que presenta actualmente el Index Fungorum (www.indexfungorum.org). Los taxa que trataremos están señalados en **negrilla**; en la figura 15.1 se muestra la clasificación taxonómica del reino Straminipila hasta la categoría de orden.

FILO **OOMYCOTA**

Clase Oomycetes

La clasificación taxonómica de los organismos pertenecientes a este filo ha sido controversial desde su descripción. Pringsheim en 1858 reconoció el parecido existente entre estos organismos y algunas algas, sin embargo, los primeros en excluir este grupo de los hongos verdaderos fueron Kreisel en 1969 y posteriormente Shaffer en 1975. Hasta hace poco estos organismos estaban incluidos en el reino Hongos pero actualmente y gracias al desarrollo de la biología molecular y de los análisis del rDNA 18S, estos organismos se clasifican en un reino aparte, el Straminipila o Chromista (Alexopoulos *et al.,* 1996, Webster & Weber, 2007).

Existen algunas características que comparten los organismos ubicados en el filo Oomycota con los hongos verdaderos, entre las cuales se destacan el tipo de nutrición (heterótrofos que absorben nutrientes) y la presencia de micelio. No obstante, se observan varias diferencias: poseen un talo diploide y realizan meiosis en los gametangios en desarrollo, lo que los hace únicos dentro de los organismos que consideramos hongos. La pared celular de los Oomycota está compuesta de celulosa (de 4 a 20% de peso seco de la pared), β-glucanos y sus proteínas contienen el aminoácido hidroxiprolina. Dentro de las diferencias bioquímicas más importantes está la síntesis del aminoácido lisina, que en los miembros de este filo se realiza por la vía metabólica del DAP (ácido diaminopimélico) y no por la vía del AAA (ácido alfaaminoadípico) como ocurre en los hongos verdaderos. El metabolismo de los esteroles en los Oomycota se sintetizan *de novo* a partir del mevalonato o simplemente no son capaces de sintetizarlos; finalmente, el principal compuesto de almacenamiento de los Oomycota es la **micolaminarina**, que consiste en glucanos de tipo β-1,3, mientras que los hongos verdaderos utilizan como sustancias de reserva, el glucógeno (Alexopoulos *et al*., 1996; Dick, 2001*b*).

La característica más conspicua de este filo es la reproducción oogámica, que consiste en la producción de una o varias oosferas (gameto femenino) dentro de un oogonio (gametangio femenino o receptor). Las oosferas resultan de una división meiótica y son células sexuales no móviles que se diferencian por clivaje del protoplasma o por agregación del citoplasma (Alexopoulos *et al.*, 1996; Dick, 2001*b*; Webster & Weber, 2007).

La reproducción sexual es heterogámica pues se observan los órganos sexuales diferenciados tanto funcional como morfológicamente, el oogonio (♀) y el anteridio (♂). La reproducción ocurre por contacto gametangial entre los órganos sexuales. El anteridio generalmente forma un tubo de fertilización por donde migran los núcleos gaméticos masculinos, para penetrar y fertilizar la oosfera; sin embargo, en algunas especies del género

Phytophthora de Bary, el tubo de fertilización no se forma por ser el anteridio anfígino. Después de la fertilización de la oosfera por el núcleo anteridial se produce la espora sexual denominada oospora. La mayoría de los organismos clasificados en este filo y clase son homotálicos, aunque algunas especies son heterotálicas (Alexopoulos *et al.*, 1996; Dick, 2001b; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

Los estudios en las especies heterotálicas de *Achlya* Nees, *Phytophthora* y *Pythium* s.l. Nees, han permitido entender los sistemas de apareamiento, la morfogénesis, el crecimiento direccional del anteridio, la penetración en el oogonio y la producción de feromonas sexuales. Raper (1940) mediante un experimento clásico demuestra que la reproducción sexual en *Achlya ambisexualis* Raper (especie heterotálica), está controlada por feromonas. La cepa o hifa **femenina** produce cantidades basales de **anteridiol** que inducen en la cepa **masculina**, la formación de ramificaciones o ramas anteridiales, la síntesis de enzimas específicas como la celulasa (involucradas en el metabolismo de los esteroides) y la producción de una segunda hormona, el **oogoniol**. Esta última, al ponerse en contacto con la cepa femenina induce el desarrollo de sus órganos sexuales y a medida que estos se desarrollan continúan secretando más anteridiol que causa un crecimiento quimiotáctico de las estructuras masculinas hacia las femeninas. La rama anteridial se pone en contacto con el oogonio y se forma el tubo de fertilización que permite el paso de los núcleos masculinos hacia la oosfera (célula sexual femenina). Tanto el anteridiol como el oogoniol son esteroles derivados del fucosterol, el más abundante en los organismos de este filo, que son sintetizados a través de la vía del isopreno (Michalski, 1978; Alexopoulos *et al.*, 1996; Webster & Weber, 2007).

La reproducción asexual ocurre por formación de zoosporas en un zoosporangio y en algunos, en una vesícula dehiscente que sale del zoosporangio. La forma de los zoosporangios es variable y su ubicación puede ser terminal o intercalar. Las zoosporas son **heterocontas**, presentan dos flagelos: uno en forma de pluma con pelos flagelares tubulares (**mastigonemas**), y el otro liso en forma de látigo. Poseen dos cuerpos basales o cinetosomas, microtúbulos, fibras, aparato de Golgi, mitocondrias con crestas tubulares, cuerpos lipídicos, ribosomas, vacuola de expulsión de agua, retículo endoplásmico liso y rugoso y cuerpos K. Estos cuerpos son de importancia para la clasificación taxonómica de los oomycetes y están ubicados adyacentes a los cinetosomas; se cree que sirven para la adhesión de las zoosporas al sustrato en el momento de su enquistamiento (Holloway & Heath, 1977; Alexopoulos *et al.*, 1996; Webster & Weber, 2007).

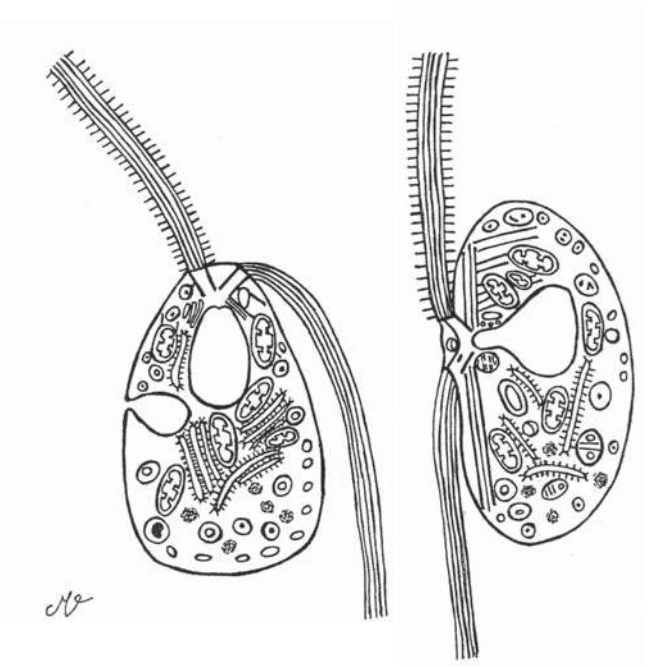


Fig. 15.2. Zoosporas de Oomycota
Esquema: Marleny Vargas

Algunos organismos del orden Saprolegniales forman dos tipos de zoosporas: las **primarias** denominadas también **auxiliares** y las **secundarias** o **principales** (fig. 15.2). Las zoosporas primarias, con forma de pera, presentan los dos flagelos insertados en la parte apical de la zoospora; ésta se enquista retrayendo los flagelos. Las especies que presentan los dos tipos de zoosporas se llaman **dimórficas** o **diplanéticas** y las que presentan un sólo tipo de zoosporas son **monomórficas**. Las especies de este orden pueden ser **monoplanéticas**, **diplanéticas** y **poliplanéticas** de acuerdo con los períodos de movilidad de las zoosporas (uno, dos o varios períodos de movilidad, respectivamente). La movilidad se da por el movimiento de los flagelos y los períodos de movilidad están separados por fases de **enquistamiento**. Este último se da cuando la zoospora retrae o pierde el flagelo, secretando la pared del quiste y convirtiéndose en una espora de reposo. La germinación de los quistes se puede dar por la formación de tubos de germinación y producción de un talo o por la formación de una nueva zoospora que emerge del quiste. El quiste germina para producir las zoosporas secundarias que tienen forma de riñón, presentan los flagelos en la parte lateral de la zoospora y nadan cortas distancias hasta encontrar hospederos o sustratos potenciales, donde se enquistan por segunda vez y germinan formando un tubo germinal que dará origen al talo. Otros organismos de este orden sólo forman la zoospora secundaria (Alexopoulos *et al.*, 1996; Webster & Weber, 2007).

Ecología

Los organismos de este filo tienen una distribución mundial en hábitats acuáticos tales como ríos, lagos, lagunas y charcos (en aguas poco profundas y en la orilla), agua salada y aguas contaminadas (algunas pocas especies son anaeróbicas facultativas). Las especies acuáticas pueden ser saprótrofas en restos de plantas y animales y desempeñan un papel importante en el reciclaje de nutrientes en ambientes acuáticos. Otras son parásitas de algas, rotíferos, nematodos, larvas de mosquitos y crustáceos e incluso algunas especies parasitan peces y sus huevos. Estos organismos también se encuentran en ambientes terrestres y son fitopatógenos importantes entre ellos algunos parásitos facultativos y otros obligados o biótrofos. Existe una especie de *Pythium*, *P. insidiosum* que afecta mamíferos como caballos (*Equus caballus)*, perros (*Canis lupus familiaris*), ganado y al hombre (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Según Kirk *et al.* (2008) en la clase Oomycetes se ubican ocho órdenes de los cuales trataremos: **Albuginales, Leptomitales, Peronosporales, Pythiales y Saprolegniales.**

Orden **Albuginales**

Familia **Albuginaceae**

La familia Albuginaceae, anteriormente monogenérica e incluida dentro del orden Peronosporales, se crea con el fin de clasificar el género *Albugo* o **roya blanca** (Alexopoulos *et al.,* 1996). Estudios recientes en filogenia molecular demuestran que este patógeno está lejanamente relacionado con los mildeos vellosos (Riethmuller *et al*., 2002; Hudspeth *et al.,* 2003). Thines & Spring (2005) elevan la familia Albuginaceae al orden Albuginales basándose en las diferencias que presentan con los mildeos vellosos, como lo son el modo de esporangiogénesis y las diferencias estructurales que presentan los esporangióforos y las oosporas.

Hoy en día la familia Albuginaceae comprende tres géneros *Albugo* (Pers.) Roussel, *Pustula* Thines y *Wilsoniana* Thines. Los géneros *Pustula* y *Wilsoniana* se erigen para ubicar algunas especies, descritas anteriormente en el género *Albugo,* que presentan diferencias a nivel morfológico en el esporangio y a nivel molecular. Estos tres géneros son conocidos como royas blancas, son parásitos obligados de plantas vasculares y se caracterizan por la presencia de micelio intercelular ramificado con haustorios pequeños y globosos (Thines & Spring, 2005).

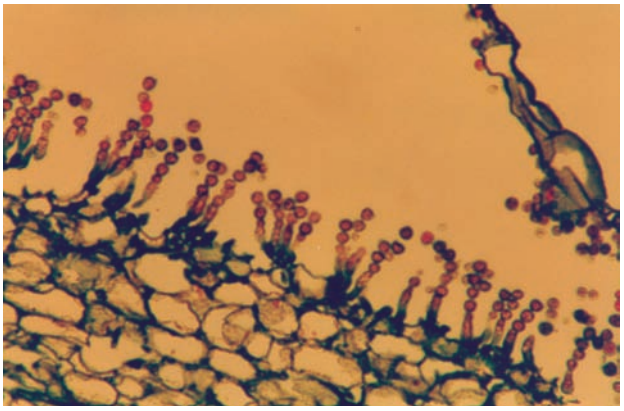


Fig. 15.3. *Albugo candida*
Fotografía: LAMFU

Presentan esporangióforos subepidérmicos con formación de cadenas basipétalas de esporangios que se aglomeran entre la epidermis y el mesófilo de las hojas o entre la epidermis y el parénquima cortical de los tallos, formando grandes fascículos o soros que rompen la epidermis del hospedero observándose como masas pulverulentas, blancas a amarillentas. Estudios recientes han demostrado que la ruptura de la epidermis ocurre por la acción de enzimas antes que por la presión ejercida por los esporangios formados. La reproducción sexual ocurre por la formación de oogonio y anteridio en el interior del tejido vegetal, formando una sola oospora que germina produciendo zoosporas (Thines & Spring, 2005; Heller & Thines, 2009).

Género ***Albugo*** (Pers.) Roussel

En este género se presentan esporangios hialinos, globosos a subglobosos de pared delgada. Los oogonios son globosos a irregulares; las oosporas son globosas, amarillentas a marrón dentro del tejido vegetal, produciendo zoosporas al germinar.

Un representante importante es *Albugo candida* (Pers.) Roussel (figs. 15.3 y 15.4) conocido como roya blanca de las crucíferas que afecta una gran variedad de plantas de la familia Brassicaceae, produciendo epidemias que pueden generar grandes pérdidas económicas (Heller & Thines, 2009).

Orden **Leptomitales**

Este orden establecido por Kanouse en 1927 comprende un número pequeño de especies acuáticas y saprótrofas

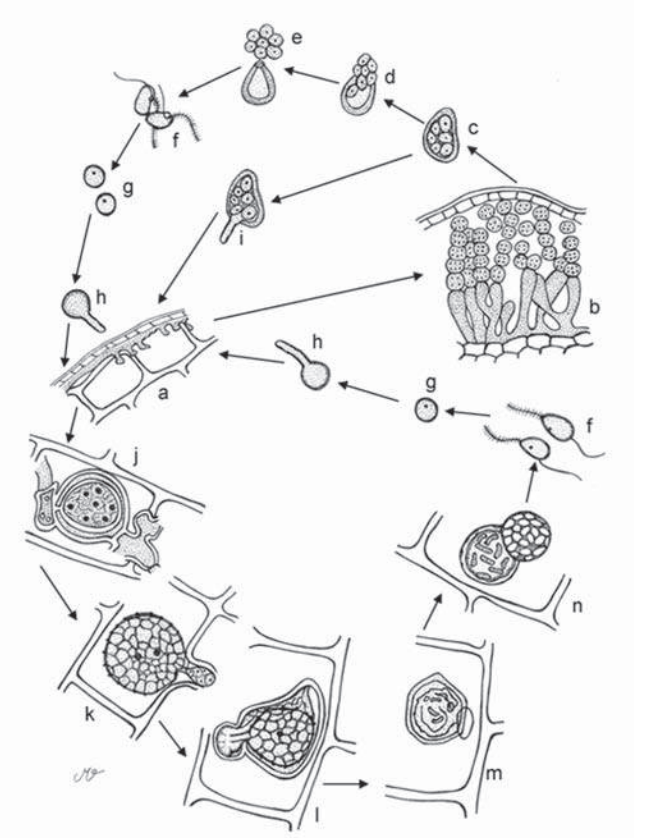


Fig. 15.4. Ciclo de vida de *Albugo candida.* a) célula vegetal con haustorio, b) cadenas de esporangios en esporangióforos dentro del tejido vegetal, c) esporangio, d) y e) liberación de las zoosporas, f) zoosporas, g) quistes, h) germinación de los quistes, i) germinación del zoosporangio, j) formación de gametangios, k) plasmogamia, l) cariogamia, m) oogonio con oospora, n) liberación de zoosporas
Esquema: Marleny Vargas

que se caracterizan por poseer micelio abundante, con constricciones a intervalos regulares, y gránulos de celulina compuestos de quitina y glucanos; zoosporangios terminales y producción de zoosporas secundarias únicamente; la reproducción sexual es por contacto gametangial; las oosporas no presentan periplasma. Finalmente, los organismos de este orden no utilizan amonio como fuente de nitrógeno (Lee & Aronson, 1975; Alexopoulos *et al.*, 1996).

Según Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican tres géneros: *Leptomitus* C. Agardh, *Apodachlya* Pringsheim y *Plerogone* M. W. Dick.

Familia **Leptomitaceae**

Esta familia fue descrita por primera vez por Kurzing en 1943 y sus miembros se distinguen por la morfología del talo. Las hifas tienen constricciones a intervalos, cada segmento contiene una vacuola central grande, núcleo, mitocondria y un número de gránulos de celulina y frecuentemente un tapón de celulina en las constricciones. Estas constricciones pueden observarse en la base de las estructuras asexuales de los zoosporangios y de las estructuras sexuales.

El género *Leptomitus* C. Agardh presenta zoosporangios que se forman directamente del segmento terminal o subterminal de la hifa somática; presenta zoosporas diplanéticas. *L. lacteus* C. Agardh forma grandes masas miceliales que se han encontrado en aguas contaminadas. Esta especie utiliza preferentemente proteínas como fuente de carbono y de energía. En medio PYG (peptona, extracto de levadura y glucosa) libera amonio durante el proceso de deaminación de los aminoácidos alcalinizando el pH. El género *Apodachlya* Pringsheim presenta las constricciones características de la familia y del orden; en cultivo produce fácilmente zoosporangios y gametangios; las zoosporas al descargarse se enquistan de inmediato y posteriormente germinan produciendo zoosporas secundarias (Dolan & Fuller, 1978; Gleason, 1978)

Orden **Peronosporales**

Los organismos ubicados en este orden se consideran los más especializados dentro del filo Oomycota. El orden comprende especies acuáticas, anfibias y terrestres, algunas de las cuales son fitopatógenos biótrofos (mildeos vellosos) o parásitos facultativos (*Phytophthora* de Bary).

Algunas de las características importantes de este orden son la ausencia de quitina en la pared, la presencia de micelio bien desarrollado, cenocítico, delgado y la presencia, en las especies parásitas, de micelio intercelular con haustorios o intracelular. Presentan zoosporangios redondeados, ovalados o limoniformes, formados directamente en las hifas o en esporangióforos, que pueden después de la liberación de las zoosporas permanecer unidos a la hifa o desprenderse. En algunas especies especializadas, el zoosporangio funciona como un conidio, puede ser dispersado por el viento y puede germinar directamente por un tubo germinal sin producir zoosporas. El modo de germinación que es controlado por las condiciones del medio ambiente, principalmente la temperatura y disponibilidad de agua, puede ser por tubo germinal, conocido como **germinación directa**, o por formación de zoosporas o **germinación indirecta**. Las zoosporas son de tipo secundario, biflageladas y reniformes (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

La reproducción sexual se realiza por contacto gametangial con formación de tubo de fertilización, formación de oogonio y anteridio en el mismo talo o en talos



Fig. 15.5. Tipos de esporangióforos de Peronosporaceae. a) y b) *Bremia* sp. c) *Plasmopara* sp. d) *Peronospora* sp.
Fotografía: Agrodiagnóstico. *Esquemas:* Marleny Vargas

diferentes, oogonio con una sola oosfera rodeada por periplasma, anteridio uninucleado o multinucleado, oospora uninucleada o multinucleada que puede germinar formando directamente zoosporas o un tubo germinal que después da origen al zoosporangio (Alexopoulos *et al.,* 1996).

Dentro de este orden se destaca la familia Peronosporaceae correspondiente a los mildeos vellosos y el género *Phytophthora* de Bary que hoy en día se ubica en esta familia y anteriormente estaba ubicado en la familia Pythiaceae.

En este orden, según Kirk *et al.* (2008), se ubica la familia **Peronosporaceae.**

Familia **Peronosporaceae**

En esta familia se encuentran algunos parásitos obligados de plantas vasculares que causan la enfermedad conocida como mildeo velloso. Esta enfermedad ha causado epidemias catastróficas en varios cultivos, como la ocurrida a finales de 1800 en un cultivo de uvas que acabó con la industria vitícola en Francia y el resto de Europa. En 1979 esta enfermedad arrasó con cultivos de tabaco en Estados Unidos y Canadá, causando pérdidas de cientos de millones de dólares (Agrios, 2005). Hoy en día, en esta familia, también se encuentra el género *Phytophthora* que es un importante fitopatógeno.

Estos organismos presentan micelio intercelular con formación de haustorios, esporangios que emergen por los estomas y los esporangióforos son característicos de cada género (fig. 15.5). Los esporangios en general no forman zoosporas y germinan con la formación del tubo germinal. En la reproducción sexual la formación de oogonio y anteridio, fertilización y formación de una oospora, se lleva a cabo en el interior del tejido vegetal de las plantas que atacan (Alexopoulos *et al.,* 1996; Agrios, 2005).

De los veinte géneros ubicados en esta familia (Kirk *et al.*, 2008) los principales géneros y especies de esta familia y las enfermedades que causan se nombran a continuación:

Plasmopara viticola (Berk. & M.A. Curtis) Berl. & De Toni (fig. 15.6) causa el mildeo velloso de la vid. En las plantas se presenta defoliación y la muerte de tejido foliar, las uvas disminuyen su calidad y en los brotes puede causar debilitamiento, enanismo y la muerte. Algunas de

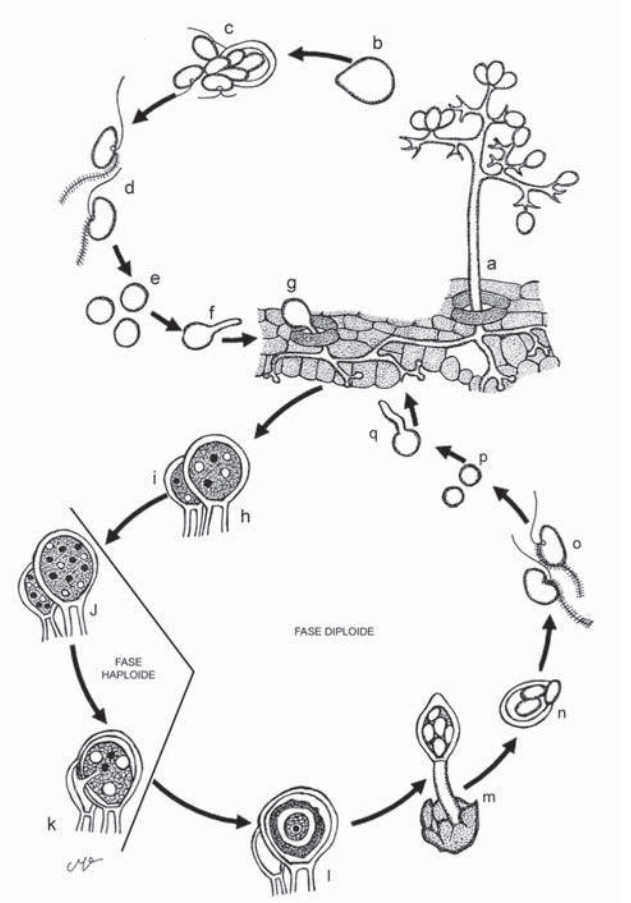


Fig. 15.6. Ciclo de vida de *Plasmopara viticola*. a) esporangióforo emergiendo del tejido vegetal, b) esporangio, c) liberación de zoosporas, d) zoosporas, e) enquistamiento, f) germinación del quiste, g) penetración del tejido vegetal, h) oogonio, i) anteridio, j) meiosis, k) plasmogamia y cariogamia. l) oospora, m) germinación de oospora por producción de zoosporangio, n) liberación de zoosporas, o) zoosporas, p) quistes, q) germinación del quiste *Esquema:* Marleny Vargas

las características microscópicas que presenta *P. viticola* son haustorios globosos, esporangióforos ramificados que producen esporangios limoniformes que emergen por hojas, tallos y frutos (Agrios, 2005).

Bremia lactucae Regel causa el mildeo velloso de la lechuga. Inicialmente los síntomas se manifiestan como parches amarillos en el haz de las hojas y en el envés se observan masas blancas de esporas con apariencia vellosa. Esta enfermedad causa una gran reducción en la calidad y producción de la lechuga (Agrios, 2005).

Pseudoperonospora cubensis (Berk. & M.A. Curtis) Rostovzev, mildeo velloso de las cucurbitáceas, como pepino, calabaza (ahuyama), sandía y melón. Esta enfermedad causa principalmente lesiones cloróticas en el tejido foliar que lleva a la destrucción de las hojas.

Peronospora tabacina D.B. Adam, causa el mildeo del tabaco. Esta enfermedad también es conocida como el moho azul del tabaco, es de amplia distribución y se considera como una de las enfermedades más importantes del tabaco. Presenta síntomas caracterizados por áreas circulares cloróticas que luego se vuelven necróticas, hasta que grandes áreas de la lámina foliar se deforman y mueren. Las plantas reducen su tamaño y se marchitan. Los esporangios de *P. tabacina* emergen por los estomas y el viento los disemina a otras plantas. El hongo sobrevive como oospora en restos de la cosecha o en hierbas silvestres del género *Nicotiana* (Borrás-Hidalgo *et al.,* 2010; Planes, 1994).

Género ***Phytophthora*** de Bary

Este género tradicionalmente se había considerado como grupo hermano del género *Pythium* s.l. Riethmüller *et al.* (2002) basados en el análisis filogenético de secuencias de la subunidad ribosomal grande, establecen que el género *Phytophthora* está más cercanamente relacionado con miembros de la familia Peronosporaceae; esto había sido planteado en 1992 por Brasier & Hansen, basándose en la forma de dispersión de los esporangios que era similar a la presentada por los mildeos vellosos y muy diferente a la presentada en *Pythium* s.l. Sin embargo, las oosporas de *Phytophthora* no se forman en el interior de la planta como ocurre en los mildeos vellosos, sino se encuentran en el suelo. De este género Gallegly & Hong (2008) reconocen 55 especies de las cuales un gran número causa diversas enfermedades en numerosas plantas. Estos microorganismos se caracterizan por presentar micelio cenocítico abundante y por tener aspectos sobresalientes en la reproducción sexual y asexual.

En la reproducción asexual (fig. 15.7) se destacan la producción de esporangióforo simpodial, esporangio de esférico a piriforme, papilado o no, germinación directa por tubo germinal o indirecta por zoosporas, ausencia de tubo de descarga y vesícula, zoospora con dos flagelos que se enquistan y luego germinan produciendo un talo. En algunas especies se observa la producción de clamidosporas. La reproducción sexual (fig. 15.7) se caracteriza por la formación de oogonio con una sola oospora; el anteridio, en 31 de las 55 especies de *Phytophthora* descritas por Gallegly & Hong (2008) es anfígino, 20 especies presentan anteridio parágino, tres pueden presentar tanto anfígino como parágino y en *P. insolita* Ann & W.H. Ko no se forma anteridio.

Para una revisión completa de las relaciones filogenéticas entre especies del género *Phytophthora* y oomycetes, usando técnicas moleculares recomendamos

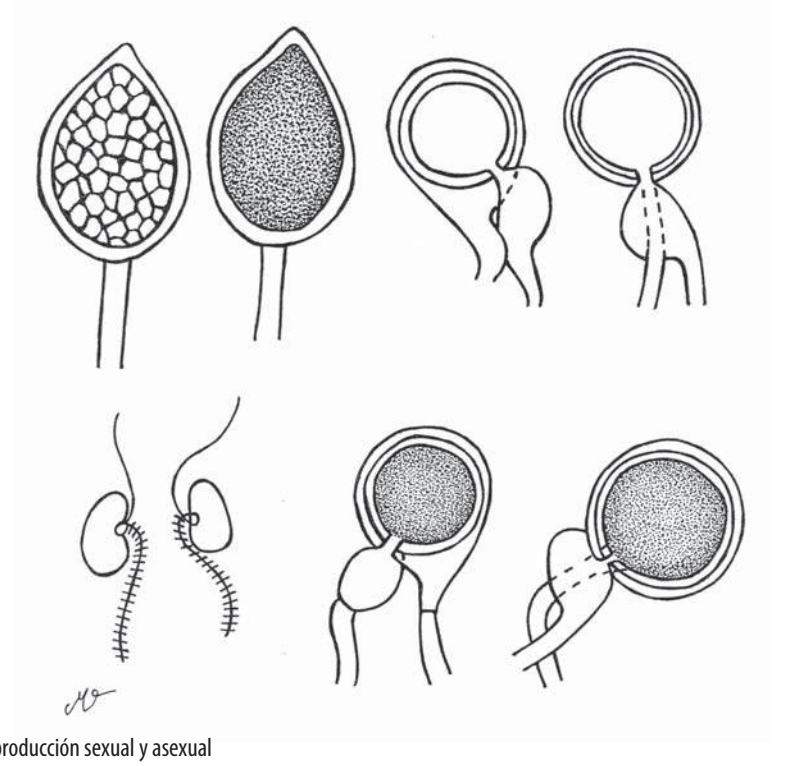


Fig. 15.7. *Phytophthora* sp. reproducción sexual y asexual
Esquema: Marleny Vargas

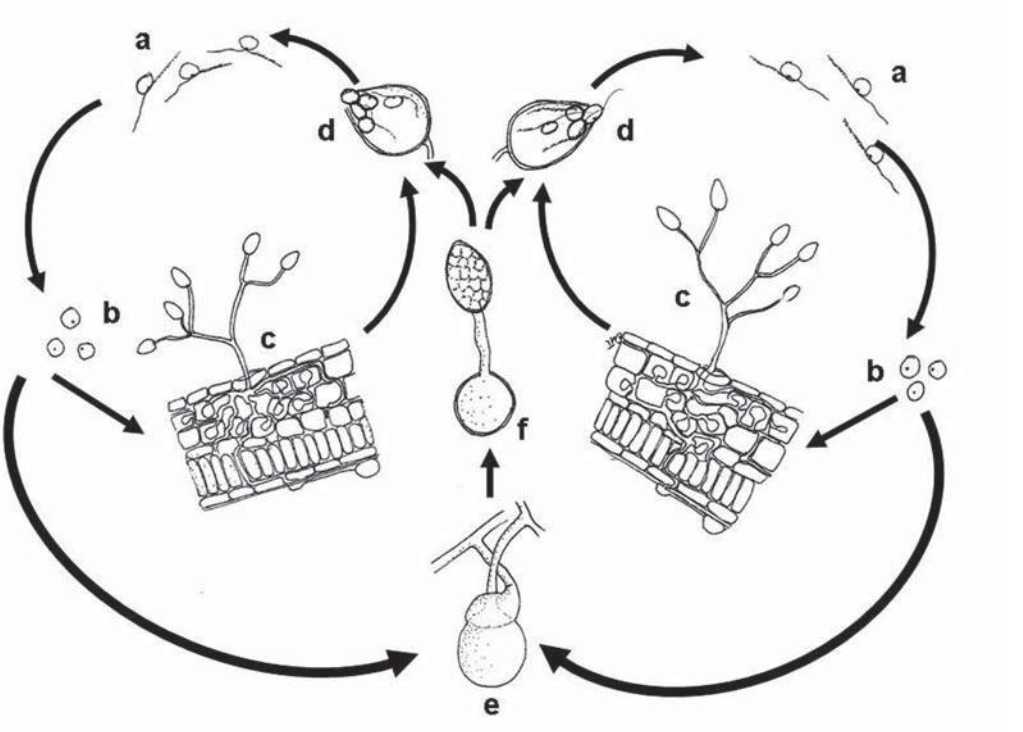


Fig. 15.8. Ciclo de vida de *Phytophthora infestans*. a) zoosporas, b) quistes, c) esporangióforo emergiendo de material vegetal, d) zoosporangio liberando zoosporas, e) oogonio y anteridio, f) germinación de la oospora por producción de zoosporangio
Esquema: Edgar Medina

la lectura de Cooke *et al*. (2000), Martin & Tooley (2003), Kroon *et al.* (2004) y Blair *et al.* (2008). Algunas de las especies más importantes y las enfermedades que ocasionan se mencionan a continuación:

Phytophthora infestans (Mont.) de Bary (figs. 15.7 y 15.8), causa la gota de la papa o tizón tardío de la papa, que se manifiesta como lesiones marrón-negro en tejido foliar y tallo. Esta enfermedad es la más devastadora del cultivo de la papa en todo el mundo, y fue la responsable de la hambruna irlandesa a finales del siglo XIX. Se presenta generalmente en zonas altas de las regiones tropicales donde las condiciones de humedad y temperatura le son propicias y en Estados Unidos, Canadá y el sur de China (Agrios, 2005). Esta especie es destructiva en otras plantas de la familia Solanaceae, como papa criolla (*S. phureja*), tomate de mesa (*S. lycopersicum*), tomate de árbol (*S. betaceum*), berenjena (*S. melongena*), lulo (*S. quitoense*) y uchuva (*Physalis peruviana*), cuyo primer reporte se realizó en nuestro país (Vargas *et al*., 2007). De igual forma, este patógeno puede atacar a representantes silvestres de esta familia, entre ellos miembros de la sección *Anarrhichomenum* y recientemente en Colombia se reportó por primera vez este patógeno en una solanácea silvestre *Solanum viarum* (Cárdenas *et al*., 2011b). Este patógeno es heterotálico y se requiere de la presencia de los dos tipos de apareamiento A1 y A2 para que ocurra reproducción sexual. En Colombia no se ha reportado reproducción sexual del patógeno pero el hallazgo del tipo de apareamiento A2 (Vargas *et al*., 2009) abrió la posibilidad de recombinación sexual en las poblaciones del patógeno y el riesgo de un aumento de diversidad en las mismas. Sin embargo, después de realizado un análisis poblacional de aislamientos de *P. infestans* en las principales regiones productoras de papa del país, empleando marcadores moleculares tanto nucleares como mitocondriales, se sabe que el patógeno se sigue reproduciendo de forma clonal (Vargas *et al*., 2009; Cárdenas *et al*., 2011a).

Phytophthora cinnamomi Rands, causa pudrición de raíces de aguacate, piña y otros árboles. En Australia se introdujo esta especie accidentalmente en los años veinte y en este país afecta más de 2000 plantas de diferentes especies. En Europa, Argentina, Chile y Estados Unidos se ha reportado como destructor de algunos árboles de la familia Fagaceae (Agrios, 2005; Kroon *et al.,* 2004).

Phytophthora nicotianae Breda de Haan (= *P. parasitica* Dastur). Este organismo causa pudriciones de corona, tallo o tronco y marchitamiento foliar en cítricos y un amplio rango de hospederos, pudrición marrón en frutas, diferentes tipos de lesiones en plantas ornamentales, pata negra o prieta del tabaco y la gomosis en cítricos (Erwin & Ribeiro, 1996).

Phytophthora palmivora (E.J. Butler) E.J. Butler causa la pudrición del cogollo del cocotero, pudrición de la mazorca del cacao, pudrición del corazón y de la raíz de la piña, pudrición de corona y de la raíz de cítricos, pudrición blanda y chancro en tallos de papaya. En India se ha reportado en marañón causando volcamiento de las semillas (Erwin & Ribeiro, 1996).

Phytophthora sojae Kaufman & Gerdeman, en Estados Unidos y Canadá se han reportado grandes pérdidas en los cultivos de soya, su hospedero primario, causando pudrición en tallos y raíces (Erwin & Ribeiro, 1996).

Orden **Pythiales**

Los organismos de este orden propuesto por Dick *et al.* en 1984, se caracterizan por poseer talo micelial o seudomicelial. La reproducción asexual ocurre por esporogénesis intraesporangial o extraesporangial en una vesícula; los zoosporangios pueden ser terminales o secuenciales; los esporangióforos son poco diferenciados. La reproducción sexual se realiza por medio de la formación de oogonio de pared delgada y oosporas de pared lisa usualmente únicas, apleróticas o casi pleróticas. El periplasma está ausente o es mínimo y no persiste. Estos organismos presentan distribución mundial (Kirk *et al.,* 2008).

Según Kirk *et al.* (2008), este orden comprende dos familias: **Phytiaceae** y Pythiogetonaceae.

Familia **Pythiaceae**

En esta familia se ubican microorganismos acuáticos, anfibios y terrestres, muchos de los cuales causan enfermedades en plantas de gran importancia económica. Los microorganismos de este grupo se caracterizan por presentar micelio bien desarrollado, haustorio en algunas especies, esporangios que germinan liberando directamente las zoosporas o formando un tubo de descarga que forma una vesícula donde se diferencian las zoosporas (Alexopoulos *et al.,* 1996).

Se cree que poseen un mecanismo de regulación hormonal de la reproducción sexual, parecido al del género *Achlya*, pero aún no ha sido descrito. Se debe tener en cuenta que las hormonas involucradas en este tipo de control son esteroles y que estos hongos no pueden sintetizarlos sino a partir de una fuente preexistente. De ahí que requieran de esta fuente para realizar la reproducción sexual.

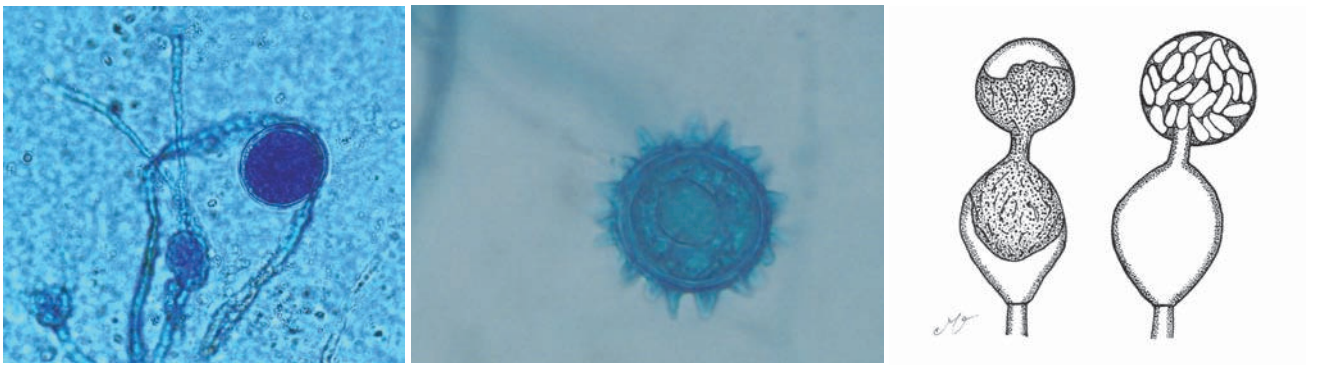


Fig. 15.9. *Pythium* s.l.: reproducción sexual (izq. y centro); reproducción asexual (der.)
Fotografías: Catalina Botero. *Esquema:* Marleny Vargas

En esta familia se clasifican siete géneros de los cuales trataremos ***Pythium*** *s.l.* Pringsheim, por ser patógeno de plantas y *Lagenidium giganteum* Couch patógeno de larvas de mosquitos.

Género ***Pythium*** Pringsh **s.l.**

Estos microorganismos son muy comunes en suelos cultivados y su distribución es mundial. Presentan micelio hialino, cenocítico. Las principales características en la fase asexual son esporangios que pueden ser globosos o filamentosos y que forman tubo de descarga y vesícula donde se diferencian las zoosporas. Éstas son biflageladas reniformes que nadan, se enquistan y luego germinan. Las características de la fase sexual son formación de oogonio, anteridio y una sola oospora. Dentro del hospedero el micelio es cenocítico, con contenidos citoplásmicos granulares y puede ser intercelular e intracelular. No presentan haustorios. Estos microorganismos en su mayoría son homotálicos (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007; Van der Plaäts-Niterink, 1981) (fig. 15.9).

El género comprende varias especies entre las cuales se destacan *Globisporangium debaryanum* (R. Hesse) Uzuhashi, Tojo & Kakish (*Pythium debaryanum* Hesse) (fig. 15.10) que causa el volcamiento de las plántulas y la pudrición de semillas causando que se ablanden, se tornen de color marrón y finalmente se desintegren. En cereales y pastos *Pythium* s.l. ocasiona el tizón en raíces, plántulas y plantas jóvenes, causando su muerte (Agrios , 2005). *Pythium insidiosum* De Cock, Mend., Padhye, Ajello & Kaufman, causa pitiosis en animales vertebrados tales como los caballos, el ganado, los perros y en el hombre como oportunista.

Recientemente la filogenia del género *Pythium* s.l. fue revisada y el género fue subdividido en cinco géneros:

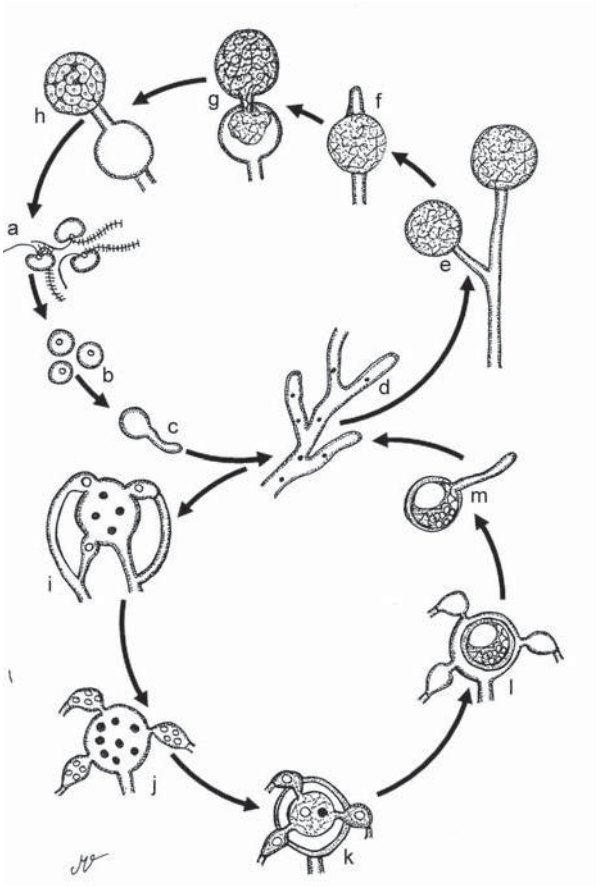


Fig. 15.10. Ciclo de vida de *Globisporangium debarianum*. a) zoosporas, b) quistes, c) germinación de quiste, d) talo, e) zoosporangios, f) zoosporangio con tubo de descarga, g) formación de vesícula de descarga, h) vesícula de descarga madura, i) oogonio y anteridio, j) meiosis, k) plasmogamia, l)oospora, m) germinación de la oospora
Esquema: Marleny Vargas

Pythium, Ovatisporangium Uzuhashi, Tojo & Kakish, *Pilasporangium* Uzuhashi, Tojo & Kakish, *Globisporangium* Uzuhashi, Tojo & Kakish, *Elongisporangium* Uzuhashi, Tojo & Kakish (Uzuhashi, 2010).

Género ***Lagenidium*** Couch

Este género inicialmente clasificado dentro del orden Lagenidiales comprendía un grupo bastante heterogéneo de microorganismos parásitos de algas de agua dulce o salada, de mohos, de plantas vasculares o de rotíferos y sus huevos (Saparrow, 1960; Cook *et al.,* 2001). Según Dick (2001*b*) de acuerdo con las diferencias de los gametangios y al rango de hospederos, el género *Lagenidium s. s.* se reduciría a una sola especie *L. giganteum* Couch. Actualmente el *Index Fungorum* acepta 19 especies de las cuales 18 tienen como hospedero algas de agua dulce y *L. giganteum,* parásito de larvas de insectos de agua dulce.

Los integrantes del género se caracterizan por la presencia de talos endobióticos y monocéntricos (unicelulares o formado por micelio que se fragmenta en cuerpos hifales cortos y tubulares), reproducción sexual por copulación gametangial con o sin tubo de fertilización, formación de oospora de pared gruesa y en algunos casos formación de zoosporangios con tubo de descarga y vesícula.

Es importante destacar que *L. giganteum* ha sido utilizado en control biológico de larvas de mosquito (fig. 15.11).

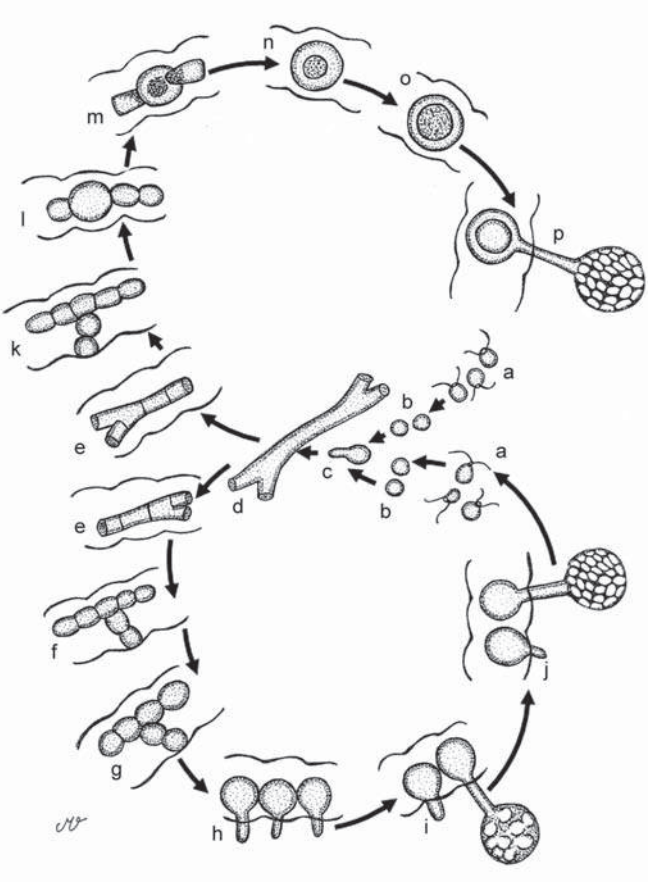


Fig. 15.11. Ciclo de vida de *Lagenidium giganteum*. a) zoosporas, b) quistes, c) germinación del quiste, d) talo, e) talo en el interior del hospedero, f) fragmentación del talo, g) formación de cuerpos hifales, h) zoosporangios, i) formación de vesícula, j) formación de zoosporas, k) y l) diferenciación de oogonio y anteridio, m) plasmogamia, n) cariogamia, o) oospora, p) germinación de la oospora
Esquema: Marleny Vargas

Orden **Saprolegniales**

Este orden comprende los denominados mohos acuáticos, ampliamente distribuidos en la naturaleza y algunos de los cuales pueden ser patógenos de plantas y animales. Estos microorganismos se caracterizan por poseer micelio abundante cenocítico, ramificado y de diámetro variable (Hulvey *et al*., 2007).

La principal característica de la fase asexual es la formación de zoosporangios cilíndricos terminales con proliferación interna o lateral. Los zoosporangios permanecen unidos a la hifa después de la liberación de las zoosporas, las cuales pueden ser primarias o secundarias. Sólo en el orden Saprolegniales se encuentran especies que pueden producir los dos tipos de zoosporas, primaria y secundaria. Las especies que presentan los dos tipos de zoosporas se llaman dimórficas o diplanéticas y las que presentan un sólo tipo de zoosporas son monomórficas. Las especies de este orden pueden ser monoplanéticas, diplanéticas y poliplanéticas de acuerdo con los períodos de movilidad de las zoosporas (uno, dos o varios períodos de movilidad, respectivamente). La movilidad se da por el movimiento de los flagelos y los períodos de movilidad están separados por fases de enquistamiento. Este último se da cuando la zoospora retrae o pierde el flagelo, secretando la pared del quiste y convirtiéndose en una espora de reposo. La germinación de los quistes se puede dar por la formación de tubos de germinación y producción de un talo o por la formación de una nueva zoospora que emerge del quiste. Otra forma de reproducción asexual de algunos organismos de este orden es por la producción de yemas también llamadas clamidosporas que son segmentos con citoplasma denso y delimitados por una pared dentro de la hifa, pueden formarse en cadenas o solitarias; estas estructuras pueden germinar produciendo nuevas hifas o esporangios (Alexopoulos *et al*., 1996; Johnson *et al*., 2002; Ulloa & Hanlin, 2006; Webster & Weber, 2007).

Kirk *et al.* (2008) incluyen dos familias en este orden: **Saprolegniaceae** y **Leptolegniaceae**, trataremos las dos.

Familia **Saprolegniaceae**

Los miembros de esta familia son eucárpicos, homotálicos o heterotálicos y pueden presentar clamidosporas. Es de notar la gran diversidad de zoosporangios que muestran los organismos de esta familia. En el género *Saprolegnia* Nees se encuentran zoosporangios fusiformes o cilíndricos, presentando proliferación interna y ocasionalmente de manera simpodial (fig. 15.12). En el género *Achlya* los esporangios son fusiformes, naviculados, cilíndricos o clavados; con proliferación lateral presenta producción de zoosporas primarias que al salir se enquistan quedando agrupadas por varias horas en el orificio de salida del zoosporangio y posteriormente los quistes flotan libremente y germinan produciendo las zoosporas secundarias, que nadan alejándose del zoosporangio. El género *Thraustotheca* Humphrey se caracteriza por tener esporangios cortos, ampliamente clavados, con proliferación lateral, dentro de los cuales las esporas se enquistan. Luego la pared se disuelve y los quistes al germinar liberan esporas secundarias. El género *Dyctyuchus* Leitg. presenta zoosporangios cilíndricos a clavados con proliferación lateral; las esporas se enquistan dentro del zoosporangio y emergen de los quistes de manera individual dejando el zoosporangio vacío con el interior en forma de red, éste usualmente se desprende del micelio y flota libremente (fig. 15.13) (Seymour, 1970; Johnson *et al.,* 2002).

Las características de la fase sexual son reproducción por contacto gametangial, los oogonios usualmente globosos y terminales con oosferas uninucleadas en el interior, los anteridios multinucleados con tubos de fertilización, las oosporas con ooplasto y reserva de grasa. La oospora germina, forma un tubo germinal al final del cual generalmente produce un zoosporangio típico. Los organismos de esta familia son principalmente homotálicos con algunas excepciones como *Achlya ambisexualis* (Johnson *et al.,* 2002; Webster & Weber, 2007).

Esta familia comprende 19 géneros (Kirk *et al*., 2008), algunos de los cuales son: *Achlya*, *Saprolegnia* (fig. 15.12), *Dyctyuchus* (fig. 15.13), *Thraustotheca*, *Aplanes* de Bary, *Geolegnia* Coker y *Brevilegnia* Coker & Couch (Seymour, 1970).

Familia **Leptolegniaceae**

Esta familia fue erigida por Dick *et al.* (1999). Los microorganismos ubicados en ella son parásitos o saprótrofos en plantas, animales u hongos. Presentan micelio filamentoso con hifas no septadas de 15 a 25 µm. La reproducción asexual es por zoosporangios que surgen de hifas diferenciadas o no, con proliferación basípeta y raramente proliferación interna. La zoosporogénesis es intraesporangial pero a menudo no se completa antes de la descarga de las zoosporas. Las zoosporas están unidas por filamentos protoplásmicos durante la descarga. El oogonio presenta paredes lisas y a veces es papilado, a menudo presenta una sola oospora aplerótica o raramente plerótica; el anteridio puede estar presente o ausente; la oospora presenta ooplasto semisólido con pocas inclusiones granulares, a menudo confinadas a la periferia del ooplasto.

En esta familia se ubican los géneros *Aphanomyces* de Bary, *Leptolegnia* de Bary y *Plectospira* Drechsler, de los cuales trataremos el género *Aphanomyces*.

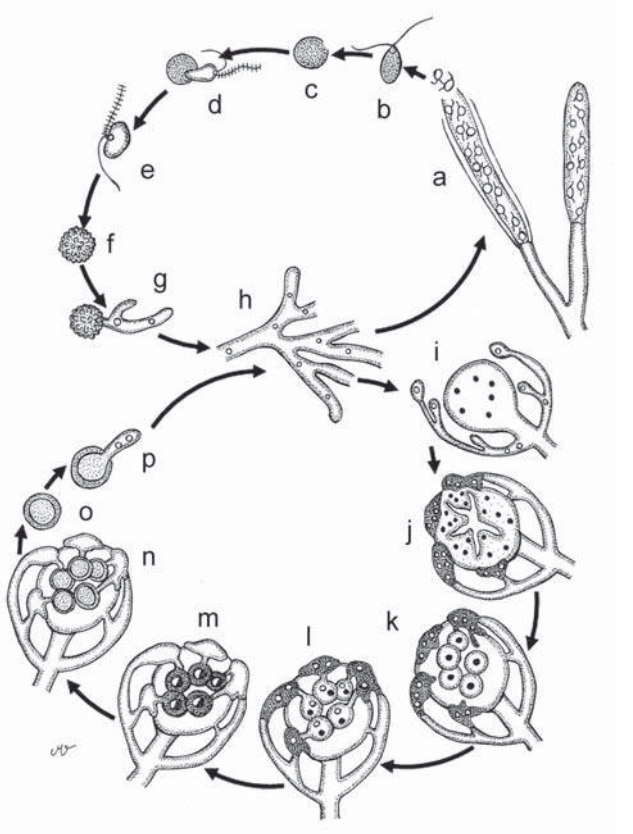


Fig. 15.12. Ciclo de vida de *Saprolegnia* sp. a) zoosporangio, b) zoosporas primarias, c) quiste, d) germinación del quiste, e) zoosporas secundarias, f) quiste, g) germinación del quiste, h) talo, i) producción de gametangios, j) meiosis, k) oosferas, l) plasmogamia, m) cariogamia, n) producción de oosporas, o) oosporas, p) germinación
Esquema: Marleny Vargas

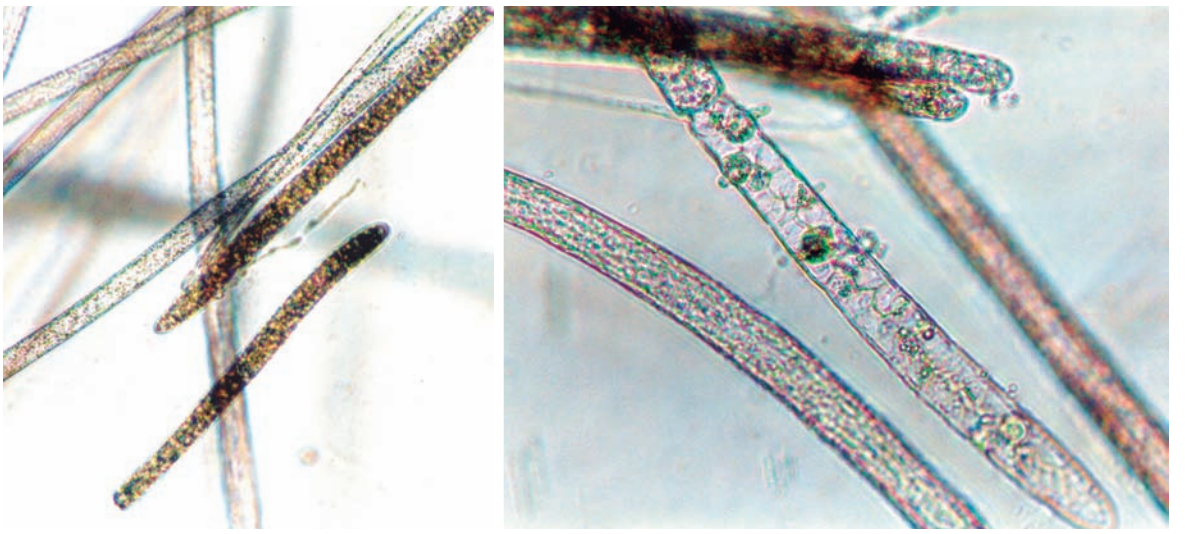


Fig. 15.13. Zoosporangio de *Dyctyuchus* sp.
Fotografías: LAMFU

Género ***Aphanomyces*** de Bary

En este género los esporangios son filamentosos con un diámetro idéntico al de las hifas vegetativas. Las zoosporas son dimórficas ya que las esporas primarias que se encuentran en una sola fila en el esporangio emergen, se agrupan a la salida en esferas o formas irregulares y se enquistan. Los quistes liberarán las esporas secundarias biflageladas y reniformes (Johnson *et al.,* 2002).

Las especies clasificadas en este género pueden ser saprótrofos o parásitos de plantas y animales. *Aphanomyces cochlioides* Dreschler y *A. euteiches* Dreschler causan pudrición en raíces de remolacha azucarera y de plantas de la familia Fabaceae, respectivamente. *A. astaci* Schikora infecta cangrejos de río, *A. invadans* David & Kirk y *A. piscicida* Hatai que infectan un amplio rango de peces de agua dulce y de estuario, en su hábitat natural y en criaderos. *A. helicoides* es saprótrofa, sin embargo, se ha reportado como patógena oportunista sin especificidad de hospedero (Dieguez-Urebeondo *et al.,* 2009).

FILO **HYPHOCHYTRIOMYCOTA**

El filo Hyphochytriomycota comprende un grupo pequeño de organismos que presentan una morfología muy similar a la de los Chytridiomycota pero una gran diversidad entre las especies del grupo. Los hongos de este filo son acuáticos o terrestres (suelo), saprótrofos en desechos de plantas o insectos y parásitos de algas y otros hongos. Presentan distribución mundial. Se caracterizan por poseer zoosporas con un sólo flagelo anterior en pluma, en la reproducción asexual forman zoosporangios inoperculados y la reproducción sexual no ha sido demostrada totalmente en especie alguna. La pared celular en *Hyphochytrium catenoides* Karling y *Rhizidiomyces apophysatus* Zopf está compuesta de quitina y celulosa; este carácter no es diagnóstico del filo (Alexopoulos *et al.,* 1996; Fuller, 2001; Kirk *et al.,* 2008).

Es importante destacar que el talo de los Hyphochytriomycota ha tenido evolución paralela al de los Chytridiomycota, por lo cual se emplea la misma terminología que para describir a los Chytridiomycota: holocárpicos y eucárpicos, endobióticos y epibióticos, monocéntricos y policéntricos (Fuller, 2001).

El filo está constituido por un sólo orden Hyphochytriales, dos familias **Hyphochytriaceae** y **Rhizidiomycetaceae** que se diferencian por la morfología del talo maduro, seis géneros y alrededor de 24 especies (Kirk *et al.,* 2008). La familia Hyphochytriaceae presenta talo eucárpico y policéntrico y está representada por *Hyphochytrium catenoides,* parásito débil y saprótrofo en tricomas y células parenquimatosas de *Zea mays* y en internudos de las algas *Chara* y *Nitella* (Karling, 1939). La familia Rhizidiomycetaceae presenta talo eucárpico y monocéntrico; está representada por *Rhizidiomyces apophysatus,* parásito de los oogonios de mohos acuáticos de la familia Saprolegniaceae, del alga *Vaucheria* y también se ha encontrado en suelo y en polen de pino (fig. 15.14) (Sparrow, 1960).

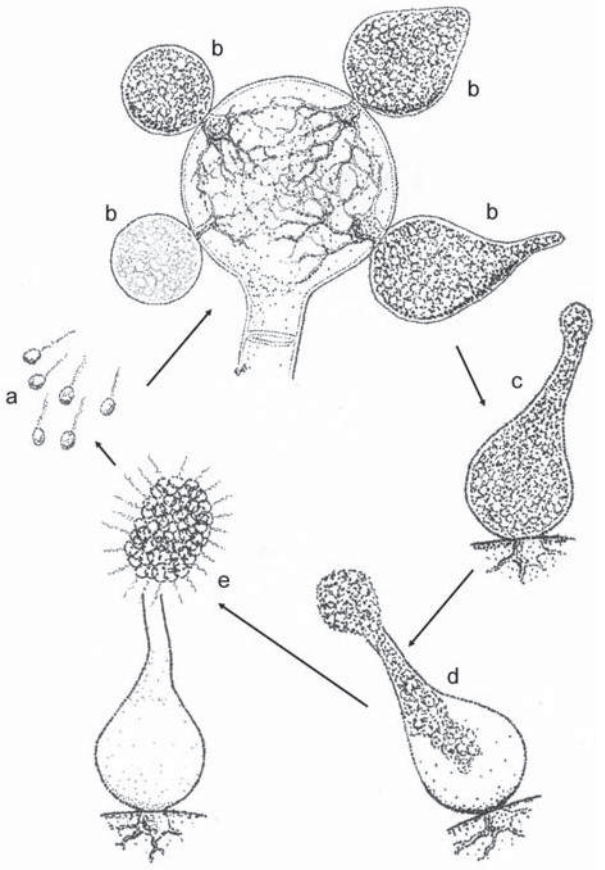


Fig. 15.14. Ciclo de vida de *Rhizidiomyces apophysatus*. a) zoosporas, b)oogonio del hospedero infectado, c) esporangio con tubo de descarga, d) papila de descarga, e) masa de zoosporas liberadas
Esquema: Marleny Vargas

BIBLIOGRAFÍA

Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology. 5th ed. Elsevier Academic Press, Boston, U.S.A.

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims & M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York, U.S.A.

Bisby, F.A, Y.R Roskov, T.M Orrell, D. Nicolson, L.E. Paglinawan, N. Bailly, P.M. Kirk P.M., T. Bourgoin, G. Baillargeon. 2009. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2009 Annual Checklist. Disponible en: www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2009/. Species 2000: Reading, UK.

Blair, J. E., M. D. Coffey, S-Y. Park, D. M. Geiser & S. Kang. 2008. A multi-locus phylogeny for *Phytophthora* utilizing markers derived from complete pathogen genomes. Fungal Genetics and Biology, 45: 266-277.

Borrás-Hidalgo, Thomma, B. P. H. J., Silva, Y., Chacón, O., Pujol, M. 2010. Tobacco blue mould disease caused by *Peronospora hyoscyami* f. sp. *tabacina*. Molecular Plant Pathology, 11: 13–18. doi: 10.1111/j.1364-3703.2009.00569.

Burki, F., K. Shalchian-Tabrizi, M. Minge, Å. Skjæveland, S. I. Nikolaev, K. S. Jakobsen & J. Pawlowsky. 2007. Phylogenomics reshuffles the Eukaryotic supergroups. PLoS ONE, 2: e790. doi:10.1371/journal.pone.0000790.

Cárdenas, M., A. Grajales, R. Sierra, A. Rojas, M. Garavito, G. Lozano, A. González-Almario, A. Vargas, M. Marín, G. Fermín, L. E Lagos, N. J Grünwald, A. Bernal, C. Salazar and Silvia Restrepo. 2011a. Genetic diversity of *Phytophthora infestans* in the Northern Andean region. BMC Genetics, 12:23.

—, E. Medina, J. Tabima, A. Vargas, C. Lopera, A. Bernal, S. Restrepo. 2011b. First Report of *Phytophthora infestans* Causing Late Blight on *Solanum viarum* in Colombia**.** Plant Disease, 95(7):875-875.

Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 73: 203-266.

—. 1981. Eukaryotic kingdoms, seven or nine? BioSystems, 14: 461-481.

—. & E. Chao. 2006. Phylogeny and megasystematics of phagotrophic heterokonts (Kingdom Chromista). Journal of Molecular Evolution, 62:388-420.

—, M. T. E. Allsopp & E. Chao. 1994. Chimeric conundra: Are nucleomorphs and chromists monophyletic or polyphyletic? Proceedings of the National Academy of Science, 91: 11368-11372.

Cook, K. L, D. S. Hudspeth & M. E. Hudspeth. 2001. A cox2 phylogeny of representative marine peronosporomycetes (Oomycetes). Nova Hedwingia, 122: 231-243.

