

DIVERSIDAD MUNDIAL Y REGIONAL DE HONGOS

D. JEAN LODGE¹

Resumen. Las estimaciones del número mundial de especies de hongos son muy variables, pero existen por lo menos un millón, y posiblemente alcancen los cinco millones. El grado de especificidad de hospedero que exhiben los hongos puede ser distinto en las regiones tropicales y templadas, y a eso se deben las amplias fluctuaciones en los cálculos mundiales de la diversidad micótica. Analizamos los patrones de distribución de los hongos xilariáceos neotropicales y descubrimos que la mayoría tiene distribución local, con frecuencias más bajas de especies mundiales y endémicas. Los hongos xilariáceos pertenecen a géneros normalmente patógenos o que exhiben marcada preferencia por un hospedero y tienden más a la distribución mundial que las especies de géneros saprotróficos. Aunque esta información sugiere que las estimaciones de los hongos tropicales patógenos son demasiado elevadas, estos y otros datos sobre los microhongos de la hojarasca sugieren que las estimaciones de las especies desintegradoras tropicales pueden ser demasiado bajas. Será necesario seguir investigando para comprender estos patrones, antes de poder arribar a estimaciones más exactas.

INTRODUCCIÓN

Las estimaciones mundiales más aceptadas del número total de especies de hongos varían considerablemente entre 1 y 1.5 millones (Hammond 1992;

¹ El Laboratorio de Productos Forestales de Madison, Wisconsin, es mantenido en cooperación con la University of Wisconsin, mientras que el de Puerto Rico es mantenido en cooperación con el USDA-Forest Service a través del Instituto Internacional de Silvicultura Tropical. Este artículo fue elaborado y redactado por una empleada del gobierno de Estados Unidos como parte de sus labores oficiales y, por lo tanto, es del dominio público y no puede quedar sujeto a reclamaciones de derechos de autor.

H.M. HERNÁNDEZ, A.N. GARCIA ALDRETE, F. ÁLVAREZ y M. ULLOA (comps.). 2001. *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM. México, pp. 291-304.

Hawksworth 1991, 1993; Lodge 1997; Lodge *et al.* 1996; Rossman 1994), pero existen cálculos mucho mayores. Por ejemplo, Hywel-Jones (1993) estima que existen por lo menos entre 1.5 y 13.5 millones de hongos no descritos que infectan a los insectos. Como la vasta mayoría de los hongos no han sido descritos, sobre todo en las regiones tropicales, los cálculos del número total de especies micóticas son extrapolaciones basadas en la razón aritmética entre el número de especies de plantas y las especies de hongos de cada región (Hawksworth 1993; Lodge 1997; Lodge *et al.* 1996). Se ha utilizado una relación de 6: 1 entre las especies de hongos y plantas para arribar a las estimaciones más altas de la diversidad mundial de especies de hongos. Esta relación de 6: 1 se basa en estudios realizados en las islas Británicas, pues se trata de un área de clima templado que fue muestreada por completo, en tanto que las regiones tropicales están poco estudiadas. Sin embargo, la proporción de hongos y plantas puede ser diferente en los trópicos (Hammond 1992; Lodge 1997; Lodge *et al.* 1996). Además, los cálculos de la diversidad mundial de especies obtenidos de este modo están sujetos al grado de endemismo de las especies de cada región (Hammond 1992). Quizá los hongos difieren de las plantas, en cuanto a grado de endemismo regional, porque la mayoría de ellos se dispersan mediante esporas anemófilas.

Presentar los cálculos más recientes de la riqueza mundial de especies de hongos queda fuera de los objetivos del presente artículo. En vez de eso, espero poner de relieve los puntos débiles de las suposiciones utilizadas para efectuar tales cálculos, de modo que la investigación pueda enfocarse, en lo futuro, en los estudios fundamentales necesarios para mejorar las estimaciones. Aquí compararé varios grupos de hongos neotropicales, ecológicamente distintos, a fin de demostrar en qué difieren en cuanto a preferencia de hospedero y distribución.

ESPECIFICIDAD DE HOSPEDERO

Simbiontes. Los hongos establecen con las plantas y los animales diversos tipos de asociaciones simbióticas, incluyendo mutualismos, comensalismos y relaciones patógenas en detrimento del hospedero. Una de las debilidades primarias de los cálculos actuales de la diversidad mundial de especies de hongos es que la especificidad o preferencia de hospedero puede ser distinta en los bosques templados y los tropicales. Muchos bosques tropicales presentan mayor

diversidad arbórea, menor predominancia de especies individuales y densidades más bajas de cada especie de árbol por hectárea, que las que se observan típicamente en los bosques templados. La mayor dispersión de las plantas de algunos bosques tropicales puede ser un obstáculo para los insectos y otros organismos que dependen de una sola especie como hospedero, ya que las probabilidades de encontrar un hospedero adecuado disminuyen al aumentar la distancia entre los individuos (May 1980, 1988).

