



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
SISTEMÁTICA

**EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE LOS ASCOMICETES LIGNÍCOLAS DE LOS
MANGLARES DE LA LAGUNA DE TÉRMINOS, CAMPECHE, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CARLOS ALPUCHE GONZÁLEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. MARÍA DEL CARMEN AUXILIO GONZÁLEZ VILLASEÑOR

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DRA. ANA LUISA ANAYA LANG

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DR. MIGUEL ARMANDO ULLOA SOSA

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de junio de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **ALPUCHE GONZÁLEZ CARLOS** con número de cuenta **513014576** con la tesis titulada **"Evaluación de la diversidad de los ascomicetes lignícolas de los manglares de la Laguna de Términos, Campeche, México"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CARMEN AUXILIO GONZÁLEZ VILLASEÑOR**:

Presidente: DRA. CONCEPCIÓN TORIELLO NÁJERA
Vocal: DRA. FRANCISCA HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ
Secretario: DR. MIGUEL ARMANDO ULLOA SOSA
Suplente: DR. JOAQUÍN CIFUENTES BLANCO
Suplente: DR. ROBERTO GARIBAY ORIJEL

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 18 de septiembre de 2014.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Carlos Alpuche González agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México todas las facilidades otorgadas para realizar los estudios de la Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática).

También expresa su agradecimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la Beca CVU 472368.

A los miembros del Comité Tutor: Dra. María del Carmen Auxilio González Villaseñor, Dra. Ana Luisa Anaya Lang y Dr. Miguel Ulloa Sosa.

Agradecimientos a título personal

A mi Tutora Principal de esta tesis, Dra. María del Carmen Auxilio González Villaseñor, del Laboratorio de Micología Módulo C121. Por su invaluable guía y apoyo.

A los miembros del Comité Tutorial formado por el Dr. Miguel Armando Ulloa Sosa y la Dra. Ana Luisa Anaya Lang, del Laboratorio de Alelopatía del Instituto de Ecología. Por sus valiosas correcciones y observaciones.

A mi madre, mi padre y mi hermana. Por su apoyo durante los muestreos.

A Liberato Robelo “el Indio” y a Miguel Angel Sánchez “Katash”, lancheros del muestreo en la laguna, y a Sheryl Osmara Peña Perez y Wilberth Manuel Perez Cruz, voluntarios que aceptaron acompañarme en el viaje.

Finalmente, a mis compañeras del laboratorio, Fabiola Yadira Hernández Alvarez y Patricia Vélez Aguilar. Por sus consejos durante la redacción de esta tesis.

.

A mi familia, que siempre me ha apoyado.

Resumen

Existen registradas formalmente 530 especies de hongos marinos. Este número resulta bastante bajo si lo comparamos con las 97,331 especies de hongos terrestres descritas para el mundo. En México existen probablemente 200,000 especies de hongos terrestres. Actualmente se han descrito 61 especies de ascomicetes marinos, por lo que muchas partes del país se encuentran aún inexploradas. Se realizó un muestreo en seis sitios ubicados en la Laguna de Términos, Campeche, utilizando la técnica de carndas de madera. En cada sitio, se colocaron 40 unidades de muestreo constituidas por bloques de madera (*Pinus* sp.). Los bloques se mantuvieron sumergidos durante ocho semanas y al concluir el tiempo se sacaron y trasladaron al laboratorio, donde se incubaron durante cinco semanas dentro de cámaras húmedas. Se obtuvieron en total 24 hongos, cinco géneros en su estado o fase teleomórfica y ocho en su fase anamórfica. Las especies más frecuentes fueron *Lulworthia fusicola*, *Lulworthia* sp. y *Lulworthia grandispora*. Se registra por primera vez para México el basidiomicete marino *Halocyphina villosa*. La estación con mayor diversidad fúngica ($H' = 2.32$) fue Estero Pargo, seguida por Panlao ($H' = 2.14$), mientras que la menos diversa fue Sabancuy ($H' = 1.59$). Respecto a la equitabilidad, Estero Pargo resultó la estación con una distribución más uniforme ($J = 0.73$). De acuerdo al índice de similitud de Bray-Curtis, las seis estaciones de muestreo pueden agruparse en dos grupos. El primer grupo lo forman E. Pargo, Sabancuy y Balchacá (46.15% de similitud). El segundo grupo lo forman Atasta, el Islote y Panlao (48.28%). El número de especies registradas en la Laguna de Términos resulta bajo comparado con los registrados en manglares de los océanos Pacífico e Índico, pero es similar a los valores de manglares del Océano Atlántico.

Abstract

There are formally registered 530 species of marine fungi. This number is quite low compared with 97,331 described species of terrestrial fungi in the world. In Mexico, there are nearly 200,000 species of terrestrial fungi, 61 currently described species of marine ascomycetes, so many parts of the country are still unexplored. A sampling was conducted at six sites in Términos Lagoon, Campeche, using the technique of wood baits. At each site, 40 sampling units consisting of one wooden block of *Pinus* sp. were placed. The blocks remained submerged in the field for eight weeks and at the end of the time were removed and transferred to the laboratory, where they were incubated for five weeks in humid chambers. We obtained a total of 24 fungi, five genera in teleomorphic phase and eight in its anamorphic stage. The most frequent species were *Lulworthia fusicola*, *Lulworthia* sp. and *Lulworthia grandispora*. The marine basidiomycete *Halocyphina villosa* is reported for first time in Mexico. The station with highest fungal diversity ($H' = 2.32$) was Estero Pargo ($H' = 2.14$), followed by Panlao, whereas the least diverse was Sabancuy ($H' = 1.59$). Regarding the equitability, Estero Pargo was the station with the more uniform distribution ($J = 0.73$). According to the Bray-Curtis similarity index, the six sampling stations can be grouped into two groups. The first group consists of Estero Pargo, Sabancuy and Balchacá (46.15% similarity). The second group consists of Atasta, Islote and Panlao (48.28%). The number of species recorded in Laguna de Términos is low compared to those recorded in mangroves of the Pacific and Indian oceans, but is similar to the values of mangroves in the Atlantic Ocean.

Contenido

Oficio asignación Jurado	iii
Agradecimientos	iv
Agradecimientos a título personal	v
Dedicatoria	vi
Resumen	vii
Abstract	viii
1. Introducción	1
1.1 Características del ecosistema de manglar	1
1.2 Hongos marinos manglícolas	6
1.3 Ascomicetes manglícolas lignícolas	8
2. Antecedentes	10
3. Importancia y planteamiento del problema	16
3.1 Importancia de los ascomicetes marinos manglícolas	16
3.2 Planteamiento del problema	17
4. Objetivos de la investigación	20
4.1 Objetivo general	20
4.2 Objetivos específicos	20
5. Materiales y métodos	21
5.1 Descripción del área de estudio	21
5.2 Diversidad de los ascomicetes saprobios lignícolas	23
5.2.1 Muestreo	23
5.2.2 Procesamiento de las muestras	24
5.2.3 Obtención, identificación y aislamiento de los ascomicetes	25
5.2.4 Preservación <i>ex situ</i> de los ascomicetes	26
5.2.5 Evaluación de la diversidad	26
6. Resultados	30
6.1 Diversidad de ascomicetes en la Laguna de Términos	30
6.1.1 Registro de la diversidad	30
6.1.2 Descripción e ilustración de las especies	32
6.1.3 Evaluación de la diversidad fúngica	49
7. Discusión	57

8. Conclusiones	73
9. Literatura citada	74
10. Anexos	100

1. Introducción

1.1 Características del ecosistema de manglar

Los manglares son los ecosistemas correspondientes al ecotono entre los ambientes marinos y terrestres en regiones tropicales y subtropicales (Agráz-Hernández *et al.* 2006). Se ubican en zonas costeras poco expuestas al oleaje que reciben periódicamente agua dulce proveniente de precipitaciones estacionales, ríos y arroyos (Hogarth 1999). Las principales características físicas que requiere el manglar para su desarrollo son: temperatura del aire entre 15 y 25 °C, suelo lodoso, protección del oleaje, acceso al agua de mareas, costas poco profundas, y corrientes oceánicas que permitan su dispersión (Walsh 1974, Chapman 1975, 1976).

La vegetación dominante en este ecosistema está formada por distintas especies de árboles o arbustos pertenecientes a la División Angiospermae, Clase Dicotyledoneae conocidos como mangles. A nivel mundial están descritos alrededor de 39 géneros con 84 especies, de las cuales solamente 10 se encuentran en el continente americano (Saenger 2002). En México, las principales especies de mangles son *Rhizophora mangle* L. (mangle rojo, Rhizophoraceae), *Avicennia germinans* L. (mangle negro, Avicenniaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) Gaerth. (mangle blanco, Combretaceae) y *Conocarpus erectus* L. (mangle botoncillo, Combretaceae) (Pennington y Sarukhán 1998, FAO 2005, CONABIO 2008). Además, existen los registros de Rico (1981) quien identificó *Rhizophora harrisonii* Leech. en la costa de Chiapas en el Pacífico Mexicano, y los estudios de Tovilla 2006 y Tovilla *et al.* 2007, donde mencionan haber encontrado *Avicennia bicolor* Standl. en las costas de Chiapas. También existe una variedad de *Conocarpus erectus*, *C. erectus* var. *seriseus* Grisebush, registrada en la costa norte del estado de Quintana Roo (Miranda 1958, Tomlison 1986, INECOL 1990).

Para que un árbol pueda ser considerado un mangle verdadero debe poseer adaptaciones morfológicas y fisiológicas que le permitan habitar bajo las condiciones particulares de este ecosistema, como son la variación de la salinidad causada por las mareas y la baja concentración de oxígeno en los suelos y el agua. Entre estas adaptaciones destaca un sistema de raíces verticales capaces de obtener oxígeno atmosférico conocidas como neumatóforos. Algunas especies de las familias *Avicenniaceae* y *Combretaceae* presentan glándulas en las hojas que les permiten excretar el exceso de sal (Agráz-

Hernández *et al.* 2006). De igual manera, muchas especies de diversas familias poseen estrategias reproductivas como la viviparidad o criptoviviparidad (frutos que germinan en la planta madre y que forman propágulos e hipocótilos), las cuales permiten la distribución de los nuevos individuos mediante las corrientes marinas (Chapman 1977).

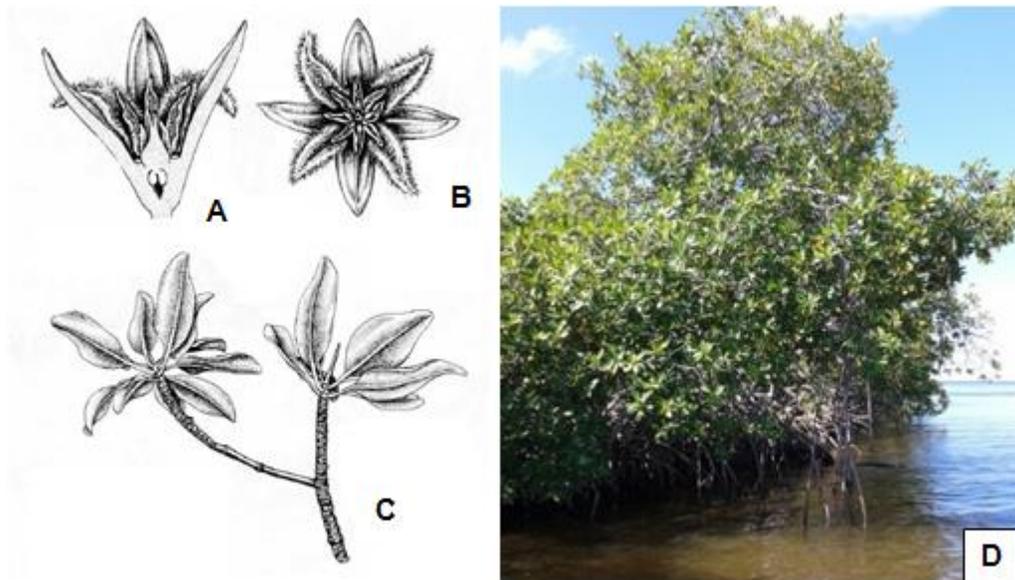


Fig. 1. *Rhizophora mangle*. **A-B.** Flores. **C.** Rama con hojas simples, opuestas, pecioladas, agrupadas en las puntas de las ramas. **D.** Árbol maduro mostrando en su parte inferior las raíces aéreas. (Fotografías A-C por Tomlinson 1986 y D por Alpuche-González presente trabajo).

El mangle rojo o mangle colorado, *Rhizophora mangle*, es un árbol o arbusto perennifolio, halófilo, por lo general de 4 a 10 metros de alto, pero puede alcanzar los 25 m (Figura 1). Se caracteriza por desarrollar un complejo sistema de raíces aéreas, las cuales parten del tronco o de las ramas laterales y bajan para anclarse en los suelos anegados y fangosos. Las hojas son simples, opuestas, pecioladas, de color verde oscuro en el anverso y amarillentas en el reverso y crecen aglomeradas en las puntas de las ramas. Se distingue de otras especies del género *Rhizophora* por sus hojas más pequeñas, de 10 a 12 cm de largo y el peciolo de aproximadamente 2 cm de longitud. Los frutos son de color verde oliva con una superficie rugosa, elongados, de 2 a 3 cm de largo, a menudo asimétricos y cónicos hasta el ápice. La floración ocurre durante todo el año, predominantemente durante el verano-otoño (Tomlinson 1986). Es la especie de mangle que se encuentra con más frecuencia en la zona donde los niveles de inundación e influencia salina son mayores. Se

trata de una especie con capacidad para adaptarse a condiciones diversas y puede habitar en sitios con poca disponibilidad de nutrientes y baja salinidad, por lo que es considerada una especie pionera en los límites de ecosistemas terrestres y marinos (Cintron *et al.* 1978, Teas 1979). Se desarrolla frecuentemente en las desembocaduras de ríos donde se forman lagunas someras con aguas salobres sujetas a la actividad de las mareas, principalmente en los suelos poco profundos y cenagosos, bajo la influencia de las mareas con aguas saladas o salobres, y en las áreas protegidas de las corrientes oceánicas y de las olas, pero asociados con un desagüe abundante de agua fresca y una precipitación alta (Chapman 1976). No obstante, puede crecer bajo gran variedad de condiciones, desde salientes de roca dura hasta áreas con unas salinidades del suelo superiores a 60 partes por mil (‰) (Brinson *et al.* 1974, Cintrón *et al.* 1985). *R. mangle* alcanza su mejor desarrollo bajo condiciones típicas de la zona de vida forestal tropical muy húmeda (Thom 1967).

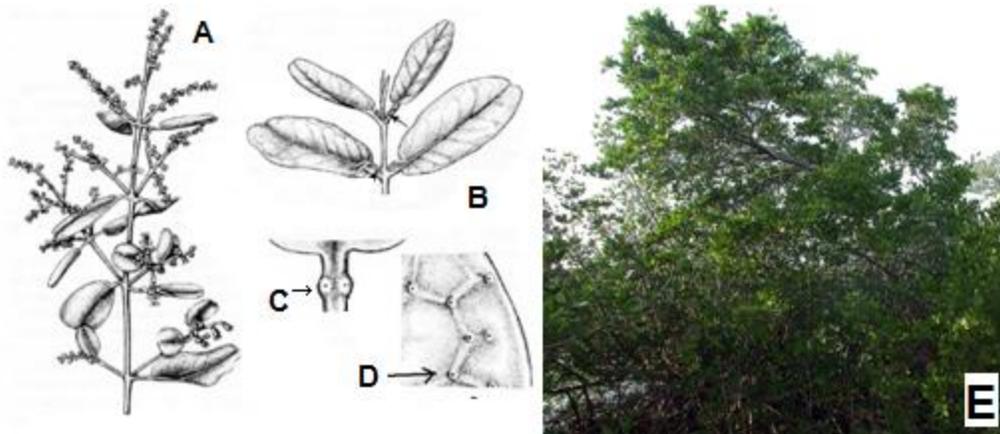


Fig. 2. *Laguncularia racemosa*. **A.** Ramas con flores. **B.** Hojas y detalles de las glándulas en el peciolo. **C-D.** Glándulas en el reverso de la hoja. **E.** Arbusto de mangle blanco (Fotografías A-D por Tomlinson 1986 y E tomada de http://www.serc.si.edu/labs/animal_plant_interaction/Trail/English/Galleries/Galleryimages/Plants/Trees/Trees-01bFS.htm).

El mangle blanco, *Laguncularia racemosa*, es un árbol de hasta 20 m de altura, sus hojas son opuestas, elípticas, de 4 a 10 cm × 2,5 a 5 cm, redondeadas en ambos extremos, de textura correosa, ligeramente carnosas, sin venas visibles y amarillas verdosas (Figura 2). Posee un peciolo duro, rojizo, con dos glándulas pequeñas cerca de la lámina que exuda sal. Flores blancas, campanuladas mayormente bisexuales, de cerca de 5 mm de largo. El fruto es color rojizo pardo, de 12 a 20 mm de largo, con rayas longitudinales, y su única semilla a veces es vivípara (Tomlinson 1986). Se encuentra en las condiciones de mayor

inmersión del suelo, es capaz de tolerar un gradiente de salinidad del suelo de entre 0 a 90 ‰, gracias a la presencia de glándulas de excreción de sales y a sus raíces superficiales llamadas neumatóforos, las cuales sirven para captar el oxígeno atmosférico. Puede ser dioico o hermafrodita, con flores de 4 a 5 mm de diámetro, y con cinco pétalos (Tomlinson 1986, Agráz-Hernández *et al.* 2006). *L. racemosa* crece bajo una gran variedad de condiciones, desde suelos arenosos hasta depósitos cenagosos o arcillosos (Thom 1967). Por lo general se le puede encontrar en la franja interior de los manglares, en los suelos elevados en donde las inundaciones por las mareas son menos frecuentes e intensas y en los manglares en depresiones, donde el flujo de las marea es limitado. Aun así, crece mejor en áreas donde el agua es salada o salobre (Lugo y Snedaker 1974). Prefiere suelos con bajas concentraciones de sal, promediando entre 15 y 20 ‰ (Weishaupl 1981).

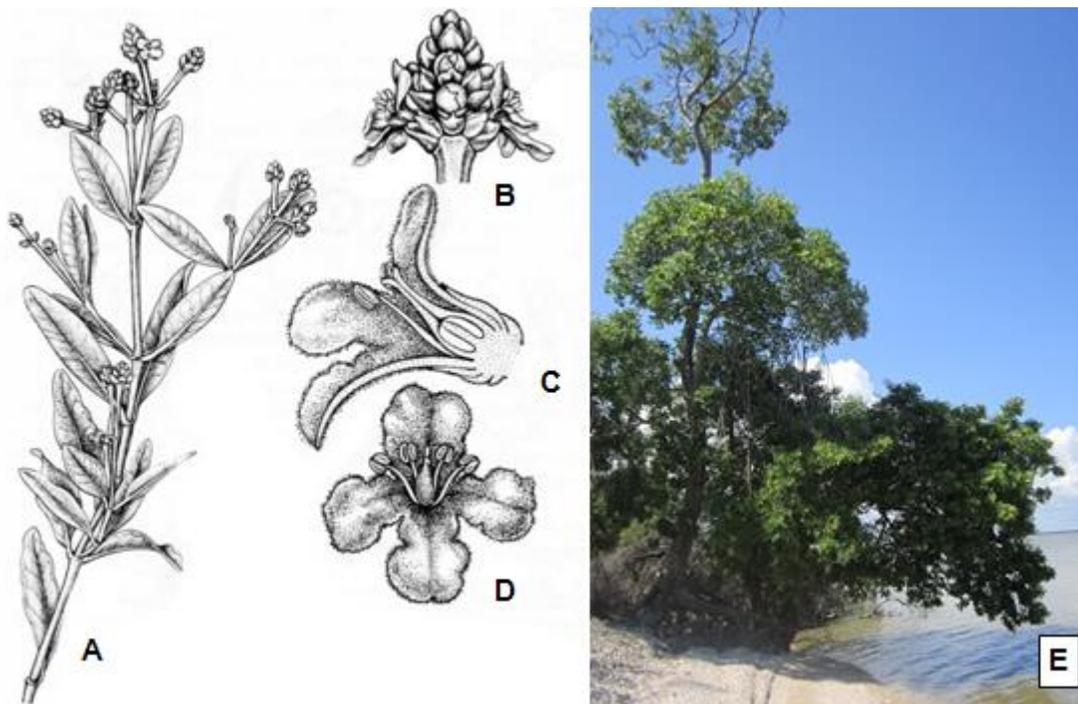


Fig. 3 *Avicennia germinans*. **A.** Ráma con hojas y flores. **B-D.** Detalle de las flores en diferentes etapas del desarrollo. **E.** Árbol maduro. (Fotografías A-D por Tomlinson 1986 y E por Alpuche-González, presente trabajo).

El mangle negro, *Avicennia germinans*, es un árbol perenne, generalmente de 2 a 8 m de altura, en algunos casos hasta 30 m; su tronco mide de 20 a 60 cm de diámetro (Figura 3). Tiene hojas angostas, elíptico-oblongas, de 6.5 - 10 cm de largo \times 1.5 - 3 cm de ancho, con ápice agudo y base cuneada. Flores agrupadas en los extremos, bráctea floral ovada.

Desarrolla neumatóforos alrededor del tronco, los cuales le permiten absorber oxígeno de suelos pantanosos (Tomlinson 1986). Se encuentra en sitios cenagosos alejados de la inundación, en condiciones de menor inmersión del suelo, sólo en las mareas más altas y de mayor salinidad. Sus flores son muy pequeñas y crecen en grupos en la punta de ramillas especializadas (flores y ramillas se conocen como inflorescencias), que miden de 2 a 6 cm de longitud. Las flores son sésiles, de 1 a 2 cm de ancho y poseen órganos femeninos y masculinos (especie monoica) (McKee 1995). Al igual que *L. racemosa*, *A. germinans* presenta glándulas de exclusión de las sales, así como lenticelas en sus neumatóforos para captar el oxígeno atmosférico. Su presencia está determinada tanto por el nivel del agua superficial como por la salinidad. En los sitios donde las salinidades son de alrededor de 30 a 40 ‰, *A. germinans* crece junto con *L. racemosa*; si las salinidades del suelo son de más de 50 ‰, *A. germinans* es la especie dominante (Agráz-Hernández *et al.* 2006).

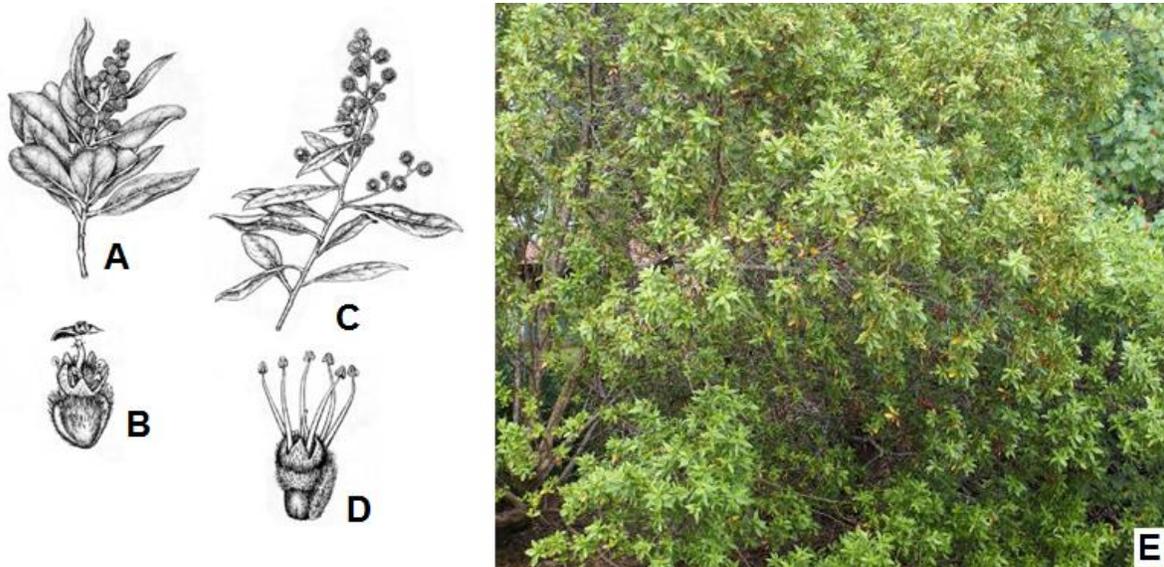


Fig. 4. *Conocarpus erectus*. **A-B.** Hojas y flores femeninas. **C-D.** Hojas y flores masculinas. **E.** Árbol maduro. (Fotografías A-D por Tomlinson 1986 y E de <http://herbario.up.ac.pa/Herbario/herb/vasculares/view/species/1346>).

El mangle botoncillo, *Conocarpus erectus*, es un árbol dioico, con inflorescencias terminales y flores incrustadas en cabezas terminales globosas de 5 mm de diámetro, cada una con aproximadamente 25 flores (Figura 4 C y D). Más que un mangle verdadero, se lo considera un árbol asociado al manglar, ya que no es una especie vivípara y carece de neumatóforos (Tomlinson 1986). Se establece en las zonas menos inundadas y con mínima

salinidad, pudiendo crecer en bajo condiciones de inundación permanente o estacional en sitios con salinidad fuerte o moderada (Basáñez *et al.* 2008). Esta especie presenta glándulas para excreción de las sales. Una variedad de esta especie, *Conocarpus erectus* var. *sericeus*, posee hojas de un color ligeramente plateado, por lo que es apreciada en arquitectura del paisaje (Tomlinson 1986).