Cooke, D. E., L. A. Drenth, J. M. Duncan, G. Wagels & C. M. Brasier. 2000. A molecular phylogeny of *Phytophthora* and related Oomycetes. Fungal Genetics and Biology, 30: 17-32.

Dick, M. W. 2001*a*. Straminipilous fungi. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. Norwell, U.S.A.

—. 2001*b*. The Peronosporomycetes. Pp. 39-72. *En:* McLaughlin D.J., E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (Eds.) The Mycota. Vol. VIIA. Systematics and evolution. Springer, New York, U.S.A.

—, M. C. Vick, J. G. Gibbings, T. Hedderson & C. C. López. 1999. 18S rDNA for species of *Leptolegnia* and other Peronosporomycetes: justification for the subclass taxa Saprolegniomycetidae and Peronosporomycetidae and division of the Saprolegniaceae *sensu lato* into the Leptolegniaceae and Saprolegniaceae. Mycological Research, 103: 1119-1125.

Dieguez-Urebeondo, J., M. A García, L. Serenius, E. Kosuvicova, I. Ballesteros, C. Windels, J. Weiland, H. Kator, K. Söderhäll & M.

P. Martin. 2009. Phylogenetic relationships among plant and animal parasites, and saprotrophs in *Aphanomyces* (Oomycetes). Fungal Genetics and Biology, 46: 365-376.

Dolan, T. & M. Fuller. 1978. *Apodachlya*. Pp. 87. *En*: Fuller M. (Ed.). Lower fungi in the Laboratory. Department of Botany, University of Georgia (Athens), U.S.A.

Erwin, D. C & O. K. Ribeiro. 1996. *Phytophthora*, diseases worldwide. APS Press, Minnesota, U.S.A.

Fuller, M, S. 2001. Hyphochytriomycota. Pp. 73-91. *En:* McLaughlin D.J., E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (Eds.). The Mycota. Vol. VIIA. Systematics and evolution. Springer, New York, U.S.A.

Gallegly, M. E. & C. Hong. 2008. *Phytophthora*, identifying species by morphology and DNA fingerprints. APS Press, Minnesota, U.S.A.

Gleason, F. 1978 *Leptomitus lacteus*. Pp. 85. *En*: Fuller, M. (Ed.). Lower fungi in the Laboratory. Department of Botany, University of Georgia, Athens, U.S.A.

Heller, A. & Thines, M. 2009. Evidence of the importance of enzymatic digestion of epidermal walls during subepidermal sporulation and pustule opening in white blister rusts (Albuginaceae). Mycological Research, 113: 657-667.

Holloway, S. A. & I. B. Heath. 1977. An ultrastructural analysis of the changes in organelle arrangement and structure between the various spore types of *Saprolegnia*. Canadial Journal of Botany, 55: 1328-1339.

Hulvey, J. P., D. E. Padgett & J. C. Bailey. 2007. Species boundaries within *Saprolegnia* (Saprolegniales, Oomycota) based on morphological and DNA sequence data. Mycologia, 99:421-429.

Hudspeth, D.S., D. Stenger & M.E.S. Hudspeth. 2003. A COX2 phylogenetic hypothesis of the downy mildews and white rusts. Fungal Diversity, 13: 47-57.

Johnson T.W, Jr., R. L. Seymour & D. E. Padgett. 2002. Biology and Systematics of the Saprolegniaceae. [Consultado: 12 de febrero de 2010]. Disponible en: http://www.uncw.edu/people/padgett.

Karling, J. S. 1939. A new fungus with anteriorly uniciliate zoospores *Hyphochytirum catenoides.* American Journal of Botany, 26: 512-519.

Kirk, P. M, P.F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th ed.. CABI Publishing. U.K.

Kroon, L. P. N. M., F. T. Bakker, G. B van den Bosch, P. J. Bonants & W. G. Flier. 2004. Phylogenetic analysis of *Phytophthora* species based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. Fungal Genetics and Biology, 41: 766-782.

Lee, H. & J. Aronson. 1975. Composition of cellulin, the unique chitin-glucan granules of the fungus, *Apodachlya* sp. Archives in Microbiology, 102: 203-208.

Martin, F. N. & P. W. Tooley. 2003. Phylogenetic relationships among *Phytophthora* species inferred from sequence analysis of mitochondrially encoded cytochrome oxidase I and II genes. Mycologia, 95: 269-284.

Michalski, C. J. 1978. Protein synthesis during hormone stimulation in the aquatic fungus, *Achlya*. Biochemical and Biophysical Research Communications, 84: 417-427.

Planes, S. 1994. Plagas del Campo. Grupo Mundi-Prensa. Madrid, España.

Raper, J. R. 1940. Sexual Hormones in *Achlya*. II. Distance reactions, conclusive evidence for a hormonal coordinating mechanism. American Journal of Botany, 27: 162-173.

Riethmüller, A., H. Voglmayr, M. Göker, M. Weiß & F. Oberwinkler. 2002. Phylogenetic relationships of the downy mildews (Peronosporales) and related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. Mycologia, 94: 834-849.

Riisberg, I., R. J. S. Orr, R. Kluge, K. Shalchian-Tabrizi, H. A. Bowers, V. Patil, B. Edvardsen & K. S. Jakobsen. 2009. Seven Gene Phylogeny of Heterokonts. Protist, 160: 191-204.

Seymour, R. L. 1970. The genus *Saprolegnia*. Nova Hedwigia, 19: 1-124.

Shaffer, R. L. 1975. The major groups of Basidiomycetes. Mycologia, 67:1-18.

Sparrow, F. K. 1960. Aquatic Phycomycetes. 2nd ed. The University of Michigan Press. Michigan, U.S.A.

Thines, M. & O. Spring. 2005. A revision of *Albugo* (Chromista, Peronosporomycetidae). Mycotaxon, 92: 443-458.

Ulloa, M. & R. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, St. Paul, Minnesota, U.S.A.

Uzuhashi, S., M. Tojo, & M. Kakishima. 2010. Phylogeny of the genus *Pythium* and description of new genera. Mycoscience, 51:337-3665.

Van der Plaäts-Nitering, A. J. 1981. Monograph of the genus *Pythium*. Studies in Mycology, 21: 1-242.

Vargas, A. M., A. Correa, D. C. Lozano, A. González, A. J. Bernal, S. Restrepo & P. Jiménez. 2007. First report of late blight caused by *Phytophthora infestans* on cape gooseberry (*Physalis peruviana*) in Colombia. Plant Dis. 91:464.

Vargas, A. M., L. M. Quesada Ocampo, M. C. Céspedes, N. Carreño, A. González, A. Rojas, A. P. Zuluaga, K. Myers, W. E. Fry, P. Jiménez, A. J. Bernal & Restrepo, S. 2009. Characterization of *Phytophthora infestans* populations in Colombia: First report of the A2 mating type. Phytopathology 99:82-88.

Webster J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. Third Edition. Cambridge University Press. New York, U.S.A.

CAPÍTULO
16

REINO **PROTOZOA.** GRUPOS **"EUMYCETOZOA"** Y **"CERCOZOA"**

INTRODUCCIÓN

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

FILO MYXOMYCOTA

FILO PLASMODIOPHOROMYCOTA



INTRODUCCIÓN

Según la décima edición del diccionario de los hongos (Kirk *et al.,* 2008), los organismos tradicionalmente estudiados como hongos se clasifican en tres reinos: Hongos, Straminipila o Chromista y Protozoa. En este capítulo trataremos los mohos mucilaginosos plasmodiales verdaderos, los celulares y los intracelulares, ubicados en el reino Protozoa o en el grupo "Protista" (término usado por algunos autores) (Scamardella, 1999).

Una gran variedad de términos se ha usado desde la invención del microscopio para definir el grupo de organismos que trataremos en este capítulo. Se consideraron microorganismos "inferiores" y así fueron nombrados a mediados del siglo XIX. En 1820 George Goldfuss introduce el término Protozoa para delimitar los microorganismos llamados "animales primitivos"; más adelante Hogg, en 1860, utiliza el término "Protoctista" para incluir los organismos microscópicos o "seres orgánicos primarios", que comparten características con plantas y animales. En 1866, Ernst Haeckel propone el grupo "Protista" que comprende los organismos "ancestrales" o "intermedios" entre plantas y animales. Whittaker (1969) propone un sistema de clasificación basado en cinco reinos, ubicando a los organismos unicelulares como protistas dentro de los Eucariontes. Más adelante, John Corliss, basado en la ausencia de diferenciación de tejidos funcionales, separa a los protistas de los demás grupos (plantas, animales y hongos) y acuña el término Protista por su simpleza etimológica (Scamardella, 1999).

A finales de los años noventa mediante el uso de técnicas moleculares, varios investigadores proponen diferentes sistemas de clasificación. Carl Woesse usó el gen 16S rRNA, para refutar la división dicótoma de los seres vivos en Procariontes y Eucariontes y propone tres dominios principales: Archaea, Bacteria y Eucaria. Cavalier-Smith (2003) plantea que el grupo Protista, de carácter polifilético, no puede ser tratado como reino, debido a que los organismos tradicionalmente ubicados en este grupo también están presentes en otros reinos (Animales, Hongos, Plantas y Chromista). Recientemente, Adl *et al.* (2005) plantean una clasificación general de los Eucariontes basada en seis grandes grupos: Opisthokonta, Amoebozoa (donde se ubica el filo Eumycetozoa), Rhizaria (donde se ubica el filo Cercozoa), Archaeplastida, Chromalveolata y Excavata. Además, plantean que la clasificación Protozoa y Protista es ambigua y no debería usarse por la confusión que genera. Sin embargo, en la

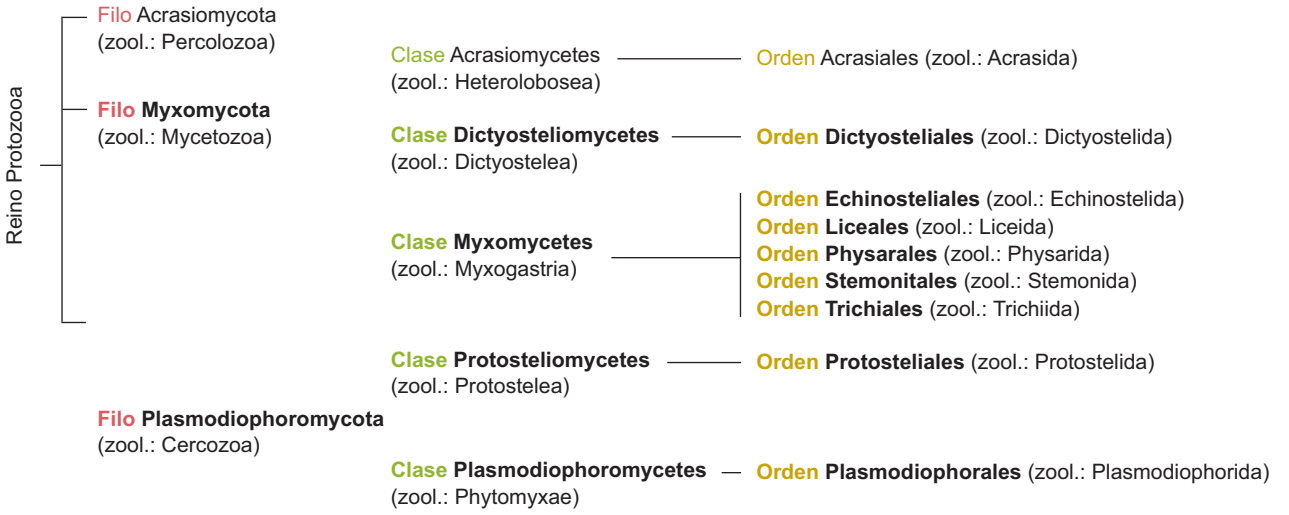


Fig. 16.1. Clasificación taxonómica de los organismos tradicionalmente estudiados como hongos del reino Protozoa

décima edición del diccionario de los hongos se sigue utilizando el término Protozoa con rango taxonómico de reino (Kirk *et al.,* 2008).

CLASIFICACIÓN **TAXONÓMICA**

Teniendo en cuenta el desarrollo histórico y moderno de la clasificación de los seres vivos y más específicamente del grupo tradicional "Protozoa", (como está titulado este capítulo), usaremos la clasificación más reciente (Adl *et al*., 2005 y Kirk *et al*., 2008) y la lista anual del catálogo de la vida (Bisby *et al.,* 2009) para nombrar los grupos de organismos que se han estudiado junto con los Hongos. Los taxa que trataremos están señalados en negrilla. La figura 16.1 muestra la clasificación taxonómica del reino Protozoa, hasta la categoría de orden.

Es importante anotar que la comunidad científica que estudia estos grupos adopta las terminaciones usadas en zoología o en botánica para nombrar los taxa.

FILO **MYXOMYCOTA** (ZOOL.: MYCETOZOA)

Este filo comprende tres clases: los mohos mucilaginosos verdaderos (**Myxomycetes**), los mohos mucilaginosos celulares (**Dictyosteliomycetes**) y los mohos mucilaginosos microscópicos plasmodiales y celulares (**Protosteliomycetes**) (Baldauf & Doolittle, 1997; Kirk *et al.,* 2001; Kirk *et al.,* 2008).

Estos organismos son fagótrofos, presentan cuerpos fructíferos productores de esporas, las cuales al germinar forman amebas de varios tipos. Las amebas presentan seudópodos filiformes, mitocondrias con crestas tubulares, pueden presentar uno o dos cinetosomas con al menos dos raíces microtubulares en las fibrillas dorsales del cinetosoma anterior; la pared de las esporas puede ser celulósica o quitinosa. En el ciclo de vida se pueden presentar células nadadoras uninucleadas y flageladas, amebas uninucleadas, amebas multinucleadas (2-10 núcleos) no flageladas, plasmodios multinucleados diploides (>10^7 núcleos) o seudoplasmodios. La parte aérea del cuerpo fructífero, en mixomycetes y protostélidos, es un esporocarpo que surge de un plasmodio y en dictiostélidos es un sorocarpo que se desarrolla de un agregado de células ameboides o de un seudoplasmodio (Cavalier-Smith, 1993; Adl *et al.,* 2005; Webster & Weber, 2007).

Clase **Dictyosteliomycetes** (zool.: Dictyostelea)

Los organismos pertenecientes a esta clase se denominan mohos mucilaginosos celulares y están presentes comúnmente en suelo, material vegetal o fúngico en descomposición, o creciendo sobre excrementos. Están

ampliamente distribuidos en todo el mundo, desde los desiertos hasta las regiones árticas. En el laboratorio se han aislado en agar infusión de heno con bacterias como fuente de nutrientes (*Escherichia coli*, *Enterobacter aerogenes*, entre otras) (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Estos mohos mucilaginosos celulares se caracterizan por presentar una fase somática trófica. En esta fase, una ameba haploide de vida libre que posee seudópodos filiformes, en algunos casos lobópodos, se alimenta engolfando bacterias. En la fase de reproducción se forman seudoplasmodios (agregados de amebas) llamados **grex** o babosas que no poseen flagelos (Ulloa & Hanlin, 2000; Webster & Weber, 2007).

Según Kirk *et al.* (2008) en esta clase se ubica el orden Dictyosteliales con dos familias, Actyosteliaceae y **Dictyosteliaceae**. Sólo trataremos la segunda.

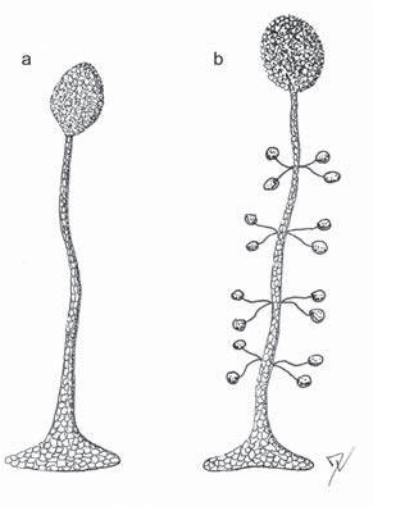


Fig. 16.2. a) *Dictyostelium discoideum* b) y *Polysphondylium*
Esquema: Natalia Vargas

Familia **Dictyosteliaceae**

La principal característica que distingue los integrantes de esta familia es la presencia de un sorocarpo con estípite celular, ausente en los organismos de la familia Actyosteliaceae. En los sorocarpos multicelulares se producen esporas oscuras y de pared delgada. Algunas especies pueden presentar reproducción sexual por formación de macroquistes y estructuras de resistencia, o microquistes cuando las condiciones no son favorables. Dentro de los géneros que nombraremos se encuentran *Dictyostelium* Bref. y *Polysphondylium* Bref., que se diferencian en la morfología del sorocarpo (fig. 16.2). En *Dictyostelium* el sorocarpo es sencillo y en *Polysphondylium* presenta verticilos con una serie de estípites secundarios donde se producen masas de esporas (Kessin, 2001; Ulloa & Hanlin, 2000; Cavender & Vadell, 2000; Webster & Weber, 2007).

Dictyostelium discoideum Raper

Es una de las especies más estudiadas dentro de las denominadas "amebas sociales". Se ha usado como organismo modelo en muchos estudios de biología celular de eucariontes especialmente en señalamiento celular, fagocitosis, diferenciación celular y evolución. El carácter más importante de este organismo es la agregación de miles de amebas haploides o mixamebas somáticas que, conservando su individualidad, forman el seudoplasmodio en respuesta a la escasez de alimento (bacterias) en el medio, desarrollando como cuerpo fructífero una estructura compleja donde ocurre diferenciación celular y morfogénesis (Kessin, 2001; Newell, 1971).

En *Dictyostelium discoideum*, la mixameba de vida libre se alimenta mediante fagocitosis y se multiplica por fisión mientras haya disponibilidad de alimento, originando una gran población de mixamebas. La división celular se interrumpe, dirigida por una ameba dentro de esta asociación, cuando se agota el alimento (bacterias) y ocurren algunos cambios a nivel metabólico como: la síntesis de proteínas nuevas (glucoproteínas) y el aumento de algunas enzimas como adelinato ciclasa y cAMP fosfodiesterasa (Alexopoulos *et al.,*1996; Kessin, 2001; Webster & Weber, 2007).

La ameba comienza a segregar pulsos de cAMP que van a ser detectados quimiotácticamente por los receptores de otras amebas, que a su vez detienen la división celular; estas últimas también liberarán pulsos de cAMP. Al ocurrir esto se forman corrientes de amebas que se dirigen hacia el centro de agregación. Las células agregadas pierden su individualidad pero no se fusionan, formando lo que se conoce como el seudoplasmodio (Kessin, 2001).

La formación de un seudoplasmodio necesita, además de la escasez de nutrientes, una población de amebas de aproximadamente 100.000 células. En su primera fase el agregado se observa como "brazos" que fluyen hacia el centro de agregación y que cubre 1 cm^2 de suelo o de la caja de petri en que esté creciendo, y eventualmente las células se apilan formando una estructura en forma de "bala". En la parte superior de esta estructura se crea un nuevo elemento llamado **ápice**, de gran importancia, pues las células que lo conforman dirigen el

comportamiento de las demás células. Bajo el control de las células del ápice, el agregado de amebas se elonga y crea una estructura erecta en forma de "dedo". En *Dictyostelium discoideum* el seudoplasmodio migra hacia una fuente de luz, de calor y un gradiente de oxígeno; en otros géneros y especies no hay migración, y el seudoplasmodio se diferencia directamente en el cuerpo fructífero (Alexopoulos *et al*., 1996; Kessin, 2001; Webster & Weber, 2007).

En las células del seudoplasmodio migrante comienza el proceso de diferenciación celular. Las células de la parte anterior, que corresponden al 20%, se denominan preestípite y las células posteriores, el 80% restante, corresponden a las preesporas. Las células preestípite son metabólicamente activas y realizan el movimiento que arrastra a las preesporas cuando el seudoplasmodio migra. Antes de ocurrir la diferenciación, ambos tipos de células son genéticamente iguales y haploides, y en ellas se encuentran los genes que regulan la expresión de preespora y preestípite (Álvarez-Curto *et al.,* 2007; Gross, 2009).

Cuando la migración cesa, el seudoplasmodio se vuelve globoso y comienza el proceso de transición a la culminación o cuerpo fructífero. Las células preestípite que quedan en la parte superior se elongan, producen celulosa y comienzan a empujar desde el interior de la masa de células hacia abajo. Cada vez más células de preestípite o pie se apilan constituyendo el estípite maduro y esto a su vez hace que las células preesporas comiencen a elevarse hacia la parte superior del estípite recién formado, donde se transformarán en esporas maduras (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007).

Antes de que las células lleguen a formar las esporas maduras ocurre la formación de la cubierta de la espora. Las vesículas de las células preesporas se fusionan con la membrana plasmática y se produce una exocitosis en respuesta a señales que provienen de células preestípite durante la culminación. La cubierta de estas esporas está constituida por galurano (polímero de galactosa y N-acetilglucosamina) y dos capas de proteínas separadas por una capa de celulosa. La pared protege las esporas de la desecación, del choque osmótico y de daños durante el paso por el tracto digestivo de animales (Kessin, 2001; Webster & Weber, 2007).

La germinación de la espora depende de la edad y ocurre después de su dispersión. Las esporas que tengan pocos días de formadas no germinarán si se dispersan en un *buffer* sin nutrientes. Aquellas esporas que permanecen en el sorocarpo por varias semanas, se autoactivan y cuando son dispersadas, germinan (Alexopoulos *et al.,* 1996; Kessin, 2001).

En el ciclo de vida de *Dictyostelium discoideum* (fig. 16.3) la formación del cuerpo fructífero se lleva a cabo mediante la reproducción asexual, sin embargo, cuando el alimento escasea, este organismo forma macroquistes como mecanismo de reproducción sexual. En la formación de macroquistes, dos amebas compatibles, respecto a su tipo de apareamiento, se fusionan para formar una célula gigante que puede alcanzar 50 µm de diámetro; la pared primaria que rodea el quiste en formación se asemeja a la cubierta mucilaginosa del seudoplasmodio. La célula gigante engolfa amebas cercanas y las encierra dentro de vacuolas llamadas **endocitos** que, a su vez, son utilizados como alimento por el cigoto del macroquiste. Dentro del macroquiste ocurre meiosis y divisiones mitóticas de los núcleos haploides; el citoplasma se segmenta progresivamente y se forman varias amebas haploides que salen del quiste rompiendo sus paredes, para comenzar nuevamente su fase somática (Erdos *et al.,* 1973; Francis, 1998; Kessin, 2001; Álvarez-Curto *et al.,* 2007).

La formación de microquistes ocurre cuando el alimento escasea o cuando existe una presión osmótica alta en el medio y consiste en una ameba que bajo ciertas condiciones, se enquista produciendo una pared rígida de celulosa. La formación del quiste no involucra quimiotaxis, ni multicelularidad y es similar a la que ocurre en otras amebas de vida libre. Este fenómeno se ha observado principalmente en la especie *Polysphondylium pallidum* Olive, pero en *D. discoideum* no se conoce (O'Day, 1973; Alexopoulos *et al.,* 1996; Kessin, 2001).

Clase **Myxomycetes** (zool.: Myxogastria)

Los organismos ubicados en esta clase son conocidos como los mohos mucilaginosos verdaderos o plasmodiales, su distribución es amplia y se encuentran fácilmente en lugares tales como bosques húmedos, frescos y sombreados pero también en hábitats diferentes como prados, cultivos de flores, troncos, etcétera, e incluso en el desierto y en regiones alpinas en el Ártico y la Antártida. Como mecanismo de dispersión, las esporas son llevadas largas distancias por insectos o en corrientes de aire y polvo (Alexopoulos *et al.,* 1996; Webster & Weber, 2007; Stephenson *et al.,* 2008*a*).

La distribución y diversidad de algunas especies está definida por las características ecológicas del microhábitat, el clima y la vegetación. Dentro de los factores que determinan su ocurrencia son la temperatura y la humedad principalmente. En el desierto se han encontrado especies asociadas a restos de material vegetal y a excre-

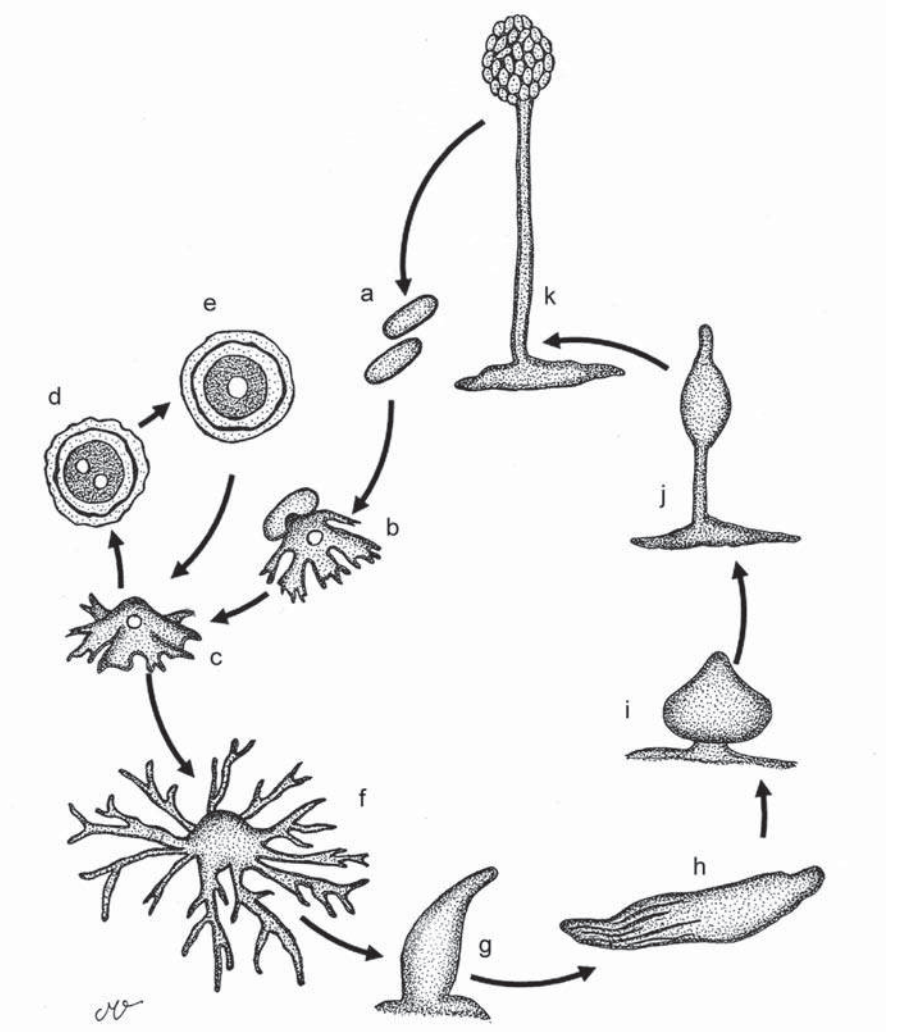


Fig. 16.3. Ciclo de vida de *Dictyostelium discoideum* a) espora, b) espora germinando, c) mixameba, d) célula gigante dicariótica, e) macroquiste, f) agregación, g) seudoplasmodio, h) seudoplasmodio, i) culminación, j) comienzo de la formación del sorocarpo, k) sorocarpo
Esquema: Marleny Vargas

mentos en los cuales la humedad y los nutrientes que son temporales, favorecen el desarrollo de cuerpos fructíferos. En bosques tropicales la diversidad de mixomycetes está asociada a microhábitats aéreos del bosque, mientras que en zonas templadas parecen estar asociados a los suelos. Los cuerpos fructíferos que se producen en madera en descomposición son de tamaño suficiente para ser detectados a simple vista; caso contrario ocurre en microhábitats como corteza de plantas vivas, hojarasca y excrementos de herbívoros, donde los cuerpos fructíferos son inconspicuos y esporádicos, limitando su detección y, por ende, estudios sobre su diversidad. Estudios en hojarasca aérea, hojas atrapadas en las ramas u hojas muertas unidas a plantas de *Heliconia,* fueron llevadas a cámara húmeda sobre las cuales se formaron cuerpos fructíferos de mixomycetes antes no detectados. Asimismo, en Costa Rica y Ecuador han observado, con cierta frecuencia, cuerpos fructíferos formados en campo y en cámara húmeda en las inflorescencias de plantas herbáceas de los géneros *Calathea* y *Heliconia* (Stephenson, 1989; Schnittler & Stephenson, 2002; Stephenson *et al.,* 2008*a*).

Los registros fósiles que se tienen de algunos mixomycetes son raros por el carácter esporádico y frágil de sus cuerpos fructíferos; sin embargo, existen registros de la especie *Stemonitis splendens* Rostaf. y de cuerpos fructíferos del género *Arcyria* Hill ex. F. H. Wigg encontrados en una pieza de ámbar del Báltico del Eoceno que data de unos 50-35 millones de años. También se reporta el fósil de un plasmodio en depósitos de ámbar del período Eoceno-Oligoceno en República Dominicana (Dorfelt *et al.,* 2003; Stephenson *et al.,* 2008*a*).

Ciclo de vida de un myxomycete

Los mixomycetes se caracterizan por presentar dos fases tróficas (fig. 16.4): 1) una ameba o mixameba haploide y uninucleada, o una célula flagelada o nadadora haploide, según las características del microambiente: y 2) una masa protoplasmática multinucleada, diploide, carente de pared celular llamada **plasmodio**. Las mixamebas y células nadadoras son interconvertibles, por ello, el término usado para referirse a cualquiera de estos dos tipos es **célula ameboflagelada** (Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al*., 1996).

Las esporas que se producen en el cuerpo fructífero son dispersadas y cuando las condiciones son favorables germinan para producir una a cuatro células ameboflageladas, uninucleadas y sin pared. En presencia de agua predominan las células nadadoras y en condiciones secas predominan las mixamebas no flageladas. Las células ameboflageladas se alimentan por ingestión de bacterias, levaduras, materia orgánica o, en algunos casos, de esporas fúngicas. Cuando el alimento es abundante las mixamebas se dividen repetidamente por fisión binaria hasta alcanzar una gran población de células; por otro lado, las células nadadoras después de un período de movilidad deben retraer su flagelo y convertirse en mixamebas para dividirse por fisión binaria. Las células nadadoras en respuesta a condiciones ambientales desfavorables pueden retraer el flagelo y enquistarse. Este proceso se realiza por la secreción de una pared de galactosamina, la redistribución de los filamentos de actina y la producción de proteínas asociadas a choque térmico (Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al*., 1996; Stephenson *et al.,* 2008*a*).

Cuando hay una masa suficiente de células ameboflageladas puede ocurrir la fusión gamética de dos mixamebas o células nadadoras compatibles para formar el cigoto. La formación de éste involucra la fusión de los protoplasmas de las dos células (plasmogamia) y la fusión de los núcleos (cariogamia). Si las células que dieron origen al cigoto eran flageladas, el cigoto será flagelado y tiempo después retraerá su flagelo cambiando a un cigoto tipo ameboide (Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al.* 1996; Stephenson *et al*., 2008*a*).

El cigoto crece, su núcleo realiza divisiones mitóticas sincrónicas y sucesivas sin citoquinesis, dando lugar a una estructura protoplasmática multinucleada, sin pared celular y movimiento ameboide, denominado **plasmodio** que en numerosas especies está rodeado de una cubierta gelatinosa de mucílago. Cuando el plasmodio es joven puede unirse con otros plasmodios o cigotos compatibles. Estudios en *Didymium squamulosum* Fuckel

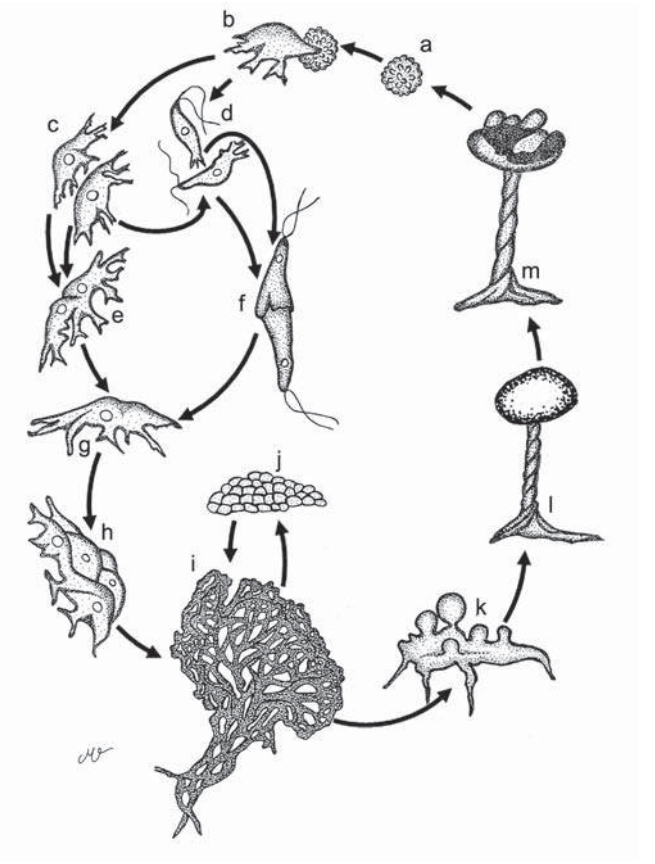


Fig. 16.4. Ciclo de vida de un mixomycete heterotálico, a) espora, b) espora germinando, c) mixamebas, d) células nadadoras, e) y f) plasmogamia, g) cigoto, h) comienzo de formación del plasmodio, i) plasmodio, j) esclerocios, k) comienzo de la formación de esporangios, l) esporangio, m) esporangio maduro
Esquema: Marleny Vargas

sugieren que esta fusión está controlada por un sistema de dos *loci* poligénicos con alelos dominantes y recesivos; si los dos *loci* en dos plasmodios son idénticos ocurre una fusión exitosa, pero si son diferentes para uno o ambos *loci*, su fusión es temporal y se desencadena una reacción citotóxica (Ulloa, 1991; Alexopoulos *et al.,* 1996; Clark, 2003).

El plasmodio se alimenta de bacterias, algas, levaduras, esporas de hongos, protozoos y materia orgánica (fig. 16.5). En condiciones *in vitro* se puede alimentar de hojuelas de avena. Bajo condiciones no favorables, como sequedad y baja temperatura, pueden someterse a una transformación reversible en estructuras de resistencia llamadas **esclerocios**, que pueden permanecer en dormancia por períodos largos de tiempo y tienen la capacidad de transformarse en plasmodio, cuando las condiciones vuelvan a ser favorables (Alexopoulos *et al*., 1996; Stephenson *et al.,* 2008*a*).



Fig. 16.5. Plasmodios sobre diferentes sustratos
Fotografías: LAMFU

En la fase reproductiva el plasmodio maduro sufre transformaciones para convertirse en uno o varios cuerpos fructíferos macroscópicos; por lo tanto, en un individuo no coexisten la fase somática y la reproductiva. Algunos de los factores que inducen fructificación son la luz, la temperatura, el pH, el agotamiento de alimento disponible y la humedad. El proceso de fructificación es irreversible y una vez el plasmodio fructifica produciendo el denominado esporocarpo, no continúa engolfando nutrientes y su crecimiento se detiene. El esporocarpo porta uno o varios esporangios dentro de los cuales se diferencian las esporas; en las esporas jóvenes ocurre la meiosis y al madurar germinan produciendo de una a cuatro células ameboflageladas (Alexopoulos *et al.,* 1996; Stephenson *et al.,* 2008*a*).

Tipos de plasmodio

De acuerdo con sus características los mixomycetes pueden presentar tres tipos de plasmodios:

- **Protoplasmodio**: es un plasmodio microscópico, que origina un sólo esporangio en la fase reproductiva. Presenta un protoplasma homogéneo, sin formación de filamentos protoplásmicos (venas), con corrientes que fluyen de manera lenta e irregular. Este tipo de plasmodio es característico de los miembros del orden Echinosteliales y algunos del orden Liceales, aunque también puede ocurrir en otros mixomycetes (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al*., 1996; Ulloa & Hanlin, 2006).
- **Faneroplasmodio**: es un plasmodio macroscópico, conspicuo y generalmente de colores brillantes que origina varios esporangios en la fase reproductiva. Presenta un protoplasma reticulado, con corrientes que fluyen de manera rítmica, reversible y rápida; es granuloso y forma filamentos protoplásmicos. Este plasmodio es típico de miembros del orden Physarales, como *Physarum polycephalum* Schwein. (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994, Ulloa & Hanlin, 2006).
- **Afanoplasmodio**: este plasmodio macroscópico a diferencia del faneroplasmodio es inconspicuo por el carácter fino, no granular y hialino de la red de filamentos protoplásmicos; al fructificar puede formar varios esporangios. Presenta un protoplasma con corrientes que fluyen de manera rápida, rítmica y reversible. Miembros del orden Stemonitales presentan este tipo de plasmodio (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Ulloa & Hanlin, 2006).

Partes de un cuerpo fructífero en mixomycetes

Los miembros del filo Myxomycota presentan producción de esporas endógenas formadas en esporangios con o sin capilicio, a excepción del género *Ceratiomyxa* J. Schröt. perteneciente a la clase Protosteliomycetes cuyas esporas son exógenas. A continuación describimos las partes principales de los cuerpos fructíferos de mixomycetes (fig. 16.6).

El cuerpo fructífero de los mixomycetes endospóricos presenta un **peridio** delgado y delicado que puede ser dehiscente o persistente y a veces de consistencia dura; puede estar formado por una o varias capas y éstas pueden tener diferentes consistencias; algunos presentan depósitos de carbonato de calcio (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Ulloa & Hanlin, 2006).

El **estípite** es la estructura sobre la cual se soporta la masa de esporas. Puede o no estar presente, y cuando está, su textura, longitud, grosor y color pueden variar;

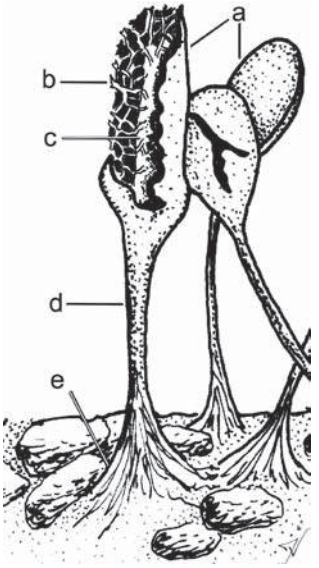


Fig. 16.6. Partes de cuerpo fructífero. a) peridio, b) capilicio, c) seudocapilicio, d) estípite, e) hipotalo
Esquema: Natalia Vargas

algunos pueden ser cilíndricos y huecos o ligeramente llenos de material fibroso o granular (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Ulloa & Hanlin, 2006).

El estípite puede alcanzar la base del esporangio o puede continuar dentro del esporangio como una estructura similar al estípite llamada **columela**. Ésta presenta variaciones en forma, color y tamaño, dependiendo del género y la especie. La **seudocolumela** es una masa de carbonato de calcio que se forma en el centro del esporangio pero alejado del ápice del estípite, a veces está conectada al peridio en varios puntos por extensiones de una masa calcárea central (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Ulloa & Hanlin, 2006).

El **hipotalo** es una membrana formada por el plasmodio en la base de las fructificaciones. Puede ser abundante o escaso hasta casi ausente, delgado, transparente, esponjoso, con depósitos de carbonato de calcio producidos por el plasmodio al momento de la esporulación (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Ulloa & Hanlin, 2006).

El **capilicio** es un sistema de filamentos estériles, libres o anastomosados que se encuentran en el interior del esporangio y están unidos a otras estructuras como el peridio o la columela o simplemente como una malla. Se forma en el momento de la segmentación del protoplasma que forma las esporas. Esta estructura puede contener depósitos de carbonato de calcio. El **seudocapilicio** puede tener forma de filamentos irregulares de diferentes diámetros o forma de placas perforadas; ocurre sólo en algunos etalios y seudoetalios, particularmente, en especies del orden Liceales; (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Ulloa & Hanlin, 2006).

Tipos de cuerpos fructíferos

En la fase reproductiva, los mixomycetes pueden producir cuatro tipos de cuerpos fructíferos (fig. 16.7) (esporóforo o esporocarpo) con esporulación endógena. Un plasmodio puede producir uno o varios cuerpos fructíferos que contienen esporas de origen asexual. Los cuatro tipos de cuerpos fructíferos son:

- **Esporangio**: es un tipo de cuerpo fructífero rodeado de un peridio, con capilicio o sin él, dentro del cual se forman las esporas asexuales. Puede ser sésil o estipitado. Este tipo de cuerpo fructífero es característico del género *Trichia* (Alexopoulos, 1973; Ulloa & Hanlin, 2006).
- **Etalio**: es un cuerpo fructífero sésil, hemisférico o globoso, constituido por la fusión de varios esporangios. El esporocarpo resulta de la transformación total o parcial de la masa plasmodial, en la que varios esporangios quedan envueltos por un peridio común. El género *Lycogala* presenta este tipo cuerpo fructífero (Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al*., 1996; Ulloa & Hanlin, 2006).
- **Seudoetalio**: este cuerpo fructífero puede ser sésil o estipitado y resulta de la unión, mas no de la fusión, de varios esporangios. *Metatrichia vesparium* (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin & Alexop. presenta seudoetalio (Stephenson & Stempen, 1994; Ulloa & Hanlin, 2006).
- **Plasmodiocarpo**: su formación se da cuando el protoplasma se acumula en una de las venas principales del plasmodio convirtiéndose en una estructura que contiene las esporas (esporóforo). El cuerpo fructífero es sésil y conserva la forma reticulada o venosa del plasmodio que le dio origen y en algunos géneros el cuerpo fructífero tiene forma de cojín con superficie correosa. *Hemitrichia serpula* posee plasmodiocarpo (Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al.,* 1996; Ulloa & Hanlin, 2006).

Desarrollo del cuerpo fructífero

Los cuerpos fructíferos presentan dos tipos de desarrollo: Estemonitoide y Mixogastroide.

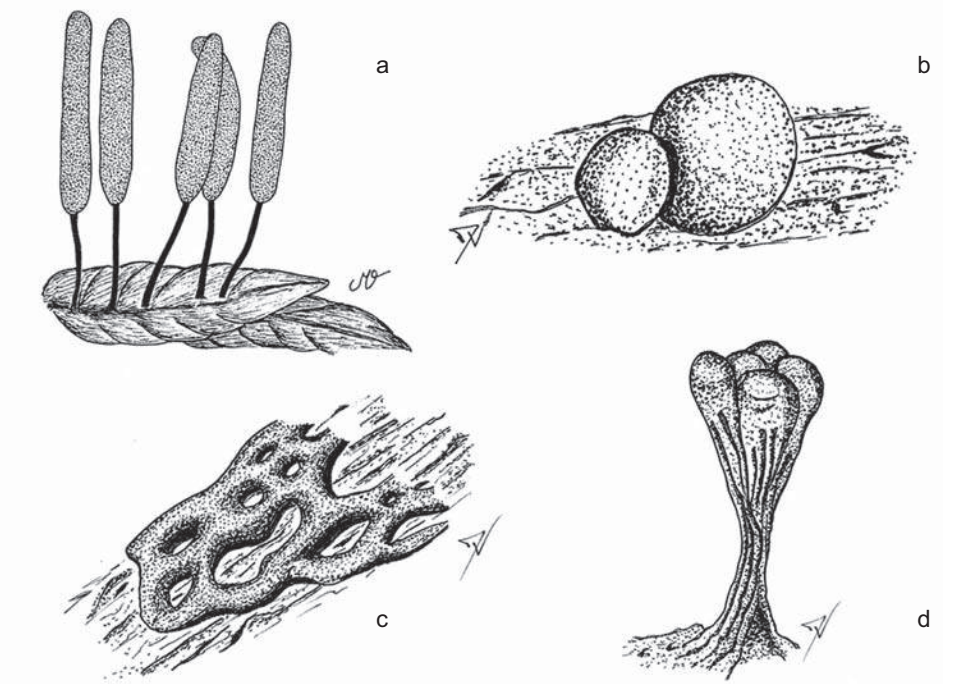


Fig. 16.7. Tipos de esporocarpos: a) esporangio, b) etalio, c) plasmodiocarpo, d) seudoetalio
Esquemas: Marleny Vargas (a); Natalia Vargas (b, c, y d)

El desarrollo **estemonitoide** o **epihipotálico** (fig. 16.8) lo presentan miembros del orden Stemonitales y se caracterizan por la formación de un hipotalo subplasmodial que separa el plasmodio del sustrato; diferenciándose en montículos de protoplasma que van a originar los estípites. Los montículos aumentan de tamaño por el continuo depósito de material protoplásmico en su ápice, lo que hace que se elonguen y que la masa de protoplasma que se va a convertir en esporas, se eleve a la parte superior del estípite (Ross, 1973; Ulloa & Hanlin, 2006).

El desarrollo **mixogastroide** o **subhipotálico** lo presentan miembros del orden Echinosteliales, Trichiales y Physarales. Se caracteriza por la formación de un hipotalo supraplasmodial, que se diferencia en primordios y en estípites; el protoplasma fluye hacia los primordios aumentado de tamaño, el ápice se expande, forma el esporangio y una constricción se forma en el punto de unión del esporangio con el estípite (Ross, 1973; Ulloa & Hanlin, 2006).

La clase Mycetozooa comprende cinco órdenes (Kirk *et al*., 2008):

Echinosteliales
Liceales
Physarales
Stemonitales
Trichiales

Orden **Echinosteliales**

La fase trófica de estos organismos es un protoplasmodio incoloro o rosado. Producen esporangios pequeños (hasta de 1,5 mm de altura), delicados, estipitados y columelados. La esporada es de color pálido, poco pigmentada pero en algunas especies es marrón; la pared de las esporas puede ser areolada, lisa o rugosa. En especies que presentan peridio delgado, éste desaparece en la madurez; mientras que en especies con peridio grueso, éste se rompe y sus fragmentos quedan adheridos a los ápices del capilicio (Alexopoulos & Brooks, 1971; Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al.,* 1996; Kirk *et al.,* 2008).

En este orden se ubican los mixomycetes de tamaños más pequeños en el filo Myxomycota, distribuidos en dos familias: **Clastodermataceae** y **Echinosteliaceae** (Webster & Weber, 2007).

Familia **Clastodermataceae**

Estos mixomycetes presentan peridio parcial o totalmente persistente que se puede romper en la parte superior generando unos lóbulos similares a la forma de un pétalo como en el género *Barbeyella* Meylan, o se puede fragmentar en pequeñas secciones en forma de escamas

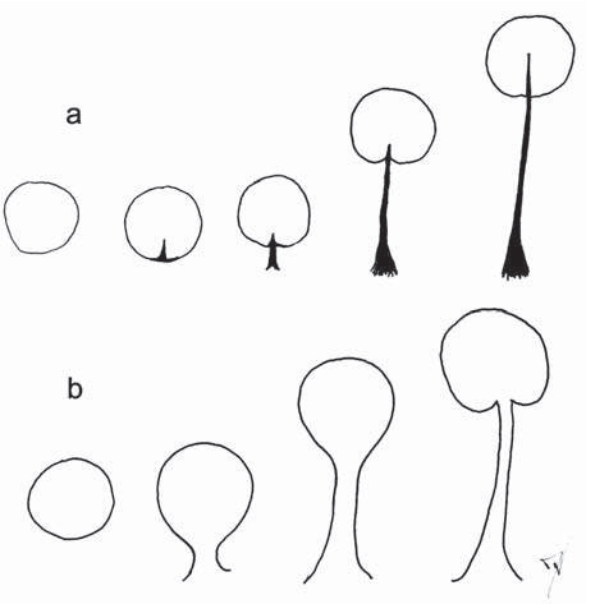


Fig. 16.8. Esquema del desarrollo: a) estemonitoide; b) mixogastroide
Esquema: Natalia Vargas

que cuelgan en los ápices de las ramas del capilicio, típico del género *Clastoderma* Blytt. La esporada es de color marrón (Alexopoulos & Brooks, 1971; Stephenson & Stempen, 1994; Fiore-Donno *et al*., 2008).

El género representante de esta familia es *Clastoderma*, cuyos hábitats son corteza o troncos en descomposición, ramitas y hojarasca. *C. debaryanum* Blytt se ha registrado asociada a condiciones de pH moderadamente ácido (4,7-5,3); a veces ocurre sobre basidiocarpos viejos de hongos leñosos y perennes (Stephenson & Stempen, 1994; Stephenson, 1989; Stephenson *et al*., 2008*b*).

Familia **Echinosteliaceae**

Los integrantes de esta familia presentan esporangios pequeños, globosos, estipitados, de colores brillantes. El peridio es delicado a evanescente en estadios jóvenes y en estadios maduros el peridio usualmente persiste como un collar en la base del esporangio. La columela, usualmente presente, es cilíndrica, fusiforme o cónica. El capilicio está conformado por una red de filamentos ramificados. Las esporas en masa son blancas, crema, amarillo, rosado, grisáceas o raramente marrón-rosado (Martin & Alexopoulos, 1969; Alexopoulos & Brooks, 1971; Stephenson & Stempen, 1994).

El género representante de esta familia es *Echinostelium. E. minutum*: de Bary presenta amplia distribución, crece sobre ramitas, hojarasca y corteza puestos en cámara húmeda; se ha registrado que en cultivo puede crecer en condiciones de pH moderadamente ácido (4,7-5,3) (Stephenson & Stempen, 1994; Stephenson, 1989; Stephenson *et al.,* 2008*b*).

Orden **Liceales**

Los miembros de este orden habitan comúnmente corteza de árboles muertos. Pueden presentar los cuatro tipos de cuerpos fructíferos, los cuales carecen de depósitos de cal. La característica que distingue los miembros de este orden es la ausencia de un capilicio verdadero, pero con frecuencia hay seudocapilicio entre las esporas que se forman en los etalios. La esporada puede presentar color amarillo pálido, marrón pálido a rojo-marrón, nunca púrpura-marrón. La fase trófica de estos mixomycetes puede ser un protoplasmodio o un faneroplasmodio (Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al*., 1996; Herrera & Ulloa, 2004; Webster & Weber, 2007).

Según Kirk *et al*. (2008) en este orden se ubican cinco familias Cribrariaceae, Dictydiaethaliaceae, Listerellaceae, **Liceaceae** y **Tubiferaceae**, de las cuales trataremos las dos últimas, ya que de éstas se han registrado varios géneros en el trópico.

Familia **Liceaceae**

Sus integrantes producen cuerpos fructíferos pequeños que no se pueden distinguir fácilmente en campo, aunque algunas especies pueden ser observadas en cultivo en cámara húmeda. Los plasmodiocarpos son pulvinados, vermiformes o ramificados; aunque algunas especies pueden presentar etalios o esporangios sésiles, hemisféricos a subglobosos y el peridio es persistente. Los esporocarpos no presentan capilicio ni columela. La esporada es hialina o de color marrón a oliváceo. La fase trófica usualmente es un protoplasmodio (Keller & Brooks, 1977; Stephenson, 1989; Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al.,* 1996; Herrera & Ulloa, 2004).

Esta familia es monogenérica. Las especies del género *Licea* Schrad habitan principalmente cortezas de árboles vivos o muertos, los cuerpos fructíferos se observan al poner el sustrato en cámara húmeda (Stephenson & Stempen, 1994).

Familia **Tubiferaceae**

Los organismos de esta familia pueden presentar cuerpos fructíferos de tipo esporangio, seudoetalio o etalio; pueden o no presentar hipotalo, seudocapilicio o peridio. Presentan esporada de color amarillo, marrón, gris, ocre o rosado (Herrera & Ulloa, 2004). Según Kirk *et al.* (2008) esta familia comprende cuatro géneros, de los cuales trataremos el género *Lycogala*.

Género ***Lycogala*** Pers.

El cuerpo fructífero es de tipo etalio, usualmente de hábito gregario; presenta forma globosa, subglobosa o cónica, de tamaño variado (0,3-4 cm). El peridio es resistente y membranoso o rugoso. Presentan seudocapilicio ramificado, tubular, de color gris algunas veces hialino, en algunas especies el seudocapilicio permanece unido a la capa interna del peridio. La esporada es de color rosado o grisáceo y en estadios maduros se puede tornar ocre (Martin, 1967; Herrera & Ulloa, 2004).

Según Stephenson & Stempen (1994) *Lycogala epidendrum* (J. C. Buxb. ex L.) Fr. es la especie más común y ampliamente distribuida de los mixomycetes; crece generalmente sobre madera en descomposición y presenta etalios de color amarillo a rojo coral (Stephenson *et al.,* 2004).

Orden **Trichiales**

La mayoría de los organismos de este orden habitan troncos caídos y producen esporangios sésiles o estipitados, raramente plasmodiocarpos. Presentan un peridio persistente y los filamentos que constituyen el capilicio pueden ser sólidos o tubulares, lisos u ornamentados, libres o unidos. Las esporas presentan colores brillantes entre amarillo, rojo o naranja. La fase trófica de estos mixomycetes es un afanoplasmodio, un faneroplasmodio o un tipo intermedio (Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al.,* 1996; Herrera & Ulloa, 2004; Webster & Weber, 2007).

Este orden tiene tres familias: Dianemataceae, Arcyriaceae y **Trichiaceae**. De éstas trataremos la última por presentar géneros comúnmente encontrados en el trópico.

Familia **Trichiaceae**

El carácter tubular de los filamentos individuales con ornamentaciones conspicuas que conforman el capilicio es la característica que distingue los miembros de esta familia. El capilicio puede estar adherido o separado de las paredes del esporangio. Pueden presentar cuerpos fructíferos de tipo plasmodiocarpo o esporangio; estos últimos son estipitados o raramente sésiles (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994). Esta familia comprende diez géneros (Kirk *et al.,* 2008); de los cuales trataremos a *Hemitrichia, Perichaena* y *Trichia*.

Género ***Hemitrichia*** Rostaf.

Las especies de este género presentan esporangios sésiles o estipitados, a excepción de la especie *Hemitrichia serpula* (Scop. Rostaf), que presenta plasmodiocarpos reticulados de color amarillo brillante a marrón. Los esporangios son globosos a turbinados, amarillos u oliváceos. Presentan capilicio elástico constituido por una red apretada de filamentos, con bandas en forma de espiral. Las esporas son ligeramente reticuladas o espinulosas; la esporada es de color amarillo opaco. La fase trófica es un plasmodio rosado o hialino (Alexopoulos, 1973; Herrera & Ulloa, 2004).

Este género crece sobre madera en descomposición o sobre restos de madera (fig. 16.9). Se ha observado que la especie *H. serpula* registrada en el trópico, necesita una alta humedad en el sustrato para su desarrollo (Stephenson & Stempen, 1994; Stephenson *et al.,* 2004).

Género ***Perichaena*** Fr.

En este género los esporangios son sésiles en su mayoría, espaciados o apretados pero no amontonados, de color castaño, marrón oscuro a casi negro. El peridio es usualmente grueso y presenta dos capas: una interna membranosa y una externa con depósitos de carbonato de calcio. El capilicio está formado de **eláteres** (filamentos libres) delgados, simples o ramificados; el capilicio no presenta filamentos espiralados. La esporada es de color amarillo brillante o pálido (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994).

Perichaena depressa Lib. se ha registrado en los trópicos por encima de los 3000 msnm. Crece en bosques de roble, sobre corteza en descomposición y madera; también ha fructificado sobre hojas y excrementos al colocarlos en cámara húmeda (Stephenson & Stempen, 1994; Rojas & Stephenson, 2007).

Género ***Trichia*** Haller

En el género se presentan esporangios sésiles o estipitados y usualmente dehiscentes, su forma varía de



Fig. 16.9. Cuerpos fructíferos de *Hemitrichia* sp. mostrando capilicio sobre tronco
Fotografía: LAMFU



Fig. 16.10. Cuerpo fructífero de *Trichia* sp.
Fotografía: LAMFU

globosos, subglobosos, ovalados, cilíndricos a elongados. El capilicio está formado por eláteres con ápices acuminados, con dos a cinco filamentos en espiral, lisos o espinulosos. Las esporas son reticuladas a ligeramente rugosas y la esporada es de color amarillo, ocráceo o naranja (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004).

Usualmente, las especies de este género crecen sobre madera en descomposición, aunque también sobre corteza y hojarasca (fig. 16.10). *Trichia decipiens* (Pers.) T. Macbr. muestra preferencia por hojarasca de coníferas (Stephenson, 1989; Stephenson & Stempen, 1994).

Orden **Physarales**

La característica más importante de los mixomycetes clasificados en este orden es la presencia de depósitos de cal (carbonato de calcio) en el peridio, capilicio o estípite del cuerpo fructífero. Los cuerpos fructíferos usualmente son esporangios (en algunas especies columelados), raramente producen plasmodiocarpos o etalios. La esporada presenta color oscuro, marrón-púrpura o violáceo. La fase trófica es un faneroplasmodio (Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004).

En este orden, según Kirk *et al.* (2008) se ubican tres familias **Didymiaceae**, Elaeomyxaceae y **Physaraceae**.

Familia **Didymiaceae**

Los géneros pertenecientes a esta familia presentan en el peridio depósitos de calcio granulares o cristalinos. Los cuerpos fructíferos pueden ser plasmodiocarpos o esporangios sésiles o estipitados. El capilicio consiste de túbulos que ocasionalmente exhiben depósitos de calcio cristalinos. La esporada es marrón, violácea a negra (Alexopoulos, 1973; Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004). Esta familia comprende siete géneros; trataremos el género *Diderma* y *Didymium*.

Género ***Diderma*** Pers.

El cuerpo fructífero de estos mixomycetes pueden ser plasmodiocarpos o esporangios. El peridio está formado de dos capas y éstas a su vez están constituidas por cristales de calcio. El capilicio es abundante, formado de filamentos que pueden ser frágiles o persistentes sin depósitos de carbonato de calcio. La esporada es marrón oscura, violácea pálida u oscura a casi negra (Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004).

Los cuerpos fructíferos se desarrollan sobre corteza en descomposición, ramitas u hojas muertas, algunas veces fructifican sobre material vegetal vivo. *D. effusum* (Link) Fr. ocurre principalmente sobre hojarasca (Stephenson & Stempen, 1994; Stephenson *et al.*, 2008*b*).

Género ***Didymium*** Schrad.

Los cuerpos fructíferos se desarrollan sobre corteza en descomposición, ramitas u hojas muertas. Presentan plasmodiocarpos o esporangios. El peridio es delgado, frágil, membranoso, con una capa de cristales de depósitos de calcio. El capilicio es simple o ramificado sin depósitos de carbonato de calcio. La columela está presente en la mayoría de especies, a menudo presenta forma globosa, de colores pálidos u oscuros (fig. 16. 11). La esporada es de color marrón, violáceo pálido a casi negro (Keller & Brooks, 1977; Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004).

Familia **Physaraceae**

Según Kirk *et al.* (2008) en esta familia se ubican nueve géneros de los cuales trataremos el género *Physarum.*

Género ***Physarum*** Pers.

Este género puede presentar esporangios o plasmodiocarpos. Los esporangios presentan color amarillo, grisáceo a verduzco. El peridio puede presentar una o dos capas; con depósitos de carbonato de calcio. El capilicio está formado de filamentos hialinos que conectan gránulos de carbonato de calcio. La esporada es de color grisáceo, marrón-violáceo a marrón oscuro; las esporas son punteadas, espinulosas a verruculosas. La fase trófica es un faneroplasmodio amarillo (Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004).

Estos mixomycetes pueden crecer sobre madera en descomposición, sin embargo, algunos crecen sobre material vegetal vivo. *Physarum melleum* (Berk. & Broome) Massee crece principalmente sobre hojarasca (Stephenson & Stempen, 1994; Stephenson *et al*., 2004).

Physarum polycephalum Schwein. ha sido estudiado extensamente en biología celular. Uno de los aspectos estudiados es la sincronización en la división nuclear, que ocurre en el plasmodio y está regulada por una proteína quinasa; esta última cataliza la fosforilación de las histonas H1, conduciendo a la condensación de los cromosomas. Otros estudios están enfocados en las corrientes protoplasmodiales del faneroplasmodio, demostrando que el pulso que causa dichas corrientes se da por la interacción (contracción) e inhibición de la interacción (relajación) de filamentos de actinamiosina que rodean las venas. Las miosinas tipo II, específicamente las subunidades de cadenas ligeras, están controladas por concentraciones de Ca^{+2}: en concentraciones bajas de Ca^{+2} ocurre la contracción y en concentraciones altas hay relajación (Bradbury *et al.,* 1974; Mathews, 1977; Nakamura & Kohama, 1999; Webster & Weber, 2007).



Fig. 16.11. Cuerpos fructíferos de *Didymium* sp.
Fotografía: LAMFU

Orden **Stemonitales**

Familia **Stemonitidaceae**

El cuerpo fructífero que predomina en los mixomycetes pertenecientes a este orden y familia es el esporangio estipitado y raramente presentan esporangios sésiles, etalios, seudoetalios o plasmodiocarpos. Presentan capilicio conformado de filamentos oscuros y lisos; el capilicio y el peridio no contienen depósitos de cal. La esporada presenta color púrpura-negro oscuro. La fase trófica de estos mixomycetes es un afanoplasmodio (Stephenson & Stempen, 1994; Alexopoulos *et al.,* 1996). Este orden y familia comprende 15 géneros de los cuales trataremos *Comatricha, Lamproderma* y *Stemonitis.*

Género ***Comatricha*** Preuss

Estos mixomycetes presentan esporangios dispersos o gregarios, sin red superficial o raramente presente. El peridio puede o no persistir en los cuerpos fructíferos. La columela, al alcanzar la mitad o parte superior del esporangio,

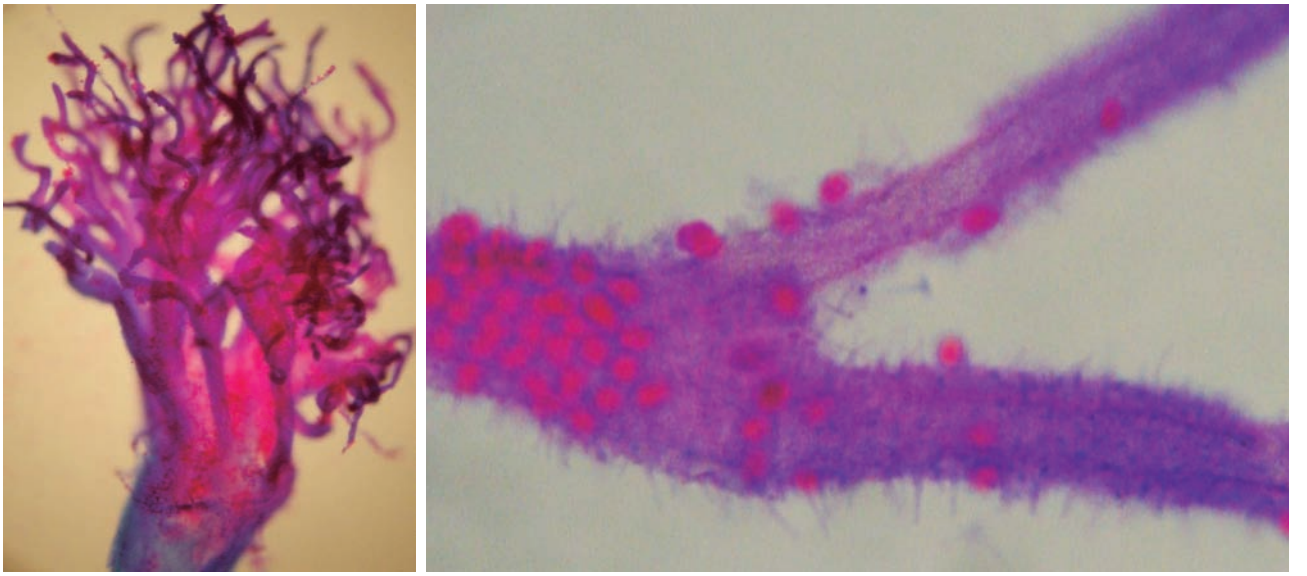


Fig. 16.12. *Ceratiomyxa*
Fotografías: LAMFU

se ramifica dentro del capilicio. Como sustrato, estos organismos utilizan madera en descomposición, entre otros. *C. laxa* Rostaf. está presente en el trópico y sus cuerpos fructíferos se desarrollan principalmente en ramitas y hojarasca (Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004; Stephenson *et al.,* 2008*b*).

