

Actualización de inventario de especies de hifomicetos acuáticos en Venezuela

Update of the aquatic hyphomycetes species report in Venezuela

Rafael Fernández da Silva¹ y Gunta Smits Briedis²

Fecha de recepción: 17 de febrero de 2015.

Aceptación: 19 de octubre de 2015.

Recibido versión final: 26 de octubre de 2015.

Resumen

Los hongos Ingoldianos, también conocidos como hifomicetos acuáticos, son un grupo de hongos imperfectos microscópicos que en el ecosistema acuático son potencialmente responsables de degradar la materia vegetal, facilitando así el ciclaje de nutrientes en niveles tróficos superiores. Este rol resalta la importancia de los hifomicetos en dos aspectos: son bioindicadores de calidad de agua en ríos de bajo orden, y en el ámbito biotecnológico, poseen diversas y numerosas enzimas que facilitan su desarrollo en el ambiente acuático. Lo anterior señala la importancia de actualizar las características, el registro e ilustraciones de las especies fúngicas presentes en la franja tropical de América Latina, región del mundo donde son aún pocos los registros de dichos organismos. El objetivo de este trabajo es realizar esa actualización en la República Bolivariana de Venezuela.

Palabras clave

Hifomicetos acuáticos, listado de especies, ríos de Venezuela.

Abstract

The Ingoldian fungi, also known as aquatic hyphomycetes, are a group of microscopic imperfect fungi, potentially responsible for breaking down plant matter and facilitating nutrient cycling in higher trophic levels of the aquatic ecosystem. This role highlights the importance of hyphomycetes in two aspects: they are considered as bioindicators of water quality in streams of low order, and in the

1. Doctor en Ciencias, mención Botánica. Profesor Titular a dedicación exclusiva. Universidad de Carabobo (Departamento de Biología), Centro de Biotecnología Aplicada (CBA), Centro de Estudios de Zoología Aplicada (CEZA), República Bolivariana de Venezuela. Nacionalidad: venezolano. Email: rafaelr2103@hotmail.com

2. MSc. en Fitopatología. Profesora Asistente a dedicación exclusiva. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología Experimental (IBE-UCV), República Bolivariana de Venezuela. Nacionalidad: venezolana. Email: gunta.smits@gmail.com

biotechnology field, they have diverse and numerous enzymes that facilitate their development in the aquatic environment. Therefore, it is important to know and illustrate fungal species in the tropical regions, particularly in Latin America where there are still few records of these microorganisms. The objective of this work is presenting this actualization for the particular case of the Bolivarian Republic of Venezuela.

Keywords

Aquatic hyphomycetes, species list, Venezuelan stream.

Introducción

Los hifomicetos acuáticos constituyen un grupo filogenéticamente artificial y heterogéneo de hongos microscópicos imperfectos, esencialmente morfos ascomicetes y basidiomicetes (Webster 1992; Dix y Webster 1995), emparentados preliminarmente con hongos endófitos a través de análisis moleculares filogenéticos recientes (Seena y Monroy 2015). Sus esporas asexuales o conidios presentan diferentes morfologías, en su mayoría tetra-radiadas, formas radiadas o estrellas (con una parte central, desde la cual tres o cuatro brazos son proyectados en posición divergente), un pequeño grupo de tipo sigmoide o fusiformes, otro de formas enrolladas y esféricas, y finalmente, uno de esporas de forma convencional (Ingold, 1975) catalogado como hongos Ingoldianos (en honor a Ingold como su primer descriptor). Dentro de los hongos Ingoldianos se encuentran los aero-acuáticos (se desarrollan dentro y fuera del agua) y demateaceos (facultativos, viven en el medio terrestres y acuático) (Fernández *et al.*, 2010).

Las formas aerodinámicas de los hifomicetos les permiten permanecer suspendidos en el agua por periodos largos de tiempo, aumentando su probabilidad adherirse a sustratos orgánicos disponibles para colonizar (Goh y Hyde 1996). De tal manera, estos hongos son dominantes en la colonización de las hojas deciduas o cualquier materia particulada que cae en las corrientes de agua, constituyendo un importante puente trófico entre las hojas sumergidas y los invertebrados del sistema lótico de bajo orden (Arsuffi y Suberkropp 1984; Bärlocher 1992a, 1992b, 1992c), y su comunidad se conforma por las

estructuras esporulantes que se desarrollan sobre la superficie foliar o los conidios liberados desde las hojas (Chamier y Dixon 1982; Bärlocher 2000; Descals y Moralejo 2001).

Estos microorganismos fúngicos pueden considerarse bioindicadores de la calidad de agua desde el punto de vista ecológico, debido a que su presencia está concatenada a buenas condiciones fisicoquímicas y microbiológicas del agua. Asimismo, el grupo de enzimas de carácter degradativo que presentan los hifomicetos, potencia su utilización biotecnológica industrial y biorremediativa (Fernández *et al.* 2010).

La descripción de la mayoría de estos hongos se centra principalmente en las regiones frías y templadas, identificándose aproximadamente 335 especies (Roldán y Honrubia 1988; Roldán *et al.* 1987; 1988; Bärlocher 1992a; Goh y Hyde 1996; Harrington 1997; Czezug y Orłowska 1999; Gönczöl *et al.* 1999; Prokhorov y Bodyagin 2007a, 2007b; Shearer *et al.* 2007; Duarte *et al.* 2015). Los registros de hifomicetos en los trópicos son pocos a pesar de ser la franja geográfica donde se localiza la mayor diversidad biológica, razón por la cual no es posible estimar una diversidad real de hifomicetos acuáticos en la zona (Duarte *et al.* 2015). No obstante, Graça *et al.* (2015) indican que esto no solo se debe a la falta de trabajos en el tema, sino a la no estacionalidad, inadecuados métodos de toma de muestra, pobre turbulencia y bajo contenido de nutrientes en los ríos estudiados, así como a la competencia con otros organismos por el recurso vegetal (Graça *et al.* 2015).

En el trópico se resaltan los trabajos en Asia (Lee *et al.* 1998; Chan *et al.* 2000; Chuaseeharonnachai *et al.* 2013; Sudheep y Shridhar 2013; Suresha *et al.* 2013; Patil *et al.* 2012; 2014;), Hawaii (Anastasiou 1964), Camerún (Chen *et al.* 2000), Ghana (Dixon 1959), Nigeria (Ingold, 1956; 1959; Caldusch *et al.*, 2002), Uganda y Rhodesia (Ingold, 1958) y Nueva Zelanda (Aimer y Segedin 1985). En América del Sur, Shoelenin-Crusius y Piccolo (2003) totalizan 90 especies: 20 especies para Argentina, 49 para Brasil, 14 para Chile, 5 para Ecuador, 29 para Perú y 11 para Venezuela. Para Colombia, en la región andino-amazónica se indican 6 especies (Chala y Peláez 2013). Respecto a la región caribeña se identificaron 26 especies en República Dominicana (Betancourt *et al.* 1986), de 15 a 52 especies en Puerto Rico (Betancourt y Caballero 1983; Betancourt *et al.* 1987; Justidiano y Betancourt 1989a, 1989b; Santos y Betancourt 1997; Santos *et al.* 1996; Nieves 2003), y 14 especies en Jamaica (Hudson e Ingold 1960). Por su parte, este trabajo tiene como objetivo actualizar la revisión realizada por nuestro grupo de investigación hace cinco años (Fernández *et al.* 2010), indicando el listado, la frecuencia y el registro fotográfico de las especies de hifomicetos acuáticos que se han reportado hasta el momento en Venezuela, a fin de servir de apoyo a futuros trabajos de este ámbito en el trópico.

Factores que influyen en el desarrollo de los hifomicetos acuáticos

La estructura comunitaria de los hifomicetos de distribución cosmopolita, ya sea en biomasa, como en número de especies, frecuencia de esporulación y actividad enzimática, está relacionada a diferentes factores físicos, químicos y biológicos, los cuales frecuentemente fluctúan durante el proceso de descomposición de la materia vegetal (Webster *et al.* 1976; Bärlocher 1982; Gessner y Chauvet 1994; Suberkropp y Chauvet 1995; Sridhar y Bärlocher 1997). Durante el proceso de descomposición de la hojarasca sumergida se presenta un evento de sucesión de especies de hifomicetos acuáticos, muy

dinámico y multifactorial de interacciones competitivas (Chamier y Dixon 1982; Chamier *et al.* 1984; Duarte *et al.* 2006), aumentando así el número de especies con el tiempo (Zhou y Hyde 2002). Algunas de estas especies son dominantes (Suberkropp y Klug 1976) o se encuentran en conjunto con algunas raras u ocasionales, donde las primeras dependen del inóculo disponible en el cuerpo de agua y de la asociación con otras especies, sin que necesariamente sea exitosa su colonización (Shearer y Webster 1985).

La estacionalidad determina la presencia y grado de acumulación de esporas. Así, en las zonas templadas, las concentraciones máximas de conidios se encuentran en el otoño e inicios del invierno, debido a que durante el otoño las corrientes reciben gran cantidad de restos vegetales y materia orgánica en general, lo que aumenta la densidad de colonización de los hifomicetos acuáticos (Ingold 1975; Thomas *et al.* 1996; Gönczöl y Revay 1999), mientras que en verano es común observar de manera predominante especies que también están presentes en el trópico (Suberkropp 1984; Chauvet 1991).

En el caso de la franja tropical, las variaciones de las especies son pequeñas, debido esencialmente a factores climatológicos (Betancourt *et al.* 1987), observándose que en la estación lluviosa es mayor la diversidad de especies, dada la mayor disponibilidad de materia orgánica y oxígeno (Karamchand y Sridhar 2008; Paliwal y Sati 2009). También se encuentran variaciones en función de la altitud y la latitud (Koske y Duncan 1974); sin embargo, los mayores registros de especies se encuentran en las zonas templadas, debido al mayor número de investigaciones que se realizan en esas áreas. A pesar de lo anterior, hay especies cuya presencia solo se reporta en el trópico (Ranzoni 1979; Bärlocher 1992a).

En relación a la latitud, la riqueza y la diversidad de especies fue mayor a nivel mediterráneo, seguido del trópico, y por último la zonas boreales y subárticas (Jabiol *et al.* 2013). De igual manera, tenemos que estos organismos fúngicos se presentan principalmente en sistemas lóticos de segundo orden (ríos

o riachuelos, conocidos también como quebradas) de agua clara, limpia, bien aireada y con moderada turbulencia, así como en sistemas lénticos (lagos o embalses) con diferentes niveles de contaminación (Ingold, 1975), ya sea en el material vegetal autóctono como en el sistema dulceacuícola propiamente dicho. De igual manera, las zonas en donde se acumula agua de forma temporal pueden constituirse en excelentes micro-hábitats para el desarrollo de estos hongos, como por ejemplo los tejados (Czeczuga y Orłowska 1997) o los agujeros de troncos de árboles (Gönczöl y Revay 2003; 2006; Sridhar *et al.* 2010). Por último, los demateceos pueden desarrollarse en el suelo del área ribereña (Cavalcanti y Milanez 2007).

