

CARACTERÍSTICAS E IMPORTANCIA DE LOS HIFOMICETOS ACUÁTICOS Y REGISTRO DE ESPECIES EN VENEZUELA

Features and importance of aquatic hyphomycetes and species reports in Venezuela

RAFAEL FERNÁNDEZ D¹., GUNTA S. BRIEDIS² y MASSIEL PINTO³

Universidad de Carabobo (Departamento de Biología).

Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología Experimental (IBE-UCV)
rafaelfer2103@hotmail.com¹, gunta.smits@ciens.ucv.ve², massiel.pinto@gmail.com³

Fecha de Recepción: 27/04/2010, **Fecha de Revisión:** 28/07/2010, **Fecha de Aceptación:** 18/10/2010

Resumen

Los hifomicetos acuáticos son un grupo de hongos imperfectos microscópicos que en el ecosistema acuático son los responsables de degradar y modificar el material vegetal que cae al agua, facilitando así que el mismo sea utilizado por otros organismos presentes. Estos hongos son muy importantes desde el punto de vista ecológico y biotecnológico, dada la batería enzimática que posee. Sería importante conocer las especies de los mismos en las distintas latitudes del mundo, en particular en las zonas tropicales donde son aún pocos los registros y específicamente en Venezuela. Este trabajo permite dar una breve y sencilla visión de estos microorganismos, así como la lista actualizada de las especies registradas en el país.

Palabras clave: Hifomicetos Acuáticos, Listado de Especies, Ríos de Venezuela

Abstract

Aquatic hyphomycetes are a group of imperfect microscopic fungi that live in aquatic ecosystems, which is responsible for decomposition of the organic matter into water, facilitating its degradation by other organisms. Ecologically and biotechnologically, these fungi are important, considering their enzymatic battery, involved in a lot of industrial, decomposition and bioremediation processes. Therefore, is important to identify fungi in very world latitudes, and particularly in tropical regions, including Venezuela, where these organisms are poorly characterized.

Keywords: Aquatic Hyphomycetes, Species List, Venezuelan Stream

1. Introducción

Los hifomicetos acuáticos son hongos microscópicos imperfectos, 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 (Arsuffi & Suberkropp, 1984; Bärlocher, 1992a; Bärlocher, 1992b; Bärlocher, 1992c). Así, la estructura de su comunidad está caracterizada por las estructuras esporulantes que se desarrollan sobre la superficie foliar o las conidias liberadas desde las hojas (Chamier & Dixon, 1982; Bärlocher, 2000; Descals & Moralejo, 2001). En este sentido, pueden considerarse desde el punto de vista ecológico como bioindicadores de la calidad de agua, debido a que su presencia está concatenada a buenas condiciones fisicoquímicas y microbiológicas del agua. A su vez, al estar su capacidad degradativa relacionada a la batería enzimática que posee, biotecnológicamente se han caracterizado enzimas de alto valor biorremediativo e industrial. Estos hongos se distribuyen a nivel mundial, no obstante, la mayoría de las especies que se han identificado están localizadas en las regiones frías y templadas, mientras que en los trópicos son pocos los trabajos realizados al respecto, a pesar de ser la franja geográfica donde se localiza la mayor diversidad biológica (Bärlocher, 1992; Santos & Betancourt, 1997; Schoenlein & Piccolo, 2003; Smits *et al.*, 2007). En vista de la gran importancia que tienen los hifomicetos acuáticos en el balance de energía en los sistemas lóticos de bajo orden, así como desde el punto de vista biotecnológico y ecológico (bioindicadores), además de la poca información concerniente a estos microorganismos en Venezuela, se consideró realizar esta revisión bibliográfica describiendo brevemente las características y factores relevantes de estos organismos, resaltando particularmente los reportes de las especies que se han realizado hasta la fecha en el país.

2. Características y Taxonomía de los Hifomicetos Acuáticos

La mayoría de hifomicetos acuáticos producen esporas (conidias), por lo cual se identifican tradicionalmente mediante microscopía de luz, presentando conidias de distintas formas, en su mayoría tetraradiadas, un pequeño grupo de tipo sigmoide, fusiformes, enrolladas y esféricas, mientras algunas especies tienen esporas de forma convencional (Ingold, 1975). Así, Goh & Hyde (1996), señalan que la morfología de las conidias confieren a estos hongos mayor habilidad para permanecer suspendidas en el agua por períodos extensos de tiempo y aumenta la probabilidad de los propagulos a permanecer adheridos a sustratos orgánicos, disponibles para colonizar.

Con respecto a la clasificación, los hifomicetos acuáticos constituyen un grupo filogenéticamente artificial y heterogéneo, en esencia morfos de Ascomicetos y Basidiomicetos (Webster, 1992). También, Dix & Webster (1995) se han referido a este grupo, con el término de hongos tetraradiados, debido a que muchas especies producen conidias con formas radiadas o estrelladas, con una parte central, desde las cuales tres o cuatro brazos son proyectados en posición divergente. Los estudios iniciales sobre taxonomía de hifomicetos acuáticos registran aproximadamente 60 géneros y alrededor de 120 especies, en su mayoría ascomicetos y algunos basidiomicetos. También, estos estudios destacaron que aquellos hifomicetos con incidencia terrestre serían mejor llamados "hifomicetos anfibios" (Ingold, 1979). Por otra parte, Goh & Hyde, (1996), proponen una clasificación de hongos acuáticos de acuerdo a su forma y ciclo de vida, contemplando tres grupos:

1. Hifomicetos Ingoldianos: hongos que presentan conidias con formas hidrodinámicas y son exclusivamente dependiente de medio ambiente acuático para su reproducción.
2. Hifomicetos aero-acuáticos: aquellos hongos

que pueden soportar condiciones sumergidas pero se reproducen fuera del medio ambiente acuático.

3. Hifomicetos acuático-terrestres e Hifomicetos acuático-sumergidos (Demateaceos): hongos facultativos, ya que son observados tanto en medios ambientes acuáticos como terrestres.

Adicionalmente los investigadores señalan que existen más de 600 especies de hongos acuáticos, la mayoría reportados para zonas templadas en comparación con regiones tropicales. Estos incluyen 340 ascomicetos, 300 deuteromicetos, y otros no señalados (Goh & Hyde, 1996). Dos años más tarde Wong *et al.* (1998), reordenan estas especies en tres grupos, los cuales incluyen: hongos Ingoldianos, ascomicetos acuáticos e hifomicetos no Ingoldianos (quitridiomicetos y oomicetos) La identificación de las especies se han realizado mediante métodos tradicionales o convencionales, basados en las características morfológicas de las conidias, debido a que la mayoría de hifomicetos acuáticos produce esporas (Marvanová, 1997). Sin embargo, la mayoría de la biomasa fúngica sobre hojas en descomposición consiste de hifas vegetativas, las cuales no pueden ser identificadas a través de microscopia convencional. En este sentido, el margen de error del método tradicional se debe a que la ausencia de conidias es causada por no haber especie alguna o por la presencia de micelio no esporulante (Nikolcheva, *et al.*, 2003). De tal manera, que los métodos moleculares (basados en ADN), podrían evitar los problemas asociados con las técnicas basadas en microscopia convencional. Así, Nikolcheva *et al.* (2003) mediante dos métodos moleculares, (electroforesis en geles con gradiente desnaturalizante “DGGE”; Polimorfismos de fragmentos de restricción terminales “TRFLP”), estiman con mayor efectividad la diversidad de hongos acuáticos sobre hojas en descomposición con T-RFLP, reafirmando que 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,

utilizando técnicas fundamentadas en PCR, tal como lo hicieron para diferentes cepas de *Tetracladium*, utilizando cebadores de regiones mitocondriales hiper variables IST y COX1 (Letourneau *et al.*, 2010).

3. Métodos de Colección de Muestra

La caracterización de la comunidad de hifomicetos acuáticos está directamente relacionada con la identificación morfológica y propiedades de las conidias. De esta manera, la estructura, flotabilidad y producción de conidias puede influir en el examen y conteo de la comunidad de estos hongos, debido a que las conidias se distribuyen según su morfología. Así, las esporas con formas estrelladas se incluyen fácilmente en la espuma, mientras que las de otro tipo se encontrarán diluidas en el cauce del río (Ingold, 1975). Desde el descubrimiento de los hifomicetos acuáticos por Ingold (1942), la toma tradicional de muestras se realiza de agua y material vegetal sumergido (Ingold, 1943a; Ingold, 1943b; Ingold, 1944; Ingold, 979).