Hongos fitopatógenos. En los bosques tropicales existen muchos ejemplos de hongos parásitos de plantas que exhiben las relaciones de densidad y de distancia hasta el hospedero más cercano, típicamente asociadas con los bosques templados (véase la revisión de los patrones forestales ocasionados por los patógenos, Castello *et al.* 1995). Por ejemplo, Gilbert *et al.* (1994) descubrieron, en el neotrópico, que una enfermedad ulcerante de origen micótico que afecta a *Ocotea whitei* en isla Barro Colorado, Panamá, depende de la densidad del hospedero, lo que dio por resultado un alejamiento espacial neto de las poblaciones de plántulas respecto a las plantas adultas de la misma especie. Algunos hongos tropicales patógenos no exhiben especificidad estricta en cuanto al hospedero, pero sí una marcada preferencia por ciertos hospederos, a veces emparentados, aunque no siempre. Por ejemplo, *Rosellinia bunodes*, un ascomicete xilariáceo que ataca el tejido de cambio del cuello de la raíz, se encuentra en Puerto Rico en varias familias de plantas no emparentadas, pero se le observa con mayor frecuencia en el cafeto y en el pariente más cercano de éste en el Nuevo Mundo, dentro de la familia Rubiaceae, *Psychotria berteriana*. Aunque *R. bunodes* no exhibe especificidad de hospedero, sino simple preferencia, responde al parecer ante la densidad del hospedero e influye sobre ésta. Un aumento de las poblaciones de *P. berteriana*, que se suscitó en los claros abiertos por el huracán Hugo en los bosques de los montes Luquillo, Puerto Rico, se relacionó con un aumento subsecuente de la frecuencia de *R. bunodes*. La muerte del tallo, ocasionada por *R. bunodes* y un insecto horador, provocó un alto índice de mortalidad entre las plántulas de *P. berteriana*, lo que redujo su población (Lodge 1996). Asimismo, algunos de los basidiomicetes tropicales patógenos nativos, relacionados con la pudrición de la raíz, como las especies de *Armillaria*, *Ganoderma* y *Fomes*, han devastado las plantaciones de té, hule y cacao de variedades particularmente vulnerables a esos hongos y plantadas con densidades mayores que las que se encuentran típicamente.

mente en la naturaleza (Castello *et al.* 1995; Leach 1939; Anónimo 1946; Rishbeth 1955, 1980; Pichel 1956; Fox 1970).

Es posible que los hongos patógenos con especificidad de hospedero o con marcadas preferencias al respecto, contribuyan a generar la enorme riqueza de especies arbóreas por hectárea y la poca predominancia de especies que caracterizan a muchos bosques tropicales (Castello *et al.* 1995; Lodge *et al.* 1996). De ser así, la hipótesis de May (1988) podría estar basada en la falsa suposición de que los patrones de dispersión de las plantas tropicales gobiernan la especificidad de hospedero de los simbioses, y no al revés. La frecuencia de la especificidad de hospedero entre los patógenos que atacan el tallo y la raíz puede ser idéntica en los bosques templados y tropicales. De hecho, varios micólogos que están trabajando en zonas tropicales consideran que la relación de 6 : 1 entre los hongos y las plantas, así como la estimación mundial de 1.5 millones de especies de hongos calculada sobre esa base, son demasiado bajas. Por ejemplo, Smith y Waller (1992) concluyeron, a partir de sus estudios sobre los hongos fitopatógenos de Brasil, que existen al menos un millón de especies de hongos, tan sólo en las plantas tropicales. Del mismo modo, Pascoe (1990) estima que en Australia se encuentran por lo menos 10 hongos por cada planta, cifra nuevamente mayor que la relación de 6 : 1 correspondiente a las islas Británicas. Es posible que muchos patógenos de las hojas, a diferencia de los hongos que pudren el tallo o la raíz, no ejerzan suficiente presión selectiva sobre la planta hospedero para ocasionar mortandades dependientes de la densidad o la distancia entre los individuos. Así, es menos probable que influyan en los patrones de amplia dispersión de sus hospederos. Por lo tanto, las grandes distancias entre las plantas hospederos conoespecíficas que caracterizan a muchos bosques tropicales, podrían actuar, por medio de la selección natural, contra la especificidad de hospedero tal como lo predijo May (1980, 1988). Existen, no obstante, ejemplos de patógenos de hojas y frutos que posiblemente influyan de modo significativo en las condiciones físicas de su hospedero. Por ejemplo, en las regiones nubosas o muy húmedas del Caribe y de Centro y Sudamérica donde se cultiva el café, la enfermedad llamada mancha de la hoja americana puede provocar una defoliación masiva y aborto de los frutos (Weber 1973; Frederick Wellman, com. pers.). En el caso del café, el hongo causante de la mancha de la hoja americana es un hongo agárico nativo, *Mycena citricolor* (Berk. y Curt.) Sacc. Este patógeno se asemeja a *Rosellinia bunodes* porque exhibe marcada preferencia por ciertas plantas hospederos, emparentadas y no emparentadas, en vez de ser específico del hospedero (Lodge 1996). Posiblemente la frecuen-

cia de patógenos micóticos con preferencias muy marcadas en cuanto al hospedero, como *M. citricolor*, sea mayor en los bosques tropicales; a la vez, los patógenos con especificidad de hospedero podrían ser más comunes en los bosques templados. Sin embargo, no estoy enterada de que se haya efectuado alguna comparación entre los bosques templados y tropicales, respecto a la especificidad de hospedero de los hongos patógenos que atacan las hojas.