La temperatura es otro factor físico que afecta significativamente la distribución de los hifomicetos acuáticos, ya sea en diversidad como en frecuencia de esporulación (Suberkropp 1984; Abdel-Raheem y Ali 2004; Bärlocher *et al.* 2013; Ferreira y Canhoto 2014). Así, se encuentran algunas especies comunes en el clima templado y otras en el tropical (Nilsson 1962; Bärlocher 1992b; Czeczuga *et al.* 2003), favoreciéndose la esporulación a temperaturas bajas o moderadas entre 15 y 29°C (El-Hissy *et al.* 1992; Chauvet y Suberkropp 1998). Sin embargo, son pocas las especies que desarrollan conidios a más de 35°C (Rajashankar y Kaveriappa 1996; Chandrashekar *et al.* 1991), por lo que el patrón de temperatura de esporulación y/o desarrollo dependerá de cada especie (Chauvet y Suberkropp 1998) y se encuentra que a una temperatura óptima, es mayor la diversidad (Bärlocher *et al.* 2008).

Por su parte, el pH es otro factor que influye en la diversidad de especies, la cual es mayor en ríos neutros que en ríos ácidos o alcalinos (Wood-Eggenschwiler y Bärlocher 1983), aunque Woelkerling y Baxter (1968) señalan que no hay relación evidente con este factor, ya que el pH no se puede evaluar de manera aislada sino en conjunto con otros parámetros (Rajashankar y Kaveriappa 2003). Con respecto a la conductividad, la riqueza de especies y la frecuencia de esporas disminuyen al bajar el nivel

de sales disueltas en el cuerpo de agua (Sridhar y Sudheep 2010). Por otra parte, a pesar de las graves consecuencias ambientales de la pérdida de la capa de ozono y el subsecuente incremento de la radiación ultra violeta (UV), el proceso de descomposición por parte de los hifomicetos acuáticos no se ve afectado significativamente debido a este aspecto (Díaz *et al.* 2010).

Dentro de los factores químicos se encuentran los nutrientes, los cuales son indispensables para el desarrollo y esporulación de los hifomicetos acuáticos (Woelkerling y Baxter 1968; Chandrashekar *et al.* 1991; Iqbal 1997; Sridhar y Bärlocher 2000), particularmente el nitrógeno (Bengtsson 1983) y el fósforo (Casas y Descals 1997). La composición de especies cambia de acuerdo al impacto antrópico en el curso de agua (Clement *et al.* 2001). Así, el nitrógeno está relacionado con la actividad enzimática durante la descomposición de la hojarasca (Canhoto y Graça 1996), variando en función de la especie, el tipo de enzima y su cinética química (Abdel-Raheem 1997a). Asimismo, Gulis y Suberkropp (2004) describen que hay significativos incrementos en la riqueza de especies y la concentración de esporas en corrientes con moderados niveles de fósforo y nitrógeno, lo cual hace que cambie a su vez el patrón de dominancia de algunas especies; sin embargo, Pascoal *et al.* (2003) solo mencionan el incremento en la producción de conidios. En cuanto al sulfuro, se ha determinado que concentraciones ≥ 4.0 mg/L inhiben la producción de conidios en algunas especies (Rajashankar y Kaveriappa 1996).

La concentración del oxígeno disuelto y/o aireación juegan un papel fundamental en las poblaciones de hifomicetos acuáticos (El-Hissy *et al.* 1992), ya que las corrientes bien aireadas presentan una densa acumulación de conidios. En este sentido, Abdel-Raheem (1997b) y El-Hissy *et al.* (1992) indican que hay una elevada riqueza de hifomicetos acuáticos en hojas sumergidas en descomposición en ríos con alto contenido de oxígeno disuelto, y se evidencia la dominancia de especies, tal como lo señalaron Madeiros *et al.* (2009) al observar la

presencia de *Articulospora tetracladia* y *Flagellospora curta* a bajas concentraciones, y *Flagellospora curvula* y *Anguillospora filiformis* a un alto nivel. De igual manera, Rajashekhar y Kaveriappa (2003) plantean que las diferencias encontradas en corrientes al occidente de la India se debieron a bajos niveles de oxígeno disuelto; sin embargo, Woelkerling y Baxter (1968) destacan que la incidencia de las especies comunes fue indiferente al régimen de oxígeno en corrientes y lagos de Wisconsin. Por otro lado, Suzuki y Nimura (1962) describen que la dominancia de especies varía en función de las zonas del curso de agua: de alta corriente (rápidos, O₂ alto: *Alatospora acuminata*, *Campylospora chaetocladia*, *Clavariopsis aquatica*, *Tetracladium marchalianum*, *Flagellospora penicillioides*) o baja corriente (pozos, O₂ bajo: *Flagellospora curvula*, *Tricladium gracile*, *Triscelosporus monosporus*, *Varicosporium eloedae*), lo cual es reafirmado en estudios en Venezuela con *Anacardium excelsum* (Rincón *et al.* 2005) y *Ficus* sp. (Rincón y Santelloco 2009).

En relación a los factores biológicos, tenemos que la vegetación ribereña influye significativamente en la diversidad de hifomicetos acuáticos, la cual generalmente es mayor en ríos bordeados de árboles, a diferencia de los ríos de páramo y aquellos que fluyen por praderas con escasos árboles (Iqbal y Webster 1973a; Rajashekhar y Kaveriappa 2003). En este orden de ideas, en ensayos de colonización de hifomicetos acuáticos en hojas en descomposición, se ha evidenciado que estos hongos, aparte del tejido foliar, también colonizan y degradan raíces de gramíneas y helechos (Sati y Belwal 2005; 2009), granos de polen de *Typha angustifolia* y esporas de *Pteridium aquilinum* (Czeczuga y Orłowska 2001). La diversidad fúngica también se incrementa con el tiempo (Canhoto y Graça 1999) y por sucesión (Bengtsson 1983; Abdel-Raheen 1997b; Gessner y Chauvet 1997; Ahmed y Abdel-Raheen 2004), dependiendo de la composición química del tejido vegetal, siendo menor la colonización y esporulación en sustratos ricos en lignina (Gulis 2001) u otros compuestos (Artigas *et al.* 2008). Sin embargo, otros

investigadores en un estudio en el río Boiadeiro de Brasil plantean que no hay diferencia con respecto a la composición foliar sino en el grado de lluvias (Sales *et al.* 2015).

Otro aspecto importante es el tipo de sedimento, que puede influir en la adhesión y posterior colonización y desarrollo fúngico en el tejido vegetal. Así, el sedimento fino tipo caolín imposibilita el desarrollo de los hifomicetos acuáticos (Calbet *et al.* 2012), mientras que el tipo limo, arena, o mezcla de estos en quebradas de la India, dependiendo del periodo de precipitación (lluvia o sequía), influye en la riqueza y diversidad de especies, siendo mayor la primera en lluvias y la segunda en sequía, debido a la facilidad de las esporas o el micelio de permanecer viables, adheridos en las partículas del medio hasta que las condiciones sean propicias para su desarrollo (Ghate y Shridar 2015).

Las relaciones intraespecíficas e interespecíficas entre los diferentes organismos que participan en el proceso de descomposición de las hojas en sus distintas etapas son otro aspecto biológico importante. Con respecto a las relaciones intraespecíficas, estudios en microcosmos de cultivos mixtos de algunas especies de hifomicetos acuáticos determinaron que más que el número de especies, las relaciones específicas de ciertas especies podrían tener una influencia mayor sobre el funcionamiento del sistema (Duarte *et al.* 2006). Por su parte, en las relaciones interespecíficas entre los hongos terrestres y los hifomicetos acuáticos, la capacidad de maceración y pérdida de biomasa vegetal fue mayor en los últimos (Rodríguez y Graça 1997).

En la primera etapa del proceso de descomposición, la actividad microbiana es responsable de romper los polisacáridos en las paredes vegetales, ablandando el tejido vegetal, facilitando el incremento del nivel de nitrógeno disponible (Kauskik y Hynes 1968; Khan 1987) y con ello la dominancia de los hongos acuáticos en la descomposición del material vegetal. Con esto disminuye su presencia al final del proceso donde se observa la incidencia de las bacterias (Suberkropp y Klug 1976; Chamier

et al. 1984). Este fenómeno se explica por el hecho de que se presenta un sinergismo antagónico entre las bacterias y los hifomicetos acuáticos, observando que la acumulación de biomasa fúngica fue más alta en ausencia que en presencia de bacterias y viceversa, mientras que la biomasa microbiana fue aproximadamente el doble en ausencia de hongos, en comparación con los casos en los que los hongos estuvieron presentes (Mille-Lindblom y Tranvik 2003).

La interacción con macro invertebrados (Suberkropp 1992; Webster y Benfield 1986) ocurre con detritívoros en un 64%, seguido de los hongos con el 15% y las bacterias con un 7%, donde los primeros facilitan la transformación del sustrato para la acción de los hongos y bacterias, mientras que los otros dos emplean la maquinaria enzimática para la degradación (Hieber y Gessner 2002). Un aspecto importante a resaltar es que la liberación de metabolitos secundarios de naturaleza fenólica durante el proceso de descomposición inhibe o disminuye el crecimiento de hifomicetos acuáticos (Canhoto y Graça 1999).

Especies indicadoras de perturbación ambiental y de importancia biotecnológica

Los hifomicetos en los sistemas lóticos constituyen un puente primordial en la transferencia energética en la cadena trófica (Bärlocher 1985), siendo fuente de ácidos grasos polinsaturados y fósforo, indispensables para niveles tróficos superiores (Funk *et al.* 2015). Asimismo, estos organismos son los primeros en colonizar una zona impactada, tal como se evidenció luego del derrame de desechos de alumina (lodo rojo) en Hungría, donde de las 26 especies reportadas, fueron dominantes *Tricladium* sp., *Heliscus lugdunensis* y *Tetracladium marchalianum* (Vass *et al.* 2013).

En este orden de ideas, Fernández y Smits (2005) destacan que índices elevados de diversidad de estos hongos están concatenados a una alta calidad ambiental en estos ecosistemas, debido a que los hifomicetos acuáticos son considerados bioindi-

cadore de pureza. Es por ello que algunos autores han evidenciado este efecto mediante estudios realizados en ríos contaminados, en los cuales la riqueza y diversidad de especies de estos hongos es severamente restringida (Sridhar y Bärlocher 1998), particularmente con metales pesados (Sridhar *et al.* 2005; Sole *et al.* 2008a) que influyen en la muerte programada de las células fúngicas (Azevedo *et al.* 2009). Por ello, tanto en corrientes con altos niveles de materia orgánica (Pietryczuk *et al.* 2014), cloruro y sulfato (Cudowski *et al.* 2015), aluminio (Chamier y Tipping 1997; Baudoin *et al.* 2008), como de cobre (Sridhar *et al.* 2005), el crecimiento de hongos acuáticos se inhibe y la actividad enzimática se reduce drásticamente. Sin embargo, puede haber cepas tolerantes, como es el caso de *Heliscus lugdunensis* (Braha *et al.* 2007). No obstante, Graça (1994), Pascoal *et al.* (2003; 2005) y Tsui *et al.* (2001) indican que en corrientes contaminadas con nutrientes, la producción de conidios disminuye sin evidencias de cambios significativos en cuanto a la diversidad de las especies de los hongos acuáticos.