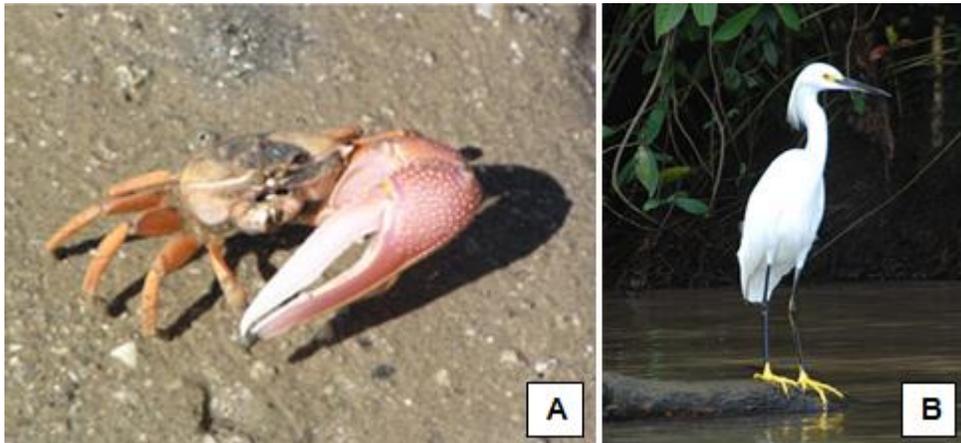


Fig. 5. Ejemplos de fauna del manglar: **A.** Cangrejo violinista (*Uca princeps*) y **B.** Garza blanca (*Egretta thula*) (Fotografía A tomada de: http://dtc.pima.edu/~nschmidt/gallery/arthropoda/slc/uca_princeps.html y B de http://www.carphunters.com/Fotoarkiv/Birds/birds_from_costa_rica.htm, respectivamente).

La alta productividad del ecosistema del manglar le permite sostener una diversidad muy amplia de especies animales tanto marinas como terrestres (Chapman 1976). Entre la fauna marina (Figura 5 A) destacan especies de esponjas, crustáceos (cangrejos, balanos, camarones), moluscos (gasterópodos y bivalvos) y peces. También podemos encontrar representantes terrestres de arácnidos, insectos (hormigas, termitas, libélulas, mosquitos) y vertebrados como reptiles (serpientes, tortugas y cocodrilos), mamíferos y aves (Figura 5 B) (Hogart 1999). Es importante mencionar que muchas de estas especies (principalmente aves y mamíferos) no son exclusivas del manglar, pero llegan a él procedentes de ecosistemas adyacentes (Chapman 1976).

1.2 Hongos marinos manglícolas

El ecosistema del manglar requiere la presencia de organismos capaces de degradar moléculas complejas en moléculas simples y reintegrarlas a la cadena trófica. Este trabajo es realizado principalmente por bacterias y hongos, los cuales son los encargados de

transmitir el flujo de energía desde el detrito hasta los niveles tróficos superiores (Hyde y Lee 1995).

Los océanos son el hábitat de una microbiota con adaptaciones desarrolladas para crecer y reproducirse exitosamente en los diferentes ecosistemas marinos, como son esporocarpos de tamaño microscópico, y la presencia de apéndices en las esporas que les facilitan la flotación y fijación al sustrato (Kohlmeyer y Kohlmeyer 1979). Según Steinke *et al.* (1990) el reino Fungi degrada entre el 40 al 70% del total de materia orgánica. Esta cifra nos da una importancia del reino para cualquier ecosistema. En cuanto al número de especies fúngicas, la cifra más reciente es la de Jones *et al.* (2009), reportando un total de 530 hongos marinos.



Fig. 6. Ejemplo de un ascomicete manglícola representado por el género *Lulworthia*. **A.** Ascomas oscuros creciendo sobre madera. **B.** Ascoma tipo peritecio liberando por rotura basal ascosporas hialinas filiformes (Fotografías por Alpuche-González 2011).

Entre los ecosistemas marinos, los manglares ocupan el segundo lugar en diversidad de especies fúngicas, después de la madera a la deriva (Sarma y Vittal 2000). Respecto al número de especies, Kohlmeyer y Kohlmeyer (1979) describieron 42 especies fúngicas pertenecientes a diferentes phyla en manglares de diversas partes del mundo. Posteriormente, Hyde y Jones (1988) reportaron 90 especies en 18 especies de manglares. Alias (1996) encontró 191 especies de hongos marinos superiores en 55 especies de manglares y plantas asociadas. Schmidt y Shearer (2003) reportaron en un estudio sobre hongos manglícolas (tanto marinos como terrestres) 625 especies, de las cuales 279 fueron

ascomicetes, 277 deuteromicetes (hongos mitospóricos), 29 basidiomicetes, 12 cigomicetes, 3 quitridiomicetes, y 26 a grupos actualmente fuera del reino Fungi. Es importante mencionar que en su estudio incluyeron también especies de los sedimentos y partes aéreas y terrestres de los árboles. Para el año 2000, cerca de 444 especies de hongos habían sido aisladas de sustratos provenientes de manglares, como propágulos, neumatóforos, ramas etc. (Hyde *et al.* 2000). Si bien resulta evidente que la mayoría de las especies registradas pertenecen al phylum Ascomycota, el phylum Basidiomycota también se encuentra representado en los manglares, aunque solamente se han descrito diez especies en la zona marina, siendo las especies más comunes *Nia vibrissa* (Hyde 1986) y *Halocyphina villosa* (Hyde y Jones 1988).

Algunos autores consideran que el potencial de los hongos marinos para producir metabolitos biológicamente activos es mayor que el de las especies de ecosistemas terrestres (Cuomo *et al.* 1995, Namikoshi *et al.* 2000, 2009, Namikoshi 2006). El primer metabolito aislado de un ascomicete marino (*Leptosphaeria oraemaris*) fue la leptosferina, reportado en 1986 por Pallenberg y White y sintetizado por White *et al.* (1989). Este compuesto tiene actividad antifúngica contra *Aspergillus flavus*, *Pyricularia oryzae* y *Fusarium nivale* (Guerriero *et al.* 1991). Desde entonces y hasta junio de 2004 se han reportado 437 nuevos metabolitos provenientes de 149 especies diferentes (Rollin 1987, Namikoshi 2006).

1.3 Ascomicetes manglicolas lignícolas

A nivel mundial, se han descrito un total de 64,000 especies de ascomicetes, de las cuales, 424 pertenecen a ecosistemas marinos; y de estas, 160 son consideradas manglicolas (Shearer *et al.* 2007). La mayoría de los ascomicetes que habitan en las zonas del manglar expuestas a las mareas (raíces, tallos, propágulos y ramas caídas) pueden ser clasificados en dos tipos: el primero lo forman especies provenientes de ecosistemas dulceacuícolas o terrestres cuyas esporas han logrado crecer y reproducirse en el agua marina y se conocen como ascomicetes marinos facultativos; el segundo grupo lo forman especies cuya historia evolutiva se ha desarrollado en ambientes marinos y requieren del agua de mar para reproducirse y son conocidos como ascomicetes marinos estrictos (Kohlmeyer y Kohlmeyer 1979). Casi todos los ascomicetes marinos estrictos que habitan en los manglares corresponden a los órdenes Halosphaeriales y Lulworthiales, siendo *Aniptodera*,

Halosphaeria y *Lulworthia* los géneros más frecuentes (Kohlmeyer 1986, Jones 1995). El número de especies de hongos manglícolas varían también entre océanos. Las cifras más recientes son las de Schmit y Shearer (2003) quienes mencionan para los manglares del Océano Atlántico 106 hongos, 173 para los del Océano Pacífico y 128 para el Océano Índico. La mayoría de estas especies pertenecen al phylum Ascomycota.

Entre las especies de ascomicetes manglícolas más comunes, Hyde y Jones (1988) listan 21 especies: *Aniptodera mangrovei*, *Antennospora quadricornuta*, *Caryosporella rhizophorae*, *Dactylospora haliotrepha*, *Oceanitis viscidula*, *Kallichroma tethys*, *Leptosphaeria australiensis*, *Lignincola laevis*, *Lulworthia grandispora*, *Lulworthia* sp., *Rosellinia* sp., *Torpedospora radiata*, *Verruculina enalia*, *Cirrenalia macrocephala*, *Hydea pigmea*, *Dictyosporium pelagicum*, *Matsusporium tropicale*, *Trichocladium alopallonellum*, *Periconia prolifica*, *Zalerion* spp. y *Phoma* spp. Alias y Jones (2009) reportaron un total de 215 hongos manglícolas, siendo las 5 especies de ascomicetes más frecuentes *Dactylospora haliotrepha*, *Halorosellinia oceanica*, *Lignincola laevis*, *Lulworthia grandispora*, *Saagaromyces abonnis* *Saagaromyces abonnis* y *Verruculina enalia*.

2. Antecedentes

Los hongos de hábitat marinos fueron descritos por primera vez por Durieu y Montagne (1869) y Crouan y Crouan (1867). No obstante, los estudios de Barghoorn y Linder (1944) dieron inicio al estudio formal de la micología marina, además de ser éste el primer trabajo sobre los ascomicetes marinos lignícolas. El estudio de los hongos manglícolas se inició en Australia con el trabajo de Cribb y Cribb (1955, 1956). En los años siguientes se incrementaron los trabajos desarrollados en zonas templadas y tropicales, tratando en general sobre taxonomía, descripción de nuevas especies, nuevos registros fúngicos en distintas especies de mangle o sobre su distribución geográfica (Maxwell 1968, Lee y Baker 1972a y b, 1973, Fell y Master 1973, 1975, Newell 1976, Kohlmeyer y Kohlmeyer 1979, Schatz 1985, Hyde y Jones 1986, Hyde *et al.* 1986).

Respecto a la ecología, se han realizado varios estudios sobre temas como sucesión (Newell 1976, Tan *et al.* 1989), distribución vertical (Hyde 1988, 1989a, b, Hyde *et al.* 1993, Sarma 2012), biomasa (Newell 1992, Newell y Fell 1992), participación en la descomposición de desechos de hojas (Fell y Master 1973, 1980, Cundell *et al.* 1979, Robertson *et al.* 1992) y en la red trófica del ecosistema de manglar (Heald 1971, Odum y Heald 1972, 1975, Fell y Master 1980, Robertson *et al.* 1992). Hyde y Lee (1995) realizaron una recopilación acerca de la ecología de los hongos manglícolas. Entre los libros donde se ha hecho mención sobre aspectos de hongos marinos manglícolas destacan los de Johnson y Sparrow (1961), Jones y Alias (1997), Hyde y Pointing (2000) y Schmit y Shearer (2003).

También se han realizado estudios sobre hongos patógenos de manglares. Entre los principales se encuentra el trabajo de Calzada (1999), quien investigó tres especies de hongos fitopatógenos: *Pestalotiopsis disseminata*, *Phoma eupyrena* y *Pterosporidium rhizophorae* (Vizioli) en árboles de *R. mangle* en Puerto Rico. En la India, Pal y Purkayastha (1992) describieron dos nuevas especies fitopatógenas de mangle: *Pestalotiopsis agallochae* y *Cladosporium marinum*. Tattar *et al.* (1994), Wier *et al.* (1996, 2000) y Tattar y Wier (2002) reportaron el ascomicete *Cytospora rhizophorae* como patógeno de *R. mangle* para la costa suroeste de Puerto Rico.

En los manglares habita también una gran diversidad de hongos endófitos; entre los trabajos enfocados en su estudio destacan el de Acevedo (2001), Tattar *et al.* (1994), Wier

et al. (1996, 2000), Tattar y Wier (2002), Ananda y Sridhar (2002), Kumaresan *et al.* (2002) y Kumar *et al.* (2008). Los dos últimos enfocados a los hongos endófitos de las raíces del mangle.

Tanto Schmit y Shearer (2003) como Hyde y Lee (1995) coinciden en que los grupos de hongos manglícolas menos estudiados son los terrestres, tanto mitospóricos como meiospóricos. Las investigaciones sobre basidiomicetes terrestres en manglares son igualmente escasas. Los muestreos más extensos se han enfocado en la taxonomía de basidiomicetes corticioides (Maekawa *et al.* 2003) y en ecología de hongos poliporales (Gilbert y Sousa 2002, Gilbert *et al.* 2008). Destacan también los estudios de Baltasar *et al.* (2009). Quienes realizaron una lista de basidiomicetes xilófilos registrados en la manglares a nivel mundial.

La mayoría de los estudios sobre la diversidad de hongos manglícolas se han realizado en el suroeste asiático, principalmente en el subcontinente indio (Jones 1971, Jones y Hyde 1988). Rai *et al.* (1969), Subramanian y Raghu Kumar (1974), Subramanian y Vittal (1977), Subramanian (1979), Sarma, y Vittal (2000 y 2001), Venkateswara *et al.* (2001), Maria y Sridhard (2003), Nambiar y Raveendran (2009) y Rani y Panneerselvam (2009) investigaron manglares en la India. A partir de la década de 1980, se han incrementado los estudios en las costas asiáticas de los océanos Pacífico e Índico, como en las Islas Seychelles (Hyde 1986), Brunei (Hyde y Jones 1988, Hyde 1988), las Islas Andaman y Nicobar (Chinnaraj 1993), Hong Kong y Macau (Vrijmoed 1990, Vrijmoed *et al.* 1994a y b), Filipinas (Jones *et al.* 1988, Alias *et al.* 1999, Besitulo *et al.* 2010), la isla de Borneo (Pang *et al.* 2010), Malasia (Alias *et al.* 1995, Jones y Kuthubutheen 1989, Jones y Tan 1987), Tailandia (Hyde *et al.* 1990, Sakayaroj *et al.* 2004) y Singapur (Tan *et al.* 1989, Tan y Pek 1997). Por otra parte, en Australia destacan los estudios de Kohlmeyer y Volkmann-Kohlmeyer (1991).

Mientras que los manglares del Atlántico oeste han sido estudiados extensivamente, las costas de África y Sudamérica permanecen casi inexploradas (Hyde y Jones 1989, Hyde y Lee 1995). Tanto Kohlmeyer y Kohlmeyer (1966ab, 1971) como Kohlmeyer (1976) realizaron estudios exhaustivos acerca de los hongos manglícolas en África, Norteamérica, Hawái y Sudamérica. Aleem (1979) reportó algunos hongos en manglares de Sierra Leona. También Jones *et al.* (1972) y Steinke y Jones (1993) estudiaron los hongos de los

manglares en Sudáfrica. Por su parte, Schaumann (1975) estudió hongos manglícolas de Senegal y Gambia. Existen estudios de los manglares en las costas egipcias del Mar Rojo (El-Sharouny *et al.* 1998, 1999, Abdel-Wahab 2005). También se han investigado los manglares de la Isla Mauricio (Poonytha *et al.* 1999) y los manglares de Hawái, Lee y Baker (1972ab) compararon la ocurrencia fúngica con algunos factores ecológicos del ambiente.

En cuanto a los estudios sobre hongos marinos en las costas de América del Sur, en Brasil se han reportado 5 hongos marinos (Ulken 1970, 1972, Kohlmeyer 1969a, 1976, Kohlmeyer y Kohlmeyer 1971), en Chile 15 especies marinas lignícolas (Hughes & Chamut 1971), en Argentina 6 especies (Malacalza y Martínez 1971) y en Venezuela 2 especies manglícolas (Kohlmeyer 1968). En los manglares de Florida, Meyers (1954) registró siete especies de ascomicetes. Posteriormente, Jones y Puglisi (2006) encontraron 81 especies en 250 muestras del manglar. A pesar de no tratar acerca de especies lignícolas, destaca también el estudio de Fell y Master (1973) referente a hongos degradadores de hojas de mangle.

Son varios los estudios de hongos manglícolas efectuados en el mar Caribe, destacando los efectuados en las islas de Martinica (Kohlmeyer 1981), Trinidad y Tobago (Kohlmeyer 1980, Kohlmeyer 1984) las Islas Vírgenes (Kohlmeyer y Volkmann Kohlmeyer 1988) Bahamas (Meyers 1957, Kohlmeyer y Kohlmeyer 1971, Kohlmeyer 1980, Kohlmeyer 1984, Jones y Abdel Wahab 2005) las islas Bermudas (Kohlmeyer y Kohlmeyer 1977) y las costas de Belice (Kohlmeyer 1984, Kohlmeyer y Volkmann-Kohlmeyer 1987b, Kohlmeyer *et al.* 1995).

La mayoría de los estudios de hongos manglícolas marinos se han enfocado en hongos superiores (ascomicetes y basidiomicetes). No obstante, también existen reportes sobre hongos “inferiores” (Swart 1958a, b, 1963, Fell y Master 1973, Volz y Jerger 1972, Newell 1976). Ulken (1970, 1972, 1975a, 1977, 1978ab) estudió la taxonomía y distribución de los hongos holocárpicos de sedimentos de manglar de diversos sitios, incluido México.

Todos los estudios mencionados anteriormente (exceptuando el de Alias *et al.* 2010) han utilizado como metodología la recolección de ramas, propágulos o madera de manglar. No obstante, existe otro método, desarrollado por Meyers (1957) y Meyers y Reynolds

(1958), el cual consiste en la utilización de carnadas de madera como substratos para investigar la colonización y sucesión de hongos marinos. Jones y Hyde (1988) discutieron los pros y contras del uso de carnadas. Entre los primeros mencionan la posibilidad de dar seguimiento al proceso de colonización y esporulación, mayor facilidad para determinar los hongos presentes en sitios y sustratos específicos, y la posibilidad de medir la actividad física y fisiológica de los organismos. En cuanto a las limitaciones, tanto Jones y Hyde (1988), como Kohlmeyer y Kohlmeyer (1979), mencionan que se obtiene una menor diversidad fúngica con el método de las carnadas que con el examen de madera recolectada.

Se han utilizado carnadas de diversos tipos de madera. Tan *et al.* (1989) compararon la colonización entre carnadas de *Avicennia alba* y *A. lanata* en Singapur, encontrando como especies principales *Didymosphaeria enalia*, *Lignincola laevis*, *Lulworthia* sp., *Aigialus parvus*, *Aniptodera marina* y *Halocyphina villosa*. Otro estudio también llevado a cabo en Singapur, es el de Leong *et al.* 1991; difiriendo en la utilización de madera de *Bruguiera cylindrica* y *Rhizophora apiculata*. Hyde (1991) utilizó postes de *R. apiculata* y *Xylocarpus granatum* en los manglares de Kampong Kapok, Brunei, encontrando diferencias en la micobiota de ambas maderas. En la India, Maria y Sridhard (2004) utilizaron carnadas, pero con un método diferente que consistió en colocar trozos de madera de *Avicennia officinalis* y *Rhizophora mucronata* en bolsas de nylon en lugar de bloques de madera, encontrando como especies principales de hongos *Aigialus mangrovei*, *Cirrenalia pygmaea*, *Cirrenalia tropicalis*, *Lignincola laevis* y *Lulworthia* sp. En Hong Kong, Vrijmoed *et al.* (1986a y b) utilizaron bloques de madera de *Pinus* sp. como carnada para hongos marinos lignícolas, encontrando como colonizadores temporales *Halosarpheia hamata*, *Lignincola laevis* y *Trichocladium achrasporum* y como colonizadores persistentes *Ceriosporopsis halima*, *Antennospora quadricornuta*, *Remispora quadriremis*, *Cirrenalia macrocephala*, *Cytospora* sp. y *Monodictys pelagica*. En Malasia, Alias y Jones (2000) estudiaron la colonización de bloques de *Avicennia marina* y *Bruguiera parviflora* en el manglar de Kuala Selangor, encontrando en *A. marina* como especies principales *Halosarpheia marina*, *Lignincola laevis*, *L. longirostris* y *Lulworthia grandispora*; mientras que para *B. parviflora* las especies más comunes fueron *Halosarpheia marina*, *H. ratnagiriensis*, *H. retorquens* y *Lignincola laevis*.

Las costas del mar Caribe también han sido estudiadas. En Belice, Kohlmeyer *et al.* (1995) utilizaron postes de madera de *Rhizophora mangle*, *Avicennia* sp., *Conocarpus erectus* y *Laguncularia racemosa*, encontrando entre las especies principales *Halosphaeria cucullata*, *H. quadricornuta*, *Humicola alopallonella* y *Lulworthia* sp. En la Isla Mauricio, Poonyth *et al.* (2001) utilizaron bloques de *Bruguiera gymnorrhiza* y *Rhizophora mucronata*, encontrando pocos taxa fúngicos dominantes, siendo *Cirrenalia pigmea*, *Cumulospora marina* y *Lulworthia* sp. las especies pioneras en la colonización mientras que *Lignincola laevis* fue la especie más común en etapas intermedias de la descomposición. Las carnadas de madera también han sido utilizadas en ecosistemas distintos del manglar, como en los estudios de Johnson y Sparrow (1961), Jones (1963, 1968), Byrne y Jones (1974) y Suhirman y Jones (1983).

En México, el número de estudios sobre hongos marinos lignícolas es escaso, y tratan principalmente sobre hongos registrados en muestras de madera sumergida en el mar, flotando a la deriva o en la región intermareal. De las 530 especies de hongos marinos descritas a nivel mundial (Jones *et al.* 2009), en México se conocen 62 especies, las cuales corresponden a 47 ascomicetes, 14 hongos mitospóricos y un basidiomicete (González *et al.* 2001). De estas 62 especies de hongos marinos descritas en el país, 33 son manglícolas, por lo que es el grupo de hongos marinos más estudiado en nuestro país. Sin embargo, con relación a las 170 especies manglícolas descritas en el mundo, en México apenas se han registrado aproximadamente el 19% (Kohlmeyer 1968, Kohlmeyer 1980, 1984). Los primeros estudios de hongos manglícolas en el país fue realizado por Kohlmeyer (1968 y 1969a), en las siguientes décadas se realizaron los estudios de Kohlmeyer (1983, 1984) y Kohlmeyer y Kohlmeyer (1971, 1979), los cuales fueron muestreos realizados en diversos sitios alrededor del mundo, e incluyen estudios sobre hongos de otros ambientes además del manglar (playas arenosas y madera inmersa). Para manglares se registraron en sitios dentro de México: *Dactylospora haliotrepa*, *Halosarpheia abonnis*, *Leptosphaeria australiensis*, *Lineolata rhizophorae*, *Lulworthia grandispora*, *Lulworthia* sp., *Massarina thalassiae* y *Rhabdospora avicenniae*. En la década de 1990, se llevaron a cabo dos estudios exclusivos de hongos de manglares. El primero es el de Hyde (1992) en el cual se encontraron 12 especies de ascomicetes teleomorfos: *Aniptodera chesapeakeensis*, *Caryosphorella rhizophorae*, *Dactylospora haliotrepha*, *Didimospora enalia*,

Falciformispora lignatilis, *Halosarpheia marina*, *Lignicola laevis*, *Lulworthia grandispora*, *Ocostaspora apilongissima*, *Pleospora* sp., *Savoryella lignicola*, *Trematosphaeria lineolatispora* y 3 anamorfos (*Dictyosporium pelagicum*, *Monodictys pelagicum* y *Periconia prolifica*). El último estudio, realizado en los manglares de la Península de Baja California, es el de Alpuche (2011), quien encontró entre las especies dominantes: *Lignicola* sp., *Lulworthia grandispora*, *Lulworthia* sp., *Aniptodera lignatilis* y *Cirrenalia tropicalis*.

Otro estudio importante fue realizado por González y Herrera (1995), quienes usaron por primera vez en México bloques de madera de pino para obtener los ascomicetes del manglar de la Laguna Barra de Navidad, Jalisco. Dichos autores encontraron cuatro especies teleomórficas (*Antennospora quadricornuta*, *Humicola alopallonella*, *Lulworthia* sp. y *Lulworthia grandispora*) y un anamorfo (*Zalerion valrium*) resultando as especies más abundantes *Lulworthia* sp. y *Halosphaeria quadricornuta*. También encontraron que la madera de pino, al haber sido colonizada por un mayor número de especies fúngicas en comparación con la madera de *A. germinans* y *R. mangle*, es útil para registrar las especies de ascomicetes lignícolas dominantes en un ecosistema.

En el estado de Campeche solamente se ha realizado un estudio acerca de la microbiota del manglar, el de Maza Arganis (1983), quien estudio los hongos degradadores de las hojas de *R. mangle* en la Laguna de Términos; sus resultados corresponden principalmente a ascomicetes mitospóricos de ecosistemas terrestres; no se encontró ningún ascomicete marino estricto. Con base a esto, podemos afirmar que la diversidad de ascomicetes marinos manglicolas estrictos en el estado de Campeche permanece desconocida.