Género ***Lamproderma*** Rostaf.

Los mixomycetes clasificados en este género están distribuidos principalmente en bosques templados. Sus cuerpos fructíferos se desarrollan sobre varios sustratos como hojas muertas, madera en descomposición o no, o sobre excrementos. Los esporangios son generalmente estipitados, elipsoides o esféricos, con peridio que persiste en cuerpos fructíferos maduros. Presentan columela cilíndrica o claviforme y el capilicio está formado de filamentos anastomosados (Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004).

Género ***Stemonitis*** Gled.

El cuerpo fructífero es un esporangio estipitado que puede presentar forma elongada, cilíndrica o acuminada; de color oscuro marrón-rojizo, marrón oscuro a negro; con una red superficial. La columela usualmente alcanza el ápice del esporangio. El capilicio es reticulado y está constituido de filamentos adheridos a la columela. La esporada presenta tonos marrón rojizo a marrón purpúreo. Estos mixomicetes crecen principalmente sobre ramitas y hojarasca o sobre corteza y madera en descomposición. Su hábito es gregario (Stephenson, 1989; Stephenson & Stempen, 1994; Herrera & Ulloa, 2004; Stephenson *et al*., 2008*b*).

Clase Protosteliomycetes (zool.: Protostelea)

Orden Protosteliales

Estos organismos son saprótrofos, crecen sobre restos vegetales en descomposición, en suelo, excrementos y agua dulce. Poseen esporocarpos que surgen de una ameba o de un fragmento nucleado de una ameba multinucleada simple. Los esporocarpos poseen un estípite hueco, acelular y delicado que soporta de una a ocho esporas; las esporas monoclonales surgen por división celular después de que el estípite ha sido secretado. Estos organismos pueden presentar células tróficas ameboflageladas o amebas simples y ameboflageladas o sólo amebas simples. Las amebas presentan seudópodos filiformes y se alimentan de células bacterianas, levaduras o esporas de hongos por fagocitosis (Kirk *et al*., 2001; Adl *et al*., 2005; Webster & Weber, 2007).

En el orden Protosteliales se ubican cuatro familias: Cavosteliaceae, **Ceratiomyxaceae**, Echinosteliopsidaceae y Protosteliaceae; de las cuales sólo trataremos la segunda.

Familia **Ceratiomyxaceae**

Los esporocarpos de estos mixomycetes surgen de un mucílago común. Las esporas nacen solitarias en el ápice de estípites muy delgados y al germinar se producen ocho células nadadoras flageladas. Esta familia comprende un sólo género ***Ceratiomyxa*** Schröt. de amplia distribución (fig. 16.12). C. *fruticulosa* (O.F. Müll.) T. Macbr. es cosmopolita, sin embargo, *C. morchella* Welden y *C. sphaerosperma* Boedijn predominan en el trópico, creciendo sobre madera en descomposición y hojarasca (Kirk *et al*., 2001; Rojas *et al.,* 2008).

FILO **PLASMODIOPHOROMYCOTA** (ZOOL.: CERCOZOA)

Este filo comprende clados muy diversos que carecen de características morfológicas distintivas o de caracteres comportamentales. Los organismos clasificados en este filo son unicelulares, pueden formar quistes, poseen cinetosomas que están conectados al núcleo por el citoesqueleto, y usualmente presentan filópodos (Adl *et al*., 2005).

Clase **Plasmodiophoromycetes (zool.: Phytomyxea)**

Son endoparásitos de plantas vasculares y Straminipila, presentan células tróficas ameboides o plasmodiales, pueden producir células bi o tetraflageladas; algunos poseen **extrusoma** sólido especializado para penetrar las células hospederas. Pueden presentar división crucífera por la persistencia del nucleolo durante la división mitótica (Adl *et al*., 2005). Esta clase comprende sólo el orden **Plasmodiophorales**.

Orden **Plasmodiophorales (zool.: Plasmodiophorida)**

Estos organismos son endoparásitos de plantas con flores, algas, protozoos o Straminipila. Pueden inducir un agrandamiento anormal (hipertrofia) y multiplicación anormal (hiperplasia) en las células de raíces y tallos del hospedero (Alexopoulos *et al.,* 1996; Agrios, 2005; Kirk *et al*., 2008). Comprende dos familias Endemosarcaceae y **Plasmodiophoraceae**, de las cuales trataremos la segunda.

Familia **Plasmodiophoraceae**

Los organismos ubicados en esta familia se caracterizan por presentar división nuclear crucífera, siendo una de las principales diferencias que la distingue de la familia Endemosarcaceae. Son endoparásitos de plantas con flores, algas o Straminipila. Como fase trófica presentan protoplastos multinucleados sin pared celular (plasmodios). Las zoosporas son biflageladas, con flagelos anteriores en forma de látigo y de diferente longitud. Presentan esporas de resistencia (Erdos, 1972; Braselton, 2001).

Ciclo de vida general

El ciclo de vida de estos organismos es difícil de interpretar ya que por ser endobiontes obligados no se pueden cultivar. Sin embargo, los estadios que se conocen son poco variables dentro del orden.

El ciclo se inicia con un quiste de reposo que sobrevive (por períodos de tiempo de años) en el suelo y que germina en condiciones favorables en presencia del hospedero, produciendo una zoospora primaria que nada hasta las raicillas del hospedero y cuando encuentra la pared de una célula hospedera, se enquista y retrae su flagelo. Dentro de la zoospora enquistada, una estructura cilíndrica, puntiaguda, densa, similar a un proyectil, denominada **estilete** (*Stachel*) es producida dentro de una cavidad tubular denominada **rohr**. El rohr se evagina formando una estructura bulbosa similar a un apresorio que se adhiere a la pared de la célula hospedera; asimismo, el estilete se evagina y perfora la pared de la célula hospedera pasando el protoplasto de la zoospora enquistada a la célula hospedera (fig. 16.13) (Alexopoulos *et al.,* 1996; Baselton, 2001; Ulloa & Hanlin, 2006). En este plasmodio ocurren divisiones crucíferas formando dos tipos de plasmodio: **plasmodio esporangiógeno** y **plasmodio esporogénico** o **cistógeno**. El plasmodio esporangiógeno o primario produce zoosporangios que contienen de cuatro a ocho zoosporas secundarias. Estas zoosporas secundarias que salen del zoosporangio por dehiscencia de la pared o a través de una papila de descarga al medio exterior, pueden reinfectar formando nuevos plasmodios esporangiógenos y, según algunos autores, también pueden formar cigotos y reinfectar otras células produciendo plasmodios cistógenos. Los zoosporangios pueden ocurrir solos o en agregados denominados **soros** (cistosoros).

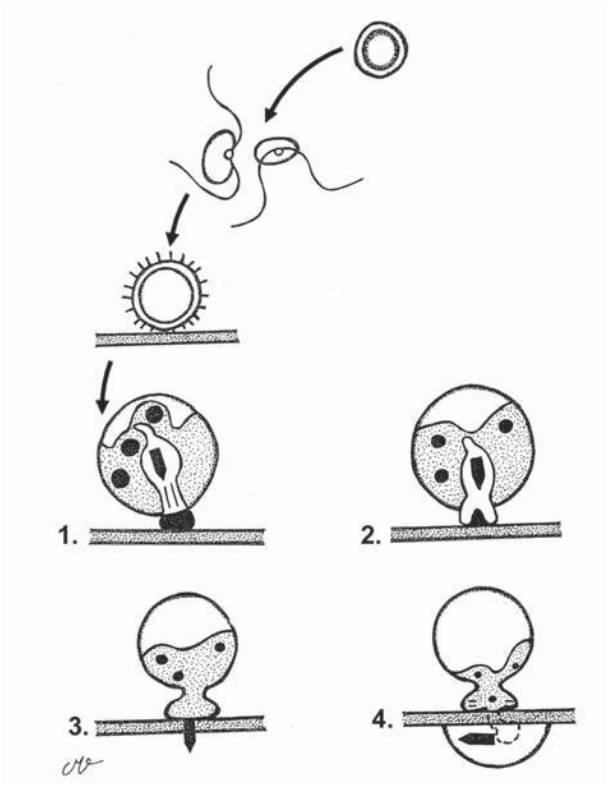


Fig. 16.13. Proceso de infección de las raicillas por Plasmodiophoromycota. 1. formación del estilete en el rhor, 2. formación de adhesorio, 3. perforación de la pared del hospedero, 4. paso del protoplasto a la célula hospedera
Esquema: Marleny Vargas

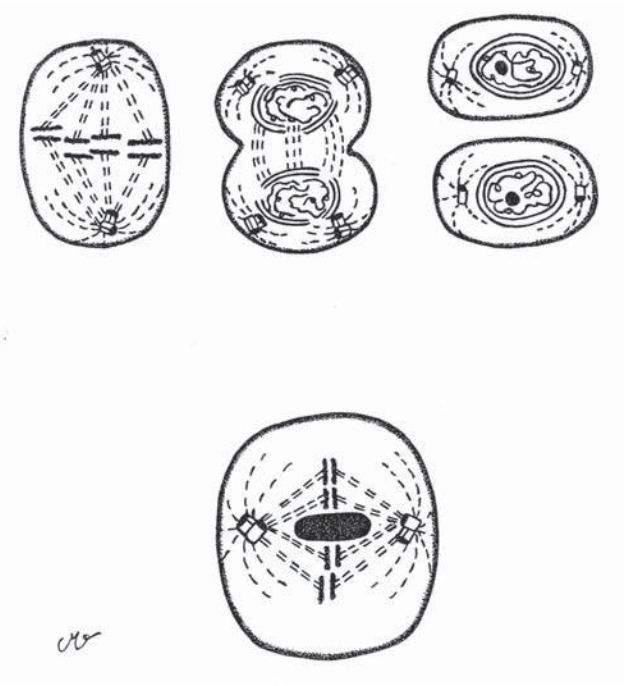


Fig. 16.14. Comparación entre la división nuclear normal (arriba) y la crucífera (abajo)
Esquema: Marleny Vargas

Durante el desarrollo de una parte del ciclo de vida, estos dos plasmodios se caracterizan por presentar divisiones mitóticas denominadas divisiones **crucíferas** (fig. 16.14). En la metafase de estas divisiones, el nucleolo se elonga paralelo al huso y perpendicular a los cromosomas; estos últimos forman un anillo alrededor del nucleolo, conformando un arreglo similar a una cruz (Alexopoulos *et al.,* 1996; Baselton, 2001).

En algunos miembros de esta familia como en el género *Polymyxa* Ledingham y *Ligniera* Marie & Tison, los plasmodios esporangiógenos y esporogénicos pueden ocurrir en células adyacentes del mismo tejido hospedero. En *Plasmodiophora brassicae* Woronin y *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh., los plasmodios esporangiógenos ocurren generalmente en células epidermales de la raíz, mientras que los esporogénicos ocurren en las células corticales (Braselton, 2001).

La familia comprende según Kirk *et al*. (2008) 13 géneros de los que trataremos *Plasmodiophora, Polymyxa* y *Spongospora*.

Género ***Plasmodiophora*** Woronin.

La estructura vegetativa de este protozoo es un plasmodio que da lugar a zoosporangios o a esporas de resistencia. Las esporas de resistencia son solitarias, tienen tamaños entre 3 y 5 µm; su pared consiste de tres capas y el contenido de éstas es aproximadamente de 34% de proteína, 25% de quitina, 18% de lípidos y 2,5% de otros carbohidratos. Las esporas de resistencia al germinar producen las zoosporas primarias, que son muy sensibles a las condiciones del medio ambiente (Moxham & Buczacki, 1983; Agrios, 2005).

Este género causa la hernia de la col o de las crucíferas (fig. 16.15). Entre los cultivos de crucíferas de importancia económica más afectados están el de brócoli, el de col o repollo y el de nabo. Los síntomas más característicos de la enfermedad aparecen en las raíces como hinchazones esféricas, abultadas, con forma de garrote. Las raíces se ven afectadas en la toma de nutrientes y agua, ocasionando marchitamiento y una deficiencia en nutrientes (Agrios, 2005).

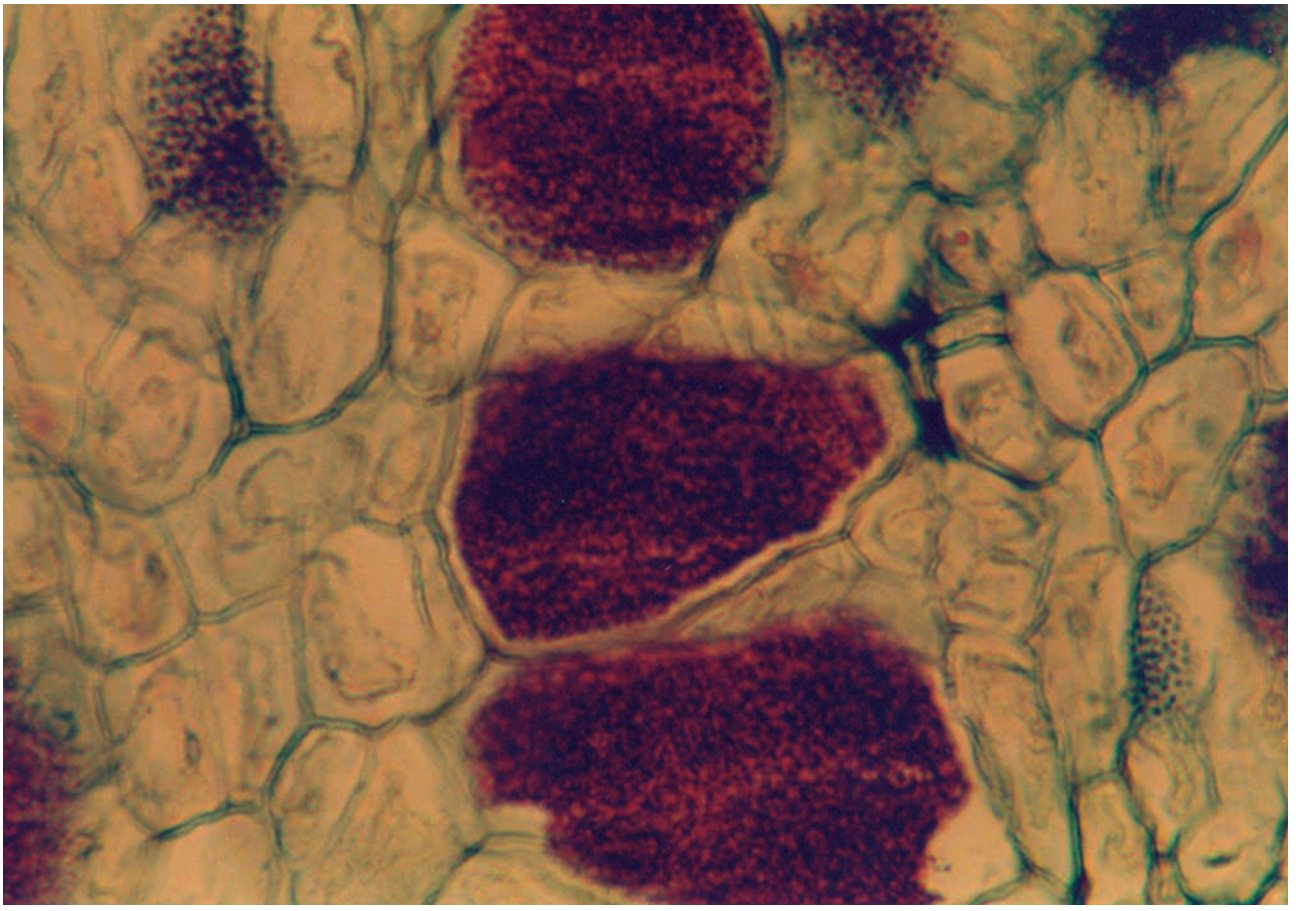


Fig. 16.15. Quistes de *Plasmodiophora brasicae* en raíces de repollo
Fotografía: LAMFU

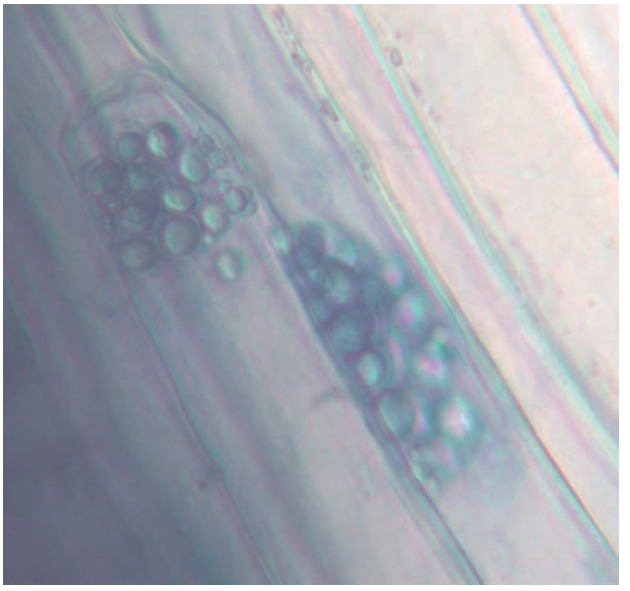


Fig. 16.16. Agrupación de esporas de resistencia de *Polymyxa* sp. en raíz de fique
Fotografía: Camilo Beltrán (CBB)

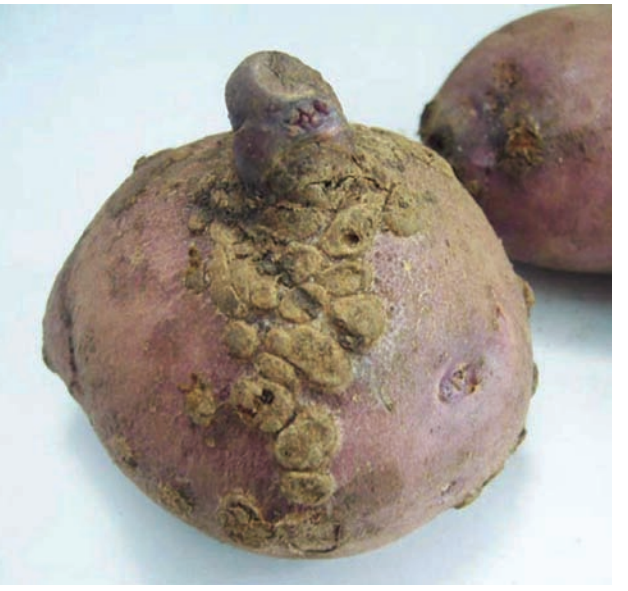


Fig. 16.17. Tubérculo de papa con infección por *Spongospora* sp.
Fotografía: Camilo Beltrán (CBB)

La especie más reconocida y más estudiada, *Plasmodiophora brassicae* Woronin, se ha aislado en cultivo dual con tejidos de *Brassica* spp. Las raíces afectadas de especies de *Brassica* se guardan, por uno o varios años, en bolsas plásticas a -20 °C y pueden ser usadas como fuente de inóculo (Braselton, 2001).

Género ***Polymyxa*** Ledingham.

Este género se distingue de los otros pertenecientes al orden Plasmodiophorales por las características que presentan en los estadios esporangiógenos y no en los esporogénicos. Los zoosporangios son de mayor tamaño y se presentan en grupos de menor número (Barr, 1979).

En el género *Polymyxa* dos de sus especies son ampliamente reconocidas por su rango de hospederos. Estas especies no son consideradas patógenas, pero tienen la habilidad de adquirir y transmitir una gran variedad de virus que causan serias enfermedades en las plantas. Los virus que transmite *P. graminis* Ledingham afectan raíces de cereales y pastos; estos virus pueden sobrevivir largos períodos de tiempo en suelo ya que son protegidos del medio ambiente por las esporas de resistencia del protozoo (fig. 16.16). Los virus que transmite *P. betae* Keskin afectan principalmente raíces de remolacha azucarera y plantas de la familia Chenopodiaceae (Kanyuka *et al*., 2003; Agrios, 2005).

Género ***Spongospora*** Brunch.

La estructura vegetativa de este organismo es un plasmodio que da lugar a zoosporangios o a esporas de resistencia. Las esporas de resistencia ocurren en grupos (cistosoros) que sobreviven en el suelo por largos períodos de tiempo (Lahert & Kavanagh, 1985; Down *et al*., 2002).

Spongospora subterranea (Wallr.) Lagerh f. sp. *subterranea* Tomlinson es el agente causal de la sarna polvosa de la papa, de gran importancia económica ya que altera la apariencia de los tubérculos de la papa (figs. 16.17 y 16.18). *S. subterranea* es vector del virus pomovirus (Potato mop-top) (Moreno & Rivera, 2005).

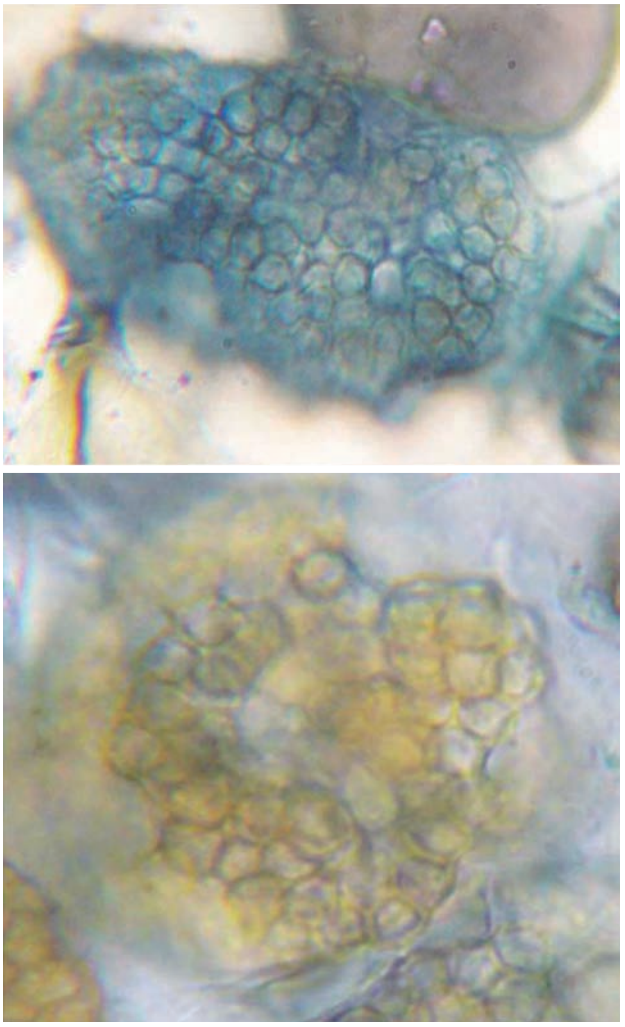


Fig. 16.18. Quistes de *Spongospora* sp. Inmaduros (arriba); maduros (abajo)
Fotografía: Camilo Beltrán (CBB)

BIBLIOGRAFÍA

Adl, S. M., A. G. Simpson, M. A. Farmer, R. A. Andersen, O. R. Anderson, J. R. Barta, S. S. Bowser, G. Brugerolle, R. A. Fensome, S. Fredericq, T. Y. James, S. Karpov, P. Kugrens, J. Krug, C. E. Lane, L. A. Lewis, J. Lodge, D. H. Lynn, D. G. Mann, R. M. McCourt, L. Mendoza, O. Moestrup, S. E. Mozley-Standridge, T. A. Nerad, C. A. Shearer, A. V. Smirnov, F. W. & M. F. Taylor. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. Journal of Eukaryotic Microbiology, 52: 399-451.

Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology. 5th ed. Elsevier Academic Press. New York, U.S.A.

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims. & M. Blackwell. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. John Wiley & Sons Inc. New York, U.S.A.

— 1973. Myxomycetes. Pp. 39-60. *En*: Ainsworth, G. C., F. K. Sparrow, A. S. Sussman (Eds.). The Fungi, Vol. IVB. A taxonomic review with keys: Basidiomycetes and lower fungi. Academic Press, Inc., New York. U.S.A

—. & T. E. Brooks. 1971. Taxonomic studies in the myxomycetes. III. Clastodermataceae: a new family of the Echinosteliales. Mycologia, 63: 925-928.

Álvarez-Curto, E., S. Saran, M. Meima, J. Zobel, C. Scott & P. Schaap. 2007. cAMP production by adenylyl cyclase G induces prespore differentiation in *Dictyostelium* slugs. Development, 134: 959-966.

Baldauf, S. L. & W. F. Doolittle. 1997. Origin and evolution of slime molds (Mycetozoa). Proceedings of the National Academic of Science, 94: 12007-12012.

Barr, D.J.S. 1979. Morphology and host range of *Polymyxa graminis, Polymyxa betae,* and *Ligniera pilorum* from Ontario and some other areas. Canadian Journal of Plant Pathology, 1: 85-94.

Bisby, F.A, Y.R Roskov, T.M Orrell, D. Nicolson, L.E Paglinawan, N. Bailly, P.M Kirk PM, T. Bourgoin, G. Baillargeon. 2009. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2009 Annual Checklist. Disponible en: www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2009/. Species 2000: Reading, U.K.

Bradbury, E. M., R. J. Inolis & H. R. Mathews. 1974. Control of cell division by lysin very rich histone phosphorylation. Nature, 247: 257-261.

Braselton, J. P. 2001. Plasmodiophoromycota. Pp. 81-91. *En:* The Mycota VII A. K. Esser & P.A. Lenke (Eds.). Springer, New York, U.S.A.

Cavalier-Smith, T., 1993. Kingdom protozoa and its 18 Phyla. Microbiological Reviews, 57: 953-994.

—. 2003. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. European Journal of Protistology, 39: 338-348.

Cavender, J. C. & E. M. Vadell. 2000. The Genus *Acytostelium*. Mycologia, 92: 992-1008.

Clark, J. 2003. Plasmodial incompatibility in the myxomycete *Dydimium squamulosum*. Mycologia, 95: 24-26.

Dorfelt, H, A. R. Schmidt, P. Ullmann & J. Wunderlich. 2003. The oldest fossil myxogastroid slime mould. Mycological Research, 107: 123-126.

Down, G. L. J. Grenville & J. M. Clarkson. 2002. Phylogenetic analysis of *Spongospora* and implications for the taxonomic status of the plasmodiophorids. Mycological Research, 106: 1060-1065.

Erdos, G., K. B. Raper & L. K. Vogen. 1973. Mating types and macrocyst formation in *Dictyostelium discoideum*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 70:1828-1830.

Erdos, G. 1972. The nuclear cycle and spore discharge in *Endemosarca hypsalyxis*. Mycologia, 64: 423-426.

Fiore-Donno, A. M., M. Meyer, S. L. Baldauf & J. Pawlowski. 2008. Evolution of dark-spored Myxomycetes (slime-molds): Molecules versus morphology. Molecular Phylogenetics and Evolution, 46: 878-889.

Francis, D. 1998. High frequency recombination during the sexual cycle of *Dictyostelium discoideum*. Genetics, 148: 1829-1832.

Gross, J. D. 2009. Acidic Ca_2 stores, excitability, and cell patterning in *Dictyostelium discoideum*. Eukaryotic Cell, 8: 696-702.

Herrera, T. & M. Ulloa. 2004. El reino de los hongos: micología básica y aplicada. 2nd ed. Fondo de Cultura Económica, Universidad Autónoma de México, México.

Kanyuka, K., E. Ward & M. J. Adams. 2003. *Polymyxa graminis* and the cereal viruses it transmits: a research challenge. Molecular Plant Pathology, 4: 393-406.

Keller, W., & T. E. Brooks. 1977. Corticolous Myxomycetes VII: Contribution toward a monograph of *Licea*, five new species. Mycologia, 69: 667-684.

Kessin, R. H. 2001. Evolution, cell biology, and the development of multicellularity. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.

Kirk, P.M., P.F. Cannon & J.A. Stalpers. 2001. Dictionary of the fungi. 9th ed. CAB International, Wallingford, U.K.

—, P.F. Cannon., D. W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th Edition. CABI Publishing. U.K.

Lahert, H. & J.A. Kavanagh. 1985. The fine structure of cystosorus of *Spongospora subterranea*, the cause of powdery scab of potatoes. Canadian Journal of Botany, 63: 2278-2282.

Martin, G. W. 1967. *Lycogala exiguum*. Mycologia, 59: 155-160.

—. & C. Alexopoulos. 1969. The Myxomycetes. University of Iowa Press, Iowa, U.S.A.

Mathews, L. 1977. Ca^{++} regulation in caffeine-derived microplasmodia of *Physarum polycephalum*. Journal of Cell Biology, 72: 502-505.

Moreno, M. & C. Rivera. 2005. Biología e importancia económica de *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*, agente causal de la sarna polvorienta o roña de la papa. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología, 74: 77- 84.

Moxham, S. E. & S. T. Buczacki. 1983. Chemical composition of the resting spore wall of *Plasmodiophora brassicae*. Transactions of the British Mycological Society, 80: 297-304.

Nakamura, A. & K. Kohama. 1999**.** Calcium regulation of the actin-myosin interaction of Physarum polycephalum. International Review of Cytology, 191: 53-98.

Newell, P. 1971. The Development of the cellular slime mould *Dictyostelium discoideum*: A model system for the study of cellular differentiation. Essays in Biochemistry, 7: 87-126.

O'Day, D. 1973. a-Mannosidase and microcyst differentiation in the cellular slime mold *Polysphondylium pallidum*. Journal of Bacteriology, 113:192-197.

Rojas, C., M. Schnittler, D. Biffi & S. L. Stephenson. 2008. Microhabitat and niche separation in species of *Ceratiomyxa*. Mycologia, 100: 843-850.

—., & S. Stephenson. 2007. Distribution and ecology of myxomycetes in the high-elevation oak forests of Cerro Bellavista, Costa Rica. Mycologia, 99: 534-543.

Ross, I. K. 1973. The Stemonitomycetidae, a new subclass of Myxomycetes. Mycologia, 65: 477-485.

Scamardella, J. M., 1999. Not plants or animals: a brief history of the origin of The kingdoms Protozoa, Protista and Protoctista. International Microbiology, 2: 207-216.

Schnittler, M & S. Stephenson. 2002. Inflorescences of neotropical herbs as a newly discovered microhabitat for Myxomycetes. Mycologia, 94: 6-20.

Stephenson, S., M. Schnittler & Y. Novozhilov. 2008*a*. Myxomycete diversity and distribution from the fossil record to the present. Biodiversity and Conservation, 17:285–301.

Stephenson, S., L. A. Urban, C. Rojas & M. S. McDonald. 2008*b*. Myxomycetes associated with woody twigs. Revista Mexicana de Micología, 27: 21-28.

—, M. Schnittler & C. Lado. 2004. Ecological characterization of a tropical myxomycete assemblage: Maquipucuna cloud forest reserve, Ecuador. Mycologia, 96: 488-497.

—. & H. Stempen. 1994. Myxomycetes, a handbook of slime molds. Timber Press. Portland, Oregon, U.S.A.

—. 1989. Distribution and ecology of Myxomycetes in temperate forests. II. Patterns of occurrence on bark surface of living trees, leaf litter, and dung. Mycologia, 81: 608-621.

Ulloa, M. & R. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, St. Paul, Minnesota, U.S.A.

Ulloa, M. & R. T. Hanlin. 2000. Illustrated Dictionary of Mycology. APS Press, St. Paul, Minnesota, U.S.A.

Ulloa, M. 1991. Diccionario Ilustrado de Micología. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México.

Webster J. & R. Weber. 2007. Introduction to Fungi. 3rd ed. Cambridge University Press. New York, U.S.A.

Whittaker, R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. Science, 163: 150-160

CAPÍTULO
17

PRÁCTICAS DE **LABORATORIO**

PRÁCTICA 1: BIOSEGURIDAD

PRÁCTICA 2: PREPARACIÓN DE MEDIOS DE CULTIVO Y MATERIALES

PRÁCTICA 3: CARACTERÍSTICAS MACRO Y MICROSCÓPICAS

PRÁCTICA 4: TÉCNICAS DE AISLAMIENTO

PRÁCTICA 5: ASPECTOS FISIOLÓGICOS

PRÁCTICA 6: REPRODUCCIÓN SEXUAL

PRÁCTICA 7: REPRODUCCIÓN ASEXUAL

PRÁCTICA 8: HONGOS ANAMÓRFICOS, CONIDIALES O MITOSPÓRICOS

PRÁCTICA 9: LEVADURAS

PRÁCTICA 10: FILO ASCOMYCOTA FILAMENTOSOS

PRÁCTICA 11: LÍQUENES

PRÁCTICA 12: BASIDIOMYCOTA

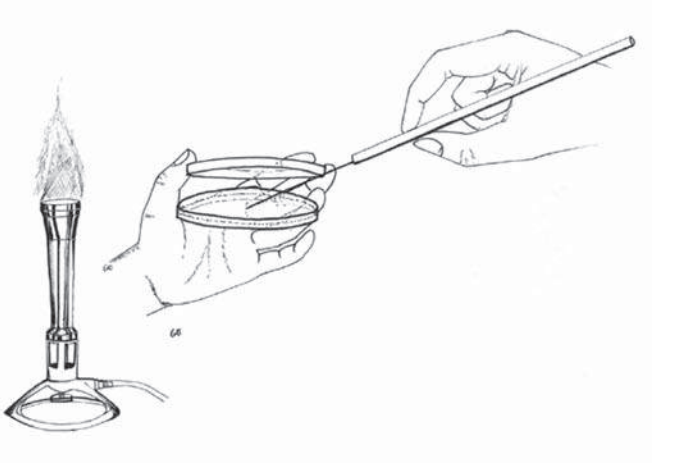
PRÁCTICA 13: ROYAS Y CARBONES

PRÁCTICA 14: FILO "ZIGOMYCOTA"

PRÁCTICA 15: FILO GLOMEROMYCOTA

PRÁCTICA 16: HONGOS ACUÁTICOS: FILO OOMYCOTA,
FILO CHYTRIDIOMYCOTA, FILO BLASTOCLADIOMYCOTA

PRÁCTICA 17: FILOS MIXOMYCOTA Y PLASMODIOPHOROMYCOTA



PRÁCTICA 1:
BIOSEGURIDAD

Objetivos

1. Conocer las normas de bioseguridad para realizar un trabajo de laboratorio.
2. Conocer las técnicas de un trabajo aséptico en el laboratorio.

Bioseguridad

La bioseguridad es la utilización de pautas y acciones para proteger a las personas de los riesgos que implica el trabajo con agentes biológicos, químicos y físicos. Estas pautas fueron establecidas debido al informe de una serie de casos bien documentados acerca de personal de laboratorio infectado con los microorganismos, con los cuales trabajaban. Estas pautas son reconocidas internacionalmente con el nombre de normas de bioseguridad. Estas normas deben ser aplicadas de acuerdo con el tipo de microorganismos o agentes químicos o físicos con los cuales se trabaje. Para los laboratorios de microbiología fueron designadas cuatro categorías de acuerdo con los riesgos potenciales que representa el trabajo en estos.

Clasificación de los laboratorios

Existen cuatro tipos de laboratorios que corresponden a cuatro niveles de bioseguridad de acuerdo con el grado de riesgo que presentan los microorganismos con los cuales se trabaja. Las normas de bioseguridad que se deben seguir tienen en cuenta principalmente los equipos de protección necesarios según las prácticas y las técnicas que se realizan en los laboratorios de cada nivel.

Nivel 1: Corresponde a laboratorios para docencia en enseñanza secundaria o de pregrado y en ellos se manejan microorganismos que no producen enfermedad en humanos inmunocompetentes.

Las pautas de bioseguridad que se requieren son las buenas prácticas microbiológicas, un buen lavado de manos y no es necesario establecer barreras adicionales.

Nivel 2: Corresponde a laboratorios clínicos, de diagnóstico y docentes en donde se trabaja con microorganismos que tienen un riesgo moderado y que están asociados con enfermedades humanas de diferente severidad. Con buenas prácticas de microbiología estos microorganismos pueden ser manipulados sin necesidad de una cámara de seguridad. Este nivel es el indicado cuando se trabaja con derivados sanguíneos, fluidos corporales y tejidos. Se deben emplear gafas y guantes. Es necesario desechar el material contaminado adecuadamente.

Nivel 3: Corresponde a laboratorios clínicos, de diagnóstico, docencia, investigación o producción. En ellos se trabaja con agentes que potencialmente se pueden adquirir por vía respiratoria y que pueden causar infecciones serias e incluso letales. Todo el material debe ser manipulado en una cámara de seguridad tipo II. El laboratorio debe contar con una ventilación especial que minimice la liberación de aerosoles al exterior.

Nivel 4: Corresponde a laboratorios en los cuales se trabaja con agentes que tienen un alto riesgo de causar enfermedades serias, que pueden ser transmitidas por aerosoles y para los cuales no hay vacuna o terapia conocidas. Todo el material debe ser manipulado en una cabina de seguridad tipo III o debe usarse un traje especial. Las instalaciones de este tipo de laboratorio se encuentran, en general, separadas del resto de la edificación. Deben poseer una ventilación muy especializada y compleja y un buen desecho de material para evitar la liberación del agente al medio ambiente.

Características del laboratorio de biología de los hongos y recomendaciones

Para la realización de las prácticas de laboratorio que se presentan en este libro se debe disponer de un laboratorio de nivel 1. A pesar de que en el laboratorio de biología de hongos no se manipulan agentes patógenos, es necesario tener en cuenta que se está trabajando con organismos vivos que pueden ser oportunistas. Por lo tanto, se deben atender las siguientes observaciones y recomendaciones.

1. Causas y consecuencias de la infección micótica asociada a exposición en el laboratorio

Causas	Consecuencias
Creación de aerosoles	Afección respiratoria Alergias
Accidente traumático	Micosis por implantación
Dispersión de suspensión de hongos	Afección ocular
Contacto directo con lesión cutánea	Afección cutánea

Tabla 17.1. Resumen de las causas de infección micótica en el laboratorio y sus consecuencias

2. Condiciones que favorecen la infección micótica en el laboratorio

A. Formación de aerosoles

Los aerosoles resultan de la dispersión de partículas en el aire, debido al mal ajuste de tapones y tapas, rotura de material de vidrio contaminado, soplar, agitar, incinerar inadecuadamente, remover tapas de forma incorrecta o por el uso de ciertos elementos como jeringas, agujas, pipetas, tubos, matraces, cajas de Petri, homogenizadores, agitadores, asas y centrífugas, entre otros.

B. Penetración traumática

La penetración traumática se puede producir por la punción con jeringa cargada con material infectante, la herida ocasionada por material cortopunzante o generado por la rotura de tubos, matraces o cajas de Petri que contengan el hongo y por las heridas causadas por bisturí o elementos utilizados en autopsias de pacientes o animales de experimentación.

C. Contacto directo con lesiones corporales y con escamas o pelos infectados

El manejo de animales con afección dermatofítica puede causar infección, sin embargo, ésta no siempre se manifiesta clínicamente. Adicionalmente, actividades como limpieza de jaulas de animales infectados y el contacto con escamas de piel o pelos infectados pueden ser riesgos potenciales para adquirir infección.

3. Errores comunes en el laboratorio

Existen causas importantes de error en el laboratorio, las cuales se exponen a continuación.

a. Cuando se trabaja fuera del horario del laboratorio, con prisa, distraído, hablando con el compañero o en estado de embriaguez.
b. Cuando se informan resultados incorrectos por exceso de imaginación (ver lo que no está o decir que algo es lo que no es) o por omisión (no ver lo que está).
c. Por falta de ética: alterar un resultado, no realizar el trabajo o por informar como propio el trabajo realizado por otra persona.

4. Recomendaciones para trabajar con seguridad en el laboratorio de micología

a. Uso de elementos protectores personales:
Batas: siempre abotonadas y limpias, no salir con la bata fuera del sitio del laboratorio (biblioteca, cafetería, clases, etcétera). Tapabocas, gorros y lentes de protección cuando sea necesario.
b. Lavado frecuente de manos.
c. Desinfección del área de trabajo: antes de iniciar y después de finalizar cada labor.
d. No llevar al área de trabajo: libros, maletas, etcétera. Sólo lo necesario: guías, lápiz, etcétera.
e. Está prohibido comer, tomar agua, fumar, etcétera.
f. Todo el material debe estar marcado de forma apropiada. Los cultivos que se realicen deben llevar: fecha, medio de cultivo usado, nombre del hongo o número de muestra, mesa, etcétera (para su adecuada identificación).
g. Utilizar pipeteadores.
h. Empleo de la cámara de flujo laminar cuando sea necesario.
i. Ser cuidadosos con el uso de los mecheros.
j. Evitar la formación de aerosoles.
k. Descartar el material de desecho en el lugar señalado.
l. Tener siempre a mano hipoclorito al 5%.
m. Cuando ocurra un accidente avisar al profesor o al monitor.

5. Normas en caso de accidente

a. Salir ordenadamente. Una o dos personas deben permanecer en el lugar.
b. Cerrar el área de trabajo.
c. Derramar sustancias desinfectantes por los bordes del área donde ocurrió el accidente.
d. Aplicar toallas empapadas generosamente con hipoclorito de sodio al 5%. Dejar en contacto por una hora. Evitar que el área de peligro se seque.
e. Remover las toallas y elementos quebrados con guantes y pinzas. Colocar en un recipiente cerrado que se pueda autoclavar.
f. Si hay una herida, aplicar primeros auxilios.

PRÁCTICA 2: PREPARACIÓN DE MEDIOS DE CULTIVO Y MATERIALES

Objetivos

1. Reconocer los diferentes medios de cultivo.
2. Realizar los cálculos adecuados para la preparación de agar PDA y agar malta.
3. Conocer las formas de esterilización que se emplean para preparar el material del laboratorio.

En general, un medio de cultivo debe tener todos los nutrientes requeridos para el hongo: fuentes de carbono y nitrógeno utilizables, ciertas sales, microelementos y agua. Algunas especies requieren vitaminas y factores de crecimiento. Estos medios, de acuerdo con su consistencia, pueden ser líquidos o sólidos (con agar) y según se conozca la naturaleza química de los constituyentes pueden ser sintéticos, semisintéticos o naturales.

- Medios sintéticos: son elaborados a partir de sales minerales, carbohidratos y fuentes de nitrógeno orgánico e inorgánico, siendo todos estos reactivos de grado analítico. El agua es desionizada y el agar noble, lo cual permite conocer la composición exacta del medio. Por ejemplo: agar Czapek (CZ), Difco, Oxoid, Merck.
- Medios semisintéticos: contienen componentes de concentración conocida y componentes naturales (papa más un carbohidrato para la estimulación del crecimiento vegetativo). Por ejemplo: agar Sabouraud, (SAB), Difco, Oxoid, Merck; agar papa dextrosa (PDA), Oxoid, Difco, Merck.
- Medios naturales: son elaborados a partir de una fuente de nutrientes natural como la avena, arroz, pan, zanahoria, etcétera y, por lo tanto, la composición exacta del medio no es conocida.

La selección de los medios de cultivo depende del propósito de la investigación.

- Aislamiento: se requiere un medio que permita el crecimiento rápido o lento y en el cual se puedan determinar las características de la colonia: color, textura, etcétera. En algunas ocasiones, también es necesario que el medio sea transparente con el fin de realizar observaciones directas en él.
- Determinación o identificación: se deben emplear medios de cultivo donde se obtenga buena esporulación, color tanto del micelio como de las esporas y el reverso de la colonia. Además, debe permitir la formación de estructuras específicas de acuerdo con las descripciones publicadas.
- Preservación: se necesita un medio donde se conserven las características físicas y fisiológicas de las especies.
- Pruebas bioquímicas, estudios fisiológicos y bioensayos: para poder realizar estos ensayos es necesario emplear un medio sintético y de esta forma poder evaluar la utilización o degradación de cierta sustancia.

Muchos hongos crecen y esporulan mejor en medios naturales que en los sintéticos. Los medios naturales pueden contener los nutrientes pero no siempre en las cantidades óptimas para el desarrollo; por eso, muchos de estos medios son suplementados con 2 a 10 g de glucosa y 0,5 a 2 g de extracto de levadura por cada 100 mL.

Otros hongos se comportan mejor con substratos insolubles tales como el almidón o celulosa que son hidrolizados gradualmente por enzimas extracelulares producidas por ellos.

Para evitar la contaminación bacteriana los medios se pueden volver selectivos por varios procedimientos, entre ellos nombraremos la acidificación con ácido láctico hasta alcanzar un pH 4 y la adición de antibióticos antibacterianos: estreptomicina, penicilina o cloranfenicol.

Los medios de cultivo son generalmente esterilizados en una autoclave a 250 °F (121 °C) y 15 lb de presión, por 10-15 minutos. El material de vidrio se esteriliza en un horno a 320 °F (160 °C) por tres horas.

Los mesones, pisos y ambiente son desinfectados con hipoclorito de sodio al 5%, alcohol al 70% o con algún producto comercial que se pueda emplear para tal fin.

Materiales

Agar bacteriológico
Dextrosa
Cloranfenicol (pesado en la balanza analítica)
Extracto de papa
Agar malta
Balanza
Bajalenguas o espátulas
Papel para pesar
Erlenmeyer de 500 ml
Cajas de Petri
Autoclave
Alcohol 70%

Procedimiento

1. Medios de cultivo

A continuación se encuentra la fórmula para la preparación del PDA natural:

Agar papa dextrosa (PDA)
200 g de extracto de papa
20 g de glucosa
15 g de agar
1000 mL de agua

Para preparar 100 mL de extracto de papa: pelar y pesar 20 g de papa. Picar y poner las papas a hervir en 100 mL de agua hasta que se deslían. Filtrar con gasa y el filtrado llevarlo a 100 mL con agua destilada. El extracto papa se puede conservar congelado.

Realizar los cálculos necesarios para determinar la cantidad requerida de cada uno de los componentes de acuerdo con el volumen de medio que se vaya a preparar. Mezcle todos los componentes y caliente hasta hervir en un erlenmeyer. Autoclavar a 121 °C por 15 minutos. Dejar enfriar hasta que se soporte el recipiente en el dorso de la mano. Adicionar en condiciones de esterilidad el antibiótico (cloranfenicol[1] 500 mg/L). Servir las cajas estériles con 20 mL cada una.[2] Dejar enfriar hasta solidificar.

Para el caso del agar malta (Difco, Oxoid, Merck). Pesar 4,5 g del medio. Agregar 100 mL de agua destilada. Hervir. Autoclavar a 121 °C por 15 minutos. Enfriar. Adicionar en condiciones de esterilidad antibiótico (cloranfenicol 1 500 mg/L). Servir cinco cajas con 20 mL cada una.

Todas las cajas deben preincubarse 72 horas a 25-30 °C antes de utilizarlas.

Nota: las cajas para crecimiento de hongos tienen un tamaño de 100 x 15 mm y deben contener de 25 a 30 mL

1 Único antibiótico posible de autoclavar. Los demás antibióticos se adicionan luego de autoclavar el medio.

2 Al servir las cajas tener en cuenta: el cabello debe estar recogido, lavar y desinfectar las manos, desinfectar la superficie de la mesa y tener los mecheros prendidos por lo menos 5 minutos antes.

de medio de cultivo dependiendo del tiempo de incubación que requiera el hongo que se va a sembrar. Las cajas deben ser selladas con Parafilm, esparadrapo o cinta de enmascarar para evitar la desecación.

2. Esterilización de material en la olla de autoclave

a. Llenar con agua (filtrada o destilada) la cámara de vapor cubriendo la resistencia hasta que toque la parrilla.
b. Colocar la cámara de esterilización (olla interior) sobre la parrilla y con el canal orientado hacia la manguera de la válvula de vapor.
c. Introducir el material para esterilizar. Los recipientes con líquidos no deben sobrepasar un 30% del volumen.
d. Tapar la olla colocando la manguera dentro del canal de la cámara de esterilización.
e. Atornillar suavemente con ambas manos los tornillos que estén en posición opuesta.
f. Encender la olla con la válvula abierta hasta que salga vapor en forma continua para conseguir la evacuación del aire.
g. Cerrar la válvula de salida del vapor y esperar hasta que la aguja indique 15 lb de presión y 121 °C.
h. Devolver la llave hasta que el bombillo se apague y desde ese momento contar el tiempo de esterilización (15 minutos).
i. Apagar y dejar enfriar.
j. Esperar a que la presión llegue a cero. Abrir la válvula y luego destapar la olla.
k. Guardar la autoclave sin agua y con la válvula de vapor abierta (en posición vertical arriba).

PRÁCTICA 3: CARACTERÍSTICAS MACRO Y MICROSCÓPICAS

Objetivos

1. Realizar una descripción macro y microscópica.
2. Realizar siembra de un hongo micelial y una levadura.
3. Realizar montajes de láminas.
4. Observar tejidos fúngicos.

Materiales

Cultivos

Levaduras (dos cajas) en YM o AM: levadura roja (*Rhodotorula* sp.) y levadura blanca (*Saccharomyces* sp. o *Candida* sp.).

Hongos miceliales: *Alternaria* sp., *Penicillium* sp., *Aspergillus flavus*, *Paecilomyces* sp., *Geotrichum* sp., *Mucor* sp.

Medios de cultivo: cajas y tubos de AM y PDA.

Otros: azul de lactofenol, lactofenol, láminas y laminillas, asas rectas, alcohol al 70%.

Procedimiento

1. Descripción de los hongos

Dibuje y describa cada uno de los hongos llevados a clase de acuerdo con los siguientes parámetros:

Medio de cultivo, tiempo de incubación y temperatura de incubación y aquellos que se describen en la tabla 17.2.

	Característica	Mohos	Levaduras
Descripción macroscópica	**Color**	Colonia	
		Reverso	
		Pigmento al medio	
	Tamaño de la colonia	Diámetro	
	Apariencia	Correosa	Cremosa
		Aterciopelada	
		Algodonosa	
		Polvorienta	
		Granulosa	
Descripción microscópica	**Micelio**	Hialino o dematiáceo	Formación de seudomicelio
		Septado o aseptado (escasamente septado)	
		Ancho o delgado	
	Pared	Delgada Gruesa	
		Lisa Rugosa	

Tabla 17.2. Pautas para la descripción macroscópica y microscópica de un hongo



Fig. 17.1. Texturas de colonias. Algodonosa, aterciopelada y correosa (arriba de izq. a der.); granulosa, polvorienta y cremosa (abajo de izq. a der.)
Fotografías: LAMFU

2. Realización de montajes

Para la observación microscópica de los hongos se realizan montajes en agua, azul de lactofenol o lactofenol. Es importante tener en cuenta las ventajas y desventajas que ofrecen los diferentes líquidos de montaje de tal forma que los montajes estén acordes con lo esperado (tabla 17.3).

Líquido	Ventajas	Desventajas
Agua	Buena observación de forma, tamaño, pigmentación y contenido celular.	Rápida desecación y baja viscosidad.
Azul de lactofenol	Montaje duradero, fácil visualización.	Contraste de pared es bajo. Mayor tinción de la pared que del citoplasma. Encogimiento y coagulación del citoplasma.
Lactofenol	Artefactos menos pronunciados. Montaje duradero.	Encogimiento y coagulación del citoplasma.

Tabla 17.3. Cuadro comparativo de los líquidos de montaje utilizados en micología

Composición del azul de lactofenol y del lactofenol.

Azul de lactofenol (líquido de montaje).
Mezclar en el siguiente orden:
Ácido láctico: 20 mL
Cristales de fenol: 20 g
Glicerina: 40 g
Agua destilada: 20 mL
Azul de algodón: 0,05 g
Lactofenol
Igual que el anterior pero sin colorante.

En el laboratorio de micología se utilizan tres tipos de agujas para la transferencia de cultivos o para el montaje de las láminas; en cualquiera de los casos las agujas deben ser esterilizadas por flameo al rojo vivo.

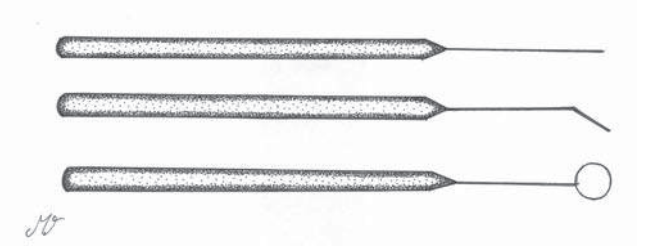


Fig. 17.2. Tipos de agujas empleadas en micología
Esquema: Marleny Vargas

Para hongos miceliales

1. Tomar una lámina y agregar una gota de líquido de montaje.
2. Introducir el asa en el alcohol al 70% y flamearla en la llama.
3. Destapar el cultivo cerca del mechero y enfriar el asa en el medio.[3]
4. Tomar un inóculo pequeño, tapar el tubo o la caja.
5. Llevar el inóculo sobre la gota de lactofenol o el líquido de montaje elegido.
6. Separar el inóculo con la ayuda de otra asa.
7. Colocar una laminilla sobre el montaje evitando la formación de burbujas.

Para hongos levaduriformes

1. Repetir los pasos del procedimiento anterior hasta el numeral 5 y tomar el inóculo con la punta del asa; suspenderla en el líquido de montaje.

Realizar el montaje de láminas a partir de los cultivos traídos al laboratorio.

Enfocar con aumento de 10x y luego con 40x y con cuidado las láminas que han sido previamente preparadas y dibujar lo que observa.

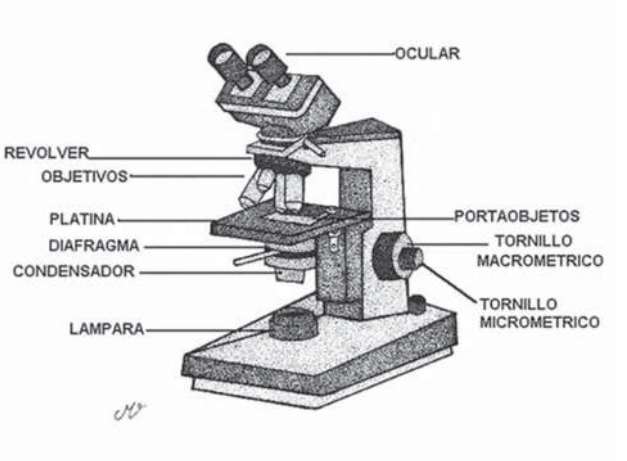


Fig. 17.3. Esquema de los componentes del microscopio
Esquema: Marleny Vargas

3 Si es un tubo no poner el tapón encima de la mesa, cogerlo con el dedo meñique y si es caja no colocar la tapa sobre la mesa; sostenerla en forma indicada sobre la base.

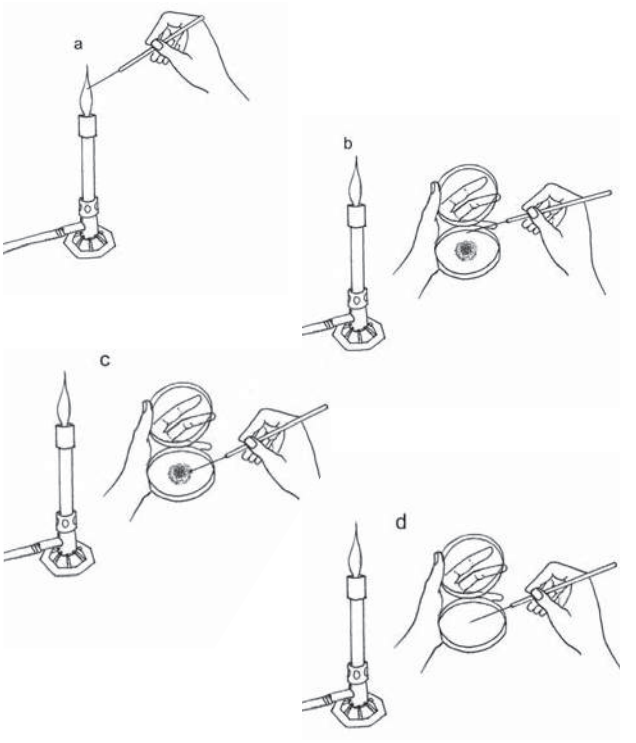


Fig. 17.4. Realización de un subcultivo en caja de Petri
Esquema: Natalia Vargas

3. Subcultivo o pase

Las levaduras se siembran de la misma forma que las bacterias, con asa redonda. Los hongos miceliales se siembran con el asa recta por punción en el centro de la caja o en el centro del bisel del tubo.

Realizar un subcultivo de un moho y de una levadura teniendo en cuenta las normas de bioseguridad.

4. Tejidos

Observar al microscopio las láminas de tejidos de prosénquima y seudoparénquima y hacer un dibujo de cada uno de ellos.

5. Microcultivo

Material: Caja de Petri vacía que en el fondo se encuentra el papel absorbente, las barras de sostén (madera o vidrio) y una lámina (todo el material debe estar estéril). Laminilla, agua destilada, caja de Petri con PDA u otro medio de cultivo, pinzas, bisturí y aguja recta. En la figura 17.5 se observa el montaje.

1. Cortar cuadros de 1 cm^2 del medio de cultivo con el bisturí caliente.
2. Colocar con las pinzas un cuadro sobre la lámina portaobjetos que está dentro de la caja de Petri.
3. Sembrar con la aguja pequeñas porciones del hongo en los cuatro lados del cuadro de agar (sin dañarlo).
4. Colocar la laminilla previamente flameada y enfriada sobre el cuadro sembrado.
5. Añadir agua destilada (5 a 10 mL) sobre el papel absorbente, sin humedecer el montaje de la lámina.
6. Sellar la caja con vinipel.
7. Incubar a 25 °C por 5 días. Observar al microscopio cuando aparezcan las estructuras de reproducción.

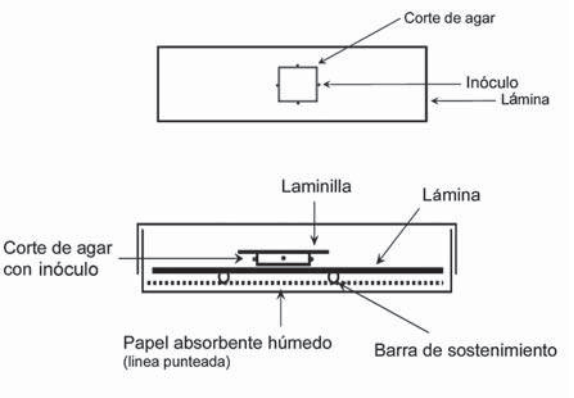


Fig. 17.5. Microcultivo
Esquema: Natalia Vargas

PRÁCTICA 4:
TÉCNICAS DE AISLAMIENTO

Objetivos

1. Realizar la técnica de aislamiento de hongos acuáticos por medio de cebos (verdaderos) y por concentración (transitorios).
2. Realizar diferentes métodos de aislamientos de hongos del suelo.
3. Realizar la técnica de observación directa de hongos del suelo.

Materiales

- Probeta estéril de 100 mL
- 1 erlenmeyer de 250 mL con desprendimiento
- 1 embudo de porcelana (con empaque de caucho)
- Papel filtro (cortado para que quepa en el embudo) empacado y autoclavado
- Pinzas
- 2 cajas de AM + ab (ab: 500 mg/ 1000 mL)
- 1 pipeteador de 1 mL
- 1 pipeta estéril de 1 mL
- Agitador
- 1 caja de Petri estéril
- 20 mL de AM + ab líquido caliente (en erlenmeyers o tubos de tapa rosca)
- 1 bajalenguas estéril
- 1 frasco con 50 mL de ADE (agua destilada estéril)
- 5 frascos con 99 mL de ADE
- Papel para pesar (estéril)
- 5 pipetas de 10 mL estériles
- 2 pipetas de 1 mL estériles
- 2 rastrillos estériles
- Balanza
- 4 cajas de agar rosa bengala
- Solución rosa de bengala o eritrocina
- Trípode y malla de asbesto
- Pinzas de madera
- Vaso de precipitado de 500 mL

Aislamiento de hongos acuáticos

En el agua dulce o marina existe una variedad de hongos, los cuales pueden crecer y reproducirse. Estos pueden pasar allí parte de su ciclo de vida o sus propágulos estar transitoriamente en este hábitat.

Para poder realizar su aislamiento es necesario conocer entonces el tipo de hongos acuáticos que deseamos colectar. Por ejemplo, si son hongos que viven permanentemente en el agua y en algunos de sus estados necesitan del agua, se realiza su aislamiento por medio de pesca con diferentes tipos de cebo como: endospermo de marihuana (*Cannabis sativa*), granos de polen de pino, hojas de pasto, papel celofán, insectos

muertos, esqueleto de camarón, piel de culebra, etcétera. Si el aislamiento es de propágulos transitorios se utiliza el método de concentración por centrifugación o por filtración.

En cualquier caso durante la toma de muestra es necesario tener en cuenta las siguientes recomendaciones:

a. La muestra se debe colectar en un recipiente estéril de cierre hermético y de volumen aproximado de 250 mL.
b. Sitio de recolección: para el caso de hongos acuáticos verdaderos se colecta suelo de las orillas de los ríos donde se encuentra materia orgánica como madera, hojas, etcétera. Para los hongos transitorios se toman muestras de charcos de aguas lluvias, lagos, lagunas y represas.
c. Almacenamiento: el almacenamiento de la muestra antes de ser procesada debe hacerse a temperatura ambiente y en la oscuridad para hongos acuáticos verdaderos y a 4 °C para propágulos transitorios. Las muestras se pueden almacenar por un período máximo de ocho días.

Aislamiento de hongos del suelo

Los hongos del suelo son cien veces menos numerosos que las bacterias de suelos cultivados, pero a menudo ellos tienen una mayor biomasa. Además, desempeñan un papel muy importante en la microbiota del suelo principalmente en suelos forestales; los hongos del suelo ordinariamente comprenden una gran diversidad de especies y son los responsables de la descomposición de celulosa, lignina y quitina en las capas del suelo. Ocurren como micelios, conidios, esporas y clamidosporas. Solamente el estado micelial tiene considerable actividad metabólica; los otros estados son de dormancia y tienen poca actividad e importancia en el metabolismo del suelo, pero mucha en la propagación de patógenos de plantas, animales y el hombre. Los hongos pasan mucho tiempo en estado de dormancia en el suelo.

La selección de la técnica para el aislamiento de hongos del suelo debe ser determinada por el propósito de estudio.