Endófitos. Se consideran endófitos los microorganismos que viven dentro de las plantas sin provocarles síntomas de alguna enfermedad aparente (Carroll 1988). Algunos endófitos foliares son patógenos oportunistas, pues inducen síntomas de enfermedad conforme el tejido de la hoja entra en senescencia, pero otros son simbiosis que le proporcionan defensas químicas a sus hospederos (Carroll 1988). Los patógenos oportunistas, a diferencia de los hongos fitopatógenos antes descritos, no deben influir ni en el estado físico, ni en los patrones de dispersión de las plantas. Muchos endófitos de los bosques templados están restringidos a un género o familia de hospederos en particular (véase Stone y Petrini 1997), como *Pleuroplaconema* sp. de los bosques de secoyas costeras de California (Espinosa-García y Langenheim 1991), *Hypoxylion fragiforme* de *Fagus* (Chapela *et al* 1993) y *Discula* spp. de las especies de *Quercus* y *Fagus* (Toti *et al.* 1992a, 1992b; Viret y Petrini 1994; Wilson y Carroll 1994), pero se sabe que algunos endófitos micóticos colonizan hospederos no emparentados (Fisher *et al.* 1993).

Sin embargo, los endófitos tropicales de las plantas leñosas se encuentran bajo el predominio de ascomicetes xilariáceos que, al parecer, no tienen especificidad de hospedero (Bayman *et al.* 1997, 1998; Dreyfuss y Petrini 1984; Lodge *et al.* 1996; Rodrigues 1994; Rodrigues y Samuels 1990; Rodrigues *et al.* 1993). Las plántulas de *Manilkara bidentata* libres inicialmente de endófitos xilariáceos y reproducidas desde semilla en invernadero, alejadas de todo árbol de su especie, tuvieron la misma frecuencia de infección por *Xylaria* spp. que las plántulas que crecen en el bosque (Bayman *et al.* 1998). Algunos hongos endófitos que aparecen en los cultivos de hojas de ejemplares silvestres de *M. bidentata* podrían ser patógenos oportunistas y, además con especificidad de hospedero, como *Phomopsis manilkarae* y *Phyllosticta sapotae* (Lodge *et al* 1996). Sin embargo, aún se ignora si la frecuencia de la especificidad de hospedero entre los hongos endófitos es menor en los bosques tropicales que en los templados, tal como lo predice la hipótesis de May (1980, 1988).

Hongos desintegradores de la hojarasca. Cabría esperar que los desintegradores de la hojarasca exhibieran poca o ninguna especificidad de hospedero. No obstante, la conclusión, basada en cuatro estudios efectuados en bosques neotropicales, es que los hongos desintegradores de la hojarasca exhiben una frecuencia sorprendentemente alta de preferencia de hospedero (Cornejo *et al.* 1994; Cowley 1970; Polishook *et al.* 1996; Laessøe y Lodge 1994; Lodge 1997). Por ejemplo, más de la mitad de las 338 o más especies de microhongos que aparecieron al menos dos veces en los cultivos de muestras de hojarasca de dos plantas hospedero distintas, situadas en una misma área de 5 m², estaban solamente en uno de los hospederos, y los hongos aislados con mayor frecuencia exhibían marcada preferencia por uno u otro hospedero (Polishook *et al.* 1996). Asimismo, los estudios de Cowley (1970) en Puerto Rico, y los de Cornejo, Varela y Wright en isla Barro Colorado, Panama (Cornejo *et al.* 1994), demostraron que los microhongos desintegradores exhiben preferencias de hospedero muy definidas. Gerald Bills (en Polishook *et al.* 1996) plantea la hipótesis de que las preferencias de los microhongos desintegradores son en realidad hacia ciertas características químicas y físicas de la hojarasca y no hacia las hojas de un hospedero en particular o un grupo de especies de plantas estrechamente emparentadas. No obstante, jamás se ha corroborado esta idea. En todas las investigaciones antes citadas, se utilizó hojarasca de un reducido número de especies no emparentadas, independientemente de sus características físicas y químicas.

Una familia particularmente bien estudiada de hongos desintegradores de la hojarasca, Xylariaceae, no exhibe preferencias definidas hacia ciertos hospederos o grupos de hospederos emparentados, lo mismo en los bosques templados que en los tropicales (Laessøe y Lodge 1994). Asimismo, en Mexico, San Martín y Rogers (1989) descubrieron que una alta proporción de las especies de *Xylaria* que proliferan en los frutos son específicas del hospedero. Thomas Laessøe, D.J. Lodge y J.D. Rogers (en Lodge 1997; Laessøe y Lodge 1994) descubrieron, en Puerto Rico, que los cuerpos fructíferos de siete de las 13 especies de *Xylaria* presentes en hojas y frutos se encuentran restringidos a un solo género o familia de hospederos. Por ejemplo, *Xylaria axifera* sólo produce cuerpos fructíferos en las especies caribeñas de *Schefflera* (Laessøe y Lodge 1994). Aunque yo he cultivado *X. axifera* Mont. *in vitro* sobre peciolo esterilizado de una planta que no es su hospedero, *Cecropia schreberiana*, pero que tienen gran parecido estructural y químico con los peciolo del hospedero, el crecimiento se vio limitado y el hongo no desarrolló cuerpos fructíferos; por el

contrario, formó extensas colonias y estructuras reproductoras al cultivarlo en peciolos del hospedero sometidos al mismo tratamiento (datos inéditos). Además, la colonización de las hojas o frutos de una planta no hospedero puede verse aún más entorpecida cuando, en condiciones naturales, el hongo desintegrador enfrenta la competencia o el antagonismo de otros microorganismos.