3. Importancia y planteamiento del problema

3.1 Importancia de los ascomicetes marinos manglícolas

El ecosistema del manglar es uno de los más productivos a nivel mundial, y en él los ascomicetes saprobios realizan una función primordial por su capacidad para degradar moléculas complejas de la madera y las hojas como la lignina y la celulosa. Su papel en la recirculación de nutrimentos en el ecosistema ha sido ampliamente estudiado (Newell *et al.* 1987). En el manglar también habitan ascomicetes endófitos y parásitos. Respecto a los primeros, se piensa que pueden modificar las plantas hospederas a niveles genéticos, fisiológicos y ecológicos, aunque hacen falta más estudios al respecto (Weishampel y Bedford 2006). En cuanto a los ascomicetes parásitos, son pocos los hongos capaces de infectar las diferentes especies de mangle. Sin embargo, no se sabe si esto se debe a que hay pocos estudios enfocados en su ecología, o a que en realidad son pocas las especies patógenas de los mangles. La mayoría de las investigaciones sobre este grupo de ascomicetes fitopatógenos se han llevado a cabo en el sureste asiático y en Puerto Rico (Nieves-Rivera 2005).

Los primeros compuestos bioactivos extraídos provenían de microorganismos de ecosistemas terrestres, más recientemente surge el interés por buscar metabolitos en los sistemas marinos (Bernan *et al.* 1997). Desde 1970 hasta la actualidad, más de 15,000 compuestos bioactivos han sido descubiertos y aislados de organismos pertenecientes al ambiente marino (Wang 2006). Entre los grupos de microorganismos marinos productores de metabolitos más estudiados se encuentran las bacterias, los dinoflagelados y los hongos (Kobayashi e Ishibashi 1993, Pietra 1997). Respecto a estos últimos, se sabe que los hongos manglícolas, como resultado de su función saprobia, producen un gran número de metabolitos, los cuales tienen potencial para su uso como fármacos, suplementos nutricionales, cosméticos y agroquímicos (Jensen y Fenical 2000, 2002, Faulkner, 2001, Proksch *et al.* 2002, Zainuddin *et al.* 2010). Se han publicado numerosos estudios acerca de metabolitos con propiedades antimicrobianas, anti-inflamatorias, antivirales y anticancerígenas (Liberra y Lindequist 1995, Biabani y Laatsch 1998, Schlingmann *et al.* 1998, 2002, Verbist *et al.* 2000, Bugni e Ireland 2004, Ebel 2006, Pan *et al.* 2008, Joel y Bhimba 2013). Algunos ascomicetes producen sólo un compuesto, por ejemplo *Helicascus kanaloanus* (Poch y Gloer 1989); otros producen diferentes variedades de compuestos, por

ejemplo el ascomicete manglícola *Halorosellinia oceanica* produce 15 compuestos diferentes, tres citotóxicos, tres antimalaria y uno antibacteriano (Chinworrungsee *et al.* 2001). Si bien la mayoría de los organismos estudiados han sido ascomicetes marinos lignícolas, la búsqueda se ha expandido a especies de las partes terrestres del manglar (Klayklai *et al.* 2012, Joel y Bhimba 2013) o a sustratos como hojas. Otros ejemplos de compuestos aislados de ascomicetes manglícolas son el 2106 A y el ciclo-(N-MeVal-N-MeAla) extraídos de endófitos no identificados de semillas de *Avicennia marina* (Wang *et al.* 2008). Li *et al.* (2006) aislaron ácido bisoclámico en los manglares de las costas del sur de China; en Malasia, Zainuddin *et al.* (2010) aislaron el 2,2,7-trimetil-2H-cromo-5-ol del ascomicete *Fasciatispora nypae*, el cual tiene propiedades antibacterianas.

Entre los principales grupos de metabolitos secundarios aislados de ascomicetes manglícolas podemos mencionar alcaloides, quininas, flavonoides, ácidos fenólicos, esteroides, terpenos, xantonas y otros (Firáková *et al.* 2007). Si consideramos que el número de ascomicetes manglícolas estudiados es bajo en comparación con el número estimado de especies de ascomicetes a nivel mundial (120,000 especies, González y Hanlin 2008), en base a los cálculos de Hawksworth (1991), las posibilidades de encontrar compuestos novedosos son prometedoras (Joel y Bhimba 2013). Sin embargo, según el informe de la FAO (2007), desde 1990 se pierden cada año 118 500 ha de manglar a nivel mundial. Si esta tasa no disminuye, las comunidades fúngicas manglícolas se verían gravemente afectadas y consecuentemente, la oportunidad de descubrir nuevos compuestos bioactivos. En México, el Instituto Nacional de Ecología (2005) estima que de no tomarse medidas para prevenir la destrucción de los manglares en el país, para el año 2025 podría perderse entre el 40-50% de la superficie de manglar estimada en el año 2000. Por estas razones, resulta indispensable la conservación de los manglares tanto por su importancia ecológica como por su potencial biotecnológico.

3.2 Planteamiento del problema

En México se conocen 1,355 especies de ascomicetes, de las que 47 han sido descritas para ambientes marinos y de estas, 31 habitan en los manglares (González *et al.* 2001, González y Hanlin 2008). Si comparamos esta cifra con el número total de ascomicetes existentes (120,000) estimado por González y Hanlin (2008), con base en la estimación de

Hawksworth (1991), resulta evidente la necesidad de continuar realizando estudios sobre la diversidad de los ascomicetes, tanto en México como en el mundo.

A pesar de que Campeche es el estado que presenta la mayor área de manglares en la República Mexicana (Figura 7), ningún estudio se ha llevado a cabo para determinar la diversidad de ascomicetes marinos lignícolas que habitan en sus manglares. El ecosistema de manglar más importante de dicho estado es el Área de Protección de Flora y Fauna de la Laguna de Términos (CONABIO 2008). El área protegida incluye la Laguna de Términos y los sistemas fluvio-lagunares adyacentes (Palizada-Del Este, Chumpan-Balchacá, Candelaria-Panlau), el complejo lagunar de Pom-Atasta-Puerto Rico-Los Negros-San Carlos-El Corte, el Estero de Sabancuy, la Laguna de Chacahíto, Isla del Carmen, Estero Pargo, las bocas de comunicación entre la Laguna de Términos y la sonda de Campeche (Boca del Carmen y Boca de Puerto Real), los ríos San Pedro y San Pablo, y el sistema de pantanos de Campeche, localizados al oeste, al sudoeste y al sur de la Laguna de Términos (Phleger y Ayala-Castañares 1971, Yáñez-Arancibia *et al.* 1993).



Fig. 7. Distribución de los manglares (color rojo) en la República Mexicana. Se puede apreciar la extensión del ecosistema en la costa de Campeche (Imagen de CONABIO 2008).

La Laguna de Términos, además de ser el sistema lagunar estuarino de mayor volumen y extensión del país, es también de los más importantes conjuntos de pantanos fluvio-deltáicos del continente americano. De sus 7,061.47 km²; 1 662 km² corresponden al cuerpo de agua de la laguna y el resto a la plataforma continental y pantanos asociados (Anónimo 1994). Además, es una zona de importancia económica tanto por su abundancia en pesquerías como por estar ubicada cerca de los campos petrolíferos de la Sonda de Campeche, en donde se genera el 82% de la producción total nacional de crudo (Yáñez-Arancibia y Sánchez Gil 1986, IMP 2001, PEMEX 2003). De forma que la cercanía de la laguna a una región de intensa expansión industrial costera, la convierte en una región vulnerable ante un posible desastre petrolero.

Por todo lo anteriormente mencionado, en este trabajo de tesis se pretende contribuir al conocimiento de la diversidad de los ascomicetes manglícolas de la laguna de Términos, Campeche.

4. Objetivos

4.1 Objetivo general

- Evaluar la diversidad de los ascomicetes microscópicos saprobios capaces de degradar madera de pino en los manglares del Área de Protección de Flora y Fauna de la Laguna de Términos, Campeche, para contribuir al conocimiento de la biodiversidad de hongos manglícolas en México.

4.2 Objetivos específicos

- Identificar e ilustrar los ascomicetes lignícolas de los manglares de la Laguna de Términos, Campeche.
- Aislar y cultivar los ascomicetes lignícolas capaces de desarrollarse *in vitro*.
- Analizar mediante análisis de estadística ecológica la diversidad α .
- Comparar la diversidad de ascomicetes entre las diferentes estaciones de muestreo en la Laguna de Términos.
- Conservar *ex situ* los ejemplares registrados en forma deshidratada, preparaciones microscópicas permanentes y en cultivos vivos crioconservados así como su ADN genómico.
- Incorporar los ejemplares a la Colección de Hongos del Herbario Nacional de México (MEXU), que forma parte del Instituto de Biología, UNAM.

5. Materiales y métodos

5.1 Descripción de la zona de estudio

La Laguna de Términos se ubica en la zona costera del estado de Campeche, dentro del municipio del Carmen (aunque también ocupa una parte mínima del municipio de Palizada) entre el río San Pedro y San Pablo al occidente, y el área de drenaje del Estero de Sabancuy hacia el oriente (Figura 8). Posee una superficie total de 705,016.5 hectáreas. Sus coordenadas geográficas son: entre 18°03'27" y 19°10'35" de latitud norte y de 92°28'38" a 91°03'16" de longitud oeste. Se encuentra incluida en las provincias fisiográficas de "Llanura costera del Golfo" y "Península de Yucatán" (Gutiérrez Estrada y Castro del Río 1988). El cuerpo principal es una amplia penetración de agua de 70 × 28 km, separada del mar por la Isla del Carmen, la cual tiene una extensión aproximada de 37.5 × 3 km (Fig. 7) (Tamayo 1949). La profundidad promedio es de 3.5 m, a excepción de las bocas de Puerto Real (10 m) y Ciudad del Carmen (7 m). Los sedimentos de la laguna son acarreados por las corrientes fluviales y los sedimentos calcáreos de las playas de la zona (Phleger y Ayala Castañares 1971). Estos sedimentos son esencialmente de arenas finas, arcillas limosas y arenas limo-arcillosas. La laguna tiene un flujo neto a través de la entrada oriental de Puerto Real y una salida neta a través de la entrada occidental de Carmen (Mancilla y Vargas 1980, Graham *et al.* 1981).

El clima es de tipo cálido húmedo (A m w''), con un régimen de lluvias en verano. La temperatura promedio es de 26.7° C, con mínimo de 18° C y máximo de 45° C. La precipitación media anual varía de 1200 a 2000 mm. Los vientos caracterizan el rasgo más evidente de la circulación del agua que va de este a oeste. Los vientos dominantes provienen del NE y SE con una intensidad promedio de 5 a 8 km/h (Ayala-Castañares, 1963). Según Yáñez-Arancibia *et al.* (1993) existen tres épocas climáticas en la laguna a lo largo del año: la temporada de secas (febrero a mayo), de lluvias (junio a septiembre) y de "nortes" (octubre a marzo); esta última asociada con fuertes vientos y lluvias. En invierno, sin embargo, ocurren a menudo los "nortes", vientos fuertes de uno a dos días (Yáñez Arancibia y Day 1988).

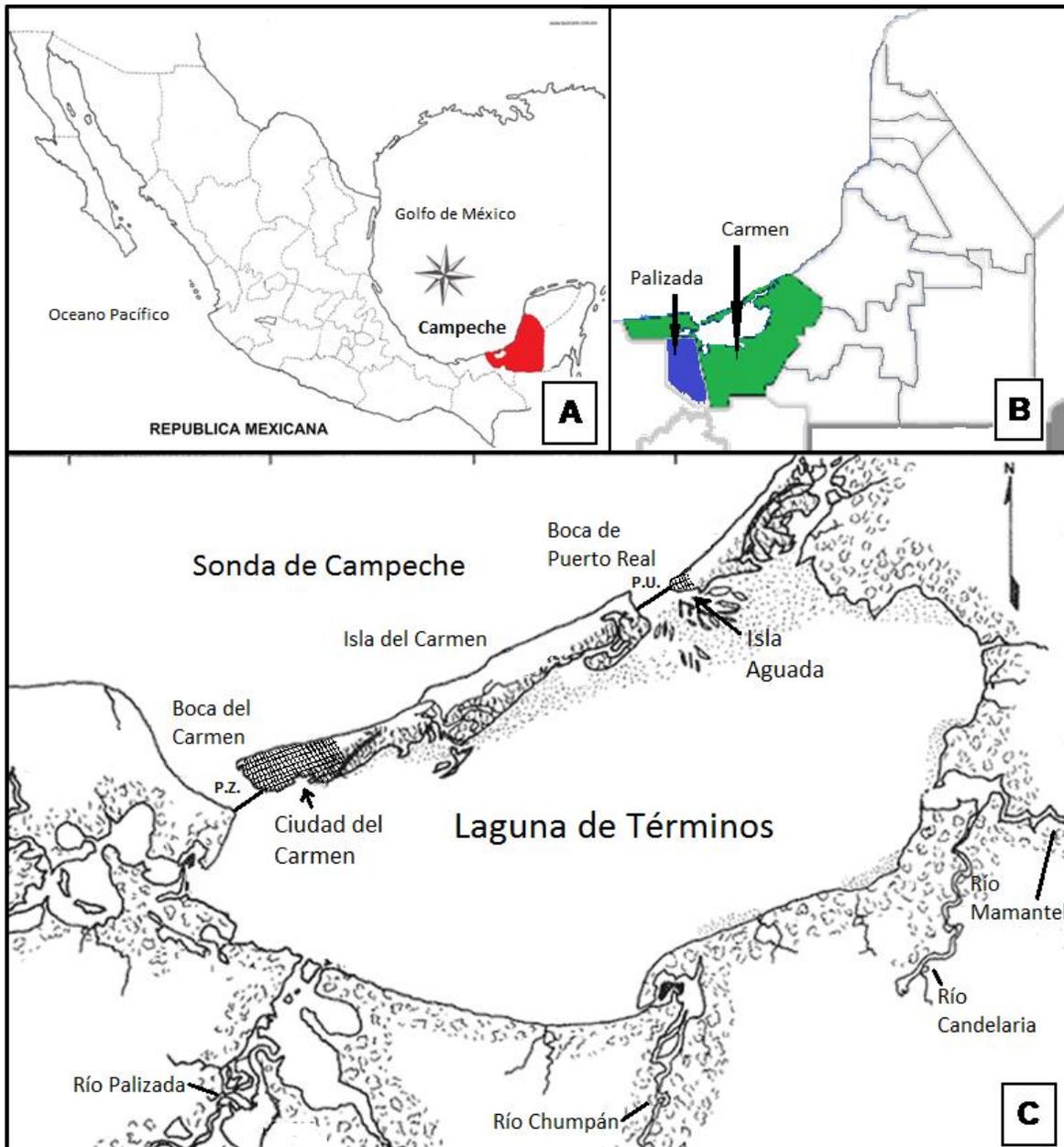


Fig. 8. A. Ubicación del estado de Campeche (color rojo) en la República Mexicana. B. Ubicación de los municipios del Carmen (verde) y Palizada (azul). C. Localización de la Laguna de Términos y de las principales poblaciones (Ciudad del Carmen e Isla Aguada), así como de los dos puentes que comunican a la isla, el puente Zacatal (P.Z.) y el Puente de la Unidad (P.U.). (Imágenes de: A <http://www.mapademexico.mx/> B [http://es.wikipedia.org/wiki/Municipio_del_Carmen_\(Campeche\)](http://es.wikipedia.org/wiki/Municipio_del_Carmen_(Campeche)) C Modificado de Phleger y Ayala Castañares 1971).

La hidrología de la laguna está condicionada por el arribo de agua de mar proveniente de la boca de Puerto Real y el aporte fluvial de los ríos Grijalva-Usumacinta y sus afluentes. El aporte de agua dulce a la laguna se hace principalmente a través de cuatro

ríos, de los cuales el Candelaria es el más importante. Con un flujo medio anual de 15,777 millones de m³, este río desemboca en la porción este de la laguna. El río Chumpán desemboca en la parte sur y aporta un promedio anual de 1,368 millones de m³. Dos ramales del río Usumacinta, el río del Este, que tiene acceso a la laguna a través de la Boca de Atasta, y el río Palizada, desembocan en las porciones oeste y suroeste de la laguna, respectivamente. El tipo de mareas es "mixto diurno" con una amplitud media de 0.5 m. La onda de marea penetra por ambas bocas produciéndose un encuentro de ambas ramas en el interior de la laguna (Grivel 1969, Grivel y Arce 1977, Graham *et al.* 1981).

El sistema lagunar estuarino de Laguna de Términos es considerado como el de mayor volumen y extensión del país (200,108 ha, incluyendo sus sistemas fluvio-lagunares asociados). Comprende la plataforma continental marina adyacente, las bocas de conexión con el mar, la Isla del Carmen, los espejos de agua dulce, salobre y marina, las zonas de pastos sumergidos, los sistemas fluvio-deltáicos asociados, los pantanos o humedales costeros, y los bosques de manglar circundante (INE 1997). Esta laguna está rodeada casi en su totalidad por manglares. *R. mangle* es el más abundante, especialmente en las áreas con mayores salinidades, *A. germinans* llega a dominar donde la influencia de los ríos es mayor, *L. racemosa* es menos abundante y no presenta preferencia marcada por algún ambiente y *C. erectus* se encuentra ocasionalmente (Alongi 1990). La importancia económica de la laguna ha propiciado multitud de estudios enfocados a comprender los procesos, estructura y ecología de la laguna (ejemplos: Phleger y Ayala-Castañares 1971, Yañez-Arancibia *et al.* 1980, Yañez-Arancibia y Day 1988).

5.2 Diversidad de los ascomicetes saprobios lignícolas

5.2.1 Muestreo

El muestreo se realizó el 8 de diciembre de 2012, en las 6 estaciones de muestreo establecidas (Figura 9). Para obtener los ascomicetes lignícolas se sigue la técnica de Meyers (1957), modificada por Alpuche (2011). La técnica original utiliza dos cuerdas para fijar la carnada, una para atarla a un árbol o rama de este, y otra para atarla a un lastre en la parte inferior de la carnada, el cual ayuda a mantener la estabilidad de la carnada sumergida. En México, la técnica de las carnadas ha sido usada previamente en manglares en los estudios de González y Herrera (1995) y Rosique (2008). En este estudio se usaron cinchos de plástico marca Surtek de 4.6×300 mm para fijar las carnadas al mangle, y se

eliminó el uso del lastre (Figura 10). En cada sitio de muestreo se colocaron 10 carnadas de madera, cada una compuesta por dos tablas de madera de *Pinus* sp. de 5 cm × 20 cm × 2 cm. De manera que cada carnada contiene dos unidades de muestreo. A cada uno de estas tablas se les realizaron dos perforaciones centrales a dos centímetros de los extremos. Por cada orificio se pasaron cinchos de plástico para unir las tablas entre ellas y a la raíz del mangle, de forma que procure mantener la carnada fija en la zona intermareal, permitiendo que al subir la marea permanezca sumergida, y cuando baje quede al descubierto.

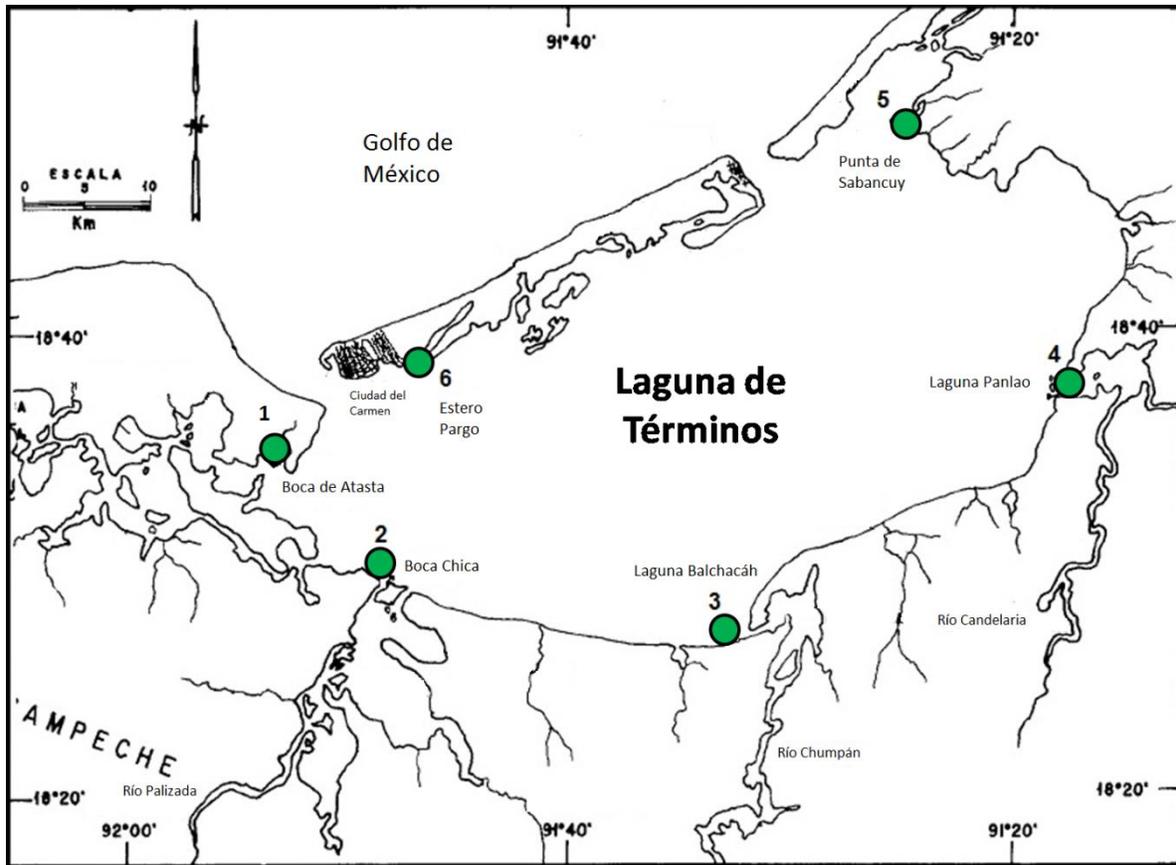


Fig. 9. Ubicación de los puntos de muestreo dentro de la Laguna de Términos. 1. Entrada de la boca de Atasta. 2. Islote frente a Boca Chica. 3. Entrada Laguna Balchacáh. 4. Laguna Panlao. 5. Punta de Sabancuy. 6. Estero Pargo (Modificado de Phleger y Ayala Castañares 1971).

Las carnadas se mantuvieron sumergidas durante cinco semanas (35 días), posteriormente fueron recolectadas y guardadas en bolsas plásticas con cierre hermético y trasladadas al laboratorio para procesarlas antes de 24 horas. Se registraron además, los datos de temperatura (°C) y salinidad del agua de mar (‰) con un termómetro de cubeta y un salinómetro óptico respectivamente.

5.2.2 Procesamiento de las muestras

En el laboratorio, cada tabla de madera se lavó con agua destilada y se cepilló para eliminar organismos que se hayan adherido a la superficie. Una vez limpias, cada una de las tablas se colocó en una cámara húmeda, la cual consiste en una caja de plástico con tapa hermética con una toalla de papel absorbente en el fondo (ambas estériles). Las tablas de madera se incubaron durante cinco semanas (35 días) a temperatura ambiente (15 - 25 °C) y un fotoperiodo de 12 h de luz y 12 h de obscuridad dentro de la cámara húmeda.

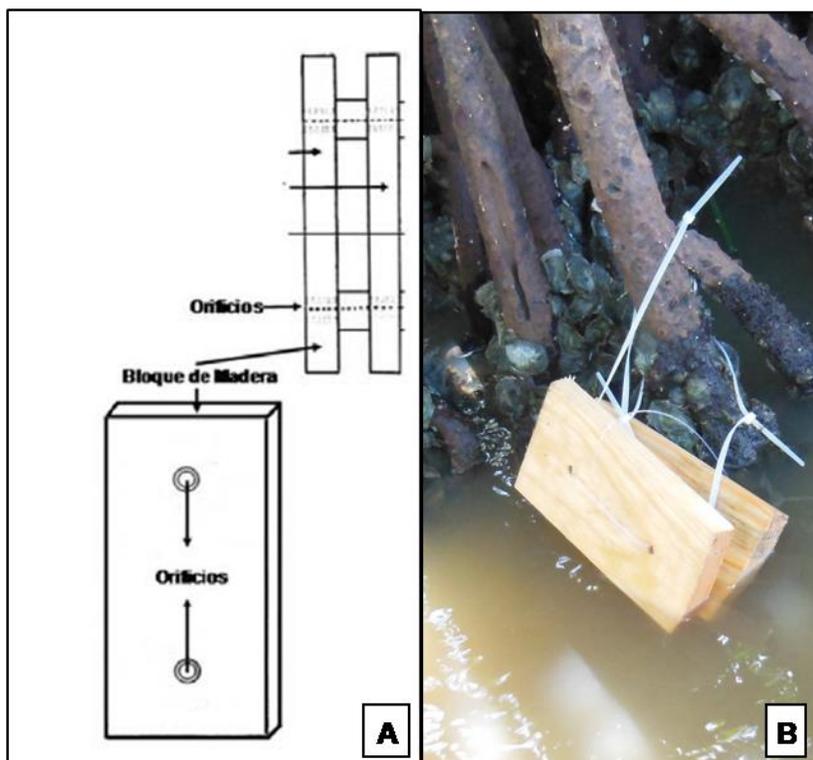


Fig. 10. **A.** Diagrama de la carnada de madera en el cual se muestra los orificios por los cuales se pasan los cinchos de plástico. **B.** Carnada fijada en las raíces del manglar durante la marea baja.