Estos propósitos pueden ser: inventario, búsqueda de hongos productores de sustancias antibióticas, patógenos para animales y hombre, patógenos de plantas, hongos rizosféricos, simbiontes micorrizales.

Las técnicas existentes pueden ser subdivididas en dos grandes categorías: observación directa y técnicas de aislamiento. Estas últimas pueden ser selectivas o no.

Procedimiento

1. Aislamiento de hongos acuáticos

a. Repartir la muestra (suelo de la orilla, debajo del agua) en varias cajas de Petri hondas, al lado del mechero encendido.
b. Agregar a cada caja un cebo diferente, previamente esterilizado.
c. Guardar a temperatura ambiente y en oscuridad por una semana.
d. Al cabo de una semana, tomar el cebo con el hongo crecido y montar una lámina.
e. Lavar la semilla con el hongo (con frasco lavador o al chorro de la llave muy suave).
f. Sembrar en caja de corn meal agar (CM) + Telurito, de K al 0.01 % la anterior semilla, colocándola dentro de un anillo de vidrio que previamente ha sido esterilizado (humedeciéndolo en alcohol y flameándolo) e insertado en el agar (sin atravesarlo completamente).
g. Incubar por 24-48 horas a 25 °C.
h. Cortar varios cuadrados del borde de crecimiento.
i. Colocarlos en el fondo de una caja de Petri estéril.
j. Sobre cada cuadrado colocar media semilla de *Cannabis sativa* estéril.
k. Añadir agua reposada.
l. Dejar flotando otras tres o cuatro mitades de semillas de *Cannabis sativa* estériles.
m. Guardar en oscuridad a 25 °C por una semana.
n. Repicar el hongo limpio de contaminantes a un tubo de CM o guardar el hongo purificado creciendo en la semilla, en un tubo de agua reposada o desionizada estéril.

2. Aislamiento de hongos transitorios en el agua (fig. 17.6)

a. Sembrar 1 mL de la muestra en superficie de AM.
b. Tomar 100 mL de la muestra y filtrarlos al vacío empleando un papel filtro Whatman 1.

c. Sembrar el papel filtro en una caja de AM con la ayuda de unas pinzas estériles.
d. Incubar las cajas sembradas a 25 °C; revisar diariamente hasta obtener crecimiento fúngico.
e. Realizar recuento diferencial de las colonias fúngicas obtenidas. Comparar los recuentos obtenidos del directo y el filtrado.

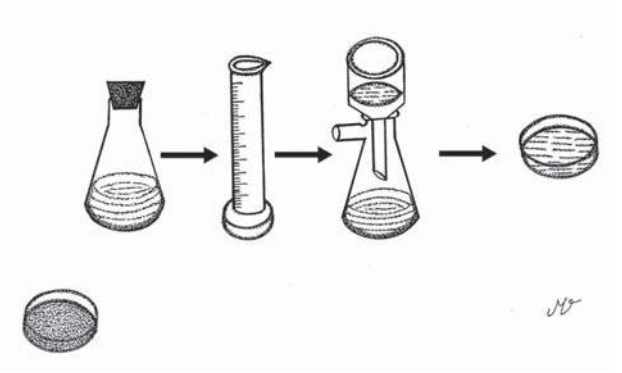


Fig. 17.6. Procedimiento para el aislamiento de hongos transitorios en el agua
Esquema: Marleny Vargas

3. Aislamiento de hongos del suelo por la técnica de Warcup

a. Colocar en una caja de Petri estéril, aprox. 10 mg de suelo.
b. Agregar 20 mL de agar malta más antibiótico a una temperatura de 40 °C aprox. (que la mano resista).
c. Homogenizar con agitación suave.
d. Dejar solidificar.
e. Incubar a 25 °C por 7 días.
f. Realizar las lecturas haciendo láminas para la observación microscópica y subcultivos para la obtención de cultivos puros.

4. Aislamiento de hongos del suelo por la técnica de dilución en placa (Dhingra *et al*., 1985)

a. Pesar 50 g de suelo.
b. Adicionar 50 mL de ADE. Agitar por 30 minutos a 200 r. p. m. a temperatura ambiente.
c. Dejar reposar al menos 15 minutos.
d. Realizar diluciones seriadas en ADE (fig. 17.7).
e. Sembrar 10^{-6} y 10^{-5} por triplicado en medio rosa de Bengala (RB). El medio de cultivo empleado para el aislamiento dependerá del objetivo del estudio.
f. Incubar a 25° por una semana.
g. Realizar recuento diferencial e informar por gramo de suelo.

5. Observación directa de impresión del suelo

a. Tomar dos láminas estériles y unirlas.
b. Enterrarlas verticalmente entre 5 y 15 cm de profundidad.
c. Colocar una señal en el sitio.
d. Desenterrar a la tercera semana de forma oblicua.
e. Separar las láminas y remover el exceso de suelo con un lavado suave en las caras impregnadas con suelo.
f. Fijar la lámina flameando, pero teniendo cuidado de no calentarla demasiado.
g. Colocar la lámina en un baño de vapor (vaso de precipitado con agua hirviendo) y colorear por 5-6 minutos con la siguiente mezcla:

Eritrocina (o rosa de Bengala):	1 g
Solución acuosa de fenol (5 %):	100 ml
Cloruro de calcio:	0,05 g

h. No debe dejarse secar la coloración en el transcurso de los 5-6 minutos.
i. Lavar la lámina con agua de la llave y secar.
j. Observar al microscopio presencia de hifas.

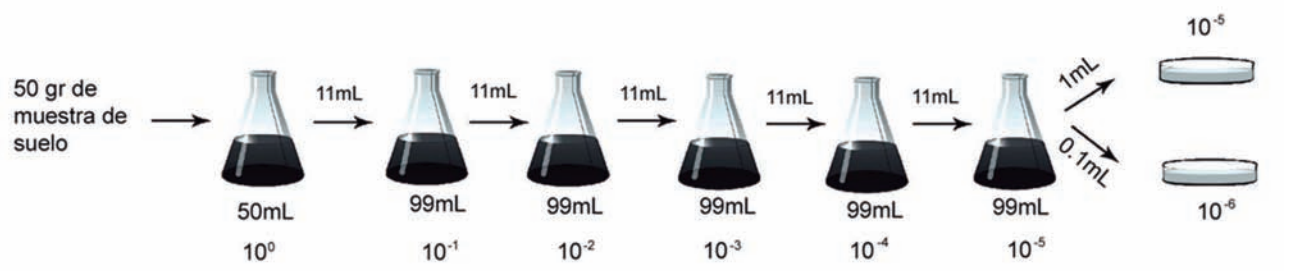


Fig. 17.7. Procedimiento para el aislamiento de hongos de suelo, por la técnica de dilución en placa
Esquema: las autoras

PRÁCTICA 5: ASPECTOS FISIOLÓGICOS

Objetivos

1. Realizar la técnica de estandarización de inóculo empleando la cámara de Neubauer o hemocitómetro.
2. Realizar una curva de crecimiento de un hongo filamentoso.
3. Evaluar el efecto de la temperatura en el crecimiento de los hongos.
4. Estudiar el mecanismo del crecimiento de las hifas.
5. Estudiar la influencia de la luz en el crecimiento del esporangióforo de *Phycomyces blackesleeanus*.
6. Evaluar el dimorfismo de *Mucor rouxii* en diferentes concentraciones de oxígeno.

Materiales

- Un cultivo de cualquiera de las siguientes cepas en tubo*: A. niger, A. flavus, A. fumigatus y Penicillum* sp sembradas en AM e incubadas por 7 días a 25 °C.
- 4 tubos con 9 mL de ADE
- 1 cámara de Neubauer
- 1 pipeta Pasteur estéril
- 4 pipetas de 1 mL estériles
- 4 cajas de AM + ab
- 1 tubo con 10 mL de ADE
- 1 caja de *A. niger* en Agar S con tres días de incubación a 25 °C
- 1 tubo en AM de *Phycomyces blackesleeanus*
- 1 tubo plano con AM
- 1 pedazo de cartulina negra
- 1 mango de bisturí
- 1 tubo de *Mucor rouxii* en YPG con 7 días de incubación 25 °C
- 1 tubo con 10 mL de ADE
- 1 tubo tapa rosca con 30 mL de YPG líquido en caliente
- 1 vaso de 20 mL desechable y esterilizado por UV, mínimo 24 horas antes y tapado con papel estéril o papel aluminio estéril
- Vórtex
- 1 micropipeta de 1 a 10 µL
- 1 caja de puntas de 10 µL estériles
- Solución de ácido acético al 0,5% en frasco con gotero
- Solución de sacarosa al 0,2 M en ácido acético al 0,5%
- 1 vaso de precipitado más agua caliente
- Trípode y malla

Procedimiento

1. Crecimiento

Una de las formas de realizar una curva de crecimiento de hongos filamentosos es determinando el diámetro de la colonia por unidad de tiempo. Para su realización se deben controlar varios factores como concentración del inóculo, temperatura, luz, pH, componentes de los medios, etcétera. La cuantificación de la concentración del inóculo también es necesaria en bioensayos y se puede realizar por medio de un hemocitómetro.

a. Temperatura:

1. Cultivos de *Aspergillus niger*, *A. flavus* o *A. fumigatus*, sembrados en agar malta e incubados por 7 días a 25 °C.
2. Hacer una suspensión de conidios en 10 mL de ADE.
3. Hacer el conteo en la cámara de Neubauer.
4. Realizar los cálculos y diluciones para sembrar 5 µL de una suspensión de 5 x 10^4 conidios/mL, con micropipeta.
5. Sembrar cuatro cajas de agar malta en el centro e incubar a 44, 37, 25 y 4 °C.
6. Medir diariamente el diámetro de la colonia y la densidad del micelio a través de la luz.
7. Graficar la curva de crecimiento (diámetro de la colonia frente a tiempo).
8. Realizar observación microscópica en las diferentes temperaturas.

b. Mecanismo del crecimiento de las hifas:

Dentro de la hifa se mantiene una presión hidrostática positiva que permite la continua expansión de la región apical.

El tratamiento de la hifa con un ácido débil produce la ruptura de su punto más débil (el ápice) con una violencia casi explosiva que puede ser retrasada por el pretratamiento de la hifa con soluciones hipertónicas.

1. Cultivo de *Aspergillus niger* de 3 días en agar S incubado a 25 °C.
2. Enfocar las hifas marginales al microscopio con el objetivo de 10x.
3. Levantar el objetivo y agregar una gota de ácido acético (0,5% v/v) a las hifas marginales e inmediatamente bajar el objetivo y reenfocar.
4. Anotar el tiempo que toman la mayoría de las hifas en estallar.
5. Repetir el procedimiento, pero esta vez adicionando una gota de una solución de sacarosa 0,2 M (preparada en ácido acético 0,5% v/v) a una porción diferente del margen de la colonia.
6. Explicar los resultados.

2. Fototropismo

1. Cultivo de *Phycomyces blackesleeanus*.
2. Sembrar en frasco con agar malta.
3. Envolver en material negro y abrir un orificio en la envoltura.
4. Incubar a temperatura ambiente expuesto a la luz por 7 días.
5. Observar el crecimiento.

3. Dimorfismo

a. Cultivo de *Mucor rouxii* en YPG inclinado a 25 °C por 7 días.
b. Agregar 10 mL de agua estéril al cultivo y agitar fuertemente hasta formar una suspensión de esporas (no raspar).
c. Derretir 30 mL de YPG al baño de María.
d. Sacar el tubo del baño de María y esperar a que el medio alcance una temperatura de 40 °C.
e. Agregar 1 mL de la suspensión de esporas. Homogenizar por agitación.
f. Servir en el vaso plástico y tapar con papel.
g. Esperar a que se solidifique el medio e incubar a 25 °C por 7 días.
h. Leer cortando longitudinalmente el vaso y montando láminas de las partes central, superior, media e inferior. Dibujar las estructuras observadas.

4. Manejo de la cámara de Neubauer

La cámara de Neubauer está compuesta de nueve cuadros grandes con las siguientes medidas:

Área	1 x 1 mm = 1mm^2
Profundidad	1/10 mm
Volumen	1/10 mm^3

Los cuadros grandes de las esquinas donde se hace el conteo de leucocitos están divididos en 16 cuadros intermedios o secundarios cuyas medidas son:

Área	¼ x ¼ mm: 1/16 mm^2
Profundidad	1/10 mm
Volumen	1/160 mm^3

Volumen total: 1/160 x 16 = 1/10 mm^3

El cuadro central donde se realiza el conteo de glóbulos rojos está dividido en 25 grupos de 16 cuadros pequeños, o sea, 16 x 25 = 400 cuadros en total, cada uno de los cuales mide:

Área	1/20 x 1/20 mm = 1/400 mm^2
Profundidad	1/10 mm
Volumen	1/4000 mm^3

Volumen total = 1/4000 x 400 = 1/10 mm^3

La estandarización del inóculo se realiza de la siguiente manera:

a. Hacer una suspensión de los propágulos (conidios, levaduras, esporas, fragmentos de micelio, etcétera).
b. Poner la laminilla sobre la cámara y luego colocar una pequeña gota de la suspensión con una pipeta Pasteur en el borde de la laminilla; permitir que la suspensión llene la cámara sin rebosar.
c. Contar el número de propágulos en cada uno de los cuadrados grandes (A, B, C, D en la fig. 17.8).
d. Cálculos: recordar que
1 ml = 1 cm^3 = 1000 mm^3 y con esto llegar a la siguiente fórmula:

1. Propágulos/ mL = Σ (A+B+C+D) x 25 x 10^2

Para obtener datos confiables el recuento debe realizarse unas cinco veces en ambas áreas grabadas y se utiliza el promedio de los recuentos.

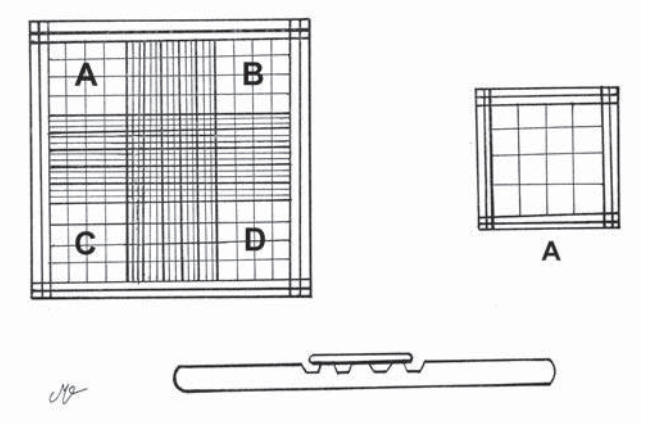


Fig. 17.8. Hemocitómetro o cámara de Neubauer. A, B, C, D representan los cuadrantes correspondientes al recuento de leucocitos y corresponden a los que se emplean en micología para realizar el recuento de propágalos, células, fragmentos de micelio, etcétera
Esquema: Marleny Vargas

PRÁCTICA 6: REPRODUCCIÓN SEXUAL

Objetivos

1. Diferenciar las estructuras de reproducción sexual de los hongos.
2. Dibujar las estructuras a escala.
3. Realizar un cruce de hongos heterotálicos y observar la formación de cigospora.

Materiales

1 tubo de AM con *Phycomyces blackesleeanus* +
1 tubo de AM con *Phycomyces blackesleeanus* -
1 caja de AM
1 caja con *Eurotium* en CZ al 40% de sacarosa
1 caja de *Talaromyces* en AM
1 caja con *Sordaria* en agar sordaria
1 caja con *Chaetomium* en AM
1 caja con *Schizosaccharomyces octosporus* en PDA

Láminas demostrativas:
Oogonio, anteridio, oosfera, oospora, cigospora, ascos desnudos, cleistotecio, peritecio, apotecio, basidio y teliospora.

Procedimiento

1. Observar en 10x y 40x las siguientes estructuras de reproducción sexual:
   - Oogonio
   - Anteridio
   - Cigospora
   - Peritecio
   - Cleistotecio
   - Apotecio
   - Ascostroma
   - Ascos desnudos
   - Basidiosporas
2. Dibuje las estructuras a escala indicando cada una de sus partes.
3. Sembrar por punción en una caja de CDP (corn meal - dextrosa - peptona) las parejas sexuales o tipos de apareamiento de un hongo Zigomycota. Incubar a 25 °C y observar la formación de cigosporas en la parte central (fig. 17.9).

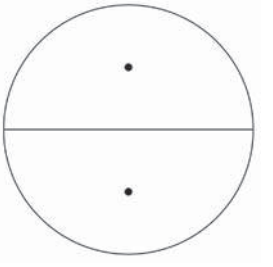


Fig. 17.9. Esquema de siembra de los dos tipos de apareamiento para la obtención de la cigospora

Composición medio corn meal - dextrosa -peptona

Corn meal agar	1,71%
Dextrosa	0,80%
Peptona	0,18%

PRÁCTICA 7: REPRODUCCIÓN ASEXUAL

Objetivos

1. Reconocer las estructuras de reproducción asexual de los hongos mitospóricos.
2. Elaborar montajes de láminas.

Materiales

Cultivos

Schizosaccharomyces pombe, S. octosporus*, Candida albicans, Rhizopus* sp., *Cunninghamella* sp., *Syncephalastrum* sp., *Phoma* sp., *Nigrospora* sp., *Botrytis* sp., *Alternaria* sp., *Aspergillus* sp., *Penicillum* sp., *Scopulariopsis* sp., *Phialophora* sp., *Fusarium* sp., *Curvularia* sp., *Geotrichum* sp., *Trichotecium* sp., *Paecilomyces* sp., *Epicoccum* sp. y *Acremonium* sp., *Verticillium* sp. o *Lecanicillium* sp.

Otros: azul de lactofenol, lactofenol, láminas y laminillas, asas rectas, alcohol al 70%.

Láminas demostrativas: zoosporangio, sinema, acérvulo, esporodoquio.

Procedimiento

1. Observar en 10x y 40x las estructuras de reproducción asexual.
2. Dibujar las estructuras a escala indicando cada una de sus partes.

PRÁCTICA 8: HONGOS ANAMÓRFICOS, CONIDIALES O MITOSPÓRICOS

Objetivo

Realizar la identificación de hongos mitospóricos utilizando una clave dicótoma.

Materiales

Cultivos

Verticillium sp., *Metarhizium* sp., *Acremonium* sp., *Beauveria* sp., *Epicoccum* sp., *Curvularia* sp., *Ulocladium* sp., *Alternaria* sp., *Ulocladium* sp., *Phoma* sp., *Nigrospora* sp., *Fusarium* sp., *TrIchoderma* sp., *Paecilomyces* sp., *Cladosporium* sp., *Penicillium* sp., *Moniliella* sp., *Aspergillus* sp., *Auerobasidium* sp., *Chrysonilia* sp., *Scopulariopsis* sp., *Botrytis* sp., *Geotrichum* sp., *Trichotecium sp., Rhizoctonia* sp.

Procedimiento

1. Realizar la descripción macroscópica de cada colonia.
2. Elaborar láminas de cada colonia y realizar la descripción microscópica correspondiente.
3. Identificar los hongos con la ayuda de la clave dicótoma.

Determinación de hongos miceliales

Cuando en el laboratorio se encuentra un hongo que no se conoce es necesario hacer la determinación de éste, es decir, hacer el reconocimiento de la familia, el género, la especie en que fueron clasificados originalmente. Los hongos ya están clasificados, lo que se hace en el laboratorio es determinarlos previo estudio de sus características morfológicas o moleculares. Por el contrario, cuando se trata de un hongo no descrito hasta el momento se puede decir que se clasifica.

El método más utilizado para determinar hongos tanto a género como a especie implica el empleo de claves, generalmente dicótomas. Una clave dicótoma utiliza proposiciones contradictorias acopladas, correspondientes a dos o más características opuestas, entre las cuales hay que elegir, de acuerdo con las características que presente el hongo desconocido que se va a determinar.

Clave taxonómica

Tomada y modificada de Samson & Van Reenen-Hoekstra (1988)

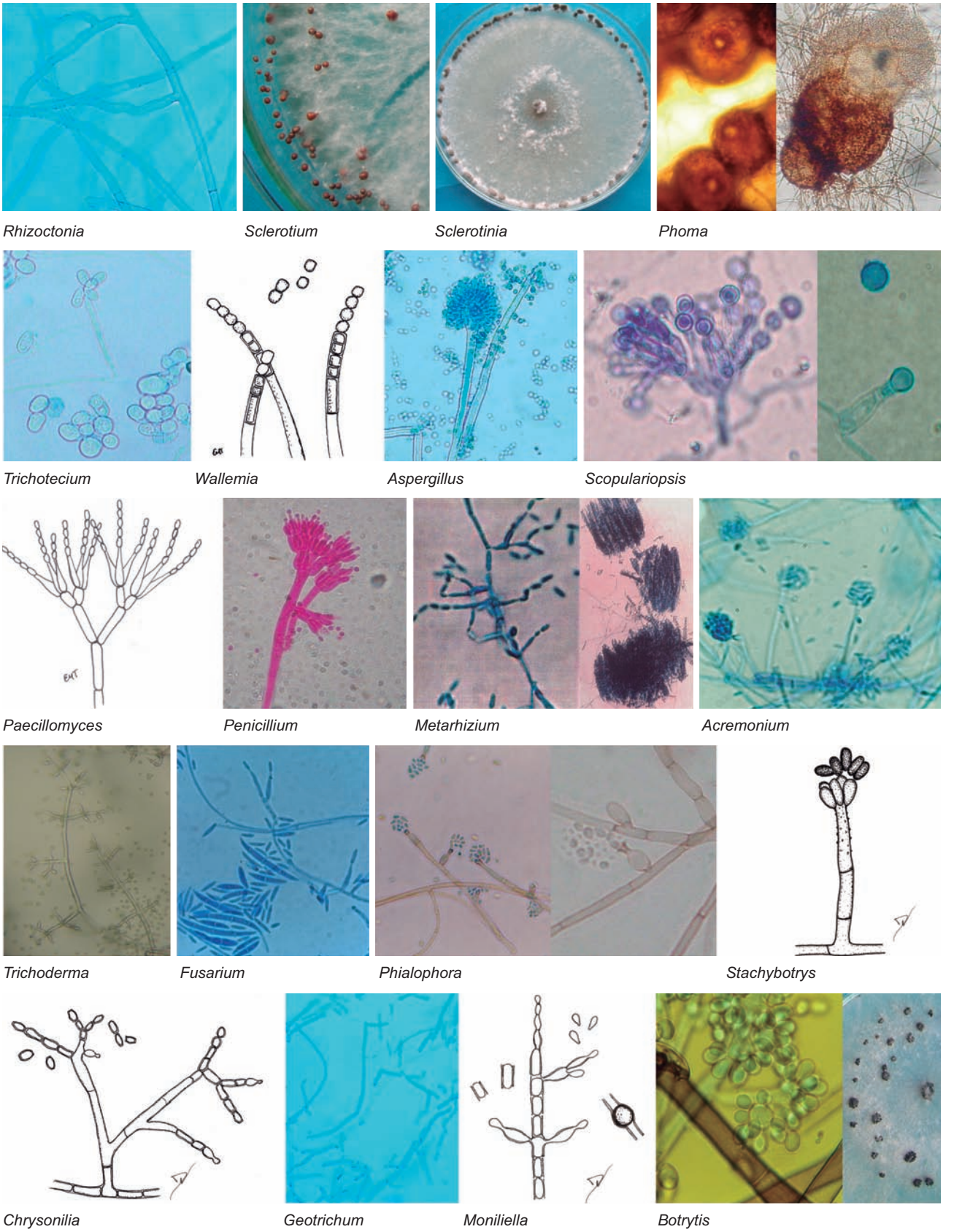
1a. Micelio regularmente septado. Conidios ausentes. Esclerocios o microesclerocios usualmente presentes. _____	**2**

1b. Micelio regularmente septado. Conidios presentes en conidiomas o en conidióforos que nacen directamente del micelio. _____	**4**
2a. Micelio ancho hialino a café claro de pared gruesa, con ramificaciones en ángulo recto, con ligera constricción en los septos. Microesclerocios oscuros, formados por aglomeraciones irregulares de hifas, hasta de 1 mm de diámetro. _____	***Rhizoctonia***
2b. Micelio delgado hialino y septado. Esclerocios presentes esféricos o elípticos. _____	**3**
3a. Esclerocios esféricos de color café a amarillo quemado (bronceados, "tan") de 0,3 a 3 mm de diámetro. _____	***Sclerotium***
3b. Colonias de crecimiento rápido. Esclerocios elípticos (ovalados) de color oscuro casi negro de 8 mm o más de diámetro. _____	***Sclerotinia***
4a. Conidios originados en picnidios. Conidios ameroconidios hialinos, raramente dimoconidios, en algunas especies dictioclamidosporas presentes. _____	***Phoma***
4b. Conidios no originados en picnidios pero sí en conidióforos, esporodoquios, sinemas o directamente de la hifa. _____	**5**
5a. Conidios originados en sucesión o cadena basípeta de células conidiogénicas especiales (fiálides, anélidos). Formando cadenas o en cabezas mucilaginosas o de células conidiogenas retrogresivas o por fragmentación de hifa fértil en cuartetos. _____	**6**
5b. Conidios no originados en sucesión basípeta pero si acrópeta; o por fragmentación de hifas fértiles o solitarios o botriosos. _____	**18**

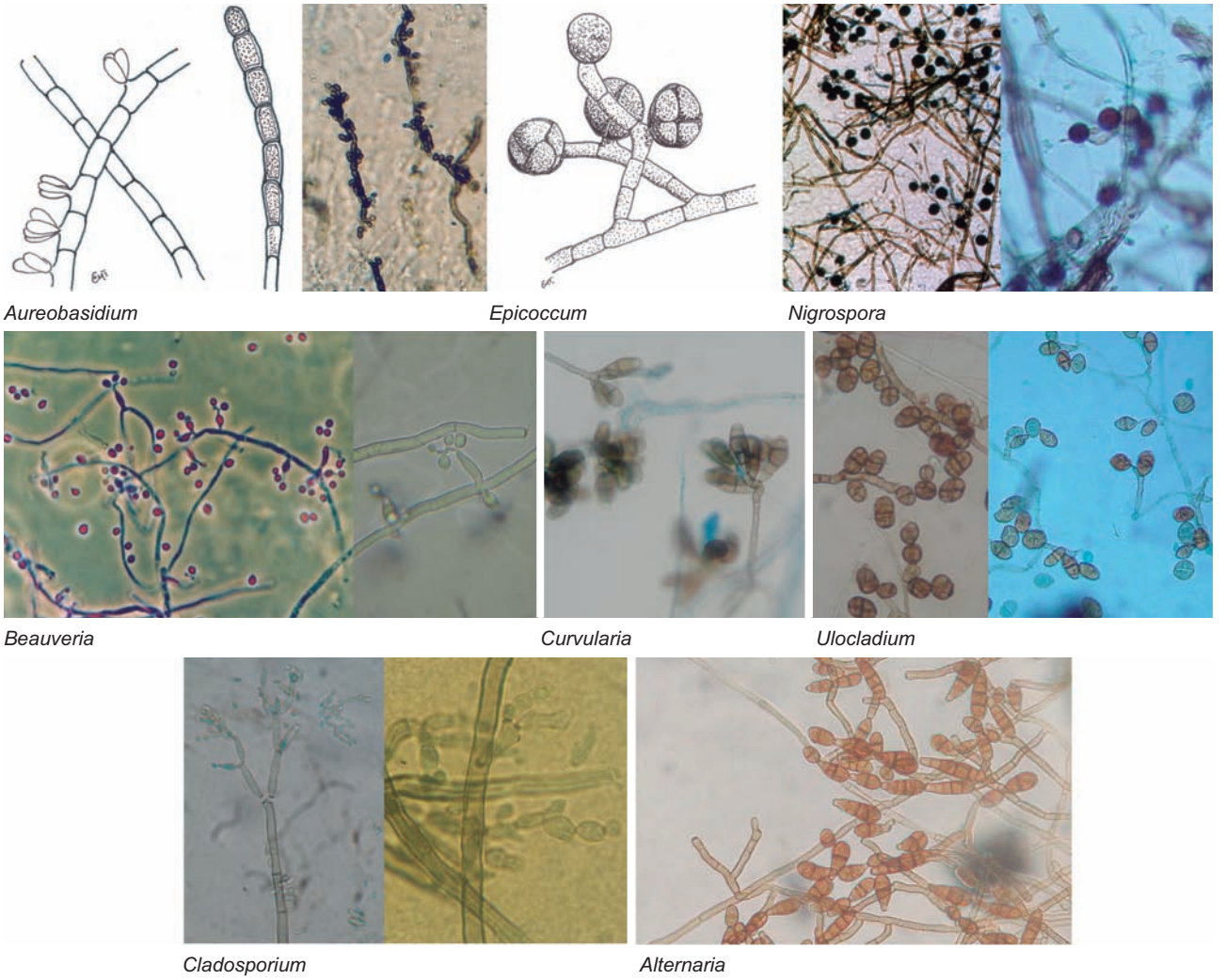
6a. Conidios en cadenas secas o adherentes, formadas por sucesiones basípetas. Conidios de una o dos células. _____	**7**
6b. Conidios en falsas cabezas o cabezas mucilaginosas formadas por sucesiones basípetas. _____	**13**
7a. Conidios usualmente de dos células, originados en células conidiogénicas filamentosas retrogresivas, más o menos oblicuamente insertados, arreglados semejante a una espiga. Colonias rosadas a curuba salmón. _____	***Trichothecium***
7b. Conidios siempre unicelulares, originados en células conidiogénicas más o menos en forma de botella en sucesiones o cadenas basípeta, colonias de varios colores. _____	**8**
8a. Colonias muy restringidas, pardo-rojizas. Los conidios se forman en cuartetos, por división de una hifa fértil cilíndrica, verrucosos cúbicos, convirtiéndose en subglobosos. _____	***Wallemia***
8b. Colonias usualmente no restringidas (excepto en especies osmofílicas de *Aspergillus*) no marrón-rojizas. Los conidios no se forman como los anteriores. _____	**9**
9a. Conidióforo con un hinchamiento apical típico (vesícula), en la superficie de esta vesícula se encuentran las fiálides. _____	***Aspergillus***
9b. Conidióforos sin hinchamiento apical. _____	**10**
10a. Células conidiogénicas con anélido. Conidio con una base truncada amplia. _____	***Scopulariopsis***
10b. Células conidiogénicas en fiálide. Conidios sin una base truncada amplia. _____	**11**

11a. Colonias amarillas a cafés. Fiálides con un cuello largo. En conidióforos ramificados tipo penicilado. _____	***Paecilomyces***
11b. Colonias a menudo verdosas (algunas especies más o menos blancas). Fiálides con cuello corto originadas en conidióforos. _____	**12**
12a. Conidióforos simples o ramificados (penicilados), con métula y ramas. Conidios globosos a subglobosos formando cadenas basípetas. _____	***Penicillium***
12b. Conidióforos penicilados, conidios hialinos ovalados a cilíndricos, producidos en cadenas basípetas que se adhieren para formar columnas. _____	***Metarhizium***
13a. Fiálides largas en forma de punzón o lezna (monofiálides). Polifiálides ausentes. _____	**14**
13b. Fiálides más o menos en forma de botella. _____	**15**
14a. Fiálides solitarias o en conidióforos ramificados sólo cerca de la base, usualmente no en verticilos. _____	***Acremonium***
14b. Fiálides en conidióforos ramificados verticiladamente. _____	***Verticillium***
15a. Colonias usualmente verdes cuando crecen a la luz, conidióforos ramificados. Conidios en cabezas mucilaginosas. _____	***Trichoderma***
15b. Colonias más o menos blancas, amarillas, púrpura–violeta, rosadas, pardas a negruzcas. _____	**16**
16a. Colonias blancas, rosado, naranja, amarillentas, púrpuras, a veces azul-verdoso. Macroconidios falciformes (en canoa) septados (fragmoconidios). Formando a veces esporodoquios. Microconidios de diferentes formas en falsas cabezas o cadenas basípetas, producidos en mono o polifiálides. _____	***Fusarium***
16b. Colonias negruzcas, algunas veces rosadas, conidios no septados (ameroconidios). _____	**17**
17a. Fiálides solitarias o en racimos, laxos, en forma de botella con un collarete conspicuo. Conidióforos no diferenciados. Conidios en falsas cabezas. _____	***Phialophora***
17b. Fiálides en grupos densos apicales, ampliamente claviformes, más anchas cerca del ápice sin collarete conspicuo. Conidióforos distintivos con pedúnculos. _____	***Stachybotrys***
18a. Colonias de crecimiento rápido cubriendo la caja de Petri en pocos días laxas algodonosas anaranjadas. Conidios anaranjados. _____	***Chrysonilia (Monilia)***
18b. Colonias no anaranjadas que no cubren la caja de Petri en pocos días. _____	**19**
19a. Conidios solamente ártricos (artroconidios). Colonias correosas. _____	***Geotrichum***
19b. Conidios tanto ártricos como blásticos o solamente blásticos. _____	**20**
20a. Conidios formados en cuartetos por división de una hifa fértil cilíndrica. _____	***Wallemia***
20b. Conidios no formados en cuartetos por división de una hifa fértil cilíndrica. _____	**21**

21a. Estructuras conidiogénicas consistentes de ambas artroconidios y conidios blásticos. Colonias restringidas, aterciopeladas de color oscuro. _____	***Moniliella***
21b. Estructuras conidiogénicas consistentes, sólo conidios blásticos. _____	**22**
22a. Conidios blásticos originados simultáneamente en hifas o de células hinchadas o en ramificaciones (todos del mismo tamaño). _____	**23**
22b. Conidios blásticos no formados simultáneamente en hifas, o de células hinchadas o en ramificaciones. _____	**24**
23a. Conidios originados en arreglo botrioso sobre dentículos, en células conidiogénicas hinchadas terminalmente. Conidióforos erectos apicalmente ramificados (como árbol). Colonias pardo-grisáceas, algodonosas. _____	***Botrytis***
23b. Conidios originados en hifas y en su mayoría en ramificaciones hinchadas. Colonias semejantes a levaduras, amarillo-cremosas a marrón claro, rosado-naranja o verde negruzco. _____	***Aureobasidium***
24a. Conidios formados en conidióforos indiferenciados, agrupados como puntos negros visibles (esporodoquios). Dictioconidios dematiáceos más o menos redondeados. _____	***Epicoccum***
24b. Conidios formados solitarios (únicos o no únicos) o catenulados. Conidióforos diferenciados no agrupados. _____	**25**
25a. Conidios de color negro y pared lisa, nacidos en el ápice inflado de una célula conidiogénica. Conidios solitarios y únicos. _____	***Nigrospora***
25b. Conidios no nacidos en el ápice inflado de una célula conidiogénica. _____	**26**
26a. Colonia al principio blanca aterciopelada. Después es, frecuentemente, amarilla a rosada polvorienta. Micelio delgado. Células conidiogénicas infladas o elipsoidales, con elongación simpodial en zigzag. Solas o agrupadas en ramilletes a lo largo de la hifa. Conidios hialinos, globosos a elipsoidales de pared lisa. _____	***Beauveria***
26b. Colonias con tonalidades negro-verdosas a café oscuro. _____	**27**
27a. Conidios solitarios.	**28**
27b. Conidios en cadenas acrópetas.	**29**
28a. Conidios fragmoconidios usualmente curvados, de color oscuro, con una de las células más oscura y gruesa. Conidióforo simpodial y porógeno. _____	***Curvularia***
28b. Dictioconidios atenuados en la base, no catenulados. Célula conidiogénica simpodial y porógena. _____	***Ulocladium***
29a. Conidios unicelulares en su mayoría, no fragmoconidios ni dictioconidios, con pared delgada, conidios basales frecuentemente septados pero sólo con un septo. Cadenas acrópetas, células en escudo y conidios con dos cicatrices.	***Cladosporium***
29b. Dictioconidios catenulados cuando maduros, conidios jóvenes redondeados en la base, los maduros rostrados. Célula conidiogénica porógena simple o ramificada y con el tiempo simpodial. _____	***Alternaria***



Figs. 17.10a. Fotografías y esquemas de algunos géneros



Figs. 17.10b. Fotografías y esquemas de algunos géneros

PRÁCTICA 9: **LEVADURAS**

Objetivos

1. Diferenciar las formas de reproducción asexual de una levadura: fisión y gemación.
2. Reconocer una levadura con gemación simple y múltiple.
3. Diferenciar las estructuras de reproducción asexual y sexual (ascos y ascosporas) de una levadura del filo Ascomycota.
4. Conocer el protocolo para la identificación de una levadura.

Materiales

- 1 caja de levadura (*Candida albicans, C. krusei, Cryptococcus* sp., *Saccharomyces*) sembrada por aislamiento en caja YM
- Suero sanguíneo en tubos pequeños con tapa de caucho. Para obtener el suero se extrae sangre de voluntarios, se centrifuga y se pone en los frascos previamente esterilizados, 2 o 3 mL
- Baño María y un termómetro
- Tinta china
- 1 tubo con 2 mL de ADE
- Medios Gordkowa, acetato de potasio, PDA (mínimo dos tipos de medios, una caja de cada uno)
- 1 caja de AM o YM
- 1 caja de CM + tween 80 1%

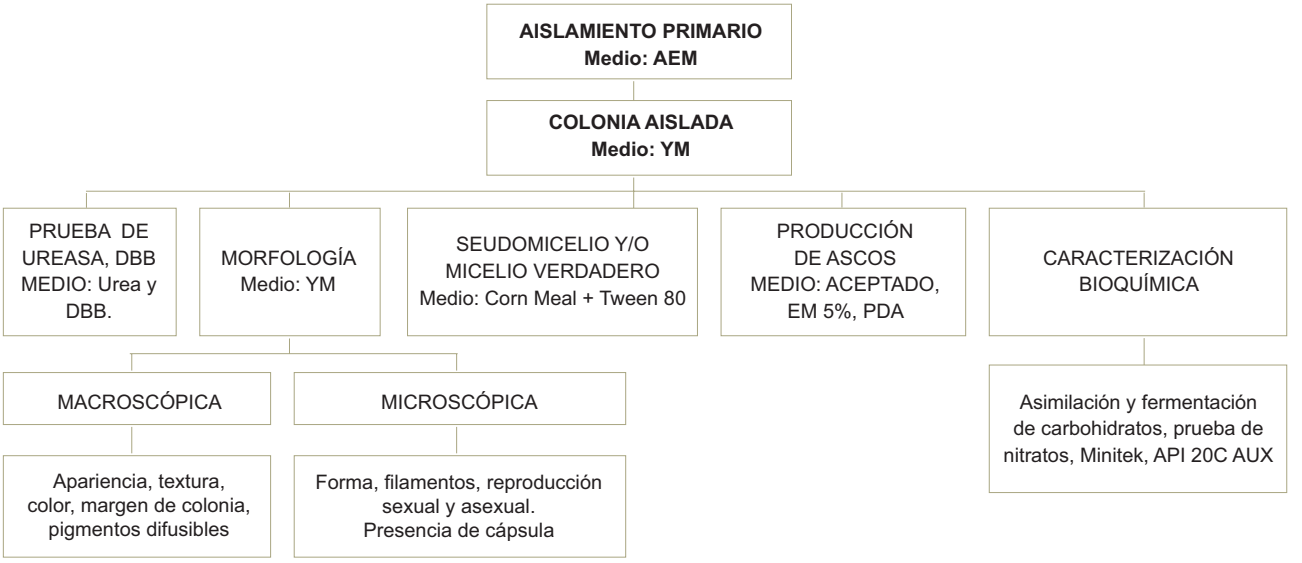


Fig. 17.11. Esquema de identificación de levaduras

- 1 pinza estéril
- 2 laminillas estériles (aunque pueden flamearse durante el laboratorio)
- 1 o 2 mL de solución salina
- 1 tubo de 9 mL de ADE
- 1 pipeta Pasteur
- 1 tubo blanco nitratos
- 1 tubo blanco de azúcares
- 2 tubos KNO_3
- 2 tubos con urea
- Tubos con azúcares (maltosa, galactosa, sucrosa, celobiosa, trealosa, glucosa)
- Chupas
- Patrón de MacFarland 2
- Vórtex

Procedimiento

Registre las siguientes características de cada una de las levaduras:

1. Descripción macroscópica de las diferentes colonias de levaduras cultivadas en medio YM.
2. Descripción microscópica de la forma de división (fisión o gemación), tamaño, forma y tipo de gemación.
3. Formación de tubo germinal.
    a. Colocar un pequeño inóculo de la levadura en suero o plasma humano o animal e incubar a baño María a 37 °C durante 1 h 45 minutos a 2 horas.
4. Presencia de cápsula con tinta china.
    a. Colocar una gota de tinta china y una pequeña gota de agua.
    b. Agregar un pequeño inóculo de la levadura.
    c. Cubrir con la laminilla.
    d. Observar con objetivos de 10x y 40x.
5. Inducción de seudomicelio y clamidospora terminal (fig. 17.12).
    a. Dividir una caja de Petri con medio corn meal más tween 80 en dos secciones.
    b. Tomar un pequeño inóculo con un asa recta y hacer dos líneas paralelas en el medio, sin romperlo. Quemar el asa y enfriarla. Distribuir el inóculo entre las dos rayas.
    c. Cubrir el inóculo con una laminilla estéril (observar el dibujo).
    d. Incubar a 25 °C durante 3 a 7 días.

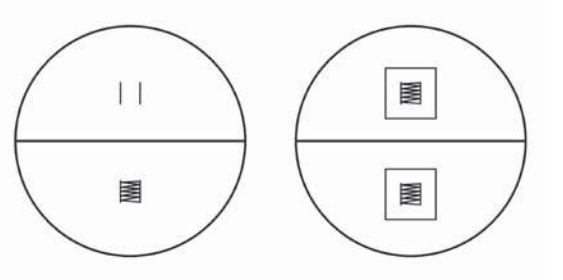


Fig. 17.12. Esquema de siembra para inducción de seudomicelio y clamidosporas
Esquema: las autoras

6. Inducción de ascos.
    a. Siembre la levadura en medio Gorodkowa y acetato de potasio.

7. Formación de balistoconidios.
    a. Observar la parte interna de la tapa de la caja de Petri, para ver si se presenta opaca por los conidios adheridos a ésta (prueba del espejo).

8. Prueba de nitratos (nitrato de potasio).
    a. Preparar una suspensión de la levadura en 2 mL de solución salina estéril. Ajustar la concentración con el patrón de McFarland 2.
    b. Agregar dos gotas de la suspensión en el blanco y dos gotas en el tubo marcado como KNO3.
    c. Incubar a 25 °C, durante 8 días.
    d. Realizar la lectura siguiendo las instrucciones.
    e. Agitar hasta homogenizar (blanco y nitrato).
    f. Comparar la turbidez de los dos tubos, colocando detrás un papel blanco con dos líneas dibujadas con tinta china y separadas 1 mm.
    g. Registrar los resultados según esta convención:

Líneas no observables	+++
Líneas borrosas	++
No se distingue el borde de las líneas	+
Ausencia de crecimiento	-

La prueba se considera positiva, si se observa un crecimiento superior o igual a ++.

9. Hidrólisis de urea.
    a. Inocular el medio de urea e incubar a 25 °C. Observar diariamente durante 5 días. La reacción es positiva cuando el color del medio vira de amarillo a rosado intenso.

10. Asimilación y fermentación de carbohidratos.
    API 20C: Asimilaciones y fermentaciones.
    a. Preparar una suspensión de la levadura en 2 mL de solución salina. Ajustar la concentración con el patrón de McFarland 2.
    b. Adicionar tres gotas de la suspensión anterior al medio C.
    c. Inocular las pruebas de asimilación y las de fermentación con una pipeta Pasteur, teniendo en cuenta que las pruebas de fermentación se llenan hasta la mitad y se completan con aceite mineral estéril.
    d. Incubar a 25 °C. Leer a las 24 y 48 horas.

Asimilaciones en tubo:

a. Utilizar la misma suspensión anterior.
b. Inocular cada uno de los tubos que contienen los carbohidratos con dos gotas de la suspensión, lo mismo que el blanco.
c. Incubar a 25 °C.
d. Leer de igual forma que la prueba de nitratos.

Minitek

a. Preparar una suspensión de la levadura en 4 mL de agua destilada estéril. Ajustar la concentración con el patrón de McFarland 2.
b. Derretir el medio de cultivo al baño de María y dejarlo enfriar a 40 °C.
c. Mezclar el medio con la suspensión.
d. Servir en caja de Petri estéril. Dejar solidificar.
e. Colocar los sensidiscos con los carbohidratos.

La levadura asimila el carbohidrato si se observa crecimiento alrededor del sensidisco.

PRÁCTICA 10: FILO **ASCOMYCOTA-FILAMENTOSOS**

Objetivos

1. Diferenciar los cuerpos fructíferos de los hongos del filo Ascomycota.
2. Determinar algunas secciones y subgéneros de los géneros *Aspergillus* y *Penicillium* con ayuda de la clave.
3. Identificar algunos de los géneros de Ascomycota filamentosos con ayuda de una clave taxonómica.

Materiales

Cultivos:

Aspergillus niger, A. flavus, A. fumigatus, A ochraceus, A. terreus, A. tamarii. Penicillium sp., *Sordaria* sp. *Eurotium* sp., *Talaromyces* sp., *Chaetomium* sp., *Leptosphaerulina* sp.

Otros: láminas, laminilla, azul de lactofenol, lactofenol, agua, asas rectas.

Procedimiento

a. Determinar las características macroscópicas de cada uno de los *Aspergillus* sp. y *Penicillium* sp.
b. Elaborar láminas. Observar y dibujar las estructuras de reproducción asexual y sexual (si hay).
c. Con la ayuda de la clave determinar la sección a que pertenecen cada uno de los *Aspergillus*.
d. Observar las características macro y microscópicas de los otros hongos.
e. Determinar con ayuda de un esquema el subgénero a que pertenecen los *Penicillium*.
f. Observar y dibujar peritecios (tenga en cuenta cada una de sus partes).
g. Registrar las características macroscópicas del género *Sordaria*.
h. Elaborar láminas de la cepa, observar y dibujar peritecios, ascos y ascosporas (observar el color de las ascosporas).

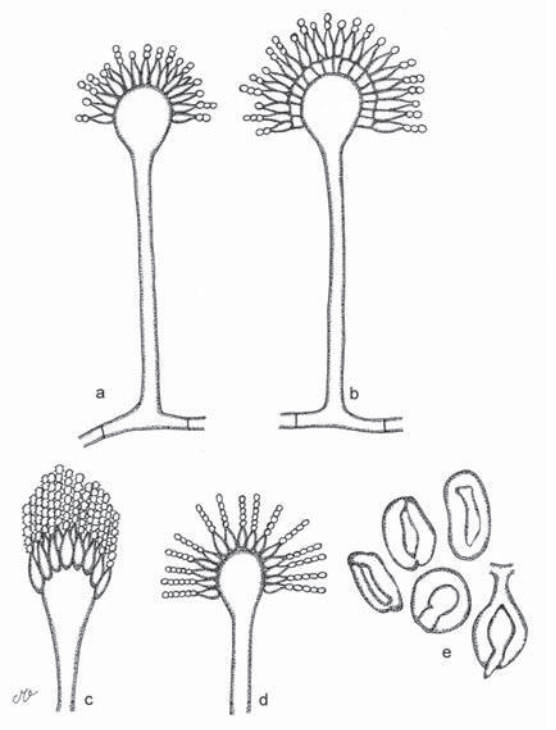


Fig. 17.13. Características del género *Aspergillus*. a) cabeza conidial uniseriada, b) biseriada, c) cabeza conidial columnar, d) cabeza conidial radiada, e.)células de Hülle
Esquema: Marleny Vargas

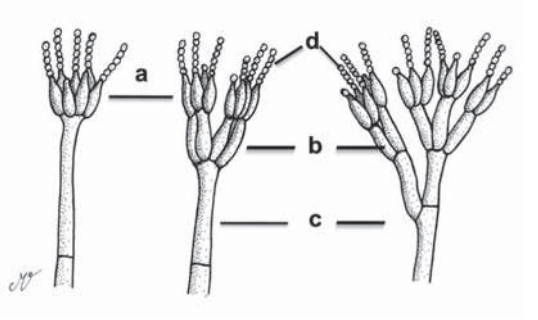


Fig.17.14. Características del género *Penicillium*. a) fiálides, b) métula, c) conidióforo ramificado, d) ameroconidios en cadenas basípetas
Esquema: Marleny Vargas

Clave taxonómica para algunas secciones del género *Aspergillus*

En cada sección se menciona una especie como ejemplo. Para confirmar la especie es necesario utilizar una clave específica para secciones.

	Características	**Sección/ ejemplo de especie**
1a.	Especies productoras de cleistotecios y ascosporas	*2*
1b.	Especies no productoras de cleistotecios y ascosporas	*4*
2a.	Ascosporas no coloreadas	*3*
2b.	Ascoporas rojo-púrpura. Células en nuez (Hülle) producidas. Cabezas conidiales verdes	Sección *Nidulantes/A. nidulans = Emericella nidulans*
3	Cleistotecios amarillos a naranja, hifas vegetativas frecuentemente con gránulos rojos a naranja	Sección *Aspergillus/ A glaucus = E. herbariorum*
4a.	Vesículas clavadas. Cabezas conidiales cilíndricas (columnares)	Sección *Clavati/ A. clavatus*
4b.	Cabezas conidiales cilíndricas a veces radiadas. Vesículas no clavadas	*5*
5a.	Colonias verdes o de color verde en algunos estados de desarrollo	*6*
5b.	Colonias que no son de color verde	*13*

	Características	Sección/ ejemplo de especie
6a.	Pared del conidióforo rugosa	*7*
6b.	Pared del conidióforo lisa	*8*
7a.	Colonia verde a verde amarillenta a marrón olivácea. Cabezas conidiales del mismo color	Sección *Flavi/A. flavus, A. oryzae*
7b.	Colonia marrón, verdosa cuando jóvenes volviéndose marrón a ámbar con la edad	Sección *Flavi/ A. tamarii*
8a.	Vesículas con fiálides en una serie	*9*
8b.	Vesículas con métulas y fiálides (dos series)	*11*
9a.	Conidios piriformes o elípticos	*10*
9b.	Conidios espinosos, globosos. Cabezas conidiales en columnas compactas. Vesículas en forma de mazos	Sección *Fumigati/ A. fumigatus*
10.	Colonias principalmente con cleistotecios amarillos. Vesículas redondas. Cabezas conidiales radiadas	Sección *Aspergillus/ A. glaucus*
11.	Conidióforo con tonalidad marrón amarillento	*12*
12.	Cabezas conidiales verdosas solamente cuando jóvenes, luego se tornan amarillo-marrón. Células de Hülle presentes	Sección *Usti/A. ustus*
13a.	Pared del conidióforo liso	*14*
13b.	Pared del conidióforo rugoso	*19*
14a.	Pared del conidióforo amarillo pálido en la capa externa, cabezas blancas cuando jóvenes, tornándose amarillentas a naranjas con la edad	Sección *Flavipedis/A. flavipes*
14b.	Pared del conidióforo no coloreada o parcialmente marrón amarillento cerca de la cabeza	*15*
15a.	Cadenas conidiales en columnas sólidas, compacta en la base	*16*
15b.	Cadenas conidiales radiadas, al menos en las cabezas más largas y típicas	*17*
16.	Cabezas conidiales en matices naranja a marrón	Sección *Terrei/A. terreus*
17a.	Cabezas blancas o en matices amarillo pálido	Sección *Candidi/A. candidus*
17b.	Cabezas conidiales en colores oscuros	*18*
18.	Cabezas conidiales globosas, marrón-púrpura a negro, rara vez pálidas	Sección *Nigri/ A. niger*
19.	Conidióforo de pared rugosa, amarilla. Cabezas amarillas a ocres	Sección *Circumdati/ A. ochraceus*

Tomada y modificada de Thom & Raper (1945) & Klich (2002)

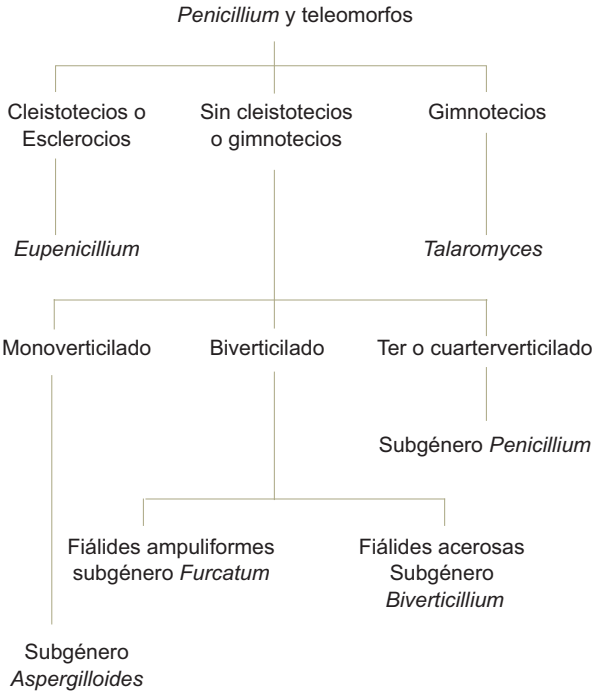


Fig. 17.15. Esquema de clasificación a subgénero del género *Penicillium*
Tomado y modificado de Pitt (1991)

Clave taxonómica para algunos géneros de Ascomycota filamentosos. Tomada y modificada de Samson *et al*. (2004)

	Características	Género
1a.	Colonias de crecimiento lento (extremadamente xerófilas). Ascos conteniendo dos ascosporas plano-convexas. Anamorfo: *Fraseriella*	*Xeromyces*
1b.	Colonias de crecimiento rápido. Ascos generalmente de 8 ascosporas	2
2a.	Colonias cuyo ascocarpo es un cleistotecio o un gimnotecio	3
2b.	Colonias cuyo ascocarpo es un peritecio o un seudotecio	6
3a.	Gimnotecio de color naranja o amarillo marrón, con pared muy delgada que está compuesta de hifas entrelazadas, organizadas de manera laxa. Anamorfo: *Penicillium*	*Talaromyces*
3b.	Cleistotecio, con una o varias capas de células en el peridio. Células de Hülle presentes o ausentes. Anamorfo: *Aspergillus*	4
4a.	Peridio formado de varias capas de células de color amarillo marrón o rojo púrpura, rodeado por células de Hülle	*Emericella*
4b.	El peridio no está rodeado de células de Hülle	5
5a.	Ascocarpo de color amarillo a naranja. Peridio formado por una sola capa de células aplanadas. Anamorfo: *Aspergillus*	*Eurotium*
5b.	Ascocarpo de color blanco a crema. Peridio formado de varias capas de células	*Neosartoria*
6a.	Ascocarpo es un seudotecio ostiolado, uniloculado, seudoparenquimatoso. Ascos bitunicados de forma oblonga, dictioascosporas hialinas a veces marrón con el tiempo	*Leptosphaerulina*
6b.	Ascocarpo es un peritecio	7
7a.	Peritecio ostiolado, globoso a subgloboso a obpiriforme, cubierto con pelos rectos, flexuosos o enrollados, de color marrón. Ascos clavados o cilíndricos, dehiscentes, ascosporas limoniformes o apiculadas, de pared lisa y en la madurez marrón. Anamorfo: *Papulaspora*	*Chaetomium*
7b.	Peritecio ostiolado, obpiriforme de color marrón oscuro, sin paráfisis en la madurez. Ascos unitunicados cilíndricos, ascosporas ovoides, marrón oscuro, de pared lisa.	*Sordaria*

PRÁCTICA 11: LÍQUENES

Objetivos

- Colectar y documentar especímenes de líquenes
- Realizar cortes de talos para la observación de los tipos de trama

Colecta de especímenes

Materiales básicos

- Navaja o cuchillo
- Lupa
- Bolsas de papel
- Libreta de campo
- Fichas o láminas guías de las formas de cada estructura
- Cámara fotográfica

Los principales datos de colecta que deben tenerse en cuenta son: localidad, sustrato donde es colectado el espécimen, humedad, altura, colector, anotaciones importantes de los talos.

Para desprender los cuerpos fructíferos del sustrato se utiliza la navaja o cuchillo tratando de cortar parte del sustrato si el espécimen está muy adherido, como ocurre en los talos crustáceos o leprosos. En algunos casos los talos foliosos y fruticosos se desprenden con facilidad del sustrato.

- Las colecciones deben empacarse en bolsas de papel preferiblemente y ser transportadas en una canasta o maleta sin que se aprisionen. Una vez en el lugar de trabajo, describir el tipo de talo.
- Tomar fotografías de cada una de las colecciones. Puede hacerse en campo, en el laboratorio o en el lugar de trabajo.
- Describir macroscópicamente cada una de las colecciones, utilizando una terminología adecuada de acuerdo con el espécimen. Ver capítulo 10 para los distintos tipos de talo que existen en líquenes.
- Para la deshidratación se recomienda sacar los especímenes de las bolsas y dejarlos encima de ellas, deshidratándose a temperatura ambiente. No hay necesidad de usar deshidratadores u hornos, como ocurre con los cuerpos fructíferos de Basidiomycota, ya que los talos de los líquenes son más pequeños.

Descripción macroscópica

Hacer una descripción macroscópica de acuerdo con las características de los talos, definiendo si son microlíquenes o macrolíquenes. Como complemento observar fotos de líquenes en el capítulo 10.

Microlíquenes

- Líquenes **leprosos** con apariencia polvorienta;
- Líquenes **crustáceos** fuertemente unidos al sustrato, con apariencia areolada a lobada.
- Líquenes **gelatinosos**, presentan apariencia mucilaginosa.

Macrolíquenes

- Líquenes **foliosos** con apariencia de hoja, unidos al sustrato por medio de rizinas.
- Líquenes **fruticosos** con forma de arbustos ramificados en mayor o menor grado.

Observación de estructuras microscópicas

Para observar el tipo de talo de acuerdo con su estratificación, los especímenes colectados pueden ser manipulados frescos o secos.

Los cortes se realizan con cuchilla tipo minora. Para observar el tipo talo según la estratificación, en el caso de los talos fruticosos se hacen cortes transversales muy finos de las ramas (como las ramas de *Usnea* spp.) que componen el talo para observar su estratificación. Para los talos foliosos se hacen cortes transversales de una porción del talo. Los montajes se realizan en azul de lactofenol o agua (fig. 17.16 y 17.17).

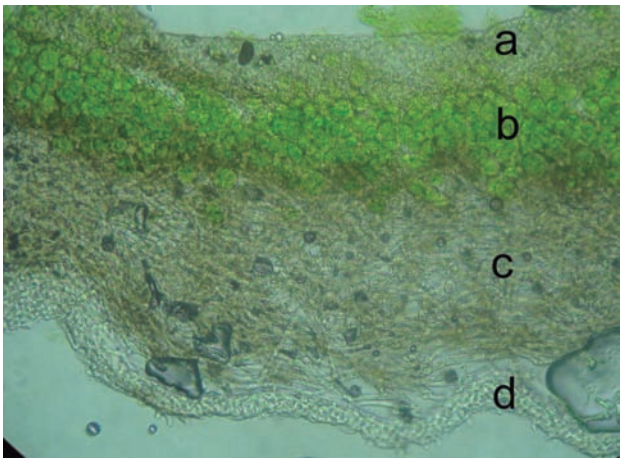


Fig. 17.16. Morfología microscópica de corte transversal de un talo folioso (40x). a) corteza superior; b) capa algal; c) médula; d) corteza inferior
Fotografía: LAMFU

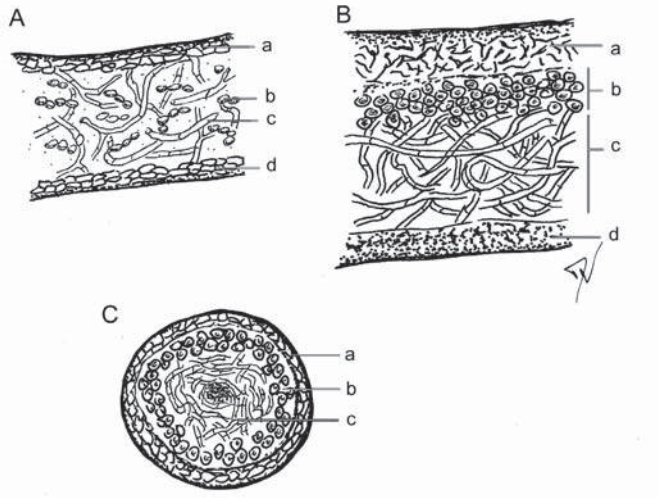


Fig. 17.17. Tipos de trama en algunos talos de líquenes. A. Trama homómera: a) corteza superior; b) alga; c) hifas fúngicas. B. Trama heterómera en corte de talo folioso: a) corteza superior; b) capa algal; c) médula; d) corteza inferior. C. Trama heterómera en corte de talo fruticoso: a) corteza superior; b.) capa algal; c) médula
Esquema: Natalia Vargas

PRÁCTICA 12: **BASIDIOMYCOTA**

Objetivos

1. Realizar, documentar y herborizar colecciones correctamente, para que tengan valor científico.

Colección de especímenes

Se dan instrucciones generales para la colección de especímenes de diferentes grupos, anotando que para que las colecciones tengan valor científico, deben ir acompañadas de notas de campo y en lo posible con una buena fotografía ya que la clasificación taxonómica se basa en características macroscópicas que pueden perderse cuando el material se seca y herboriza.

Materiales básicos

- Navaja o cuchillo
- Lupa
- Canasta
- Papel parafinado
- Bolsas de papel
- Libreta de campo
- Fichas o láminas guías de las formas de cada estructura
- Cámara fotográfica
- Carta de colores (en lo posible)

En general, cuando se colecten hongos como parte de una colección que vaya a ser depositada en un herbario, tenga en cuenta las siguientes recomendaciones:

- Si el hongo está creciendo en suelo, introduzca el cuchillo o navaja profundamente alrededor y retírelo incluyendo parte del sustrato, el exceso de éste puede ser eliminado una vez se tenga la colección.
- Si el hongo se encuentra sobre madera debe anotarse si ésta es viva o muerta.
- Si el hongo se encuentra sobre corteza incluya parte de ella en la colección.
- En todos los casos trate de colectar especímenes jóvenes y adultos, ya que varios estados del desarrollo pueden ser importantes en la determinación final de la especie. En algunos casos, es necesario hacer colecciones periódicas para tener varios estados de desarrollo de un hongo.
- Evite colectar o destruir material que no va a ser estudiado.
- Una vez colectados los hongos deben ser manipulados cuidadosamente ya que se pueden perder estructuras básicas para su determinación.
- Para su transporte envuelva Agaricales, Tremellales y Gasteromycetes, en papel parafinado, y en el mismo papel o en bolsas de papel envuelva los Ascomycetes y Poriales. El papel parafinado evita que los hongos se deshidraten y que aquellos que tienen píleo o estructuras víscidas o pegajosas se adhieran al papel. Nunca utilice bolsas plásticas.
- Las colecciones deben trasladarse, ojalá en una canasta, al lugar de trabajo lo más rápido posible, con el fin de evitar daños o cambios morfológicos en las colecciones, que puedan interferir en la determinación de éstas. Una vez en el lugar de trabajo, descríbalas en el menor tiempo posible con el fin de evitar daños o cambios que puedan interferir en su determinación.