LA DISTRIBUCIÓN REGIONAL COMPARADA CON LA MUNDIAL

En las estimaciones mundiales de la diversidad de los hongos con base en la extrapolación del número de especies de plantas superiores, se presupone que los hongos tienen las mismas frecuencias de distribución, sean extensas o limitadas, que las plantas. Aunque esta suposición jamás ha sido corroborada de manera rigurosa en los trópicos —al menos hasta donde yo sé—, los xilariáceos tropicales están suficientemente estudiados para que analicemos sus distribuciones. La Xylariaceae es una familia de ascomicetes con muchos representantes dotados de cuerpos fructíferos notorios y duraderos, de modo que se encuentra mejor caracterizada en las colecciones tropicales que la mayoría de los grupos de hongos. Además varios micólogos han enriquecido considerablemente nuestros conocimientos sobre la taxonomía y la distribución de las especies de xilariáceos en el neotrópico, notablemente F. San Martín González en México (San Martín González y Rogers 1989, 1993a, 1993b); T. Laessøe en Perú y Ecuador (tesis, Universidad de Copenhague; British Mycological Society, lista de hongos de la expedición patrocinada por la BMS a Cuyabeno, Ecuador (Lodge y Laessøe 1995; Whalley 1995))) Puerto Rico (Laessøe y Lodge 1994; Laessøe *et al.*, en prep.) y los trópicos (Laessøe y Spooner 1994; Laessøe *et al.* 1989); C. Raunkiaer (1908) y Bøsrgeon y Paulsen (1898) en las islas Virgenes danesas; R.W.G. Dennis en el neotrópico (1956, 1957), particularmente en Venezuela (1970); K.F. Rodrigues en Brasil (Rodrigues 1994; Rodrigues y Samuels 1990); J.D. Rogers en Colombia (Rogers y Dumont 1979), México (véase San Martín González y Rogers 1989, 1993a, 1993b, 1995; Ju *et al.* 1997), Puerto Rico (Ju y Rogers 1996; Rogers 1975, 1977, 1978; Rogers *et al.* 1991, Venezuela (Rogers *et al.* 1988), los trópicos y otras partes del mundo (Callan y Rogers 1990; Ju y Rogers 1994, 1996, 1998; Ju *et al.* 1998; Rogers y Ju 1994; Rogers *et al.* 1994), y G.J. Samuels en Brasil (Samuels y Müller 1980; Rodrigues y Samuels 1990) y Guayana Francesa (Courtecuisse *et al.* 1996).

En el cuadro 1 se resume la distribución de 276 especies y variedades de ascomicetes características de la familia Xylariaceae, más el género superficialmente similar *Neobypodiscus*, que han sido descritas en el neotrópico. Aunque mis recursos no alcanzan para comparar la distribución de esos hongos xilariáceos con el de las plantas superiores, espero al menos facilitar esa comparación al resumir los datos acerca de los hongos. Dicha información se basa en las citas bibliográficas arriba anotadas, así como en mi base de datos para Puerto Rico y las islas Vírgenes, misma que enriquecieron enormemente Thomas Laessøe, Jack D. Rogers y Yu-Ming Ju. Decidimos excluir las especies dudosas y combinar los sinónimos, incluyendo las especies que, según Rogers y Laessøe, constituyen una misma especie. Aunque indudablemente los registros están incompletos, representan uno de los mejores estudios acerca de la distribución de una familia de hongos en el neotrópico. En el resumen de Whalley (1995) se presentan cuadros equivalentes para África y Asia, con la diferencia de que el número de especies de cada género se presenta por país; pero las listas no fueron correlacionadas y resulta imposible saber qué tanto se traslapan. Dado el estado de avance actual del conocimiento, la presencia o ausencia en una región geográfica es un mejor indicador de la distribución que los inventarios por país. Para construir una base de datos con fines de análisis, incluí anotaciones indicando si cada especie o variedad está presente en Norteamérica al norte de México, en México, en las islas del Caribe o en Sudamérica (incluyendo Trinidad y Tobago, que se separó recientemente de Venezuela), o si goza de distribución pantropical o mundial.

Con base en los lugares donde existe, según los trabajos antes citados, cada especie o variedad fue clasificada por su distribución como: restringida a Norteamérica, incluyendo México; endémica de México y la cuenca del Caribe, incluyendo el norte de Venezuela; neotropical extensa; pantropical; o mundial. Como se aprecia en la figura 1, entre los hongos xilariáceos presentes en el neotrópico, 45.5% son de distribución estrictamente neotropical, incluyendo 22.1% restringidos a Sudamérica, 13.8% limitados a la cuenca del Caribe y 6.1% endémicos de México. Las especies y variedades de distribución pantropical constituyen tan sólo 20% de los xilariáceos presentes en el neotrópico, mientras que los de distribución mundial o neotropical representan 12.0% y 7.2% de los xilariáceos neotropicales, respectivamente. La parte más pequeña de las especies y variedades de xilariáceos del neotrópico se encuentra restringida a Norteamérica (2.2%).