5.2.3 Obtención, identificación y aislamiento de los ascomicetes

Con ayuda de un microscopio estereoscópico, se examinaron los bloques de madera para localizar los ascomas de los hongos. Una vez localizados, se extrajeron con una aguja y se colocan sobre un portaobjetos con una gota de agua. Se realizaron observaciones mediante tres tipos de microscopía: microscopía de luz (ML), microscopía de contraste diferencial (MCDI) y microscopía electrónica de barrido (MEB). En cada una de las laminillas se

midieron las estructuras y se analizaron los caracteres morfológicos de cada espécimen, como son la longitud del ascoma y las ascosporas. Además, se tomaron fotomicrografías con un microscopio Nikon 80i, equipado con sistema digital. Para obtener, aislar y cultivar los hongos, los ascomas fueron transferidos a cajas de Petri con medio de cultivo agar jugo V-8. Para la identificación de los hongos lignícolas, se utilizaron las claves de Hanlin (1992 y 1995), Frohlich y Hyde (2000) y Breitnbach y Kranzlin (1984).

5.2.4 Preservación *ex situ* de los ascomicetes

Las especies de ascomicetes que presentaron características de interés se deshidrataron a temperatura ambiente, una vez secos fueron almacenados en cajas de herbario con sus datos de recolecta en una etiqueta y se integraron a la Colección de Hongos del herbario Nacional (MEXU).

Las estructuras de los ascomicetes, tales como los ascomas, se transfirieron del bloque de madera a un portaobjetos con una gota del medio de montaje lactofenol (Ulloa y Hanlin 1978) y se cubrieron con un cubreobjetos, se sellaron los bordes del cubreobjetos con barniz de uñas transparente y se etiquetaron con los datos del ejemplar. Muchos ascomicetes marinos son incapaces de desarrollarse en medios de cultivo. Sin embargo, los que se logran aislar se cultivan en cajas de Petri usando medio de cultivo agar agua de mar: 15g de agar, 1000 ml agua de mar artificial Instant Ocean®, de forma que fueran lo mas similares a las condiciones del manglar. Para conservarlos se transfirieron al medio harina de maíz (DIFCO®) preparado con agua de mar artificial (Instant Ocean®). Las especies que se lograron aislar y cultivar se conservaron criocongeladas con vapor de nitrógeno líquido (-80 °C) en criotubos, usando glicerina como crioconservador.

5.2.5 Evaluación de la diversidad

Para determinar la diversidad de los ascomicetes microscópicos lignícolas registrados en los sitios de muestreo, se cuantificó la incidencia de cada especie. El análisis estadístico se llevó a cabo empleando los índices ecológicos con el programa Species Diversity and Richness version 4 (Seaby y Henderson 2006).

Se calculó además el porcentaje de colonización de las unidades de muestra (unidades de muestra colonizadas/número total de unidades de muestra utilizadas \times 100) y el número de especies fungicas por unidad de muestra (número de especies registradas/número de unidades de muestra con crecimiento fúngico) (Hyde 1986).

La abundancia fue calculada a partir del número de unidades de muestra donde se registró cierto taxon, dividido entre el número total de unidades de muestra examinadas y multiplicado por 100, resultando un porcentaje para cada especie, denominado porcentaje de ocurrencia (Hyde 1986). De acuerdo a este porcentaje, se agrupó a las especies en tres categorías: rara (0 a 2%), común (2% a 9%) y abundante (mayor a 10%).

$$A = \frac{n}{N} \times 100$$

Donde A = abundancia, n = número total de unidades de muestra que presentó un determinado taxon y N = número total de unidades de muestra con crecimiento fungico.

La rarefacción es un procedimiento de análisis del número de especies (riqueza de especies) entre muestras, para ello el tamaño de todas las muestras se uniformiza. Se aplicó el índice de rarefacción $E(S_n)$ (Hurlbert 1971):

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^s \left\{ 1 - \left[\left(\frac{N - ni}{n} \right) / \left(\frac{N}{n} \right) \right] \right\}$$

Donde S_n es el número total de especies encontradas en la muestra, n el tamaño de muestra estandarizado, N es el numero total de aislados (individuos) registrados durante el muestreo y ni es el número de individuos de la i -ésima especie.

La curva de rarefacción se obtuvo al remuestrear aleatoriamente múltiples veces con el programa Species Diversity and Richness, un conjunto de N muestras y calculando el número promedio de especies por muestra. Así, la rarefacción genera el número esperado de especies en una pequeña colección de n individuos (o n muestras) extraída al azar de la matriz de N muestras. Cuando se asume que el muestreo es “sin reemplazo”, se obtiene una curva de rarefacción finita, mientras que si se asume “un reemplazo al re-muestrear” la curva es infinita. En este estudio el análisis se realizó sin reemplazo. Además, se calculó una curva de acumulación de especies por unidad de muestra mediante 76 permutaciones al azar, para evaluar si el esfuerzo de trabajo fue el necesario para obtener un número de especies representativo.

Los índices de diversidad combinan la riqueza de especies y equiparabilidad. Se emplearon dos para esta investigación:

El índice de Simpson fue el primer índice de diversidad que se propuso en ecología (Simpson 1949). Su aplicación sigue vigente y su interpretación es sencilla.

$$c = \sum_i^s p_i^2$$

Donde p_i es la abundancia proporcional de la especie i , dada por:

$$p_i^2 = \left(\frac{n_i}{n_t}\right)^2$$

Donde n_i es el número de especies de la i -ésima especie y n_t es el número de individuos totales para todas las especies S en la población.

El Índice de Simpson varía de 0 a 1 y calcula la probabilidad de que dos individuos seleccionados aleatoriamente de una población pertenezcan a la misma especie, siendo entonces baja la diversidad en la muestra de la comunidad.

El índice de Shannon es uno de los índices más empleados en ecología (Shannon 1948).

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \log_s p$$

Donde H es el índice de diversidad, p_i es la proporción de individuos en la i -ésima especie.

El índice de equiparabilidad de Pielou compara el valor de diversidad obtenido con el Índice de Shannon-Weaver con relación a la distribución de los individuos entre las especies observadas, el cual podría maximizar la diversidad. Si H es el Índice observado de Shannon, el valor máximo que podría tomar es de $\log(s)$ (Pielou, 1975).

$$J' = H / \log(s)$$

Donde s = número total de especies del hábitat.

Para calcular la similitud, se utilizaron los datos de la abundancia total de cada especie registrada en cada manglar para calcular el índice de similitud de Bray-Curtis entre manglares. Este índice se seleccionó porque tiene propiedades adecuadas para aplicarlo a datos ecológicos (Clarke y Warwick 1994) varía de 0 (muestras completamente diferentes) a 1 (muestras similares por completo).

$$d_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})}{\sum_{k=1}^n (X_{ik} + X_{jk})}$$

Donde d_{ij} es la similitud entre dos unidades taxonómicas (OTUs) i y j , cada uno definido por un set de n atributos x_{ik} y x_{jk} .

En este estudio las OTUs son las estaciones de muestreo en cada manglar, y los atributos son las especies de ascomicetes dulceacuícolas que se encontraron en esas estaciones.

6. Resultados

6.1 Diversidad de ascomicetes en la Laguna de Términos

6.1.1 Registro de la diversidad

De un total de 60 carnadas de madera sumergidas se recuperaron 50 (Tabla 1). Se obtuvieron un total de 24 hongos, de los cuales se identificaron 18 hongos (10 a nivel especie y 8 hasta nivel género). Los seis hongos no identificados pertenecen al phylum Ascomycota; su identificación no se completó debido a su abundancia baja y a que no se contó con suficiente material para realizar su análisis morfológico. Se registraron 5 géneros meiospóricos y 8 mitospóricos (Tabla 2). El número de especies fúngicas por unidad de muestra fue 0.31, y el porcentaje de colonización fue de 78%. La mayoría de las especies registradas (96%) pertenecen al phylum Ascomycota, solamente se encontró un integrante del phylum Basidiomycota: *Halocyphina villosa*, el cual es registrado por primera vez en México.

Tabla 1. Numero de carnadas y unidades de muestreo (bloques de madera) utilizadas, recuperadas y con crecimiento fungico para cada estación de muestreo.

Estaciones	Atasta	Islote	Balchacá	Panlao	Sabancuy	E. Pargo	Total
Total carnadas	10	10	10	10	10	10	60
Total bloques	20	20	20	20	20	20	120
Carnadas recuperadas	6	8	9	7	10	10	50
Bloques recuperados	12	16	18	14	20	20	100
Carnadas con crecimiento	3	5	7	4	10	10	39
Bloques con crecimiento	6	10	14	8	20	20	78

Tabla 2. Hongos marinos manglicolas mitospóricos y meiospóricos registrados en los manglares de la Laguna de Términos, Campeche, México.

ASCOMICETES	
Meiospóricos	Mitospóricos
<i>Aniptodera</i> sp.	<i>Alternaria</i> sp.*
<i>Haiyanga salina</i>	<i>Arthrobotrys</i> sp.*
<i>Lignicola laevis</i>	<i>Cirrenalia macrocephala</i>
<i>Lulworthia</i> sp.A	<i>Cirrenalia</i> spp.
<i>Lulworthia</i> sp. B	<i>Fusarium</i> sp*
<i>Lulworthia fucicola</i>	<i>Halenospora varia</i>
<i>Lulworthia grandispora</i>	<i>Stachybotrys chartarum</i> *
<i>Torpedospora radiata</i>	<i>Trichocladium constrictum</i>
No identificado (N.I.) A	<i>Phoma</i> sp.
N.I. B	Anamorfo N.I. A
N.I. C	
N.I. D	
N.I. E	
BASIDIOMICETES	
<i>Halocyphina villosa</i>	

* Hongos marinos facultativos.

Tabla 3. Listado taxonómico de especies de hongos registrados en los manglares de la Laguna de Términos, Campeche, México.

FUNGI	
ASCOMYCOTA	
Pezizomycotina	
.....Leotiomyces	
.....Leotiomycetidae	
.....Helotiales	
.....Leotiaceae	
.....	<i>Halenospora varia</i> (Anastasiou) E.B.G. Jones 2009
Dothideomycetes	
Pleosporomycetidae	
Pleosporales	
- Incertae sedis	<i>Phoma</i> Sacc. 1880
Pleosporaceae	<i>Alternaria</i> Nees (1816)
Orbiliomycetes	
Orbiliomycetidae	
Orbiliales	
Orbiliaceae	<i>Arthrobotrys</i> Corda 1839
Sordariomycetes	
Hypocreomycetidae	
Hypocreales	
Incertae sedis	<i>Stachybotrys chartarum</i> . Corda 1837
Nectriaceae	<i>Fusarium</i> Link 1809
Incertae sedis	<i>Torpedospora radiata</i> Meyers 1957
Microascales	
Halosphaeriaceae	<i>Aniptodera</i> Shearer & M.A. Mill. 1977
	<i>Cirrenalia macrocephala</i> (Kohlm.) Meyers & R.T. Moore 1960
	<i>Cirrenalia</i> Meyers & R.T. Moore 1960
	<i>Haiyanga salina</i> (Meyers) K.L. Pang & E.B.G. Jones, 2008
	<i>Lignicola laevis</i> Höhnk 1955
Sordariomycetidae	
Sordariales	
Chaetomiaceae	<i>Trichocladium constrictum</i> I. Schmidt 1974
Spathulosporomycetidae	
Lulworthiales	
Lulworthiaceae	<i>Lulworthia grandispora</i> Meyers 1957
	<i>Lulworthia</i> A. G.K. Sutherl. 1916
	<i>Lulworthia</i> B. G.K. Sutherl. 1916
	<i>Lulworthia</i> C. G.K. Sutherl. 1916
BASIDIOMYCOTA	
Agaricomycotina	
Agaricomycetes	
Agaricomycetidae	
Agaricales	
Niaceae	<i>Halocyphina villosa</i> Kohlm. & E. Kohlm. 1965

6.1.2 Descripción e ilustración de las especies

Ascomicetes meiospóricos:

Aniptodera sp. Shearer et Miller

Fig. 14 A-

F Ascomas globosos o subglobosos, inmersos o superficiales, ostiolados, papilados, membranosos, de hialino a marrón claro. **Cuellos** cilíndricos, perifisados, con puntas pardas. **Pseudoparénquima** compuesto de células de pared delgada, con el vientre lleno de ascocarpos inmaduros, con catenófisis. **Ascas** octo-esporadas, clavadas, con pedúnculo corto, unitunicadas, pared delgada excepto en un área debajo del ápice, planas y refractivas en la punta y provistas solamente de un poro, ligeramente constreñidas bajo el ápice, relativamente persistentes incluso después de la liberación de esporas, desarrollándose en la base del vientre del ascocarpo. **Ascosporas** elipsoidales, octoseptadas, hialinas, con pared gruesa, sin apéndices.

Haiyanga salina (Meyers) K.L. Pang & E.B.G. Jones

Fig. 15 A-G

Ascomas de 30-260 μ altura, 140-285 μ m de diámetro, subglobosos o elipsoidales, inmersos o ligeramente expuestos, ostiolados, papilados, coriáceos o subcarbonosos, pardo oscuro o negro, rodeados a veces de hifas oscuras, solitarios o gregarios. **Peridio** 9-12.5 μ m de grosor, compuesto por 3 o 4 capas pequeñas de pared celular gruesa, irregulares, poligonales, formando *textura angularis*, emergiendo más o menos abruptamente en largas células del pseudoparénquima ventral. **Cuellos** 70-560 μ m de longitud, 20-70 μ m diámetro, subcónicos o cilíndricos, céntricos o excéntricos; canal ostiolar indistintamente perficiado. **Pseudoparénquima** de pared delgada, largo, poligonal o elipsoidal, células de pared delgada cubriendo el vientre de los ascomas jóvenes. **Ascas** octoesporadas, clavadas, pedunculadas, unitunicadas, de pared delgada, afisoclásticas, sin aparato apical, deliquescentes antes de que el ascoma alcance la madurez, desarrollándose en la base del vientre del ascoma, en tejido ascógeno de células pequeñas. **Ascosporas** 20-35 μ m de largo, 1-2 μ m de diámetro, con pares de apéndices en ángulo recto.

Lignincola laevis Höhnk

Fig. 14 G-I

Ascomas 125-250 μ m de diámetro, subglobosos o elipsoidales, inmersos o superficiales, ostiolados, papilados, coriáceos, hialinos, coloración clara u oscura, solitarios o gregarios.

Peridio 13-16 μm de grosor, compuesto de dos a cinco capas de células elongadas y por células gruesas de lumen largo, formando textura angular, fusionándose en el pseudoparénquima del vientre. **Cuellos** de más de 4 mm de largo, 25-40 μm de diámetro, cilíndricos, céntricos o externos. **Pseudoparénquima** formado por células de pared delgada, con el lumen repleto de ascas jóvenes, catenófitis. **Ascas** 49-69 \times 15-20 μm , octosporadas, clavadas o subfusiformes, con pedúnculo corto, unitunicado, de pared delgada, ocasionalmente engrosándose ligeramente en el ápice, afistoclasticas, sin aparato apical, persistente, las ascas con ascosporas salen a través del ostiolo y la parte central de asca se dilata en contacto con el agua. **Ascosporas** 16-24 \times 6-8 μm , irregularmente biseriadas, elipsoidales, monoseptadas, ligeramente constreñidas en el septo, hialinas, carentes de apéndices.

Lulworthia grandispora Meyers

Fig. 16 A-C

Ascomas 180 \times 306 μm de diámetro, globosos o subglobosos a piriformes, inmersos o superficiales, ostiolados, con un cuello largo, varían de marrón a negro, solitarios o gregarios. **Cuello** 75-1400 \times 15-33 μm , cilíndrico, recto o curvo, a veces dos en un solo ascocarpo. Paráfisis ausentes. **Ascas** con ocho esporas, elongado-fusiformes o cilíndricas, unitunicadas, con pared delgada, tempranamente deliquescentes. **Ascosporas** de 500-756 \times 3-5 μm , (incluyendo cámaras apicales) filamentosas, curvas, hialinas, disminuyendo de diámetro en cada extremo hacia una cámara apical cónica de 3-7 μm de longitud, aguda o redondeada, llena de mucosa que se libera a través del poro apical.

Lulworthia sp. A

Fig. 16 D-I

Ascoma 200 \times 260 μm de diámetro, globoso, superficial, ostiolado, con cuello largo, marrón claro, coriáceos. **Ascas** octosporadas, cilíndricas, unitunicadas, pared delgada deliquescentes. **Ascosporas** de 300 \times 5 μm , filamentosas, curvas, hialinas, cilíndricas, pero disminuyendo en cada extremo en una cámara apical cónica; esta cámara se encuentra llena de mucus que es liberado a través del poro apical.

Lulworthia sp. B

Fig. 17 D-G

Ascoma $400 \times 410 \mu\text{m}$, globoso, superficial, ostiolado, con cuello largo, coriáceo, marrón o negro. **Ascas** octoesporadas, cilíndricas, unitunicadas, pared delgada, deliquescentes. **Ascosporas** $70 \times 3 \mu\text{m}$, de tamaño notablemente corto, filamentosas, curvas, hialinas, cilíndricas, pero disminuyendo en cada extremo en un proceso cónico o cámara apical; esta cámara se encuentra llena de mucus que es liberado a través del poro apical

Torpedospora radiata Meyers

Figs. 12-13 A-M

Ascomas de $100\text{-}340 \mu\text{m}$ de altura, $100\text{-}361 \mu\text{m}$ de diámetro, de subglobosos a piriformes, inmersos o superficiales, ostiolados, papilados, subcoriáceos, superficie de gris oscuro a negro, subhialino, gris o marrón en el interior, gregarios. **Peridio** de $15\text{-}25 \mu\text{m}$ de grosor, compuesto de dos capas, la externa formada por células subglobosas de pared celular gruesa; la capa interna está formada por células alargadas de pared celular gruesa. **Cuellos** mayores a $225 \mu\text{m}$ de largo, $18\text{-}32 \mu\text{m}$ de diámetro, cilíndricos, gris oscuro, canal ostiolar relleno de pequeñas células pseudoparenquimatosas de pared delgada en etapas tempranas. **Paráfisis** de $0.7\text{-}1.3 \mu\text{m}$ de diámetro, septadas, ramosas, creciendo de forma irregular a través del vientre del ascoma. **Ascas** de $103\text{-}181 \times 12\text{-}16 \mu\text{m}$, octoesporadas, clavadas u oblongas-elipsoidales, unitunicadas, sésiles o de pedúnculo corto, unitunicadas, de pared delgada, afistoclásticas, sin aparato apical, tempranamente deliquescentes; se desarrollan a lo largo de la pared interna de la mitad inferior del ascoma. **Ascosporas** de $30.5\text{-}52 \times 4\text{-}9 \mu\text{m}$, cilíndricas o clavadas, más amplias en el ápice, triseptadas, rara vez con más septos, ligeramente o no constreñidas en los septos, hialinas, apendiculadas con tres o cuatro, rara vez con cinco apéndices, los apéndices radian del extremo inferior, $19\text{-}39.5 \times 1.5\text{-}4.5 \mu\text{m}$, semirígidos, rectos o ligeramente curvados, con base gruesa, estrechándose hacia el ápice, un esqueleto de fibras paralelas es visible con microscopía electrónica.

Teleomorfo A

Fig. 19 A-C

Ascoma $300 \times 330 \mu\text{m}$ de diámetro, subgloboso, superficial, ostiolado, coriáceo, color marrón claro. **Cuello** cilíndrico, coloración marrón claro. **Ascosporas** $48\text{-}53 \times 3\text{-}9 \mu\text{m}$, fusiformes, monoseptadas, bigutuladas, ligeramente constreñidas en el septo, hialinas, carentes de apéndices.

Teleomorfo B

Fig. 19 D-F

Ascoma subgloboso, superficial, marrón oscuro, papilado. **Ascosporas** $30-33 \times 4-5 \mu\text{m}$, fusiformes, monoseptadas, marrón claro a oscuro, carentes de apéndices, pared ornamentada con estrias.

Teleomorfo C

Fig. 19 G-H

Ascoma subgloboso, superficial, papilado. **Ascas** $66.6 \times 20 \mu\text{m}$, octoesporadas, clavadas, unitunicadas, persistentes. **Ascosporas** $4 \times 20 \mu\text{m}$, fusiformes, multigutuladas, carentes de apéndices, pared lisa.

Teleomorfo D

Fig. 20 A-C

Ascoma $140-160 \mu\text{m}$ de diámetro, subgloboso, superficial, marrón oscuro, papilado. **Ascas** $85 \times 35 \mu\text{m}$, octoesporadas, clavadas, unitunicadas, persistentes. **Ascosporas** $20 \times 10 \mu\text{m}$, hialinas, ovaladas, bigutuladas, uniseptadas, carentes de apéndices, pared lisa.

Teleomorfo E

Fig. 20 D-I

Ascoma $100-110 \mu\text{m}$ diámetro, subgloboso, superficial, papilado. **Ascas** octoesporadas, filiformes, unitunicadas, persistentes. **Ascosporas** $18-20 \times 6 \mu\text{m}$, hialinas, fusiformes, multigutuladas, carentes de apéndices, pared lisa, ápices agudos.

Basidiomicetes:

Halocyphina villosa J. Kohlmeyer et E. Kohlmeyer

Fig. 18 A-E

Basidiocarpo cifeloides, $350-500 \mu\text{m}$ alto, $310-440 \mu\text{m}$ diámetro en el ápice, $110-150 \mu\text{m}$ de diámetro en el pie del pedúnculo, turbinado o claviforme, eventualmente infundibuliforme o cupulado, pedunculado, superficial en partes protegidas de la madera, color blanco o amarillo cremoso, blando, pared delgada, tomentoso, solitario o gregario. **Peridio** de $25-40 \mu\text{m}$ de grueso, compuesto de hifas hialinas fuertemente empaquetadas, raramente ramificadas con paredes delgadas y pocas conexiones grapa, $3-4 \mu\text{m}$ diámetro, cabellos externos mayores a $100 \mu\text{m}$ largo, $4-5 \mu\text{m}$ en la base, $1.5 \mu\text{m}$ en el ápice, simple o dicotómicamente ramificado en la punta, hialino, se disuelve en KOH al 10%. **Himenio** en la pared interior del basidiocarpo claviforme, en cuerpos fructíferos inmaduros se encuentra

cubierto por una red de hifas a través de las cuales pasan las basidiosporas. **Basidios** de 13-22 × 5-9.5 μm, tetra-esporados, clavados o cilíndricos con base estrecha, sin septos, hialinos, de 2 a 4 esterigmas, cerca de 3.5 μm de largo. **Basidiosporas** de 8-10.5 × 8-9.5 μm, subglobosas, unicelulares, lisas, hialinas, no amiloides, en la madurez se acumulan en la abertura del basidiocarpio.

Ascomicetes mitospóricos:

Alternaria alternata Keissler 1912

Fig. 11 A

Colonias usualmente negras o negro verdosas, en ocasiones grises. **Conidióforos** solitarios o en grupos, simples o ramificados, rectos o flexibles, ocasionalmente geniculados, coloración variando entre pálido a semioliváceo o marrón dorado, lisos, mayores a 50 μm de longitud, 3-6 μm de grosor con una o más cicatrices conidiales. **Conidios** agrupados en cadenas largas y a veces ramificadas, obclavadas, obpiriformes, ovoides o elipsoidales, ocasionalmente con una corta apertura cónica o cilíndrica no mayor a una tercera parte de la longitud total del conidio, varia en tonalidad de pálido a marrón dorado, liso o verrugoso, con más de 8 septos transversales, usualmente longitudinales u oblicuos, longitud total 20-63 μm, 9-18 μm de grosor en su parte más ancha, punta de 2-5 μm de grosor.

Arthrotrrys sp. Corda

Fig. 11

B-C

Colonias diseminadas, delgadas, hialinas o rosa pálido. **Conidióforos** erectos, emergiendo del sustrato o de hifas aéreas fasciculadas, simples o ramificadas, produciendo racimos apicales bicelulares (en algunas especies una o mas células). **Conidios** hialinos en sucesión simpodial con dentículos amplios, cabezas conidiales a veces intercaladas por el renovado crecimiento de los conidióforos. Muchas especies capturan nematodos mediante el uso de redes adhesivas, perillas adhesivas o anillos hifales constreñibles.

Cirrenalia macrocephala (Kohlmeyer) Meyers et Moore

Fig. 14 J-K

Hifas de 1.5-2 μm de diámetro, septadas, ramosas, de hialinas a marrón oscuro. **Conidióforos** de 3.5-2.5 μm de largo, 2-5 μm de diámetro, cilíndricas, ocasionalmente apicales, algo infladas, de cero a tres septos, simples, rectas o curvas, de hialinas a

amarillentas. **Células conidiógenas** monoblásticas, terminalmente integradas, determinadas. **Conidios** acrógenos, solitarios, helicoides, rara vez rectos, enrollado de 1/4 a 1 vuelta, de dos a siete septos, fuertemente constreñido en el septo, multigutulado, marrón rojizo; las células incrementan su diámetro y pigmentación de la base al ápice, claramente distintos, espirales de 12-31.5 μm de alto, 12-23.5 μm de diámetro, célula terminal 5.5-13.5 μm de alto, 6.5-14 μm de diámetro, subglobosa, aplanada en la base, marrón rojizo, es la mas grande y oscura de todas las células; células de la base de 1.5-6 μm de altura, 2.5-7 μm de diámetro, semiglobosa u obtusamente cónica, hialina, células centrales subglobosas, cilíndricas o doliformes, marrones.