Asimismo, el mayor número de estudios ecológicos de estos organismos fúngicos se centran en cursos de agua con contaminación industrial, seguidos de la residencial y/o rural, estableciéndose controversias en señalar si existen o no especies indicadoras. Así, Suberkropp *et al.* (1988), al estudiar la afectación de afluentes de una planta de tratamiento de aguas residuales, señalan que estos hongos son bioindicadores inapropiados para este tipo de contaminación, y esta idea se reafirma en otro estudio de demateaceos en un río al sur de Francia cuya concentración de metales pesados era elevada y el pH era bajo (López-Archilla *et al.* 2004).

Al evaluar la calidad del agua del río, y correlacionar sus niveles físico-químicos y microbiológicos con la frecuencia de esporas de hifomicetos acuáticos en zonas afectadas (áreas rurales y de pastoreo de ganado) y no afectadas (cabecera) antrópicamente, particularmente por elevados niveles sólidos totales y de coliformes fecales y totales (producto de actividades residenciales rurales y de pastoreo de

animales), se encuentran especies potencialmente indicadoras. Para el río Cúpira, *Alatospora acuminata*, *Campylospora* sp., *Flabellospora acuminata* y *Helicomycetes torquatus* fueron especies sensibles, ya que las esporas disminuyeron su frecuencia con la afectación, mientras que *Camposporium pellucidum*, *Clavatospora tentacula*, *Diplocladiella scalaroides* y *Flagellospora curvula*, son especies tolerantes, debido a que su frecuencia aumentó con la perturbación ambiental (Storaci *et al.* 2013).

Recientemente se determinó que para el río Vigirima, las especies sensibles fueron *Alatospora acuminata*, *Anguillospora crassa*, *Brachiosphaera tropicalis*, *Campylospora* sp., *Flabellospora acuminata*, *Helicomycetes torquatus*, mientras que las tolerantes fueron *Anguillospora longissima*, *Campylospora filicladia*, *Flagellospora curvula*, *Lunulospora cymbiformis* y *Triscelophorus acuminatus* (Obispo 2015). Estos estudios corroboran que *Flagellospora curvula* es una especie potencialmente bioindicadora de contaminación, tal como lo indicaron Harrington (1997) en 21 ríos de Irlanda y Bärlocher *et al.* (2010) en 15 zonas de cuerpos de agua urbanos y rurales de la cuenca del canal de Panamá. En este sentido, la diversidad de estos organismos fúngicos, en particular el grupo de los hifomicetos acuáticos demateaceos, puede ser afectada en la zona tropical por efecto del cambio climático, lo cual puede constituir un potencia bioindicador de este evento global (Hyde *et al.* 2015).

Por otro parte, los hifomicetos acuáticos son importantes biotecnológicamente debido a su capacidad de degradar los principales polímeros (celulosa, hemicelulosa y pectinas) de las células vegetales (Chamier, 1985), incluyendo probablemente la lignina (Hasija y Singhal 1991), produciendo amilasas, celulasas, pectinasas, proteasas, pirocatenol oxidasas, triacil glicerol lipasas y xilanasas (Zemek *et al.* 1985; Chandrashekar *et al.* 1991; Suberkropp 1991; Osman *et al.* 2008). Adicionalmente, algunos de estos hongos son capaces de degradar partes animales, como el exoesqueleto de insectos, pelos de mamíferos y las escamas de peces (Goh y Hyde 1996). Los

productos metabólicos mencionados podrían masificarse mediante técnicas biotecnológicas y dirigirse a usos industriales en manejo de descomposición de desechos, así como también a la aceleración del tratamiento de la materia prima de origen vegetal.

En este orden de ideas, Abdel-Raheen y Ali (2004) y Simoins *et al.* (2008) han determinado la capacidad enzimática de 20 y 27 especies de hifomicetos acuáticos (respectivamente) que presentaron habilidad para producir enzimas lignocelulíticas extracelulares, como: endoglucanasa, endoxilanasas, β -glucosidasa, lacasa, peroxidasa, polifenolasa, tirosinasa y β -xilosidasa. Otros autores han obtenido resultados similares para actividad de lacasa (Abdel-Raheen 1997a), celulasas extracelulares (Chandrashekar *et al.* 1991) y pectinasas (Chamier y Dixon 1982).

Otros usos potenciales son el biorremediativo y el antibiótico. Con el primero se ha evidenciado el potencial oxidativo de *Heliscus lugdunensis* para atacar compuestos cenobióticos, facilitando la biotransformación del metabolito contaminante 1-Naphthol en un 74% en 5 días (Torsten *et al.* 2006) o el bifenol en un 70% en 12 días (Omoike *et al.* 2013). De igual forma, se tiene el caso de una cepa de *Clavariopsis aquatica* que incrementa los niveles de lacasa en la degradación de xenotrógeno (Sole *et al.* 2008b; Martin *et al.* 2009). Finalmente, tanto para bacterias Gram negativas como positivas, se han encontrado cepas de *Flagellospora* sp. y *Mycrocentrospora* eficaces para uso antibiótico (Gulis y Stephanovich 1999).

Métodos de colección de muestra en Venezuela

En los últimos años, la identificación de los hifomicetos acuáticos se está basando en las técnicas de ADN recombinante, ya que en la mayoría de los casos la biomasa fúngica sobre hojas en descomposición consiste principalmente de hifas vegetativas, las cuales no pueden ser identificadas a través de microscopía convencional. En este sentido, el margen de error del método tradicional se debe a la ausencia

de conidios esporulantes (Nikolcheva *et al.* 2003). Por ende, los métodos moleculares podrían evitar los problemas asociados con las técnicas basadas en microscopía convencional, así como el establecimiento de las relaciones filogenéticas entre las diferentes especies (Duarte *et al.* 2013).

Nikolcheva *et al.* (2003), mediante dos métodos moleculares (electroforesis en geles con gradiente desnaturizante “DGGE” y polimorfismos de fragmentos de restricción terminales “T-RFLP”), estiman con mayor efectividad la diversidad de hongos acuáticos sobre hojas en descomposición con T-RFLP, lo cual reafirma que este método es más efectivo que el sistema DGGE (Ravijara *et al.* 2005). No obstante, de manera sencilla, rápida y certera pueden identificarse especies hasta nivel de cepas empleando técnicas fundamentadas en PCR y utilizando cebadores de regiones mitocondriales hiper variables IST y COX1, tal como se ha hecho para diferentes cepas de *Tetracladium* (Letourneau *et al.* 2010) o distintas especies (Duarte *et al.* 2014). Sin embargo, hoy en día la identificación aún se realiza tradicionalmente por microscopía de luz, describiendo las características morfológicas de los conidios (Marvanová 1997). En este orden de ideas, la toma de muestra se realiza de agua y material vegetal sumergido, tal como lo planteó Ingold (1942; 1943a, 1943b; 1944; 1956; 1958; 1959; 1975; 1979), empleando a su vez tejido foliar al azar o no (Iqbal y Webster, 1973a, 1973b).

Otro sistema muy empleado es la espuma formada naturalmente en los remansos de los cursos de agua, cuyas burbujas atrapan las esporas (Ingold, 1975), en su mayoría tetra-radiadas (Pinto *et al.* 2009; Obispo 2015). Sin embargo, la no existencia de espuma por efecto del lavado por las lluvias o por la baja turbulencia de la corriente de agua en la sequía determina el uso de la espuma artificial formada con ayuda de detergentes biodegradables (Iqbal, 1993). No obstante, el método del agua del río filtrada (Millipore 0,45 µm) planteada por Iqbal (1997) es el más usado actualmente en la mayoría de los trabajos taxonómicos y ecológicos (Fernández *et al.* 2010).

En Venezuela, el primer trabajo con estos organismos fue realizado por el investigador sueco Nilsson (1962) quien tomó al azar restos foliares sumergidos en quebradas o riachuelos en áreas urbanas (de poca población) y naturales en la región norte de la cordillera de La Costa (diferentes quebradas alrededor de Caracas, quebrada Los Chorros, tributarios del embalse de la Mariposa en el Edo. Miranda), los Andes y zonas montañosas al sur de El Dorado de la Guayana venezolana en el Edo. Bolívar (pozo bajo la cascada del cerro Venamo). Luego de más de cincuenta años, nuestro grupo de investigadores retoma la caracterización de estos organismos en el país, utilizando espuma natural y agua filtrada en algunos cuerpos de agua del Parque Nacional Guatopo del Edo. Miranda (quebrada Guatopo, quebrada Ingenio, quebrada Martinera), del Parque Nacional El Ávila del Dto. Capital (quebrada Tocome, río Los Castillos) (Smits 2005; Smits *et al.* 2007), y del Parque Nacional Dinira del Edo. Lara (quebrada El Vino, quebrada Los Pinetes) (Cressa y Smits 2007).

También se empleó espuma natural blanca o pardo-amarillenta en el río Cabriales (Fernández y Smits 2005; 2009) y el río Cúpira (Pinto *et al.* 2009; Fernández y Smits 2009; Storaci *et al.* 2013; 2014) del Parque Nacional San Esteban, la cabecera del río Guárico (Fernández y Smits 2011), así como los ríos Cuyagua, Cumboto y Cata, y la quebrada San Miguel (Represa y estuario) del Parque Nacional Henri Pittier del Edo. Aragua (Pinto y Smits 2012), la quebrada La Estación del Edo. Yaracuy (Fernández y Smits 2013) y el río Chirgua del Edo. Carabobo (Fernández y Smits 2015) (ver Anexo 1).

En este orden de ideas, Pinto *et al.* (2009), al evaluar la diversidad de hifomicetos acuáticos en el río Cúpira en función del método de colección de muestra (espuma natural, espuma artificial y hojas incubadas *in vitro*), encontraron que el mejor sistema fue el de espuma natural (41 en la blanca y 30 en la amarilla), seguido de la espuma artificial (19) y hojas incubadas al azar (12). Recientemente, Obispo (2015), al evaluar comparativamente la di-

versidad de estos organismos con muestra de espuma natural banca, agua filtrada y restos de hojas al azar sumergidas, encontró que la riqueza fue mayor con el método del agua, seguido de la espuma y por último los restos foliares, ratificando así la eficiencia del agua filtrada ya descrita por otros investigadores. Asimismo, es importante señalar que al trabajar con hojas, la diversidad siempre será menor al resto de los métodos, ya que el crecimiento y desarrollo de estos hongos está directamente relacionado con las características y propiedades del tejido foliar y especie vegetal, aun cuando estudios realizados por Shearer y Lane (1983), Shearer y Webster (1985) y Ahmed y Abdel-Raheen (1997; 2004) indican lo contrario, debido probablemente a que en este estudio no se identificó taxonómicamente las plantas donantes de las hojas, y estas a su vez estaban en descomposición al tomarlas al azar en los cauces del río (excluyendo las recientemente caídas), como lo recomiendan la mayoría de los investigadores en este campo.