Los patrones que se aprecian en los datos anteriores, así como en la figu-

Cuadro 1. Número de especies por tipo de distribución geográfica de algunas de las 276 especies y variedades características de la familia Xylariaceae y del género cercano *Neohypodiscus* del neotrópico; aquí se presentan los números por tipo de distribución geográfica. Las listas de especies que aparecen en las distintas obras citadas en el texto fueron cotejadas de tal modo que cada especie fuera contada sólo una vez.

| Región/ Género | Norteamérica y México | Nuevo Mundo | Cuenca del Caribe | Endemismos mexicanos | Neo- tropicales | Sudamericanos | Pantropicales | Mundiales |
|---|--------------------------|----------------|----------------------|-------------------------|--------------------|---------------|---------------|-----------|
| <i>Astrocystis</i> | — | 1 | 1 | — | — | 1 | 2 | 1 |
| <i>Biscogniauxia</i> | 2 | 1 | 4 | 1 | — | 4 | 6 | 4 |
| <i>Camillea</i> | — | — | 5 | 3 | 5 | 13 | — | 2 |
| <i>Daldinia</i> | — | — | — | 3 | 1 | — | 2 | 2 |
| <i>Hypoxyton</i> | — | 6 | 3 | 3 | 5 | 16 | 24 | 20 |
| <i>Kretzschmaria</i> | — | — | — | — | 4 | 2 | 4 | — |
| <i>Lepreuria</i> | — | — | — | — | 1 | — | — | — |
| <i>Nemania</i> | — | 1 | — | — | 1 | — | — | — |
| <i>Neohypodiscus</i> | — | — | — | — | 2 | 1 | — | — |
| <i>Phylacia</i> | — | — | — | — | 3 | 2 | — | — |
| <i>Podosordaria</i> y <i>Poronia</i> | — | 1 | — | — | 1 | 1 | 1 | — |
| <i>Rosellinia</i> | 1 | — | — | — | 2 | 1 | 2 | 1 |
| <i>Stibohypoxyton</i> | — | — | — | — | 2 | — | — | — |
| <i>Thamnomycetes</i> | — | — | — | — | 1 | 4 | — | — |
| <i>Theisennia</i> | — | — | — | — | — | 1 | — | — |
| <i>Thurnellia</i> | — | — | 1 | — | — | — | — | — |
| <i>Xylaria</i> | 3 | 2 | 8 | 7 | 37 | 16 | 15 | 3 |
| Total | 6 | 12 | 22 | 17 | 65 | 62 | 56 | 33 |

ra 1, sugieren que el tipo de distribución más común de este grupo de hongos es el regional. Probablemente esa distribución sea el resultado de una mezcla de influencias ambientales y evolutivas. Aunque estos hongos tienen esporas que se dispersan con el aire, muchos se encuentran confinados a una región neotropical en particular, quizá como consecuencia de su historia evolutiva reciente o de sus preferencias en cuanto al hospedero. El género *Camillea* se distingue de los demás géneros de la familia por sus esporas ligeramente pigmentadas y al parecer no muy resistentes a la deshidratación, lo que se traduce en capacidades de dispersión y colonización muy modestas (cuadro 1). No obstante, la alta diversidad de especies de *Camillea* que se encuentran circunscritas a Sudamérica y otras partes del neotrópico, también sugiere que quizá el género evolucionó en Sudamérica en tiempos geológicamente recientes, después de la desintegración de Gondwana. Otro género de la familia Xylariaceae, *Thamnomycetes*, está representado en el neotrópico por cinco especies, cuatro de las cuales están limitadas a Sudamérica, y la quinta a la parte occidental

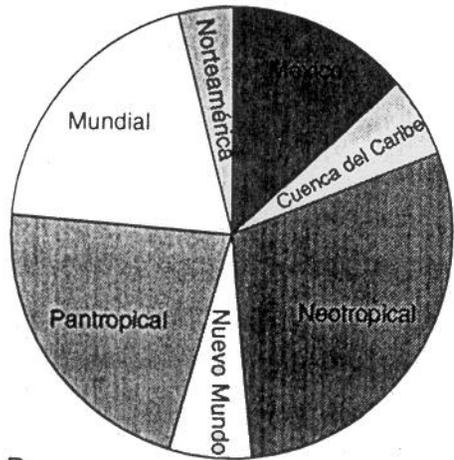
Xylariaceae

Distribución de las 276 especies y variedades neotropicales



A

Distribución de las 133 especies y variedades presentes en México



B

Figura 1. Proporción de las especies y variedades de la familia Xylariaceae y el género *Neohypodiscus* que están presentes en el neotrópico, que pertenece a cada patrón de distribución geográfica. En A incluimos las 276 especies y variedades que se encuentran en el neotrópico, pero en B sólo incluimos en el análisis las 133 especies y variedades que se han registrado en México.

de África. Tales distribuciones de *Thamnomycetes* debieron surgir, evolutivamente, durante o poco después de la separación de África y Sudamérica, hace unos 200 millones de años (Dennis 1957).