Cirrenalia sp. Meyers & R.T. Moore

Fig. 14 L

Conidios acrógenos, helicoides, enrollado solo una vuelta, color marrón claro; las células incrementan su diámetro y ligeramente su pigmentación de la base al ápice, espirales de 10 μm de alto, 11-13 μm de diámetro, célula terminal 5-6 μm de diámetro, subglobosa, marrón claro, células de la base de 1.-2 μm de altura, 1-3 μm de diámetro, semiglobosa, color mas claro que la celula terminal, células centrales subglobosas, color marron claro.

Fusarium Link ex Fr.

Fig. 11 F

Hifas septadas. Conidióforos ramificados o sin ramificar, con fiálides productoras de macroconidios grandes, 2-6 \times 14-80 μm , con forma de canoa o banana, (con tres o cinco septos) o conidióforos simples o largos. **Conidios** terminales, simples, unicelulares o bicelulares, ovalados, solitarios o en grupos, con septos apenas visibles. Algunas especies desarrollan clamidoconidios. **Colonias** primero blancas, pero al poco tiempo desarrollan pigmentación rosa o violeta con la periferia más clara. Algunas especies mantienen la pigmentación blanca o se tornan canela o anaranjadas.

Halenospora varia Anastasiou

Fig. 17 H-J

Hifas septadas, ramificadas, inmersas, hialinas. **Conidioforos** mayores a 30 μm de largo, 2-3.5 μm de diámetro, micronematoso, simple, cilíndrico, septado, a veces ausente, superficial, color de hialino a oliva claro. **Conidios** 15-65 \times 13.5-56 μm , solitarios,

irregularmente helicoides o enroscado en tres planos, formando un nudo o bola formada por de 10 a 30 células; filamentos laterales, rara vez ramificados o sosteniendo un conidio adicional; pared gruesa, lisa, marron o marrón oscuro, en masa lucen negras; células de $5-13 \times 4-10.5 \mu\text{m}$, en el sustrato pueden formarse adicionalmente conidios complejos compuestos por varios cientos de células.

Stachybotrys chartarum (Ehrenb.) S. Hughes

Fig. 11 D-E

Colonias alcanzan 1.4 cm de diámetro en cinco días a 25 °C, la superficie cubierta con una masa oscura formada por los conidios; el reverso incoloro. **Conidióforos** simples o irregularmente ramificados, su longitud es por lo general de 100 μm largo (pueden llegar a 1000 μm) y 3-6 μm de ancho, base hialina y olivo oscuro, rugosa a través de ápice, soportando racimos de 4-10 fialides. **Fialides** obovadas o elipsoidales, hialinas, oliváceas al envejecer, $9-14 \times 4-16 \mu\text{m}$. **Conidios** agregados en masas delgadas, elipsoidales, tempranamente hialinas, tornándose color oliváceo oscuro al madurar, opacas, paredes de casi lisas a rugosas con verrugas y crestas, $7-12 \times 4-6 \mu\text{m}$.

Trichochladium constrictum Schmidt

Fig. 15 H-I

Conidióforos generalmente inconspicuos, simples o rara vez ramificados, rectos o curvos, lisos, sostienen los conidios en el ápice, hialinos o marrón claro. **Conidios** de $12-18 \times 10-15$, de 2 a 5 células, fuertemente constreñidos en los septos, esféricos, acrógenos o acropleurógenos, clavados, monilioides, rectos, obovoides, piriformes o cilíndricos, mayormente con pared lisa, de marrón claro a oscuro, poros germinales ausentes, ápice redondeado.

Phoma sp. (Fries) Desmazieres

Hifas septadas, largas, 60-400 μm de diámetro. **Picnidios** globosos o ligeramente lenticulares, con una papila pequeña en el ápice, membranosos a coriáceos o casi carbonosos, negros. Esporas pequeñas, oviformes, fusiformes cilíndricas a casi esféricas, unicelulares, hialinas, ordinariamente con dos gotas de aceite. **Conidióforos** filiformes, pocas veces cortos, o casi ausentes, simples o a veces bifurcados.

Anamorfo N.I.

Colonias alcanzan 6 cm de diámetro en 7 días a 25 °C, color blanco, algodonosas y cuando están maduras los conidios oscuros cubren la superficie; el reverso incoloro. **Conidióforos** simples o irregularmente ramificados, base hialina. **Conidios** de globosos a elipsoidales, hialinos cuando jóvenes, tornándose color marrón oscuro al alcanzar la madurez, con paredes lisas.

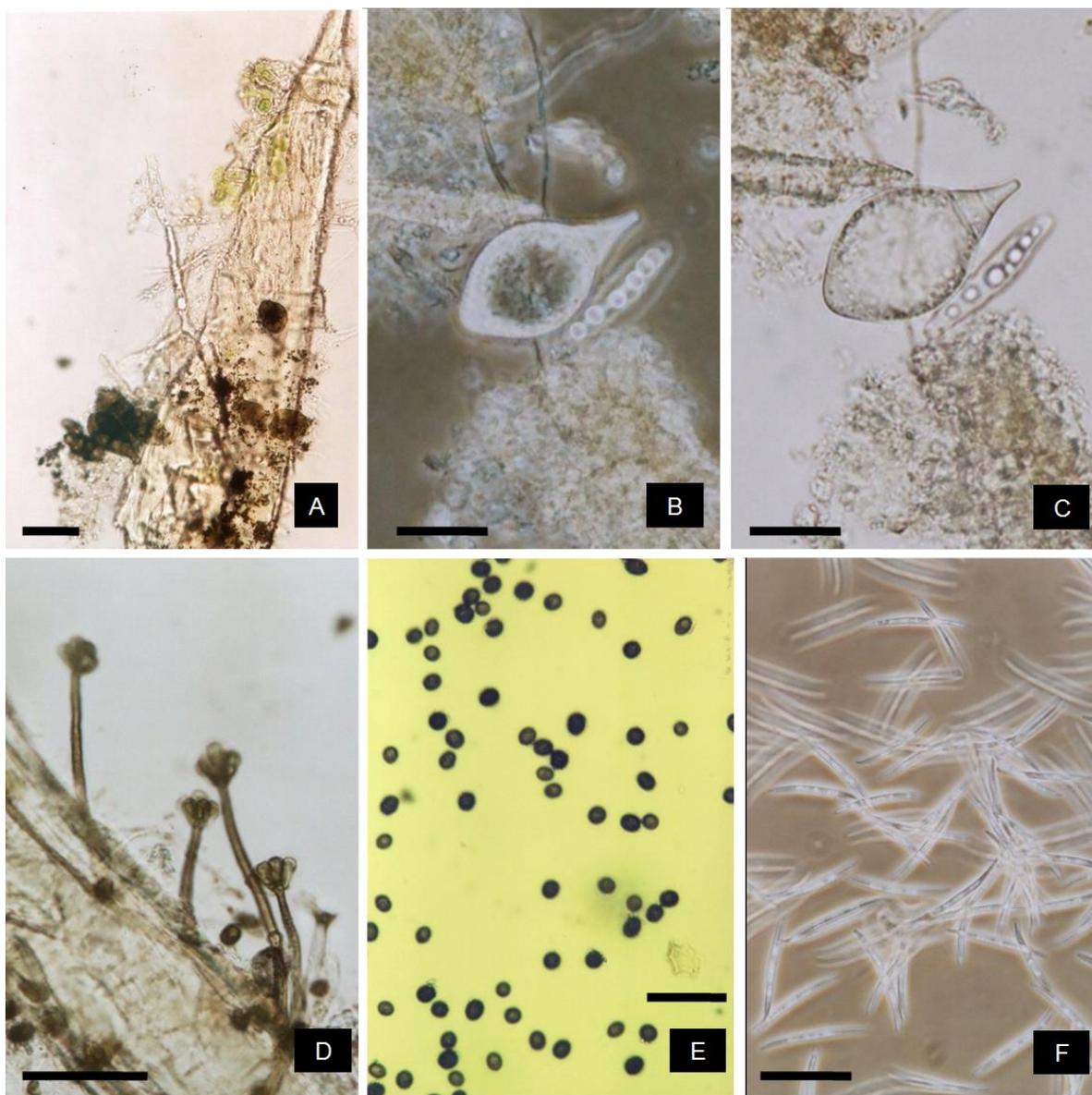


Fig. 11. A. Conidiosporas de *Alternaria* sp. B-C. Conidiosporas de *Arthrobotrys* sp. D. Conidióforos de *Stachybotrys chartarum*. E. Conidiosporas de *S. chartarum*. F. Conidiosporas de *Fusarium* sp. Barras: A, 30 μm . B-C, 15 μm . D, 12 μm . E, 3 μm . F, 40 μm .

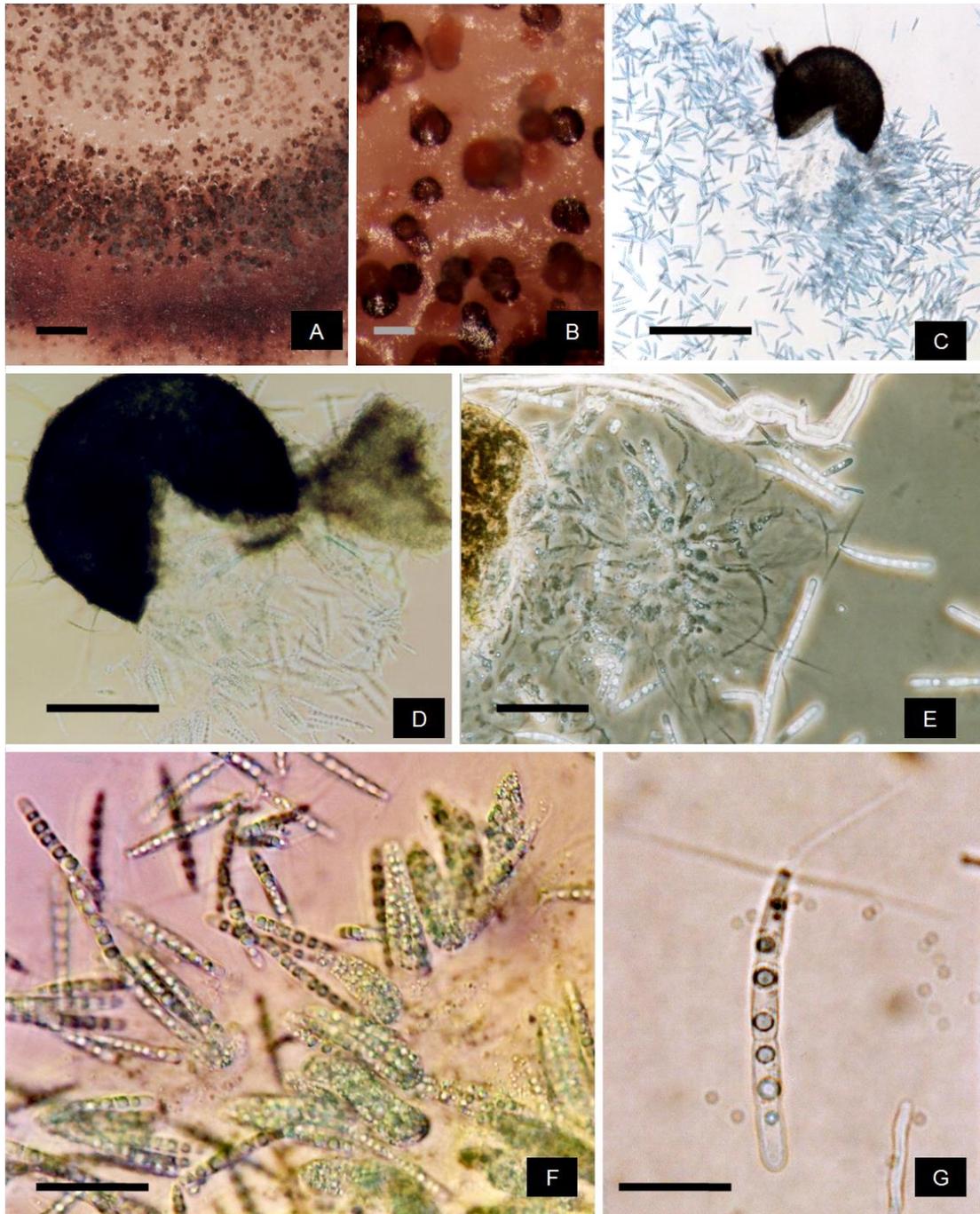


Fig. 12. *Torpedospora radiata*. **A.** Cultivo en agar almidón agua de mar (AAAM). **B.** Ascomas de tipo peritecio creciendo sobre el cultivo. **C.** Ascoma marrón oscuro liberando ascosporas. **D.** Ascoma y ascosporas, se alcanzan a visualizar los apéndices de las ascosporas. **E.** Paráfisis con ascas jóvenes y ascosporas. **F.** Ascosporas en microscopía de contraste diferencial de Nomarski. **G.** Ascospora en campo claro, se aprecian con claridad los tres apéndices apicales que caracterizan al género *Torpedospora*. Figuras C,D,F,G con microscopía de campo diferencial, E con microscopía de campo oscuro. Barras: A. 1 mm. B-C. 115 μ m. D. 58 μ m. E-F. 40 μ m. G. 20 μ m.

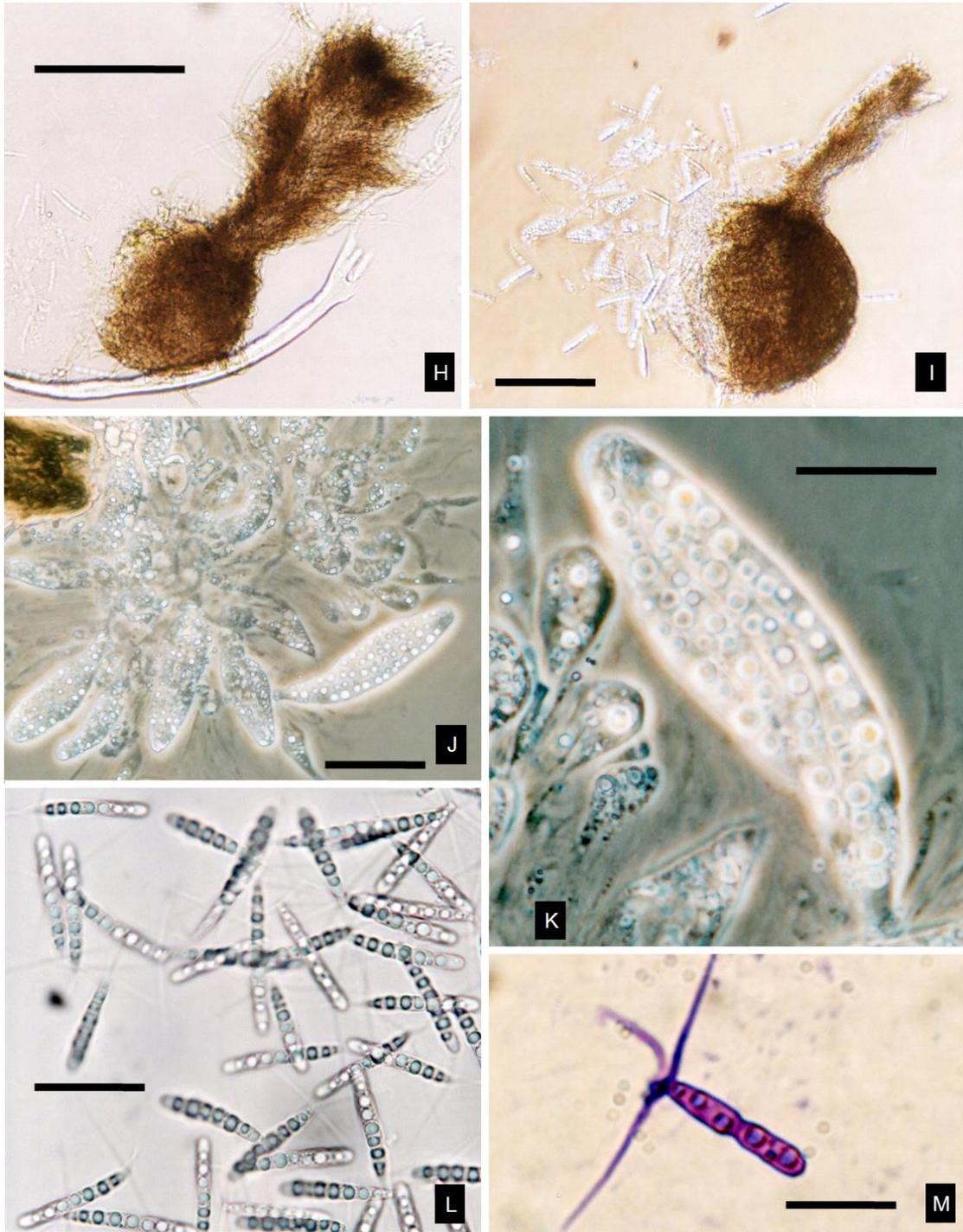


Fig. 13. *Torpedospora radiata*. **H.** Ascoma tipo peritecio mostrando variación morfológica, como el color marrón claro y cuello largo, ornamentado. **I.** Ascoma maduro liberando ascosporas a través de la rotura lateral. **J.** Ascas unitunicadas. **K.** Asca mostrando en su interior las ocho ascosporas. **L.** Ascosporas. **M.** Ascospora con tres apéndices apicales y constricción en el septo. Todas las figuras con microscopía de campo diferencial, excepto J-K con microscopía de campo oscuro. M ascospora teñida con violeta de genciana. Barras: H. 100 μm . I. 60 μm . J. 150 μm . K-M. 40 μm .

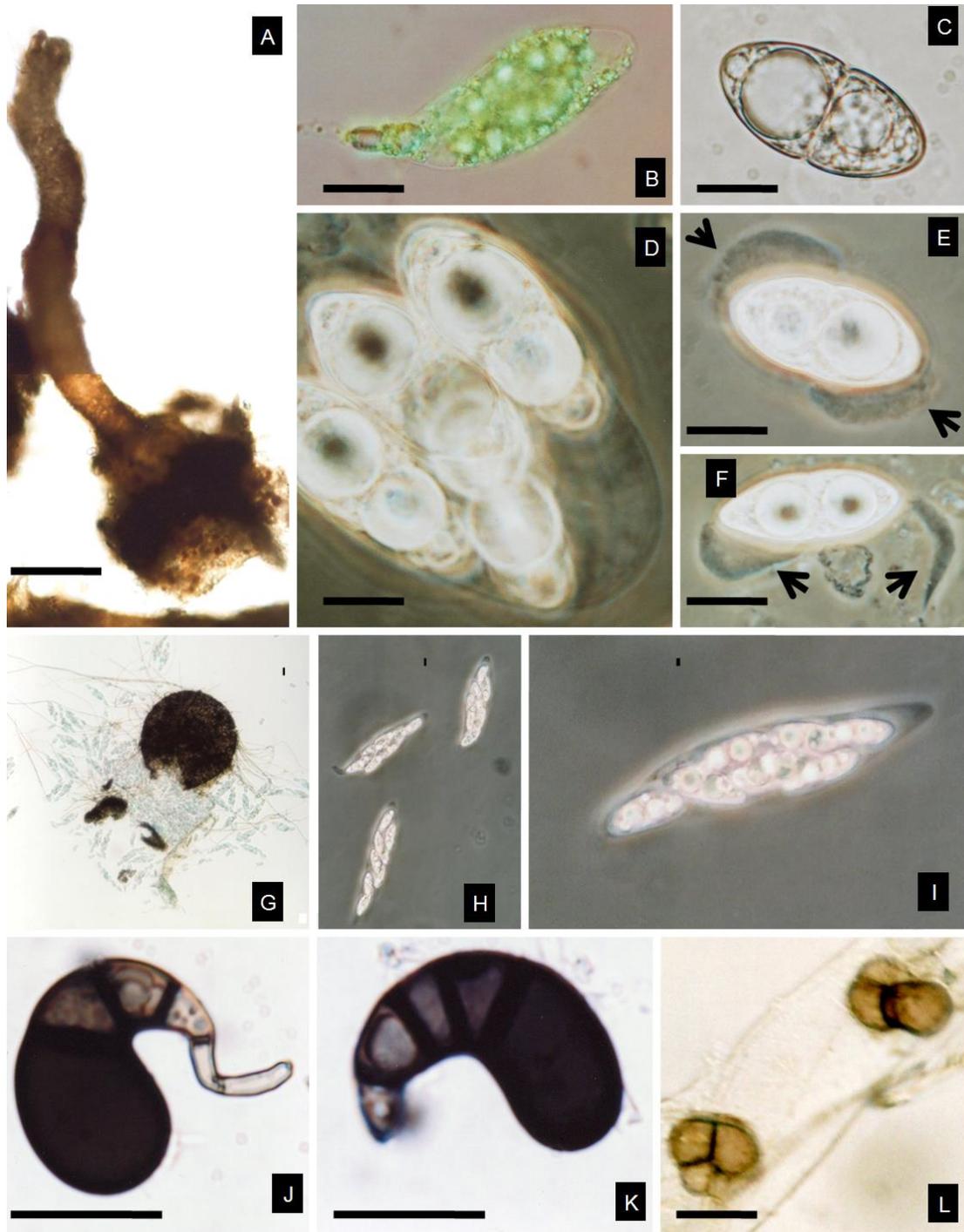


Fig 14. A-F. *Aniptodera* sp. A. Ascoma de tipo peritecio. B. Asca con ocho ascosporas en su interior. C. Ascospora con septo medio, bigutulada. D. Detalle de la punta del asca, donde se aprecian algunas ascosporas. E-F. Ascosporas bigutuladas mostrando los apéndices elásticos (flechas). G-I. *Lignicola laevis*. G. Ascoma y ascosporas. H. Ascas unitunicadas. I. Asca con ocho ascosporas. J-K. Conidiosporas de *Cirrenalia macrocephala*. L. *Cirrenalia* sp. Conidiosporas color marrón claro. Figuras D-F y H-I con microscopía de campo oscuro. B, C y G con microscopía de contraste diferencial. Barras: A, 200 μ m. B, 30 μ m. C-F, 20 μ m. G, 50 μ m. H, 80 μ m. I, 40 μ m. J-K 20 μ m. L. 10 μ m.

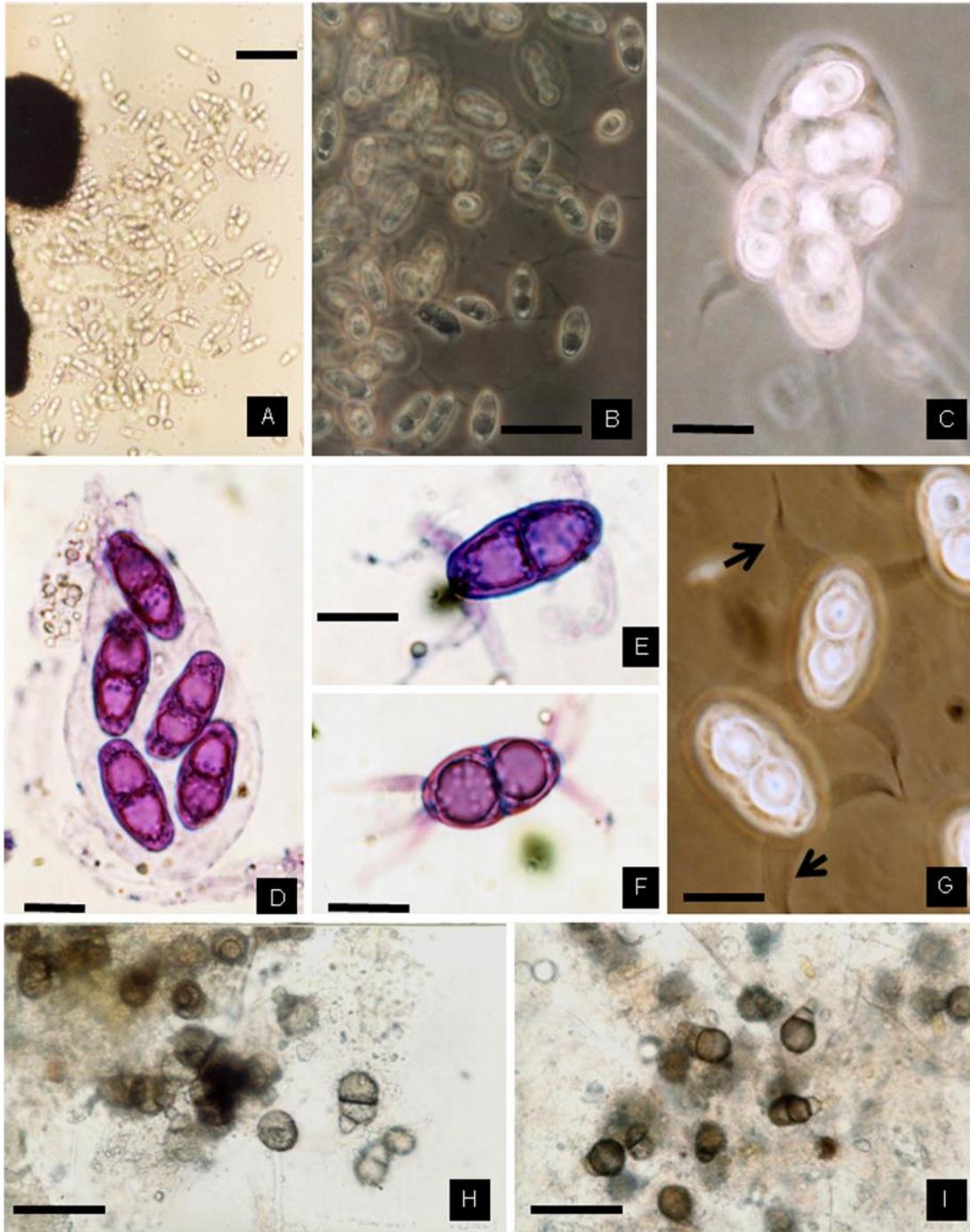


Fig. 15. A-G. *Haiyanga salina*. **A.** Ascoma liberando ascosporas. **B.** Ascosporas bigutuladas con 3 o 4 apéndices apicales en cada extremo. **C.** Asca con ascosporas en su interior y algunas saliendo. **D.** Asca rota con 5 ascosporas en su interior. **E-F.** Ascosporas bigutuladas. **G.** Ascosporas mostrando los apendices en sus extremos (flechas). **H-I.** *Trichocladium constrictum*, se aprecian las conidiosporas terminales. Figura A, con microscopía de campo diferencial, B, C y G, con microscopía de campo oscuro, D-F, teñidas con violeta de genciana. Barras. A, 80 μ m. B, 20 μ m. C-G, 10 μ m. H-I, 40 μ m.