Así, Iqbal & Webster (1973a) emplean una colección de hojas y/o material vegetal tomados al azar, incubándolas *in situ* (río) o *in vitro*. Mediante este método, se examinan la colonización y distribución de los hifomicetos acuáticos, de acuerdo a la capacidad que poseen dichos hongos para degradar polímeros de origen vegetal, resaltándose que la distribución de estos hongos está significativamente relacionada con las propiedades fisicoquímicas y microbiológicas de los ríos, así como factores ambientales, la estacionalidad y la disponibilidad y tipo de material vegetal (Gessner & Robinson, 2003). De tal manera que dependiendo de la especie vegetal, el índice de preferencia y número de especies colonizantes variará tanto en zonas templadas como tropicales (Canhoto & Graça, 1996; Ahmed & Abdel-Raheen, 2004).

No obstante, Ingold (1975) pudo constatar que las esporas de estos hongos acuáticos son concentradas en burbujas de aire, que se congregan como espuma natural persistente en los remansos de los ríos, pero debido a que al llover la espuma natural se diluye en el lecho del río (Clement *et al.*, 2001) o por baja precipitación (sequia) que disminuye el caudal del río, no formándose espuma, se desarrolló el método de espuma artificial (de burbujas de tamaño variable), utilizando para ello detergente biodegradable, colectando la muestra poco tiempo después de su formación, pero la deficiencia que presenta este método es justamente el tiempo necesario, ya que poco se sabe de lo requerido en la permanencia de la espuma en el cauce, para igualar la diversidad encontrada en espumas naturales (Iqbal, 1993). La espuma atrapa las conidias de acuerdo a la morfología de las mismas y al tipo de espuma. Así en las burbujas de aire quedarán atrapadas con mayor facilidad las esporas de forma tetra-radiada, mientras que dependiendo del tipo de espuma la eficiencia de captura y permanencia viable es distinta. En la espuma natural blanca, localizada generalmente en zonas corrientes y remansos con moderada turbulencia, las burbujas son de mayor tamaño, se encuentran dispersas, son de menor tiempo de formación, lo que le confiere a los hifomicetos frescura. Por su parte, en la espuma natural amarilla, por tener un mayor tiempo de formación, se observa color pardo-amarillento, debido a que se acumulan sustancias producto de la descomposición del material vegetal, sus burbujas lucen compactas y de menor tamaño, y se encuentra en remansos o en zonas donde se presenta la tendencia de estancarse el agua del río (Iqbal & Webster, 1973b; Gonczol *et al.*, 2001). Se debe destacar que, entre los métodos de recolección basados en el uso de espumas, el del tipo natural es el más adecuado (Pinto *et al.*, 2009).

El método de filtración mediante membrana se fundamenta, en hacer pasar por un filtro de membrana (Millipore 0.45 µm) agua colectada de

la corriente del río (Iqbal, 1997), con la premisa de retener en el filtro las esporas que se encuentren diluidas en el agua. Sin embargo, hay poca precisión en cuanto al volumen exacto de agua requerido, dadas las similitudes morfológicas de las conidias de diferentes especies, producto del tiempo en que permanecen las mismas en el agua almacenada o por daños causados durante el proceso de filtración, al hecho de que puede haber un efecto de dilución, por el incremento del caudal del río causado por las lluvias (Shearer & Lane, 1983).

4. Factores fisicoquímicos y biológicos que afectan el desarrollo de los hifomicetos acuáticos

Desde el punto de vista ecológico, muchas especies pertenecientes a este grupo presentan distribución cosmopolita, con variaciones altitudinales y latitudinales (Koske & Duncan, 1974); la mayor información que se tiene se refiere a especies de zonas templadas, ya que esta zona es donde se han realizado la mayor cantidad de trabajos, sin embargo, pese a los pocos trabajos realizados en el trópico, se señalan especies comunes restringidas a las zonas tropicales (Ranzoni, 1979; Bärlocher, 1992a). Su hábitat se presenta principalmente en sistemas lóticos (ríos o quebradas), de agua clara, limpia, bien aireada y con moderada turbulencia, así como en sistemas lénticos (embalses, lagos) con diferentes clases y niveles de contaminación (Ingold, 1975), ya sea en el material vegetal autóctono como en el sistema dulceacuícola propiamente dicho. De igual manera, las zonas donde se acumule agua de forma temporal, pueden constituirse en excelentes microhabitats para el desarrollo de estos organismos, como por ejemplo, los tejados (Czeczuga & Orlowska, 1997) o los, agujeros de troncos de árboles (Gonczol & Revay, 2003; Gonczol & Revay, 2006). Por último, los demateaceos pueden desarrollarse en el suelo del área ribereña a la corriente (Cavalcanti & Milanez, 2007).

La distribución de estos hongos puede estar influenciado por la estacionalidad, así en zonas templadas, las concentraciones máximas de conidias se encuentran en el otoño e inicios del invierno, debido a que durante el otoño las corrientes reciben gran suministro de restos de árboles y materia orgánica en general, lo que aumenta la densidad de colonización de los hifomicetos acuáticos (Ingold, 1975; Thomas *et al.*, 1996; Gonczol & Revay, 1999), encontrándose en verano comúnmente y de manera dominante especies también presentes en zonas tropicales (Suberkropp, 1984; Chauvet, 1991). Por otra parte, en zonas tropicales, las variaciones de las especies son pequeñas, siendo concatenadas a factores climáticos (Betancourt *et al.*, 1987), particularmente es mayor la diversidad de especies en períodos lluviosos (Karamchand & Sridhar, 2008; Paliwal & Santi, 2009).

Por otro lado, durante el proceso de descomposición del material vegetal sumergido, se presenta un evento de sucesión de especies de hifomicetos acuáticos, cuyo número de especies aumenta con el tiempo (Zhou & Hyde, 2002), encontrando especies principales o dominantes (Suberkropp & Klug, 1976), o junto a éstas, algunas especies ocasionales, donde las primeras dependen del inóculo disponible en el cuerpo de agua y que la formación y mantenimiento de la asociación entre las especies es el resultado de una dinámica combinación multifactorial de interacciones competitivas (Chamier & Dixo 1982; Chamier *et al.*, 1984; Duarte *et al.*, 2006). Aunque no necesariamente esto se relacione directamente con especies exitosas en la colonización (Shearer & Webster, 1985).

La biomasa fúngica, esporulación, actividad enzimática y estructura comunitaria, están influenciados por factores fisicoquímicos o ambientales, tales como la latitud, la temperatura, composición química del agua, pH, radiación UV, nutrientes disponibles (fósforo (P), nitrógeno (N) y

sulfato (S)), oxígeno disuelto, entre otros, los cuales frecuentemente fluctúan durante el proceso de descomposición de la materia vegetal (Webster, *et al.* 1976; Bärlocher, 1982; Gessner & Chauvet, 1994; Suberkropp & Chauvet, 1995; Sridhar & Bärlocher, 1997).

En relación con la temperatura, ésta afecta de manera importante la incidencia y distribución de los hifomicetos acuáticos (Suberkropp, 1984; Abdel-Raheem & Ali, 2004), encontrándose algunas especies comunes en el clima templado y otras en el tropical (Nilsson 1962; Barlocher, 1992b; Czeczuga *et al.*, 2003), favoreciéndose la esporulación a temperaturas bajas o moderadas entre 15 y 29°C (El-Hissy *et al.*, 1992; Chauvet & Suberkropp, 1998). No obstante, pocas especies esporulan a más de 35°C (Chandrashekhar *et al.*, 1991; Rajashekhar & Kaveriappa, 1996), por lo cual el patrón de temperatura de esporulación y/o desarrollo dependerá de cada especie (Chauvet & Suberkropp, 1998), siendo siempre mayor la diversidad a una mayor y óptima temperatura (Barlocher *et al.*, 2008). Por su parte, el pH influye en la diversidad de especies, siendo ésta mayor en ríos neutros que en ríos ácidos o alcalinos (Wood & Bärlocher, 1983), aunque Woelkerling & Baxter (1968) indican que no hay relación evidente con este factor, no se puede evaluar de manera aislada el mismo, sino en conjunto con otros parámetros (Rajashekhar & Kaveriappa, 2003). Por otra parte, a pesar de las graves consecuencias ambientales de la pérdida de la capa de ozono y el subsecuente incremento de la radicación ultra violeta (UV), no se ve afectado significativamente el proceso de descomposición por parte de los hifomicetos acuáticos (Díaz *et al.*, 2010).