Registro de especies en Venezuela

El primer reporte de especies de hifomicetos acuáticos en el país fue realizado por Nilsson (1962), quien identificó 11 especies durante la época de sequía. Cinco décadas más tarde, el grupo de investigación liderado por la profesora Gunta Smits Briedis inicia el inventario de especies de hifomicetos acuáticos en cuerpos de agua de bajo orden. Así, en ríos de la cordillera de la Costa venezolana, se identificaron 39 especies no registradas para el país (Smits 2005). En el mismo año, Fernández y Smits (2005) indican preliminarmente 15 especies en el río Cabriales. Posteriormente, Smits *et al.* (2007) señalan 50 especies en cursos de agua de la región centro norte costera del país: 34 especies en el Parque Nacional Guatopo, 38 especies en el Parque Nacional El Ávila y 35 especies en el Parque Nacional San Esteban. Asimismo, Cressa y Smits (2007) describen 14 especies en ríos de aguas oscuras en el Parque Nacional Dinira en la región centro-occidental del país; Pinto *et al.* (2009) señalan 41 es-

pecies en el río Cúpira; mientras que Fernández y Smits (2009) indican 42 para este mismo, además de 43 para el río Cabriales. Para la cabecera del río Guárico se indican 42 especies (Fernández y Smits 2011), mientras que para la quebrada La Estación se listan 40 especies (Fernández y Smits 2013). Al evaluar la calidad de agua a través de los hifomicetos acuáticos se describen 47 especies para el río Cúpira (Storaci *et al.* 2013; 2014). Recientemente, al estudiar el río Chirgua (Fernandez y Smits 2015) y el río Vigirima (Obispo, 2015) del Edo. Carabobo, se describen 44 y 50 especies respectivamente (ver Anexo 1 y Anexo 2).

Por otra parte, al evaluar la frecuencia porcentual de las especies de hifomicetos acuáticos durante los muestreos anuales, se propone una clasificación en tres grupos: muy frecuentes (más del 75%), medianamente frecuentes (25-75%) y poco frecuentes o raras (menos del 25%), tal como se evidenció en diversos trabajos (Pinto *et al.* 2009; Fernández y Smits 2009; 2011; 2013; 2015; Storaci *et al.* 2014; Obispo 2015). Así tenemos para el primer grupo a: *Campylospora filicladia*, *Clavatospora tentacula*, *Culicidospora gravida*, *Tetracladium marchalianum* y *Triscelophorus monosporus*. Para el segundo tenemos a: *Alatospora acuminata*, *Brachiosphaera tropicalis*, *Campylospora* sp., *Camposporium antenatum*, *Campylospora chaetocladia*, *Campylospora parvula*, *Clavatospora stellata*, *Culicidospora gravida*, *Diplocladiella longibrachiata*, *Flabellospora acuminata*, *Helicomycetes colligatus*, *Helicomycetes* sp., *Helicomycetes torquatus*, *Heliscus submersus*, *Jaculispora submersa*, *Phalangispora constricta*, *Phalangispora nawawi*, *Tetracladium setigerum*, *Tetraploa* cf. *Aristata* y *Triscelophorus acuminatus*, *Tricladium splendens*. Por último, las especies que raramente aparecen son: *Anguillospora crassa*, *Anguillospora crassa*, *Anguillospora gigantea*, *Anguillospora longissima*, *Anguillospora aquatica*, *Articulospora tetracladia*, *Beltrania rhombica*, *Beltraniella portoricensis*, *Camposporidium* sp., *Camposporium pellucidum*, *Clavariopsis aquatica*, *Clavariosis azlanii*, *Clavatospora aquatica*, *Clavatospora stellata*, *Dactylella submersa*, *Condylospora*

flexuosa, *Condylospora spumigena*, *Dedrospora erecta*, *Dedrospora juncicola*, *Diplocladiella* sp., *Diplocladiella scalaroides*, *Dicranidion gracile*, *Dwayaangam cornuta*, *Flabellospora crassa*, *Flabellocladia tetracladia*, *Flagellospora penicillioides*, *F. verticillata*, *Flagellospora curvula*, *Helicoma* sp., *Heliscella stellata*, *Helicomycetes roseus*, *Hydrometrospora symmetrica*, *Isthmolongispora quadricellularia*, *Isthmotricladia gombakiensis*, *Isthmotricladia laeensis*, *Magdalaenaea monogramma*, *Lemoniera aquatica*, *Lunulospora curvula*, *Lunulospora cymbiformis*, *Mycocentrospora acerina*, *Pyramidospora casuarinae*, *Scorpiosporium* sp., *Scorpiosporium angulatum*, *Scorpiosporium chaetocladium*, *Scutisporus brunneus*, *Speiopsis hyalospora*, *Speiopsis pedatospora*, *Subulispora procurvata*, *Tetrachaetum elegans*, *Tricladiospora brunnea*, *Trinacrium* sp., *Trinacrium incurvum*, *Triposphermum myrti*, *Triposphermum porosporiferum*, *Triscelophorus curviramifer*, *Triscelophorus ponapensis*, *Triscelophorus magnificus*, *Trisulcosporium acerinum* y *Varicosporium delicatum*.

En la actualidad se tienen entonces 88 especies reportadas para Venezuela (región sur de la Guayana venezolana: 1; región Andina: 3; región Occidental: 14, y región Central: 84), de las cuales 77 son registros realizados en los últimos 20 años. Se reafirma así la gran diversidad de hifomicetos acuáticos en este país, evidenciando la elevada calidad ambiental de las áreas de estudio y potenciando el desarrollo de nuevas investigaciones en ese sentido en otros ríos venezolanos y de América Latina.

Referencias

- Abdel-Raheen, A. M. 1997a. "Laccase activity of lignicolous aquatic hyphomycetes isolated from the river Nile in Egypt". *Mycopathologia* 139(3):145-150.
- Abdel-Raheen, A. M. 1997b. "Colonization pattern of aquatic hyphomycetes on leaf packs in subtropical stream". *Mycopathologia* 138(3): 163-171.
- Abdel-Raheen, A. M. y Ali, E. H. 2004. "Lignocellulolytic enzyme production by aquatic hyphomycetes species isolated from the Nile's Delta Region". *Mycopathologia* 157(3): 277-286.
- Ahmed, M. y Abdel-Raheen A.M. 2004. "Study of the effect of different techniques on diversity of freshwater hyphomycetes in the River Nile (Upper Egypt)". *Mycopathologia* 157: 59-72.
- Aimer, R. y Segedin, B. 1985. "Some aquatic hyphomycetes from New Zealand streams". *New Zealand Journal of Botany* 23: 273-299.
- Anastasiou, C. 1964. "Some aquatic fungi imperfect from Hawaii". *Pacific Science* 28: 202-206.
- Arsuffi, T. y Suberkropp, K. 1984. "Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influence on shredder feeding preference". *Oikos* 42: 144-154.
- Artigas, J., Romani, A. y Sabater, S. 2008. "Effect of nutrients on the sporulation and diversity of aquatic hyphomycetes on submerged substrata in a Mediterranean stream". *Aquatic Botany* 88: 21-38.
- Azevedo, M., Almeida, B., Ludovico, P. y Cássio, F. 2009. "Metal stress induces programmed cell death in aquatic fungi". *Trends in Immunology* 92(4): 264-270.
- Baudoin, J., Guerold, F., Felten, V., Chauvet, E., Wagner, P. y Rousselle, P. 2008. "Elevated aluminium concentration in acidified headwater streams lowers aquatic hyphomycetes diversity and impairs leaf-litter breakdown". *Microbial Ecology* 56: 260-269.
- Bärlocher, F. 1982. "Conidium production from leaves and needles in four streams". *Canadian Journal of Botany* 60: 1487-1494.
- Bärlocher, F. 1985. "The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates". *Botanical Journal of the Linnean Society* 91: 83-94.
- Bärlocher, F. 1992a. *The ecology of aquatic Hyphomycetes*. Berlín: Springer Verlag.

- Bärlocher, F. 1992b. "Research on aquatic Hyphomycetes: historical background and overview". En: *The ecology of aquatic Hyphomycetes*, editado por F. Bärlocher, 1-15. Berlín: Springer Verlag.
- Bärlocher, F. 1992c. "Community organization". En: *The ecology of aquatic Hyphomycetes*, editado por F. Bärlocher, 38-76. Berlín: Springer Verlag.
- Bärlocher, F. 2000. "Water-borne conidia of aquatic hyphomycetes: seasonal and yearly patterns in Catamaran Brook, New Brunswick, Canada". *Canadian Journal of Botany* 78: 157-167.
- Bärlocher, F., Helson, J. y Dudley, W. 2010. "Aquatic hyphomycete communities across a land-use gradient of Panamanian streams". *Archiv für Hydrobiologie* 177(3): 209-221.
- Bärlocher, F., Kebeede, Y., Goncalves, A. y Canhoto, C. 2013. "Incubation Temperature and Substrate Quality Modulate Sporulation by Aquatic Hyphomycetes". *Microbial Ecology* 66: 30-39.
- Bärlocher, F., Seena, S., Wilson, K. y Willians, D. 2008. "Raised water temperature lowers diversity of hyporheic aquatic hyphomycetes". *Freshwater Biology* 53: 368-379.
- Bengtsson, G. 1983. "Habitat selection in two species of aquatic hyphomycetes". *Microbial Ecology* 9(1): 15-26.
- Betancourt, C. y Caballero, M. 1983. "Aquatic hyphomycetes (Deuteromycotina) from Los Chorros, Utuado, Puerto Rico". *Caribbean Journal of Science* 19(3-4): 41-42.
- Betancourt, C., Cruz, J., García, J. y Galarza, L. 1986. "Estudio preliminar de los Hifomicetos acuáticos (Deuteromycotina) de la República Dominicana". *Caribbean Journal of Science* 22(1-2): 49-51.
- Betancourt, C., Cruz, J. y García, J. 1987. "Los Hifomicetos Acuáticos de la quebrada Doña Juana en el Bosque Estatal de Toro Negro, Villalba, Puerto Rico". *Caribbean Journal of Science* 23(2): 278-284.
- Braha, B., Tintemann, H., Krauss, G., Edrman, J., Bärlocher, F. y Krauss, G. 2007. "Stress response in two strains of the aquatic hyphomycete *Heliscus lugdunensis* after exposure to cadmium and copper ions". *Biometals* 20: 93-105.
- Calbet, I., Chauvet, E. y Richardsom, J. 2012. "Fine sediment on leaves: shredder removal of sediment does not enhance fungal colonization". *Aquatic Sciences* 74: 527-538.
- Calduch, M., Gene, J., Guarro, J., Mercado, A. y Castaneda, R. 2002. "Hyphomycetes from Nigerian rain forests". *Mycologia* 94(1): 127-135.
- Canhoto, C. y Graça, A.S. 1999. "Leaf barriers to fungal colonization and shredders (*Tipula lateralis*) consumption of decomposing *Eucalyptus globulus*". *Microbial Ecology* 37: 163-172.
- Casas, J. y Descals, E. 1997. "Aquatic hyphomycetes from mediterranean streams contrasting in chemistry and riparian canopy". *Limnética* 13(2): 45-55.
- Cavalcanti, M. y Milanez, I. 2007. "Hyphomycetes isolados da água e do solo da Reserva Florestal de Dois Irmaos, Recife, PE, Brasil". *Acta Botanica Brasilica* 21(4): 857-862.
- Chala, G. y Pelaez, M. 2013. "Registro de hifomicetos acuáticos para la región andinoamazónica Colombiana". *Biota Colombiana* 14(2): 337-340.
- Chamier, C. 1985. "Cell-wall degrading enzymes of aquatic hyphomycetes: a review". *Botanical Journal of the Linnean Society* 91: 67-81.
- Chamier, A.C. y Dixon, P.A. 1982. "Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes in: the field study the colonization-pattern of aquatic hyphomycetes on leaf packs in a surrey stream". *Oecologia* 52(1): 109-115.