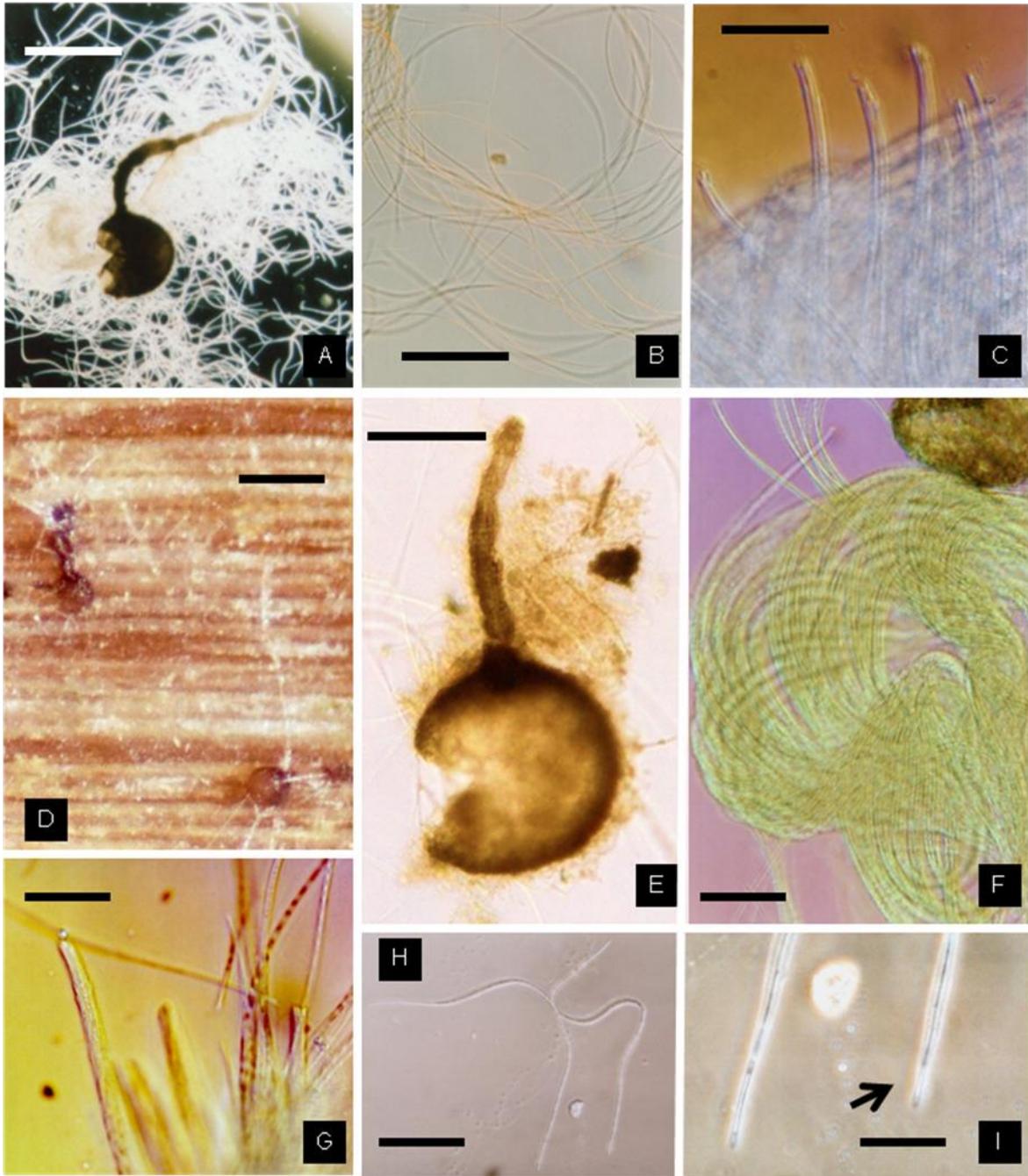


Fig. 16. A-C. *Lulworthia grandispora*. A. Ascoma liberando ascosporas. B. Ascosporas hialinas filiformes. C. Extremos de las ascas. D-I. *Lulworthia* sp. A. D. Ascomas creciendo sobre madera. E. Ascoma de color café claro. F. Ascas con ascosporas filiformes en su interior. G. Extremo de las ascas. H. Ascosporas filiformes. I. Cámaras apicales en los extremos de las ascosporas (flechas). Figuras C, E, F, G y H, con microscopía de campo diferencial; A, I, con microscopía de campo oscuro. Barras: A, 300 μ m. B, 100 μ m. C, 30 μ m. D, 500 μ m. E, 125 μ m. F, 30 μ m. G, 20 μ m. H, 100 μ m. I, 30 μ m.

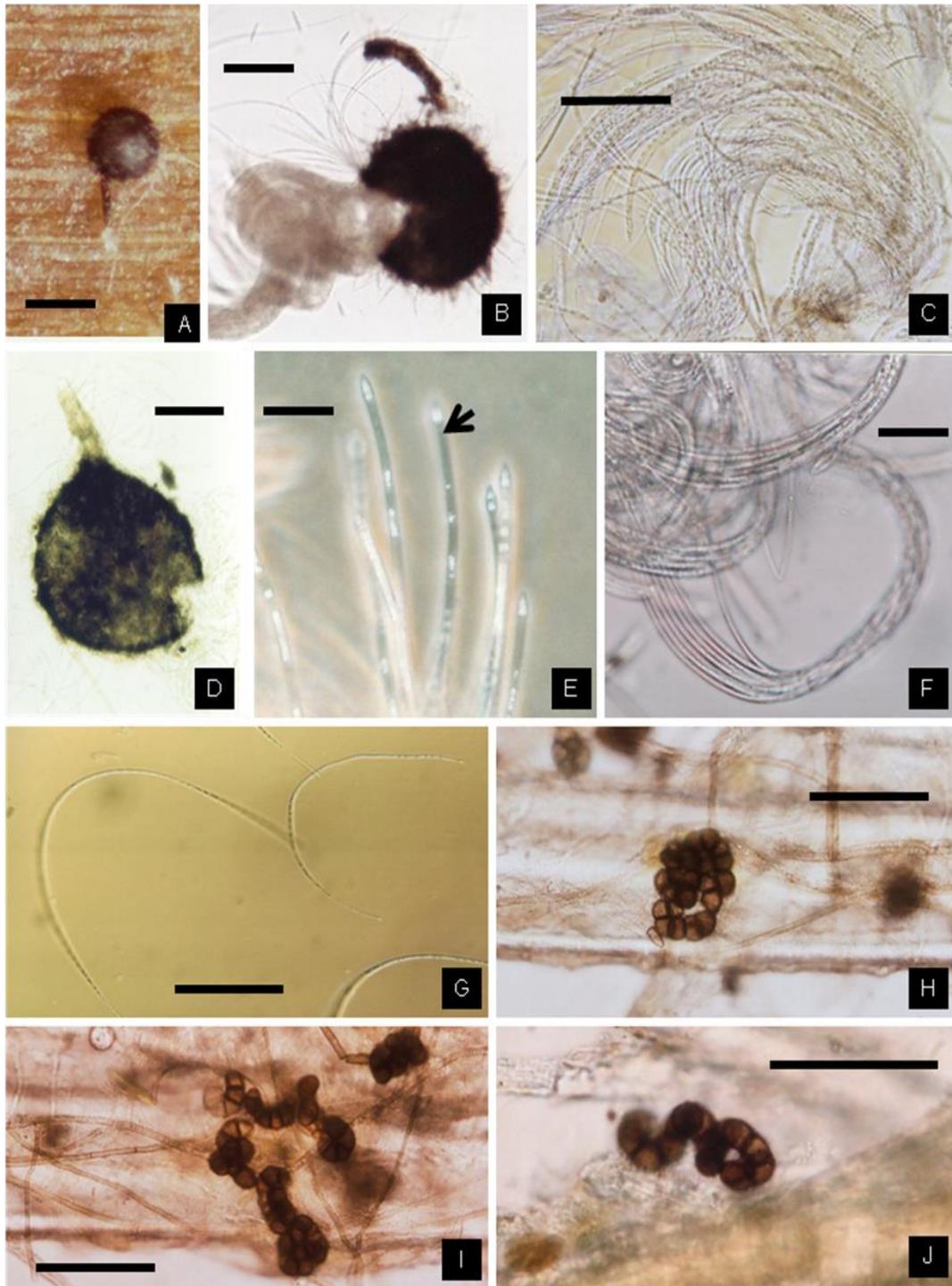


Fig. 17. A-C. *Lulworthia fucicola*. A. Ascoma sobre madera. B. Ascoma liberando ascosporas. C. Ascosporas. D-G. *Lulworthia* sp. B. D. Ascoma liberando ascosporas. E. Cámaras apicales en los extremos de las ascosporas (flechas). F. Ascas coniformes con ascosporas en su interior. G. Ascosporas. H-J. Conidióforos de *Halenospora varia*. Figuras C, F y G con microscopía de campo diferencial, E con microscopía de campo oscuro. Barras: A, 340 μm . B, 170 μm . C, 30 μm . D, 150 μm , E, 15 μm . F, 25 μm . G, 20 μm . H-J, 40 μm .

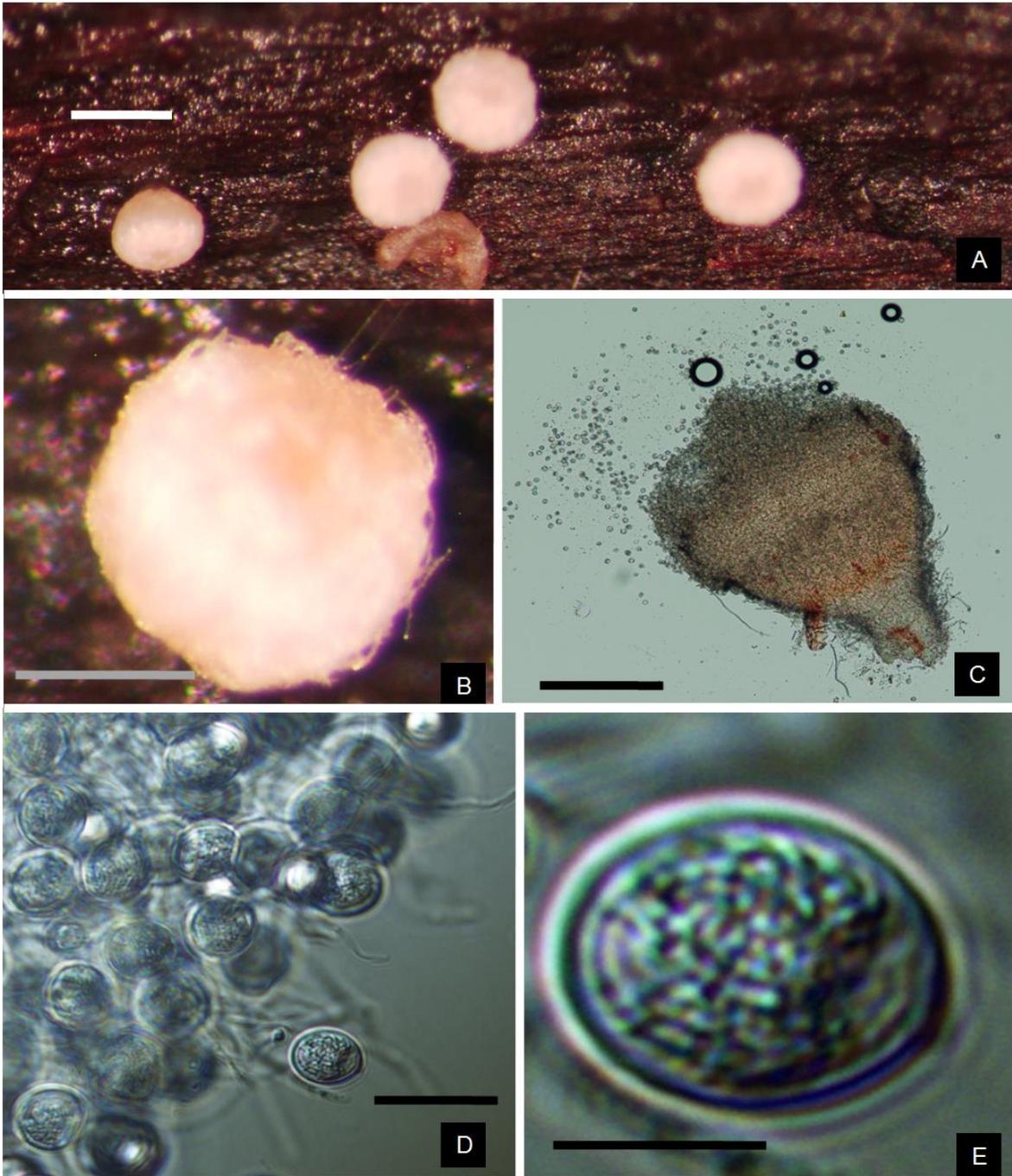


Fig. 18. *Halocyphina villosa*. **A.** Basidiocarpos sobre madera. **B.** Parte superior del basidiocarpo, donde se localiza el himenio productor de basidiosporas. **C.** Basidiocarpo clavado liberando basidiosporas. **D.** Basidiosporas subglobosas hialinas. **E.** Basidiospora subglobosa. Figuras C-E microscopía diferencial. Barras: A, 400 µm. B-C, 200 µm. D, 20 µm. E, 5 µm.

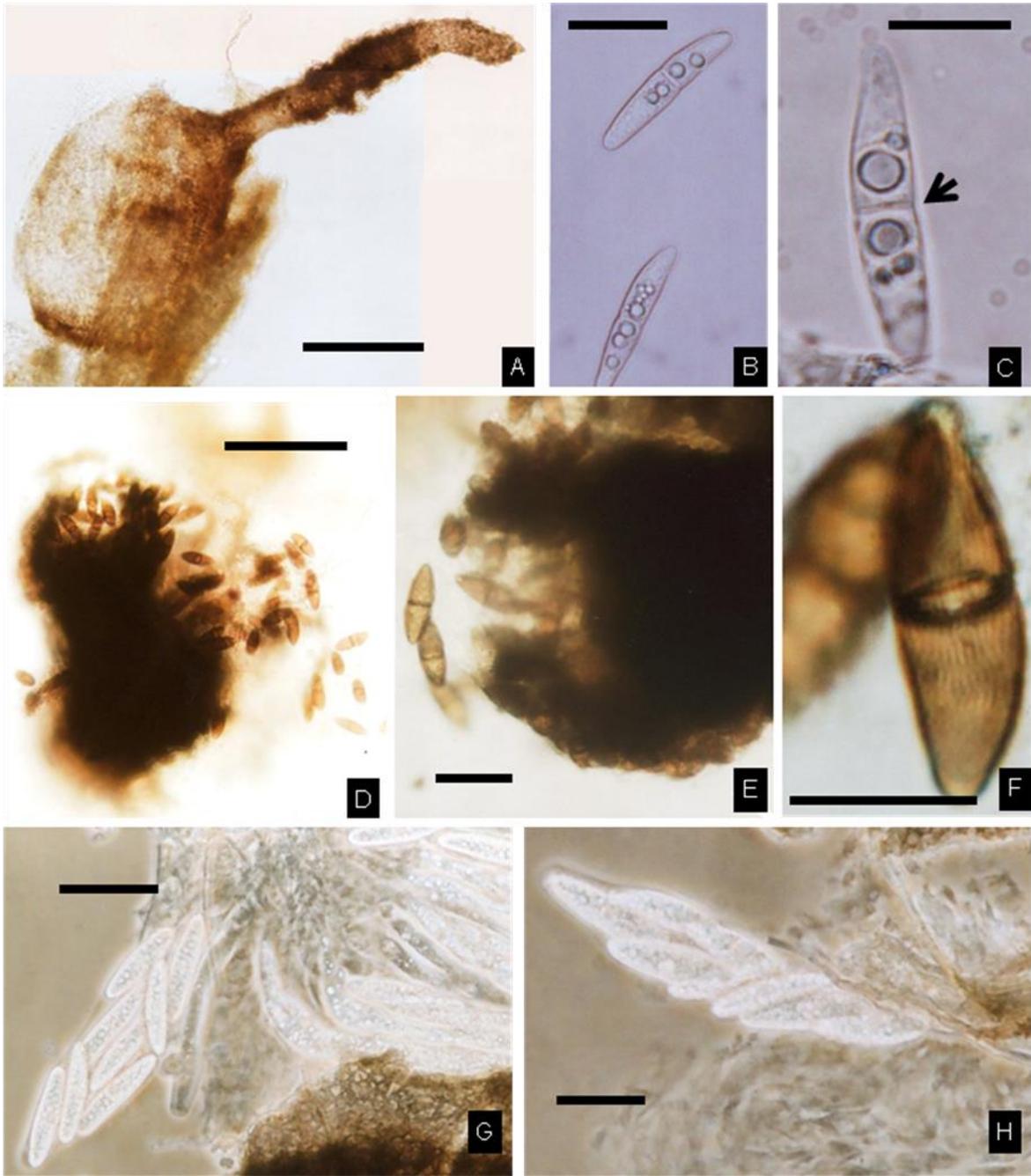


Fig. 19. Especies no identificadas: A-C. Teleomorfo A. **A.** Ascoma de tipo peritecio. **B.** Ascosporas bigutladas con septo medio. **C.** Septo medio de la ascospora (flecha). **D-F.** Teleomorfo B. **F.** Ascospora estriada. **G-H.** Teleomorfo C. **G.** Ascas con ocho ascosporas en su interior, se aprecian en el fondo algunas ascas vacías. **H.** Asca con ocho ascosporas. Figuras B-C, con microscopía de contraste diferencial, G-H, con microscopía de campo oscuro. Barras: A, 150 μ m. B, 27 μ m. C, 18 μ m. D, 100 μ m. E, 30 μ m. F, 15 μ m. G-H 20 μ m.

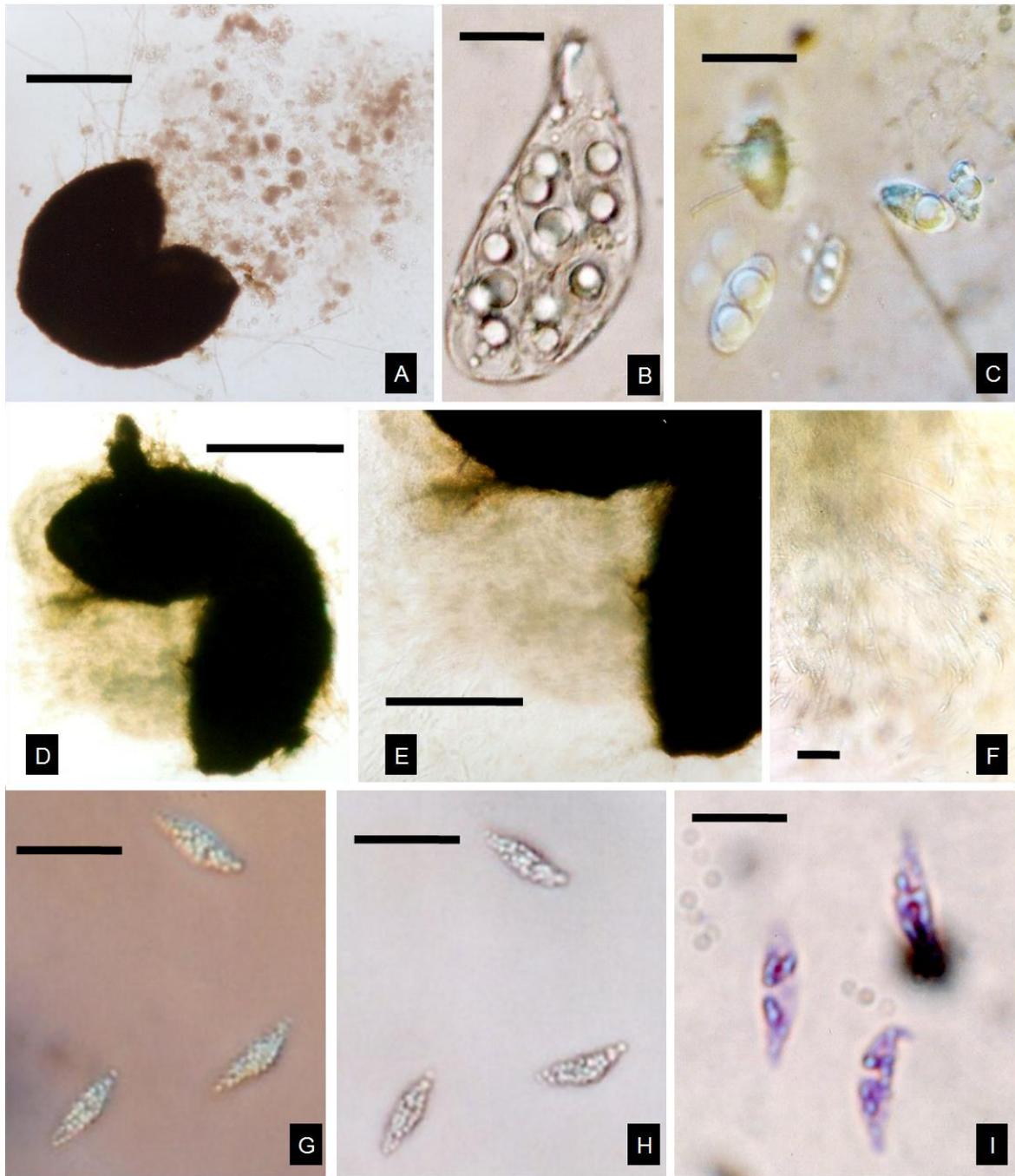


Fig. 20. Especies no identificadas: A-C: Teleomorfo D. **A.** Ascoma tipo peritecio. **B.** Asca con ocho ascosporas ovoides en su interior. **C.** Ascosporas lisas, septadas, bigutuladas. **D-I.** Teleomorfo E. **D-E.** Ascoma tipo peritecio con rotura lateral por donde sale grupo de ascas y ascosporas. **F.** Acercamiento que muestra ascas muy delgadas, cilíndricas, hialinas. **G.** Ascosporas hialinas, multigutuladas, con ambos ápices agudos. Todas las figuras con microscopía de campo diferencial, excepto I, teñida con violeta de geneciana. Barras: A: 80 μ m. B: 30 μ m. C-D: 40 μ m. E: 20 μ m. F: 60 μ m. G-H: 18 μ m. I: 8 μ m.

6.1.3 Evaluación de la diversidad fúngica

Las especies de hongos marinos lignícolas de la Laguna de Términos pueden clasificarse según su abundancia en dominantes, comunes y raras, siendo las más comunes tres especies del género *Lulworthia* (Tabla 4). Los análisis de acumulación de especies y rarefacción obtenidos durante el muestreo (Figuras 23 y 24) indican que a pesar de casi estabilizarse el número de especies al llegar a las 78 muestras (Anexo 1) el número de unidades de muestra utilizadas durante la investigación no fue el adecuado para registrar la totalidad de especies de ascomicetes lignícolas en los manglares de la laguna. No obstante, son los suficientes para ofrecer una estimación general confiable de la diversidad fúngica lignícola.

Tabla 4. Abundancia absoluta (n), porcentaje de ocurrencia (A) y frecuencia de ocurrencia (FO) de los hongos registrados en la Laguna de Términos.