Los nutrientes son indispensables para el desarrollo y esporulación de los hifomicetos acuáticos (Woelkerling & Baxter, 1968; Chandrashekhar *et al.*, 1991; Iqbal 1997; Sridhar & Barlocher, 2000), particularmente el nitrógeno (Bengtsson, 1983) o el fósforo (Casas & Descals,

1997), pudiendo cambiar la composición de especies según el impacto antrópico sobre los cursos de agua (Clement *et al.*, 2001). Así, Gulis & Suberkropp (2004), observaron esa tendencia en corrientes con moderados niveles de fósforo (P) y nitrógeno (N), en los que se incrementaron significativamente tanto el número de especies como la concentración de conidias, y cambió en el patrón de dominancia al enriquecer el río con dichos elementos. No obstante, bajo esas condiciones, Pascoal *et al.* (2003) sólo mencionan el incremento en la producción de esporas. En cuanto al sulfuro, se ha determinado que concentraciones 4.0 mg/L, inhiben la producción de conidias en algunas especies (Rajashekhar & Kaveriappa, 1996). En este orden de ideas, el nivel de nutrientes, en particular el nitrógeno, puede estar relacionado con la actividad enzimática durante el proceso de descomposición de la hojarasca (Canhoto & Graça, 1996), pudiendo modificarse dependiendo de la especie, el tipo de enzima y la cinética química de la misma (Abdel-Raheen, 1997a).

El oxígeno disuelto (concentración) y/o aireación juegan un papel importante en las poblaciones de hifomicetos acuáticos (El-Hissy *et al.*, 1992), ya que las corrientes bien aireadas contienen una densa acumulación de esporas. Así, El-Hissy *et al.* (1992) y Abdel-Raheem (1997 b), han observado una alta riqueza de hifomicetos acuáticos en hojas sumergidas en descomposición en ríos con alto contenido de oxígeno disuelto, donde puede haber dominancia de especies, tal como lo describió Madeiros *et al.* (2009), al observar la presencia de *A. tetracladia* y *F. curta* a bajas concentraciones de oxígeno y *F. curvula* y *A. filiformis* a alto nivel de O₂. Por su parte, Rajashekhar y Kaveriappa (2003), señalan que las diferencias encontradas en corrientes al occidente de la India fueron debidas a bajos niveles de oxígeno disuelto; sin embargo, Woelkerling & 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 & Nimura (1962) plantean que en el mismo río, varía la dominancia de especies en función de las zonas: de alta corriente (rápidos, O₂ alto: *A. acuminata*, *C. chaetocladia*, *C. aquatica*, *T. marchaniamun* F. *penicilliodes*) o baja corriente (pozos, O₂ bajo: *F. curvula*, *T. gracile*, *T. monosporus*, *V. eloedae*). La distinción de la diversidad de las especies entre pozo y rápido es reafirmada en estudios con *Anacardium excelsum* (Rincón *et al.*, 2005) y *Ficus* sp (Rincón *et al.*, 2009).

La vegetación ribereña tiene un efecto significativo sobre la diversidad de hifomicetos acuáticos en las corrientes de los ríos, siendo por lo general mayor la diversidad de especies en ríos que fluyen por áreas bordeadas de árboles, en contraste con ríos de páramo y ríos que fluyen por prados con pocos árboles (Iqbal & Webster, 1973a; Rajashekhar & Kaveriappa, 2003). En este sentido, en estudios realizados sobre la colonización de hifomicetos acuáticos sobre las hojas en descomposición, se ha podido evidenciar que estos hongos, además de las hojas, también colonizan y degradan otras partes de las plantas, tales como: raíces de gramíneas y pteridofitas (Sati & Belwal, 2005; Sati & Belwal, 2009) y granos de polen de *Typha angustifolia* y esporas de *Pteridium aquilinum* (Czeczuga & Orlowska, 2001). También la diversidad de hongos sobre las hojas en descomposición aumenta con el tiempo (Canhoto & Graça, 1996), ya que muchas especies de manera sucesional seleccionan el micro hábitat a explotar, presentándose dominancia por el taxón de las hojas a colonizar (Bengtsson, 1983; Abdel-Raheen, 1997b; Gessner & Chauvet, 1997; Ahmed & Abdel-Raheen, 2004), dependiendo de la composición química del mismo. De esta manera es menor la colonización y esporulación en sustratos ricos en lignina (Gulis, 2001) u otros compuestos (Artigas *et al.*, 2008).

Durante el proceso de descomposición de las

hojas en sus distintas etapas, se establecen relaciones intraespecíficas e interespecíficas entre las especies de los diferentes organismos que participan en dicho evento. En los estados iniciales, la actividad microbiana es responsable de romper los polisacáridos en las paredes vegetales. Como consecuencia del ataque microbiano las hojas se ablandan y el contenido de nitrógeno aumenta (Kauskik & Hynes, 1968; Khan, 1987), posterior a ello, los hongos acuáticos dominan el proceso de descomposición de tejidos de las hojas, finalmente en el proceso avanzado se observa la incidencia de las bacterias colonizando el sustrato (Suberkropp & Klug, 1976; Chamier *et al.*, 1984). De igual forma la interacción con macro invertebrados es relevante (Suberkropp, 1992, Webster & Benfield, 1986), estimando que la contribución de los detritívoros en la descomposición de la hojarasca fue de un 64%, seguido de los hongos con el 15% y las bacterias con un 7%, debido a que a pesar que los detritívoros requieren de la transformación del sustrato por parte de los hongos y bacterias, estos son trituradores, mientras que los otros dos se basan en la utilización de la maquinaria enzimática para la degradación (Hieber & Gessner, 2002). Adicionalmente, la liberación de metabolitos secundarios (polifenoles, ácido láctico, etc.) durante el proceso de descomposición, inhiben o disminuyen el crecimiento de hifomicetos acuáticos y de larvas de la especie trituradora *Tipula laterales* (Canhoto & Graça, 1999).

Por otra parte, puede presentarse un efecto de sinergismo antagonista entre las bacterias y los hifomicetos acuáticos durante la descomposición de hojas sumergidas, constatando 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 comparado cuando los hongos estuvieron presentes (Lindblom & Tranvik, 2003).

Con referencia a las relaciones interespecíficas

entre los hongos terrestres y los hifomicetos acuáticos, Rodríguez & Graça (1997) señalan que la capacidad de maceración y pérdida de biomasa vegetal fue mayor en cultivos con hifomicetos acuáticos.

Finalmente, en ensayos en microcosmos de laboratorio, Duarte *et al.* (2006) incubando monocultivos y cultivos mixtos de algunas especies de hifomicetos acuáticos aislados a partir de hojas en descomposición, demostraron que las relaciones específicas de ciertas especies podrían tener una influencia mayor sobre el funcionamiento del sistema, más que el número de especies.

5. Importancia ecológica y biotecnológica

En los sistemas lóticos, este grupo de organismos es un puente primordial en la transferencia energética en la cadena trófica (Barlocher, 1985). En este orden de ideas, Fernández & Smits (2005) destacan que índices elevados de diversidad de estos hongos están concatenados a una alta calidad ambiental en estos sistemas, debido a que los hifomicetos acuáticos son considerados bioindicadores de pureza en dicho ecosistema. Es por ello que algunos autores han evidenciado este efecto mediante estudios realizados en ríos contaminados, en los cuales la diversidad de especies de estos hongos es severamente restringida (Sridhar & Bärlocher, 1998), particularmente con metales pesados (Sridhar *et al.*, 2000; 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 aluminio (Chamier & 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, pueden haber cepas tolerantes, como es el caso de *Helisus lugdunensis*, (Braha *et al.*, 2007). No obstante, Graca (1994), Tsui *et al.* (2001), Pascoal *et al.* (2003) y Pascoal *et al.* (2005) indican que en corrientes

contaminadas con nutrientes, la producción de conidias disminuye sin evidencias de cambios significativos en cuanto a la diversidad de las especies de los hongos acuáticos.

Adicionalmente, Suberkropp *et al.* (1988) establecen que la estructura comunitaria de hifomicetos acuáticos no se ve afectada por afluentes de una planta de tratamiento de aguas residuales, planteándose que estos hongos son bioindicadores inapropiados para este tipo de contaminación. Resultados similares fueron obtenidos por López *et al.* (2004), quienes evidenciaron que los hongos acuáticos del grupo Dematiaceos, se desarrollaron normalmente en un río al Sur de Francia cuya concentración de metales pesados era elevada y pH bajo.