- Chamier, A.C., Dixon, P.A. y Archer, S.A. 1984. "The spatial distribution of fungi on decomposing alder leaves in a freshwater stream". *Oecologia* 64: 92-103.
- Chamier, A.C y Tipping, E. 1997. "Effects of aluminum in acid streams on grow and sporulation of aquatic hyphomycetes". *Environmental Pollution* 96(3): 89-98.
- Chan, S., Goh, T. y Hyde, K. 2000. "Ingoldian fungi in Hong Kong". *Fungal diversity* 5: 89-107.
- Chandrashekar, K.R., Sridhar, K.R. y Kaveriappa, K.M. 1991. "Aquatic hyphomycetes of a sulphur spring". *Hydrobiologia* 218(2): 151-156.
- Chauvet, E. 1991. "Aquatic hyphomycete distribution in South-Western France". *Journal of Biogeography* 18: 699-706.
- Chauvet, E. y Suberkropp, K. 1998. "Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes". *Applied and Environmental Microbiology* 64(4): 1522-1525.
- Chen, J., Feng, M. y Fomelack, T. 2000. "Aquatic and aero-aquatic hyphomycetes occurred in Central Cameroon, western Africa". *Pakistan Journal of Biological Sciences* 3(11): 1847-1848.
- Chuasecharonnachai, C., Yamaguchi, K., Indrasutdhia, V., Somrithipol, S., Okanec, I., Nakagirid, A. & Boonyuen, N. 2013. "Diversity of Aero-Aquatic Hyphomycetes from Six Streams in Doi Inthanon and Khao Yai Tropical Forests, Thailand". *Cryptogamie Mycologie* 34(2): 183-197.
- Clement, K., Tsui, K., Hyde, D. y Hodgkiss, I. 2001. "Longitudinal and temporal distribution of freshwater ascomycetes and dematiaceous hyphomycetes on submerged wood in the Lam River, Hong Kong". *Journal of the North American Benthological Society* 20 (4): 533-549.
- Cressa, C. y Smits G. 2007. "Aquatic hyphomycetes in two blackwater streams of Venezuela". *Ecotropicos* 20(2): 82-85.
- Cudowski, A., Pietryczuk, A. y Hauschild, T. 2015. "Aquatic fungi in relation to the physical and chemical parameters of water quality in the Augustow Canal". *Fungal Ecology* 13: 193-204.
- Czczuga, G., Kiziewicz, B. y Mazalska, B. 2003. "Further studies on aquatic fungi in the river Biebrza within Biebrza National Park". *Polish Journal of Environmental Studies* 12(5): 531-543.
- Czczuga, B. y Orłowska, M. 1997. "Hyphomycetes fungi in rainwater falling from building roofs". *Mycoscience* 38: 447-450.
- Czczuga, B. y Orłowska, M. 1999. "Hyphomycetes in the ice of water reservoirs". *Roczniki Akademii Medycznej w Białymstoku* 44: 64-75.
- Czczuga, B. y Orłowska, M. 2001. "Hyphomycetes species on floating plant spores and pollen". *Acta hydrochimica et hydrobiologia* 29(2-3): 100-110.
- Descals, E. y Moralejo, E. 2001. "El agua y la reproducción asexual en los hongos Ingoldianos". *Botanica Complutensis* 25: 13-71.
- Díaz, V., Albarino, R. y Graça, M. 2010. "Natural UVr does not affect decomposition by aquatic hyphomycetes". *International Review of Hydrobiology* 65(1): 1-11.
- Dix, N. y Webster, J. 1995. *Fungal Ecology*. Londres: Chapman & Hall.
- Dixon, P.A. 1959. "Stream spora in Ghana". *Transactions of the British Mycological Society* 42 (2): 174-176.
- Duarte, S., Batista, D., Bärlocher, F., Cássio, F. y Pascoal, C. 2014. "Some new DNA barcodes of aquatic hyphomycete species". *Mycoscience* 1: 1-7.
- Duarte, S., Bärlocher, F., Pascoal, C. & Cassio, F. 2015. "Biogeography of aquatic hyphomycetes: Current knowledge and future perspectives". *Fungal Ecology* (en prensa).

- Duarte, S., Pascoal, C., Cássio, F. & Bärlocher, F. 2006. "Aquatic hyphomycete diversity and identity affect leaf litter decomposition in microcosms". *Oecologia* 147: 658-666.
- Duarte, S., Seena, S., Bärlocher, F., Pascoal, C. y Cássio, F. 2013. "A decade's perspective on the impact of DNA sequencing on aquatic hyphomycete research". *Fungal Biology Reviews* 27: 19-24.
- El-Hissy, F.T., Khallil, A.M. y Abdel-Raheem, A. A. 1992. "Ocurrence and distribution of zoosporic fungi and aquatic hyphomycetes in Upper Egypt". *Journal IAS* 5(3): 173-179.
- Fernández, R. y Smits, G. 2005. "Estudio preliminar de los hongos acuáticos en el río Cabriales (Parque San Esteban, Edo. Carabobo)". *SABER* 17: 147-149.
- Fernández, R. y Smits, G. 2009. "Registro de la presencia de hifomicetos en ríos de la cordillera de la costa, Venezuela". *Interciencia* 34 (8): 589-592.
- Fernández, R. y Smits, G. 2011. "Hifomicetos acuáticos en la cabecera del río Guárico en el Estado Carabobo, Venezuela". *Interciencia* 36(11): 831-834.
- Fernández, R. y Smits, G. 2013. "Diversidad de hifomicetos acuáticos en la quebrada "La Estación" de la Hacienda Ecológica "La Guáquira", Yaracuy, Venezuela". *Interciencia* 38(7): 496-501.
- Fernández, R. y Smits, G. 2015. "Registro de hifomicetos acuáticos en la cabecera del río Chirgua (Mun. Bejuma, Edo. Carabobo-Venezuela)". *Interciencia* (en arbitraje).
- Fernández, R., Smits, G. y Pinto, M. 2010. "Características e importancia de los hifomicetos acuáticos y registro de especies en Venezuela". *Revista Faraute de Ciencia y Tecnología* 5(2): 56-73.
- Ferreira, V. y Canhoto, C. 2014. "Effect of experimental and seasonal warming on litter decomposition in a temperate stream". *Aquat Sciences* 76: 155-163.
- Funk, J., Bec, A., Feriere, F., Velten, V. y Danger, M. 2015. "Aquatic hyphomycetes: a potential source of polyunsaturated fatty acids in detritus-based stream food webs". *Fungal Ecology* 13: 205-210.
- Gessner, M. y Chauvet, E. 1994. "Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter". *Ecology* 75: 1807-1817.
- Gessner, M. y Chauvet, E. 1997. "Growth and production of aquatic hyphomycetes in decomposing leaf litter". *Limnology and Oceanography* 42: 496-505.
- Ghate, D. y Sridhar, R. 2015. "Diversity of aquatic hyphomycetes in streambed sediments of temporary streamlets of Southwest India". *Fungal Ecology* 14 (1): 53-61.
- Goh, T-K. y Hyde, K.D. 1996. "Biodiversity of freshwater fungi". *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology* 17: 328-345.
- Gönczöl, J. y Revay, A. 1999. "Studies on the aquatic hyphomycetes of the Morgò stream, Hungary. II. Seasonal periodicity of conidial populations". *Archiv für Hydrobiologie* 144(4): 495-508.
- Gönczöl, J. y Revay, A. 2003. "Treehole fungal communities: aquatic, aero-aquatic and demateaceous hyphomycetes". *Fungal Diversity* 12: 19-34.
- Gönczöl, L, J. y Revay, A. 2006. "Species diversity of rainborne hyphomycete conidia from living Trees". *Fungal Diversity* 22: 37-54.
- Gönczöl, J. Revay, A. y Csontos, P. 1999. "Studies on the aquatic hyphomycetes of the Morgò stream, Hungary". *Archiv für Hydrobiologie* 144(4): 473-493.
- Graça, M. 1994. "Effects of water pollution on assemblages of aquatic fungi". *Limnética* 10(2): 41-43.
- Graça, M., Hyde, K. y Chauvet, E. 2015. "Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical e subtropical low order streams". *Fungal Ecology* (en prensa).

- Gulis, V. 2001. "Are there any substrate preference in aquatic hyphomycetes?" *Mycological Research* 105(9): 1088-1093.
- Gulis, V. y Stephanovich, D. 1999. "Antibiotic effect of some aquatic hyphomycetes". *Mycological Research* 103: 111-115.
- Gulis, V. y Suberkropp, K. 2004. "Effects of whole stream nutrient enrichment on the concentration and abundance of aquatic hyphomycete conidia in transport". *Mycologia* 96(1): 57-65.
- Harrington, J. 1997. "Aquatic hyphomycetes of 21 rivers in Southern Ireland". *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 97B(2): 139-148.
- Hasija, S. y Singhal, P. 1991. "Degradation of Plant Litter by Aquatic Hyphomycetes". En: *Handbook of Applied Mycology: soils and plants*, editado por D.K. Arora, B. Rai, K.G. Mukerji y G. Knudsen, 481-505. Nueva York: Marcel Dekker.
- Hieber, M. y Gessner, M.O. 2002. "Contribution of stream detritivores, fungi and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates". *Ecology*. 83(4): 1026-1038.
- Hudson, H. e Ingold, C.T. 1960. "Aquatic Hyphomycetes from Jamaica". *Transactions of the British Mycological Society* 43 (3): 469-478.
- Hyde, K., Fryar, S., Tian, Q., Bahkali, A. y Xu, J. 2015. "Lignicolous freshwater fungi along a north-south latitudinal gradient in the Asian/Australian region; can we predict the impact of global warming on biodiversity and function?" *Fungal Ecology* (en prensa).
- Ingold, C.T. 1942. "Aquatic Hyphomycetes of decaying alder leaves". *Transactions of the British Mycological Society* 25: 339-417.
- Ingold, C.T. 1943a. "Further observations on aquatic Hyphomycetes". *Transactions of the British Mycological Society* 26:104-115.
- Ingold, C.T. 1943b. "On the distribution of aquatic hyphomycetes saprophytic on submerged decaying leaves". *New Phytologist* 42: 139-143.
- Ingold, C.T. 1944. "Some new aquatic hyphomycetes". *Transactions of the British Mycological Society* 28: 35-43.
- Ingold, C.T. 1956. "Stream spora in Nigeria". *Transactions of the British Mycological Society* 39(1): 108-110.
- Ingold, C.T. 1958. "Aquatic hyphomycetes. From Uganda and Rhodesia". *Transactions of the British Mycological Society* 41(1): 109-114.
- Ingold, C.T. 1959. "Aquatic spora of Omo forest, Nigeria". *Transactions of the British Mycological Society* 42(4): 479-485.
- Ingold, C.T. 1975. *An Illustrated Guide to Aquatic and Water-borne Hyphomycetes (Fungi Imperfecti) with notes on their Biology*. Ambleside: Freshwater Biological Association.
- Ingold, C.T. 1979. "Advances in the study of so-called aquatic hyphomycetes". *American Journal of Botany* 66 (2): 218-226.
- Iqbal, S.H. 1993. "Efficiency of artificial foam in trapping conidia of Ingoldian fungi". *Annales Botanici Fennici* 30: 153-160.
- Iqbal, S.H. 1997. "Species diversity of freshwater hyphomycetes in some streams of Pakistan. II. Seasonal differences of fungal communities on leaves". *Annales Botanici Fennici* 34: 165-178.
- Iqbal, S.H. y Webster, J. 1973a. "Aquatic hyphomycetes spores of the River Exe and its tributaries". *Transactions of the British Mycological Society* 61: 331-346.
- Iqbal, S.H. y Webster, J. 1973b. "The trapping of aquatic hyphomycetes spores by air bubbles". *Transactions of the British Mycological Society* 60: 37-48.
- Jabiol, J., Bruder, A., Gessner, N., Makkonen, M., Mckie, N., Peeters, E., Vos, E. y Chauvet, E. 2013. "Diversity patterns of leaf-associated aquatic hyphomycetes along a broad