El valor científico de una colección puede incrementarse si se siguen los siguientes pasos:

- Tome fotografías de cada una de las colecciones, mostrando caracteres importantes (hábito de crecimiento, superficie del píleo, superficie del estípite e himenóforo). Ésta puede hacerse en campo, en el laboratorio o en el lugar de trabajo.
- Obtenga esporas en masa o esporada de cada una de las colecciones. Ésta tiene un valor importante en la identificación de los Agaricales y Poriales, principalmente. En el caso de los Agaricales, remueva el estípite y coloque el píleo o parte de éste si es muy grande, sobre un papel blanco (nunca negro o de otro color) de tal manera que el himenóforo haga contacto con el papel, cúbrala con un recipiente (vaso, caja de Petri) o envuélvala en papel parafinado y déjelo por varias horas o hasta el siguiente día. Una vez haya obtenido la esporada, márquela, anote el color, dóblela y guárdela con la colección. Para los Poriales, la superficie fértil debe hacer contacto con el papel y proceda como se hizo con los Agaricales. Es de anotar que especímenes viejos o inmaduros pueden no dar esporada, además

cambios de altura sobre el nivel del mar pueden afectar la esporulación, por lo tanto se sugiere, en caso de someter una colección a un cambio de altura, realizar la esporada en campo y colocarla en el fondo de la canasta. No olvide marcarla explicando a qué colección corresponde.

- Describa macroscópicamente cada una de las colecciones, utilizando una terminología adecuada de acuerdo con el espécimen. Hongos carnosos, como los Agaricales, Gasteromycetes, Tremellales y algunos Ascomycetes necesitan una buena descripción macroscópica ya que muchas características se pierden en el secado. En otros grupos (Poriales y algunos Ascomycetes) las características se conservan. Utilice en lo posible, una tabla de colores referenciando los códigos para los tonos observados.
- Realice pruebas macroquímicas de rutina e importancia taxonómica (hidróxido de potasio, sulfato ferroso, hidróxido de amonio).

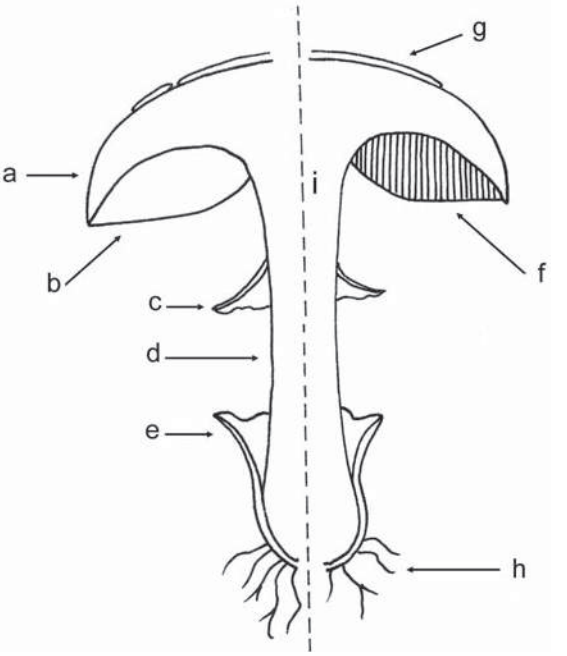


Fig. 17.18. Morfología de Agaricales, Boletales y algunos Polyporales: a) píleo, b) himenóforo lamelado, c) anillo, d) estípite, e) volva, f) himenóforo tubulado, g) restos de velo universal, h) micelio basal. i) contexto
Esquema: Jhon Jairo Colorado López

Descripción macroscópica de las colecciones

Las características macroscópicas que deben observarse en cada uno de los especímenes colectados dependen del grupo al que pertenecen y describir cada una de las estructuras con el máximo de detalles posibles es indispensable (fig. 17.18). Se citarán ciertas generalidades para realizar una descripción macroscópica. Se presenta una lista de características que deben tenerse en cuenta especificando, en algunos casos, los grupos en que son más utilizadas.

Píleo

Tamaño. Se mide el diámetro del píleo con regla graduada en milímetros (mm) o centímetros (cm). Es recomendable cortar el espécimen longitudinalmente para facilitar la medición. Cuando la colección está formada por más de dos carpóforos, se establece un rango tomando en cuenta las medidas del más pequeño al más grande.

Forma. Ésta puede verse fácilmente en una sección longitudinal considerando carpóforos jóvenes y maduros. Como la forma varía a medida que el hongo madura es recomendable tener en cuenta todas las formas presentes en una colección (figs. 17.19 y 17.20). En Poriales hay que tener en cuenta además de la forma, la manera en que el hongo está adherido al sustrato (fig. 17.21).

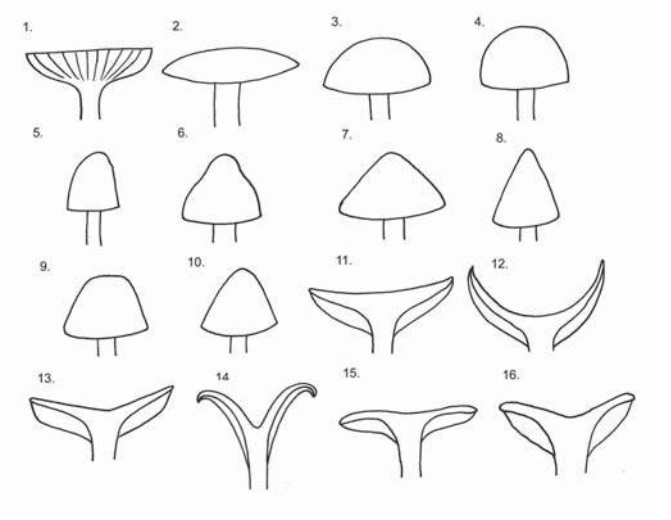


Fig. 17.19. Formas de la superficie del píleo: 1. plano, 2. plano-convexo, 3. convexo, 4. hemisférico, 5. parabólico, 6. campanulado, 7. ampliamente cónico, 8. cónico, 9. cónico-truncado, 10. obtusamente cónico, 11. plano-cóncavo, 12. cóncavo, 13. subinfundibuliforme, 14. fuertemente infundibuliforme, 15. ligeramente depreso, 16. depreso en el centro
Tomado y modificado de Vellinga (1988)

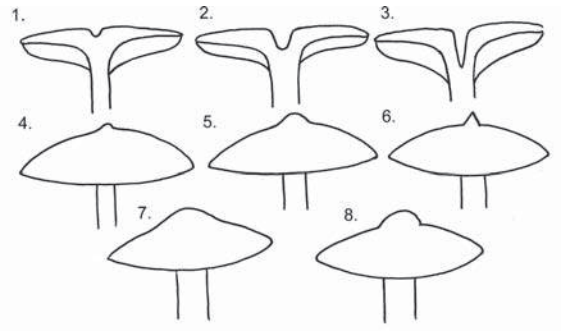


Fig. 17.20. Formas del centro del píleo. 1. subumbilicado, 2. umbilicado, 3. fuertemente umbilicado, 4. papilado, 5. papila abrupta, 6. con papila aguda, 7. subumbonado, 8. embonado
Tomado y modificado de Vellinga (1988)

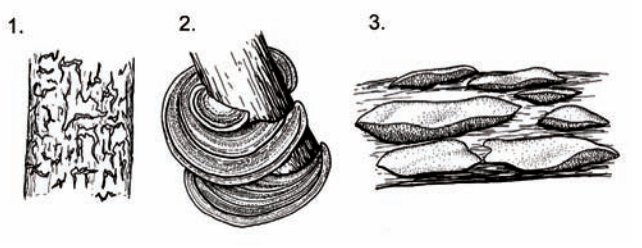


Fig. 17.21. Forma de adherencia al sustrato. 1. resupinado, 2. semicircular o ampliamente adherido, 3. ampliamente adherido
Tomado de Franco-Molano *et al.* (2005)

Color. Debido a la variabilidad que presenta este carácter dentro de una misma especie, es importante anotar no sólo los colores de cada una de las estructuras, sino su variación en los carpóforos de una misma colección. Para el píleo, describa el color del centro y del margen y los posibles patrones de distribución de éste, haciendo la diferencia entre carpóforos jóvenes y maduros, ya que el color puede cambiar con la edad. Tenga en cuenta cualquier cambio de color al cortar o manipular una colección. En lo posible los colores descritos deben estar respaldados por el código de una tabla de colores. En Poriales es necesario anotar si el color es uniforme o existen zonaciones como con anillos concéntricos de diferentes colores.

Superficie. El aspecto y ornamentación de la superficie a menudo varían con la edad y con las condiciones ambientales, entre otros factores, por ello, es muy importante describir la superficie del píleo de todos los carpóforos que formen una colección.

El aspecto de la superficie puede ser seco o húmedo, brillante u opaco, higrófano, víscido o viscoso, glutinoso.

La superficie del píleo puede ser glabra u ornamentada y en este caso la ornamentación puede ser fibrilosa, fibrilosa apresada, escamosa, escuamulosa, escuarrosa, pulverulenta, pruinosa, granulosa, tomentosa, velutinosa, alveolada, lacunosa, areolada, rugulosa, rugosa, pubescente, villosa, hirsuta, rimosa, híspida, comada o lacada (fig. 17.22).

Margen. El aspecto del margen del píleo de los carpóforos de una colección puede variar dependiendo del grado de expansión que éste haya alcanzado a medida que madura y puede ser entero, estriado, tuberculado, plicado-estriado, translúcido-estriado y sulcado. Su forma es variable (fig. 17.23).

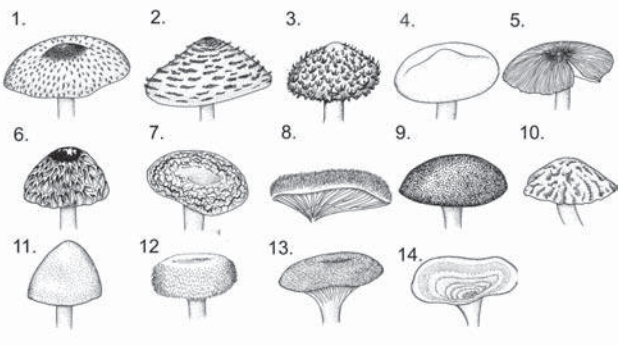


Fig. 17.22. Ornamentación de la superficie del píleo. 1. escuamuloso, 2. escamoso, 3. escuarroso, 4. glabro, 5. fibrilosa, 6. reticulado, 7. areolado, 8. villoso, 9. granuloso, 10. rugoso, 11. pruinoso, 12. tomentoso, 13. velutinoso, 14. concéntricamente zonado
Tomado de Franco-Molano *et al*. (2005)

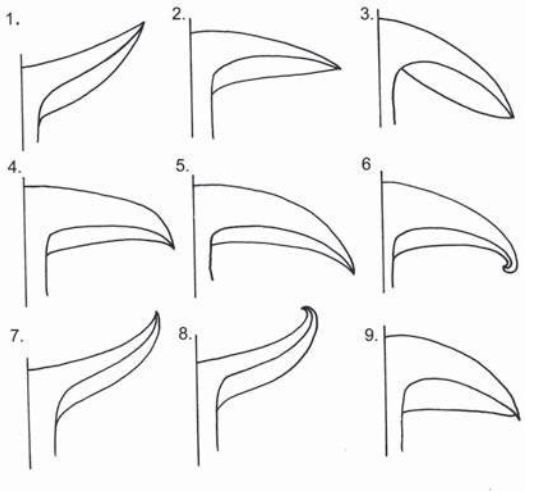


Fig. 17.23. Formas del margen de píleo. 1-3. recto, 4. decurvado, 5. incurvado, 6. enrollado hacia abajo, 7. levantado, 8. enrollado hacia arriba, 9. proyectado
Tomado y modificado de Vellinga (1988)

Contexto. El contexto es el tejido carnoso que forma parte del píleo y que se encuentra entre la superficie de éste y el himenóforo. Es importante tener en cuenta el color y los cambios que pueda tener al exponerse o manipularse, el grosor en el centro y hacia la margen y la presencia o ausencia de látex (sabor, color y cambios que pueda presentar).

- Olor. Es un carácter difícil de describir, aunque en algunos casos se pueden recordar olores como el de los champiñones, el del ajo, el del plátano verde (farináceo), el anís, dulce, picante, ácido, etcétera.

- Sabor. Nunca lo ingiera, mastíquelo rápidamente, siéntale el sabor y luego bótelo.

Consistencia. La consistencia de los cuerpos fructíferos es muy variable en los diferentes grupos pero, en general, los Agaricales y Boletales son carnosos, los Poriales son leñosos o correosos, los Ascomycetes son cartilaginosos o membranosos aunque algunos son carnosos, los Tremellales son gelatinosos o cartilaginosos y los cuerpos fructíferos gasteroides "Gasteromycetes" son en su mayoría carnosos y putrescentes.

Himenóforo

Tipo: Puede ser liso, tubulado, lamelado, poroide, dentado o hidnoide y meruloide (fig. 17.24).

- Cuando en el himenóforo se encuentran poros (Boletales y Poriales), debe anotarse: el número de poros por milímetro, el color y los cambios de coloración, la forma (ovalados, redondos, angulares, hexagonales), si llegan o no hasta el margen y la orientación (perpendicular u oblicua). Los tubos deben observarse en un corte longitudinal del píleo y debe tenerse en cuenta su longitud, la estratificación en capas, el color y las posibles variaciones de éste.
- Cuando el himenóforo es liso o meruloide, debe tenerse en cuenta el color, cambios de coloración, brillo y posible ornamentación (estrías, retículos).
- Si el himenóforo es dentado o hidnoide debe tenerse en cuenta la longitud de los dientes, la forma (redondos o planos), su consistencia, el color y sus cambios.
- Si el himenóforo está constituido por lamelas (Agaricales), considere las siguientes características:
    - **Unión al estípite**. Este carácter es fácil de observar en un corte longitudinal. Las lamelas pueden ser libres, decurrentes, subdecurrentes,

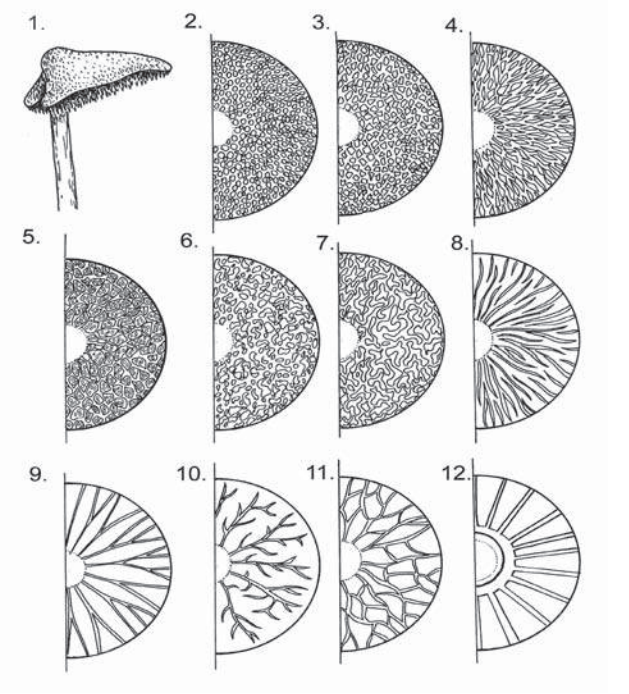


Fig. 17.24. Tipos de himenóforos: 1. dentado poroide: 2. poros circulares, 3. poros angulares, 4. poros alongados, 5. poros compuestos, 6. poros irregulares, 7. meruloide o daedaloide. Lamelado: 8. lamelado, 9. surcado, 10. intervenoso, 11. anastomosado, 12. en collar
Tomado de Franco-Molano *et al*. (2005)

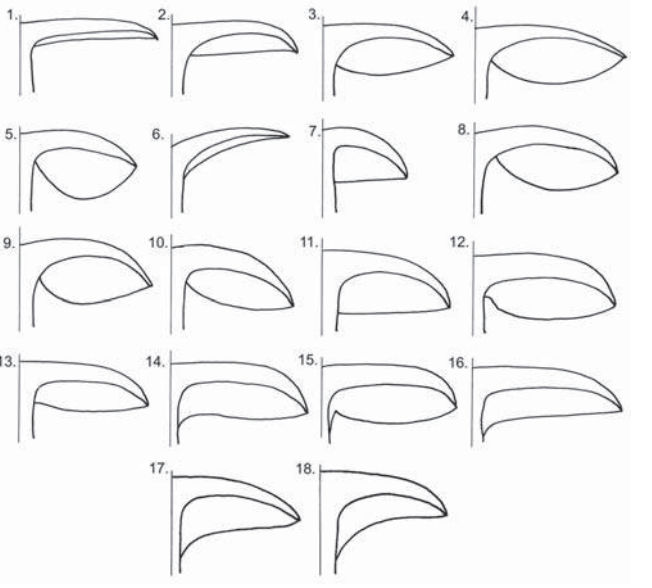


Fig. 17.25. Formas de lamelas y tipos de unión al estípite. **Formas**: 1. Lineal. 2. Segmentiforme. 3. Subventricosa. 4. Ventricosa. 5. Ampliamente ventricosa. 6. Arqueada. 7. Triangular. **Unión al estípite:** 8. Libres. 9. Anexas. 10. Ligeramente adnadas. 11. Adnadas. 12. Emarginadas. 13. Sinuadas. 14. Adnadas con diente decurrente. 15. Emarginadas con diente decurrente. 16. Ligeramente decurrentes. 17. Subdecurrentes. 18. Decurrentes
Tomado y modificado de Vellinga (1988)

adnadas, anexas, sinuadas, emarginadas. Si existen variaciones en una colección estas deben tenerse en cuenta (fig. 17.25).

- **Color**. Anotar el color y los cambios de éste con la edad o manipulación.
- **Espaciamiento**. El espacio entre las lamelas varía según la especie, por lo tanto, las lamelas pueden ser apretadas, cercanas, subdistantes o distantes (fig. 17.26). También debe tenerse en cuenta si las lamelas son angostas o anchas y en lo posible dar medidas tomando la altura en la parte central de ésta.
- **Margen**. Observar y anotar si el margen de la lamela es liso, con ranuras, dentado, erodado, serrado, serrulado o marginado y si el margen tiene un color diferente al resto de la lamela (fig. 17.27).
- **Lamélulas**. Son lamelas cortas que no alcanzan a unirse al estípite. En este caso se anota si están presentes o no y el número de series o longitudes que presenta.

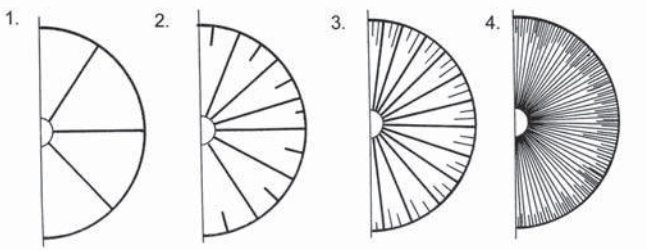


Fig. 17.26. Distanciamiento entre las lamelas: 1. Distantes. 2. Subdistantes. 3. Cercanas. 4. Apretadas
Tomado de Franco-Molano *et al*. (2005)

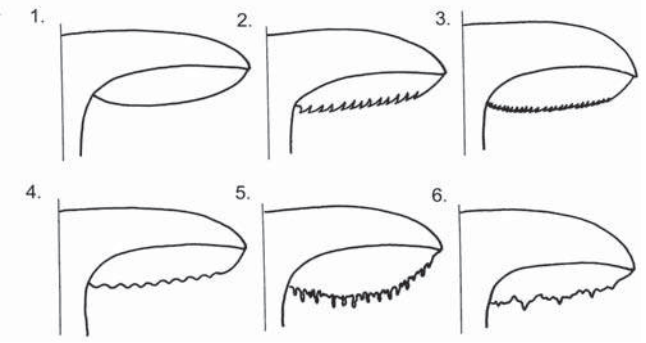


Fig. 17.27. Margen de las lamelas. 1. Entero. 2. Serrado. 3. Serrulado. 4. Crenado. 5. Fimbriado. 6. Erodado
Tomado de Franco-Molano *et al*. (2005)

Estípite

Tamaño. El tamaño del estípite incluye la longitud de la base al ápice y el diámetro que generalmente se mide cerca al ápice.

Posición con respecto al píleo. Según su posición éste puede ser central, excéntrico o lateral (fig. 17.28). En una colección es posible encontrar varias posiciones del estípite respecto al píleo.

Forma. Ésta puede variar dentro de una misma colección. Las formas más comunes son cilíndrico, bulboso, abruptamente bulboso, clavado o claviforme, subclavado, en forma de tapón, subradicado, radicado o peronado (fig. 17.29).

Superficie. Las mismas características anotadas para la superficie del píleo se pueden utilizar para la superficie del estípite. Puede ser también glandular, escabrosa o reticulada (fig. 17.30). **Tenga en cuenta el color** y los cambios de éste a medida que el hongo alcanza su madurez o al cortarlo y manipularlo.

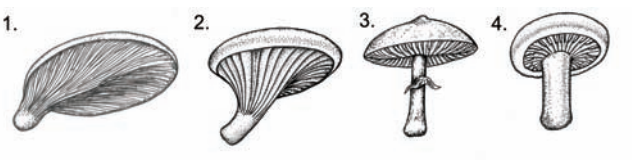


Fig. 17.28. Posición del estípite respecto al píleo: 1. Lateral. 2. Excéntrico. 3. Central. 4. Ligeramente excéntrico
Tomado de Franco-Molano *et al*. (2005)

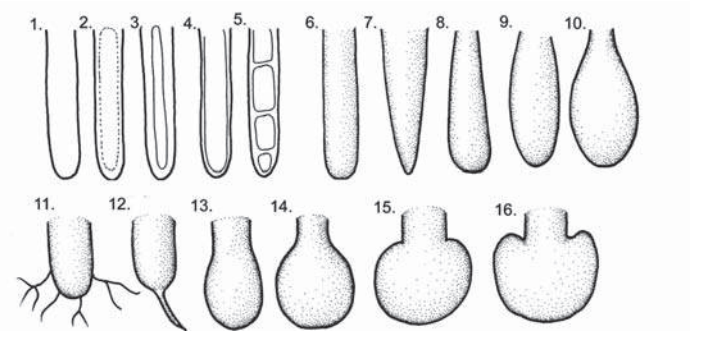


Fig. 17.29. Descripción del estípite Interior de estípite: 1. Sólido. 2. Relleno. 3. Fistuloso. 4. Hueco. 5. En cámaras. Formas de estípite**:** 6. Cilíndrico. 7. Tapón hacia abajo. 8. Tapón hacia arriba. 9. Subclavado. 10. Clavado. 11. Con rizomorfos. 12. Con seudorriza. 13. Sub-bulboso. 14. Bulboso. 15. Abruptamente bulboso. 16. Marginadamente bulboso
Tomado de Franco-Molano *et al*. (2005)

Contexto o interior del estípite. Puede ser sólido, semirrelleno o fistuloso, hueco. Este carácter puede observarse al cortar longitudinalmente un carpóforo.

Forma de unión al sustrato. La presencia de una masa de hifas o micelio basal es la forma más típica de unión de los carpóforos al sustrato y en este caso el estípite es no insertado. Cuando no hay micelio basal el estípite es insertado.

En la base del estípite también se pueden diferenciar rizomorfos o rizoides. En cualquiera de los casos es importante tener en cuenta la abundancia y el color.

Anillo. El anillo es un remanente de velo parcial que cubre y protege el himenóforo de algunos Agaricales y Boletales en los estadios tempranos del desarrollo. Su presencia es diagnóstica desde el punto de vista taxonómico y se debe tener en cuenta la posición (apical, central o inferior), adherencia (fijo o móvil), estructura (doble o simple), textura (membranoso, algodonoso, fibriloso), color (interno, externo y cambios de éste) y persistencia (persistente o evanescente).

Volva. La volva es un remanente del velo universal que recubre todo el hongo en los estadios muy tempranos de desarrollo y se localiza en la base del estípite de algunos Agaricales y Gasteromycetes principalmente. Al describir la volva es necesario tener en cuenta la forma (sacciforme, sacciforme-membranosa, circumsésil, zonada, farinosa, escamosa) y la textura (membranosa, pruinosa, fibrilosa) (fig. 17.31).

Hábito de crecimiento. Los cuerpos fructíferos de los macromycetes crecen solitarios, esparcidos, gregarios, cespitosos o imbricados (fig. 17.32).

Sustrato. El micelio de los hongos crece y fructifica sobre una gran variedad de sustratos. De acuerdo con el sustrato utilizado los hongos pueden ser terrícolas cuando crecen sobre suelo, coprófilos si están creciendo sobre excrementos; lignícolas, los que crecen sobre madera; fungícola, cuando crecen sobre otros hongos; entomógenos, si están creciendo sobre insectos; pirófilos, si crece en suelo quemado.

Además de las características ya anotadas es importante considerar estructuras específicas de algunos grupos.

Para hongos gasteroides "Gasteromycetes" además del tamaño y la forma (cerebriforme, estipitada, o globosa en los *Lycoperdon* spp., faloide en *Phallus* spp., lobada, piriforme, agaricoide o en forma de estrella en *Geastrum* spp. y niduliforme en *Cyathus* spp.) (fig. 17.33),

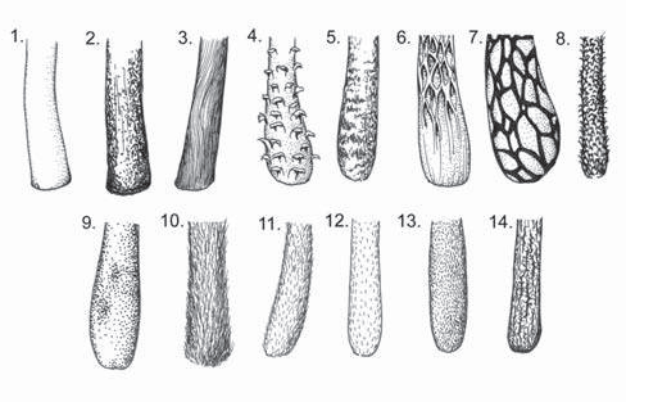


Fig. 17.30. Tipos de ornamentación de la superficie del estípite: 1. Glabro. 2. Escabroso. 3. Fibriloso. 4. Escamoso. 5. Escuamuloso. 6. Reticulado. 7. Alveolado. 8. Estrigoso. 9 Pruinoso. 10. Villoso. 11. Tomentoso. 12. Pubescente. 13. Velutinoso. 14. Areolado
Tomado de Franco-Molano *et al*. (2005)

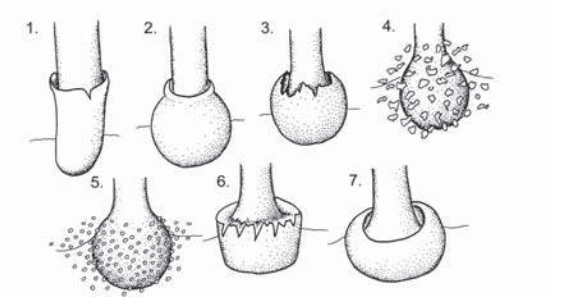


Fig. 17.31. Tipos de volva. 1. Vaina. 2. Limbada. 3. Sacciforme. 4. Desprendible. 5. Granular. 6. Hendida-partida. 7. Marginada-depresa
Tomado y modificado de Mala (1999)

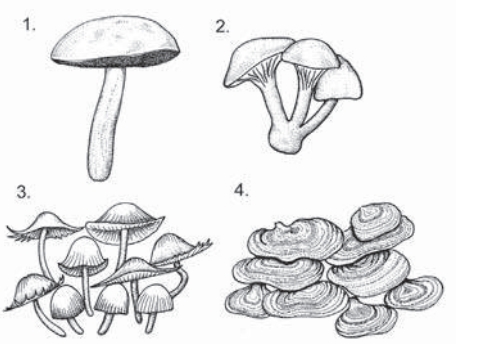


Fig. 17.32. Hábitos de crecimiento: 1. Solitario. 2. Cespitoso. 3. Gregario. 4. Imbricado
Tomado de Franco-Molano *et al*. (2005)

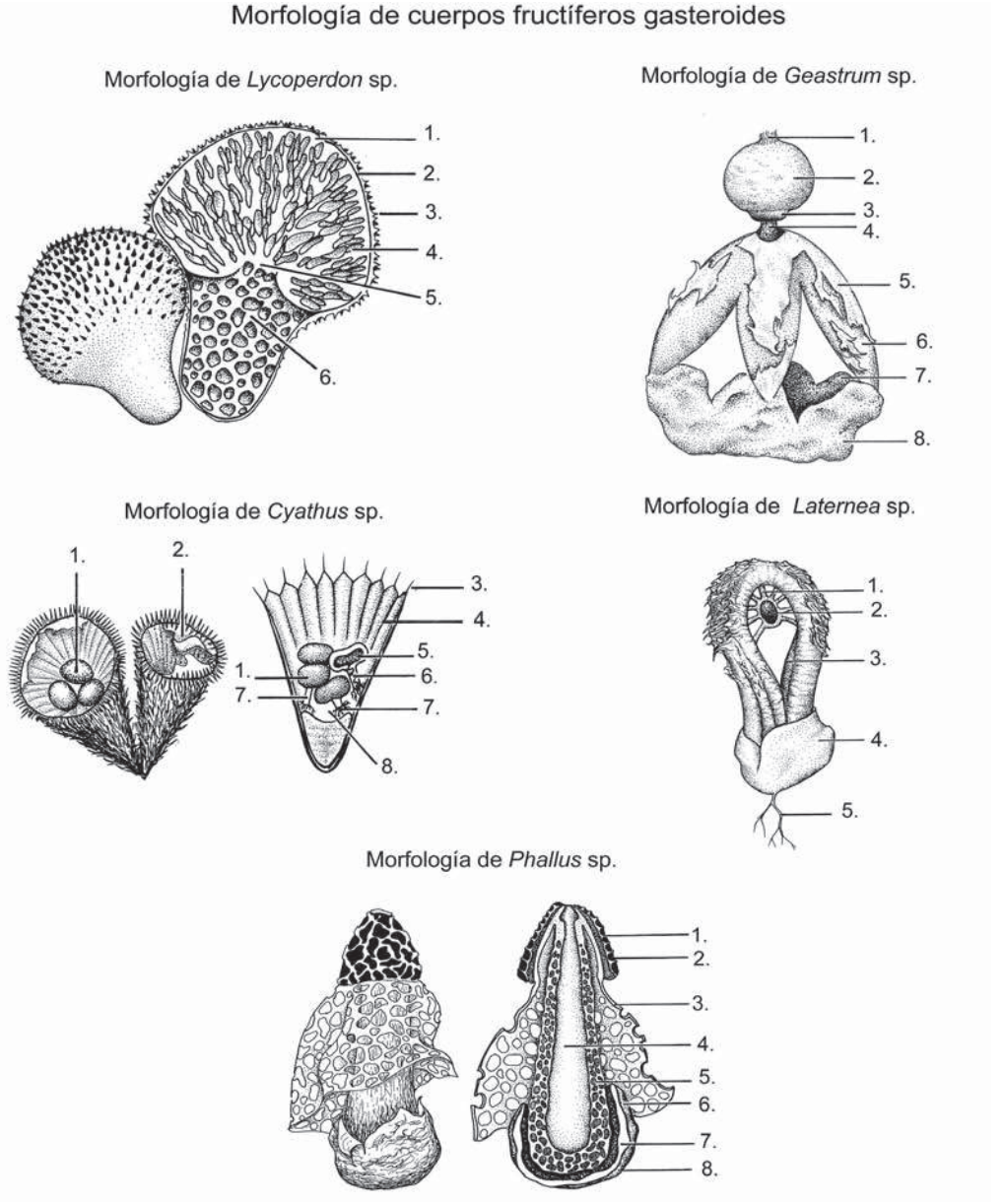


Fig. 17.33. Morfología de *Lycoperdon* sp.: 1. Gleba. 2. Endoperidio. 3. Exoperidio con espinas. 4. Cámaras del la gleba. 5. seudocolumela. 6. Subgleba. **Morfología de *Geastrum* sp.:** 1. Ostiolo. 2. Endoperidio. 3. Apófisis. 4. Pedicelo. 5. Mesoperidio. 6-7 Rayos en bóveda. **Morfología de *Cyathus* sp.**: 1. Peridiolos. 2. Epifragma. 3. Setas (Cilios). 4. Estrías. 5. Gleba. 6) Funículo. 7. Pieza media. 8. Mesoperidio. **Morfología de *Laternea* sp.** 1. Trabéculas. 2. Gleba. 3. Receptáculo. 4. Exoperidio (volva). 5. Rizomorfos. **Morfología de *Phallus* sp.**.: 1. Gleba. 2. Puentes de la gleba. 3. Indusio. 4. Interior del estípite. 5. Camaras del estípite. 6. Exoperidio. 7. Endoperidio. 8. Volva
Tomados y modificados de Miller & Miller (1988)

también es importante tener en cuenta la consistencia, el color y la ornamentación de cada una de sus estructuras. Además, es necesario observar las características de la **gleba** o porción interna que consta de la parte fértil que produce las basidiosporas y de una parte estéril, teniendo en cuenta la consistencia y textura (seca, acuosa, mucilaginosa, glutinosa, pulverulenta, correosa o sólida), el color y cambios en éste. En el caso de los Nidulariales es importante observar si los peridiolos están o no unidos al basidiocarpo por un hilo o funículo. En *Geastrum* y en los Lycoperdales en general, describir el peristoma u orificio por el que se liberan las esporas.

En Polyporales es necesario cortar los basidiocarpos longitudinalmente con el fin de observar la coloración y cambios de color en los tubos y en el contexto y observar si los tubos están compuestos por una o por varias capas.

Pruebas macroquímicas

En muchos macromicetos las reacciones macroquímicas son de importancia taxonómica y es por eso que se recomienda utilizar algunos reactivos y observar las reacciones que las diferentes estructuras tienen cuando estos se aplican. Recuerde que algunas reacciones son inmediatas y que otras pueden ocurrir entre 5 y 20 minutos aproximadamente.

Algunos reactivos comunes de uso general:

- Sulfato ferroso acuoso al 10% (Ramarias y Clavarias)
- Hidróxido de potasio acuoso al 10% (Agaricales y Poriales)
- Hidróxido de amonio acuoso al 10% (Boletales)
- Cloruro de hierro (Ramarias y Clavarias)

Preservación

Una vez se hayan tomado las fotografías, descrito las colecciones, obtenido la esporada y realizado pruebas macroquímicas, se hace necesario preservar los especímenes. A excepción de algunos Phallales que pueden preservarse en medio líquido (FAA: formol, ácido acético, alcohol), los demás macromycetes deben secarse debidamente etiquetados, con aire caliente, para lo cual es recomendable utilizar una fuente de calor cuya temperatura no exceda los 60 °C. Temperaturas más altas podrían cocinar los cuerpos fructíferos y hacerlos inservibles.

La fuente de calor puede ser el sol, un calentador eléctrico, bombillos, un fogón de petróleo o una estufa. De cualquier manera, el calor debe ir desde abajo, circular alrededor del espécimen y escapar por la parte superior. El secado debe ser lento y el tiempo puede ir desde pocos minutos hasta varias horas, dependiendo del tipo de hongo y, en muchos casos, del sustrato en que estén; por ejemplo, para hongos muy grandes y carnosos o leñosos, el tiempo de secado puede ser hasta de 24 horas.

Es recomendable cortar longitudinalmente basidiocarpos de cada una de las colecciones para facilitar el secado y la realización de cortes para el estudio microscópico. Los hongos nunca deben secarse o preservarse entre hojas de papel periódico o prensas para plantas.

Cuando los especímenes se han secado totalmente, estos se colocan en bolsas plásticas tomándolos (con su respectiva etiqueta) directamente del deshidratador para no dar oportunidad de que absorban humedad. En regiones muy húmedas se recomienda agregar una pequeña cantidad de desecante (sílica gel) dentro de la bolsa plástica y así proteger la colección de la humedad y del crecimiento de mohos.

Cada colección debe acompañarse de una etiqueta de referencia que debe incluir:

- Predeterminación (género o especie, si se conocen).
- Localidad.
- Fecha.
- Datos del sustrato (cuando sea posible).
- Colector y número de colección.

Descripción microscópica

El estudio microscópico de las colecciones es indispensable para una buena determinación mediante el uso de claves taxonómicas. Sin ser los únicos, los caracteres microscópicos de las esporas son importantísimos en taxonomía (fig. 17.34).

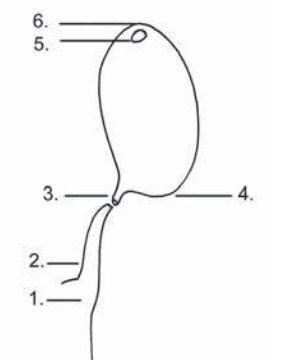


Fig. 17.34. Partes de una basidiospora: 1. Basidio. 2. Esterigma. 3. Apéndice hilar. 4. Base (extremo proximal). 5. Poro germinal. 6. Ápice (extremo distal) Tomado de Franco-Molano *et al.* (2005)

Para las esporas deben tenerse en cuenta los siguientes caracteres:

Tamaño. Corresponde a la longitud y el diámetro dado en micras. Se recomienda medir por lo menos 25 esporas.

Color. Es fácil obtenerlo de una esporada fresca, nos permite ubicar una colección en una familia y en algunos casos en un género.

Forma. La forma de las esporas que es muy variada inclusive dentro de un mismo género, es un carácter bien importante y taxonómicamente diagnóstico. Las formas más comunes son cilíndrica, elipsoide, espolonada, fusiforme, globosa, subglobosa, lentiforme, ovoide, etcétera.

Al describir la forma de una espora se recomienda especificar si ésta corresponde a una vista frontal o lateral (fig. 17.35).

Ornamentación. Según la ornamentación que es importante en varios grupos, las esporas pueden ser aladas, equinuladas, nodulosas, reticuladas, verrucosas, etcétera (fig. 17.36).

El **poro germinal** en Basidiomycetes **y ranura germinal** en Ascomycetes, son caracteres importantes que deben tenerse en cuenta.

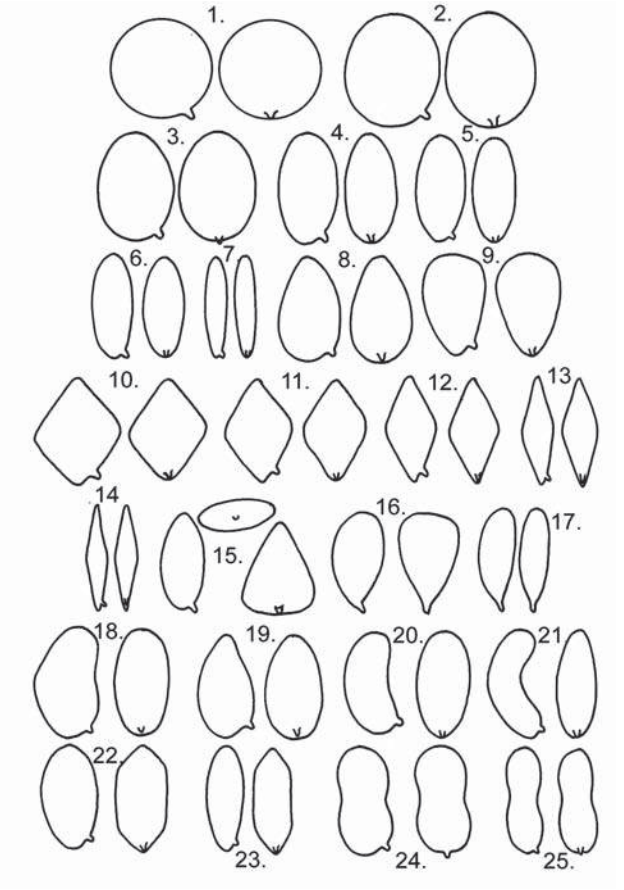


Fig. 17.35. Forma de las basidiosporas. 1. Globosa. 2. Subglobosa. 3. Ampliamente elipsoide. 4. Elipsoide. 5. Oblonga. 6. Subcilíndrica. 7. Baciliforme. 8. Ovoide. 9. Obovoide. 10. Cuadrangular. 11-12. Ampliamente fusiformes. 13-14. Fusiformes. 15. Oblonga en vista de perfil, triangular en vista frontal, oblonga en vista polar. 16-17. Lacrimoide. 18. Amigdaliforme en vista de perfil, elipsoide en vista frontal. 19. Amigdaliforme con ápice agudo en vista de perfil, ovoide en vista frontal. 20. Faseoliforme en vista de perfil, oblonga en vista frontal. 21. Alantoide en vista de perfil, subcilíndrica en vista frontal. 22. Oblonga en vista de perfil, hexagonal en vista frontal. 23. Subcilíndrica en vista de perfil, hexagonal en vista frontal. 24. Elipsoide con constricción en la parte media. 25. Oblonga con contrición en la parte media
Tomado de Vellinga (1988)

Reacciones químicas. Son varios los reactivos que se utilizan para estudiar las esporas de los Basidiomycetes principalmente. De acuerdo con la reacción o coloración que toman en los diferentes reactivos, las esporas pueden ser:

- Amiloides, inamiloides o dextrinoides en **reactivo de Melzer.**
- Cianofílicas o acianofílicas en **azul de algodón**.
- Metacromáticas o no metacromáticas en **azul de cresil**.

Nota. Todos los esquemas fueron realizados por Jhon Jairo Colorado López.

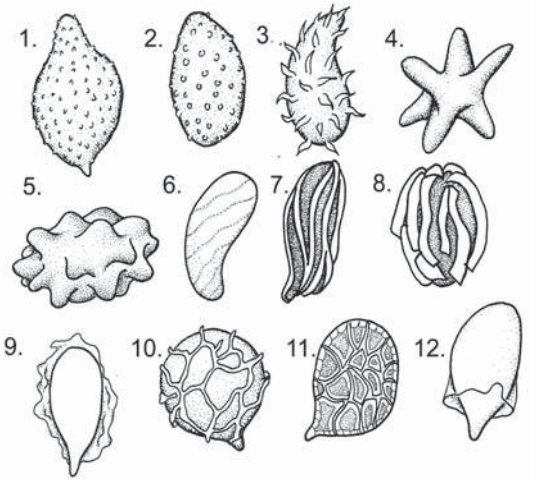


Fig. 17.36. Ornamentación de las basidiosporas. 1. Punteada. 2. Verrucosa. 3. Espinosa. 4. Esteliforme. 5. Nodulosa. 6. Estriada. 7. Apostillada. 8. Costada. 9. Utriculada. 10. reticulada. 11. Lacunosa. 12. Caliptrada
Tomado y modificado de Laugent *et al*. (1977)

PRÁCTICA 13: ROYAS Y CARBONES

Objetivos

1. Reconocer los diferentes estadios de las royas y los carbones.

Materiales

- Muestras de hojas afectadas por roya.
- Láminas y laminillas.

- Azul de lactofenol, lactofenol, agua, asas rectas.
- Láminas demostrativas:
  Espermacios, espermogonio, ecios, eciosporas, uredinios, urediniosporas, telios, teliosporas, basidios y basidiosporas.
- Cuchilla minora.
- Estereoscopio.

Procedimiento

a. Realizar montajes de las pústulas que se observan en el material vegetal. Los cortes se pueden realizar a mano alzada bajo el estereoscopio.
b. Determinar qué tipo de estructura se encuentra y qué tipo de espora produce.
c. Observar las láminas demostrativas y dibujar y nombrar cada una de las estructuras.

PRÁCTICA 14: FILO "ZYGOMYCOTA"

Objetivos

1. Reconocer las estructuras de reproducción asexual y sexual de los hongos del antiguo filo "Zygomycota".
2. Observar el hongo saprótrofo *Pilobolus* y su fototropismo.
3. Por medio de la clave identificar los géneros de los hongos llevados a clase.
4. Elaborar el cruce de las cepas +/- del hongo *Phycomyces blackesleeanus* y observar su cigospora.

Materiales

Cultivos

Phycomyces blakesleeanus + y -, *Mucor* sp., *Rhizopus* sp., *Cunninghamella* sp., *Syncephalastrum* sp., *Absidia* sp., *Circinella* sp., *Syncephalis*[4], *Zygorhynchus* sp., *Conidiobolus* sp., *Basidiobolus* sp., *Thamnidium* sp., *Mycotypha* sp., *Mortierella* sp. y *Umbelopsis* sp.

- Frasco de boca ancha
- Gasa
- Cartulina negra
- Bajalenguas
- Agua
- Estereoscopio
- Láminas y laminillas
- 1 caja de AM
- Asas rectas, azul de lactofenol, lactofenol, agua

Procedimiento

1. Fototropismo de *Pilobolus* sp.

a. Colocar el estiércol de burro en un frasco de boca ancha mediano, más o menos 1/3
b. Tapar la boca del frasco con una gasa, luego forrar totalmente el frasco con un papel negro dejando la parte del hueco destapado.
c. Incubar a luz constante a 25 °C por una semana.

A la semana:

a. Observar al estereoscopio el estiércol.
b. Observar la parte interna de la gasa.
c. Elaborar una lámina y observar al microscopio.
d. Dibujar las estructuras de reproducción sexual.

2. Formación de la cigospora

a. Hacer un repique de la cepa + y de la - de *Phycomyces blakesleeanus* en dos extremos de la caja (la distancia de cada inóculo no debe ser mayor de 2 cm).
b. Incubar a 25 °C con fotoperíodo de 12 horas.
c. Observar y dibujar la formación de la cigospora de este hongo.

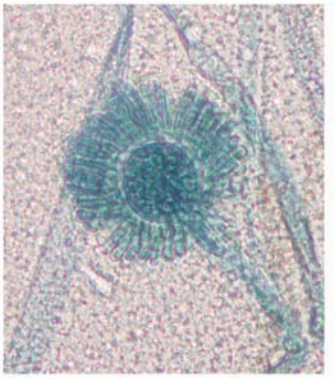
3. Determinación de hongos

a. Observar cada una de las colonias de los hongos y anotar las características macroscópicas.
b. Elaborar láminas y observar al microscopio las estructuras de reproducción asexual y sexual de todos los hongos llevados a clase.
c. Utilizar la clave taxonómica para determinar el género.

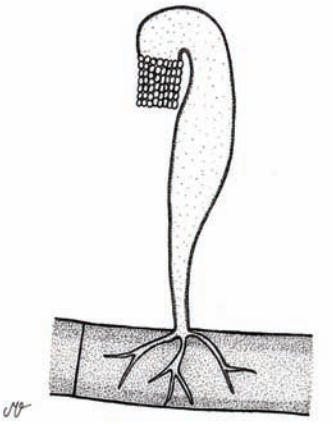
Clave para algunos géneros de los subfilos Mucoromycotina, Entomophthoromycotina y Zoopagomycotina (figs. 17.37a y 17.37b).

4 Se lleva en el cultivo dual con su hospedero.

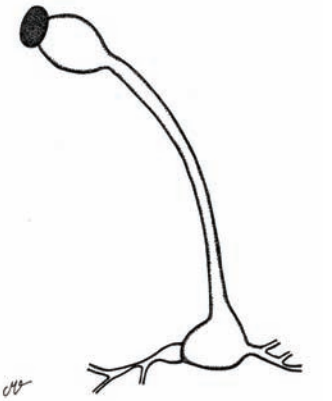
	Características	Género
1a.	Colonias algodonosas.	2
1b.	Colonias correosas.	10
2a.	Solamente forman merosporangios.	3
2b.	No forman merosporangios, solamente esporangios y/o esporangiolos.	4
3a.	Saprótrofos con hifas vegetativas anchas, merosporangios uniseriados originados sobre la superficie entera de la vesícula globosa u ovoide formada por la parte apical del esporangióforo.	*Syncephalastrum*
3b.	Parásito obligado por lo general de otros Mucorales, hifas vegetativas inconspicuas. Merosporangios uniseriados originados sobre la parte terminal de la vesícula. Esporangióforos en forma cónica.	*Syncephalis*
4a.	Sólo esporangios.	5
4b.	Esporangios y/o esporangiolos.	11
5a.	Esporangios violentamente descargados. Columelado, pared gruesa, vesícula subesporangial, esporangióforo fototrópico. Coprófilo en heces de herbívoros.	*Pilobolus*
5b.	Esporangio no descargado violentamente.	6
6a.	Rizoides presentes.	7
6b.	Rizoides ausentes.	8
7a.	Rizoides alternando con los esporangióforos en los estolones, esporangio piriforme, columela papilar.	*Absidia s. l.*
7b.	Rizoides en la base del esporangióforo globoso y subgloboso, columela cuando colapsa en forma de sombrilla.	*Rhizopus*
8a.	Esporangióforo umbelado o circinado y ramificado. Esporangio globoso, columelado.	*Circinella*
8b.	Esporangióforo no umbelado o circinado.	9
9a.	Cigospora con una célula suspensora fuertemente inflada, a menudo originada en la base del esporangióforo.	*Zygorhynchus*
9b.	Muchas veces heterotálico; columela ovoide, esporangióforo simple o ramificado.	*Mucor*
10a.	Hifas inicialmente no septadas, después septadas y separadas en segmentos hifales, conidios primarios fuertemente descargados. Conidios de más de 25 µm.	*Conidiobolus*
10b.	Hifas inicialmente no septadas, luego septadas pero no separadas por segmentos hifales. Los conidióforos primarios presentan vesícula y los conidióforos secundarios no la presentan. Las cigosporas son de pared gruesa, con apéndices en forma de punta.	*Basidiobolus*
11a.	Esporangios y esporangiolos presentes.	12
11b.	Esporangiolos únicamente.	14
12a.	Esporangios y esporangiolos originados en el mismo esporangióforo, globosos y ovoides, columelados, esporangiolos originados en ramas dicótomas laterales.	*Thamnidium*
12b.	Esporangios con pocas esporas y esporangiolos con una o dos esporas, globosos, columela reducida o no presente, esporangióforo ramificado.	13
13a.	Esporangióforos erguidos que nacen del micelio, a veces con rizoides. Esporangios apicales globosos, de pared delicuescente. Presenta cigosporas lisas u ornamentadas.	*Mortierella*
13b.	Esporangióforos en racimos o verticilados sin rizoides; esporangios globosos a alongados; clamidosporas pueden estar presentes. Colonias de crecimiento lento. No se le conoce reproducción sexual.	*Umbelopsis*
14a.	Esporangiolos originados en vesícula fértil, globosa o clavada. Uniesporados, globosos u ovoides y pedicelados.	*Cunninghamella*
14b.	Esporangiolos originados en vesícula fértil, grande y elongada. Mono o dimórficos, globosos, subglobosos, oblongos y ovoides.	*Mycotypha*



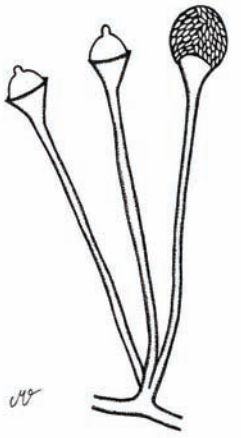
Syncephalastrum



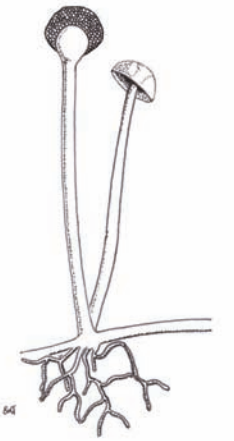
Syncephalis



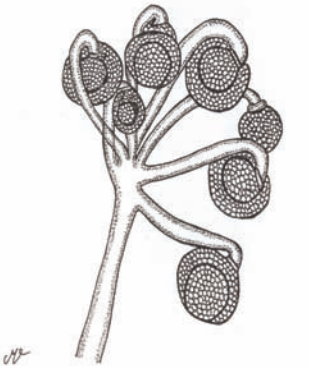
Pilobolus



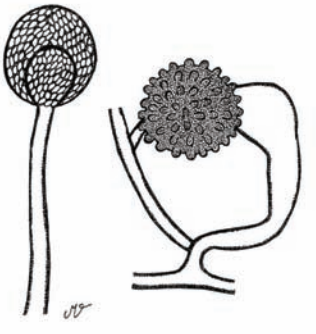
Absidia s. l.



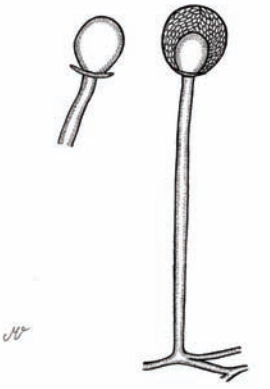
Rhizopus



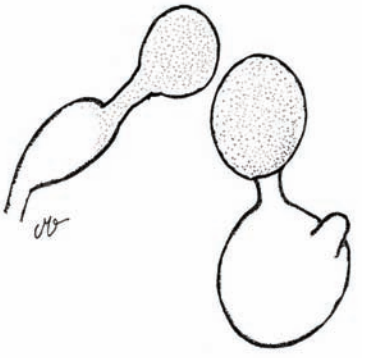
Circinella



Zygorhynchus



Mucor

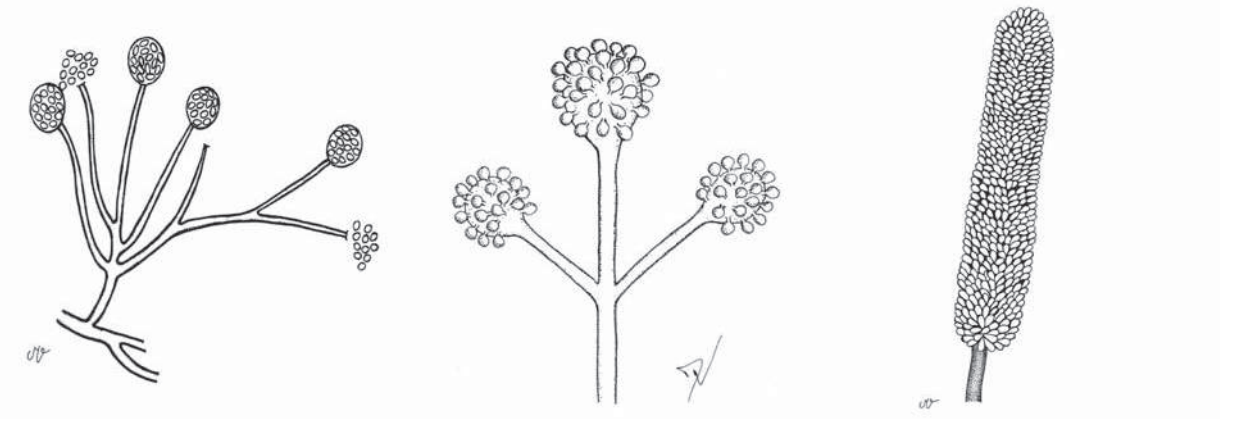


Conidiobolus

Fig. 17.37a. Algunos géneros de los subfilos Mucoromycotina, Entomophthoromycotina y Zoopagomycotina



Basidiobolus *Thamnidium* *Mortierella*



Umbelopsis *Cunninghamella* *Mycotypha*

Fig. 17.37b. Algunos géneros de los subfilos Mucoromycotina, Entomophthoromycotina y Zoopagomycotina

PRÁCTICA 15: FILO GLOMEROMYCOTA

Hongos micorriza arbuscular (HMA)

Elaborada por Carlos Adrián Lopera

Objetivos

a. Identificar y diferenciar las estructuras típicas de los hongos micorriza arbuscular (arbúsculos y vesículas), a partir de un protocolo de tinción de tejido de raíz.
b. Determinar el porcentaje de colonización en raíz por hongos micorriza arbuscular.
c. Reconocer las esporas de los hongos micorriza arbuscular y determinar el número de propágulos infectivos por gramo de suelo.

Materiales

- Raíces
- Colador
- Recipiente oscuro de plástico con tapa
- KOH al 10%
- HCl al 10%

- Azul de tripano al 0,05%
- Cajas de Petri
- Cuchillas
- Pinzas
- Láminas
- Laminillas
- Balanza
- Papel para pesar
- Bajalenguas
- Peróxido de hidrógeno al 5%
- Tamices de 0,250 mm y 0,045 mm
- Vaso de precipitado de 500 mL
- Agitador de vidrio
- Tubos de centrífuga de 50 mL
- Centrífuga
- Sacarosa al 80%
- Manguera delgada
- Jeringa de 50 mL
- Papel filtro
- Estereoscopio

Procedimiento

1. Tinción de raíces

a. Tome una muestra representativa de raíz de una planta cualquiera que se encuentre sembrada directamente en campo, preferiblemente de una gramínea (pastos).

b. Lavar las raíces en un colador con abundante agua, a fin de eliminar residuos de suelo adheridas a ella. Depositar las raíces en un recipiente preferiblemente plástico y que no permita el paso de luz al ser cerrado.

c. Agregar hidróxido de potasio (KOH) al 10%, de tal forma que se cubra completamente la muestra de raíz y dejarlo en reposo por 48 horas.

d. Retirar el KOH y sin lavar las raíces, agregar ácido clorhídrico (HCl) al 10% y dejar en reposo durante una hora a temperatura ambiente.

e. Descartar el HCl y utilizando un colador metálico lavar las raíces con agua corriente.

f. Agregar azul de tripano al 0,05% (50 partes de glicerol, 50 partes de ácido láctico, 0,05 partes de azul de tripano) y conservar a temperatura ambiente.

2. Porcentaje de colonización en raíz

a. Tomar las raíces teñidas y colocarlas en una caja de Petri. Con la ayuda de unas pinzas y una cuchilla cortar fragmentos de raíz de 2 cm, preferiblemente raíces delgadas. Evitar tocar el azul de tripano con las manos.

b. Tomar cinco segmentos de raíz al azar, montarlos en un portaobjetos y luego cubrirlos con una laminilla haciendo presión suave sobre el cubreobjetos.

c. En el microscopio y con el objetivo de 40x, observar entre 80 y 100 campos, desplazando el objetivo a lo largo del fragmento de raíz.

d. Registrar los campos observados y los campos asociados. Los campos asociados se determinan por la presencia de arbúsculos o vesículas, estructuras típicas de la asociación micorrizal (fig. 17.38).

e. Para determinar el porcentaje de colonización se aplica la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de asociación} = \frac{\text{Total de campos infectados}}{\text{Total de campos observados}} \times 100$$

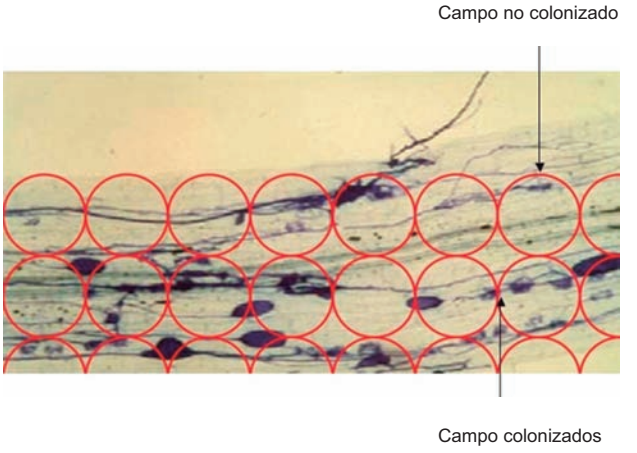


Fig. 17.38. Determinación del porcentaje de colonización
Fuente: Carlos Adrián Lopera

3. Extracción y reconocimiento de esporas

a. Tomar una muestra de 100 g de suelo y depositarla en un recipiente plástico (con tapa) de mínimo 500 mL de capacidad. Adicionar 200 mL de peróxido de hidrógeno al 5% y agitar suavemente cada 3 minutos durante 15 minutos.

b. Lavar la muestra de suelo con agua de la llave y con buena presión hasta llenar ¾ partes del recipiente. Evitando siempre que se pierda parte de la muestra por derrame.
c. Dejar precipitando por 30 segundos y verter el sobrenadante paulatinamente sobre tamices de 0,250 y 0,045 mm, lavando la muestra con agua corriente (fig. 17.39).
d. Repetir cuatro veces los puntos 2 y 3, hasta agotar la muestra de suelo del recipiente, o evitando verter piedras y arenas gruesas sobre el tamiz.
e. Hacer lavados con agua corriente al contenido de suelo retenido por los tamices. Depositar la muestra de suelo retenida por ambos tamices en un vaso de precipitado.
f. Homogenizar la muestra con agitador de vidrio y repartirla en tubos de centrífuga, (de 50 mL) adicionando 25 mL de muestra a cada tubo hasta agotar la muestra.
g. Adicionar 20 mL de sacarosa al 80% a cada tubo de centrífuga (con la ayuda de una manguera delgada conectada a una jeringa de 50 mL). Adicionar suavemente la sacarosa sumergiendo la manguera hasta el fondo del tubo de centrífuga.
h. Centrifugar los tubos a 2640 r. p. m. durante 3 minutos.
i. Se observa la formación de un anillo en el sobrenadante de centrifugado, del cual se extraen las esporas. Con la ayuda de la manguera conectada a la jeringa se extrae todo el líquido por encima del anillo. Si no observa la formación del anillo, tome las ¾ partes del sobrenadante.
j. El contenido por encima del anillo se lleva al tamiz de 0,045 mm, se lava el contenido del tamiz con agua corriente por aproximadamente 3 minutos, con el fin de lavar las esporas y extraer residuos de sacarosa.
k. Se inclina el tamiz y utilizando agua destilada en frasco de polietileno, se vierten las esporas nuevamente a un vaso de precipitado.
l. Llevar parte del filtrado final a caja de Petri y observar al estereoscopio las esporas. Observar que las esporas de los hongos micorriza arbuscular son de tamaño grande en relación con esporas de otros hongos y son de color café, marrón y hialinas principalmente.

4. Conteo de esporas

a. Recupere todo el filtrado final nuevamente en vaso de precipitado. Sobre un papel filtro con diámetro similar a una caja de Petri, trazar líneas paralelas separadas por 0,5 cm (el trazado debe ser con lápiz) (fig. 17.39).

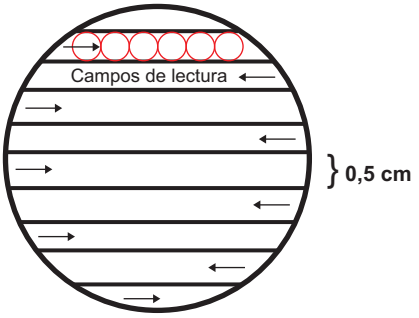


Fig. 17.39. Trazado sobre papel filtro
Fuente: Carlos Adrián Lopera

b. Filtrar por gravedad la muestra a través del papel. Tomar el papel húmedo y ponerlo sobre una caja de Petri.
c. En el estereoscopio con el mayor acercamiento posible, contar el número de esporas en cada campo, haciendo desplazamiento a través de las líneas paralelas.
d. Registrar el número de esporas total.
e. Aplicar la siguiente fórmula:

$$\text{Número de esporas por gramo de suelo} = \frac{\text{Total de esporas}}{100}$$

PRÁCTICA 16:
HONGOS ACUÁTICOS
FILO OOMYCOTA
FILO CHYTRIDIOMYCOTA
FILO BLASTOCLADIOMYCOTA

FILO OOMYCOTA

Objetivos

1. Diferenciar las características macroscópicas de los hongos pertenecientes a este filo.

2. Identificar las estructuras de reproducción sexual y asexual de algunos hongos de este grupo por medio de la observación microscópica.
3. Determinar los géneros de los hongos aislados en agua, por medio de la clave taxonómica.