Si las relaciones patógenas y las preferencias de hospedero fueran factores importantes en la determinación de la distribución de los hongos xilariáceos, el endemismo regional sería mayor entre los patógenos que entre los saprótrofos. Los géneros *Biscogniauxia*, *Rosellinia* y *Kretzschmaria* (o *Ustulina*) constan principalmente de fitopatógenos o patógenos benignos con grandes capacidades saprófitas, mientras que el género *Hypoxylon* consta de muchas especies definitivamente patógenas, aunque algunas de ellas son endófitas o patógenas oportunistas. Por el contrario, el género *Xylaria* es predominantemente saprótrofo, con algunas especies que viven también como endófitas, aunque en su mayoría sin especificidad de hospedero, y los géneros *Poronia* y *Podosordaria* son exclusivamente saprótrofos. Sin embargo, con excepción de los patógenos del género *Kretzschmaria*, las especies de *Hypoxylon* y *Biscogniauxia* que están presentes en el neotrópico tienen distribuciones predominantemente mundia-

les, pantropicales o neotropicales extensas, en tanto que las especies de los géneros *Xylaria*, *Poronia* y *Podosordaria*, que son básicamente saprótrofos, tienen una distribución regional más restringida (cuadro 1).

LITERATURA CITADA

- ANÓNIMO. 1946. *Armillaria mellea* in Nyasaland. Forest Department, Report 6, Nyasaland.
- BAYMAN, P., L.L. LEBRÓN, R.L. TREMBLAY y D.J. LODGE. 1997. Variation in endophytic fungi from roots and leaves of *Lepanthes* (Orchidaceae). *New Phytologist* 135:143-149.
- BAYMAN, P., P. ANGULO-SANDOVAL, Z. BÁEZ-ORTIZ y D.J. LODGE. 1998. Distribution and dispersal of *Xylaria* endophytes in two tree species in Puerto Rico. *Mycological Research* 102:944-948.
- BØRGENSEN, F. y O. PAULSEN. 1898. Om vegetationen paa de Dansk-vestindiske. *Øer. Bot. Tidsskr.* 22:1-114 (hongos, pp. 111-112).
- CALLAN, B.E. y J.D. ROGERS. 1990. Teleomorph-anamorph connections and correlations in some *Xylaria* species. *Mycotaxon* 36:343-369.
- CARROLL, G.C. 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: From latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology* 69:2-9.
- CASTELLO, J.D., D.J. LEOPOLD y P.J. SMALLIDGE. 1995. Pathogens, patterns and processes in forest ecosystems. *BioScience* 45:16-24.
- CHAPELA, I.H., O. PETRINI y G. BIELSER. 1993. The physiology of ascospore eclosion in *Hypoxyton fragiforme*. Mechanisms in the early recognition and establishment of an endophytic symbiosis. *Mycological Research* 97:157-162.
- CORNEJO, F.J., A. VARELA y S.J. WRIGHT. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: Nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos* 70:183-190.
- COURTECUISSE, R., G.J. SAMUELS, M. HOFF, A.Y. ROSSMAN, G. CREMERS, S.M. HUHDORF y S.L. STEPHENSON. 1996. Check-list of fungi from French Guiana. Studies in the Flora of the Guianas no. 80. *Mycotaxon* 57:1-85.
- COWLEY, G.T. 1970. Effect of radiation on the microfungal populations of six litter species in the Luquillo Experimental Forest. In: H.T. ODUM y R.F. PIGEON (eds.), *A Tropical Rain Forest: A Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico*. U.S. Atomic Energy Commission. [Puede obtenerse en el NTIS, U.S. Dept. of Commerce, Springfield (Virginia), pp. F-25-28].
- DENNIS, R.W.G. 1956. Some *Xylarias* of tropical America. *Kew Bulletin* 11:401-444.
- DENNIS, R.W.G. 1957. Further notes on tropical American Xylariaceae. *Kew Bulletin* 12:297-332.
- DENNIS, R.W.G. 1970. Fungus flora of Venezuela and adjacent countries. *Kew Bulletin Additional Series III*. HMSO, London, 531 pp.
- DREYFUSS, M. y O. PETRINI. 1984. Further investigations on the occurrence and distribution of endophytic fungi in tropical plants. *Botanica Helvetica* 94:33-40.
- ESPINOSA-GARCÍA, F.J. y J.H. LANGENHEIM. 1991. Effect of some leaf essential oil phenotypes in coastal redwood on the growth of several fungi with endophytic stages. *Biochemistry Systematic Ecology* 19:629-642.
- FISHER, P.J., O. PETRINI y B.C. SUTTON. 1993. A comparative study of fungal endophytes in