Nombre de la especie	Atasta	Islote	Balchacá	Panlao	Sabancuy	E. Pargo	A(%)
<i>Lulworthia fucicola</i> **	0	0	2	1	13	9	18.80
<i>Lulworthia</i> sp B**	0	1	10	1	7	3	16.54
<i>Lulworthia. grandispora</i> **	4	6	2	2	3	4	15.79
<i>Torpedospora radiata</i> *	2	0	0	0	0	7	6.77
<i>Halenospora varia</i> *	0	0	1	0	4	3	6.02
<i>Halocyphina villosa</i> *	2	2	0	2	0	0	4.51
<i>Lignincola laevis</i> *	0	0	1	0	0	4	3.76
<i>Fusarium</i> sp.*	1	1	0	1	0	1	3.01
<i>Phoma</i> sp.*	0	3	0	1	0	0	3.01
<i>Cirrenalia</i> sp. A*	0	0	0	0	0	3	2.26
Teleomorfo A*	0	2	1	0	0	0	2.26
<i>Haiyanga salina</i> *	0	0	1	2	0	0	2.26
<i>Trichocladium constrictum</i> *	0	0	2	0	0	1	2.26
Anamorfo N.I.*	1	0	0	0	2	0	2.26
Teleomorfo E*	0	0	0	0	1	2	2.26
<i>Stachybotrys chartarum</i> +	0	0	0	0	0	2	1.50
<i>Aniptodera</i> sp.+	0	0	0	1	0	1	1.50
<i>Lulworthia. sp. A</i> +	0	0	1	0	0	0	0.75
<i>Alternaria</i> sp.+	1	0	0	0	0	0	0.75
<i>Arthrobotrys</i> sp.+	0	1	0	0	0	0	0.75
<i>Cirrenalia macrocephala</i> +	0	0	0	0	1	0	0.75
Teleomorfo B+	0	0	0	1	0	0	0.75
Teleomorfo D+	0	0	0	0	0	1	0.75
Teleomorfo C+	0	1	0	0	0	0	0.75
FO	11	17	21	12	31	41	
Núm. Especies	6	8	9	9	7	13	

** Dominantes, *Comunes, + Raras.

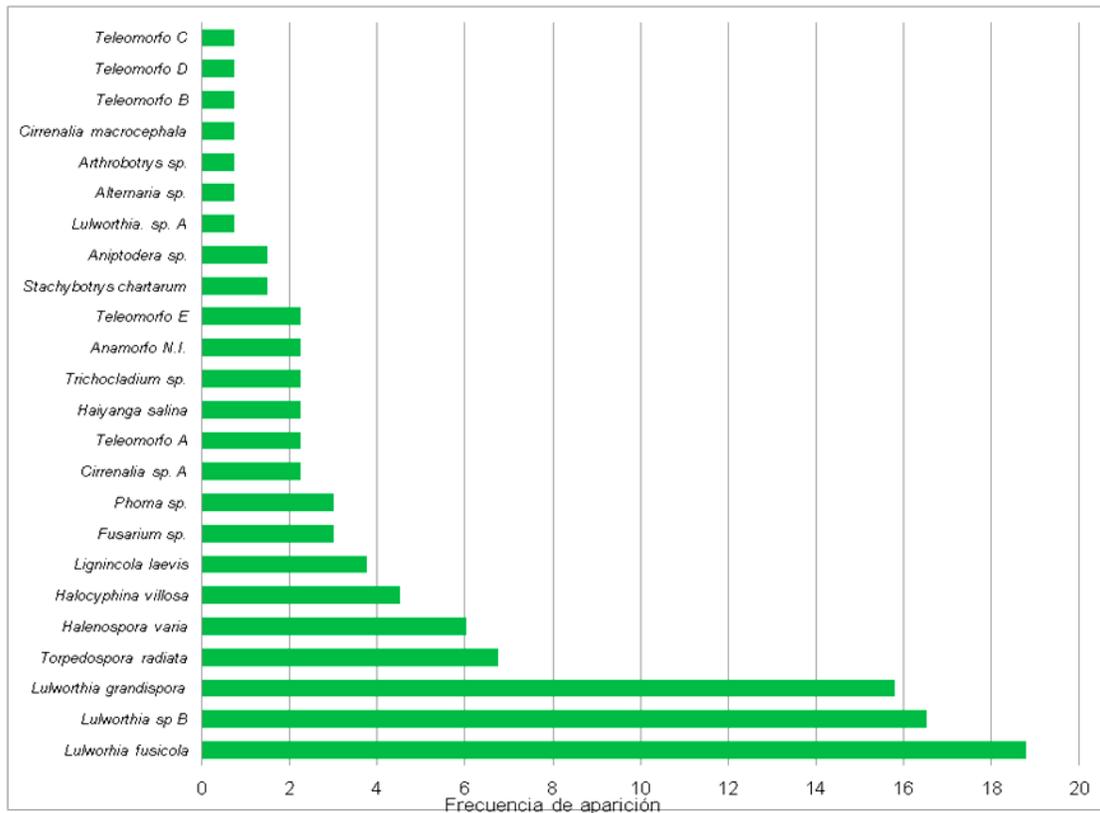


Fig. 21. Porcentaje de abundancia de los hongos que se obtuvieron en la Laguna de Términos.

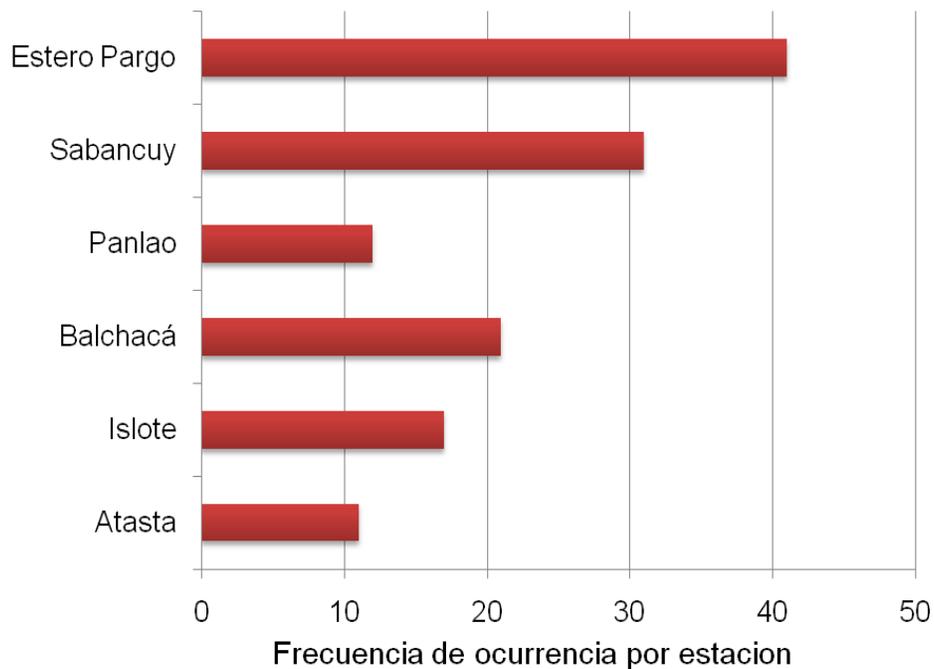


Fig. 22. Frecuencia de ocurrencia por estacion de los hongos que se obtuvieron en cada una de las seis estaciones de la Laguna de Términos.

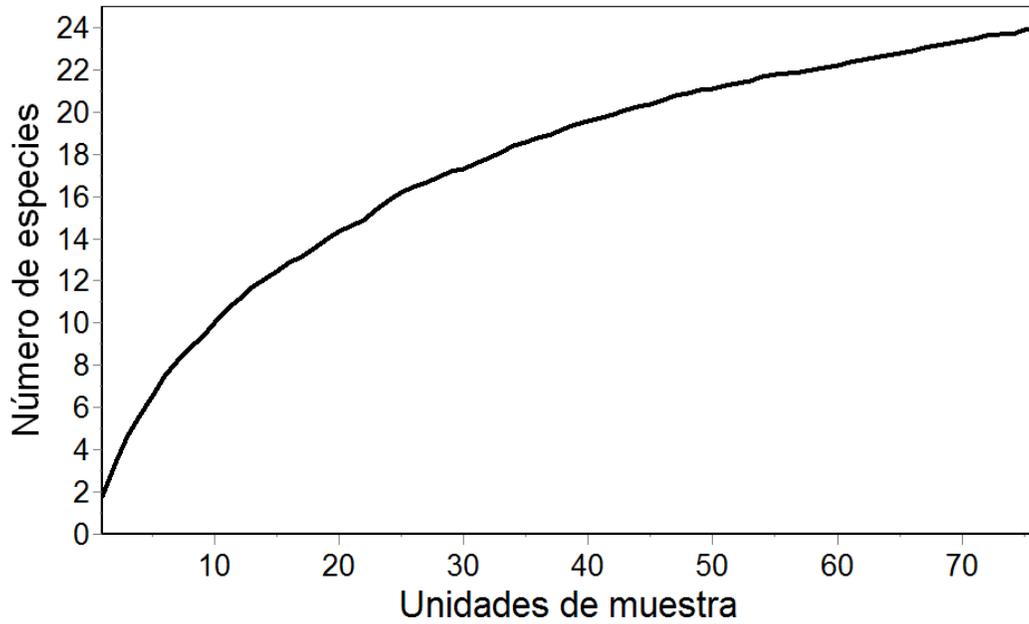


Fig. 23. Curva de acumulación de especies de la diversidad fúngica registrada por unidades de muestreo recuperadas en la Laguna de Términos, Campeche.

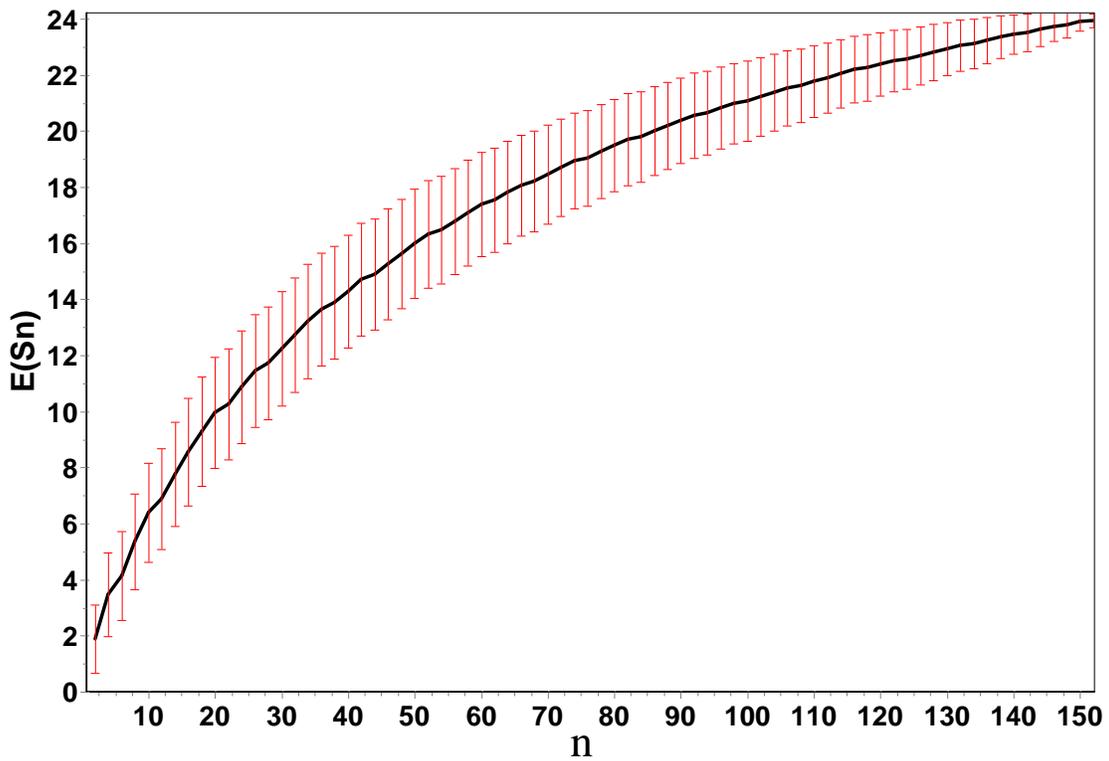


Fig. 24. E(Sn) Rarefacción finita de la riqueza total de la Laguna de Términos, Campeche.

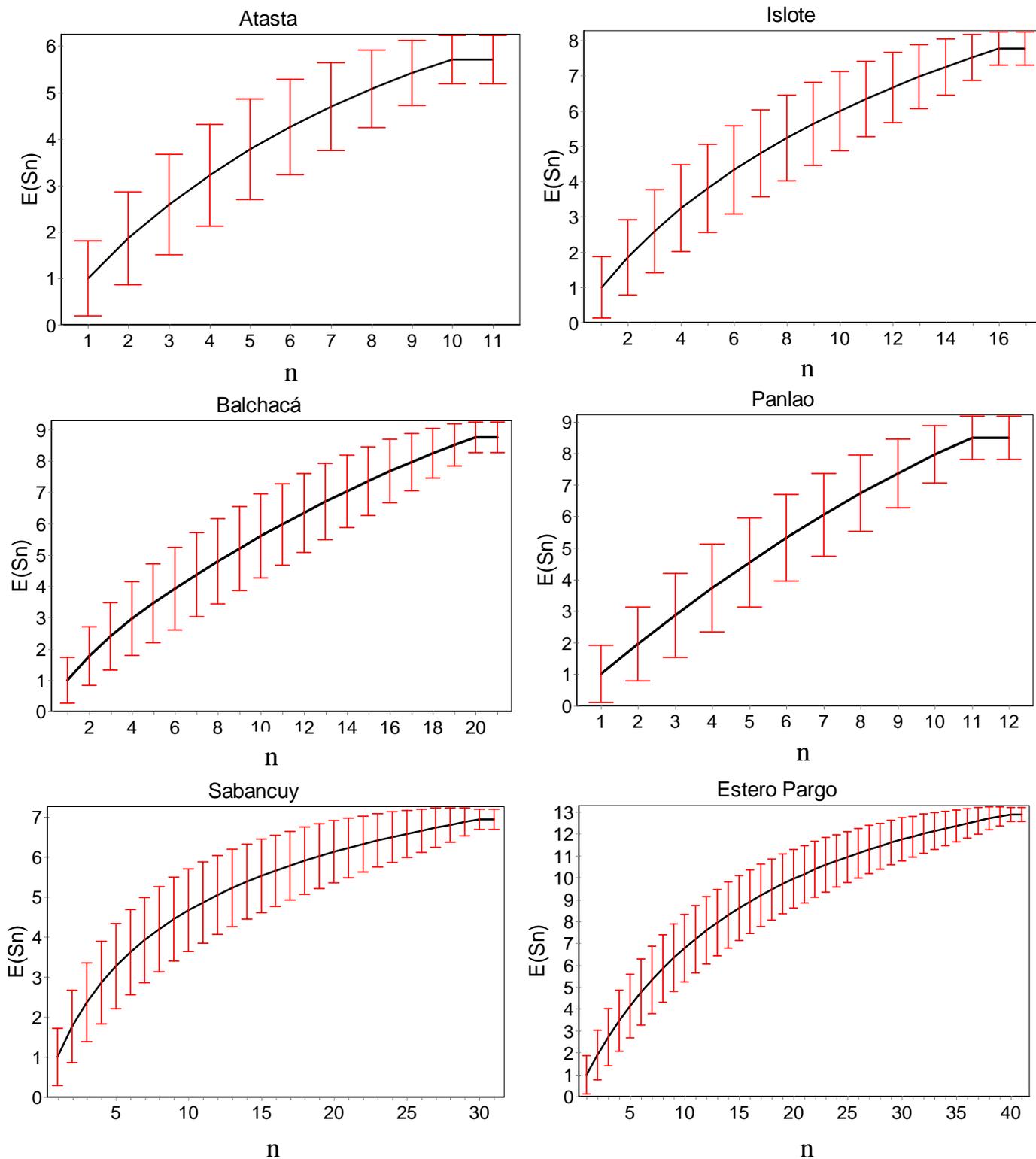


Fig. 25. Gráficas que muestran las curvas de rarefacción finitas del número de especies esperadas por cada estación de muestreo, junto con el error estándar en la Laguna de Términos. $E(S_n)$ = número esperado de especies, n = frecuencia de ocurrencia.

Las estaciones con mayor índice de rarefacción (Figura 25) fueron: Estero Pargo (12 especies), Balchacá y Panlao (9 especies). Estas estaciones son las que presentaron mayor número de especies registradas (Tabla 4).

Respecto a los índices de diversidad y equitabilidad (Tabla 5), las estaciones con mayor valor de diversidad fueron Panlao ($H' = 2.14$) y Estero Pargo ($H' = 2.32$) (Figura 26). Por otra parte, la diversidad calculada con el índice de Simpson (Figura 27) resultaron mayores en el Islote y Sabancuy (ambas $D = 0.23$), mientras que Panlao resultó la de valor más bajo (0.05).

El índice de Pielou (Figura 28) nos indica que tan homogéneamente se distribuyen las especies en una muestra determinada. De acuerdo a esto, Estero Pargo (0.73) resultó la estación con mayor equitabilidad, y Sabancuy la menor. Esto quiere decir que las especies de E. Pargo se distribuyen de manera más uniforme.

Tabla 5. Índices de Shannon-Wiener (H y Exp H), Simpson (D) y Pielu (J) para cada estación de muestreo.

Estación	H	D	J
Atasta	1.64	0.15	0.52
Islote	1.85	0.15	0.58
Balchacá	1.75	0.23	0.55
Panlao	2.14	0.05	0.67
Sabancuy	1.59	0.23	0.50
E. Pargo	2.32	0.10	0.73

De acuerdo al índice de similitud de Bray-Curtis, las seis estaciones de muestreo pueden agruparse en dos grupos (Figura 29). El primer grupo lo forman E. Pargo, Sabancuy y Balchacá, con un valor de similitud del 46.15%. El segundo grupo lo forman Atasta, el Islote y Panlao, con un valor de similitud de 48.28%. Esto nos indica que las especies del grupo dos son ligeramente más similares que las del primer grupo. No obstante, las estaciones de E. Pargo y Sabancuy (dentro del primer grupo) forman a su vez un grupo con un valor de similitud del 52.7%, el mayor de todos los grupos, indicando que ambas estaciones comparten la mitad de sus especies.

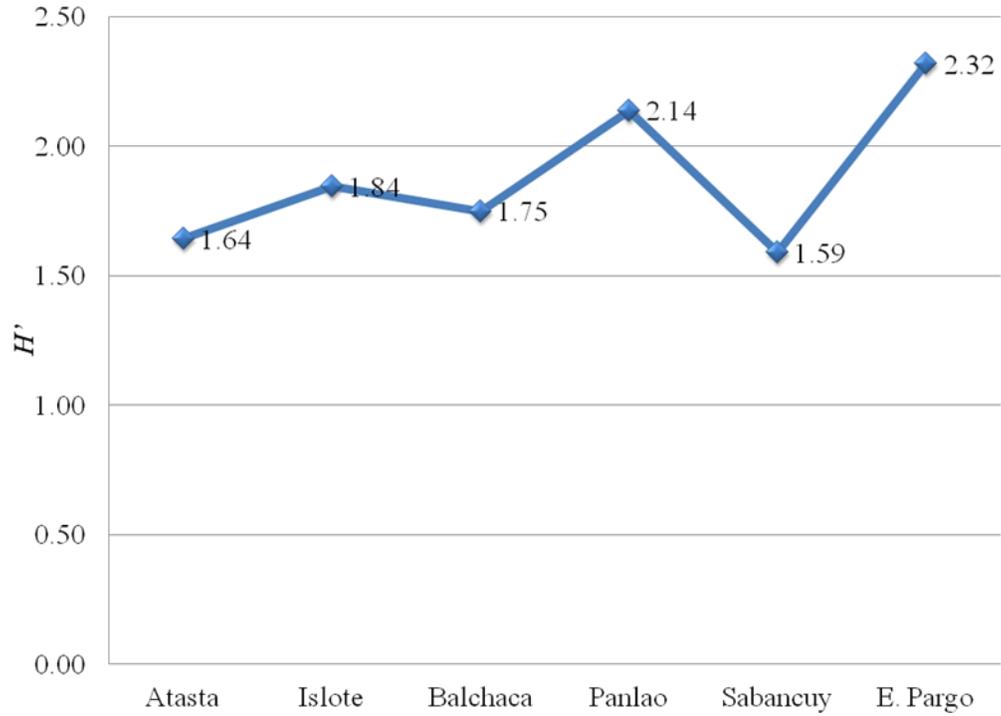


Fig. 26. Valores de diversidad fúngica en los manglares de la Laguna de Términos, según el Índice de Shannon-Wiener (H).

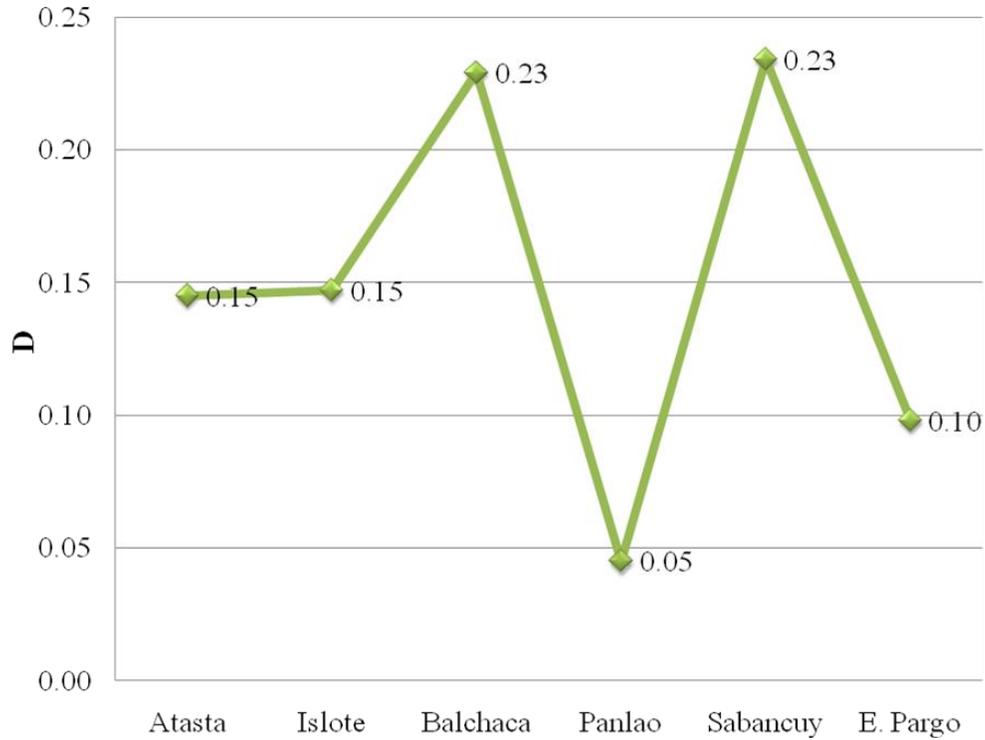


Fig. 27. Valores de diversidad fúngica en los manglares de la Laguna de Términos, según el Índice de Simpson (D).

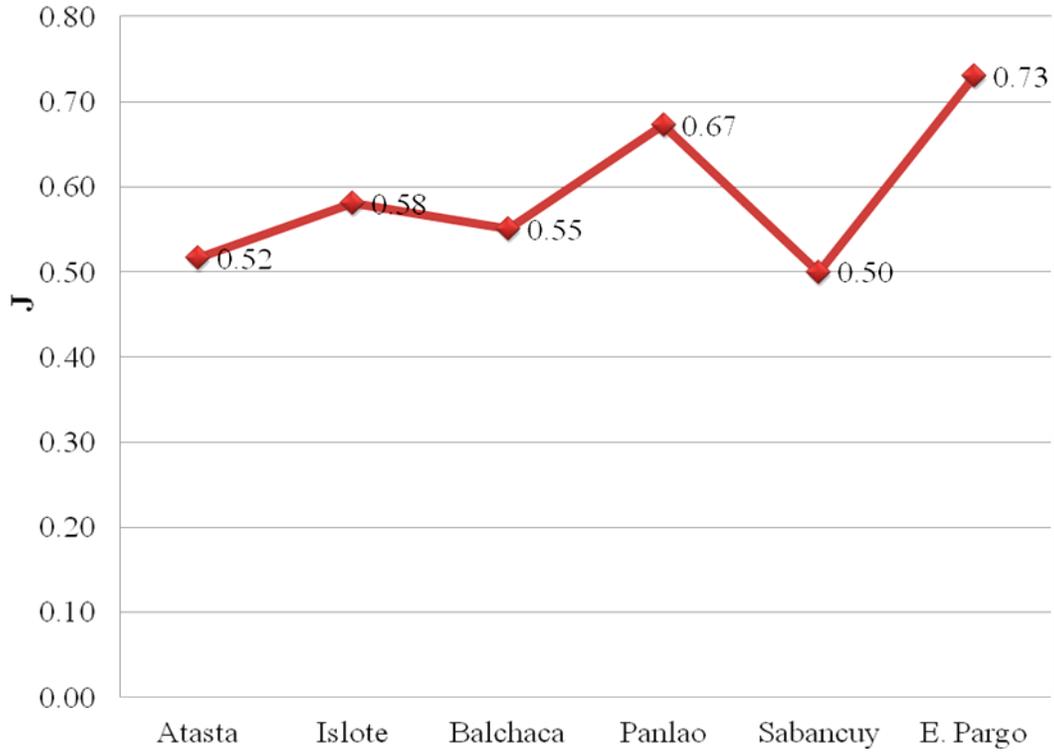


Fig. 28. Valores de equitabilidad en los manglares de la Laguna de Términos, según el Índice de Pielou (J).