Materiales

Cultivos:

Phytophthora sp., *Pythium* sp., *Saprolegnia* sp., *Dycthiuchus* sp., *Achlya* sp., *Thraustotheca* sp., *Aphanomyces* sp., hongos conservados en agua de la práctica 4.

Láminas y laminillas.

Procedimiento

1. Observar al microscopio con el objetivo de menor aumento, los hongos que se encuentran en el tubo con semillas de *Cannabis sativa* (práctica 4).
2. Dibujar las estructuras que observa.
3. Hacer el montaje de estos hongos en una lámina y cubrir con la laminilla. Observar con objetivo de 10x y 40x los diferentes tipos de zoosporangios, zoosporas, oogonios, oosferas y anteridios. Dibuje las estructuras de cada grupo.
4. Identificar a género los hongos aislados y los llevados al laboratorio.

Clave taxonómica para algunos géneros del filo Oomycota. Tomada y modificada de Johnson *et al*. (2002) (fig. 17.40).

	Características	Género
1a.	Hifas anchas, ramificadas y cenocíticas.	2
1b.	Hifas delgadas y cenocíticas.	6
2a.	Zoosporangio producido por segmentación del talo, cilíndrico, recto o curvado, separados uno del otro por constricciones conspicuas. Tubo de descarga con vesícula donde se diferencian las zoosporas. Medio de cultivo EY.	*Lagenidium*
2b.	Zoosporangio no producido por segmentación del talo, terminal, lateral o simultáneamente ambos.	3
3a.	Zoosporangio terminal, clavado o fusiforme, típicamente con proliferación interna. Zoosporas que al emerger nadan alejándose del zoosporangio.	*Saprolegnia*
3b.	Zoosporangio lateral o simultáneamente lateral y terminal, clavado, cilíndrico o fusiforme.	4
4a.	Zoosporangio que se desprende y flota sobre la superficie del agua; zoosporas que se enquistan dentro del zoosporangio, que al liberarse dejan la pared del quiste semejando una malla dentro del zoosporangio.	*Dictyuchus*
4b.	Zoosporangio que no se desprende.	5
5a.	Zoosporas enquistadas dentro del zoosporangio que se liberan al desintegrarse la pared del mismo. Esporangio dehiscente.	*Thraustotheca*
5b.	Zoosporas que no se enquistan en el interior del esporangio, pero al emerger se enquistan en el ápice del esporangio.	*Achlya*
6a.	Zoosporangio filiforme (del mismo diámetro de la hifa); las zoosporas se forman en una hilera dentro de él, las zoosporas emergen una tras otra y se enquistan en el extremo apical.	*Aphanomyces*
6b.	Zoosporangio esférico o piriforme.	7
7a.	Zoosporangio esférico forma tubo de descarga y vesícula en donde se diferencian las zoosporas.	*Pythium s. l.*
7b.	Zoosporangios piriforme con zoosporas formadas dentro de éste o germinando con tubo germinal.	*Phytophthora*

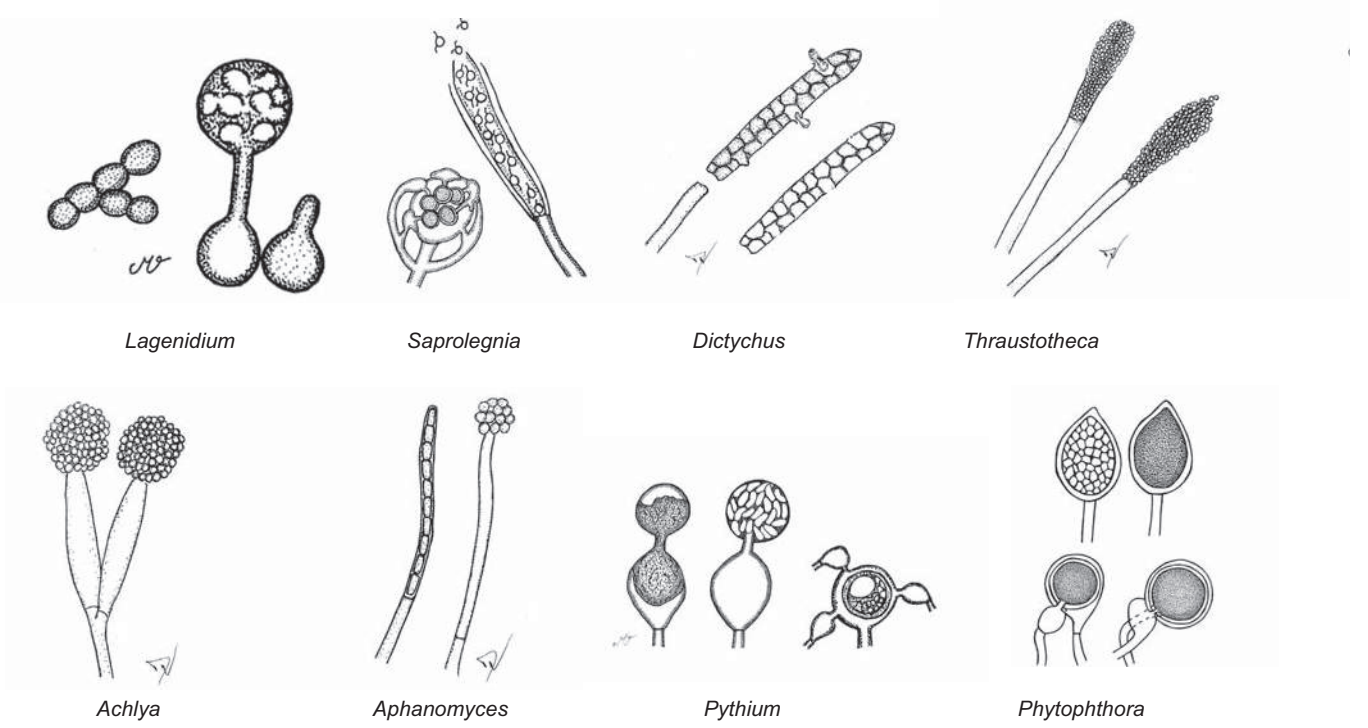


Fig. 17.40. Algunos géneros del filo Oomycota

FILO CHYTRIDIOMYCOTA

Objetivos

1. Aislar hongos Chytridiomycota monocéntricos y eucárpicos usando como cebo polen de pino.
2. Observar las estructuras de los hongos creciendo en el polen de pino.
3. Realizar un cultivo en medio YpSs ¼.
4. Observar los zoosporangios y esporangios de resistencia de *Olpidium* sp., en raíces de lechuga infectadas con el hongo.

Aislamiento y purificación de hongos Chytridiomycota usando polen de pino

Materiales

- Polen de pino (esterilizado con luz UV)
- Cajas de Petri
- Láminas
- Laminillas
- Medio de cultivo
- Tubos
- Raíces de plantas de lechuga jóvenes
- Medio de cultivo YpSs ¼
- Pinzas

Procedimiento

1. Preparar una caja con suelo cubierto con agua reposada estéril o con muestra de agua de algún reservorio.
2. Rociar granos de polen en la superficie (los granos se acumularán hacia los bordes de la caja).
3. Incubar a temperatura ambiente durante cuatro a siete días.
4. Observar desde el cuarto día hasta el séptimo los granos de polen al microscopio para verificar si hay crecimiento de hongos en ellos.
5. Recoger con una laminilla estéril, el polen con el crecimiento.

6. Poner la laminilla en que se recogió el polen en una caja de Petri vacía con el polen hacia la base de la caja.
7. Añadir con mucho cuidado agua reposada estéril y más polen estéril.
8. Incubar de nuevo por cuatro a siete días. Cuando se observe crecimiento, sembrar estos granos en el medio YpSs ¼, preferiblemente en tubo.
9. Incubar a temperatura ambiente y observar el crecimiento del hongo en el bisel del medio de cultivo.

Aislamiento y observación de *Olpidium* sp. en raíces de lechuga (fig. 17.41)

Materiales

- Plantas jóvenes de lechuga provenientes de un suelo contaminado con *Olpidium* sp.
- Tubos de ensayo
- Solución de KOH al 10%
- Solución fresca de KOH al 10% + agua oxigenada al 10% mezclados en proporción 1:1 v/v
- Ácido clorhídrico 1 N
- Azul de tripano al 0,05% en lactoglicerina
- Baño de María
- Agua destilada estéril (ADE)
- Pinzas
- Láminas
- Laminillas

Procedimiento (Modificado por Phillips y Hayman (1970))

1. Tomar las raíces y lavarlas con abundante agua.
2. Introducir las raíces más jóvenes en un tubo de ensayo, adicionando una solución de KOH al 10% hasta que las cubran totalmente.
3. Llevar los tubos al baño María precalentado a 90 °C durante 10 a 20 minutos.
4. Descartar el KOH y lavar varias veces con agua destilada estéril.
5. Adicionar una solución recién preparada de KOH al 10% y H_2O_2 al 10% mezclado 1:1 (v/v). Dejarlos sumergidos durante 15 minutos.
6. Lavar nuevamente con ADE.
7. Sumergir las raíces en una solución de HCL 1N durante 15 minutos y retirarla pasada este tiempo.
8. Adicionar azul de tripano al 0,05% en lactoglicerina y llevar de nuevo a baño María por 10 a 15 minutos.
9. Retirar el exceso de colorante y adicionar ADE. Dejar las raíces sumergidas durante 24 horas.
10. Realizar un montaje en una lámina de 14 a 16 fragmentos de raíces de 1 cm de longitud y observar al microscopio óptico.

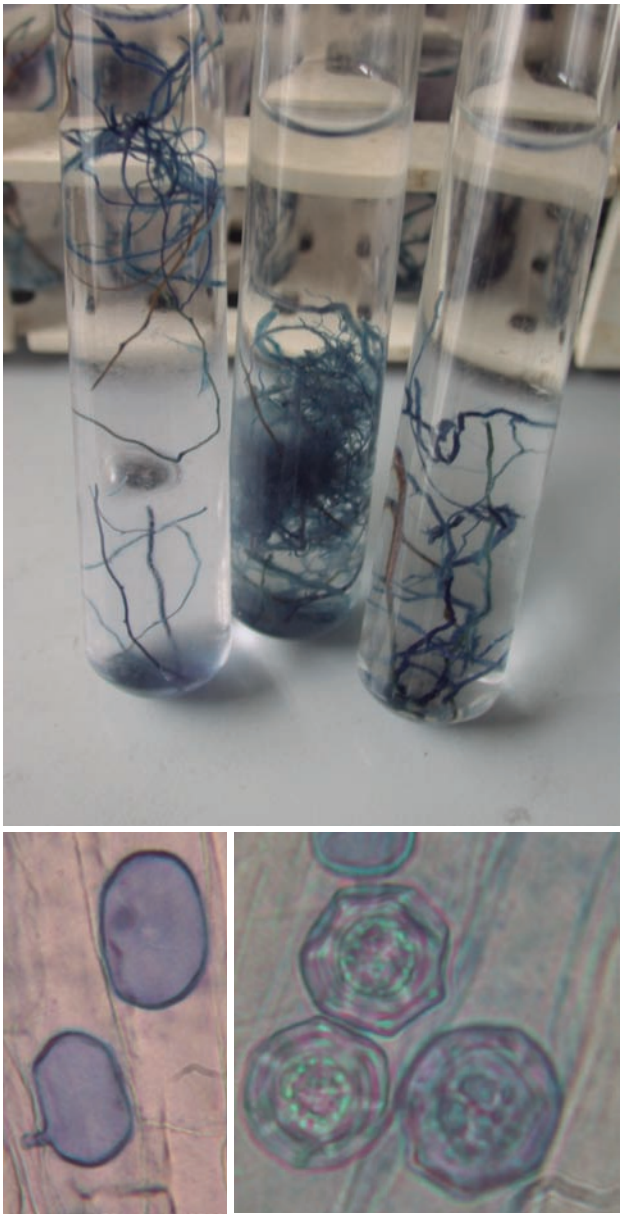


Fig. 17.41. Raíces coloreadas (arriba), zoosporangios (abajo izq.), esporangios de resistencia (abajo der.)
Fotografías: Camilo Beltrán Corpoica CBB

FILO BLASTOCLADIOMYCOTA

Materiales

- Cultivo del esporotalo de *Allomyces macrogynus* (R. Emers.) R. Emers. & C.M. Wilson, o *A. arbusculus* E.J. Butler en medio YpSs
- Láminas de gametotalo y esporotalo de *Allomyces macrogynus*
- Cajas de Petri
- YpSs sólido y líquido
- Solución de sales diluidas
- Erlenmeyer
- Beaker
- Pinzas
- Asas rectas

Procedimiento

Observar la formación del gametotalo a partir de los esporangios de resistencia del esporotalo.

1. Raspar los esporangios de resistencia del cultivo del esporotalo a una caja de Petri estéril.
2. Secar por 24 horas a 35 °C.
3. Añadir 10 mL de solución de sales diluidas (DS Sol.)
4. Incubar 3 a 5 horas a temperatura ambiente.
5. Añadir a un erlenmeyer de 25 mL con medio YpSs líquido (10 mL).
6. Añadir 1 mL de la suspensión de meiosporangios al erlenmeyer.
7. Incubar a 30 °C y 150 rev/min durante 18-24 horas.
8. Transferir el crecimiento a un beaker de 50 mL y lavar tres veces con solución de sales.
9. Incubar a 30 °C y 100 rev/min. La inducción del gametotalo y los gametangios debe ocurrir aproximadamente a las tres horas. Observar la salida de los gametos y la fusión de ellos alrededor de 90 minutos después.

Observar las láminas preparadas del esporotalo y gametotalo de *Allomyces macrogynus*, dibujar y nombrar las estructuras observadas.

PRÁCTICA 17: FILOS **MIXOMYCOTA Y PLASMODIOPHORO-MYCOTA**

Objetivos

1. Reconocer macro y microscópicamente cuerpos fructíferos y esporas de Mixomycota.
2. Observar el movimiento protoplasmático del plasmodio de *Physarum policephalum*.
3. Realizar aislamiento primario de un Dictyosteliomycota a partir del suelo cultivado.
4. Observar al microscopio láminas de cortes de plantas afectadas con *Plasmodiophora brassicae*.

Materiales

- Cuchillas
- Láminas y laminillas
- Azul de lactofenol
- Agua
- 1 caja de agar infusión de heno
- *Physarum policephalum* en agar agua y hojuelas de avena
- Lámina demostrativa: hernia de las crucíferas

Procedimiento

1. Descripción de Mixomycota

a. Describir macroscópicamente los cuerpos fructíferos de los mixomycetos. Tenga en cuenta color, tamaño, forma, etcétera.
b. Realizar un montaje con azul de lactofenol del cuerpo fructífero, describir las esporas y también el capilicio si se observa.

2. Observación de *Physarum policephalun*

a. Observar el plasmodio, registrar el color y la consistencia en general.
b. Invertir la caja de Petri, montar al microscopio y observar con el objetivo de menor aumento el flujo del protoplasma.
c. Observar el flujo por unos pocos segundos y el cambio repentino de la dirección del flujo.
d. Tomar varias veces el tiempo de flujo en cada dirección y calcular el promedio en segundos entre cada cambio.
e. Apagar el microscopio por unos pocos segundos y luego volver a prender, observar el cambio de flujos; repetir esto varias veces y ver si se puede aumentar la frecuencia de cambio de flujo por estímulos de luz.
f. Demarcar el borde de la colonia en el revés de la caja y observar periódicamente.

3. Aislamiento de Dictyosteliomycota

a. Colocar unos pequeños granos de suelo cultivado (ojalá de superficie) sobre el medio de agar infusión de heno.
b. Incubar en la oscuridad por 7 días a 25 °C
c. Observar directamente la caja al microscopio buscando los sorocarpos.

4. Observación de Plasmodiophoromycota

a. Montar las láminas de cortes de raíces de repollo infectadas con *Plasmodiophora brassicae* al microscopio y observar en 10x y 40x.
b. Observar y dibujar el esporangio.

BIBLIOGRAFÍA

Alexopoulos, C.J. & E.S. Beneke. 1952. Laboratory Manual for Introductory Mycology. Burgess publishing, Company. Minneapolis, Minnessota, EU.

Dhingra, O.K. & J. B. Sinclair. 1985. Basic Plant Pathology Methods. pp. 179-180. CRC Press, Inc. Boca Ratón , Florida, EU.

Emerson, R. 1958. Mycological organization. Mycologia. 50: 453-587.

Fleming, D. O., J. H. Richardson, J.J. Tulis & D. Velsey. 1995. Biological Safety Principles and Practices, 2nd Edition, ASM Press. Washington, EU.

Franco-Molano, A.E., A.M. Vasco-Palacios, C.A. López-Quintero & Teun Boekhout. 2005. Macrohongos de la región del Medio Caquetá-Colombia. Multimpresos, Medellín, Colombia.

Fuller, M.S. (Ed) 1978. Lower Fungi in The Laboratory. University of Georgia, Department of Botany.

__, M.S. & A. Jarawski (Eds.) 1987. Zoosporic Fungi in Teaching and research. Southeastern Publishing Corporation. Athens, Georgia, EU.

Habte, M., N. & W. Osorio. 2001. Arbuscular mycorrhizas: producing and applying arbuscular mycorrhizal inoculum, CTAHR.

Halling, R. E. & G. M. Mueller. 2005. Common Mushrooms of the Talamanca Mountains, Costa Rica. Memoirs of The New York Botanical Garden.

Kreger-van Rij, N.J.W. 1984. The Yeast: A Taxonomic Study. 3rd ed. Elsevier Science Publisher B.V. Amsterdam, Holanda.

Kurtzman, C.P. & J.W. Fell. (Eds.) 1998. The Yeasts: A taxonomis Study. Elsevier, B.V. Amsterdam, Holanda.

O'Donnell, K.L. 1979. Zygomycetes in Culture. University of Georgia, Department of Botany.

Phillips, J. M. & D. S. Hayman. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection, Rothamsted. 55: 158-161.

Samson, R.A. & van Reenen-Hoekstra, E. 1988. Introduction to Food-borne Fungi. CBS. Baarn, Holanda.

Schenck, N. C. 1982. Methods and principles of mycorrhizal research, American Phytopathological Society.

Sieverding, E. 1983. Manual de métodos para la investigación de la micorriza vesículo-arbuscular en el laboratorio, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, CO.

Thom, Ch. & K.B. Raper, 1945. A Manual of the Aspergilli. p. 87. The Williams & Wilkins Company. Baltimore, MD. EU.

Valencia, H. 2010. Manual de prácticas de Microbiología del Suelo. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá, Colombia.

GLOSARIO

A

Acantohifidio (hifidio): Son hifas terminales modificadas que pueden presentarse en el himenio de algunos cuerpos fructíferos de hongos del filo Basidiomycota.

Acérvulo: Conidioma originado dentro del tejido de las plantas en forma subcuticular o subepidermal y errumpente y que emerge de éste, en su madurez. Constituido por tejido seudoparenquimatoso del hongo sobre el cual se forman conidióforos cortos, apretados, que producen conidios. Formado por hongos fitopatógenos como *Colletotrichum* spp.

Acícula: Estructura larga, fina, puntiaguda, con forma de aguja, por ejemplo: los extremos de hifas de paredes gruesas de los Polyporales (Basidiomycota).

Acigospora: Cigospora que se desarrolla partenogenéticamente, sin copulación gametangial previa.

Acrópeta: Referente a una estructura donde los conidios son producidos sucesivamente uno a partir del otro estando el más joven en el ápice, por ejemplo: conidios del género *Cladosporium*. Comparar con basípeta.

Aculeado: Se refiere a una estructura que presenta espinas.

Adnado: Adherente, concrescente. Se dice que las lamelas y tubos de algunos Agaricomycotina son adnados cuando llegan al pie o estípite en toda su anchura y se adhieren a él, por ejemplo: lamelas del género *Laccaria*.

Aerobio: Organismo que para crecer necesita imprescindiblemente de oxígeno libre.

Aflatoxina: Metabolito secundario de *Asperguillus flavus* y *A. parasiticus* formado cuando ciertos aislamientos de estas especies crecen sobre cereales, almidón, etcétera. Son micotoxinas con efecto cancerígeno.

Agalla: Crecimiento anormal del tejido de las plantas donde se encuentra el patógeno.

Agar: Sustancia mucilaginosa (galactano) que proviene de varias especies de algas marinas. Usado en el laboratorio para gelificar los medios de cultivo.

Agaricoide: Cuando el cuerpo fructífero de un hongo del subfilo Agaricomycotina tiene la forma de una sombrilla y su himenóforo está formado por lamelas.

Agente mutagénico: Agente físico o químico capaz de producir una mutación genética.

Agudo: Con los bordes o márgenes formando un ángulo agudo en el ápice; los lados de este ángulo son esencialmente rectos o ligeramente convexos. También se dice de una estructura maciza que acaba en punta, por ejemplo: los extremos de los cistidios aciculados, aculeados o acuminados que presentan distintos Agaricomycotina (Ulloa & Hanlin, 2006).

Aislar: Separar. En micología es la técnica de transferir propágulos o micelio de un ambiente natural a un medio de cultivo para hacer crecer el microorganismo.

Alantoide: Forma similar a una salchicha curvada, se presenta en algunos propágulos.

Alcaloides: Compuestos orgánicos de origen fúngico o vegetal, que poseen intensa actividad biológica (estimulantes, relajantes, tranquilizantes, etcétera).

Alelo: Cada una de las diferentes variaciones de un gen.

Alergia: Reacción de hipersensibilidad que ocurre en individuos susceptibles, cuando se exponen a determinadas partículas o sustancias. Muchas veces producidas por esporas y conidios de hongos.

Aleurioconidio: Conidio considerado por algunos tálico y por otros blástico que se forma sobre un pedicelo pequeño como una expansión del ápice, de donde se desprende por ruptura de la célula que lo soporta.

Aleurospora: Ver aleurioconidio.

Alveolado: Que presenta alvéolos, huecos o cavidades.

Amanitoide: Basidiocarpo que presenta lamelas libres o sutilmente adheridas y que presenta anillo y volva.

Ameroconidio: Conidio unicelular.

Amerospora: Ver ameroconidio.

Amilasa: Enzima que hidroliza el almidón. Producida por algunos hongos.

Amiloide: Estructura que se colorea de azul o violeta oscuro cuando reacciona con el reactivo de Melzer (yoduro de potasio, hidrato de cloral y agua).

Ampuliforme: Presenta forma de botella, con la base hinchada.

Anabolismo: Síntesis de sustancias complejas de alto nivel energético a partir de compuestos simples de bajo nivel energético. Comparar con catabolismo.

Anaerobio: Organismos que pueden vivir en ausencia de oxígeno libre pues no lo utilizan en su metabolismo. Es **anaerobio estricto** cuando sólo crece en ausencia total de oxígeno y, **anaerobio facultativo**, cuando puede realizar su metabolismo en presencia o en ausencia de oxígeno libre.

Anamorfo: Estructura asexual de los hongos. También llamada fase imperfecta, conidial o mitótica que produce sus conidios por mitosis, contrario a **teleomorfo**, que es la estructura sexual o perfecta y cuyas esporas se producen por meiosis; el hongo total con sus dos formas se denomina **holomorfo**.

Anastomosis de hifas: Unión de hifas a través de un puente, permitiendo el intercambio de sus contenidos y formando un solo micelio que se convierte en **heterocariótico.**

Angiocárpico: Cuerpo fructífero envuelto por una membrana (peridio) durante la mayor parte de su desarrollo, por ejemplo: los basidiocarpos gasteroides de algunos Basidiomycota. Comparar con **gimnocárpico**.

Anélido: Un tipo de célula conidiógena percurrente que produce una sucesión basípeta de conidios blásticos. Se caracteriza porque con la formación de cada conidio, el punto fértil crece, resultando que cada nuevo conidio deja una cicatriz parecida a un anillo en el ápice de la célula conidiógena. La repetición de este proceso origina el aumento de tamaño de esta célula.

Anfígeno: Si la superficie de la parte aérea de las ramificaciones es fértil, por ejemplo: en el género *Ramaria*.

Anfígino: Estructura que se desarrolla alrededor o de un lado y otro; como el anteridio anfígino de algunos Oomycota que se forma debajo del oogonio envolviéndolo. Ver parágino y hipógino.

Anillo: Estructura en forma circular. Término usado para referirse al vestigio del velo parcial que, después de la ruptura de éste, sigue adherido al estípite de muchos Agaricomycotina.

Anisogametos (heterogametos): Gametos funcional y morfológicamente diferentes.

Anisogamia: Proceso de reproducción sexual que se da por la unión de gametos funcional y morfológicamente diferentes.

Anisoplanogametos: Anisogametos móviles, flagelados, por ejemplo: los de *Allomyces* sp.

Antagonismo: Tipo de interacción en la que dos organismos se repelen o se perjudican entre sí. Uno de los dos perjudica la vida del otro, ya sea inhibiendo parcial o totalmente su crecimiento e incluso matándolo.

Antagonista: Que se opone o resiste a la acción de otro, por ejemplo: dos colonias de hongos, donde una impide o retarda el crecimiento de otra.

Anteridio: Gametangio masculino. En hongos siempre se presenta en la reproducción sexual por contacto gametangial de los Oomycota y Ascomycota.

Anterozoide: Gameto masculino móvil en el filo Blastocladiomycota.

Antibiótico: Sustancia producida por un microorganismo vivo, o derivada y sintetizada que inhibe o mata a otro microorganismo, por ejemplo: penicilina, producida por algunas especies de *Penicillium*.

Antimicrobiano: Sustancia que mata o impide el crecimiento de microorganismos.

Antropofílico: Que prefiere al hombre como algunos dermatofitos que sólo se encuentran en el hombre, por ejemplo: *Trichophyton rubrum*.

Anual: Se refiere a un cuerpo fructífero que tiene un periodo de duración de hasta un año; no al micelio vegetativo, que casi siempre dura el año o más.

Apedicelado: Sin pedicelo. Ver pedicelo.

Apéndice: Porción accesoria prominente de algunas estructuras fúngicas.

Apéndice hilar: Porción basal de la basidiospora que se une al esterigma.

Apical: Relativo al ápice. Comparar con basal.

Apiculado: Terminado en una pequeña punta aguda.

Apículo: Pequeña prominencia, generalmente presente en las basidiosporas, por la cual se fija al esterigma.

Apículos: Ornamentaciones agudas que pueden presentar las ascosporas de varias familias del filo Ascomycota.

Apileado: Se aplica a los hongos que no poseen píleo, por ser resupinados.

Aplanado: Achatado dorso-ventralmente; expandido horizontalmente. Ver resupinado.

Aplanospora: Espora no móvil, opuesto a planospora. Espora de propagación asexual, formada en el esporangio. Propio de los hongos del subfilo Mucoromycotina.

Apófisis: Célula soporte, como por ejemplo la porción dilatada del esporangióforo, en la base de la columela de algunos hongos del subfilo Mucoromycotina.

Apotecio: Tipo de cuerpo fructífero siempre abierto en la madurez, en forma de disco, plato o copa, que deja expuesto

el himenóforo. Característico de algunos miembros del filo Ascomycota y de ciertos ascolíquenes.

Apresorio: Modificación de una hifa que fija el hongo parásito al hospedero. Se forma en el tubo de germinación de una espora o conidio o en una hifa vegetativa y permitiendo que se adhiera al hospedero para facilitar la penetración del fitopatógeno.

Aracnoide: Similar a una telaraña.

Arbúsculo: Hifas ramificadas de aspecto arbóreo que forman las micorrizas arbusculares (MA) en el interior de las células de las raíces de las plantas.

Ártrico: Conidio tálico que se forma por fragmentación y desarticulación de la hifa conidiógena fértil. Estos conidios pueden ser de dos tipos holoártricos o enteroártricos. Los primeros se desprenden por esquizolisis de un doble septo como en el género *Geotrichum* y los segundos por rexolisis de una célula disyuntora entre los conidios como ocurre en el género *Coccidiodes*.

Artroconidio: Conidio resultante de la fragmentación de una hifa conidiógena. Hoy denominados conidios ártricos.

Artrospora: Ver artroconidios.

Asco: Estructura en forma de saco, globoso o cilíndrico, en cuyo interior ocurre cariogamia y meiosis para formar las ascosporas generalmente en número de ocho. Pueden ser libres o desnudos o estar contenidos en algún tipo de fructificación o cuerpo fructífero. Es característico del filo Ascomycota.

Ascocarpo: Todo tipo de cuerpo fructífero donde se producen los ascos, propio del filo Ascomycota.

Asco desnudo: Asco que se forma libremente, no contenido en ninguna fructificación o ascocarpo. Este es el caso de los ascos de las levaduras como *Saccharomyces cerevisiae* y algunos mohos como el género *Eremascus*.

Ascogonio: Gametangio femenino de los Ascomycota. Siempre presente en la reproducción sexual por contacto gametangial, unido a un anteridio, presenta diversas formas según la especie.

Ascoliquen: Liquen donde el fotobionte presenta una asociación con un hongo Ascomycota, formando en la reproducción sexual algún tipo de ascocarpo, generalmente apotecios.

Ascoma: Cualquier esporocarpo o cuerpo fructífero complejo donde se forman ascos. Ver ascocarpo.

Ascospora: Espora haploide de origen sexual formada dentro de los ascos. Se forman típicamente ocho, aunque a veces se pueden producir cuatro o más de ocho.

Ascostroma: Ascocarpo estromático caracterizado por presentar cavidades o lóculos, por ejemplo: los seudotecios.

Aseptado: Se refiere a una estructura sin septos o escasamente septada, por ejemplo: micelio cenocítico o escasamente septado.

Asexual: Sin sexo. Se dice de la reproducción que no involucra la formación del cigoto, por ejemplo: en los hongos llamados imperfectos, conidiales o mitospóricos.

Aspergilosis: Nombre genérico de las micosis oportunistas causadas por varias especies de *Aspergillus* en pacientes con enfermedad de base, con problemas estructurales de pulmones o por uso prolongado de corticoesteroides y antibióticos. También se presenta en animales.

Asporógeno: Que no produce esporas.

Aterciopelado: Se aplica a las estructuras cuya superficie está cubierta de pelo tupido y corto, fino y brillante u opaco, similar al terciopelo.

Auriculado, auriculiforme: Provisto de, o con forma de oreja (aurícula), por ejemplo: algunas fructificaciones de Basidiomycota.

Autoestéril: Se refiere a un organismo que para reproducirse sexualmente necesita de otro individuo con compatibilidad complementaria. Ver heterotálico.

Autofértil: Se refiere a un organismo capaz de reproducirse sexualmente por sí mismo, sin necesitar otro organismo compatible. Ver homotálico.

Autoico: Se dice de ciertas royas (Pucciniomycotina-Basidiomycota) parásitas que completan todo su ciclo de vida en un solo hospedero. Comparar con heteroico.

Autótrofos: Organismos capaces de sintetizar compuestos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos. Comparar con heterótrofo.

Auxótrofos: Organismos que son incapaces de sintetizar ciertas sustancias necesarias para su metabolismo, por ejemplo: para crecer requieren de una fuente externa de ciertos aminoácidos o vitaminas. Comparar con protótrofos.

B

Biflagelado: Se refiere a esporas con dos flagelos.

Balistospora: Espora que se libera de su soporte con violencia, por ejemplo: las basidiosporas de algunos Agaromycotina que son lanzadas de los esterigmas y las balistosporas (balistoconidios) de algunas levaduras relacionadas con el filo Basidiomycota.

Balistoconidios: Ver balistosporas.

Bandas de micelio: Agregados de hifas no diferenciadas que se observan con frecuencia en los hongos del filo Basidiomycota y en algunos de los hongos Ascomycota y hongos conidiales. Su función es la translocación de materiales y el transporte de nutrientes.

Basal: Propio de la base o relativo a ella; que se halla en el extremo inferior o cerca del punto de fijación o adhesión. Se opone a apical.

Basidio: Estructura celular del filo Basidiomycota donde ocurre cariogamia y meiosis, formando basidiosporas externas.

Basidiocarpo: Todo tipo de cuerpo fructífero que contiene basidios y produce basidiosporas. Estructura generalmente conspicua de los miembros del filo Basidiomycota.

Basidioliquen: Liquen donde el micobionte es una especie del filo Basidiomycota.

Basidiolo: Basidio inmaduro, todavía binucleado, en el cual no se han desarrollado los esterigmas. Los basidiolos son considerados como estados inmaduros del desarrollo de basidios o como basidios abortados. Los basidiolos, como los basidios, se originan típicamente en el subhimenio.

Basidioma: En general cualquier estructura que produce basidios, ya sea en una simple capa de basidios o en un esporóforo de distinto grado de complejidad según las modalidades que se presentan en los Basidiomycota. Ver basidiocarpo.

Basidiospora: Espora de origen sexual haploide, formada externamente en los basidios, generalmente en número de cuatro. Propio de los Basidiomycota.

Basípeta: Referente a una estructura donde los conidios en cadena son producidos sucesivamente, y donde el elemento basal es el más joven. Comparar con acrópeta.

Bifactorial: Cuando dos factores (genes) rigen la compatibilidad sexual de los Basidiomycota heterotálicos. Los genes son localizados en cromosomas diferentes y segregan independientemente en la meiosis. La formación de dicariontes (+ y -) será entre factores A y B diferentes. También se conoce como incompatibilidad tetrapolar.

Bifurcado: De forma ahorquillada o dicotómica, como un basidio con dos esterigmas.

Bilateral: Que presenta dos lados o que se distribuye en dos filas a ambos lados de un órgano, como en la llamada simetría bilateral de la trama himenoforal de ciertos Agaricomycotina.

Binomial: Compuesto de dos nombres. Usado para los nombres científicos de un organismo, donde el primero designa el género y el segundo, generalmente un adjetivo, la especie, por ejemplo: *Venturia inaequalis, Agaricus campestris*.

Bioindicadores: Organismos vivos sensibles a la polución. En la actualidad, los líquenes, por ejemplo, son usados por sus propiedades de servir como indicadores de la polución ambiental aérea.

Biotecnología: Ciencia que trata de utilizar procesos biológicos en la producción de bienes y servicios, por ejemplo: el conocido caso del uso de hongos en la elaboración de bebidas alcohólicas, obtención de antibióticos, utilización como biodegradadores de efluentes industriales, etcétera.

Biotipo: Un subgrupo dentro de la especie, generalmente caracterizado por la presencia de unos pocos caracteres en común.

Biotrófico: Organismo parásito que obtiene nutrientes de tejidos vivos y cuya subsistencia depende del hospedero parasitado, por lo cual lo mantiene vivo. Comparar con necrotrófico.

Biótrofo: Ver biotrófico.

Bitunicado: Con dos capas o túnicas. Término usado para los ascos en los cuales las dos capas de la pared (túnicas) se diferencian. La capa interna (endotúnica) que es elástica, se expande por fuera de la externa (exotúnica) que es rígida y se rompe para que ocurra la liberación de las ascosporas.

Blastoconidio: Conidio que se comienza a diferenciar antes de la formación del septo que lo separa de la célula conidiógena que le da origen. Propio de numerosos mohos, por ejemplo: *Aspergillus* (Ascomycota). En las levaduras se conoce como gemación, por ejemplo: en *Saccharomyces cerevisiae*. Puede ser **holoblástico** si todas las capas de la pared de la célula que le dio origen intervienen en su formación y **enteroblástico** si sólo la capa interna de la célula que le da origen interviene en su formación.

Blastospora: Ver blastoconidio.

Botrioso: Arreglo de los conidios en racimo sobre un ensanchamiento del conidióforo, como en el género *Botrytis*.

Bulboso: Engrosado inferiormente a manera de bulbo, por ejemplo: el estípite de algunos hongos que presenta engrosamiento basal.

C

Candidiasis: Micosis oportunista de las mucosas, de las uñas, de la piel o micosis sistémica causadas por hongos del género *Candida* en el hombre y animales. También es llamada candidosis.

Capilicio: Conjunto de estructuras estériles, generalmente filiformes, presentes entre las esporas de cuerpos fructíferos como los de muchos Myxomycetes. El capilicio parece tener una función importante en la dispersión de las esporas. También se llama capilicio a unos filamentos que existen en la gleba de hongos como *Lycoperdon* spp. y *Scleroderma* spp., pero en este caso, son elementos hifales.

Capitado: Que posee o tiene forma de una pequeña cabeza.

Cápsula: Cubierta hialina de consistencia gelatinosa que recubre algunas células; está formada por polisacáridos.

Cariogamia: Fusión de dos núcleos compatibles para formar el cigoto 2n. En el reino Hongos, corresponde a la segunda fase de la reproducción sexual, posterior a la plasmogamia y anterior a la meiosis.

Carnoso: Que tiene consistencia de carne, como en el caso de la mayoría de los Agaricomycotina, cuyos basidiocarpos tienen el píleo carnoso.

Carpóforo: Término general usado para llamar un cuerpo fructífero de los hongos de los filos Ascomycota y Basidiomycota.

Cartilaginoso: Con consistencia de cartílago. Translúcido, uniformemente espeso, flexible y elástico. Característico de algunos carpóforos.

Catabolismo: Degradación de sustancias de alto nivel energético a compuestos más simples y de bajo nivel energético. Comparar con anabolismo.

Catenulado: En pequeñas cadenas o series lineales acrópetas.

Caulocistidio: Dermatocistidio que se halla en la superficie del estípite de ciertos Agaricomycotina. Ver pileocistidio.

Cavernoso: Estructura que presenta huecos o cavernas, como el cuerpo fructífero de los hongos hipogeos o trufas. Se opone a sólido.

Célula conidiogénica o conidiógena: Porción de una hifa, morfológicamente diferenciada o no, que produce conidios.

Célula madre del asco: Célula en que ha ocurrido la cariogamia (2n) que dará origen a un asco. Se forma generalmente a partir de la hifa ascógena.

Célula somática: Todas las células de un organismo, excepto las gaméticas, las células de las cuales se desarrollan y las estructuras asexuales de reproducción.

Celulolítico: Hongo que tiene la capacidad de degradar la celulosa.

Cenocítico: Organismos no septados o escasamente septados; cuando los núcleos están en una matriz común (citoplasma). En los hongos, término usado para el micelio formado por hifas escasamente septadas.

Centro: La totalidad de las estructuras encerradas por las paredes del ascocarpo.

Cerebriforme: Que tiene el aspecto de las circunvoluciones del cerebro, por ejemplo: las fructificaciones de algunos hongos gelatinosos del orden Tremellales (Basidiomycota).

Cespitoso: Basidiocarpos agregados que salen de un mismo punto pero no fusionados.

Cigóforo: Ramificación hifal especializada que da origen a un progametangio en los Mucoromycotina.

Cigospora: Espora de origen sexual, contenida en un cigosporangio.

Cigosporangio: Esporangio que contiene la cigospora; generalmente sus paredes son oscuras y pueden presentar ornamentaciones.

Cigoto: Célula diploide resultante de la unión de dos gametos o dos núcleos gaméticos.

Cinetosoma: Organelo citoplasmático formado por un cilindro con nueve tripletas de microtúbulos y que constituye la base del flagelo en los miembros de los filos Blastocladiomycota, Chytridiomycota y Plasmodiophoromycota.

Cirro: Masa de esporas o conidios rodeados de una sustancia mucilaginosa, lo que origina que salgan por el ostiolo del cuerpo fructífero maduro formando una columna.

Cistidio: Nombre general usado para las estructuras estériles encontradas sobresaliendo del himenio y en la superficie de otras estructuras de los cuerpos fructíferos de los Basidiomycota. No ramificadas, generalmente clavadas a cilíndricas, de paredes finas o gruesas, con o sin cristales, y que, generalmente, son de mayor tamaño que los basidios y las parafísis.

Citoplasma: Término que incluye todas las partes vivas de la célula circundadas por la membrana plasmática, excluyendo el núcleo.

Clamidospora: Conidio tálico de paredes gruesas y citoplasma denso que se origina en las hifas en posición terminal o intercalar y no se desprende fácilmente. Se comporta como una espora de resistencia.

Clamidoconidio: Ver clamidospora.

Clavado: En forma de bate, por ejemplo: el aspecto de algunos estromas de *Xylaria* (Ascomycota).

Cleistotecio: Tipo de fructificación, pequeña, globosa y completamente cerrada, delimitada por un peridio, que contiene ascos de paredes dehiscentes, distribuidos al azar en su interior. No posee himenio. Propio de algunos Ascomycota.

Clon: Conjunto de individuos originados de una única célula por división mitótica.

Colonia: Término que indica el crecimiento *in vitro* de un microorganismo.

Columela: Estructura estéril, de soporte, formada dentro de un esporangio del subfilo Mucoromycotina. Los aparatos esporíferos de ciertos Basidiomycota también pueden presentar estructuras con esta denominación como en los géneros *Lycoperdon* y *Scleroderma*, en este caso corresponde a la porción axial estéril, a modo de columnita.

Collarete o colarete: Restos celulares del ápice de una fiálide que resultan al romperse éste cuando brota el primer conidio. También se le da este nombre a los restos de la pared del esporangio que quedan unidos al esporangióforo de los hongos Mucorales.

Comensal: Se aplica al hongo que vive adherido a la superficie externa (ectocomensal) o interna (endocomensal) de un organismo animal sin ocasionarle daño.

Compatibilidad: Término que indica afinidad entre dos organismos. En hongos la compatibilidad puede ser de dos tipos: vegetativa o sexual. En los dos casos, la compatibilidad está bajo control genético. En la compatibilidad vegetativa los genes involucrados se conocen como *vic* o *het* y permiten el establecimiento de un heterocarión estable. En la compatibilidad sexual, necesaria para la reproducción, participan los genes de tipo de apareamiento y se habla de compatibilidad unifactorial o bipolar si está codificada por un solo gen y compatibilidad bifactorial o tetrapolar si está codificada por dos genes que se encuentran en cromosomas distintos.

Cónico: Se dice de una estructura cuyo ancho es menor que la altura, y con el vértice puntiagudo, como el píleo del basidiocarpo de *Hygrocybe conica* (Agaricomycotina).

Conidio: Propágulo de origen asexual no móvil, que se desprende fácilmente de la célula que lo forma y nunca se forma dentro de un saco. Puede ser de origen blástico o tálico.

Conidióforo: Hifa especializada sobre la cual se forman conidios externamente.

Conidioma: Estructura multihifal que produce conidios. Puede ser sinema, esporodoquio, acérvulo o picnidio.

Contacto gametangial: Tipo de plasmogamia donde los gametangios masculinos y femeninos entran en contacto pero no se fusionan, al menos no totalmente, hay migración de los núcleos, del masculino hacia el femenino.

Contexto: Trama hifal que constituye el cuerpo del píleo y del estípite en los Basidiomycota sin abarcar la corteza y el himenóforo. El contexto del píleo corresponde a la trama himeniífera, que porta el himenio.

Convoluto: Que presenta pliegues, plisados y sinuosidades.

Coprófilo: Organismo cuyo sustrato de crecimiento es el excremento.

Copulación gametangial: Tipo de plasmogamia donde dos gametangios se fusionan dando origen a un cigoto.

Copulación planogamética: Fusión de gametos móviles, planogametos.

Coraloide: Cuerpo fructífero con forma de coral como el género *Ramaria* (Basidiomycota).

Coriáceo: Con textura semejante o aspecto de cuero. De consistencia dura pero flexible. Característica de algunos carpóforos de hongos.

Córneo: Que presenta una apariencia y textura de cuerno.

Cortina: Filamentos que poseen algunos píleos uniéndolos con el estípite y que corresponden a remanentes del velo parcial. Es característica del género *Cortinarius*.

Crenado: Borde con curvaturas y orlas como en el margen del píleo y las lamelas de algunos Agaricomycotina.

Crenulado: Borde con curvaturas más pequeñas que el crenado.

Crispado: Levemente ondulado.

Crisocistidio: Cistidio en forma de bate con una inclusión que se torna amarillo más intenso al agregarle amoníaco.

Crustáceo: En forma de costra. Término usado para el talo del liquen que se encuentra fuertemente unido al sustrato.

Cutis: La capa más externa y delgada del píleo y del estípite que se puede separar fácilmente y está formada por unas pocos capas de células.

D

Decurrente: Término usado para lamelas y tubos que se adhieren al estípite y se prolongan hacia su base.

Dehiscente: Que se disuelve o se abre fácilmente cuando está maduro.

Delicuescente: Estructura que a través de un proceso de autolisis, se convierten en una masa fluida.

Demidiado o dimidiado: Basidiocarpo en forma de semicírculo, de grosor variable que se une lateralmente al sustrato.

Dentado: Cuando una estructura presenta prolongaciones en forma de dientes.

Depreso: Píleo que presenta una depresión central menor que la que presenta un píleo infundibuliforme.

Dermatocistidio: Término general que se usa para denominar los cistidios presentes en el pileipelis (pileocistidios) y en el estipitipelis (caulocistidios).

Dermatofitos: Grupo de hongos queratinofílicos y queratinolíticos que causan enfermedades en la piel, pelo y uñas del hombre y algunos animales superiores. Comprende los géneros *Microsporum, Epidermophyton* y *Trichophyton*.

Dermatofitosis: Lesiones producidas por hongos dermatofitos en el hombre y los animales. Se denominan tiñas y en el hombre se nombran según la zona del cuerpo que afecten: tiña de las uñas, de los pies y del cuero cabelludo entre otras.

Dermatomicosis: Lesiones ocasionadas en la piel y uñas del hombre y animales superiores por hongos que no pertenecen al grupo de los dermatofitos.

Dextrinoide: Estructura que al tratarse con el reactivo de Melzer se torna de color marrón rojizo. También se le conoce como pseudoamiloide o seudamiloide.

Diáspora: Propágulo producido por líquenes. Dentro de esta categoría se encuentran los isidios y los soredios.

Dicarión: Estado en el cual se encuentran dos núcleos haploides compatibles en una misma célula o hifa.

Dictioconidio: Conidio que presenta septos transversales y longitudinales.

Didimoconidio: Conidio con un solo septo, presenta dos células.

Dimítico: Sistema hifal presente en los basidiocarpos que consiste en la combinación de dos tipos de hifas: generativas y esqueléticas o generativas y conectivas.

Dioico: Cuando las estructura sexuales se encuentran en individuos (talos) diferentes, uno produce gametangios masculinos y el otro produce gametangios femenino. Ver monoico.

Diplanética o dimórfica: En Oomycota se refiere a organismos que en su ciclo de vida presentan dos tipos de zoosporas; primarias en forme de pera y secundarias en forma de riñón. También se refiere al hecho de que las zoosporas presenten dos periodos de natación.

Divergente: Se dice en particular del tipo de trama himeniífera en la que hay una zona central de hifas el mediostrato o capa media de la que divergen oblicuamente dos hileras de células, los estratos laterales (Ulloa & Hanlin, 2006).

Dormancia: Cualquier periodo de reposo o interrupción reversible del desarrollo fenotípico del hongo.

E

Ecio: Estructura con o sin peridio, formado por hifas binucleadas, que producen cadenas de esporas (ecidiosporas). Corresponden al estadio I de las royas (Pucciniomycotina-Basidiomycota).

Ecidio: Ver ecio. Hoy, este término ha entrado en desuso.

Eciospora: Espora binucleada producida en un ecio, generalmente en cadenas.

Ecidiospora: Ver eciospora. Hoy, este nombre no es usado.

Ectal: Externo, lo más externo, superficial.

Endomicorriza: Micorriza en la que las hifas del hongo penetran en las células de la raíz de la planta asociada. Hay varios tipos de endomicorrizas entre ellas las micorrizas-arbusculares (MA).

Efuso: Derramado sobre un lado como ciertos líquenes que no tienen contorno bien definido.

Efuso-reflexo: Se refiere al píleo de algunos Basidiomycota que se presenta extendido y con los bordes doblados hacia atrás.

Ectomicorriza: Tipo de relación micorrízica en la que las hifas del hongo envuelven la raíz o penetran en sus capas superficiales, en el espacio intercelular, no en el interior de las células del hospedero.

Embebido: Sumergido o rodeado total o parcialmente por tejido del hospedero.

Empalizada: Estructuras de forma alargada dispuestas una al lado de la otra paralelamente.

Endobiótico: Organismo parásito o saprótrofo que desarrolla sus estructuras somáticas y reproductivas dentro del hospedero o del sustrato.

Endoperidio: Capa interna del peridio del cuerpo fructífero de algunos hongos gasteroides del filo Basidiomycota.

Ectostroma: En los hongos que forman peritecio estromático, como las especies de *Eutypa* (Xylariales), corresponde al estroma situado en la peridermis de la planta hospedante, por encima del endostroma (estroma interno en el que se forman los peritecios); generalmente el ectostroma produce conidios. En otros hongos como las especies de *Xylaria* (Xylariales), el ectostroma (generalmente de color oscuro) contiene una capa de peritecios ostiolados, bien separados del endostroma que es mucho menos pigmentado.

Enteroártrico: Cuando en un conidio tálico sólo la pared más interna de la célula que le da origen, participa en su formación.

Enteroblástico: Cuando en el desarrollo de un conidio blástico sólo interviene la capa más interna de la pared de la célula conidiógena que le da origen.

Elástico: Cuerpo que puede recobrar casi completamente su figura y extensión luego de que cesa la acción que ocasionó la alteración.

Eláter: Ornamentación o relieve de los filamentos, que con sus movimientos higroscópicos contribuyen a la dispersión de esporas.

Elipsoide: Con forma aproximadamente elíptica. Se emplea especialmente con relación a la forma de esporas.

Emarginada: Desprovista de margen; con una muesca o entalladura poco profunda. Generalmente se dice de las lamelas que tienen una muesca cerca de su implantación en el estípite, como sucede en *Tricholoma flavovirens* (Agaricales).

Encistamiento o enquistamiento: Proceso a través del cual una zoospora genera una pared protectora gruesa originando un quiste.

Endémico: Se dice del organismo que aparece exclusivamente en una zona geográfica limitada, por ejemplo: algunos hongos patógenos son endémicos de ciertas zonas o lugares.

Endobiótico: Organismo que vive dentro de otro ser vivo.

Endófito: Término usado para el organismo que vive en el interior de una planta viva, por ejemplo: hongos que viven dentro de los tejidos de las hojas, sin producir síntomas.

Endógeno: Constitutivo o que se desarrolla en el interior de otro cuerpo.

Endomicorriza: Tipo de relación micorrízica, en que las hifas de un hongo penetran en el interior de las células de la raíz de la planta hospedera. Comparar con Ectomicorriza.

Endoperidio: Capa interna del peridio, cuando éste se compone de dos o más capas, como ocurre en el género *Geastrum* (Basidiomycota); la capa externa es el exoperidio.

Endosporio: Porción interna de la pared de la basidiospora. A veces formada por dos capas (interna y externa). Por encima del endosporio se hallan otras cuatro capas: mesosporio, episporio, exosporio y perisporio.

Entero: Órgano laminar o colonia cuyo margen es liso, es decir, sin ondulaciones, proyecciones, rasgaduras, pelos, dientes o vellosidades que lo hagan disparejo.

Epibasidio: Denominación utilizada para referirse a la porción superior de los basidios septados que presentan esterigmas prominentes.

Epibiótico: Organismo cuyos órganos reproductores están sobre la superficie y sólo la parte somática está incluida en el hospedero.

Epicutis: En el píleo, el tejido cortical está formado por dos o tres capas. La más externa se denomina epicutis y puede presentar diferentes patrones hifales.

Epifito: Organismo que vive sobre células y partes de las plantas como hojas, frutos, flores y raíces.

Epifragma: Cubierta redonda y membranosa que cubre la parte superior del receptáculo o carpóforo de los hongos de la familia Nidulareaceae *Cyathus* spp., y que se desgarra en la madurez para permitir la liberación de los peridiolos que contienen las basidiosporas como en el género *Cyathus*.

Epigeo: Organismo que se desarrolla sobre la superficie de la tierra. Comparar con hipogeo.

Episporio: En las basidiosporas coloreadas, es la porción pigmentada de la pared; en las hialinas es siempre la capa más gruesa y que determina la forma, rigidez y ornamentación de la espora.

Epitecio: Capa de tejido situado en la superficie de un apotecio y formado por la unión de las ramificaciones terminales de las parafisis que sobresalen sobre los ascos.

Equinulado: Se dice de la estructura con puntas ásperas y pequeñas espinas, por ejemplo: esporas con pequeñas salientes en forma de pequeñas espinas.

Ergot (cornezuelo del centeno): Envenenamiento producido por los alcaloides, presentes en los esclerocios de *Claviceps purpurea* (Ascomycota). Ver LSD.

Esclerocio: Estructura dura, persistente, formada por una masa de hifas compactas, plectenquimatosas, generalmente con melanina en la capa externa, pueden ser macroscópicos o microscópicos. Tienen sustancias de reserva y permanecen latentes por largos periodos, germinando en condiciones favorables.

Escoleconidio: Conidio elongado, en forma de aguja o filiforme, con el largo veinte veces mayor que el ancho.

Esferocistos: Célula esférica que forma parte de la trama himeniífera de *Russula* y *Lactarius* (Agaricomycotina, Basidiomycota).

Esferocitos: Células globosas en general de miembros de los Agaricomycotina, por ejemplo: *Amanita, Lepiota, Coprinus*, entre otros.

Espermacio: Gameto masculino unicelular, no móvil, pequeño. En algunos hongos los conidios además de germinar pueden funcionar como espermacios, por ejemplo: *Neurospora* spp.

Espermatización: Fecundación realizada por un espermacio.

Espermogonio: Estructura que forma espermacios (masculino) e hifas receptivas (femeninas), antes llamado picnio en el subfilo Pucciniomycotina.

Esporada: Masa de esporas; impresión que dejan las esporas al caer desde el himenóforo, de una fructificación de un Basidiomycota, sobre un pedazo de papel, sobre el estípite o sobre el píleo de basidiocarpos más pequeños.

Esporangio: Estructura generalmente en forma de saco, donde por segmentación del protoplasma se producen esporas. Puede contener numerosas esporangiosporas que son liberadas en su madurez.

Esporangióforo: Hifa especializada que sostiene los esporangios.

Esporangiolo: Esporangio pequeño, donde se forman pocas esporas generalmente de una a cinco.

Esporangiospora: Nombre dado a cualquier espora que se forma dentro de un esporangio.

Esporidio: Nombre a veces usado para designar las basidiosporas de los Ustilaginomycotina y Puccioniomycotina (Basidiomycota).

Espora (propágulo): Unidad de propagación que funciona como una semilla, pero se diferencia de ésta porque no presenta un embrión preformado. En los hongos pueden ser de origen sexual o asexual.

Esporocarpo: Término usado para denominar las fructificaciones que contienen las esporas en varios grupos de hongos y en el filo Myxomycota.

Esporocladio: Rama fértil de un esporangióforo que soporta esporangiolos, por ejemplo: el género *Coemansia*.

Esporodoquio: Estroma en forma de cojín cubierto por conidióforos donde se forman conidios. Es un tipo de conidioma característico de la fase asexual de algunos hongos Hifomycetes.

Esporóforo: Se denomina a una estructura que produce o sostiene esporas.

Esporotalo: Talo (2n) productor de esporas. Propio del género *Allomyces* y *Celomomyces*. Comparar con gametotalo.

Esporulación: Término usado para designar el momento de la formación de esporas ya sean de origen sexual, asexual o conidios.

Escuamuloso: Cubierto de pequeñas escamas. Término usado para un talo de liquen compuesto de pequeños lóbulos o pequeñas escamas.

Esqueléticas: Tipo de hifas diferenciadas de las generativas por poseer paredes gruesas y, muchas veces con lumen más o menos obliterado. Presentes en los basidiocarpos de muchos Polyporales (Basidiomycota).

Esquizolisis: Separación de dos células por acción enzimática sobre el doble septo que presentan; como ocurre en las levaduras que hacen fisión y en algunos hongos como *Geotrichum*.

Estauroconidio: Conidio en forma semejante a una estrella.

Esterigma: Proyección del metabasidio que sostiene una basidiospora.

Estípite: Pie que soporta el píleo en los Basidiomycota y algunos Ascomycota.

Estipitado: Término usado para las estructuras fúngicas que presentan pie (estípite).

Estolón: Hifa superficial que se expande formando nuevos grupos de rizoides y esporangios. Fácilmente observado en *Rhizopus stolonifer*.

Estratificado: Dispuesto en estratos o capas.

Estroma: Estructura somática compacta, formada por hifas entrelazadas, en la cual se forma algún tipo de fructificación, por ejemplo: *Xylaria* (Ascomycota), donde se forman peritecios.

Eucariotas: Células con núcleo diferenciado y organelos rodeados de membranas.

Eucarionte: Organismo formado por células eucarióticas.

Eucárpico: Se refiere a un organismo que forma las estructuras reproductoras en determinadas porciones del talo y continúa efectuando sus funciones somáticas. Comparar con holocárpico.

Excípulo: Parte estéril de un apotecio, compuesto por varias zonas diferenciadas.

Exógeno: Producido externamente.

Exosporio: Parte externa de la pared de las basidiosporas. Generalmente responsable de la ornamentación de las esporas.

Exospora: Término para referirse a la pared más compleja de una basidiospora y que está localizada debajo del episporio. Esta capa también se denomina exosporio.

F

Faloide: De forma de falo, como el cuerpo fructífero del género *Phallus* (Basidiomycota).

Farináceo: Superficies polvorientas semejantes a la harina, por su aspecto o su olor.

Fasciculados: Estructuras agrupadas en paquetes, fajos o manojos.

Fase asexual: Ver anamorfo.

Fase dicariótica: Parte del ciclo de vida en el cual un hongo posee, en cada célula o compartimiento de hifa, dos núcleos haploides compatibles, que se unirán en algún momento para formar el núcleo diploide (2n). Estos núcleos se dividen sincrónicamente, determinando la fase n+n. Esta fase se inicia con la plasmogamia y termina con la cariogamia. Fase exclusiva de los Basidiomycota y Ascomycota.

Fase diploide: Parte del ciclo de vida en el cual el hongo posee núcleos con un número 2n de cromosomas.

Fase haploide: Parte del ciclo de vida en el cual el hongo posee un número n de cromosomas.

Fase sexual: Fase o etapa del ciclo de vida en que se forman células u órganos de reproducción sexual. En los hongos es más apropiado hablar de fase sexual que de sexo porque ellos no siempre presentan verdaderos órganos sexuales, como ocurre en otros organismos. Ver teleomorfo.

Fecundación o fertilización: Unión de dos gametos o núcleos gaméticos con formación de un cigoto.

Fecundación cruzada: Fecundación por unión de gametos originados en dos individuos hermafroditas que no se autofecundan. Como en *Neurospora*.

Fenicoide: Hongos que crecen en suelos sobre las cenizas que quedan después de un fuego o quema en bosques, cultivos, praderas, etcétera.

Feoconidio: Conidio que por poseer pigmentos melanínicos es de color marrón.

Feohifomicosis: Infecciones micóticas subcutáneas o sistémicas del hombre y animales causadas por hongos dematiáceos. Se caracteriza por la presencia de hifas dematiáceas cortas, alargadas, hinchadas o distorsionadas en forma irregular en el tejido afectado.

Fiálide: Célula conidiógena determinada, generalmente en forma de botella o en punzón, que produce numerosos conidios por un punto fértil. Éstos se producen sucesivamente en forma basípeta y pueden formar cadenas secas o falsas cabezas.

Fibriloso: Que posee fibrillas finas, con el aspecto de hebras de seda muy finas.

Fibroso: Que tiene fibras o que es delgado como una fibra.

Fíbula: Conexión en grapa o gancho, característica del micelio secundario de algunos Basidiomycota, que permite el mantenimiento del estado dicarión.

Ficobionte: Componente fotosintético de los líquenes.

Filamentoso: En los hongos un micelio filamentoso es constituido por hifas tubulares, estrechas o anchas, generalmente muy ramificadas.

Filiforme: Con forma de hilo, esto es, largo y delgado.

Filópodos: Es una extensión filiforme de una mixameba o de un plasmodio. Es lo mismo que seudópodos.

Fimbriado: Con bordes recortados, en forma de flecos, o en forma de pequeñas franjas.

Fisión: División de una célula en dos por medio de esquizolisis, similar pero no igual a la fisión bacteriana.

Fisitunicado: Ver bitunicado.

Fistuloso: Que tiene una o varias fístulas, es decir con estructuras tubulares, huecas, como el estípite de *Amanita caesarea* (Agaromycotina).

Flabelado: En forma de abanico, flabeliforme. Se emplea especialmente para designar el píleo que presenta esta forma.

Flabeliforme: Ver flabelado.

Flagelo: Estructura fibrilar, en forma de pelo, cuerda o pluma móvil y flexible que sirve como elemento locomotor de células móviles. Se denominan flagelos en látigo si son rectos y en pluma si presenta mastigonemas a lo largo de ellos.

Flexible: No rígido o firme, que se dobla fácilmente.

Folícola: Organismo que vive sobre las hojas.

Folioso: Con aspecto de hoja. Término usado para el talo del liquen achatado y parcialmente adherido al sustrato, con el margen libre.

Foliotoide: En forma de espátula, lobulado u ondulado.

Fragmobasidio: Basidio pluricelular, con septos longitudinales o transversales. Anteriormente llamado heterobasidio.

Fragmoconidio: Conidio pluriseptado transversalmente. Puede germinar por uno o por más de un segmento.

Fructificación: Acción y efecto de formar o producir un fruto. En micología se dice de la formación de los aparatos esporíferos o cuerpos fructíferos de los hongos. La fructificación es cualquier estructura fúngica que contiene esporas de origen sexual.

Fumagina: Lesión superficial que se presenta sobre las ramas y hojas de algunas plantas. Causada por el crecimiento de hongos epífitos principalmente del género *Capnodium*, que utilizan como fuente de nutrientes los exudados azucarados de insectos parásitos que se encuentran en las ramas y hojas donde crecen.

Fúngico: Propio de los hongos o relativo a ellos.

Fungícola: Que crece o se desarrolla sobre hongos.

Funículo: Pequeño cordón delgado o pedículo que une los peridiolos al peridio interno del receptáculo.

Furcado: Ahorquillado o bifurcado, como los cistidios del género *Russula* (Agaricales).

Fusiforme: En forma de huso, dilatado en la porción media y afilado en las extremidades. Usado generalmente en relación con la forma de ciertas esporas y conidios.

G

Galerinoide o galeriforme: Se refiere al píleo que tiene forma de gorro o de casco.

Gameto: Célula sexual de origen meiótico, especializada para la fecundación. Son haploides. Ver haploide.

Gametangios: Nombre de los órganos sexuales de los hongos.

Gametotalo: Talo productor de gametos. Propio del género *Allomyces* y *Celomomyces* (Comparar con esporotalo).

Gasteroide: Se aplica a hongos en que el himenio está encerrado en cavidades cubiertas por un peridio.