- latitudinal gradient". *Fungal Ecology* 6(5): 439-448.
- Justidiano, J. y Betancourt, C. 1989a. "Hongos Ingoldianos presentes en el río Mariacao, Puerto Rico". *Caribbean Journal of Science* 25(3-4): 111-114.
- Justidiano, J. y Betancourt, C. 1989b. "Colonización de hojas de *Syzygium jambos* L. por hongos ingoldianos". *Caribbean Journal of Science* 25(3-4): 101-110.
- Karamchand, K. y Sridhar, K. 2008. "Water-borne conidial fungi inhabiting tree holes of the west coast and western Ghats of Indian". *Czech Mycology* 60(1): 63-74.
- Kauskik, N.K. y Hynes, H.B.N. 1968. "Experimental study on the role of autumn shed leaves in aquatic environments". *Journal of Ecology* 56: 229-245.
- Khan, M. 1987. "Interspecies interactions in aquatic hyphomycetes". *Botanical Magazine Tokyo* 100: 295-303.
- Koske, R. y Duncan, I. 1974. "Temperature effects on growth, sporulation and germination of some aquatic hyphomycetes". *Canadian Journal of Botany* 52: 1387-1391.
- Lee, O., Goh, T. y Hyde, T. 1998. "*Diplocladiella aquatica*, a new hyphomycete from Brunei". *Fungal diversity* 1: 165-168.
- Letourneau, A., Seena, S., Marvanova, L. y Bärlocher, F. 2010. "Potential use of barcoding to identify aquatic hyphomycetes". *Fungal diversity* 40:51-64.
- López-Archilla, A.I., Gonzalez, A.E., Terron, M.C., y Amils, R. 2004. "Ecological study of the fungal populations of the acidic Tinto River in Southwestern Spain". *Canadian Journal of Microbiology* 50(11): 923-934.
- Madeiras, A., Pascoal, C. y Graça, A. 2009. "Diversity and activity of aquatic fungi under lower oxygen conditions". *Freshwater Biology* 54: 142-149.
- Martin, C., Corvini, P., Vinken, R., Junghanns, C., Krauss, G. y Schlosser, D. 2009. "Quantification of the influence of extracellular laccase and intracellular reactions on the isomer-specific biotransformation of the xenoestrogen technician nonylphenol by the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatic*". *Applied & Environmental Microbiology* 75(3): 4398-4409.
- Marvanová, L. 1997. "Freshwater Hyphomycetes: a survey with remarks on tropical taxa". En: *Tropical Mycology*, editado por K.K Janardhanan, C. Rajendran, K. Natarajan, D.L. Hawksworth, 169-226. Enfield: Science Publishers.
- Mille-Lindblom, C. y Tranvik, L.J. 2003. "Antagonism between bacteria and fungi on decomposing aquatic plant litter". *Microbial Ecology* 45(2): 173-182.
- Nieves, A. M. 2003. "Mycological survey of Rio Camuy Caves Park, Puerto Rico". *Journal of cave and Karst studies*. 65(1): 23-28.
- Nikolcheva, L. G., Cockshutt, A. M. y Bärlocher, F. 2003. "Determining diversity of freshwater fungi on decaying leaves. Comparison of Traditional and Molecular Approaches". *Applied Environmental Microbiology* 69(5): 2548-2554.
- Nilsson, S. 1962. "Some aquatic hyphomycetes from South America". *Svensk Botanisk Tidskrift* 56(2): 351-361.
- Obispo, A. 2015. *Caracterización de la calidad de agua del río Vigirima (Municipio Guacara, Edo. Carabobo) a través de la diversidad de hifomicetos acuáticos*. Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología (Facyt), Universidad de Carabobo. Trabajo Especial de Grado de Licenciatura en Biología.
- Omoike, A., Wacker, T. y Navidowski, M. 2013. "Biodegradation of bisphenol A by *Heliscus lugdunensis*, a naturally occurring hyphomycete in freshwater environments". *Chemosphere* 91: 1643-1647.

- Osman, M., Kalthoum, H. y El-Shaphy, A. 2008. "Production of cellulose and pectinase from some aquatic hyphomycetes". *Research Journal of Microbiology* 3(4): 213-224.
- Paliwal, P. y Sati, S. 2009. "Distribution of aquatic fungi in relation to physicochemical factors of Kosi river in Kumaun Himalaya". *Nature & Science* 7(3): 70-74.
- Pascoal, C., Pinho, M., Cassio, F. y Gomes, P. 2003. "Assessing structural using leaf breakdown: studies on a polluted river". *Freshwater Biology* 48(11): 2033.
- Pascoal, C., Marvanová, L. y Cassio, F. 2005. "Aquatic hyphomycete diversity in streams of Northwest Portugal". *Fungal diversity* 19:109-128.
- Patil, N., Nemade, L., Patil, S. y Borse, B. 2012. "Biodiversity of freshwater hyphomycetes from Buldhana Dist (M.S., India)". *Biodiversity Frontier* 5(2-I): 11-13.
- Patil, D., Patil, K. y Borse, B. 2014. "Some Aquatic Hyphomycetes from Khandwa District of MP, India". *International Research Journal of Biological Sciences* 3(6): 53-56.
- Pietryczuk, A., Cudowski, A. y Hauschild, T. 2014. "Effect of trophic status in lakes on fungal species diversity and abundance". *Ecotoxicology & Environmental Safety* 109 (11): 32-37.
- Pinto, M., Fernandez, R. y Smits, G. 2009. "Comparación de métodos en la caracterización de la biodiversidad de hifomicetos acuáticos en el río Cúpira, Estado Carabobo, Venezuela". *Interciencia* 34(7): 497-501.
- Pinto, M. y Smits, G. 2012. "Evaluación preliminar de la riqueza de especies de hifomicetos acuáticos en ríos de la vertiente norte de la cordillera de la costa, Estado Aragua-Venezuela". *Intropica* 7: 31-36.
- Prokhorov, V. y Bodyagin, V. 2007a. "The ecology of aero-aquatic hyphomycetes". *Moscow University Biological Sciences Bulletin* 62(1): 15-20.
- Prokhorov, V. y Bodyagin, V. 2007b. "Aquatic hyphomycetes from forests-Park Bitsa and Vorobiovy hills located on territory of Moscow city". *Biological Series* 112(2): 60.
- Rajashekhar, M. y Kaveriappa, K.M. 1996. "Studies on the aquatic Hyphomycetes of a Sulfur spring in the Western Ghats, India". *Microbial Ecology* 32(1): 73-80.
- Rajashekhar, M. y Kaveriappa, K.M. 2003. "Diversity of aquatic hyphomycetes in the aquatic ecosystems of the Western Ghats of India". *Hydrobiologia* 501 (1-3): 167-177.
- Ranzoni, F.V. 1979. "Aquatic hyphomycetes from Hawaii". *Mycologia* 71: 786-795.
- Ravijara, N. S., Nikolcheva, L. G., y Bärlocher, F. 2005. "Diversity of conidia of aquatic hyphomycetes assessed by microscopy and by DGGE". *Microbial Ecology* 49(2): 301-307.
- Rincón, J., Martínez, I., Leon, E. y Ávila, N. 2005. "Procesamiento de la hojarasca de *Anacardium excelsum* en una corriente intermitente tropical del noreste de Venezuela". *Interciencia* 30(4): 1-15.
- Rincón, J. y Santelloco, R. 2009. "Fungi associated with decomposing *Ficus* sp leaf litter in a neotropical stream". *Journal of the North American Benthological Society* 28(2): 416-425.
- Rodríguez, A.P.L. y Graça, M.A.S. 1997. "Enzymatic analysis of leaf decomposition in freshwater by select aquatic hyphomycetes and terrestrial fungi". *Sydowia* 49(2): 160-173.
- Roldán, A. y Honrubia, M. 1988. "Nuevas citas de hifomicetos acuáticos en la cuenca del río Segura (España)". *Annales de Biología* 15(4): 103-105.
- Roldán, A., Descals, E. y Honrubia, M. 1987. "Hifomicetos acuáticos en las cuencas altas del río Segura y Guadalquivir". *Annales de Biología* 13(3): 3-13.

- Roldán, A., Descals, E. y Honrubia, M. 1988. "Hifomicetos acuáticos de Sierra Nevada y Sierra de los Filabres". *Acta Botánica Malacitana* 13: 77-90.
- Santos, C. y Betancourt, C. 1997. "Aquatic and Water-borne Hyphomycetes (Deuteromycotina) in Streams of Puerto Rico (Including records from other Neotropical locations)". *Caribbean Journal of Science Special Publication N° 2*: 116.
- Santos, C., Betancourt, C. y Nieves, A. 1996. "New records of water-borne hyphomycetes for Puerto Rico". *Caribbean Journal of Science* 32(1): 105-110.
- Sales, A., Goncalves, J., Dahora, j. y Meeiros, O. 2015. "Influence of Leaf Quality in Microbial Decomposition in a Headwater Stream in the Brazilian Cerrado: a 1-Year Study". *Microbial Ecology* 69: 84-94.
- Sati, S.C. y Belwal, M. 2005. "Aquatic hyphomycetes as endophytes of riparian plant roots". *Mycologia* 97(1): 45-49.
- Sati, S.C. y Belwal, M. 2009. "In Vitro conidial production of aquatic hyphomycetes on submerged leaf litter". *Nature Sci.* 7(1): 78-83.
- Seena, S. y Monroy, S. 2015. "Preliminary insights into the evolutionary relationships of aquatic hyphomycetes and endophytic fungi". *Fungal Ecology* (en prensa).
- Shearer, C., Descals, E., Kohlmeyer, B., Kohlmeyer, Y., Mmarvanova, L., Padgett, D., Porter, D., Raja, H., Schmit, J., Thorton, H. y Voglymayr, H. 2007. "Fungal biodiversity in aquatic habitats". *Biodiversity and Conservation* 16: 49-67.
- Shearer, C. y Lane, L. 1983. "Comparison of three techniques for the study of aquatic hyphomycetes communities". *Mycologia* 75: 498-508.
- Shearer, C. y Webster, J. 1985. "Aquatic hyphomycetes communities in the river Teing. I. longitudinal distribution patterns". *Transactions of the British Mycological Society* 84: 489-501.
- Shoenlein-Crusius, I y Piccolo, R. 2003. "The diversity of aquatic hyphomycetes in South America". *Brazilian Journal of Microbiology* 34(3): 1-13.
- Simonis, J., Raja, H. y Shearer, C. 2008. "Extracellular enzymes and soft decays are ascomycetes important degraders in fresh water?" *Fungal Diversity* 31: 135-146.
- Sole, M., Fetzer, I., Wenttich, R., Sridhar, K., Harms, H. y Krauss, G. 2008a. "Aquatic hyphomycete communities as potential bioindicators for assessing antropogenic stress". *Science of the Total Environment* 389: 557-565.
- Sole, M., Keller, H., Brock, S., Buscot, F. y Schlosser, D. 2008b. "Extracellular laccase activity and transcript levels of putative laccase genes during removal of the xenoestrogen tecnicoan nonylphenol by the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatic*". *FEMS Microbiology Letters* 288(1): 47-54.
- Sridhar, K. y Bärlocher, F. 1997. "Water chemistry and sporulation by aquatic hyphomycetes". *Mycological Research* 101: 591-596.
- Sridhar, K. y Bärlocher, F. 1998. "Breakdown of Ficus and Eucalyptus leaves in an organically polluted river in India: fungi diversity and ecological functions". *Freshwater Biology* 39(3): 537.
- Sridhar, K. y Bärlocher, F. 2000. "Initial colonization, nutrient supply, and fungal activity on leaves decaying in streams". *Applied and Environmental Microbiology* 66(3): 1114-1119.
- Sridhar, K., Bärlocher, F., Krauss, G-J. y Krauss, G. 2005. "Response of aquatic hyphomycetes communities to changes in heavy metal exposure". *International Review of Hydrobiology* 90(1): 21-32.
- Sridhar, K., Karamchand, K. y Hyde, K. 2010. "Wood-inhabiting filamentous fungi in 12