- leaves, xylem and bark of *Eucalyptus nitens* in Australia and England. *Sydowia* 45:338-345.
- FOX, R.A. 1970. The role of biological eradication in root-disease control in replanting of *Hevea brasiliensis*. In: K.F. BAKER y W.C. SNYDER (eds.), *Ecology of Soil-borne Plant Pathogens*. University of California Press, Berkeley, pp. 348-362.
- GILBERT, G.S., S.P. HUBBELL y R.B. FOSTER. 1994. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. *Oecologia* 98:100-108.
- HAMMOND, P.M. 1992. Species inventory. In: G. GROOMBRIDGE (ed.), *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Chapman and Hall, Londres, pp. 17-39.
- HAWKSWORTH, D.L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance and conservation. *Mycological Research* 95:641-655.
- HAWKSWORTH, D.L. 1993. The tropical fungal biota: Census, pertinence, prophylaxis, and prognosis. In: S. ISAAC, J.C. FRANKLAND, R. WATLING y A.J.S. WHALLEY (eds.), *Aspects of Tropical Mycology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 265-293.
- HYWEL-JONES, N. 1993. A systematic survey of insect fungi from natural, tropical forest in Thailand. In: S. ISAAC, J.C. FRANKLAND, R. WATLING y A.J.S. WHALLEY (eds.), *Aspects of Tropical Mycology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 300-301.
- JU, Y.-M. y J.D. ROGERS. 1994. *Kretzschmariella culmorum* (Cooke) comb. nov. and notes on some other monocot-inhabiting xylariaceous fungi. *Mycotaxon* 51:241-255.
- JU, Y.-M. y J.D. ROGERS. 1996. *A Revision of the Genus Hypoxylon*. APS Press, The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota, 365 pp.
- JU, Y.-M. y J.D. ROGERS. 1998. The genus *Kretzschmaria*. *Mycotaxon* 68:345-393.
- JU, Y.-M., J.D. ROGERS y F. SAN MARTÍN. 1997. A revision of the genus *Daldinia*. *Mycotaxon* 61:243-293.
- JU, Y.-M., F. SAN MARTÍN GONZÁLEZ, J.D. ROGERS y A. GRANMO. 1998. The genus *Bisco-gniauxia*. *Mycotaxon* 66:1-98.
- LAESSØE, T. y D.J. LODGE. 1994. Three host-specific *Xylaria* species. *Mycologia* 86:436-446.
- LAESSØE, T., D.J. LODGE y J.D. ROGERS, en prep. Clave de identificación con notas para los Xylariaceae y Boliniaceae de Puerto Rico.
- LAESSØE, T., J.D. ROGERS y A.J.S. WHALLEY. 1989. *Camillea*, *Jongiella* and lightspored species of *Hypoxylon*. *Mycological Research* 93:121-155.
- LAESSØE, T. y B.M. SPOONER. 1994. *Rosellinia* and *Astrocystis* (Xylariaceae): New species and generic concepts. *Kew Bulletin* 49:1-70.
- LEACH, R. 1939. Biological control and ecology of *Armillaria mellea* (Vahl.) Fr. *Transactions of the British Mycological Society* 23:320-329.
- LODGE, D.J. 1996. Microorganisms. In: D.P. REGAN y R.B. WAIDE (eds.), *The Food Web of a Tropical Forest*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 53-108.
- LODGE, D.J. 1997. Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests. *Biological Conservation* 6:681-688.
- LODGE, D.J. y T. LAESSØE, 1995. Host preference in *Camillea verruculospora*. *The Mycologist* 9:146-148.
- LODGE, D.J., P.J. FISHER y B.C. SUTTON. 1996. Endophytic fungi of *Manilkara bidentata* leaves in Puerto Rico. *Mycologia* 88:733-738.
- MAY, R.M. 1980. How many species? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 330:293-304.
- MAY, R.M. 1988. How many species are there on Earth? *Science* 241:1441-1449.
- PASCOE, I.G. 1990. History of systematic mycology in Australia. In: P.S. SHORT (ed.), *History*

- of *Systematic Botany in Australia*. Australian Systematic Botany Society, South Yarra, Australia, pp. 259-264.
- PICHEL, R.J. 1956. Root rots of *Hevea* in the Congo basin. *Institut National d'Études sur l'Agro- nomie du Congo Belge, Ser. Tech.* 49:480.
- POLISHOOK, J.D., G.F. BILLS y D.J. LODGE. 1996. Microfungi from decaying leaves of two rain forest trees in Puerto Rico. *Journal of Industrial Microbiology* 17:284-294.
- RAUNKIAER, C. 1908. Fungi from the Danish West Indies collected 1905-1906 by C. Raunkiaer. Part I. *Botanisk Tidsskrift* 29:1-25.
- RISHBETH, J. 1955. Root diseases in plantations, with special reference to tropical crops. *Annals of Applied Biology* 42:220-227.
- RISHBETH, J. 1980. *Armillaria* on cacao in São Tome. *Tropical Agriculture Trinidad* 57:155-165.
- RODRIGUES, K. 1994. The foliar fungal endophytes of Amazonian palm *Euterpe oleracea*. *Mycologia* 86:376-385.
- RODRIGUES, K. y G. SAMUELS. 1990. Preliminary study of endophytic fungi in a tropical palm. *Mycological Research* 94:827-830.
- RODRIGUES, K.F., A. LEUCHTMANN y O. PETRINI. 1993. Endophytic species of *Xylaria*: Cultural and isozymic studies. *Sydowia* 45:116-138.
- ROGERS, J.D. 1975. A large-spored variety of *Hypoxylon uniapiculatum*. *Mycologia* 67:1061-1065.
- ROGERS, J.D. 1977. Surface features of light-spored colored ascospores of some applanate *Hypoxylon* species. *Canadian Journal of Botany* 55:2394-2398.
- ROGERS, J.D. 1978. *Xylaria magnoliae* sp. nov. and comments on several other fruit-inhabiting species. *Canadian Journal of Botany* 57:941-945.
- ROGERS, J.D., Y.-M. JU y T. LAESSØE. 1994. *Neohypodiscus* nom. nov. for *Hypodiscus*. *Mycologia* 86:684-690.
- ROGERS, J.D., T. LAESSØE y D.J. LODGE. 1991. *Camillea*: New combinations and a new species. *Mycologia* 83:224-227.
- ROGERS, J.D. y K.P. DUMONT. 1979. Los hongos de Columbia. VI. Two new applanate species of *Hypoxylon*. *Mycologia* 71:807-810.
- ROGERS, J.D., B.E. CALLAN, A.Y. ROSSMAN y G.J. SAMUELS. 1988. *Xylaria* (Sphaeriales, Xylariaceae) from Cerro de la Neblina, Venezuela. *Mycotaxon* 31:103-153.
- ROSSMAN, A.Y. 1994. The need for identification services in agriculture. In: D.L. HAWKSWORTH (ed.), *The identification and characterization of pest organisms*. CAB International, Wallingford, pp. 35-45.
- SAMUELS, G.J. y E. MÜLLER. 1980. Life history studies of Brazilian Ascomycetes, 8. *Thamnomycetes chordalis* (anam.: *Nodulisporium*) and *Camillea bacillum* (anam.: *Geniculosporium*) with notes on taxonomy of the Xylariaceae. *Sydowia* 33:274-281.
- SAN MARTÍN GONZÁLEZ, F. y J.D. ROGERS. 1989. A preliminary account of *Xylaria* of Mexico. *Mycotaxon* 34:283-373. *
- SAN MARTÍN GONZÁLEZ, F. y J.D. ROGERS. 1993a. *Kretzschmaria*, *Leprieuria*, and *Poronia* in Mexico. *Mycotaxon* 48:179-191.
- SAN MARTÍN GONZÁLEZ, F. y J.D. ROGERS. 1993b. *Biscogniauxia* and *Camillea* in Mexico. *Mycotaxon* 47:229-258.
- SAN MARTÍN GONZÁLEZ, F. y J.D. ROGERS. 1995. *Rosellinia* and *Thamnomycetes* in Mexico. *Mycotaxon* 53:115-127.
- SMITH, D. y J.M. WALLER. 1992. Culture collections of microorganisms: Their importance in tropical plant pathology. *Fitopatologia Brasileira* 17(1):5-12.
- STONE, J.K. y O. PETRINI 1997. Endophytes of forest trees: A model for fungus-plant interac-