Por otro parte, existen evidencias de su importancia biotecnológica, dada la capacidad de degradar algunos polímeros de las células vegetales, como son: celulosa, hemicelulosa y pectinas (Chamier, 1985) y probablemente lignina (Hasija & Singhal, 1991), produciendo amilasas, celulasas, pectinasas, proteasas, pirocatenol oxidases, triacil glicerol lipasas y xilanases (Zemek *et al.*, 1985; Chandrashekhar & Kaveriappa, 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 & Hyde, 1996). De tal forma, los productos metabólicos mencionados, podrían masificarse mediante técnicas biotecnológicas y dirigirla a usos industriales en manejo de descomposición de desechos, así como también, en la aceleración del tratamiento de la materia prima de origen vegetal, entre otros.

En este orden de ideas, Abdel-Raheen & 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, tales como:

endoglucanasa, endoxilanasa, β -glucosidas, lacasa, peroxidasa, polifenolasa, tirosinasa y β -xilosidasa. Otros autores han obtenido resultados similares para actividad de lacasa (Abdel-Raheen, 1997a), celulasas extracelulares (Chandrashekhar & Kaveriappa, 1991) y pectinasas (Chamier & 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 cenobóticos, facilitando la biotransformación del metabolito contaminante 1-Naphthol en un 74% en cinco días (Torsten *et al.*, 2006). De igual forma, se tiene el caso de una cepa de *Clavariopsis aquatica* que incrementa los niveles de Lacasa en la degradación de xenoestrógeno (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 & Stephanovich, 1999).

6. Distribución mundial, regional y reportes de especies en Venezuela

Los mayores esfuerzos en el estudio sobre estos hongos se han concentrado en zonas templadas, identificándose hasta el momento unas 300 especies (Roldán & Honrubia, 1988; Roldán *et al.*, 1987; Roldán *et al.*, 1988; Bärlocher, 1992a; Goh & Hyde, 1996; Harrington, 1997; Czeczuga & Orlowska, 1999; Gonczol *et al.*, 1999; Graça *et al.*, 2005; Prokhorov & Bodyagin, 2007a,b; Shearer *et al.*, 2007). A pesar de ser más rica y variada la flora y fauna en la franja tropical y sub tropical, son pocos los reportes al respecto, siendo de gran relevancia los trabajos en Asia (Lee *et al.*, 1998; Chan *et al.*, 2000), Hawaii (Anastasiou, 1964), Camerún (Chen *et al.*, 2000), Ghana (Dixon, 1959), Nigeria (Ingold, 1956; Ingold, 1959; Caldach *et al.*, 2002), Uganda y Rhodesia (Ingold, 1958) y Nueva Zelanda (Aimer & Segedin, 1985). Para America del Sur, Shoenlein &

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. Por otra parte, para la región caribeña, Betancourt *et al.* (1986) indicaron 26 especies en diferentes afluentes de la Cordillera Central del Parque Nacional Armando Bermúdez en República Dominicana, señalando que existe poca variación en la composición de especies con respecto a las diferentes zonas de colecta, además, debido a la cercanía de esta nación con Puerto Rico y Cuba, los autores sugieren que la flora de hifomicetos acuáticos probablemente sea similar en las tres islas. Para Puerto Rico se registran 15 especies a partir de hojas en descomposición y 52 especies en hojas sumergidas en la Quebrada Doña Juana en el Bosque Estatal de Toro Negro, Villalba (Betancourt & Caballero, 1983; Betancourt *et al.*, 1987), 20 especies en el Río Mariacao a partir de agua y espuma (Justidiano & Betancourt, 1989a; Justidiano & Betancourt, 1989b), 12 especies en agua de otros ríos (Santos *et al.*, 1996) y 39 especies en cuevas y sumideros del Parque de las Cavernas del Río Camuy (Nieves, 2003). Finalmente para Jamaica Hudson & Ingold (1960) señalaron 14 especies.

En Venezuela, el primero en realizar estudios sobre la diversidad de hifomicetos acuáticos fue, Nilsson (1962), quien identificó 11 especies a partir de muestras vegetales sumergidas en ríos y quebradas durante la sequía, en zonas tanto urbanas como poco pobladas o naturales: al Norte de la Cordillera de La Costa, Los Andes y la zona montañosa de la región del Sur de El Dorado de la Guayana venezolana. Cuatro décadas más tarde, Smits (2005) iniciaron

un inventario de las especies de hifomicetos acuáticos en ríos de la Cordillera de la Costa venezolana, en los cuales a partir de muestras de espuma, identificaron 39 especies no registradas para el país. De igual forma, Fernández & Smits (2005) señalan de manera preliminar 15 especies en el Río Cabriales (Parque San Esteban). Posteriormente, Smits *et al.* (2007) a partir de muestras de agua y espuma señalan 50 especies en cursos de agua ubicados en Parques Nacionales de la región centro costera del país: 34 especies en el Parque Nacional Guatopo (Quebrada Guatopo, Quebrada Ingenio, Quebrada Martinera), 38 especies en el Parque Nacional El Avila (Quebrada Tocome, Río Los Castillos) y 35 especies en el Parque Nacional San Esteban / (Río Cabriales y Río Cúpira). Asimismo, Cressa & Smits (2007) reportan 14 especies en ríos de “aguas oscuras” en el Parque Nacional Dinira (Quebrada El Vino, Quebrada Los Pinotes) en la región centro occidental del país, tomando muestras de espuma y agua. Por último, Pinto *et al.*, (2009) reportan 41 especies en el Río Cúpira, mientras que Fernández & Smits (2009) señalan 42 para este mismo, además de 43 para el Río Cabriales, a partir de muestras de espuma (Tabla 1). Así, se tiene en la actualidad 70 especies reportadas para Venezuela (Guayana: 1; Los Andes: 3; Occidente; 14 y Centro: 68), de las cuales 59 son registros realizados en los últimos 5 años, evidenciándose que la flora de hifomicetos acuáticos en nuestro país es rica y muy variada, lo cual a su vez demuestra la alta calidad ambiental de los sectores estudiados, impulsando así, nuevas investigaciones en ese sentido en otros ríos venezolanos.

Especie	Investigaciones y sector estudiado
<i>Actinospora megalospora</i> Ingold	III(9) III(11) V(7,8,9)
<i>Alatospora acuminata</i> Ingold	III(14) III(11) IV(12) VI(10,14,15) V(7,9,10,11,14,15) VII(15)
<i>Anguillospora crassa</i> Ingold	III(11) IV(12) V(9,10) VI(10) VI(14,15) VII(15)
<i>Anguillospora filiformis</i> Greath.	III(14) III(11) VI(10,14,15) V(9,10,11,14,15)
<i>Anguillospora gigantea</i> Ranzoni	VII(15)
<i>Anguillospora longissima</i> (Sacc. & Sydow) Ingold	I(1) IV(12) V(11) VII(15)
<i>Anguillospora aquatica</i> S. Nilsson	I(6) V(11)