- high-altitude streams of the Western Ghats by damp incubation and bubble chamber incubation". *Mycoscience* 51: 104–115.
- Sridhar, K. y Sudheep, N. 2010. "Diurnal fluctuation of spores of freshwater hyphomycetes in two tropical streams". *Mycosphere* 1(2): 89-101.
- Smits, G. 2005. "Hifomicetos acuáticos en ríos de Venezuela". *MIBE* (4): 177-181.
- Smits, G., Fernández, R. y Cressa, C. 2007. "Preliminary study of aquatic hyphomycetes from Venezuelan streams". *Acta Botánica Venezuelica* 30(2): 345-355.
- Storaci, V., Fernández, R. y Smits, G. 2013. "Evaluación de la calidad de agua del río Cúpira (La cumaca, Estado Carabobo, Venezuela) mediante bioindicadores microbiológicos y parámetros fisicoquímicos". *Interciencia* 38(7): 480-487.
- Storaci, V., Fernández, R. y Smits, G. 2014. "Hifomicetos acuáticos en el río Cúpira (La Cumaca, Estado Carabobo, Venezuela)". *Ciencia* 22(1): 21-27.
- Suberkropp, K. 1984. "Effect of temperature on seasonal occurrence of aquatic hyphomycetes". *Transactions of the British Mycological Society* 82: 53–62.
- Suberkropp, K. 1991. "Relationships between growth and sporulation of aquatic hyphomycetes on decomposing leaf litter". *Mycological Research* 95: 843–850.
- Suberkropp, K. 1992. "Interactions with invertebrates". En: *The ecology of aquatic hyphomycetes*, editado por F. Bärlocher, 118–134. Berlín: Springer-Verlag.
- Suberkropp, K. y Chauvet, E. 1995. "Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry". *Ecology* 76: 1433–1445.
- Suberkropp, K., y Klug, M.J. 1976. "Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream". *Ecology* 57: 707-719.
- Suberkropp, K., Michelis, A., Lorch, H-J. y Ottow, J.C.G. 1988. "Effect of sewage treatment plant effluents on the distribution of aquatic hyphomycetes in the River Erms, Schwabische Alb, F.RG". *Aquatic Botany* 32(1-2): 141-153.
- Sudheep, N. y Sridhar, K. 2013. "Colonization and diversity of aquatic hyphomycetes in relation to decomposition of submerged leaf litter in River Kali (Western Ghats, India)". *Mycosphere* 4 (3): 456-476.
- Suresha H., Krishnappa, M., Descals E., Raju G. y Taylor B. 2013. "Diversity of aquatic hyphomycetes in Kalathgiri falls of Chikmagalur District, Karnataka, India". *International Journal of Microbiology Research* 5(3): 410-416.
- Suzuki, S. y Nimura, H. 1962. "Ecological specificity of some aquatic hyphomycetes in Japan". *Japanese Journal of Ecology* 12(5): 195-197.
- Thomas, K., Chilvers, G.A y Norris, R.H. 1996. "Seasonal occurrence of Conidia of Aquatic Hyphomycetes (Fungi) in Lees Creek, Australian Capital Territory". *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 40(1): 11-23.
- Torsten, A., Schlosser, D., Baumbach, R., Schmidt, J., Grancharov, K., Krauss, G. y Krauss, G-J. 2006. "Biotransformation of 1-Naphthol by a strictly aquatic fungus". *Current Microbiology* 52: 216-220.
- Tsui, C.K-M., Hyde, K.D. y Hodgkiss, I.J. 2001. "Colonization patterns of wood-inhabiting fungi on baits in Hong Kong rivers, with reference to the effects of organic pollution". *Antonie van Leeuwenhoek* 79(1): 33-38.
- Vass, N., Revay, A., Kucserka, T., Hubai, K., Uveges, V., Kovacs, K. y Padisak, J. 2013. "Aquatic hyphomycetes as survivors and/or first colonizers after a red sludge disaster in the Torna stream, Hungary". *International Review of Hydrobiology* 98: 217–224.

- Webster, J. 1992. "Anamorph-teleomorph relationships". En: *The ecology of aquatic hyphomycetes*, editado por F. Bärlocher, 99-117. Berlín: Springer-Verlag.
- Webster, J., Moran, T. y Davey, R. 1976. "Growth and sporulation of *Tricladium chaetocladium* and *Lunulospora curvula* in relation to temperature". *Transactions of the British Mycological Society* 67: 491-549.
- Webster, J. y Benfield E. 1986. "Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems". *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17: 567-594.
- Woelkerling, W.J. y Baxter, J.W. 1968. "Aquatic hyphomycetes of Wisconsin: Distribution and ecology". *Mycopathologia* 35(1): 33-36.
- Wood-Eggenschwiler, S. y Bärlocher, F. 1983. "Aquatic hyphomycetes in sixteen stream in France, Germany and Switzerland". *Transactions of the British Mycological Society* 67: 491-549.
- Zemek, J., Marvanova, L., Uniak, K. y Kadlecikova, B. 1985. "Hydrolytic enzymes in aquatic hyphomycetes". *Folia Microbiologica* 30: 363-372.
- Zhou, D. y Hyde, K. 2002. "Fungal succession on Bamboo in Hong Kong". *Fungal Diversity* 10: 213-227.

Citar este artículo como:

Fernández da Silva, R. y Smits, G. 2015. "Actualización de inventario de especies de hifomicetos acuáticos en Venezuela". *Gestión y Ambiente* 18(2): 153-180

Anexo 1. Especies de hifomicetos acuáticos registradas en distintos cursos de agua en Venezuela.

Especies	Cursos de agua																							
	Quebradas en los Andes	Quebradas en los alrededores de Caracas	Quebrada Los Chorros (I)	Quebradas cerca del embalse La Mariposa	Quebradas de región montañosa centro norte	Pozo bajo cascada en Cerro Venamo (V)	Quebrada Guatopo (I)	Quebrada Ingenio (I)	Quebrada Martinera (I)	Quebrada Tócome (II)	Río Los Castillos (II)	Quebrada El Vino (III)	Quebrada Los Pinetes (III)	Río Cabriales (IV)	Río Cúpira (IV)	Río Guárico	Río Cuyagua (VI)	Río Cumboto (VI)	Río Cata (VI)	Quebrada San Miguel (Represa) (VI)	Quebrada San Miguel (Estuario) (VI)	Quebrada La Estación	Río Chirgua	Río Vigirima (IV)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Actinospora megalospora</i> Ingold							*	*	*		*													
<i>Alatospora acuminata</i> Ingold							*		*	*	*	*		*	*		*		*	*		*	*	*
<i>Anguillospora crassa</i> Ingold									*	*	*	*		*	*	*							*	*
<i>Anguillospora filiformis</i> Greath.									*	*	*			*	*	*								
<i>Anguillospora gigantea</i> Ranzoni															*									*
<i>Anguillospora longissima</i> (Sacc. y Sydow) Ingold	*										*	*			*		*		*	*			*	*
<i>Anguillospora aquatica</i> S. Nilsson						*					*													
<i>Articulospora tetracladia</i> Ingold		*					*			*	*			*	*		*							
<i>Beltrania rhombica</i> Penz.								*	*	*				*	*		*						*	*
<i>Beltraniella portoricensis</i> (F. Stevens) Piroz. & Patil								*	*													*		
<i>Brachiosphaera tropicalis</i> Nawawi							*	*		*				*	*	*	*		*	*		*	*	*
<i>Camposporidium</i> sp.														*	*	*						*	*	

Especies	Cursos de agua																							
	Quebradas en los Andes	Quebradas en los alrededores de Caracas	Quebrada Los Chorros (I)	Quebradas cerca del embalse La Mariposa	Quebradas de región montañosa centro norte	Pozo bajo cascada en Cerro Venamo (V)	Quebrada Guatopo (I)	Quebrada Ingenio (I)	Quebrada Martinera (I)	Quebrada Tócome (II)	Río Los Castillos (II)	Quebrada El Vino (III)	Quebrada Los Pinetes (III)	Río Cabriales (IV)	Río Cúpira (IV)	Río Guárico	Río Cuyagua (VI)	Río Cumboto (VI)	Río Cata (VI)	Quebrada San Miguel (Represa) (VI)	Quebrada San Miguel (Estuario) (VI)	Quebrada La Estación	Río Chirgua	Río Vigirima (IV)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Camposporium antenatum</i> Harkn.														*	*	*	*		*	*		*	*	*
<i>Camposporium pellucidum</i> (Grove) S. Hughes										*	*			*	*	*							*	*
<i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni	*						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*
<i>Campylospora filicladia</i> Nawawi							*	*	*	*	*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Campylospora parvula</i> Kuzuha														*	*	*						*	*	
<i>Campylospora</i> sp.															*		*	*	*	*				*
<i>Clavariopsis aquatica</i> De Wild.										*				*	*								*	*
<i>Clavariopsis azlanii</i> Nawawi							*																*	
<i>Clavatospora stellata</i> (Ingold y Cox)														*	*								*	*
<i>Clavatospora tentacula</i> Sv. Nilsson							*	*	*	*	*			*	*	*	*	*	*	*		*	*	*
<i>Condylospora flexuosa</i> Nawawi y Kuthub							*																	
<i>Condylospora spumigena</i> Nawawi												*			*									
<i>Culicidospora gravis</i> R. H. Petersen							*		*	*				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Dactylella aquatica</i> Ingold	*																							