- tions. In: G. CARROLL y P. TUDZYNSKI (eds.), *The Mycota*, vol. V, part B. *Plant Relationships*. Springer, Berlín, pp. 130-140.
- TOTI, L., I.H. CHAPELA y O. PETRINI. 1992a. Morphometric evidence for host-specific strain formation in *Discula umbrinella*. *Mycological Research* 96:420-424.
- TOTI, L., O. VIRET, I.H. CHAPELA y O. PETRINI. 1992b. Differential attachment of conidia of the endophyte *Discula umbrinella* (Berk. y Br.) Morlet to host and non-host surfaces. *New Phytologist* 121:469-475.
- VIRET, O. y O. PETRINI 1994. Colonisation of beech leaves (*Fagus sylvatica*) by the endophyte *Discula umbrinella* (Teleomorph: *Apiognomonina errabunda*). *Mycological Research* 98:423-432.
- WEBER, G.F. 1973. *Bacterial and Fungal Diseases of Plants in the Tropics*. University of Florida Press, Gainesville, 673 pp.
- WHALLEY, M.A. 1995. *Camillea fusiformis* sp. nov. from Ecuador. *Sydowia* 47:82-88.
- WILSON, D. y G.C. CARROLL. 1994. Infection studies of *Discula quercina*, an endophyte of *Quercus garryana*. *Mycologia* 86:635-647.

HÉCTOR M. HERNÁNDEZ
ALFONSO N. GARCÍA ALDRETE
FERNANDO ÁLVAREZ
MIGUEL ULLOA
(compiladores)

Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad



INSTITUTO DE **BIOLOGÍA**
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FONDO DE CULTURA ECONÓMICA
MÉXICO

Primera edición, 2001

Agradecimientos. Los compiladores deseamos agradecer a Francisco Bolívar Zapata, quien brindó un generoso apoyo financiero para la realización del simposio durante su gestión como presidente de la Academia Mexicana de Ciencias. A nuestros colegas Magda Carvajal, Guillermo Salgado, Alfonso Delgado y Samuel Aguilar, damos las gracias por su ayuda en los aspectos organizativos del simposio. Asimismo, reconocemos la participación de Juan Pedro Laclette, Mario Sousa Peña y Felipe Villegas, en algunos aspectos técnicos de la producción del libro. Expresamos nuestra gratitud a Antonio Bolívar, de Redacta, por el espléndido trabajo editorial, y a Ramón Elizondo por el excelente trabajo de traducción de varios de los manuscritos originales. De manera especial, agradecemos a todos los participantes en el simposio por sus excelentes contribuciones.

Se prohíbe la reproducción total o parcial de esta obra –incluido el diseño tipográfico y de portada–, sea cual fuere el medio, electrónico o mecánico, sin el consentimiento por escrito del editor.

DR © 2001, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
Ciudad Universitaria, 045 10 México, D.F.
<http://www.ibiologia.unam.mx>

DR © 2001, FONDO DE CULTURA ECONÓMICA
Carretera Picacho-Ajusco, 227; 14200 México, D.F.

ISBN 968-36-8305-3

Impreso en México