Continuación Tabla 1

Especie	Investigaciones y sector estudiado
<i>Articulospora tetracladia</i> Ingold	I(2) II(14) III(11) VI(10,14,15) V(7,10,11,14,15) VII(15)
<i>Beltrania rhombica</i> Penz.	III(11) V(8,10,11,14,15) VI(10,14,15)
<i>Beltraniella portoricensis</i> (F. Stevens) Piroz. & Patil	V(8,10) VI(10)
<i>Brachiosphaera tropicalis</i> Nawawi	II(14) III(11) V(7,8,11,14,15) VI(14,15) VII(15)
<i>Camposporidium</i> sp.	VI(14,15)
<i>Camposporium antenatum</i> Harkn.	V(14) VI(14) VII(15)
<i>Camposporium pellucidum</i> (Grove) S. Hughes	V(7,10,11,14,15) VI(10,14,15)
<i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni	I(2) II(14) III(11) IV(12,13) V(7,8,9,10,11,14,15) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Campylospora filicladia</i> Nawawi	II(14) III(11) VI(10) V(7,9,10,11,14,15) VI(14,15) VII(15)
<i>Campylospora parvula</i> Kuzuha	V(14,15) VI(14,15)
<i>Campylospora</i> sp.	VII(15)
<i>Clavariopsis aquatica</i> De Wild.	V(10,14) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Clavariopsis azlanii</i> Nawawi	V(7)
<i>Clavatospora stellata</i> (Ingold & Cox)	VI(14,15)
<i>Clavatospora tentacula</i> Sv. Nilsson	II(14) III(11) VI(10,14,15) V(7,8,9,10,11,14,15) VII(15)
<i>Condylospora flexuosa</i> Nawawi & Kuthub	V(7)
<i>Condylospora spumigena</i> Nawawi	IV(12)
<i>Culicidospora gravida</i> R. H. Petersen	III(11) V(7,10,11,14,15) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Dactylella aquatica</i> Ingold	I(2)
<i>Dactylella submersa</i> (Ingold) Sv. Nilsson	VII(15)
<i>Diplocadiella longibrachiata</i> Nawawi & Kuthub.	II(14) III(11) V(8,10,11,14,15) VI(10,14,15)
<i>Diplocadiella scalaroides</i> Arnaudex M. B. Ellis	III(11) IV(13) V(7,8,10,11,14,15) VI(10,14,15)
<i>Diplocadiella</i> sp.	V(7,14,15) VI(14,15) VII(15)
<i>Dwyaangam cornuta</i> Descals	VI(14)
<i>Flabellocladia tetracladia</i> Nawawi	V(8,9,14,15) VI(14,15) VII(15)
<i>Flabellopsora acuminata</i> Descals	II(14) V(7,9,10,14,15) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Flabellopsora crassa</i>	IV(13) V(9,10,14,15) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Flabellopsora verticillata</i>	V(10) VI(10,14,15)
<i>Flagellospora curvula</i> Ingold	III(11) V(7,9,10,11,14,15) VI(10,14) VII(15)
<i>Flagellospora penicillioides</i> Ingold	I(1) IV(12)
<i>Flagellospora</i> sp.	VI(14,15)
<i>Helicoma</i> sp.	VII(15)
<i>Helicomycetes colligatus</i> R.T. Moore	V(7,14,15) VI(14,15) VII(15)
<i>Helicomycetes</i> sp.	II(14) IV(13) V(7,9,10,11,14,15) VI(14,15) VII(15)
<i>Helicomycetosporus torquatus</i> L. C. Lane & Shearer	II(14) IV(12) V(10,11,14,15) VII(15) VI(14,15)
<i>Heliscella stellata</i> (Ingold & Cox)	VII(15)
<i>Heliscus submersus</i> H.J. Huds.	I(3) II(14) III(11) IV(12) V(7,8,10,11,14,15) VI(14,15) VII(15)
<i>Hydrometropora symmetrica</i> J. Gönczöl & Révay	V(7) VI(15)
<i>Isthmocladia gombakiensis</i> Nawawi	V(9) VII(15)
<i>Jaculispora submersa</i> H. J. Huds. & Ingold	VII(15) V(7,8,10,11,14,15) VI(15)
<i>Lemoniera aquatica</i> De Wildeman	IV(12)
<i>Lunulospora curvula</i> Ingold	I(5) IV(12) V(7,10,11,14,15) VI(14,15) VII(15)
<i>Lunulospora cymbiformis</i> K. Miura	VII(15)
<i>Magdalaenaea monogramma</i> Arnaud	VI(14,15) VII(15)
<i>Mycocentrospora acerina</i> (R. Hartig) Deighton	III(11) V(9,10,11) VI(10)
<i>Phalangispora constricta</i> Nawawi & J. Webster	V(11,14) VI(14,15) VII(15)
<i>Phalangispora nawawai</i> Kuthub	V(11)
<i>Pyramidospora casuarinae</i> S. Nilsson	I(3)
<i>Scorpiosporium angulatum</i> (Ingold) S. H. Iqbal	V(14,15) VI(14,15)
<i>Scorpiosporium chaetocladium</i> (Ingold) Dyko	V(14) VI(14)
<i>Scorpiosporium</i> sp.	VI(14,15) VII(15)
<i>Scutisporus brunneus</i> K. Ando & Tubaki	V(7,8,10,11,14,15) VI(10,14) VII(15)
<i>Speiropsis hyalospora</i> Subram. & Lodha	VI(15) VII(15)
<i>Tetracladium marchalianum</i> De Wild.	I(4) II(14) V(7,9,10,11,14,15) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Tetracladium maxilliforme</i> (Rostr.) Ingold	III(11) V(10,11) VI(10)
<i>Tetracladium setigerum</i> (Grove) Ingold	II(11) V(10,11,15) VI(10,15)

Continuación Tabla 1

Especie	Investigaciones y sector estudiado
<i>Tricladium splendens</i> Ingold	V(7,10,11,14,15) VI(10,14,15)
<i>Tricladium</i> sp..	V(8,10,11) VI(10)
<i>Trisclerophorus acuminatus</i> Nawawi	III(14) III(11) IV(12) V(7,8,9,10,11,14,15) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Trisclerophorus curvirostris</i> Matsush.	V(10,11) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Trisclerophorus monosporus</i> Ingold	I(1) III(11) V(7,8,9,10,11,14,15) VI(10,14,15) VII(15)
<i>Trisulcosporium acerinum</i> H.J. Huds & Sutton	VII(15)
<i>Varicosporium delicatum</i> S.H. Iqbal	VI(15) VII(15)

Tabla 1. Especies de Hifomicetos acuáticos registradas por los investigadores en distintos cursos de agua en Venezuela.

I: Nilson (1962); Fernández y Smits (2005); III: Smits Cressa (2005); IV: Crees y Smits (2007); V: Smits *et al.* (2007); VI: Fernández y Smits (2009); VII Pinto *et al.* (2009). 1. Quebradas en los Andes (RFS). 2. Quebradas en los alrededores de Caracas (RFS). 3. Quebrada los Chorros (RFS)^b. 4. Quebradas en las cercanías del Embalse La Mariposa (RFS). 5. Quebrada de región montañosa centro norte (RFS). 6. Pozo bajo cascada en Cerro Venamo (RFS)^c. 7. Quebrada Guatopo (E y A)^a. 8. Quebrada Ingenio(E y A)^a. 9. Quebrada Martinera (E y A)^a. 10. Quebrada Tócome (E y A)^b. 11. Río Los Castillo (E y A)^b. 12. Quebrada el Vino (E y A)^c. 13. Quebrada Los Pinetes (E y A)^c. 14. Río Cabriales (E)^d. 15. Río Cúpira (E)^d. RFS: RESTOS FOLIARES SUMERGIDOS; E: ESPUMA; A: AGUA. a: Parque nacional Guatopo (Edo. Miranada); b: Parque Naciona el Ávila (Edo.

7. Bibliografía

Abdel- Raheen, A. (1997a). Laccase activity of lignicolous aquatic hyphomycetes isolated from the river Nile in Egypt. *Mycopathologia*. 139(3): 145-150.

Abdel- Raheen, A. (1997b). Colonization pattern of aquatic hyphomycetes on leaf packs in subtropical stream. *Mycopathologia*. 138(3):163-171.

Abdel- Raheen, A. & E. Ali. (2004). Lignocellulolytic enzyme production by aquatic hyphomycetes species isolated from the Nile's Delta Region. *Mycopathologia*. 157(3):277-286.

Ahmed, M. & A. Abdel-Raheen. (2004). Study of the effect of different techniques on diversity of freshwater hyphomycetes in the River Nile (Upper Egypt). *Mycopathologia*. 157(1):59-72.

Aimer, R. & B. Segedin. (1985). Some aquatic hyphomycetes from New Zealand streams. *New Zealand J. Bot.* 23: 273-299.

Anastasiou, C. (1964). Some aquatic fungi imperfect from Hawaii. *Pacific Sci.* 28:202-206.

Arsuffi, T. & K. Suberkropp. (1984). Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific

differences and influence on shredder feeding preference. *Oikos*. 42(2): 144-154.

Artigas, J., A. Romani & S. Sabater. (2008). Effect of nutrients on the sporulation and diversity of aquatic hyphomycetes on submerged substrata in a Mediterranean stream. *Aquatic Bot.* 88(1):32-38.

Azevedo, M., B. Almedida, P. Ludovico & F. Cassio. (2009). Metal stress induces programmed cell death in aquatic fungi. *Trends Immunol.* 92(4): 264-270.

Bärlocher, F. (1982). Conidium production from leaves and needles in four streams. *Can. J. Bot.* 60: 1487-1494.

Bärlocher, F. (1985). The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. *Bot. J. Linn. Soc.* 91(1-2): 83-94.