Gemación: Reproducción asexual caracterizada por la formación de evaginaciones en las células generativas (conidiógenas) que se desarrollan, se agrandan y se separan de la célula que le dio origen. Común en las levaduras y similar a la formación de conidios blásticos.

Generativa: Tipo de hifa no direnciada y generalmente de paredes delgadas; estas hifas son ramificadas, septadas, a veces con fíbulas, que dan origen a células ; siempre presente en basidiocarpos de hongos agaricoides, boletoides y algunos Polyporales.

Germinación: Conjunto de cambios fisiológicos y morfológicos que presentan los propágulos (esporas y conidios) de los hongos y que culminan con la formación de un nuevo individuo.

Gigasporoide: Morfotipo de espora de micorriza arbuscular que tiene en la base una hifa globosa.

Gimnocárpico: Término usado en hongos Basidiomycota cuando en el desarrollo del cuerpo fructífero el himenóforo permanece expuesto desde que se forma hasta la madurez.

Glabro: Liso, de superficie regular, sin pelos ni asperezas.

Gleba: Tejido interno de los cuerpos fructíferos cerrados. Presenta dos partes, una estéril y otra fértil donde se forman las esporas. Como en hongos Basidiomycota (gasteroides) y Ascomycota hipogeos.

Gloeocistidio: Cistidio de paredes finas y forma variada, con contenido oleoso; localizado en el himenio de los Agaricomycotina.

Globoso: De forma redonda, esférica. Usado generalmente con relación a la forma de ciertos propágulos.

Glomeroide: Espora que se desarrolla en el ápice de la hifa que la forma.

Gregario: Tipo hábito de crecimiento de ciertos cuerpos fructíferos de los Basidiomycota en el cual varios cuerpos fructíferos crecen muy cercanos.

Gútula: Gotas o pequeños glóbulos de aceite presentes en basidiosporas, ascosporas y algunos conidios.

H

Hábitat: Lugar donde vive y crece un organismo.

Hábito de crecimiento: Forma en que crecen las fructificaciones de un hongo Basidiomycota.

Haploide: Célula de un organismo (n) con un solo juego de cromosomas característicos de la especie.

Haploidización: Reducción del número de cromosomas de un núcleo, de 2n a n, diferente a la meiosis. Ocurre en los hongos que presentan el fenómeno de parasexualidad.

Haustorio: Órgano de absorción de forma variable que presentan los hongos parásitos obligados que forman hifas intercelulares. Éstas forman estructuras que penetran la pared de las células del hospedero sin romper la membrana celular para realizar la toma de nutrientes.

Helicoidal: En forma de hélice, que se dispone en hélice; helicoide.

Helicoconidio: Conidio enrollado, en espiral o hélice.

Hemiangiocárpico: Cuerpo fructífero que en el estadio juvenil de su desarrollo, presenta un himenóforo que está cubierto por algún tipo de membrana o tejido, que se rompe en la madurez.

Herbario: Sitio donde se guardan la colección de exsicatas distribuidas dentro de un orden determinado.

Heterobasidio: Tipo de basidio septado longitudinal o transversalmente. Lo mismo que fragmobasidio.

Heterocarión: Célula en la cual están presentes dos o más núcleos con información genética distinta.

Heterocariosis: Condición en la cual núcleos genéticamente diferentes están asociados al mismo protoplasto o en el mismo micelio.

Heterogametangios: Gametangios masculinos y femeninos morfológica y funcionalmente diferentes.

Heteroicas: Hongos que para completar su ciclo de vida necesitan de dos hospederos diferentes, como algunas royas (Pucciniomycotina-Basidiomycota) y el género *Coelomomyces* (Blatocladiomycota).

Heterómero: Término usado en hongos, para referirse al tipo de trama formada por esferocistos e hifas filamentosas. En los líquenes se utiliza cuando las algas forman distintas capas dentro del talo. Comparar con homoímero.

Heterotálico: Organismo que para realizar la reproducción sexual necesita de dos talos compatibles. Son autoestériles.

Heterotalismo: Propiedad de los hongos heterotálicos.

Heterótrofo: Organismo incapaz de producir compuestos orgánicos a partir de inorgánicos, se nutren de materia orgánica elaborada por otros seres vivos o muertos. Comparar con autótrofos.

Hialino: Incoloro, transparente.

Hidnoide: Espinoso o dentado. Se dice de la estructura cuando se presenta denticulada o espinosa, por ejemplo: el himenóforo del género *Hydnum* (Basidiomycota).

Hifa: Es la unidad estructural de los mohos. Son filamentos tubulares cuyo conjunto se le llama micelio.

Hifa ascógena: Hifa especializada (n+n) que origina ascos. Se forma en el ascogonio después de la fertilización e inicia la formación de la fructificación.

Hifa laticífera: Hifa que contiene látex, líquido lechoso o acuoso, presente en el género *Lactarius* (Basidiomycota), entre otros.

Hifoide: Parecido a una hifa.

Himenial: Relativo al himenio o propio de él.

Himenio: Estrato fértil de formas diversas, constituidas por hifas especializadas, ascógenas o basidiógenas que forman ascos con ascosporas y basidios con basidiosporas respectivamente. Frecuentemente presentan elementos estériles asociados.

Himenocistidios: Cistidios (células estériles) que se encuentran en las lamelas. Ver queilocistidio y pleurocistidio.

Himenóforo: Superficie constituida por tejido estéril en la que se apoya la parte fértil de los hongos o himenio, tanto en los Basidiomycota como en los Ascomycota.

Hiperplasia: Multiplicación o división excesiva y anormal de las células del hospedero, provocada por el ataque de algún parásito.

Hipertrofia: Aumento anormal del tamaño de las células del hospedero, producido por algún parásito.

Hipogeo: Organismo que se desarrolla dentro del suelo.

Hipotecio: Fino estrato de hifas entrelazadas, situado inmediatamente abajo del himenio de un apotecio. También llamado subhimenio.

Hirsuto: Cubierto de pelos largos, rígidos y abundantes, por ejemplo: la superficie del píleo de algunos Basidiomycota.

Híspido: Cubierto de pelos duros y ásperos al toque; espinoso.

Histerotecio: Ascocarpo que se abre por una línea longitudinal.

Histoplasmosis: Micosis endémica y sistémica del hombre y los animales. Se caracteriza por producir una lesión pulmonar primaria que puede volverse crónica o diseminarse a otros órganos y llegar a ser fatal.

Holobasidio: Basidio unicelular en forma de bate que no presenta septos.

Holocárpico: Se refiere a un organismo cuyo talo se convierte totalmente en una o más estructuras reproductoras, como en *Olpidium* (Chytridiomycota).

Holometabasidios: Basidios que no tienen septos y donde ocurre la meiosis.

Holomórfico: Se refiere a las fases teleomórfica y anamórfica, esto es el hongo total.

Homocariote: Individuo cuyos núcleos son genéticamente semejantes.

Homotálico: Organismo que completa su ciclo de vida sexual y asexual a partir de un único talo, es autofértil.

Homotalismo: Propiedad de los organismos homotálicos, autofértiles.

Homotalismo secundario: Cuando en las esporas de un hongo heterotálico quedan dos núcleos compatibles en lugar de uno, al germinar esta espora, el talo que resulta será homotálico y formará estructuras tanto asexuales como sexuales de reproducción.

Hospedero: Organismo vivo que aloja un parásito.

Humícolas: Hongos que crecen en el suelo sobre materia orgánica en descomposición.

I

Idiomorfo: Nombre que reciben los alelos de compatibilidad en los hongos por no presentar las homologías del ADN que se presentan en otros organismos, como el número de pares de bases. Hasta el momento, este tipo de diferencias se presentan en los tipos de apareamiento de todos los hongos estudiados.

Imbricado: Término usado para las fructificaciones de hongos que crecen agrupadas como las tejas de un tejado.

Inamiloide: Estructura que no reacciona con el reactivo de Melzer. Se observan del color del reactivo, amarillas.

Incompatibilidad vegetativa: Cuando dos micelios de individuos diferentes de la misma especie no pueden hacer anastomosis o al hacerla en lugar de formar un dicarión, los dos compartimientos de hifas que se fusionaron y los adyacentes, se destruyen. Esto se denomina incompatibilidad alélica.

Indehiscente: Que no se abre en la madurez, por ejemplo: el cuerpo fructífero que permanece cerrado.

Indusio: Revestimiento de ciertas estructuras, por ejemplo: el retículo blanco, semejante a un velo, encontrado en el estípite de los hongos del género *Phallus* (Basidiomycota).

Inmaduro: Organismo o estructura que aún no completa su desarrollo.

Inóculo: Cualquier parte de un hongo (esporas, conidios, micelio, etcétera) que es transferido a un medio de cultivo o a un hospedero susceptible.

Intercelular: Que se encuentra entre las células, por ejemplo: las hifas de las ectomicorrizas y de muchos hongos parásitos cuyos micelios crecen entre las células del tejido vegetal del hospedero.

Intracelular: Que está dentro de la célula, por ejemplo: las hifas de las endomicorrizas y de hongos parásitos que se desarrollan dentro de las células del tejido vegetal.

In vitro: Desarrollo de un organismo en medio de cultivo.

Isidio: Propágulo de líquenes; estructura más o menos columnar, corticada y pequeña. Consiste del alga y del hongo asociado y puede ser dispersado por el viento, por los animales, etcétera.

Isogametos: Gametos de una especie, de diferente compatibilidad, que son morfológicamente iguales y funcionalmente diferentes.

Ixocutis: Ver ixotricodermio.

Ixotricodermio o ixotricodermis: Cuando la cutícula del píleo compuesta por los ápices de hifas más o menos erectas, onduladas o entrelazadas, están embebidas en una sustancia gelatinosa que hace que la superficie del píleo sea viscosa y pegajosa.

L

Lamela: Láminas formando el himenóforo. Se encuentran en la parte inferior del píleo de ciertos hongos de tipo agaricoide. En la superficie de las lamelas se encuentra el himenio con los basidios y las basidiosporas.

Lamelado: Cuerpo fructífero con lamelas.

Lanoso: Semejante a la lana.

Lenticular: Con dos caras semicirculares, convexas y unidas. Biconvexo, con forma de lenteja.

Leñoso: Con consistencia o aspecto de madera. Como el cuerpo fructífero de *Ganoderma* (Basidiomycota).

Lepiotoide: Cuerpo fructífero con lamelas libres o finamente adheridas, y con anillo pero sin volva, como en el género *Lepiota* y algunas especies de *Agaricus* y *Coprinus*.

Levaduras: Nombre común para los hongos unicelulares de los filos Ascomycota o Basidiomycota.

Liberación activa: Término usado en micología para la expulsión de esporas maduras, de modo violento, por ejemplo: a partir de fructificaciones con himenio expuesto.

Liberación pasiva: Liberación de esporas en forma pasiva, por ejemplo: las fructificaciones angiocárpicas, donde las esporas son liberadas, en forma de polvo, con la descomposición o ruptura de la fructificación.

Libres: No unidos. Término usado, para las lamelas cuya extremidad interna va decreciendo sin unirse al estípite. Comparar con adnado.

Ligativa: Tipo de hifa diferenciada, también llamada de unión o conectiva, de pared gruesa, aseptada y muy ramificada. Se presenta en los basidiocarpos de muchos Polyporales (Basidiomycota).

Lignícola: Que crece y vive sobre madera.

Lignolítico: Hongo que degrada lignina por la presencia de enzimas extracelulares.

Linaje: Grupo de individuos que tienen la misma constitución genética y un mismo origen.

Liquen: Asociación entre alga (ficobionte) y hongo (micobionte) en la cual los dos componentes están entrelazados de tal manera que forman un único talo fisiológicamente equilibrado. El hongo se alimenta de los productos elaborados por el alga, que está protegida por sus hifas. En esta asociación, la reproducción sexual es exclusiva del hongo el cual forma generalmente ascosporas en fructificaciones.

Lobópodos: Seudópodo grueso y redondeado de una mixameba o de un plasmodio.

Lóculo: Pequeña cavidad. En determinados Ascomycota es el lugar de la formación de los ascos en el estroma.

Lomasoma: Estructura polimórfica compuesta de vesícula o túbulos, que se encuentran entre la membrana plasmática y la pared de las células fúngicas.

LSD: Dietilamida del ácido lisérgico, compuesto alucinógeno. Los alcaloides presentes en los esclerocios del *Claviceps purpurea* (Ascomycetes) son aproximadamente doce, algunos tienen aplicaciones terapéuticas y otros generan efectos psicotrópicos y sirven de base para la preparación de drogas alucinógenas.

M

Macroconidio: Término usado para el conidio de mayor tamaño formado por un hongo que forma dos tipos de conidios. Ver microconidio.

Macroquiste: En los Dyctiosteliomycetes, célula de pared gruesa con celulosa formada por la unión de dos mixamebas haploides, en ellas ocurre la cariogamia.

Margen: El borde o la orilla de una estructura, generalmente se refiere al píleo o a las lamelas de los hongos Agaricomycotina.

Mastigonema: Fibrillas filiformes que recubren el eje principal de algunos flagelos, los denominados flagelos en pluma.

Medio de cultivo: Sustrato de composición química, equilibrada que se emplea en el laboratorio para cultivar microorganismos. Los medios pueden ser líquidos o solidificados, con agar.

Meiosis: División reduccional de los núcleos diploides. En este proceso ocurren dos divisiones consecutivas, una de las cuales es reductora. Como resultado de la meiosis se producen cuatro núcleos haploides.

Meiosporangio: Tipo de esporangio diploide del filo Blastocladiomycota, en el cual ocurre meiosis, cuando germinan las esporas son haploides y forman el gametotalo. También llamado esporangio de resistencia. Comparar con mitosporangio

Mitosporangio: Tipo de esporangio diploide, propio del filo Blastocladiomycota que produce esporas diploides. Cuando germinan producen un esporotalo

Membrana: Cualquier lámina o estrato fino que delimita externa o internamente una estructura.

Merosporangio: Esporangio cilíndrico con las esporas en hilera.

Meruloide: Superficie con pliegues irregulares que no llegan a formar un retículo.

Mesófilo: Organismo que crece mejor en una franja de 25 a 40 ºC.

Mesoconidio: En el género *Fusarium,* los conidios que nacen de polifiálides directamente en el micelio y que pueden tener uno o varios septos.

Mesoperidio: Capa intermedia de un peridio de tres capas. Se encuentra entre el exoperidio y el endoperidio.

Metabolito: Cualquier sustancia producida como intermediario químico en las reacciones catalizadas por enzimas del metabolismo.

Metuloide: Cistidio que presenta inclusiones de carbonato de calcio que se encuentra embebido en la trama, tiene pared gruesa, generalmente hialino o de color similar a la paja. Se encuentra en algunos hongos del subfilo Agaricomycotina.

Micelio: Conjunto de hifas que constituyen el cuerpo (talo) de un hongo.

Micelio primario: Micelio haploide producido por la germinación de una basidiospora.

Micelio secundario: Micelio dicarióntico que resulta de la fusión por somatogamia de hifas de dos micelios primarios con núcleos compatibles de una especie del subfilo Agaricomycotina. Puede o no presentar fíbulas.

Micenoide: Tipo de cuerpo fructífero con lamelas adheridas al estípite que es cartilaginoso y central y que carece de anillo y volva.

Micetoma: Lesión subcutánea de desarrollo lento del hombre y los animales que se caracteriza por la presencia de tumefacción de los tejidos, formación de senos que drenan material purulento con gránulos. Estos gránulos son microcolonias del organismo que lo produce. Los micetomas pueden ser producidos por hongos (Eumicetomas) o por bacterias filamentosas (Actinomicetomas).

Micobionte: Constituyente fúngico de los líquenes.

Micófago: Cualquier organismo que se alimenta de hongos. El término también suele utilizarse entre las personas que consumen setas.

Micología: Ciencia que estudia los hongos.

Micoparásito: Hongo que parasita otro hongo. Antes denominado hiperparásito.

Micorriza: Asociación entre hifas fúngicas y raíces de plantas. Relación equilibrada gracias a la cual ambos organismo obtienen ventajas.

Micorrizas ectotróficas: Ver ectomicorrizas.

Micosis: Nombre genérico de las enfermedades producidas por hongos en seres humanos y animales superiores.

Micotoxina: Nombre genérico usado para cualquier toxina resultante del catabolismo de los hongos.

Microconidio: El conidio más pequeño cuando un hongo presenta dos tipos de conidios. Ver macroconidio.

Microorganismo: Organismo muy pequeño, sólo visible al microscopio. Comprende las bacterias, protozoos, muchos hongos y algas.

Microesclerocio o microsclerocio: Esclerocio de tamaño pequeño y formado por pocas células de color oscuro y paredes más o menos gruesas, como los de *Verticilliun dahlie* y *Rhizoctonia*.

Microquiste: Quiste formado por las mixamebas uninucleadas al estar sometidas a condiciones ambientales adversas como falta de humedad.

Mildeo o (mildiu): Micelio y estructuras de reproducción de hongos parásitos obligados de plantas que crecen abundantemente en la superficie de hojas, tallos, etcétera; con aspecto pulverulento, por esto son llamados cenicillas. Pueden ser de dos tipos: mildeo polvoso, producido por hongos del filo Ascomycota, y mildeo velloso producidos por hongos del orden Peronosporales.

Mitosis: Proceso de división de los núcleos eucarióticos, produciendo dos núcleos con igual información genética. Ocurre tanto en las células diploides como haploides.

Mitospora: Propágulo que se origina por mitosis.

Mitosporangio: Esporangio que forma esporas por mitosis. Término usado para diferenciar del meiosporangio, en los Blastocladiomycota. Comparar con meiosporangio.

Mixameba: Célula ameboide, en particular de los Myxomycetes.

Moho: Término usado para colonias de hongos con aspecto filamentoso o algodonoso. Pueden ser acuáticos como el género *Saprolegnia* y otros (Oomycota) o terrestres como *Rhizopus* (Mucoral) y los Hifomycetes.

Monilioide o moniliode: Hifa que presenta hinchamientos a intervalos regulares, como un cordón con pequeñas bolas.

Monocariótico: Que contiene un solo tipo de núcleo.

Monoclino: En el filo Oomycota se refiere al anteridio que se forma en la misma hifa que lleva el oogonio.

Monofiálide: Fiálide que presenta un solo punto fértil por donde emergen los conidios.

Monofilético: Grupo de organismos con un ancestro común.

Monoico: Organismo que en un mismo talo forma los órganos sexuales masculinos y femeninos; se denominan bisexuales o hermafroditas. Pueden ser autofértiles o autoestériles.

Monomítico: Término usado para el basidiocarpo con un sistema hifal formado únicamente por hifas generativas.

Monomórficas: Término usado en los Oomycota para los organismos que producen un solo tipo de zoosporas.

Monoplanéticas: En los Oomycota se refiere a un organismo que produce zoosporas con solo un período de natación y un solo tipo de zoosporas.

Monoverticilado: Se aplica a los conidióforos que tienen un solo punto de donde se forman las fiálides en el ápice del estípite; se refiere a los conidióforos de los hongos del género *Penicillium*.

Morfología: Ramo de la ciencia que estudia la formación y la dimensión de los organismos, determinando semejanzas y diferencias.

Mucílago: Sustancia semifluida y más o menos viscosa que presenta el aspecto de gelatina.

Mucilaginoso: Con aspecto de mucílago cuando está húmedo, por ejemplo: la fase plasmodial (vegetativa) de los Myxomycetes.

Mucormicosis: Micosis oportunista que afecta al hombre y algunos animales que puede presentar varias formas rinocerebral, pulmonar o toráxica, gastrointestinal y subcutánea. Es una micosis de curso rápido y generalmente fatal y la producen hongos del orden Mucorales.

Multiloculado: Con varias cavidades (lóculos), por ejemplo: las fructificaciones en estroma de algunos Ascomycota y los picnidios con varias cavidades.

Muriforme: Con divisiones transversales y longitudinales, por ejemplo: las dictiosporas de *Alternaria*.

Murograma: Diagrama desarrollado para identificar las esporas de los hongos formadores de MA basado en los tipos de las capas de las paredes y sus posiciones relativas en los diferentes tipos de esporas.

Muscardina: Enfermedad producida en los insectos por algunos hongos entomopatógenos que le causan la muerte. Tenemos la muscardina verde producida por *Metarhizium anisopliae* y la blanca producida por *Beauveria bassiana*.

Muscarina: Alcaloide tóxico presente en especies de los géneros *Inocybe* y *Clitocybe* que actúa sobre el sistema nervioso parasimpático.

Mutación: Cambio accidental en la constitución genética de un organismo que se hereda. Alteración en el carácter de un gen que se perpetúa en subsecuentes divisiones de la célula.

N

Naucorioide: Tipo de cuerpo fructífero con lamelas adnadas o emarginadas y estípite carnoso, fibroso o yesoso y que no presenta anillo ni volva.

Necrosis: Muerte de las células o tejidos. Término frecuentemente aplicado a las manchas provocadas por un parásito en un hospedero vegetal cuando el tejido se necrosa.

Necrotrofo: Organismo parásito que mata las células del hospedero para luego alimentarse de ellas.

Núcleo: Cuerpo protoplasmático especializado, rodeado de membrana que se encuentra en las células de los organismos eucariontes y que contiene, especialmente, cromosomas.

Nutriente: Elemento o compuesto importante que da energía y material para el crecimiento de los seres vivos.

O

Oblongo: Más largo que ancho y con los dos extremos redondos. Usado principalmente en relación con la forma de algunas esporas y conidios.

Oídios: Célula libre de pared fina, originada por fragmentación de una hifa vegetativa o a partir de un oidióforo. Se comporta como una artrospora (germina) o funciona como un espermacio (fecunda).

Ontogenia: Transformaciones por las cuales pasa un individuo desde su nacimiento hasta su madurez para la reproducción.

Oogámica: Proceso de reproducción sexual en el que ocurre la unión de un gameto mayor, inmóvil (oosfera o gameto femenino), con otro, menor, generalmente flagelado (anterozoide o núcleo gamético o gameto masculino).

Oogonio: Gametangio femenino que contiene oosferas. Propio de los Oomycota.

Oosfera: Gameto femenino grande, inmóvil. Formado en un oogonio.

Oospora: Espora de origen sexual (cigoto). Formada dentro del oogonio a partir de la oosfera fecundada. Espora de resistencia, propia de los Oomycota.

Ooplasto: Inclusión celular rodeada por una membrana llamada vacuola de reserva y que contiene el núcleo en la oospora de hongos del orden Saprolegniales.

Operculado: Que presenta opérculo.

Opérculo: Porción superior de un zoosporangio o de un asco que se separa por dehiscencia circumcisil semejando una tapa que se abre, esto ocurre en la madurez de la estructura.

Ostiolo: Pequeña abertura que se encuentra en estructuras de reproducción tanto sexuales como asexuales tales como

peritecios y picnidios, que permite la liberación de las esporas, ascos y conidios.

Ovoide: En forma de huevo. Usado principalmente con relación a la forma de ciertas esporas y conidios

P

Papilado: Protuberancia semejante a una mamila, comúnmente encontrada en ciertas estructuras de hongos.

Papiráceo: Con aspecto semejante al papel o al pergamino, con la consistencia de papel.

Paráfisis: Hifa estéril, filamentosa, con el ápice más o menos modificado, generalmente presente entre los ascos en el himenio de los Ascomycota.

Parafisoides: Filamentos estériles, similares a paráfisis pero ramificadas formando una especie de red encontrados seudotecios de algunos líquenes (Ascomycota). Comparar con paráfisis. Algunos autores no usan este término y se refieren a paráfisis ramificadas.

Parásito: Organismo que vive a expensas de otro y lo daña.

Parásito facultativo: Organismo que según las circunstancias es capaz de infectar a otro organismo vivo pero normalmente puede crecer como saprótrofo.

Parásito obligado: Organismo que sólo puede obtener alimento del protoplasma vivo de otro. Los parásitos obligados no pueden ser cultivados en laboratorio, porque no crecen en medios de cultivo conocidos.

Parasexualidad: Proceso donde ocurre plasmogamia, cariogamia y haploidización, sin que ocurra en un tiempo y lugar determinados del ciclo de vida de un hongo. En los hongos filamentosos que presentan este fenómeno obtienen los beneficios de la reproducción sexual, como la formación de recombinantes sin tener que formar órganos sexuales.

Parágino: Anteridios adheridos lateralmente al oogonio en el filo Oomycota.

Parentesoma: Membrana doble curvada sobre cada uno de los lados de un septo doliporo en las hifas de muchos Basidiomycota.

Partenogénesis: Desarrollo sin fecundación, resultante de la germinación del gameto femenino únicamente.

Patogenicidad: Capacidad de un organismo de producir enfermedad. La intensidad, grado o medida de patogenicidad se llama virulencia.

Patógeno: Organismo capaz de producir enfermedades en animales o plantas.

Pedicelo: Pequeño pedúnculo más o menos filiforme; término empleado también para designar la extremidad inferior de una estructura, por ejemplo: ascos pedicelados.

Penicilado o peniciliforme: En forma de pincel, por ejemplo: los conidióforos y células conidiógenas de *Penicillium* y otros géneros.

Penicilina: Metabolito secundario producido por hongos del género *Penicillium*, que tiene capacidad antibacteriana, afectando la síntesis de la pared celular de las bacterias gram +.

Perenne: Que persiste por algunos años el cuerpo fructífero, como ocurre en muchos Polyporales (Basidiomycota).

Peridio: Pared que cubre o encierra un cuerpo fructífero macroscópico o microscópico, puede considerarse la cubierta externa de estas estructuras.

Peridiolo: Estructura pequeña, resistente, que contiene las basidiosporas y actúa totalmente como unidad de propagación, característico de los hongos con forma de nido (Basidiomycota).

Perífisis: Hifas estériles cortas, como pelos, que se encuentran en el interior de la porción terminal del peritecio.

Periplasma: Plasma periférico de un gametangio o de un esporangio que no se utiliza en la formación de los gametos o de las esporas.

Perisporio: La capa más externa de la pared de las basidiosporas.

Peristoma: Área circular ornamentada que rodea el orificio del peridio en el cuerpo fructífero gasteroide de los hongos de varias familias como Calostomataceae y Geastreaceae.

Peritecio: Tipo de ascocarpo en forma de botella, con un poro apical y dentro del cual se encuentran los ascos en un himenio. Los peritecios pueden estar libres o inmersos en un estroma. Propio de algunos Ascomycota.

Picnidio: Conidioma en forma de botella, delimitada por un peridio y recubierta interiormente por conidióforos. Los conidios generalmente son liberados por un poro apical (ostiolo).

Pigmentado: Que tiene pigmentos.

Pigmento: Nombre genérico usado para designar sustancias colorantes.

Pileadas: Que presenta píleo. Usado para cualquier fructificación de Basidiomycota que es no es resupinada.

Pileipelis: Microscópicamente, capa cortical o cutícula del píleo compuesta de hifas.

Píleo: Porción del cuerpo fructífero que soporta el himenóforo y bien, diferenciada del estípite en Ascomycota y Basidiomycota, por ejemplo: el sombrero de las setas (Agaricomycotina).

Pileocistidio: Dermatocistidio que sobresale de la superficie estéril del píleo.

Piloso: Que presenta pelos. Término usado para caracterizar la superficie de las fructificaciones.

Piriforme: Que tiene forma de pera. Término usado, por ejemplo, para caracterizar la forma de ciertas esporas de hongos.

Planogameto: Gameto móvil, con flagelos.

Plasmodio: Masa protoplasmática multinucleada, sin pared celular que se desliza y se alimenta de forma ameboide. La fase somática de los Myxomycetes.

Plasmodiocarpo: Estructura fructífera que conserva la forma de venas del plasmodio en algunos Myxomycetes.

Plasmogamia: Fusión de dos protoplastos, con este evento comienza la reproducción sexual que luego seguirá con la cariogamia y por último la meiosis.

Plecténquima: Término general empleado para designar los tipos de tejidos fúngicos. Ver prosénquima y seudoparénquima.

Pleomórfico: Organismo que presenta dos o más formas distintas, ocurriendo en el mismo ciclo de vida, por ejemplo: los hongos que presentan la forma perfecta (teleomórfica) y la imperfecta (anamórfica).

Pleurocistidios: Cistidio que se encuentra en las lamelas y sobresale por su tamaño de los basidios.

Polifiálide: Son fiálides que presentan más de un punto fértil donde se producen conidios como en algunas especies de *Fusarium*.

Polifilético: Se dice de los organismos que no tienen un ancestro común. Comparar con monofilético.

Poliporos: Hace referencia al himenóforo formado por numerosos poros, por ejemplo: en los Polyporales.

Poro: Pequeña abertura.

Poro germinativo: Área diferenciada de la pared de la espora, que posibilita la salida del tubo germinal en el momento de la germinación.

Poro septal: Poro central, presente en el septo transversal de las hifas, que permite la circulación de corriente citoplasmática y la migración de los núcleos. Propio de Ascomycota y de hongos conidiales.

Primordio: Estadio inicial en el desarrollo de un cuerpo fructífero, por ejemplo: el botón en las setas.

Probasidio: Basidio joven binucleado donde ocurre la cariogamia.

Propágulo: Estructura que funciona como unidad de propagación de los hongos. En los hongos pueden ser: mixamebas, zoosporas, conidios u otro tipo de esporas. En los líquenes: isidios, soredios, porciones de talo, etcétera.

Promicelio: Término usado para el tubo germinativo que nace de la teliospora donde ocurre la meiosis y forma las basidiosporas, en los carbones y royas (en los subfilos Pucciniomycotina y Ustilagomycotina).

Prosénquima: Tipo de plecténquima o tejido fúngico en el cual las hifas que lo forman se disponen paralelamente y no pierden su individualidad.

Protistas: Grupo de organismos unicelulares que presentan características tanto de plantas como de animales.

Protoperitecio: Primordio peritecial que después de la fecundación se desarrolla en un peritecio.

Protótrofo: Células que son capaces de producir todos los compuestos necesarios para su metabolismo, incluyendo aminoácidos, vitaminas, etcétera, a partir de sus minerales y una fuente de carbono. Comparar con autotróficas.

Pruinoso: Ver pulverulento.

Psicrófilo: Organismo que es capaz de crecer a 0 °C o menos, sin embargo su estado óptimo está entre 10 a 15 °C.

Psilocibina: Toxina que, junto con la psilocina, está presente en algunos hongos alucinógenos, principalmente del genero *Psilocybe* (subfilo Agaricomycotina).

Pubescente: Cubierto de pelos finos y cortos.

Pulverulento: Que tiene una superficie como si estuviera cubierta de polvo. Ver mildeo o mildiu.

Pulvinado: Que tiene forma de almohada o cojín.

Putrescente: Que se pudre fácilmente, que no se conserva. Característica de los Agaricomycotina carnosos (subfilo Agaricomycotina) que se descomponen en poco tiempo, a veces en pocas horas.

Q

Queilocistidios: Cistidios de diversas formas según las especies, se ubican en el borde o margen de las lamelas y tubos.

Queratina: Escleroproteína insoluble, encontrada en las uñas, piel, cabellos y tegumento de animales. Que es degradada por determinados hongos, saprofíticos o parásitos.

Quitina: Glucoproteína que se encuentra en cantidad variable en la pared celular de la mayoría de los hongos y que también es encontrada en la composición del revestimiento protector de los artrópodos. Sustancia degradada por determinados hongos.

R

Raza: Categoría infraespecífica que presenta determinados caracteres comunes, por ejemplo: determinadas razas de especies de hongos patógenos que atacan selectivamente variedades de plantas cultivadas.

Reflexo: Doblado hacia atrás. Dícese de la parte de la fructificación hacia afuera del sustrato. Característica del píleo efuso-reflexo.

Reniforme: En forma de riñón. Común en varios tipos de esporas y conidios.

Reproducción: Proceso por el cual ocurre una formación de nuevos individuos que presentan todos los caracteres típicos de la especie.

Reproducción asexual: Proceso de formación de nuevos individuos sin la intervención de gametos o núcleos compatibles. Las esporas de la reproducción asexual de los hongos son: conidios, zoosporas, aplanosporas, etcétera.

Reproducción sexual: Proceso de formación de nuevos individuos a través de la plasmogamia, cariogamia y meiosis,

posibilitando así una variabilidad genética de la especie. Las esporas de la reproducción sexual de los hongos son: oosporas, cigosporas, ascosporas y basidiosporas.

Respiración: Fenómeno de oxidación de compuestos en el interior de una célula viva con liberación de energía; el tipo mas común o de sustrato utilizado en este proceso son hidratos de carbono y los productos resultantes son agua y gas carbónico.

Resupinado: Término utilizado para las fructificaciones del filo Basidiomycota que se extienden adheridas al sustrato, formando el himenóforo en la superficie libre.

Reticulado: En forma de red.

Rimoso: Finamente estriado, con muchas grietas o fisuras.

Rizoide: Estructura delicada y simple, semejante a una raíz, que absorbe los nutrientes, visible en los representantes del género *Rhizopus* (Mucorales).

Rizomorfos: Estructura común en los hongos del filo Basidiomycota. Se caracteriza por ser agregados de hifas diferenciadas con apariencia de cordón, monocarióticas o dicarióticas, con o sin fíbula, que poseen meristemo apical. Su función es el transporte de nutrientes.

S

Saprótrofo: Organismo heterotrófico que utiliza como alimento una sustancia orgánica producida por otros, descomponedor.

Saprótrofo facultativo: Organismo parásito que según las circunstancias es capaz de continuar creciendo sobre materia orgánica muerta, generalmente del propio hospedero en descomposición.

Semihipogeo: Se dice del cuerpo fructífero que está parcialmente sumergido en el sustrato, generalmente el suelo.

Senescente (viejo): organismo que perdió la capacidad para reproducirse, que se acerca a la muerte.

Septado: Con paredes transversales o longitudinales. Término usado para hifas, esporas y basidios, divididos en compartimentos.

Septo: Pared transversal. En los hongos se presenta en las hifas. Los septos hifales pueden ser simples como en el micelio del filo Ascomycota y doliporo como en muchos hongos del filo Basidiomycota.

Septo doliporo: Ultraestructura compleja formada por el engrosamiento del tabique transversal de la hifa alrededor del poro y cubierto en ambos lados por unas membranas perforadas denominadas parentosoma. Característico de las hifas de muchos hongos del filo Basidiomycota.

Septo simple: Septo característico del filo Ascomycota que presenta un poro central.

Sésil: Sin estípite o pie. Se refiere al píleo adherido directamente al sustrato. Otras estructuras sin pie también son sésiles.

Seta: Hifa estéril recta o curvada que se encuentra en diferentes estructuras, por ejemplo: las estructuras oscuras, rígidas, presentes en el himenio de acérvulos, esporodoquios y otras estructuras. Nombre popular usado para un tipo de fructificaciones del subfilo Agaricomycotina.

Seudoamiloide: Ver dextrinoide.

Seudohomotalismo: Ver homotalismo secundario.

Seudomicelio: Células de levaduras que geman y no se separan alargándose y formando una falsa hifa, como en el género *Candida*.

Seudoparáfisis: Hifa más o menos ramificada (hifidio), que se diferencia entre los basidios. Forma parte del himenio de ciertos Basidiomycetes. Comparar con paráfisis.

Seudoparenquima: Tipo de plecténquima formado por hifas que pierden su individualidad, adquiriendo una forma isodiamétrica.

Seudoplasmodio: Agrupamiento de células ameboideas que sin perder su individualidad forman el estadio inicial de esporocarpos de los Dictyosteliomycetes.

Seudópodos: Es una prolongación protoplasmática de una mixameba o de un plasmodio que varía de forma y sirve para locomoción y para captura de alimento.

Seudorriza: Elongamiento subterráneo del estípite semejante a una raíz, por ejemplo: en *Oudemansiella radicata,* Basidiomycota.

Seudotecio (seudoperitecio): Estroma loculado en forma de botella donde los ascos se forman entre hifas parafisoides, por ejemplo: en *Venturia inaequalis* (filo Ascomycota). Comparar con peritecio.

Sorocarpo: Se denomina la fructificación de la clase Dictyosteliomycetes**,** formados por un pedicelo que en su ápice sostiene un conjunto de esporas.

Simbionte: Organismo que vive en asociación simbiótica.

Simbiosis: Asociación de dos organismos que viven en estrecha unión. Esta asociación puede ser mutualista si beneficia a ambos, parasítica si sólo beneficia al parásito y comensal si ninguno de los dos se perjudica.

Sinema: Conidioma formado por grupos de conidióforos portadores de conidios que se reúnen y forman una estructura alargada.

Sirenina: Hormona sexual secretada por gametangios femeninos, capaz de atraer los gametos masculinos. Sustancia encontrada en el hongo acuático *Allomyces* (Blastocladiomycota).

Sistema hifal: Término usado según el tipo de hifas que forman un basidiocarpo del filo Basidiomycota. Este sistema puede ser monomítico, dimítico o trimítico, según como se combinen las hifas generativas, esqueléticas y de unión.

Sistemático: Término usado para el patógeno que se propaga internamente a través del hospedero y para el fungicida que es absorbido por las raíces y luego se transloca a otras partes de la planta.

Somático: Referente a las hifas vegetativas.

Somatogamia: Fusión de células somáticas que desempeñan la función de órganos sexuales durante la plasmogamia, por ejemplo: en la reproducción sexual de muchos hongos del filo Basidiomycota.

Soredio: Propágulo de liquen. Consiste en una masa de las células del alga envueltas por las hifas del hongo asociado, que se desprende y se dispersa por el viento, animales, etcétera.

Subículo: Estrato de hifas entrelazadas, junto al sustrato, propio de los Basidiomycota resupinados.

Subulada: Estructura que se estrecha hacia el ápice.

Sulcado: Que presenta surcos, puede referirse a la superficie de una colonia a una estructura.

Suspensora: Célula soporte. Se refiere a la hifa que sostiene el gametangio y luego el cigosporangio con el cigoto formado, por ejemplo: en los hongos del orden Mucorales.

Sustrato: Lo que sirve de base a los organismos y del cual obtienen los nutrientes. En los hongos cualquier resto de materia orgánica (hojarasca, madera, estiércol, etcétera).

T

Talo: Cuerpo vegetal relativamente simple, desprovisto de hojas, tallo y raíces. Término aplicado a los hongos.

Taxón (taxones): Unidad taxonómica de cualquier categoría como reino, filo, clase, orden, familia, género y especie, entre otras.

Taxonomía: Estudia la clasificación ordenada de organismos en categorías propias.

Teleomorfo: Estructura sexual de los hongos, también llamada fase perfecta o meiótica. Comparar con anamorfo.

Telio: Grupo de células binucleadas que producen teliosporas, correspondiente al estadio III del ciclo de vida de las royas subfilo Pucciniomycotina (filo Basidiomycota).

Teliospora: Espora de resistencia donde ocurre la cariogamia. Al germinar forma un promicelio donde tiene lugar la meiosis, transformándose en un basidio con cuatro basiodiosporas, que corresponde al estadio final (IV) del ciclo de vida de las royas (subfilo Pucciniomycotina-filo Basidiomycota).

Termófilo: Organismo que crece mejor a temperaturas entre 45 a 60 ºC.

Tetrapolar: Término usado para Basidiomycota heterotálicos, donde se forman en una fructificación esporas de cuatro tipos de apareamiento.

Textura: Término usado para nombrar los diferentes tipos de tejidos que se observan en los cuerpos fructíferos.

Tiña: Ver dermatofitosis.

Tipo lycoperdon: Hace referencia a la semejanza con el capilicio generalmente ondulado de las especies de *Lycoperdon*.

Tipo bovista: Hace referencia a la semejanza con el capilicio generalmente frágil, sin poros ni septos de las especies de *Bovista*.

Tipo transición: Capilicio no bien diferenciado con mezcla de características entre capilicio tipo Lycoperdon y tipo Bovista.

Tomento: Pubescencia formada por pelos delicados, cortos y flexibles.

Tomentosa: Estructura que se presenta cubierta por un tomento.

Toxina: Sustancia de bajo peso molecular y con estructura química compleja, producida por algunos seres vivos y tóxica para especies de organismos vivos.

Trabécula: Columnas sólidas que se extienden del peridio hacia el centro de las fructificaciones de algunos hongos del filo Basidiomycota.

Trama: Conjunto de hifas entrelazadas que componen la fructificación de los Basidiomycota.

Trama himenoforal o himeniífera: Conjunto de hifas que sostienen el himenio en los hongos del filo Basidiomycota, por ejemplo: en los poliporoides, éstas se disponen de manera irregular; en cuanto en el orden Agaricales se disponen de manera irregular, regular, bilateral y convergente.

Trentepolioides: Líquenes cuyo ficobionte es similar a las algas del género *Trentepohlia*.

Tricodermio o tricodermis: Microscópicamente, la cutícula o pileipelis en los Agaricales formada por hifas piliformes de diferente longitud y anticlinales a la superficie.

Tricógina: Parte filiforme de un ascogonio, que actúa como receptor de los núcleos masculinos. Común en el filo Ascomycota.

Trimítico: Se dice de un basidiocarpo cuyo sistema hifal está constituido por tres tipos de hifa: generativas, esqueléticas y ligadoras.

Trofocisto: La porción basal dilatada de los esporangióforos del género *Piloboblus* (Mucorales).

Trufa: Nombre popular usado para el cuerpo fructífero hipogeo de especies comestibles del género *Tuber* (filo Ascomycota).

Truncado: Terminado abruptamente; característica observada en algunas esporas.

Tuberculado: Con nudosidades, con tubérculos. Característica observada en algunas esporas y conidios.

Tuberiforme: En forma de tubérculo (engrosamiento más o menos globoso), por ejemplo: las fructificaciones de los hongos del género *Scleroderma* (Basidiomycota).

Tubo de fertilización: Estructura cilíndrica que se origina en el gametangio masculino y penetra en el femenino y por el cual pasan los núcleos gaméticos masculinos en los Oomycota.

Tubular: Formado por tubos huecos; encontrados en determinadas fructificaciones de hongos, donde están revestidos internamente por el himenio, por ejemplo: el himenóforo de hongos poroides como *Suillus* (filo Basidiomycota).

Turbinado: Que tiene la forma de un cono invertido, estrecho en la base y ancho en el ápice.

U

Ultraestructura: Estructura sólo visible al microscopio electrónico.

Ultravioleta: (UV) Radiación electromagnética de onda menor que la luz visible. Muy usada en la inducción de mutaciones de microorganismos y en la esterilización.

Umbilicado: Con una depresión en forma de ombligo, como en el píleo de algunas setas que presentan una depresión central.

Umbo: Se refiere a la parte elevada como un cono o montículo que sobresale en el centro del píleo tanto en el cóncavo como en el convexo.

Uncinado: Terminado o recurvado en gancho.

Uncínulo: Estructura en forma de gancho o báculo que se forma en el ápice de las hifas ascógenas antes de que se forme la célula madre del asco.

Unicelular: Organismo formado por una sola célula, como por ejemplo: las bacterias, protozoos, algunos hongos y algas.

Unifactorial: Término usado cuando sólo un factor (gen) rige la compatibilidad sexual en los hongos heterotálicos. La formación del dicarión (cruzamiento positivo) será entre factores A diferentes.

Uniloculado: Con una única cavidad (lóculo). Comparar con pluriloculado.

Unitunicado: Con una sola pared. En los hongos se refiere al asco en el cual, tanto la membrana interna como la externa, permanecen unidas y no se separan durante la liberación de las esporas. Comparar con bitunicado.

Urceolado: Basidios en forma de urna.

Uredinio: Estructura con o sin peridio, formada por células binucleadas que producen las uredosporas, correspondiendo al estadio II del ciclo de vida de las royas subfilo Pucciniomycotina (filo Basidiomycota).

Uredospora o urediniospora: Espora binucleada; fase repetitiva de las royas subfilo Pucciomycotina (filo Basidiomycota).

Utríículo: Como las basidiosporas de *Hymenogaster thwaitesii* (filo Basidiomycota), que se hallan rodeados completamente por una cubierta o bolsa constituida por el perisporio. También se llama utriculoso.

V

Vacuolado: Que presenta vacuolas.

Vacuola: Organelo rodeado de membrana existente en el citoplasma, óptimamente parece vacía, de ahí su nombre.

Vegetativo: Término usado para un organismo o parte de éste, que realiza cualquier actividad vital que no se refiere a reproducción.

Velo parcial: Membrana que cubre el himenóforo durante su desarrollo. Como en el género *Agaricus* (filo Basidiomycota).

Velo universal: Membrana fina o envoltura que cubre toda la fructificación de ciertos hongos jóvenes en estado de primordios. Cuando maduran el velo universal se rompe y sus restos pueden ser observados en forma de escamas sobre el píleo o en la base del estípite, constituyendo una volva, por ejemplo: *Amanita muscaria* (filo Basidiomycota).

Verrucoso: Cubierto de pequeños tubérculos que parecen verrugas.

Verticilado: Con ramificaciones dispuestas en verticilo en torno a un eje.

Verticilos: Ramificaciones que parten de un mismo plano en un eje.

Vesícula de descarga: Porción apical dilatada del esporangio donde las zoosporas se diferencian y maduran, por ejemplo: en el género *Pythium* (Oomycota).

Vesícula subesporangial: Porción dilatada del esporangióforo que lleva el esporangio, como en el género *Pilobolus* (Mucorales).

Velloso: Con pelos largos suaves, erectos o perpendiculares a la superficie.

Virulencia: Grado de patogenicidad.

Víscido o viscoso: Pegajoso, que produce sustancia adherente, glutinoso. Usado para el píleo o el estípite que presenten esta característica, por ejemplo: sustancia que se pega en los dedos cuando colectamos *Suillus* spp. (Basidiomycota).

Vitaminas: Sustancias esenciales que son requeridas en pequeñas cantidades por los organismos vivos, pues desempeñan un importante papel en la nutrición. La mayoría de los hongos, como las plantas verdes, las sintetizan (protótrofo), otros son auxotrófos y usan las vitaminas ya sintetizadas por otros organismos.

Volcamiento: En fitopatología se refiere al volcamiento de las plántulas por una pudrición basal blanda que hace que la plántula se doble y muera.

Volva: Copa en la base del estípite de ciertos Agaricales, resto del velo universal, como en *Amanita muscaria*, *Volvariella* spp. (filo Basidiomycota).

X

Xantocroico: Término usado para las estructuras fúngicas que pasan de marrón claro a marrón oscuro cuando son tratadas con KOH. Reacción observada en ciertos Basidiomycota, como en el género *Hymenochaete*.

Xerofílico: Organismo que está adaptado a un ambiente seco, por ejemplo: hongos que están adaptados a regiones áridas y secas, que sobreviven por la capacidad de revivir cuando son humedecidos.

Y

Yema (gema): Formación de un brote en los procesos de reproducción asexual denominado gemación.

Z

Zoospora: Espora que se mueve por medio de la actividad de flagelos; puede ser uni o biflagelada. Espora de propagación asexual, formada dentro de un zoosporangio. Propio de los antiguos "Chytridiomycetes" uniflageladas y de los Oomycota biflageladas. Llamada también planospora.

Zoosporangio: Esporangio de forma variada donde se forman las zoosporas.

Para la realización de este glosario se han traducido, modificado y utilizado las siguientes referencias:

Cannon, P.F. & P.M. Kirk 2007. Fungal Families World. CABI International. Cambridge, MA, Estados Unidos (Printed in Singapore by Kyodo Press & MRM Graphics). Pp. 384-437.

Franco-Molano, A.E., A.M. Vasco-Palacio, C.A. López-Quintero & T. Boekhout 2005. Macrohongos de la Región del Medio Caquetá-Colombia. Multimpresos Ltda. Medellín-Colombia. Pp. 156- 167.

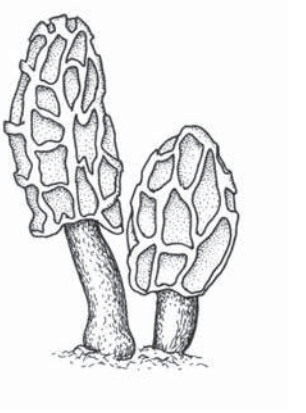
Kappelle, M. 2008. Diccionario de la Biodiversidad. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. P. 416.

McGinnis, M.R. 1980. Laboratory Handbook of Medical Mycology. Academic Press, New York, Estados Unidos. Pp. 589-611.

Ulloa, M. 1991. Diccionario ilustrado de micología. Universidad Autónoma de México, México. Pp. 1-310.

Ulloa, M. & R. Hanlin. 2006. Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología. APS Press, ST Paul Minnesota, Estados Unidos. Pp. 1-573.

ÍNDICE **ANALÍTICO**



A

Absidia 77, 337, **339**, 353, 354, 454- 456

Acantocistidios 287, 288

Acantófisis **301**

Acantohifidios 300

Acarospora **234**

Acarosporaceae **234**, 243

Acarosporales 169, **234**

Acarosporomycetidae 169, **234**

Acaulosporaceae **359**

Acaulosporoide **359**

Acérvulo 88, **89**, 151, 179, 199, 215, 433

Achlya 32, 69, 384, 390, **393**, 396, 460, 461

Acícula 299, 351

Ácido diaminopimélico 56, **383**

Ácido pulínico **233**

Ácido pulvinico **287**

Ácido siquímico 57, **233**

Ácido trispórico **337**

Ácido úsmico **236**

Acigospora 347, 348

Acrasiales 115, 399

Acrasiomycetes 115, 399

Acrasiomycota 2, 112, 115, 399

Acremonium 27, 33, 48, 57, 58, 60, 89, 94, **123**, 124, 146, 213, 433, 435, 437

Acrofisálides **263**

Acrópeta **90**, 91, 93, 121, 133, 350, 434, 436

Acytosteliaceae 400

Aessosporon 323

Afanoplasmodio **404**, 408, 410

Aflatoxina **29**, 56, 57, 184

Agallas **28**, 153, 315, 316, 326- 328, 333, 369

Agaricaceae **256**, 257, 260, 274, 278, 309

Agaricáceo **76**, 250, 256

Agaricales 251-254, **255**, 256, 270, 274, 276, 278, 283, 294, 297, 306, 308, 309, 445, 446, 448, 450, 452

Agaricoide 8, **76**, 231, 250, 252-**256**, 258-261, 263, 264, 267, 268, 290, 292, 299, 450

Agaricomycetes 250, 251, **254**, 255

Agaricomycetidae 251, **254**

Agaricomycotina 42, 53, 74-**76**, 111, 114, 132, **250**-252, 254, 302, 307, 310, 325

Agaricostilbales 251

Agaricostilbomycetes 251

Agaricus 30, 37, 53, 76, 250, 256, **258**

Agonomycetes 159

Ajellomyces **186**

Ajellomycetaceae **186**, 187

Albatrellaceae **298**

Albatrellus **298**

Albonectria 212, **217**

Albuginaceae **385**, 396

Albuginales 115, 383, **385**

Albugo **385**, 386, 396,

Alcaloides 26, 56, **57**, 104, 212, 214, 280

Alectoria 237

Aleurioconidio 124, 141, 143, 145, 186, 187, 218

Aleuriospora 121

Aleurodiscus **300**, 308

Allomyces 41, 66, 366, 375, **376**, 377, 378, 463

Almidón 35, 46, 54, 154, 155, 302, 303, 344, 350, 351,423

Alternaria 22, 23, 29, 32, 35, 89, 93, **133**, 135, 141, 161, 180, 244, 424, 433, 436, 438

Amanita 24, 29, 57, 76, 111, 249, 250, 255, 263, **264**, 265, 306, 309

Amanitaceae 255, 256, **263**, 276

Amatoxina 29, **264**

Amauroderma **295**, 296

Ameba 112, **399**, 400, 401, 403, 411

Ameboflagelada **403**, 404, 441

Ameboide 112, 347, 367, 376, 399, 403, 412

Ameroconidio **93**, 94, 434, 435, 441

Amíctico **78**

Amiloide 198, 200, 202-204, 207, 208, 212, 219, 224-228, 230, 234-238, 256, 263, 264, 269, 271, 273, 274, 281, 292, 295, 298-301, 321, **453**

Amoebidiales 336

Amylonotus 299

Anaeromyces 374

Anamorfo 26, 32, **68**, 94, 110, 120-127, 131, 153, 158, 168, 172, 175, 177-184, 186, 188, 195, 197-200, 202, 204-206, 208, 210, 212-221, 223-228, 230, 234-238, 303, 304, 310, 312, 319, 321, 323, 325, 327, 443

Anamorfo huérfano **120**

Anastomosis 94, **100**, 103, 166, 209, 211, 368

Ancylistaceae 347

Anélido 90, 92, **93**, 122, 132, 138, 142, 198, 218, 434

Aneuploide **103**

Anfígino **79**, 80, 384, 388

Anfimítico **254**

Angiocárpico **254**, 293, 303

Anillo **6**, **10**, 16, **30**, **53**, **93**, 166, **181**, 183, 195, 198, 212, 213, 215-217, 219-224, 226-228, 230, 238, **253**, 254, 256-260, 262-267, 269, 275, 276, 278-280, 287, 289, 293, 297, 374, **413**, **428**, 446, 447, **450**, **459**

Anisogametangios **69**

Anisogametos **69**, 366, 377

Anomoporia 299

Anteridio **16**, **70**, 78, 79, 80, 102, **166**, 182, 183, 193-195, 372, 373, 383-389, 391-393, 432, 460

Anteridiol **384**

Anterozoide **366**, 372, 373

Anthina 148

Anthracobia **208**, 209

Anthracoideaceae **329**

Antracnosis **27**, 149, 153, 179, 212, 219

Antraquinona **233**

Añublo 26, 230

Aphanomyces 393, **394**, 396, 460, 461

Aphyllophorales 36, 249, 292, **294**, 306, 309

Aphysiostroma 216

Apículo 204, 208, 210

Aplanes 393

Aplerótica **79**, 80, 390, 393

Apófisis 86, 252, 338, 339, 340, 345, 368, 451

Apomorfia **110**

Apophysomyces 337, **344**, 354

Apotecio 72, **73**, 148, 167, 176, 195, 196, 198, 200-209, 211, 233-239, 432

Apotecioide 239

Appendicisporacae 360, **361**

Appendispora 361

Apresorio **8**, 9, 58, 149, 166, 196, 201, 303, 319, 350, 357, 412

Aqualinderella 32, 50

Arachnocrea 216

Arbúsculo 24, 356, **357**, 358-360, 457, 458

Archaeospora 358, 360, 362

Archaeosporaceae **360**

Archaeosporales 359, **360**, 362

Archiascomycotina **170**

Arcyriaceae 408

Armillaria 249, 250, 255, **275**, 276, 307, 308, 309

Arthoniomycetes 169, 170, 234

Arthrobotrys 30, 33, 48

Arthroderma **188**

Ártrico **89**, 90, 197, 435

Artroaleurioconidios **90**, 130, 140, 145, 156, 157, 175, 186, 187, 191, 197, 218, 249, 314, 350, 435, 436

Artroconidio

Arthrodermataceae 186, **188**

Artrosporas **121**, 337, 351

Aschersonia 213

Asco **70**

Asco bitunicado **71**

Asco desnudo **72**, **167**, 171, 173, 182, 183, 432

Asco prototunicado **71**, 168

Asco unitunicado **71**

Ascobolaceae **203**

Ascobolus 102, 195, **203**

Ascocarpos 8, **72**

Ascochyta 148

Ascogonio **70**, **166**, 182, 193, 194, 207, 223

Ascomycota 2, 4, 113, 114, **164**

Ascopolyporus 214, 240

Ascosphaeraceae **191**

Ascospora **69**

Ascostroma **74**

Asellariales 336, 351

Aspergillus 7, **184**

Aspergilosis **28**, 29, 34, 184

Asterophora 256

Athelia 147, 231

Atheliaceae 255

Atheliales 251, 254, 255, 283

Atractiellales 251

Atractiellomycetes 251

Aureobasidium 35, **135**, 136, 179, 243, 436, 438

Auricularia 21, 26, 77, 304, 305

Auriculariaceae **305**

Auriculariales 251, 254, **305**, 310

Auriscalpiaceae **298**

Auriscalpium 298, **299**, 308

Austroboletus **283**, 284, 307, 309

Autapomorfia **110**

Autoesterilidad **100**

Autofertilización **100**

Autoincompatibilidad **100**

Autoicas **312**, 316

Azul B de diazonio **173**

B

Babosa **400**

Báculo **70**

Baeomycetaceae **235**

Baeomycetales 169, **235**

Balansia 212, **213**, 240

Balistoconidio 153, 155, 156, 321-323, **325**, 327, 440

Balistospora 153

Barbeyella 406

Basáuxico **90**, 91

Basidio **74**-76, **248**

Basidiobolaceae **349**

Basidiobolales 336, **349**

Basidiobolomicosis **350**

Basidiobolus **349**, 350, 454, 455, 457

Basidiocarpo 8, 76, **250**

Basidioma 8, **250**

Basidiomycota 2, 76, 113, 114, **248**

Basidiospora 11, **69**, **74**, 75, 248

Basípeta **90**, 91

Batrachochytrium 28, **370**, 371, 379, 380

Battarrea **257**, 306

Beauveria 30, 90, **124**, 125, 146, 159, 214, 216, 433, 436, 438

Beverwykella 148

Bifactorial **100**, 249

Bigyra 382

Biofertilizantes 104

Bioinformática 62, **63**, 99

Biología sistemática 110

Bionectria 161, **213**

Bionectriaceae 161, **213**, 244

Bipolar 69, **85**, **100**, 166, 175, 176, 179, 249

Bipolaris **135**, 136, 159, 160, 180

Bivelangiocárpico **254**

Biverticilado **184**, 442

Blakeslea 57

Blástico **89**

Blastocladiaceae 375, **376**

Blastocladiales 47, 113, 114, 367, **375**

Blastocladiella 365, 375, **376**

Blastocladiomycetes 41, 114, 367, **374**

Blastocladiomycota 2, 46, 47, 86, 113-115, 364, 367, **374**, 379, 459

Blastoconidio **84**, 136, 154, 157

Blastomicosis 29

Blastomyces 61, 186

Blastomycetes **87**, 123

Blastospora **121**, 315, 337

Blumeria 197, 198

Bolbitiaceae 256, **264**, 265, 309

Bolbitius **265**

Boletaceae **283**

Boletáceos **76**, **250**

Boletales **251**, 252, 254, 270, **283**, 286, 287, 294, 306, 308, 446, 448, 450, 452

Boletinellus 286

Boletoide **76**, **250**, 252, 253, 283

Boletus 24, 76, 249, 250, 254, 283, **284**

Bondarzewia **299**

Bondarzewiaceae 298, **299**

Boreostereaceae 291

Botrioso **90**, 91, 136-138, 351, 434, 436

Botryotinia 136, **199**, 200, 240

Botryotrichum 221

Botrytis 6, 90, 121, **136**, **137**, 160, 199, 200, 213, 240, 433, 436, 437

Bourdotia 301

Bovista 254, **258**

Braquiforma **315**

Bremia 387, 388

Brevilegnia 393

Bufotenina 280

Bulbilo 148, **223**

Byssochlamys 131, 161, 183, 184

C

Caecomyces 374

Calocera 302

Calonectria 217

Caloscypha **204**

Caloscyphaceae 203, **204**, 241

Calostoma **286**, 306, 309

Calostomataceae 283, **286**

Calote **259**, 260, 263

Calvatia 254, **258**, 259

Camarophyllopsis 255

Camillea **224**, 225

Campanella 271, **272**, 273, 306

Campilidio **233**

Candida **153**

Candidiasis 29

Cantharellaceae **289**

Cantharellales 251, 252, 254, **289**

Cantharellus **290**

Cantareloide 289

Cantharocybe 255

Capilicio **257**, **405**

Capnodiaceae **177**

Capnodiales 169, **177**

Carácter análogo **107**

Carbón 322, **325**, 326

Cariogamia **69**

Carotenoides 54, **57**, 155, 172, 204, 206, 209, 211, 234, 269, 302, 321, 376

Carpóforo **250**

Carpogonio **194**

Caryophyllaceae 322

Casmotecio 72, **74**, 75, 167, **196**, 197

Catathelasma 256

Catatrama **264**

Catenariaceae 375

Catenulado **90**, 436

Cavosteliaceae 411

Cefalodio 236

Cefalosporina **57**, 123

Célula conidiógena **87**

Célula conidiógena determinada **90**

Célula conidiógena proliferante **90**

Célula conidiógena proliferativa **90**-93

Célula conidiógena retrogresiva **90**, 91

Célula disyuntora 130

Célula porógena **93**

Células auxiliares **357**, 359, 360

Células de Hülle **183**, 184, 441-443

Células suspensoras **77**, 78, 337-340, 342, 343, 345-347, 352

Células-cabeza **350**

Celulosa **11**, **12**, 51, 383, 394, 401

Cenocítico, cenocítica **9**, 337

Centro **74**, 167

Ceoma 312, **314**

Cephalosporium 57, 123

Cephalothecaceae 221

Ceratiomyxa 411, 412

Ceratiomyxaceae **412**

Ceratobasidiaceae 289

Ceratocystidaceae 218

Ceratocystis 22, 23, **218**, 221, 243

Ceratomyces **194**

Ceratomycetaceae 192, **194**

Cercospora **148**, 149, 177

Cercozoa 115, **398**, 399, **412**

Cespitoso **450**

Cetrariastrum 237

Chaetomiaceae **221**, 245

Chaetomium 73, **221**

Chaetothyriomycetidae 169, 176, 182, 241

Chalara 145, 218, 243

Chalaropsis 218, 243

Chancro **27**

Chloridium 90

Chlorociboria **202**, 242

Chlorophyllum 250, 258, **259**, 260

Choaenophora 337

Chromelosporium 208

Chromista **382**

Chrysomyxa 315

Chrysonilia 94, **127**, 223, 433, 435, 437

Chrysosporium 34, 49, **124**, 125

Chytridiaceae **368**

Chytridiales **367**

Chytridiomicosis 370

Chytridiomycetes **367**

Chytridiomycota 2, 114, **366**, 459, 461

Chytriomyces 366, **368**

Ciclo parasexual **103**

Ciclosporina 57, 146

Cifela **238**

Cigóforo 77, 212, **337**

Cigospora **77**, 78

Cigotropismo **69**

Cinabarina **297**

Cinetosoma **366**

Cintractia 329

Circinado 196, 338, 455

Cistógeno **412**

Cistosoro **412**, 415

Cladística **106**-**108**

Cladobotryum 94

Cladochytriaceae **368**, 380

Cladonia 232, **236**

Cladoniaceae 235, **236**

Cladosporium 29, 32, 35, 49, 90, 133, **137**-139, 177, 433, 436, 438

Clamidoconidio 249

Clamidospora **93**

Classiculales 251

Classiculomycetes 251

Clastodermataceae **406**, 415

Clathraceae 294, 306

Clathrus 293

Claustulaceae 294

Clavariaceae 255

Clavariadelphaceae 288, 289

Clavariadelphus 76, 250, 309

Clavarioide 252, **292**

Clave dicótoma **158**, **433**

Claviceps 6, 9, 27, 57, 58, 212, 213, **214**, 215

Clavicipitaceae 212, **213**, 240, 244

Clavicipitaceo 212

Clavicipitoideae 212

Clavicorona 8, 250

Clavulina 76, 250, 290, **291**, 307

Clavulinaceae 289, **290**

Cleistotecio 7, 72, **73**, 74

Clitociboide 266-269, 281

Clitocybe 254, 256

Clitopilus **267**

Clonostachys **125**, 126, 161, 212, 213, 245

Clorococoides 234

Coccidioides **191**, 192

Coccidioidomicosis 29, **191**

Coccocarpia **238**

Coccocarpiaceae **237**

Cochliobolus 135, **180**

Coelomomyces 374-**376**, 378, 380

Coelomomycetaceae 375, **376**

Coelomycetes 87, 121, 123, **148**, 152, 162, 179, 219, 220

Coemansia **352**

Coenogoniaceae **235**

Collar **259**

Collarete **142**, **340**

Collematineae **237**

Colletotrichum 148, **149**, 150, 159, 162, 219

Collybia 256, 272, **281**, 306, 308

Columela **86**, 252, **339**, 405,

Comatricha **410**

Compatibilidad vegetativa 100

Conidia vera 121

Conidio **86**

Conidio muriforme **93**, 121

Conidio solitario **90**

Conidiobolomicosis **348**

Conidiobolus **348**, 350, 454-456

Conidióforo **89**

Conidióforo penicilado 126

Conidioma **89**

Coniferil **51**

Coniothyrium 148, 152

Conocybe 256

Contexto 252

Cookeina **209**

Copelandia 256
Coprinellus 260, 278
Coprinopsis 260, 278
Coprinus 31, 62, 76, 249, 258, **260**, 261, 278, 308
Coprófilo **31**
Copulación gametangial 77, 166, 366
Copulación planogamética 366, 369
Coraloide 8, **250**, 252, 255
Cordyceps 129, 211, 212, 213, **214**, 215, 216, 242, 244
Cordycipetaceae 130, 132, **214**
Cordycipitoideae **212**
Coriolopsis 291
Coronophorales 169, 212
Corpúsculo de Woronin **10**, 16, **166**
Corticiales 251, 254
Corticícola **234**
Corticium 76, 250
Cortinariaceae 256, **266**
Cortinarius 24, **266**, 267
Coryneliaceae 182
Coryneliales 169, **182**
Cosmospora 217
Craterellus 289, 290
Crepidotaceae 256
Cribrariaceae 407
Crinipellis **271**, 309
Criptista 382
Criptococosis 29, **155**, 304
Crisocistidio 265, 279
Cromoblastomicosis **29**, 138
Cronartiaceae **316**
Cronartium 311, 315, **316**
Crozier **70**, 210
Crustáceo **231**, 232
Cryphonectria **219**, 220
Cryphonectriaceae **219**, 241
Cryptococcales 153
Cryptococcus **155**
Cryptomycocolacales 251
Cryptomycocolacomycetes 251
Crysoporthe 219
Ctenomyces 188
Cuaterverticilado 184
Cuerpos hifales 347, 348, 349, 378, 392
Culminación 401, 402
Cunninghamella **338**, 433, 457
Cunninghamellaceae 338
Curvularia **137**, 180, 436, 438
Cyathus **274**
Cylindrocarpon **124**,126, 217
Cylindrocladium 217
Cyllamyces 374
Cyphellaceae 256
Cystobasidiales 251
Cystobasidiomycetes 251
Cystoderma 256
Cystodermateae 256
Cystofilobasidiaceae **302**
Cystofilobasidiales **302**
Cystofilobasidium 302, 307
Cystotheca 196