Especies	Cursos de agua																								
	Quebradas en los Andes	Quebradas en los alrededores de Caracas	Quebrada Los Chorros (I)	Quebradas cerca del embalse La Mariposa	Quebradas de región montañosa centro norte	Pozo bajo cascada en Cerro Venamo (V)	Quebrada Guatopo (I)	Quebrada Ingenio (I)	Quebrada Martinera (I)	Quebrada Tócome (II)	Río Los Castillos (II)	Quebrada El Vino (III)	Quebrada Los Pinetes (III)	Río Cabriales (IV)	Río Cúpira (IV)	Río Guárico	Río Cuyagua (VI)	Río Cumboto (VI)	Río Cata (VI)	Quebrada San Miguel (Represa) (VI)	Quebrada San Miguel (Estuario) (VI)	Quebrada La Estación	Río Chirgua	Río Vigirima (IV)	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Dactylella submersa</i> (Ingold) Sv. Nilsson															*										
<i>Dedrospora erecta</i> Ingold																*									
<i>Dedrospora juncicola</i> Iqbal																*						*	*		
<i>Dicranidion gracile</i> Matsush																						*		*	
<i>Diplocladiella longibrachiata</i> Nawawi y Kuthub.								*		*	*			*	*	*		*		*	*		*	*	*
<i>Diplocladiella scalaroides</i> Arnaud ex M. B. Ellis							*	*		*	*		*	*	*					*	*		*	*	
<i>Diplocladiella</i> sp.							*							*	*		*					*		*	
<i>Dwayaangam cornuta</i> Descals														*											*
<i>Flabellocladia</i> sp.																	*			*					
<i>Flabellocladia tetracladia</i> Nawawi								*	*					*	*	*					*	*	*	*	*
<i>Flabellospora acuminata</i> Descals							*	*	*					*	*	*	*			*	*	*	*	*	*
<i>Flabellospora crassa</i> Alas.								*	*				*	*	*	*	*				*	*	*	*	*
<i>Flabellospora verticillata</i> Alas.									*					*	*	*									*
<i>Flagellospora curvula</i> Ingold							*	*	*	*				*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*

Especies	Cursos de agua																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Flagellospora penicillioides</i> Ingold	*										*				*									
<i>Flagellospora</i> sp.														*	*									
<i>Helicoma</i> sp.															*									*
<i>Helicomyces colligatus</i> R.T. Moore							*							*	*	*						*	*	
<i>Helicomyces roseus</i> Link																								*
<i>Helicomyces</i> sp.							*		*	*	*		*	*	*	*						*	*	*
<i>Helicomyces torquatus</i> L. C. Lane y Shearer									*	*	*		*	*	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Heliscella stellata</i> (Ingold y Cox)															*									
<i>Heliscus submersus</i> H.J. Huds.		*					*	*	*	*				*	*								*	
<i>Hydrometrospora symmetrica</i> J. Gönczöl y Révay							*								*								*	*
<i>Isthmologiospora quadricellularia</i> Matsushima																								*
<i>Isthmotricladia gombakiensis</i> Nawawi									*						*	*	*		*	*	*	*	*	*
<i>Isthmotricladia laenensis</i> Matsushima																	*				*			*

Especies	Cursos de agua																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Jaculispora submersa</i> H. J. Huds. & Ingold							*	*		*					*	*		*	*			*		
<i>Lemoniera aquatica</i> De Wilddeman												*												*
<i>Lunulospora curvula</i> Ingold					*		*			*	*	*			*	*	*					*		*
<i>Lunulospora cymbiformis</i> K. Miura															*			*	*					*
<i>Magdalaenaea monograma</i> Arnaud														*	*	*						*		*
<i>Mycocentrospora acerina</i> (R. Hartig) Deighton									*	*	*													
<i>Phalangispora constricta</i> Nawawi & J. Webster											*			*	*	*	*			*		*	*	*
<i>Phalangispora nawawi</i> Kuthub											*				*									*
<i>Pyramidospora casuarinae</i> S. Nilsson			*																					
<i>Scorpiosporium angulatum</i> (Ingold) S. H. Iqbal														*	*	*						*	*	*
<i>Scorpiosporium chaetocladium</i> (Ingold) Dyko														*		*						*	*	*
<i>Scorpiosporium</i> sp.														*	*			*	*	*		*		*
<i>Scutisporus brunneus</i> K. Ando & Tubaki							*	*		*	*			*	*									*

Especies	Cursos de agua																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Speiropsis hyalospora</i> Subram. & Lodha															*	*								*
<i>Speiropsis pedatospora</i> Tubaki															*	*							*	*
<i>Subulispora procurvata</i> Tubaki															*									
<i>Tetrachaetum elegans</i> Ingold															*	*						*		
<i>Tetracladium marchalianum</i> De Wild.				*			*		*	*	*			*	*	*	*					*	*	*
<i>Tetracladium maxiliforme</i> (Rostr.) Ingold										*	*													
<i>Tetracladium setigerum</i> (Grove) Ingold										*	*			*	*	*							*	*
<i>Tetraploa cf. aristata</i> Berkely & Broome																*			*	*		*	*	
<i>Tricladiospora brunnea</i> Nawawi																							*	
<i>Trinacrium incurvum</i> Matsushima																							*	*
<i>Tripospermum myrti</i> (Lind) Hughes																*						*	*	
<i>Tricladium splendens</i> Ingold							*			*	*			*	*									
<i>Tricladium</i> sp.								*		*	*													
<i>Trinacrium</i> sp.																*								

Especies	Cursos de agua																								
	Quebradas en los Andes	Quebradas en los alrededores de Caracas	Quebrada Los Chorros (I)	Quebradas cerca del embalse La Mariposa	Quebradas de región montañosa centro norte	Pozo bajo cascada en Cerro Venamo (V)	Quebrada Guatopo (I)	Quebrada Ingenio (I)	Quebrada Martinera (I)	Quebrada Tócome (II)	Río Los Castillos (II)	Quebrada El Vino (III)	Quebrada Los Pinetes (III)	Río Cabriales (IV)	Río Cúpira (IV)	Río Guárico	Río Cuyagua (VI)	Río Cumboto (VI)	Río Cata (VI)	Quebrada San Miguel (Represa) (VI)	Quebrada San Miguel (Estuario) (VI)	Quebrada La Estación	Río Chirgua	Río Vigirima (IV)	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Trinacrium</i> sp.															*										
<i>Tripospermum porosporiferum</i> Matsushima															*										*
<i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi							*	*	*	*	*	*		*	*	*	*						*	*	*
<i>Triscelophorus curviramifer</i> Matsush.										*	*			*	*	*			*	*			*		*
<i>Triscelophorus magnificus</i> Petersen															*	*									
<i>Triscelophorus monosporus</i> Ingold	*						*	*	*	*	*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Triscelophorus ponapensis</i> Matsushima																*						*	*	*	*
<i>Trisulcosporium acerinum</i> H.J Huds & Sutton															*							*			
<i>Varicosporium delicatum</i> S.H. Iqbal															*							*	*	*	*

Cuerpos de agua 1 al 6: restos foliares sumergidos (Nilsson 1962). **Cuerpos de agua 7 al 10:** muestras de espuma natural y agua (Smits et al. 2007). **Cuerpo de agua 11:** muestras de espuma natural y agua (Smits y Cressa 2005; Smits et al. 2007). **Cuerpos de agua 12 y 13:** muestras de espuma natural y agua (Cressa y Smits 2007). **Cuerpo de agua 14:** muestras de espuma natural (Fernandez y Smits 2005; 2009). **Cuerpo de agua 15:** muestra de espuma natural (Pinto et al. 2009; Fernández y Smits 2009; Storaci et al. 2013; 2014). **Cuerpo de agua 16:** muestra de espuma natural (Fernández y Smits, 2011). **Cuerpos de agua 17-21:** muestras de espuma natural (Pinto y Smits 2012). **Cuerpo de agua 22:** muestra de espuma natural (Fernández y Smits, 2013).

I: Parque Nacional Guatopo (Edo. Miranda). II: Parque Nacional El Avila (Edo. Miranda). III: Parque Nacional Dinira (Edo. Lara). IV: Parque Nacional San Esteban (Edo. Carabobo). V: Estado Bolívar. VI: Parque Nacional Henri Pittier (Edo. Aragua).

Anexo 2. Especies de hifomicetos acuáticos registradas en distintos cursos de agua en Venezuela.



a. *Actinospora megalospora*. b. *Alatospora acuminata*. c. *Anguillospora crassa*. d. *Anguillospora filiformis*. e. *Anguillospora gigantea*. f. *Anguillospora longissima*. g. *Anguillospora aquatica*. h. *Articulospora tetracladia*. i. *Beltrania rhombica*. j. *Beltraniella portoricensis*. k. *Brachiosphaera tropicales*. m. *Camposporidium* sp. n. *Camposporium antenatum*. ñ. *Camposporium pellucidum*. o. *Campylospora chaetocladia*. p. *Campylospora filicladia*. q. *Campylospora párvula*. r. *Campylospora* sp. s. *Clavariopsis aquatica*. t. *Clavariopsis azlanii*. u. *Clavatospora stellata*. v. *Clavatospora tentacula*. w. *Condylospora flexuosa*. x. *Condylospora spumigena*. y. *Culicidospora gravida*. z. *Dactylella aquatica*. aa. *Dactylella submersa*. bb. *Dedrospora erecta*. cc. *Dedrospora juncicola*. dd. *Dicranidion gracile*. ee. *Diplocadiella longibrachiata*. ff. *Diplocadiella scalaroides*. gg. *Diplocadiella* spp. hh. *Dwayaangam cornuta*. ii. *Flabellocladia* sp. jj. *Flabellocladia tetracladia*. kk. *Flabellospora acuminata*. ll. *Flabellospora crassa*. mm. *Flabellospora verticillata*. nn. *Flagellospora*

curvula. ññ. *Flagellospora penicillioides*. oo. *Flagellospora* sp. pp. *Helicoma* sp. qq. *Helicomycetes colligatus* rr. *Helicomycetes roseus*. ss. *Helicomycetes* spp. tt. *Helicomycetes torquatus*. uu. *Heliscella stellata*. vv. *Heliscus submersus*. ww. *Hydrometrospora symmetrica*. xx. *Isthmolongispora quadricellularia*. yy. *Isthmotricladia gombakiensis*. zz. *Isthmotricladia laenensis*. aaa. *Jaculispora submersa*. bbb. *Lemonniera aquatica*. ccc. *Lunulospora curvula*. ddd. *Lunulospora cymbiformis*. eee. *Magdalaenaea monograma*. fff. *Mycocentrospora acerina*. ggg. *Phalangispora constricta*. hhh. *Phalangispora nawawi*. iii. *Scorpiosporium angulatum*. jjj. *Scorpiosporium chaetocladium*. kkk. *Scorpiosporium* spp. lll. *Scutisporus brunneus*. mmm. *Speiropsis hyalospora*. nnn. *Speiropsis pedatospora*. ñññ. *Subulispora procurvata*. ooo. *Tetrachaetum elegans*. ppp. *Tetracladium marchalianum*. qqq. *Tetracladium maxiliforme*. rrr. *Tetracladium setigerum*. sss. *Tetraploa cf. aristata*. ttt. *Tricladiospora brunnea*. uuu. *Trinacrium incurvum*. vvv. *Tripospermum myrti*. www. *Tricladium splendens*. xxx. *Tricladium* sp. yyy. *Trinacrium* sp. zzz. *Tripospermum porosporiferum*. aaaa. *Triscelophorus acuminatus*. bbbb. *Triscelophorus curviramifer*. cccc. *Triscelophorus magnificus*. dddd. *Triscelophorus monosporus*. eeee. *Triscelophorus ponapensis*. ffff. *Trisulcosporium acerinum*. gggg. *Varicosporium delicatum*.