Bärlocher, F. (1992a). *The ecology of aquatic Hyphomycetes*. Springer Verlag. Berlin. Germany.

Bärlocher, F. (1992b). Research on aquatic Hyphomycetes: historical background and overview. In: *The ecology of aquatic Hyphomycetes* (H. Remmert, F. Golley, W. Billings, O. Lange, J. Olson, Eds.), 1-15. Springer Verlag. Berlin. Germany.

Bärlocher, F. (1992c). Community organization. In:

The ecology of aquatic Hyphomycetes (H. Remmert, F. Golley, W. Billings, O. Lange, J. Olson, Eds.), 38-76. Springer-Verlag. Berlin. Germany.

Bärlocher, F. (2000). Water-borne conidia of aquatic hyphomycetes: seasonal and yearly patterns in Catamaran Brook. *Can. J. Bot.* 78(2): 157-167.

Bärlocher, F., S. Seena, K. Wilson & D. Willians. (2008). Raised water temperature lowers diversity of hyporheic aquatic hyphomycetes. *Freshwater Biol.* 53(2):368-379.

Baudoin, J., F. Guerold, V. Felten, E. Chauvet, P. Wagner & P. Rousselle. (2008). Elevated aluminium concentration in acidified headwater streams lowers aquatic hyphomycetes diversity and impairs leaf-litter breakdown. *Microp. Ecol.* 56(2): 260-269.

Bengtsson, G. (1983). Habitat selection in two species of aquatic hyphomycetes. *Microp. Ecol.* 9(1): 15-26.

Betancourt, C. & M. Caballero. (1983). Acuatic hyphomycetes (Deuteromicotina) from Los Chorros, Utuado, Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 19(3-4):41-42.

Betancourt, C., J. Cruz, J. Garcia & L. Galarza. (1986). Estudio preliminar de los Hifomicetos acuáticos (Deuteromicotina) de la Republica Dominicana. *Carib. J. Sci.* 22(1-2):49-51.

Betancourt, C., J. Cruz & J. Garcia. (1987). Los Hifomicetos Acuáticos de la quebrada Doña Juana en el Bosque Estatal de Toro Negro, Villalba, Puerto Rico. *Canb. J. Soc.* 23(2): 278-284.

Braha, B., H. Tintemann, G. Krauss, J. Edrman, F. Barlocher & G. Krauss. (2007). Stress response in two strains of the aquatic hyphomycete *Heliscus lugdunensis* after exposure to cadmium and copper ions. *Biometals*. 20(1): 93-105.

Calduch, M., J. Gene, J. Guarro, A. Mercado & R. Castaneda. (2002). Hyphomycetes from Nigerian rain

forests. *Mycologia*. 94(1): 127-135.

Canhoto, C. & A. Graça. (1996). Decomposition of *Eucaliptus globulus* leaves and three native leaf species (*Alnus glutinosa*, *Castanea sativa* and *Quercus faginea*) in a Portuguese low order stream. *Hydrobiologia*. 333(2): 79-85.

Canhoto, C. & A. Graça. (1999). Leafbarriers to fungal colonization and shredders (*Tipula lateralis*) consumption of decomposing *Eucalyptus globulus*. *Microp. Ecol.* 37(3): 163-172.

Casas, J. & E. Descals. (1997). Aquatic hyphomycetes from mediterranean streams contrsting in chemistry and riparian canopy. *Limnética*. 13(2): 45-55.

Caivalcanti, M. & I. Milanez. (2007). Hyphomycetes isolados da agua e do solo da Reserva Florestal de Dois Irmaos, Recife, PE, Brasil. *Acta. Bot. Bras.* 21(4):857-862.

Chan, S., T. Goh & K. Hyde. (2000). Ingoldian fungi in Hong Kong. *Fungal diversity*. 5(2): 89-107.

Chamier, A. & P. Dixon. (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., P. Dixon & S. Archer. (1984). The spatial distribution of fungi on decomposing alder leaves in a freshwater stream. *Oecologia*. 64(1): 92-103.

Chamier, C. (1985). Cell-wall degrading enzymes of aquatic hyphomycetes: a review. *Bot. J. Linn. Soc.* 91(1-2): 67-81.

Chamier, A. & E. Tipping. (1997). Effects of aluminium in acid streams on grow and sporulation of aquatic hyphomycetes. *Environ. Pollut.* 96(3): 89-98.

- Chandrashekhar, K & K. Kaveriappa. (1991). Production of extra-cellular cellulase by *Lunulospora curvula* and *Flagellospora penicillioides*. *Ibid.* 36(3):49-55.
- Chandrashekhar, K., K. Sridhar & K. Kaveriappa. (1991). Aquatic hyphomycetes of a sulphur spring. *Hydrobiologia*. 218(2): 151-156.
- Chauvet, E. (1991). Aquatic hyphomycete distribution in South-Western France. *J. Biogeogr.* 18(6): 699–706.
- Chauvet, E. & K. Suberkropp. (1998). Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes. *Appl. Environ. Microb.* 64(4): 1522-1525.
- Chen, J., M. Feng & T. Fomelack. (2000). Aquatic and aero-aquatic hyphomycetes occurred in Central Cameroon, western Africa. *Pak. J. Biol. Sci.* 3(11): 1847-1848.
- Clement, K., K. Tsui, D. Hyde & I. Hodgkiss. (2001). Longitudinal and temporal distribution of freshwater ascomycetes and dematiaceous hyphomycetes on submerged wood in the Lam River, Hong Kong. *J. NorthAm. Benthol. Soc.* 20(4): 533-549.
- Cressa, C. & G. Smits. (2007). Aquatic hyphomycetes in two blackwater streams of Venezuela. *Ecotropicos*. 20(2): 82-85.
- Czeczuga, G., B. Kiziewicz & B. Mazalska. (2003). Further studies on aquatic fungi in the river Biebrza within Biebrza National Park. *Polish J. Environ. Studies*. 12(5): 531-543.
- Czeczuga, B. & M. Orlowska. (1997). Hyphomycetes fungi in rainwater falling from building roofs. *Mycoscience*. 38(4): 447-450.
- Czeczuga, B. & M. Orlowska. (1999). Hyphomycetes in the ice of water reservoirs. *Roczn. Akad. Med. Białymst.* 44:64-75.
- Czeczuga, B. & M. Orlowska. (2001). Hyphomycetes species on floating plant spores and pollen. *Acta Hydrochim. Hydrobiol.* 29(2-3): 100-110.
- Descal, E. & E. Moralejo. (2001). El agua y la reproducción asexual en los hongos Ingoldianos. *Bot. Comp.* 25: 13-71.
- Diaz, V., R. Albarino & M. Graca. (2010). Natural UVr does not affect decomposition by aquatic hyphomycetes. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 65(1): 1-11.
- Dix, N. & J. Webster. (1995). *Fungal Ecology*. Chapman & Hall, London, 549p.
- Dixon, P. (1959). Stream spora in Ghana. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 42(2): 174-176.
- Duarte, S., C. Pascoal, F. Cássio & F. Barlocher. (2006). Aquatic hyphomycete diversity and identity affect leaf litter decomposition in microcosms. *Oecologia*. 147(4): 658-666.
- El-Hissy, F., A. Khallil, A. Abdel- Raheem. (1992). Occurrence and distribution of zoosporic fungi and aquatic hyphomycetes in Upper Egypt. *Journal of IAS*. 5(3): 173-179.
- Fernández, R & B. Smits. (2005). Estudio preliminar de los hongos acuáticos en el río Cabriales. (Parque San Esteban, Edo. Carabobo). *SABER*. 17: 147-149.
- Fernández, R & B. Smits. (2009). Registro de la presencia de hifomicetos en ríos de la cordillera de la costa, Venezuela. *Interciencia*. 34(8): 589-592.
- Gessner, M. & E. Chauvet. (1994). Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaflitter. *Ecology*. 75(6): 1807–1817.
- Gessner, M. & E. Chauvet. (1997). Growth and production of aquatic hyphomycetes in decomposing leaflitter. *Limnol. Oceanogr.* 42(3): 496–505.