D

Dacrymyces 302
Dacrymycetaceae 302
Dacrymycetales 251, 302
Dacrymycetes 250, 251, **302**
Dacryopinax 302
Daldinia 22, 23, 224, **225**
Davidiella 177
Dematiáceo **8**, 9, 121, 424, 436
Demicíclica 314, 315
Dendrocollybia 256
Dendrohifidios **301**
Dentipratulum 298
Dermateaceae 198
Dermatocistidios 252, 274
Dermatofito 186, 188
Dermocybe 266
Descolea 256
Determinada 90
Deuteromycetes 87, 120
Deuteromycota 120
Dextrinoide 453
Diacetoxiscirpenol 217
Dianemataceae 408
Diaphorthaceae 219, **220**
Diaporthales 169, **219**
Diaporthe 220
Dicarión **4**
Diclino **79**
Dictioascospora **168**
Dictioclamidosporas 94, 434
Dictioconidio 93, 94, **121**, 144
Dictydiaethaliaceae 407
Dictyonema 231
Dictyosteliaceae 400
Dictyosteliales 115, 399, 400
Dictyosteliomycetes 115, 399
Dictyostelium 60, 113, **400**-402, 416
Diderma **409**
Didimoconidio **93**, 94, 121
Didymiaceae **409**
Didymium 403, 409, **410**
Dikaria 111, 112, 114, **164**, 248
Dimargaritales 336, 351
Dimítico **254**
Dimorfismo **60**, 430, 431
Dioico 192
Diplanética 384
Diplocladium 216
Diploidización **103**
Diplóntico 100
Discinaceae 203, **204**, 205
Discomycetes 198
Dispersión hiperforética 195
Diterpenos 54, 57
Diversispora **359**
Diversisporaceae **359**
Diversisporales **359**, 361
División crucífera **4**, 412, **413**
Doassansiales 251, 327
Doassansiopsaceae 328
Doassansiopsis 328
Doliporo 10, 248
Doratomyces 22, 23, 219
Dothideales 169, 177, **178**
Dothideomyceta 170
Dothideomycetes 169, 170, **176**, 181, 182, 244
Dothideomycetidae 169, 176, **177**
Dothiora 178
Dothioraceae **178**
Drechslera 90, **135**, 136, 159, 180
Dictyostelia 115
Dictyosteliales 115, 399, 400
Dictyostelida 115, 399
Dictyosteliomycetes 115, **399**
Dyctyuchus 393 , 394

E

Eccrinales 336
Echinosteliaceae 406, **407**
Echinosteliales 399, 404, **406**, 415
Echinosteliida 115
Echinosteliopsidaceae 411
Echinostelium 407
Ecidios **310**, 319
Ecidiospora **310**
Ecios **310**, 312-314, 316, 319, 454
Eciosporas **310**-317, 319, 454
Ectomicorrizas **24**
Ectoparásito 164, 192, 194, **350**
Ectostroma **226**
Elaeomyxaceae 409
Elaphocordyceps 216
Elaphomyces 216
Elaphomycetaceae 183
Eláteres 257, 329, **408**, 409
Elsinoaceae **179**
Elsinoë **179**, 245
Emericella 94, 183, 184, 441, 443
Endemosarcaceae 412
Endobiótico **364**, 365, 369
Endocitosimbiosis 360
Endocronartium 315

Endófito **24**, 26, 129, 179, 198, 220
Endoforma 315
Endogonacae **346**
Endogonales 336, 337, **346**
Endogone **346**
Endolítico 234
Endomicorriza **24**, 356
Endonucleasa 101
Endoparásitos 378, 412
Endoperidio 253, 257, 451
Endocitos **401**
Endothia 219, 241
Endothiella 220
Endotúnica **71**, 168, 180
Enteroártrico **89**, 90
Enteroblástico **89**, 90
Entoloma 267, **268**
Entolomataceae 256, **267**
Entomoftoromicosis **348**, 350
Entomophthora **348**, 349
Entomophthoraceae 347, **348**
Entomophthorales 113, 336, **347**, 349
Entomophthoromycotina 113-115, 336, **347**, 454, 456, 457
Entonaema 224, **225**, 226, 244
Entorchamiento 172
Entorrhizomycetes 251, **333**
Entyloma **327**
Entylomataceaea **327**
Entylomatales 251, **327**
Ephelis 213
Epibasidio **75**, 248
Epibiótico **364**, 365, 368, 369
Epichloë 26, 35, 40, 64, 212, 213
Epicoccum 32, **138**, 139, 433, 436, 438
Epicutis 259, 263, 264, 266-270, 272, 273, 275, 278-281, 283
Epidermophyton 123, 188, **189**
Epifragma **274**, 451
Epigeo 204, 207, 208, 358
Epígino **376**
Epihipotálico **406**
Episporio **11**, 271, 286, 287
Epitipo **116**, 117
Eremascaceae **182**
Eremascus 72, 182, 183
Ergometrina 214
Ergonobina 214
Ergosterol **13**, 54
Ergotamina **57**, 58, 214
Erysiphaceae 166, **196**
Erysiphales 169, 196
Erythrobasidiales 251
Escifado **236**
Esclerocios **6**, 403, 433, 434, 442
Escolecoconidio **93**, 94
Escuámulas 236, 264, 280, 284
Esfingolípidos 54
Espermacio 70, **310**, 312, 313, 454
Espermatización 166, 310
Espermogonio 310, 311, 313, 316, 454
Esperocisto 261, 263, 300
Espora 9, 11, 58, **69**, 74, 75, 77, **85**, 93, 110, 166, 194, 223, 233, 248, 313, 328, 337, 352, 357-360, 364, 366, 369, 371, 384, 392, 401-403, 453, 454
Espora acaulosporoide 359
Espora gigasporoide 359
Espora glomeroide 359
Esporada 111, 255, 256, 258-260, 262-268, 269, 275, 277- 280, 283, 287, 299, 406-411, **445**, 446, 452
Esporangio 16, 78, **86**, 337-346, 364, 366, 368-370, 371, 372, 374, 376-378, 385, 386, 388, 394, 395, 403-408, 410, 411, 455,460, 464
Esporangióforo **86**
Esporangiógeno 412
Esporangiolo **86**, 338, 342, 351, 352
Esporangiosporas 20, 78, 85, **86**, 337-340, 342-347, 350, 351
Esporidios **325**, 326
Esporocarpo 250, **346**, 399, 404, 405
Esporocladios **351**, 352
Esporodoquio 88, **89**, 121, 139, 178, 433
Esporóforo **250**, 405
Esporogénesis **69**, 390
Esporogénico **412**
Esporotalo **376**-378, 463
Esporotricosis 29, **143**, 220
Esqueletocistidios 297
Esquizolisis 84, **89**, 156
Estatismosporas **75**, **249**
Estauroconidio **93**, 94
Estemonitoide 405, **406**, 407
Esterigma **75**, 248, 304, 305, 452
Esterigmatocistina 56
Esterotecio 205, 210
Estilete 412, 413
Estípite 53, 184, 202-205, 207, 209, 211, 222, 225, 236, 237, 252-254, 258-260, 262-287, 294, 296-299, 400, 401, **404**-406, 409, 411, 445, 446, 448, **449**-451
Estolones 338, 339, 340, 344, 345, 455
Estroma 9, 89, 148, 176-180, 183, **193**-195, 198, 200, 202, 211-216, 219-228, 230, 287
Etalio **405**, 406, 408,
Eucárpico **68**, 364, 365, 368, 371, 376, 394
Euceratomycetaceae 192
Euchytridios 113
Euforma 315
Eumycetozoa 398
Eupenicillium 183, 184, 243, 442
Eurotiales 131, 169, 182, **183**, 241
Eurotiomycetes 169, 170, 176, **182**, 234, 241
Eurotiomycetidae 169, **182**, 241
Eurotium 35, 121, 183, 184, 432, 440, 443
Everniastrum 237
Excípulo 73, 198, 202-205, 207-211, **233**-236
Excípulo ectal **73**, 202, 204, 205, 208, 210, 211
Excípulo medular **73**, 202, 204, 205, 208, 210, 211
Exobasidiales 251, 327
Exobasidiomycetes 251, **326**, 330
Exobasidium 325
Exocitosis 40, 325, 401
Exoperidio 253, 257, 258, 262, 274, **286**, 288, 451
Exophiala **138**, 139
Exotúnica **71**, 168
Exserohilum **135**, 136, 159, 160

F

Falotoxinas 29, **264**
Faneroplasmodio **404**, 407-410
Fasciación **315**
Favolus 297
Fenicoide 203
Fennellia 183, 184
Feoconidio **93**
Feohifomicosis 153, 180
Feromona 56, 69, 77, **100**, 101, 337, 376
Fiálide 90, 92, **93**, 121, 122, 123, 183-185, 193, 218, 220, 221, 434, 435, 442
Fíbula 6, 10, **76**, 153, 248, **249**, 297, 303, 304, 325
Ficobionte **23**, **230**, 231
Filobasidiaceae **303**
Filobasidiales 155, 251, 302, **303**, **304**
Filobasidiella 68, 76, 303, **304**, 305, 307-309
Filobasidium **303**, 305, 307
Filogenia **106**
Filópodos 412
Fisalodimítico **254**
Fisión 44, 45, **84**, 85, 168, 170, 171, 400, 403, 438, 439
Fisitunicados 177, 179, 182, 213, 238
Flabeliforme 289, 297-299
Flagelo 86, 364-368, 374-376, 378, 382, 384, 392, 394, 403, 412
Flavoparmelia 237
Flavoproteína 62
Flavopunctelia 237
Folícolas 234
Folioso **231**, **444**

Foliotoide 266, 279

Fonsecaea **138**, 139

Forma especial **117**

Fosfolípidos 13, 47, 54, 59

Fotobionte 230

Fotorreceptores 62

Fragmoascospora **168**, 179

Fragmobasidio **75**, 77, **248**, 249, 252, 303, 304, 321, 325, 328, 329

Fructosa 46, 50

Fruticoso **231**, 232, **444**

Fumaginas **177**

Fumonisinas 217

Fungi **2**, 34, 87, 110, 111, 114, 120-123

Funículos 274

Fusarium 27, 29, 30, 31, 33, 35, 49, 55, 57, 93, 117, 123, 125, **127**, 128, 146, 160, 161, 195, 351, 433, **435**, 437

Fusiones de hifas **99**

G

Galactosamina 12, 403

Galerinoides 279

Gametangios **16**, **69**, 70, 77, 78, 102, 182, 183, 337, 347, 349, 351, 352, 376, 378, 383, 386, 392, 393, 463

Gametotalo 376-378, 463

Ganoderma 22, 23, 295, **296**

Ganodermataceae 253, **295**, 309

Gasteroide **76**, 250, **251**-253, 286, 448, 450

Gasteromycetes **252**, 255, 256, 286, 306, 308, 309, 445, 446, 448, 450

Gastroporium 294

Gauteriaceae 288

Geastraceae 75, **288**, 309

Geastrales 251, 254, **287**, 288

Geastrum 76, 250, **288**, 289, 309, 450, 451

Gemación 44, 61, 62, **84**, 85, 101, 121, 153-157, 168, 172-176, 187, 249, 302-304, 321, 323, 331, 438, 439

Gemación bipolar **85**, **175**, 176

Gemación múltiple 62, **85**, 187

Gemación multipolar **85**, 156, 174

Gemación simple **85**, 154, 438

Gemación unipolar **85**

Genómica comparativa **63**, **98**

Genómica estructural **98**

Genómica funcional **99**

Geolegnia 393

Georgefischeriales 251, 327

Geosiphon 356, 358, 360, **361**, 362

Geosiphonaceae 360, **361**

Geotrichum 59, **155**, 156, 159, 424, 433, 435, 437

Gibberella 57, 212, **217**

Gigaspora 358, **359**

Gigasporaceae **359**, 361

Gigasporoide **359**

Gilmaniella **138**, 140

Gimnotecio 72, **74**, 167, 182, **183**, 186, **188**, 442, 443

Glabro **447**

Gleba 76, **252**, 253, 263, 286, 288, 294, **451**

Glicerol 46, 55, 59, 458

Gliocladium 31, 57, **125**, **126**, 161, 212

Gliotoxina 57

Gloeocistidios 256, 296-299, 301

Gloeophyllaceae **291**

Gloeophyllales 251, 254, **291**

Gloeophyllum 22, 23, **291**

Gloiocephala 275, **276**

Glomeraceae **360**, 361

Glomerales **359**

Glomerella 212, 219

Glomerellaceae **219**

Glomeroide **358**-361

Glomeromycetes 114, **358**, 359

Glomeromycota 2, 24, 112-115, 118, 231, 346, 358-362, 457

Glomosporiaceae **328**

Glomus 358, **360**, 361

Glucano 4, 11, 12, 42, 54, 62, 153, 166, 171, 173, 364, 366

Glucógeno **43**, 46, 54, 55, 59, 375, 376

Glucosamina 11, 12, 321

Gomphaceae **289**, 309

Gomphales 251, 254, 287, **288**

Gomphidiaceae 283, 306

Gomphus **289**, 307

Gongronella **338**, 353

Grapa **193**, 249, 351, 352, 372

Grapas de conexión **249**

Graphiola 325

Graphium 219

Gregario **450**

Grex **400**

Griseofulvina 56, 57, 185

Grupo monofilético **110**

Grupo parafilético **110**

Grupo polifilético **110**

Guaiacil propanol 51

Guepinopsis 302

Gymnoascaceae 186, 240

Gymnopileae 256

Gymnopilus 256

Gymnopus **271**, 272, 281

Gyromitra 204, 205

H

Haematonectria 212, **217**

Hamatecio **72**, 179, 193, 212

Hansfordia 94

Haplo-diplóntico **100**

Haploide 4, 75, 78

Haploidización 94, 103

Haptofita 382

Harpellaceae 352

Harpellales 336, 351, **352**, 354

Haustorio **9**, 166, 193, 195, 304, 310, 320, 328, 350, 351, 386, 387, 390

Hebeloma 265

Helicobasidiales 251, 310

Helicobasidium 310, 324

Helicoconidio **93**, **94**, 121

Helicoidal 93, 121, 186

Helminthosporium 135, **139**, 140, 160

Helotiaceae 198, **202**

Helotiales 169, 196, **198**, 242

Helvella 204-206

Helvellaceae 203, **205**

Hemiangiocárpico **254**

Hemicelulosa 22, 23, 27, 46, 292, 302, 374

Hemiendofítico **196**

Hemiforma 315

Hemileia 312, 315, **319**, 320, 323, 324

Hemitrichia 405, **408**, 409

Herpomyces 195

Herpomycetaceae 192, **195**

Heterobasidio **248**

Heterobasidiomycetes **77**, 250, 252, 307, 309

Heterocariosis **4**, 94, 98, **100**, **166**

Heteroconta 382

Heterodúplex **102**, 103

Heterogametangio 342, 348

Heterogámica **70**, 78, 383

Heterogastridiales 251, 321

Heteroica **310**, 315-317

Heterolobosea 113, 115, 399

Heterómero **231**

Heterotálica 100

Heterotalismo bifactorial **249**

Heterotalismo bipolar **249**

Heterotalismo tetrapolar **249**

Heterotalismo unifactorial **249**

Heteroquistes 361

Hialino **121**

Hialoconidios **93**

Hidnaceo **250**

Hidnoide **76**, **250**, 252, 283, 288, 295, 298, **448**

Hidroxiprolina 4, 383

Hidroxitriptamina 280

Hifa **8**

Hifas arboriformes **253**

Hifa ascógena 70, 173

Hifas de unión **253**, 291, 297

Hifa en cuerno de venado 8

Hifa en espiral 8

Hifa en raqueta 8

Hifa esporífera 359

Hifas esqueléticas **253**, 254, 291, 292, 295, 296, 298, 299, 301

Hifas esqueleto-ligativas **253**, 297

Hifas generativas **253**, 254

Hifas laticíferas 299, 301

Hifas ligativas **253**

Hifa tricógina **70**, 193, 194

Hifoide 208, 347

Hifomycetes 32-34, **87**, 89, 121-**123**, 146, 158, 208

Hifopodio **166**

Hifopodio capitado **166**

Hifopodio mucronado **166**

Himenio **73**, 76

Himenocistidios 252

Himenóforo 76, 250, 252-254, 446, **448**

Himenóforo angiocárpico **254**

Himenóforo gimnocárpico **254**

Himenóforo hemiangiocárpico **254**

Himenomycetes 252

Hiperplasia 315, 369, 370, 412

Hiperqueratosis 370

Hipertrofia 315, 412

Hipogeo **164**

Hipógino **79**, 80, **376**

Hipotalo **405**, 406, 408

Hipotriquio 271

Hirsutella 216

Histerotecio **179**

Histoplasma 29, 48, 61, 65, 93, 123, 132, 133, 146, **186**, **187**

Histoplasmosis 29, 186

HML 101

HMR 101

Hohenbuehelia 255, **277**

Holdfast **193**, **351**

Holoártrico **89**, **90**

Holobasidio **75**, 76, **248**, 250, 252

Holoblástico **89**, **90**, 93, 94, 195, 224

Holocárpico **68**, 364, 369, 371, 378

Holometabasidios 302, 303

Holomorfo **68**, **122**

Holotálico **89**

Holotipo **116**, 117

Homobasidiomycetes **76**, 231, 250, 252, 254, 255, 307

Homología **107**, 108

Homómeros **231**

Homoplasia **107**, 108, 109, 167, 283

Homotálico **69**, 77, 78, **100**, 101

Homotalismo secundario **78**, 222, 223

Hongos **2**; hongos **2**

Hongos anamórficos 2, 33, **120**, **121**, 122, **123**

Hongos conidiales 2, 9, 33, 87, 121, 136, 159, 198, 231

Hongos mitospóricos 93, 94, 122, 182, 433

Hormogonios **361**

Hormonema 178

Humicola 34, 138, **139**, 140, 221

Humícola 269, 272, 290, 291

Hydnaceae 289, **291**

Hydnangiaceae 256, **268**, 280

Hydnangium 268, **269**

Hydnotrya 204, 205

Hydnum 76, 250, 289, **291**

Hydropoide 256

Hygroaster **269**, 306

Hygrocybe 8, 255, 269, **270**, 306

Hygrophoraceae 255, 256, **269**, 270, 306

Hygrophoroide **255**

Hygrophorus 255

Hymenochaetaceae **292**, 309

Hymenochaetales 251, 254, **292**, 308

Hymenogaster 270, **271**

Hymenogastraceae 256, **270**

Hymenomycetes **252**, 301, 303, 306, 309

Hymenostilbe 216

Hyperdermium 214, 244

Hyphochytriaceae **394**

Hyphochytriales 115, 383, **394**

Hyphochytriomycetes 115, 382, 383, 394

Hyphochytriomycota 12, 112, 113, 115, 382, 383, **394**, 396

Hyphochytrium 86, 394

Hyphodontia 293

Hypholoma 280

Hypocrea 212, **216**

Hypocreaceae 213, **216**, 244

Hypocreales 132, 161, 169, **212**, 213, 244

Hypocrella 213

Hypocreomycetidae 169, 211, **212**, 219

Hypogymnia 237

Hypomyces 212, 216

Hypotrachyna 237

Hypoxylon 224, 226

Hysterangiales 169, 251, 287, 288

I

Idiomorfo **100**, 167, 249

Ileodictyon 293

Inamiloide 452

Incompatibilidad heterocariótica **166**

Incompatibilidad vegetativa 44, **166**, 223

Infundibuliforme **446**

Inmunorreguladores 146

Inocybaceae 256

Inocybe 256

Inonotus 292

Interbiótico **364**-366

Isaria **131**, 132, 159

Isidio **233**, 238

Isogametangio **69**

Isogametos **69**, 366, 377, 378

Isotipo **116**

Itersonilia 302, **303**, 306

Ixocutis 270, 272, 278, 279, 280, 283

Ixotricodermio 263, 264, 283, 284, 287

K

Kickxellaceae **351**

Kickxellales 336, **351**

Kickxellomycotina 12, 114, 115, 336, **351**

Kloeckera 85

Kluyveromyces 174, **175**, 242

Kretzschmaria 224, **226**

L

Laboulbenia 192-**194**, 195, 240, 244

Laboulbeniaceae 192, **194**

Laboulbeniales 169, **192**, 195, 240, 245

Laboulbeniomycetes 169, 170, 176, **192**, 195, 240, 245

Labridella 149

Labyrinthista 382

Labyrinthulales 115, 383

Labyrinthulomycetes 115, 382, 383

Labyrinthulomycota 2, 112, 113, 115, 382, 383

Laccaria 268, **269**

Lachnellaceae 256

Lactarius 24, 254, 281, 299, **300**

Laetiporus 295

Lagenidium 391, **392**, 460, 461

Lagenismatales 115, 383

Lamela 76, 252, 253, 277, 448, 449, **496**

Lamproderma 410, **411**

Lasiodiplodia 148

Lasiosphaeriaceae 221

Lecanicillium 30, **129**, 146, 161, 212, 216, 433

Lecanora **236**

Lecanoraceae 235, **236**

Lecanorales 169, 234, **235**

Lecanoromycetes 169, 170, 176, **234**, 239, 243

Lecanoromycetidae 169, 234, **235**

Leccinum 76, 250, 283, **284**, 307

Lectotipo **116**, 117

Legeriomycetaceae **352**

Lentariaceae 289

Lentinellaceae 298

Lentinula 22, 23, 250

Lentinus 294, 295, **297**, 307

Leotiomyceta 170

Leotiomycetes 169, 170, 176, **196**, 245

Lepiota 26, 76, 111, 250, 256, 258, **260**, 261, 306

Lepioteae 256

Lepiotoide 264

Lepista 76, **281**, 282

Leproso **231**, 443, **444**

Leptolegnia 393, 395

Leptolegniaceae **393**, 395

Leptomitaceae **386**

Leptomitales 32, 115, 383, **385**

Leptonia 267, **268**

Leptosphaeria 180

Leptosphaerulina **181**, 440, 443

Leucocoprineae 256

Leucocoprinus 258, **261**, 262

Leucosporidiaceae **321**

Leucosporidiales 251, **321**, 324

Leucosporidiella **321**, 324

Levadura **3**, 12, 15, 16, 27, 34, 42-45, 48, 50, 52, 55, 57, 61, 62, 84, 85, 100, 101, 104, 123, **153**, 157, 158, 165,166, 168, 170, 172, 173, 176, 185-187, 249, 250, 302, 310, 325, 327, 329, 331, 424, 426, 438-440

Leveillula 196-198

Lewia 133, **180**

Licea 407, 416

Liceaceae **407**

Liceales 115, 399, 404-**407**

Liceiida 115

Lichinaceae 239

Lichinales 169, **239**

Lichinomycetes 169, 170, 176, 234, 239

Lichtheimia 337, 339, 354

Lichtheimiaceae 339, 340, 354

Lignina 22, 23, 31, 46, 50, **51**, 292, 294, 295, 302, 428

Limacella **264**

Limnoperdonaceae 255

Liquen **22**, 23, **230**, 443, 444

Listerellaceae 407

Lobaria 23, 232, **238**

Lobariaceae 237, **238**

Lobópodos 400

Lobulomyces 368

Lobulomycetaceae 368

Loculoascomycetes 37, 74, 176, 240

Lovastatina 56, 184

Lycogala 405, **408**, 416

Lycoperdaceae 75, 249, 256

Lycoperdon 76, 250, 254, 258, **262**, 450, **451**

Lyophyllaceae 256

Lyophyllum 256

Lysuraceae 294

M

Macrocíclica 314-317

Macroconidio **93**, 190, 495

Macrolepiota 258, 260, **263**

Macroliquen **231**, **244**

Macronematoso **89**

Macroquiste 400-402

Magnaporthaceae **228**

Magnaporthe 58, 212, **230**

Malassezia 27, 36, 65, 85, 123, 329, **330**-333

Malasseziales 251, **329**

Malbranchea **129**-131, 191

Malformación 315

Manano 4, **11**, 12, 54, 153, 166, 171, 173, 249

Manitol 46, 54, 55, 59, 230

Manosa 11, 12, 46, 171, 322, 325

Marasmiaceae 256, **271**, 272, 280, 281

Marasmioide 255, 271, 273

Marasmius 271, 272, 306

Margen **447**-449

Marssonina 198, 199

Mastigonemas 86, **384**

Mating type 69, 81, **100**, 174, 306, 337, 396, 416

Médula **7**, **231**, 444

Meiosporangios 77, 376, 377, 463

Melampsora 311, 314, **316**

Melampsoraceae **316**

Melampsorella 315

Melanina 7, 8, **12**, 56, 58

Melanoleuca 255

Melanosporales 169, 212

Merosporangio **86**, 87, 337, 345, 346, 350, 351, 455

Meruliaceae 295, **296**

Merulioide 283

Mesoconidio 127

Mesófilo 34, 48, 49, 132, 172, 313, 319, 385

Mesoperidio 288, 451

Metabasidio **75**, 77, **248**, 303-305, 310, 326

Metacordyceps 130, 213, 214

Metarhizium 28-30, 123, **130**, 131, 146, 159, 212-214, 433, **435**, 437

Metavelangiocárpico **254**

Métula **184**, 185, 435, **441**, 442

Metuloide 266, 277, 278, 297

Micelio estéril **123**, 146, 148

Micenoide 265, 266, 268, 273, 279, 280

Micetismo **29**, 264

Micetoma 29, 180

Micobionte **23**, 24, 56, 230, 231, 233

Micolaminarina 54, 55, **383**

Micorriza arbuscular 35, **356**, **357**, 457, 459

Micorriza ectotrófica 249

Micosis **29**, 135, 137, 138, 143, 153, 175, 178, 180, 185-187, 191, 192, 212, 217, 218, 220, 221, 339, 347, 348, 421

Micotoxina 29, 138, 141, 145, 182, 184, 212, 217

Microascaceaea **218**

Microascales 169, 212, **218**, 221

Microascus 218

Microbotryaceae **322**

Microbotryales 251, 321, **322**, 325

Microbotryomycetes 251, 310, **321**

Microbotryum **322**, 325

Microcíclica 314, 315

Microconidio **93**, 190, 223

Microcyclus 177

Microesclerocio 147, 433, 434

Microforma 315

Microliquen **231**, **444**

Micromucor 346

Micronematoso **89**

Microquiste 400, **401**

Microsporidia 113, 114

Microsporum 8, 123, 188, **189**, 190

Microstroma 325

Microstromatales 251, 327

Mikronegeria 311, 312

Mildeo polvoso 75, 196, 197

Mildeo velloso 387, 388

Minimedusa 148

Mitosporangios **376**

Mitosporas **86**

Mitospóricos 2, 9, 33, 93, 94, **120**-123, 182, 433

Mixamebas 400, **403**

Mixia 310

Mixiales 251

Mixomycetes 399, 402-412

Mixogastroide 405, **406**, 407

Moho 3, 32, 34, 84, 87, 61, 112, 113, 200, 222, 388, 426

Mohos acuáticos **32**, **392**, 394

Mohos mucilaginosos 3, 31, 112, 113, 398, **399**-401

Monascaceae 183

Monilia 199, 200, 435

Monilinia 199, **200**

Monilioide 301

Monoblepharidaceae **372**

Monoblepharidales 367, **372**

Monoblepharidomycetes 114, 367, **372**

Monoblepharis 366, 372, 373

Monocéntrico **364**-368, 371, 374, 376, 392, 394, 461

Monoclino **79**, 80

Monofiálide 124, 127, 435

Monoico 192-194

Monomítico **254**

Monovelangiocárpico **254**

Monoverticilado 184, 442

Morchella **206**, 207

Morchellaceae 203, **206**

Morganella 76, 250, 254

Mortierella 346, **347**, 454, 455, 457

Mortierellaceae 346, **347**

Mortierellales 336, 337, **346**

Mucor 12, 31, 33, 34, 48, 55, 59-61, 77, 86, 337, **339**, 340, 342, 344, 424, 430, 431, 454-456

Mucoraceae 338, **339**, 341

Mucorales 4, 31, 42, 69, 336, **337**, 346, 350, 351, 353, 354, 455

Mucormicosis 29, 337, 339, 340, 341, 344, 345

Mucoromycotina 12, 21, 41, 47, 113-115, **336**, 454-457

Muriforme **93**, **121**, 178

Murograma 358

Muscardina **130**

Mycena **273**, 307

Mycenaceae 256, **273**, 280

Mycenastraceae 256

Mycetozoa 115, 399, 416

Mycocaliomycetidae 182

Mycocladiaceae 336, 338, 339, 354

Mycocladus 337, 339, 340, 354

Mycosphaerella **177**, 178

Mycosphaerellaceae **177**

Mycosyringaceae 328

Mycrobotriales 310

Myriangiales 169, 177, **179**

Myriostoma **288**

Myxacium 266

Myxogastria 399, 401

Myxomycetes 115, **399**, **401**

Myxomycota 2, 36, 112, 115, **399**, 404, 406

Myzocytiopsidales 115, 383

N

N-acetilglucosamina 11, 42, 51, 401

Naohideales 251

Naptopiranos 233

Nattrassia 120

Naucoria 265

Naucorioides 269, 280

Nectriaceae **217**

Neocallimastigaceae **374**

Neocallimastigales 367, **374**

Neocallimastigomycetes 114, 367, **373**

Neocallimastigomycota 2, 27, 50, 86, 114, 115, 364, 367, **373**

Neocallimastix 374, 380

Neocordyceps 212

Neofusicoccum 120, 148

Neohygrophorus **255**

Neolentinus 291

Neosartorya 183, 184

Neoscytalidium 120, **140**, 141

Neotipo **116**, 117

Neotyphodium 40, 213

Neurospora 10, 12, 49, 52, 55, 57, 59, 64-66, 102, 127, 165, **222**, 223, 241, 242

Nidularia **274**

Nidulariaceae 256, **274**

Niessliaceae 213

Nigrospora 60, 90, **140**, 141, 433, 436

Nivalenol 217

No-disyunción **103**

Nodulisporium 224-226, 228

Nolanea 256

Nomenclatura 68, **110**, 111, 116, 121, 122, 314

Nomuraea 214

Nowakowskiella **368**, 380

Nuclear cap **364**, 375, 376

O

Ocratoxina 56, 184

Ocrofita 382

Oedocephalum 208

Oidiodendron 94

Oidiopsis 197, 198

Oidium 197, 198

Olpidiopsidales 115, 383

Olpidium 113, 364, **371**, 372, 379, 461, **462**

Omphalina 231, **281**

Omphalotaceae 256

Onicomicosis 120, 132, 153, 217

Onygenaceae 186, **191**, 240

Onygenales 169, 182, **186**, 187, 191, 240, 241

Oogoniol **384**

Oomycetes 41, 42, 64, 104, 115, 382, **383**-385, 388, 395, 396

Oomycetoideae 212

Oomycota 2-4, 12, 14-16, 27, 28, 32, 42, 46, 47, 50, 55, 56, 69, 78, 80, 86, 112, 113, 115, 382, **383**, 384, 386, 396, 459, **460**, 461

Ooplasma **78**

Ooplasto **78**, 79, 393

Oosfera **78**, 79, 373, **383**, 384, 387, 393, 432, 460

Oospora 20, 58, **69**, **78**, 79, 80, 373, 384-389, 391-393, 432

Oospora aplerótica **79**, 80, 390

Oospora plerótica **79**, 80, 390, 393

Operculado 176, 203-211, 233, 314, **366**-368

Opérculo 71, **168**, 203-205, 207, 314, 368, 369

Ophiocordyceps 28, 212, 216

Ophiocordycipitaceae 213, **216**

Ophiostoma 220, **221**, 240

Ophiostomataceae **220**

Ophiostomatales 169, 219, **220**

Opsisforma 315

Oropogon 237

Orpinomyces 374

Ostiolo **73**, 88, 148, 152, 177, 180, 181, 196, 211, 217-219, 221, 222, 224-228, 233, 237, 252, 286, 288, 313, 451

Ostropales 169, **235**

Ostropomycetidae 169, **234**

Oudemansiella 275, **276**, 277, 306

Ovulariopsis 197

P

Pachnocybales 251, 310

Pacisporaceae **359**

Paecilomyces 34, 35, 93, **131**, 132, 160, 161, 183, 184, 435

Panaeolaceae 256

Panaeoleae 256

Panaeolina 256, 265

Panaeolus 31, 256, **265**, 266

Pannaria 233

Papulaspora 148, 443

Paracapilicio 288

Paracercospora 177

Paracoccidioides 61, 85, 123, 146, **187**, 240, 243

Paracoccidioidomicosis 29, **187**

Paráfisis **72**-74, 301, 312-314, 443

Paraglomeraceae **358**

Paraglomerales **358**, 359

Paralelismo **110**

Parasexualidad 4, 68, **94**, 98, 103

Parasola 260

Paratipo **116**

Paravelangiocárpico **254**

Parentesoma **10**, 156, **249**, 254, 302-305

Parmeliaceae 235, **237**

Parmotrema 237

Parsimonia **108**, 109

Partículas gamma 365, **376**

Patulina 57, 184

Pedicelado 70, 124, 194, 288, 454

Pedicelo 210, 219, 252, 258, 288, 314, 316, 451

Pegs **297**

Peltigera **239**

Peltigeraceae 237, **238**

Peltigerales 169, 235, **237**

Peltigerineae 237

Peltula 239

Peltulaceae **239**

Penicilina 57, 104, 185, 423

Penicilliopsis 183

Penicillium 22, 28, 29, 31-34, 49, 52, 57, 58, 93, 94, 183, **184**-186, 241, 243, 435, 437, 440-443

Peptinas 46

Percolozoa 115, 399

Percurrente **90**, 92, 122

Perichaena **408**

Peridermio **314**, 316

Peridio 72, **73**, 196, 204, 205, 233, 252, 313, 314, 316, 404

Peridiolo **274**, 288, 451

Perífisis **72**, 73, 313

Periplasma **78**, 386, 387, 390

Peristoma **451**

Peritecio 7, 62, 72, **73**, 74, 167, 176, 233, 234, 443

Peronospora 27, 387, **388**, 395

Peronosporaceae **387**, 388

Peronosporales 115, 383, 385, **386**, 396

Peronosporomycetes 81, 95, 382, 395

Pertusariales 169, 235

Pestalotia **149**

Pestalotiopsis 26, 148, **149**, **151**, 160-162

Peziza **208**, 241

Pezizaceae 203, **207**, 241

Pezizales 169, **202**, 208, 241-243

Pezizomycetes 169, 176, 202, 208, 241

Pezizomycotina 114, 169, 170, **176**, 182, 202, 243, 244

Phaeosphaeria 180

Phaeosphaeriaceae **180**

Phallaceae 75, 249, **294**

Phallales 251, 254, 287, 288, **293**, 452

Phallomycetidae 251, 254, **287**, 288, 307

Phallus 27, 293, **294**, 450, 451

Phanerochaete 32, 51, 65

Phaneromyces 235

Phellinus **292**

Phelloriniaceae 256

Phialophora 22, 23, 138, **140**, 142, 435, 437

Phillipsia **209**, 210

Phlebia **296**

Phlegmacium 266

Pholiota **280**

Phoma 33, 148, **152**, 180, 434, 437

Phomopsis 148, 220

Phragmidiaceae **316**

Phragmidium 311, 316, 317

Phycomyces **62**, 65, 77, 78, **343**, 353, 430-432, 454

Phycomycetaceae 338, **342**

Phylacia 224, **226**, 227, 243

Phyllachorales 219

Phyllactinia 196

Phyllobaeis 235

Phylloporus 283, **285**

Physalacriaceae 256, **274**, 280

Physaraceae 409, **410**

Physarales 115, 399, 404, 406, **409**

Physariida 115

Physarum 113, 404, **410**, 416, 463, 464

Physodermataceae 375

Phytomyxea 115, **412**

Phytophthora 27, 28, 79, 384, 386-**388**, 389, 390, 395, 396, 460, 461

Pichia **175**, 240, 242

Pichiaceae 173, **175**

Picnidio 87-**89**, 120, 148, 152, 434

Piedraia 177

Piedraiaceae **177**

Pileipelis **256**

Píleo 53, 202, **252**, 445-449

Pileoestipitado 255, 256

Pilobolaceae 338, **343**, 354

Pilobolus 60, 343, 344, 454-456

Piptocephalidaceae **350**

Piromyces 374

Pithomyces **141**, 142, 181

Pitiosis 391

Pityrosporum 330

Planogametos 3, **69**, 371, 375

Plasmodio 3, 399, 402, **403**-406, 412, 463, 464

Plasmodio cistógeno **412**

Plasmodio esporangiógeno **412**, 413, 415

Plasmodio esporogénico **412**, 413, 415

Plasmodio primario **412**

Plasmodiocarpo **405**, 406

Plasmodiophora 113, **413**, 414-416, 463, 464

Plasmodiophoraceae **412**

Plasmodiophorales 115, 399, **412**, 415

Plasmodiophorida 115, 399, **412**

Plasmodiophoromycetes 115, 399, **412**

Plasmodiophoromycota 2, 4, 112, 115, 399, **412**, 413, 416, 464

Plasmogamia **69**, 70, 76, 77, 94, 103, 164, 166, 366, 403

Plasmopara **387**, 388

Platygloeales 251, 310

Plectania **211**, 243

Plecténquima 8, **9**, 167, 254

Plectomycetes **182**, 241

Plectospira 393

Pleochaeta 196

Pleomorfismo **120**-122

Pleospora 180, **181**

Pleosporaceae **180**

Pleosporales 169, 179, **180**

Pleosporomycetidae 169, 176, **179**

Plerótica **79**, 80, 393

Plesiomorfia **110**

Pleurocistidios 258-274, 278-280, 282-284

Pleurotaceae 255, 256, **276**, 309

Pleurotus 22, 23, 249, 255, **277**, 278

Plicaturopsidoide **255**

Plicaturopsis 255

Pluteaceae 255, 256, 263, **278**

Pluteus 255, **278**, 309

Pneumocystidaceae **170**

Pneumocystidales 169, **170**

Pneumocystidomycetes 169, **170**

Pneumocystis **170**, 171, 241

Pochonia 214

Podecio **236**

Podoscypha **296**

Podoserpula 255

Podosphaera 197, 198

Policéntrico **364**-368, 374, 394

Polifiálide **127**, 435

Polymyxa 413-**415**, 416

Polyporaceae 295, **297**, 306, 308

Polyporales 252-254, **294**, 295, 308, 446, 451

Polyporellus 297

Polyporoletus 298

Polyporus 22, 23, 250, 294, 295, **297**, 308

Polyschema 89

Polysphondylium 400, 401, 416

Porógeno/a **93**, 133, 135, 137, 139, 436

Poroide **76**, **250**, 252, 448

Poronia 224, **226**, 227, 242

Probasidio **74**, 77, **248**, 250, 310, 326

Progamentangio 69, 77, **337**

Prohormona **337**

Proliferante **90**

Proliferativo/a **90**, 144

Promicelio 77, 310, **326**, 327

Propágulos 4, 8, 10-12, **20**, 29, 31, 33, 43, 58-60, 69, 84, 86, 122, 158, 178, 233, 237, 427, 428, 431, 457

Prosénquima **9**, 167, 254, 426

Prosoro 369, **370**

Protista 112, 113, **398**, 417

Protoctista 398, 417

Protophallaceae 294

Protoplasmodio **404**, 406, 407

Protoplastos **104**, 347-349, 412

Protostelea 115, 399, **411**

Protosteliaceae 411

Protosteliales 115, 399, **411**
Protostélido 399
Protosteliomycetes 115, 399, 404, **411**
Prototecio **183**
Prototunicado **71**, 168
Protozoa 2, 3, 4, 34, 112, 113, 115, 116, 336, **398**, 399, 416, 417
Protozoos 14, 27, 30, 403, 402
Psathyrella 278, **279**, 309
Psathyrellaceae 256, 260, **278**
Pseudallescheria 143, 212, 218, 219
Pseudocercospora 177, 178
Pseudofungi 382
Pseudoidium 197, 198
Pseudonectria 217
Pseudoperonospora 388
Psilocibina 29, 57, 256, 280
Psilocina 280
Psilocybe 29, 31, 57, 250, **280**, 281
Psychrophila 48
Pticotecio **204**, 205, 208, 210
Pucciniaceae **316**
Puccinia 27, 311, 312, 314-**317**, 318
Pucciniales 251, **310**, 319
Pucciniomycetes 251, **310**
Pucciniomycotina 74, 77, 114, 250, 251, **310**, 322, 323, 325
Pudrición **22**, **23**, **27**, 51, 147, 180, 185, 191, 200, 201, 217, 221, 225-228, 283, 291, 292, 295-302, 340, 341, 390, 391, 394
Pudrición yesosa **191**
Pulcherricium 76, 250
Pústula 132, 203, 204, 208, 327, 385, 454
Pycnoporus 76, 250, **297**, 298, 309
Pyrenochaeta 148
Pyrenomycetes 37, **211**, 244
Pyrenophora 180, **181**
Pyrenulales 169, 234
Pyronemataceae 203, **208**
Pythiaceae 387, **390**
Pythiales 115, 383, 385, **390**
Pythium 28, 79, 86, 384, 385, 388, **391**, 392, 396, 460, 461
Pyxidiophora 192, **195**, 196, 240
Pyxidiophoraceae **195**
Pyxidiophorales 169, 192, **195**

Q

Queilocistidios 258-280, 282-286, 297
Quemazón 153, 214
Queratitis micótica 130, 153
Quiasmata 102
Quiste de reposo 412
Quitina 4, **11**, 12, 14, 42, 49, **51**, 54, 56, 62, 107, 153, 166, 171, 173, 194, 249, 337, 338, 361, 364, 366, 368, 378, 386, 394, 413, 428
Quitosán 4, **11**, **12**, 54, 337

R

Radiomyces 344, 353
Radiomycetaceae 338, **344**, 353
Radulospora **122**
Ramalina **237**
Ramalinaceae 235, **237**
Ramaria 250, 452
Ramarioide 289
Ramularia 177
Raza **117**
Reacción cigotrófica **77**
Reacción telemórfica **77**
Reacción tigmotrófica **77**
Receptáculo **193**-195, 252, 294, 451
Recombinación mitótica 98, **103**
Regiocrella 213, 240
Reproducción oogámica **366**
Resupinado **76**, 235, **250**, 252, 447
Retrogresiva **90**, 91, 434
Rexolisis **89**, 130
Rhinocladiella 138, 139, **142**
Rhipidiales 32, 115, 383
Rhizidiomyces 394, **395**
Rhizidiomycetaceae 394
Rhizocarpaceae 234
Rhizocarpon 234
Rhizoctonia 7, 24, 30, **147**, 433, 434, 437
Rhizomucor 337, 339, **340**, 353
Rhizoninas 340
Rhizophlyctidales 367, 380
Rhizophlyctis 367
Rhizophydiales 367, 370, 380
Rhizopus 33, 34, 64, 77, 78, 86, 337, 339-**341**, 354, 433, 454-456
Rhizoxinas 340
Rhodocollybia 281
Rhodosporidium 156, 323
Rhodotorula 35, 52, 66, 77, 155, **156**, 157, 159, 321, 323, 424
Rimelia 237
Rizoidal 222, 364
Rizoide 86, 347, 366, 450, 455
Rizomicelio 366, 368
Rizomorfo **6**, 23, 24, 53, 264, 269, 271, 275, 287, 288, 299, 449, 450, 452
Rizosfera **31**, 124, 139, 153, 183
Rogersiomyces 323
Rohr **412**
Rosellinia 224, **227**, 228, 242
Rostelio **314**
Rostraureum 219
Roya 4, 27, 74, 77, 249, 250, **310**, 312-316, 317, 319, 323, 325, 326, 385, 453
Roya blanca **385**
Rozella 113, 114, **378**, 379
Rumposoma **368**, 372-374
Russula 24, 249, 254, 281, 299, **300**
Russulaceae 298, **299**, 300
Russulales 251, 252, 254, **298**, 300, 308

S

Saccharomyces 27, 35, 44, 50, 52, 55, 63, 66, 72, 85, 100, 101, 104, 165, 167, 174, 241, 245, 424, 438
Saccharomyceta 170
Saccharomycetaceae 173, 174, 175
Saccharomycetales 169, **173**, 244
Saccharomycetes 169, **173**
Saccharomycodaceae 173, **175**
Saccharomycodes 175, **176**, 243, 244
Saccharomycotina 114, 169, 170, **173**, 175
Sacciforme 177, 179, 188, 204, 205, **450**
Saccobolus **203**, 204
Sáculo esporífero **359**, 360
Saksenaea 337, **344**, 353, 354
Saksenaeaceae 344
Salilagenidiales 115, 383
Saprolegnia 28, 32, 86, **393**, 396, 460, 461
Saprolegniaceae 36, 64, 81, 351, **393**-396
Saprolegniales 32, 47, 115, 383-385, **392**, 396
Saprótrofo 4, **22**, 32, 33, 61, 62, 454, 455
Sarcocyphaceae 203
Sarcodon 76, 250
Sarcogyne 234
Sarcohifa **253**
Sarcomítico **254**
Sarcosomataceae 203, **211**, 243
Sarna **28**, 181, 415, 416
Scedosporium **142**, 143, 218
Scepedonium **132**, 133
Schizophyllaceae 256, **279**
Schizophyllum 12, 18, 22, 23, 66, 249, **279**, 308
Schizoporaceae 292, **293**
Schizosaccharomyces 44, 72, 84, 95, 165, **171**, 242, 243, 432, 433
Schizosaccharomycetaceae **171**
Schizosaccharomycetales 169, **171**
Schizosaccharomycetes 169-**171**
Sclerotiniaceae **198**, 199, 240, 245
Sclerotinia 6, 7, **148**, 198-**200**, 201, 434, 437
Sclerotium 7, 30, **147**, 148, 199, 255, 434, 437

Scopulariopsis 27, 93, **132**, 133, 218, 433, 434, 437

Scytalidium 140

Sebacina **301**, 306

Sebacinaceae **301**

Sebacinales 251, 254, **301**, 309

Secotioide **76**, **250**, 252, 279

Segregación aberrante **102**, 103

Semihipogeo 207, 208, 269

Semimacronematoso **89**

Sepedonium 216

Septo doliporo **10**, 248, **249**, 302, 303, 310

Septo en polea 249

Septobasidiales 251, 310

Septobasidium 310

Septofusidium 217

Septoria 177

Sésil **60**, 70, 124, 198, 405

Sesquiterpenos 54, 57

Setas 34, 89, 149, 150, 177, 180, 181, 203, 213, 218, 219, 221, 222, **250**, 255, 283, **292**, 307, 451

Seudocapilicio **405**, 407, 408

Seudocifela **237**, 238

Seudocolumela 252, 263, 288, **405**, 451

Seudoestípite 258, 277, 293

Seudoetalio **405**, 406, 408, 410

Seudofiálide 351, 352

Seudohifa 153, 155, 302

Seudohomotalismo 223

Seudomicelio 153, 154, 156, 158, 173-176, 303, 321, 439, 424

Seudoparáfisis **72**, 74, 177, 179-181

Seudoparénquima 6, **9**, 72, 74, 89, 167, 181, 183, 218, 254, 426

Seudoperidio 233

Seudoplasmodio 309, **400**-402

Seudópodos 373, 399, 400, 411

Seudotecio **176**, 443

Simbiosoma **361**

Simplesiomorfia **110**

Simpodial **90**, 92, 93, 345, 388, 393, 436

Simpodio 124

Sinanamorfo **120**

Sinapil 51

Sinapomorfias **108**

Sinema 88, **89**, 121, 123, 433, 434

Sintipo **116**

Sirenina **376**

Siringil propanol 51

Sistemática filogenética **106**-**108**, 112

Sistotrema **302**, 307

Sistotremataceae **301**

Smittium 27, 352-354

Somatogamia 166, **366**, 368, 369

Soralios **233**, 237

Sordaria 7, 31, 60, 62, 73, **74**, 102, 167, 222, **233**, 224, 432, 440, 441, 443

Sordariaceae 221, **222**

Sordariales 169, 219, **221**

Sordariomycetes 169, 170, 176, 182, **211**, 219, 224, 228, 245

Sordariomycetidae 169, 211, **219**

Soredio **231**, 236, 237, 238

Soro esporangial 369

Sorocarpo 399-402, 464

Sorochytriaceae 375

Sphacelia 213

Sphacelotheca **322**, 324, 325

Sphaerostilbella 126, 216

Sphaerotheca 197, 198

Sphaerulina 177

Spiculogloeales 251

Spilocaea 181

Spinellus 343

Spizellomyces 364

Spizellomycetales 367

Spongospora 413-**415**, 416

Sporidiobolaceae **322**

Sporidiobolales 251, 321, **322**, 324

Sporidiobolus 323

Sporobolomyces 85, **156**, 157, 159, 323

Sporobolomycetales 153

Sporothrix 61, **143**, 144, 212, 220, 221, 228

Stachybotrys 143, 145, 435, 437

Stemoniida 115

Stemonitales 115, 399, 404, 406, **410**

Stemonitidaceae **410**

Stemonitis 402, 410, **411**

Stemphylium **144**, 145, 180

Stephanoma 216

Stereaceae 298, **300**

Stereum 300, **301**, 309

Sticta **238**

Straminipila 2-4, 34, 86, 112, 113, **115**, 169, 368, **382**, 383, 398, 412

Strobilomyces 283, **285**

Strophariaceae 256, 270, **279**, 308

Subhipotálico **406**

Subículo 213, 227, 287, 288, 293, 299, 301

Subsésil 205

Subulada 126, 299

Suillaceae 283, **286**, 306

Suillus 286, **287**

Sulcado 264, 271, 273, 278, 279, 447

Syncephalastraceae 338, **345**

Syncephalastrum 86, **345**, 354, 433, 454-456

Syncephalis **351**, 353, 356, 454

Synchytriaceae 368, **369**

Synchytrium 34, 366, **369**, 370, 379, 380

Synglíocladium 216

Syzygites 78

T

Talaromyces **183**-185, 243, 432, 440, 442, 443

Tálico **89**, 90, 93, 94

Talospora **121**

Taphrina **172**, 173, 242

Taphrinaceae **172**

Taphrinales 169, 171, **172**, 243

Taphrinomyceta **170**

Taphrinomycetes 169-**171**

Taphrinomycotina 114, 169, **170**

Taxa **110**, 111

Taxol 149, 161

Taxón **110**, 111, 116-118

Taxonomía 2, **110**,159, 380

Telamonia 266

Telemorfosis **69**

Teleomorfo 32, **68**, 110, 120-122, 153, 158

Teliomycetes 310

Telios **310**, 312, **313**, 316, 317, 319, 454

Teliospora 20, 58, 77, 250, **310**, 312, **313**, 314, **326**, 325, 432, 454

Teloschistaceae 234

Teloschistales 169, 234

Teloschistes **233**

Termitomyces 256

Termófilo **34**, 48, 49

Terpeno 54, 56, **57**

Terrícola **234**, 235, 450

Terverticilado 42, **184**

Tetrapolar 69, **100**, **249**, 303

Tetrapyrgos 272

Thamnidiaceae 341, 353

Thamnidium 34, 86, 339, **341**, 342, 353, 454, 455, 457

Thamnomyces 224, **228**, 229

Thanatophorus 147

Thaxteriola 195

Thecaphora **328**

Thelebolales 169, 196

Thelephorales 251

Thermoascus 183, 184

Thermomyces 48, 64

Thielaviopsis **145**, 146, 218, 243

Thraustotheca 393, 460, **461**

Thraustrochytriales 115, 383

Tilletia **327**

Tilletiaceae **327**

Tilletiales 251, **327**

Tipo de apareamiento **69**, **100**, 101, 167, 174, 223, 312, 337, 390, 401

Tolypocladium 57, 146, 216

Torque **172**

Torrubiela 213

Torulopsis 48

Trabécula 252, 451

Trama **252**, 443, 444

Trama himeniífera 256

Trama himenoforal 262-287, 300

Trametes 76, 250, 297, **298**

Transformación **103**, 104, 173, 403, 405

Trebouxia 231, 234

Trechisporales 251, 254, **301**

Trehalosa 54, 55, 59

Tremella 77, **304**, 305

Tremellaceae 303, **304**

Tremellales 155, 251, 302, **303**, 306, 323, 445, 446, 448

Tremellomycetes 250, 251, **302**

Trentepolioides 234

Trichia 405, **408**, 409

Trichiaceae **408**

Trichiales 115, 399, 406, **408**

Trichiida 115, 399

Trichocladium 33, 34, 221

Trichocomaceae **183**, 184

Trichoderma 28, 30, 31, 33, 37, 57, 93, **132**, 134, 146, 161, 212, 216, 244, 433, 435, 437

Tricholoma 209, 255, 281, **282**, 308

Tricholomataceae 255, 256, 269, 270, 272, **280**, 306, 309, 343

Tricholomatales 255

Tricholomatoide 255, 256

Tricholomopsis 255

Trichomycetes **336**, 352-354

Trichosporon **156**, 157, 160

Trichurus 219

Tricodermio 267, 269, 272, 274, 278, 279, 281, 284-286

Tricógina **70**, 193, 194, 233

Tricolomatoide 266-268, 269, 276, 279-282

Tricoma 361, 394

Tricoteceno 29, **57**, 212, 217

Trimítico **254**, 291, 292, 294, 295, 297, 298, 300

Trofocistos **342**

Tropismo 337

Truncatella **149**, **151**

Tubarieae 256

Tuber 164, **210**, 211, 243

Tuberaceae 203, **210**

Tubercularia 217

Tuberculina 310, 323, 324

Tubiferaceae 407, **408**

Tubo de fertilización 383, **384**, 386, 392

Tulasnellaceae 289

Tulostomataceae 256

Turbinado 204, 207, 289, 408

Tylopilus 76, 250, 283, **285**, 309

U

Ulocladium 141, **145**, 146, 433, 436, 438

Umbelopsidaceae 338, **346**, 354

Umbelopsis **346**, 351, 354, 454, 455, 457

Umbo 259, 260, 263, 264, 271

Uncínulo **70**, 210

Uncol **319**

Uncolaceae 316, **319**

Uncinado 197

Unifactorial 100, **166**, **249**

Unitunicado **71**, 168, 176, 349, 443

Urceolado 235

Uredinales 121, 310, 323, 324

Uredinio **310**, 312-314, 316, 317, 319, 320, 434

Urediniomycetes 249, 324

Urediniosporas **310**, 312-314, 316, 317, 319, 320, 454

Uredosoros 310

Uredospora 58, 310, 320

Uredostilbe 316

Urocystales 325

Urocystidaceae **328**

Urocystidiales 251, 328

Urocystis **328**, 329

Uromyces 58, 315-317

Usnea **232**, 237, 444

Ustacystis 328

Ustilaginaceae 327, **329**

Ustilaginales 251, 324, 325, 328, **329**, 333

Ustilaginomycetes 251, 325-**328**, 333

Ustilaginomycotina 74, 77, 114, 250, 251, 310, 322, **325**, 327, 329, 330, 333

Ustilago 61, 65, 77, 249, 322, 326, **329**

Utharomyces 343, 354

Utrículo **287**

V

Velo parcial **450**

Velo universal **253**, **254**, 446, **450**

Veluticeps 291, **292**

Venturia **181**, 244

Venturiaceae 180, **181**

Verpa 206, **207**

Verrucariales 234

Verrucoso 132, 139, 434

Verticicladiella 221

Verticilada **94**, 132, 188, 303

Verticillium 60, 94, 123, 126, **129**, 146, 161, 212, 433, 435

Vesículas **14**, 15, 24, 40-43, 48, 59, 61, 78, 325, 356, **357**, 401, 441, 442, 457, 458

Volcamiento 147, 200, 220, 390, 391

Volva 111, 253, 446, **450**, 451

Volvariella 111, 255, **278**

W

Waitea 147

Wallemia **145**, 146, 434, 435, 437

Wallemiomycetes 251

Wardomyces 219

Wilsoniana 385

Wrightoporia **299**

X

Xanthoconium 76, 250

Xanthoparmelia 237

Xanthoria 234, 240

Xeromphalina 273, **274**

Xylaria 22, 23, 26, 167, 224, **228**, 229

Xylariaceae **224**, 243, 244

Xylariales 169, **224**

Xylariomycetidae 169, 211, **224**

Y

Yema **84**, 85, 299, 392

Z

Zoopagales 336, **350**

Zoopagomycotina 114, 115, 336, **350**, 454, 456, 457

Zoospora primaria **384**, 394, 412, 413

Zoospora secundaria **384**, 394

Zoosporangio 28, **86**, 87, 364, 366-369, 371-374, 376, 378, 384, 386-389, 391, 393, 394, 412, 415, 433, 460-462

Zoosporas 3, 20, **85**, **86**, 364, 366-374, 376, 378, 384-395, 412, 413, 460

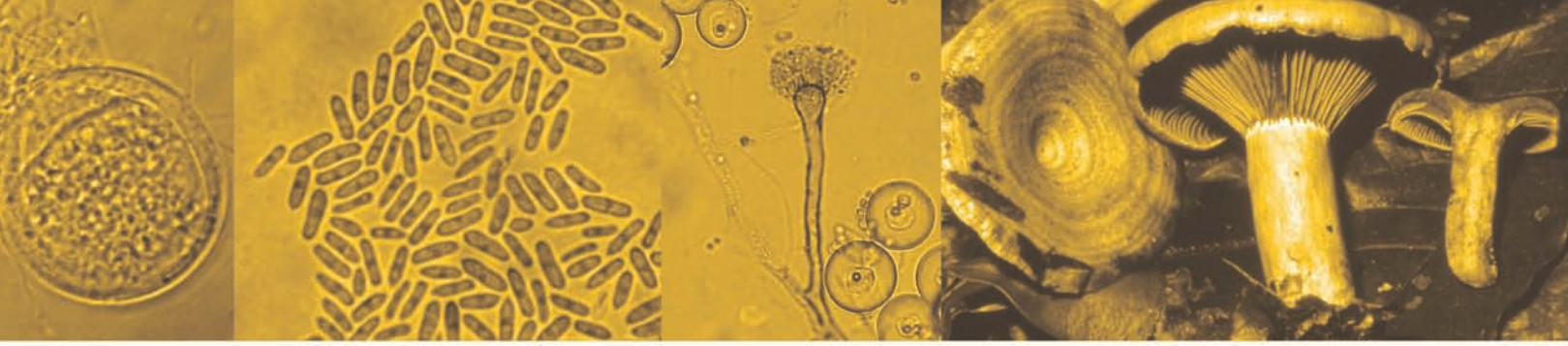
Zygomycetes 17, 62, 95, 113, 158, 336, 349, 353, 354, 364, 464

Zygomycota 2, 8, 15, 36, 49, 55, 69, 77, 113-115, **336**, 353, 354, 356, 371, 454

Zygorhizidium 32, 366

Zygorhynchus 77, 339, **342**, 454-456

ρ-hidroxifenilpropanol 51



Los hongos han sido, son y serán protagonistas de la historia de la tierra y de sus habitantes. Se cree, de manera conservadora, que el número de especies de hongos se acerca al millón y medio y tan solo conocemos de manera superficial menos de cien mil. Este libro, *Biología de hongos*, hace un recorrido sobre la taxonomía, la fisiología, la genética y la genómica de los organismos tradicionalmente reconocidos como hongos y que hoy en día se agrupan en varios reinos. No existe actualmente un libro que como este actualice al lector en la taxonomía de los hongos y lo lleve desde lo más fundamental de la biología de estos organismos hasta los más recientes descubrimientos usando tecnologías de punta. Tanto el micólogo aficionado como el especializado se sentirán atraídos por su contenido, además, la inclusión de prácticas de laboratorio lo convierten incluso en material docente. Gracias a este libro el lector podrá entender las potencialidades biotecnológicas que ofrecen estos maravillosos organismos.

Universidad de los Andes
Facultad de Ciencias

ISBN 978-958-695-701-4
9 789586 957014