- Gessner, M. & C. Robinson. (2003). Aquatic Hyphomycetes in Alpine streams. In: *Ecology of a glacial floodplain* (Ward, J., & Uehlinger, U. Eds), 123-137. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. Netherlands.
- Goh, T. & K. Hyde. (1996). Biodiversity of freshwater fungi. *J. Ind. Microbiol.* 17(5-6): 328-345.
- Gonczol, J. & A. Revay. (1999). Studies on the aquatic hyphomycetes of the Morgò stream, Hungary. II. Seasonal periodicity of conidial populations. *Arch. Hydrobiol.* 144(4): 495-508.
- Gonczol, J. & A. Revay. (2003). Treehole fungal communities: aquatic, aero-aquatic and demateaceous hyphomycetes. *Fungal diversity*. 12: 19-34.
- Gonczol, J. & A. Revay. (2006). Species diversity of rainborne hyphomycete conidia from living Trees. *Fungal diversity*. 22: 37-54.
- Gonczol, J., A. Revay & P. Csontos. (1999). Studies on the aquatic hyphomycetes of the Morgò stream, Hungary. I. *Arch. Hydrobiol.* 144(4): 473-493.
- Gonczol, J., A. Revay & P. Csontos. (2001). Effect of sample size on the detection of species and conidial numbers of aquatic hyphomycetes collected by membrane filtration. *Arch. Hydrobiol.* 150(4): 677-691.
- Graca, M. (1994). Effects of water pollution on assemblages of aquatic fungi. *Limnética*. 10(2): 41-43.
- Gulis, V. (2001). Are there any substrate preference in aquatic hyphomycetes?. *Micol. Res.* 105(9): 1088-1093.
- Gulis, V. & D. Stephanovich. (1999). Antibiotic effect of some aquatic hyphomycetes. *Mycological Res.* 103(1): 111-115.
- Gulis, V. & K. Suberkropp. (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. *Biol. & Environ. Proc. Royal Irish Acad.* 97B(2): 139-148.
- Hasija, S. & P. Singhal. (1991). Degradation of Plant Litter by Aquatic Hyphomycetes. In: *Handbook of Applied Mycology: soils and plants* (Arora, D.K.; Rai, B.; Mukerji, K.G.; Knudsen, G. Eds), 408-505. Marcel Dekker. New York. USA.
- Hieber, M. & M. Gessner. (2002). Contribution of stream detritivores, fungi and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology*. 83(4): 1026-1038.
- Hudson, H. & C. Ingold. (1960). Aquatic Hyphomycetes of from Jamaica. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 43 (3): 469-478.
- Ingold, C. (1942). Aquatic Hyphomycetes of decaying alder leaves. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 25(4): 339-417.
- Ingold, C. (1943a). Further observations on aquatic Hyphomycetes. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 26(3-4): 104-115.
- Ingold, C. (1943b). On the distribution of aquatic hyphomycetes saprophytic on submerged decaying leaves. *New Phytol.* 42(2): 139-143.
- Ingold, C. (1944). Some new aquatic hyphomycetes. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 28: 35-43.
- Ingold, C. (1956). Stream spora in Nigeria. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 39 (1): 108-110.
- Ingold, C. (1958). Aquatic hyphomycetes. From Uganda and Rhodesia. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 41 (1): 109-114.

- Ingold, C. (1959). Aquatic spora of Omo forest, Nigeria. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 42(4): 479-485.
- Ingold, C. (1975). An Illustrated Guide to Aquatic and Water-borne Hyphomycetes (Fungi Imperfecti) with notes on their Biology. Freshwater Biological Association. Ambleside. Reino Unido.
- Ingold, C. (1979). Advances in the study of so-called aquatic hyphomycetes. *Am. J. Bot.* 66(2): 218-226.
- Iqbal, S. & J. Webster. (1973a). Aquatic hyphomycetes spora of the River Exe and its tributaries. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 61(2): 331-346.
- Iqbal, S. & J. Webster. (1973b). The trapping of aquatic hyphomycetes spores by air bubbles. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 60(1): 37-48.
- Iqbal, S. (1993). Efficiency of artificial foam in trapping conidia of Ingoldian fungi. *Ann Bot Fennici.* 30(2): 153-160.
- Iqbal, S. (1997). Species diversity of freshwater hyphomycetes in some streams of Pakistan. II. Seasonal differences of fungal communities on leaves. *Ann. Bot. Fennici.* 34: 165-178.
- Justidiano, J. & C. Betancourt. (1989a). Hongos ingoldianos presentes en el Rio Mariacao, Puerto Rico. *Carib. J. Science.* 25(3-4): 111-114.
- Justidiano, J. & C. Betancourt. (1989b). Colonización de hojas de Syzygium jambos L. por hongos ingoldianos. *Carib. J. Science.* 25(3-4): 101-110.
- Karamchand, K. & K. Sridhar. (2008). Water-borne conidial fungi inhabiting tree holes of the west coast and western Ghats of Indian. *Czech Mycol.* 60(1): 63-74.
- Kauskik, N. & H. Hynes. (1968). Experimental study on the role of autumn shed leaves in aquatic environments. *J. Ecol.* 56(1): 229-245.
- Khan, M. (1987). Interspecies interactions in aquatic hyphomycetes. *Bot. Mag. Tokyo.* 100(3): 295-303.
- Koske, R. & I. Duncan. (1974). Temperature effects on growth, sporulation and germination of some aquatic hyphomycetes. *Can. J. Bot.* 52: 1387-1391.
- Lee, O., T. Goh & T. Hyde. (1998). Diplocladiella aquatica, a new hyphomycete from Brunei. *Fungal diversity.* 1: 165-168.
- Letourneau, A., S. Seena, L. Marvanova & F. Barlocher. (2010). Potential use of barcoding to identify aquatic hyphomycetes. *Fungal diversity.* 40(1): 51-64.
- López, A., A. González, M. Terron & R. Amils. (2004). Ecological study of the fungal populations of the acidic Tinto River in Southwestern Spain. *Can. J. Microbiol.* 50(11): 923-934.
- Lindblom, C. & C. Tranvik. (2003). Anatomism between bacteria and fungi on decomposing aquatic plant litter. *Microb. Ecol.* 45(2): 173-182.
- Madeiros, A., C. Pascoal & A. Graca. (2009). Diversity and activity of aquatic fungi under lower oxygen conditions. *Freshwater Biol.* 54(1): 142-149.
- Martin, C., P. Corvini, R. Vinken, C. Junghanns, G. Krauss & D. Schlosser. (2009). Quantification of the influence of extracellular laccase and intracellular reactions on the isomer-specific biotransformation of the xenoestrogen technetium nonylphenol by the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatica*. *App. & Environ. Microbiol.* 75(3): 4398-4409.
- Marvanová, L. (1997). Freshwater Hyphomycetes: a survey with remarks on tropical taxa. In: *Tropical Mycology* (Janardhanan, K., Rajendran, C., Natarajan, K., Hawksworth, D. Eds.), 169 – 226. Science Publishers. New Hampshire. USA.

- Nieves, A. (2003). Mycological survey of Rio Camuy Caves Park, Puerto Rico. *J. Cave and Karst Stud.* 65(1):23-28.
- Nilsson, S. (1962). Some aquatic hyphomycetes from South America. *Sv. Bot. Tidskr.* 56(2): 351-361.
- Nikolcheva, L., A. Cockshutt & F. Barlocher. (2003). Determining Diversity of Freshwater Fungi on Decaying Leaves. Comparison of Traditional and Molecular Approaches. *Appl. Environ Microbiol.* 69(5): 2548-2554.
- Osman, M., H. Kalthoum & A. El-Shaphy. (2008). Production of cellulose and pectinase from some aquatic hyphomycetes. *Res. J. Microbiol.* 3(4):213-224.
- Paliwal, P. & S. Sati. (2009). Distribution of aquatic fungi in relation to physicochemical factors of Kosi river in Kumaun Himalaya. *Nature & Sci.* 7(3): 70-74.
- Pascoal, C., M. Pinho, F. Cássio & P. Gomes. (2003). Assessing structural using leaf breakdown: studies on a polluted river. *Freshwater Biology.* 48(11): 2033.
- Pascoal, C., L. Marvanova & F. Cássio. (2005). Aquatic hyphomycete diversity in streams of Northwest Portugal. *Fungal diversity.* 19: 109-128.
- Pinto, M., R. Fernández & G. Smits. (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.
- Prokhorov, V. & V. Bodyagin. (2007a). The ecology of aero-aquatic hyphomycetes. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 62(1): 15-20.
- Prokhorov, V. & V. Bodyagin. (2007b). Aquatic hyphomycetes from forests-Park Bitsa and Vorobiovy hills located on territory of Moscow city. *Biological Series.* 112(2): 60.
- Rajashekhar, M. & K. Kaveriappa. (1996). Studies on the aquatic Hyphomycetes of a Sulfur spring in the Western Ghats, India. *Microb. Ecol.* 32(1): 73-80.
- Rajashekhar, M. & K. Kaveriappa. (2003). Diversity of aquatic hyphomycetes in the aquatic ecosystems of the Western Ghats of India. *Hydrobiologia.* 501 (1-3): 167-177.
- Ranzoni, F. (1979). Aquatic hyphomycetes from Hawaii. *Mycologia.* 71(4): 786-795.
- Ravijara, N., L. Nikolcheva & F. Barlocher. (2005). Diversity of Conidia of Aquatic Hyphomycetes Assessed by Microscopy and by DGGE. *Microbial Ecology.* 49(2): 301-307.
- Rincón, J., I. Martínez, E. León & N. Avila. (2005). Procesamiento de la hojarasca de *Anacardium excelsum* en una corriente intermitente tropical del noreste de Venezuela. *Interciencia.* 30(4): 1-15.
- Rincón, J. & R. Santeloco. (2009). Fungi associated with decomposing *Ficus* sp leaf litter in a neotropical stream. *J. North Amer. Benthological Soc.* 28(2): 416-425.
- Rodríguez, A. & M. Graça. (1997). Enzymatic analysis of leaf decomposition in freshwater by select aquatic hyphomycetes and terrestrial fungi. *Sydowia.* 49(2): 160-173.
- Boldán, A., E. Descals. & M. Honrubia. (1987). Hifomicetos acuáticos en las cuencas altas del río Segura y Guadaluquivir. *Annales de Biología.* 13(3):3-13
- Boldán, A., E. Descals & M. Honrubia. (1988). Hifomicetos acuáticos de Sierra Nevada y Sierra de los Filabres. *Acta Bot. Malacit.* 13: 77-90.

- Roldán, A. & M. Honrubia. (1988). Nuevas citas de hifomicetos acuáticos en la cuenca del río Segura (España). *Annales de Biología*. 15(4): 103-105.
- Santos, C. & C. Betancourt. (1997). Aquatic and Water-borne Hyphomycetes (Deuteromycotina) in streams of Puerto Rico (Including records from other Neotropical locations). *Carib. J. Sci. Special Publication*. 2: 83-116.
- Santos, C., C. Betancourt & A. Nieves. (1996). New records of water-borne hyphomycetes for Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 32(1): 105-110.
- Sati, S. & M. Belwal. (2005). Aquatic hyphomycetes as endophytes of riparian plant roots. *Mycologia*. 97(1): 45-49.
- Sati, S. & M. Belwal. (2009). In Vitro conidial production of aquatic hyphomycetes on submerged leaflitter. *Nature Sci.* 7(1): 78-83.
- Shearer, C. & L. Lane. (1983). Comparison of three techniques for the study of aquatic hyphomycetes communities. *Mycologia*. 75(3): 498-508.
- Shearer, C. & J. Webster. (1985). Aquatic hyphomycetes communities in the river Teing. I. longitudinal distribution patterns. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 84: 489-501.
- Shearer, C., E. Descals, B. Kohlmeyer, Y. Kohlmeyer, L. Marvanova, D. Padgett, D. Porter, H. Raja, J. Schmit, H. Thrton & H. Voglymayr. (2007). Fungal biodiversity in aquatic habitats. *Biodivers. Conserv.* 16(1): 49-67.
- Shoenlein, I & R. Piccolo. (2003). The diversity of aquatic hyphomycetes in South America. *Brazilian J. Microbial.* 34(3): 1-13.
- Simonis, J., H. Raja & C. Shearer. (2008). Extracellular enzymes and soft decays are ascomycetes important degraders in fresh water?. *Fungal diversity*. 31(1): 135-146.
- Sole, M., I. Fetzer, R. Wennrich, K. Srdhar, H. Harms & G. Krauss. (2008a). Aquatic hyphomycete communities as potential bioindicators for assessing antropogenic stress. *Sci. Total Environ.* 389(2-3): 557-565.
- Sole, M., H. Keller, S. Brock, F. Buscot & D. Schlosser. (2008b). Extracellular laccase activity and transcript levels of putative laccase genes during removal of the xenoestrogen technicano nonylphenol by the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatica*. *FEMS Microbiol. Letters*. 288(1): 47-54.
- Smits, G. (2005). Hifomicetos acuáticos en ríos de Venezuela. *MIBE*. 4: 177-181.
- Smits, G., R. Fernández & C. Cressa. (2007). Preliminary study of aquatic hyphomycetes from Venezuelan streams. *Acta Bot. Venez.* 30(2): 345-355.
- Sridhar, K. & F. Bärlocher. (1997). Water chemistry and sporulation by aquatic hyphomycetes. *Mycol. Res.* 101(5): 591-596.
- Sridhar, K. & F. Bärlocher. (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. & F. Bärlocher. (2000). Initial colonization, nutrient supply, and fungal activity on leaves decaying in streams. *Appl. Environ. Microbiol.* 66(3): 1114-1119.
- Sridhar, K., G. Krauss, F. Bärlocher, R. Wennrich & G. Krauss. (2000). Fungal diversity in heavy metal polluted waters in Central Germany. *Fungal diversity*. 5: 119-129.
- Sridhar, K., F. Bärlocher, G. Krauss & G. Krauss. (2005). Response of aquatic hyphomycetes communities to changes in heavy metal exposure.

Int. Rev. Hydrobiol. 90(1): 21-32.

Suberkropp, K., & M. Klug. (1976). Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*. 57(4): 707-719.

Suberkropp, K. (1984). Effect of temperature on seasonal occurrence of aquatic hyphomycetes. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 82(1): 53-62.

Suberkropp, K., A. Michelis, H. Lorch & J. Ottow. (1988). Effect of sewage treatment plant effluents on the distribution of aquatic hyphomycetes in the River Erms, Schwäbische Alb, FRG. *Aquatic Botany*. 32(1-2): 141-153.

Suberkropp, K. (1991). Relationships between growth and sporulation of aquatic hyphomycetes on decomposing leaf litter. *Mycol. Res.* 95(7): 843-850.

Suberkropp, K. (1992). Interactions with invertebrates. In: *The ecology of aquatic hyphomycetes* (F. Bärlocher Ed.), 118-134. Springer-Verlag. Berlin. Germany.

Suberkropp, K. & E. Chauvet. (1995). Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry. *Ecology*. 76(5): 1433-1445.

Suzuki, S. & H. Nimura. (1962). Ecological specificity of some aquatic hyphomycetes in Japan. *Japonese J. Ecology*. 12(5): 195-197.

Thomas, K., G. Chilvers & R. Norris. (1996). Seasonal occurrence of Conidia of Aquatic Hyphomycetes (Fungi) in Lees Creek, Australian Capital Territory. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 40(1): 11-23.

Torsten, A., D. Schlosser, R. Baumbach, J. Schmidt, K. Grancharov, G. Krauss & G. Krauss. (2006). Biotransformation of 1-Naphthol by a strictly aquatic fungus. *Current Mycobiology*. 52(3): 216-220.

Tsui, C., K. Hyde & I. Hodgkiss. (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.

Webster, J. (1992). Anamorph-teleomorph relationships. In: *The ecology of aquatic Hyphomycetes* (F. Bärlocher, Ed.), 99-117.

Webster, J. & Benfield E. (1986). Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-594

Webster, J., T. Moran & R. Davey. (1976). Growth and sporulation of *Trichidium chaetocladium* and *Lunulospora curvula* in relation to temperature. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 67: 491-549.

Woelkerling, W. & J. Baxter. (1968). Aquatic hyphomycetes of Wisconsin: Distribution and ecology. *Mycopathologia*. 35(1): 33-36.

Wood, S. & F. Bärlocher. (1983). Aquatic hyphomycetes in sixteen stream in France, Germany and Switzerland. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 67: 491-549.

Wong, M., T. Goh, J. Hodgkiss, K. Hyde, V. Ranghoo, C. Tsui, W. Ho, W. Wong & T. Yuen. (1998). Role of fungi in freshwater ecosystems. *Biodiversity & Conservation*. 7(9): 1187-1206.

Zemek, J., L. Marvanova, K. Uniak & B. Kadlecikova. (1985). Hydrolitic enzymes in aquatic hyphomycetes. *Folia Microb.* 30(4): 363-372.

Zhou, D. & K. Hyde. (2002). Fungal succession on Bamboo in Hong Kong. *Fungal diversity*. 10: 213-227.