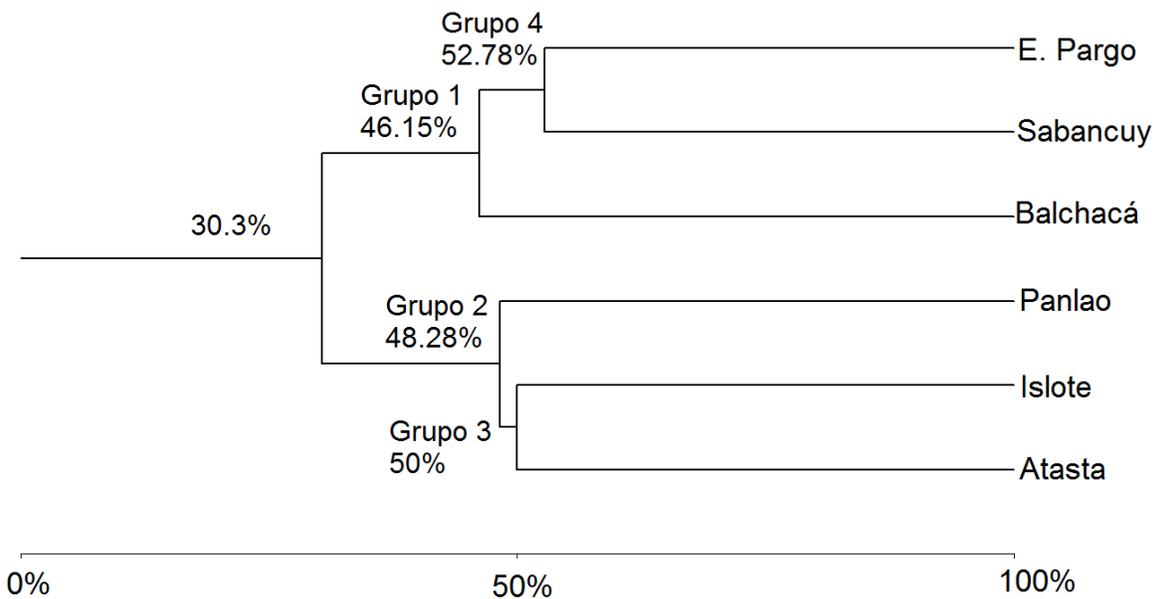


Fig 29. Dendograma que muestra la similitud entre las seis comunidades de ascomicetes microscópicos lignícolas de los manglares de la Laguna de Términos, según el Índice de similitud de Bray-Curtis.

Tabla 6. Valores del índice de similitud de Bray-Curtis.

Pasos	Grupos	Distancia	Similitud
1	5	47.22	52.77
2	4	50	50
3	3	51.72	48.27
4	2	53.84	46.15
5	1	69.69	30.30

Tabla 7. Matriz de similitud entre las comunidades de ascomicetes lignícolas de la Laguna de Términos.

Estaciones de muestreo	Atasta	Islote	Balchacá	Panlao	Sabancuy	E. Pargo
Atasta	*	50	12.5	43.48	19.05	26.92
Islote	*	*	21.05	48.28	16.67	20.69
Balchacá	*	*	*	30.30	46.15	32.26
Panlao	*	*	*	*	18.6	22.64
Sabancuy	*	*	*	*	*	52.78
E. Pargo	*	*	*	*	*	*

Tabla 8. Valores de temperatura (°C) y salinidad (‰) registrados en la Laguna de Términos.

Estacion	Temperatura (°C)	Salinidad (‰)
Atasta	26	12
Islote	26	10
Balchacá	31	15
Panlao	29	13
Sabancuy	28	26
Estero Pargo	29	27

7. Discusión

Salvo por algunos hongos marinos facultativos (*Alternaria*, *Arthrotrrys*, *Fusarium* y *Stachybotrys chartarum*), la mayoría de las especies registradas en la Laguna de Términos son especies típicas del manglar. Las tres especies con abundancia mayor a 14% (Tabla 4) pertenecen al género *Lulworthia*. Este género es considerado desde los inicios de la micología marina como una de las especies características del manglar, estando presente en 20% de las colectas realizadas en manglares desde la década de 1960 (Kohlmeyer 1969a). Actualmente se encuentran registradas 36 especies diferentes dentro del género *Lulworthia* (www.indexfungorum.org). Es un género bastante complejo de identificar hasta el nivel de especie ya que no se cuenta con un estudio filogenético detallado sobre las diferentes especies y sus características taxonómicas principales. A pesar de que se han llevado a cabo algunos estudios moleculares para aclarar la filogenia del género *Lulworthia* (Spatafora *et al.* 1998, Kohlmeyer *et al.* 2000, Campbell *et al.* 2002, Inderbitzin *et al.* 2004, Harvey 2004), la falta de especímenes de herbario y cultivos de las especies tipo (como en el caso de *Lulworthia fucicola*) han complicado el desarrollo de la investigación (Campbell 2005). En México, el género *Lulworthia* se registró previamente en los estados de Baja California Sur (Kohlmeyer 1984, Alpuche 2011) y Colima (González y Herrera 1995) y en un estudio acerca de hongos arenícolas en las playas de Tabasco (Velez 2011). La suma del porcentaje de abundancia de las tres especies de *Lulworthia* registradas en este estudio es de 51%, lo que indica la dominancia de esta especie en la Laguna de Términos.

Lulworthia fucicola (Figura 17 A-C) es una especie que se conoce poco. Fue descrita originalmente en un alga (*Fucus vesiculosus*) y posteriormente registrada en madera sumergida. No obstante, Kohlmeyer *et al.* (2000) notaron que la especie lignícola presenta diferencias con la descrita originalmente en *Fucus vesiculosus*. El trabajo original de Sutherland (1916) describe el ascoma de la especie algícola como carbonáceo, con bases hialinas y sin cuello mientras que el ascoma de la especie lignícola es descrito como oscuro, de pared delgada y cuello largo. En manglares solo ha sido registrado en un porcentaje bajo de abundancia en dos estudios en Malasia (Alias *et al.* 2010, 1%, Pang *et al.* 2003, 0.23%) y en un estudio acerca de hongos arenícolas de las playas de la Habana, Cuba (Enríquez *et al.* 2003). Entre las regiones templadas donde ha sido registrado se encuentran Dinamarca

(Rees 1979), Nueva Zelanda (Lintott y Lintott 1982), Portugal (Figueira y Barata 2007, Sridhar *et al.* 2012) y el estado de Washington, EU (Jones 1985).

Lulworthia grandispora (Figura 16 A-C) es la especie que cuenta con mayor número de registros en manglares. Ha sido reportada en Florida (Everglades), Liberia, Brasil, Guatemala, Bahamas, Sudáfrica (Kohlmeyer 1976, Kohlmeyer y Kohlmeyer 1971); India (Sarma y Vittal 2000, Maria y Sridhard 2003), este de la India (Sarma y Vittal 2001), oeste de la India (Maria y Sridhard 2002) sureste de la India (Maria y Sridhard 2004), suroeste de la India (Nambiar y Raveendran 2009a, b y c), Malasia (Jones y Kuthubutheen 1989, Tan y Leong 1992, Alias *et al.* 1995, Alias y Jones 2000, Alias *et al.* 2010, Pang *et al.* 2010), Tailandia (Jones *et al.* 2006, Dethoup y Manoch 2009, Sakayaroj *et al.* 2011), las Islas Nicobar (Chinnaraj 1993), Isla Mauricio (Poonyth *et al.* 1999), las islas Seychelles (Hyde y Jones 1988), Filipinas (Alias *et al.* 1999). En Malasia, Alias y Jones (2000) reportan a *L. grandispora*, junto con *Lignincola laevis*, como los principales colonizadores primarios en maderas de *Avicennia* y *Bruguiera*. En México fue reportada con baja abundancia (5.1%) en Barra de Navidad (González y Herrera 1995), mientras que en la playa de Boca de Pascuales se registró como especie dominante (Hyde 1992), con un 31% de abundancia, mucho mayor que el 13.7% reportado en las Bahamas (Jones y Abdel-Wahab 2005). En este estudio tuvo un porcentaje de abundancia igual de 16%.

Once hongos fueron registrados dentro de la categoría de especies comunes (con valores de abundancia menores a 10% y mayores al 2%): *Torpedospora radiata* (Figuras 13 y 14), *Halenospora varia* (Figura 17 H-J), *Halocyphina villosa* (Figura 18), *Lignincola laevis*, *Fusarium* sp. (Figura 11 F), *Phoma* sp., *Cirrenalia* sp. (Figura 14 L), Teleomorfo A (Figura 19 A-C), *Haiyanga salina* (Figura 15 A-G), *Trichocladium* sp. (Figura 15 H-I), Anamorfo N.I. y Teleomorfo E (Figura 20 E-I). Todas, salvo *Fusarium* sp., el Anamorfo N.I. y el Teleomorfo A, son especies características de los manglares del mundo (Kohlmeyer y Kohlmeyer 1979).

Torpedospora radiata ha sido registrado previamente en manglares de Puerto Rico (Nieves-Rivera 2005), las islas Bahamas (Jones y Abdel-Wahab 2005), la India (Maria y Sridhard 2002), suroeste de la India (Prasannarai y Sridhard 2003), la isla de Borneo (Pang *et al.* 2010), Tailandia (Pilantanapak *et al.* 2005, Jones *et al.* 2006, Dethoup y Manoch 2009, Sakayaroj *et al.* 2011), Malasia (Alias *et al.* 1995, Alias y Jones 2000, Alias *et al.*

2010, Pang *et al.* 2010) y Filipinas (Alias *et al.* 1999). Si bien en la mayoría de estos estudios aparece con frecuencias relativamente bajas, Prasannarai y Sridhard (2003), la reportan como el taxon más frecuente durante dos años consecutivos en el oeste de la India. En este estudio se encontraron dos morfotipos diferentes en los peritecios de *T. radiata*, el primero (Figura 12) coincide con la descripción de Kohlmeyer y Kohlmeyer (1979), mientras que el segundo (Figura 13) se diferencia en el color mas claro del ascoma y la presencia de ornamentaciones peludas en el cuello. Se sabe que ambos morfotipos pertenecen a la misma especie por las ascosporas. Estudios posteriores tanto genéticos como morfológicos ayudarían a determinar las diferencias entre ambos tipos de *T. radiata*.

El hongo mitospórico *Halenospora varia* (Figura 17 H-J) ha sido reportado en las Bahamas (Jones y Abdel-Wahab 2005), la India (Sarma y Vittal 2000 y 2001, Nambiar y Raveendrar 2009a y b), Suroeste India (Maria y Sridhard 2003, Prasannarai y Sridhard 2003), este de la India (Sarma *et al.* 2001), Malasia (Jones y Kuthubutheen 1989, Alias *et al.* 2010), la isla de Borneo (Pang *et al.* 2010), Tailandia (Pilantanapak *et al.* 2005, Jones *et al.* 2006, Dethoup y Manoch 2009, Sakayaroj 2011), las islas Nicobar (Chinnaraj 1993), Filipinas (Alias *et al.* 1999) y Hong Kong (Vrijmoed *et al.* 1986a y b). Es importante mencionar que *H. varia* ya había sido reportada para México en la Barra de Navidad por González *et al.* (2001), en los manglares de la Bahía de La Paz (Alpuche 2011) y en un estudio de hongos arenícolas de las playas de Tabasco (Velez 2011). *H. varia* se encontraba clasificada anteriormente dentro del género *Zalerion*, el cual se encuentra dentro de la familia Lulworthiaceae y es considerado anamorfo de algunas especies de *Lulworthia* (Hanlin 1995). No obstante, Bills *et al.* (1999), al utilizar secuencias de ITS, descubrieron una mayor afinidad de *Z. varia* con el grupo Leotiaceae, mientras que la especie tipo, *Z. maritima*, permaneció dentro de Lulworthiales.

Algunas de las especies consideradas comunes en la Laguna de Términos presentaron mayor abundancia en estudios realizados en distintos manglares del mundo. Tal es el caso del ascomicete cosmopolita *Lignicola laevis*, considerado tanto colonizador primario (Jones y Kuthubuten 1989), como una especie persistente con la capacidad de colonizar tanto sustratos jóvenes como en descomposición avanzada (Alias y Jones 2000). Esta especie ya había sido previamente registrada en México (Hyde 1992) con un porcentaje de abundancia de 14%. También ha sido reportado en las Bahamas (Meyers 1957, Jones y

Abdel Wahab 2005) Brasil, Guatemala, Sudafrica (Kohlmeyer 1976, Kohlmeyer y Kohlmeyer 1971), la India (Sarma y Vittal 2001 y 2004), sureste India (Maria y Sridhard 2003), este de la India (Ranin y Pannerselvam 2009), Malasia (Jones y Kuthubuten 1989, Tan y Leong 1992, Alias y Jones 2000 y Alias *et al.* 2010), Isla Mauricio (Poonyth *et al.* 1999 y 2001), en las islas Nicobar (Chinnaraj 1993), en Filipinas (Alias *et al.* 1999), Tailandia (Pilantanapak *et al.* 2005, Jones *et al.* 2006). En Hong Kong, Vrijmoed *et al.* (1986) lo aislaron en bloques de *Pinus* sp. y *Tectona* sp. Al ser una especie de amplia distribución, fue utilizada por Pang *et al.* (2013) para un análisis de diversidad genética, el cual concluyó que *L. laevis* es un complejo de subespecies muy cercanas con ligeras variaciones morfológicas. En ese mismo estudio, los autores recomiendan estudiar la diversidad de otras especies cosmopolitas, como *Aniptodera cheasapeakensis*, *Ceriosporopsis halima*, *Savoryella lignicola* y *Torpedospora radiata*. Si bien en este estudio se registraron *T. radiata* y *L. laevis*, solo se consiguió cultivar la primer especie.

Otra especie común en este estudio fue *Haiyanga salina* (Figura 15 A-G), la cual ha sido reportada en Ecuador (Álvarez-Montero 2011), Colombia (Kohlmeyer 1976) India (Prasannarai y Sridhard 2003) y Tailandia (Sakayaroj *et al.* 2011). Otros hongos comunes fueron los facultativos *Fusarium* y *Phoma* sp. Algunas especies dentro del género *Fusarium* ya habían sido reportadas en manglares de Malasia (Jones y Kuthubuten 1989) y Puerto Rico (Nieves-Rivera 2005). Respecto al género *Phoma*, ha sido aislado frecuentemente de manglares; Kohlmeyer (1969a) y Hyde y Jones (1988) lo consideran, junto con *Lulworthia* sp. y *Leptosphaeria australiensis*, entre las 3 especies típicas del ecosistema de manglar. Más recientemente ha sido reportado en la India (Sarma y Vittal 2001, Prasannarai y Sridhard 2003, Maria y Sridhard 2002, 2004), Sudáfrica (Steinke y Jones 1993) y Malasia (Pang *et al.* 2010).

Halocyphina villosa (Figura 18) fue el único basidiomicete manglícola registrado en la Laguna de Términos. Es una especie bastante común en los manglares del sureste asiático (Malasia, Tailandia, Borneo, Filipinas, etc.), y en algunos estudios ha resultado tan dominante como los ascomicetes. Por ejemplo, los estudios de Hyde y Jones (1989) (Seychelles), Pang *et al.* 2010 y Alias *et al.* 2010 (Malasia) lo reportan con una abundancia mayor al 10%. Entre los valores más altos se encuentran los reportados en los manglares de Malwan (India) por Maria y Sridhard (2002), con una abundancia entre 24% y 21.5%. Aun

así, en la mayoría de los estudios su abundancia varía de 0.5 a 5%. En el mar Caribe ha sido aislado de la isla Santa Cruz, ubicada en las Islas Vírgenes (Kohlmeyer y Volckman-Kohlmeyer 1988), Belice (Kohlmeyer y Volckman-Kohlmeyer 1987, Kohlmeyer *et al.* 1995) y en Florida (Newell 1976, Schmit y Shearer 2003). Se lo considera un colonizador intermedio de la madera (Hyde & Jones 1988). Es una especie con potencial biotecnológico, pues se han conseguido aislar compuestos con actividad antibiótica de este basidiomicete. El principal de ellos, la siccayna (C₁₁H₁₀O₂), es un compuesto con moderada actividad antibiótica y citotóxica, aislado previamente de cepas de *Helminthosporium siccans*, el cual aunque ha sido probado como efectivo contra bacterias gram negativas (Kupka *et al.* 1981) actualmente no se comercializa. A pesar de que *N. vibrissa* es otro de los basidiomicetes comunes en los manglares y que presenta un rango de distribución en aguas tropicales y subtropicales, reportándose incluso en aguas del Mediterráneo (Kohlmeyer 1983, Hyde 1986, Jones y Kuthubutheen 1989), si bien se han reportado esporas de *N. vibrissa* en las costas de Quintana Roo (Gonzalez *et al.* 2001), nunca ha sido reportado en forma de basidiocarpo en las costas de México. Una posible explicación podría ser la preferencia de este hongo por los sustratos ricos en lignocelulosa (Jones y Jones 1993). Dado que ha sido reportado en manglares de las costas de Cuba (Samón-Legrá y Enríquez Lavandera 2010), hacen suponer su presencia en los manglares de Quintana Roo.

Entre las especies manglícolas con el menor porcentaje de abundancia (Tabla 4) se registraron para la Laguna de Términos *Aniptodera* sp. (Figura 14 A-F), *Lulworthia* sp. A (Figura 16 D-I) y el mitospórico *Cirrenalia macrocephala* (Figura 14 J-K). Otros hongos con baja frecuencia de aparición fueron *Alternaria* sp. y *Arthrobotrys* sp. (Figura 11 A y B-C respectivamente). Este último ya había sido aislado para manglares (Swe *et al.* 2008). Si bien otros estudios han confirmado la presencia de hongos depredadores de nemátodos en manglares (Fryar *et al.* 2004) e incluso se han descrito nuevas especies de hongos nematófagos manglícolas en Hong Kong (*Arthrobotrys mangrovispora*) (Swe *et al.* 2008), se considera que el género *Arthrobotrys* es más común en ecosistemas terrestres que en marinos (Swe *et al.* 2009). No hubo registros de otros hongos nematófagos en la Laguna de Términos. Por otra parte, *C. macrocephala* ha sido reportada como poco abundante en la India (Sarma y Vittal 2001 y Nambiar y Raveendran 2009a y b) y en Hong Kong (Vrijmoed

et al. 1986a); este último estudio utilizó una metodología similar a la desarrollada en la presente investigación.

Llama la atención el hecho de que en las estaciones de Atasta, y Balchacá, aproximadamente la mitad de las unidades de muestreo recuperadas, presentaron crecimiento fúngico (6 de 12 en Atasta y 8 de 14 en Balchacá). En Atasta se encontraron dos especies marinas facultativas, *Fusarium*, y *Alternaria* (Figura 11 F y A respectivamente); mientras que *Stachybotrys chartarum* se encontró solo en Estero Pargo. Este último es un hongo productor de micotoxinas (aflatoxinas) y se le considera responsable de alergias en personas que habitan edificios dañados por la humedad (Fung *et al.* 1998, Terr 2009). El género *Stachybotrys* ha sido reportado en hábitats marinos por Meyers y Reynolds (1959). La estación de Atasta no se encuentra en una zona de impacto tan marcado como Estero Pargo, y es probable que reciba un mayor aporte de desechos provenientes de los poblados de la península de Atasta que de la Isla del Carmen, los cuales parecen no alterar la diversidad fúngica del manglar como en la estación Estero Pargo.

Schmit y Shearer (2004) reportaron el valor de riqueza fúngica del Océano Atlántico entre 12 y 47 especies (media = 25.6). Este valor es más bajo que las medias registradas en los océanos Índico (42.9 especies) y Pacífico (44 especies). Estos autores sugieren que la mayor diversidad fúngica registrada en el Pacífico puede deberse a una mayor intensidad de muestreo, así como a una mayor diversidad de especies de mangle, razón que podría explicar el menor número de especies en el Atlántico. Si bien el número de especies de hongos registrados en esta investigación (24 especies) es relativamente bajo, estudios acerca de hongos marinos anteriores en el Atlántico han indicado una riqueza de especies baja (Schmit y Shearer 2004); por ejemplo, 46 especies reportadas para Belice (Kohlmeyer y Volkmann-Kohlmeyer 1987), 22 en las Bermudas (Kohlmeyer y Kohlmeyer 1977) y 92 en las Islas Bahamas (Jones y Abdel-Wahab 2005) siendo este último el valor más alto registrado para el Atlántico. Por su parte, en los manglares de los océanos Índico y Pacífico han sido más abundantes las especies manglícolas registradas: 128 especies en Hong Kong (Jones y Vrijmoed 2003), 95 en Brunei (Hyde 1988a y b, 1990), 91 en Udyavara, India (Maria y Sridhar 2003, Sridhar 2004), 41 (Prasannarai y Sridhard 2003) y 32 (Nambiar y Raveendran 2009a), en el suroeste de la India 88 especies en los deltas de Godavari y Krishna, India (Sarma y Vittal 2001), 66 en Filipinas (Besitulo *et al.* 2010), 82 y 50 en

Malaysia (Jones y Kuthubutheen 1989, Alias *et al.* 1995), 31 especies en Tailandia (Dethoup y Manoch 2009), 63 hongos en las islas Andaman y Nicobar (Chinnaraj 1993), 67 para isla Mauricio (Poonyth *et al.* 1999) y 63 para las islas Seychelles (Hyde y Jones 1989). Alias *et al.* (1995) encontraron una diversidad muy alta (51-64 taxa) en manglares de Malasia, y Hyde (1990b) encontró un valor similar en Brunei (76 taxa). Otros sitios con registros altos de diversidad fúngica manglícola son Sudáfrica, con 55 especies (Steinke y Jones 1993), 30 en Singapur (Tan y Leong 1992) y 39 especies en el norte de Sumatra (Hyde 1989 a). Como se mencionó antes, la explicación mas aceptada a la mayor abundancia de hongos manglícolas en los océanos Pacífico e Índico es tanto la mayor abundancia de especies de mangles (Schmit y Shearer 2004) como el hecho de ser este el punto de origen de muchos generos de mangle (Chapman 1975).

El porcentaje de colonización registrado en la Laguna de Términos fue de 78%, el cual resulta ligeramente mayor que el 75% en las islas Langkawi (Zainuddin y Alias 2005) y menor al 80% reportado en Filipinas (Jones *et al.* 1988), 85% en Singapur (Tan *et al.* 1989), 80.4% en Pontian Besar, Malaysia (Tan y Leong 1992), 100% en Sungei Geylang Patah (Jones y Tan 1987), 93.8% en la India (Maria y Sridhard 2002). Al igual que con el número de especies fúngicas, los resultados obtenidos en la Laguna de Términos podrían atribuirse a diversas causas, siendo las principales: que estos estudios utilizaron como metodología la recolecta de madera, en lugar de las carnadas fijadas en el campo, la menor diversidad de sustratos en los manglares del Atlántico oeste y el menor tiempo de incubación que en los estudios previos.

En este estudio, el número de especies fúngicas por muestra fue de 0.24, el cual resulta pequeño comparado con el número registrado en regiones de los océanos Índico y Pacífico como Malasia (2.8) por Alias *et al.* (1995), las islas Seychelles (1.1- 1.5) (Hyde y Jones 1989), la isla de Hainan (0.9) (Vrijmoed *et al.* 1996), islas Langkawi (1.2) (Zainuddin y Alias (2005), el sureste de la India (2-3) Maria y Sridhard (2003), y entre 1.1 y 1.4. en la Isla Mauricio (Poonyth *et al.* 1999). Otros valores fueron 1.3 en Sungei Geylang Patah (Jones y Tan 1987) y 1.5 para el manglar de Pontian Besar (Tan y Leong 1992). El valor más cercano al reportado en este estudio fue de 0.3 en Tailandia (Sakayaroj *et al.* 2011). Todos los estudios mencionados utilizaron la recolecta de material como metodología.

Resulta complicada la comparación entre resultados debido a la escasez de trabajos donde se haya usado la técnica de las carnadas de madera y la diferencia en la madera y los índices utilizados. Tan *et al.* (1989) utilizó bloques de *A. marina* y *A. lanata* en el manglar de Mandai, Singapur. Leong *et al.* (1991) utilizaron madera de *Bruguiera cylindrica* y *Rhizophora apiculata* en sus carnadas. Hyde (1991) utilizó postes de *R. apiculata* y *Xylocarpus granatum* en Brunei. Kohlmeyer *et al.* (1995) utilizó madera de *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora apiculata* y *X. granatum* en los manglares de Belice. Vrijmoed *et al.* (1986a) reportaron diferencias entre las especies fúngicas registradas en madera de *Pinus* sp. y *Tectona grandis*, encontrando una mayor diversidad en *Pinus* sp. que en *T. grandis*.

Estudios anteriores (Jones 1963, Vrijmoed *et al.* 1986a) han demostrado que la madera de *Pinus* sp. es útil para evaluar la diversidad de hongos lignícolas, No obstante, esta técnica esta limitada a los hongos con la capacidad enzimática de degradar la madera de *Pinus* sp., de manera que algunas especies presentes en la laguna pudieran no colonizar la madera y quedarían sin registrar. Otras diferencias entre resultados pueden deberse al tamaño de muestra usado, al tiempo de inmersión del sustrato (en caso del uso de carnadas) y al tiempo de incubación. Si bien pudieron haberse usado otras maderas para las carnadas, para esta investigación se eligió *Pinus* sp. debido a que se ha informado de su preferencia por hongos lignícolas en otros estudios tanto en manglares (González y Herrera 1995) como en agua dulce (Rosique 2008) y zonas de aguas templadas (Vrijmoed *et al.* 1982), además de contener una mayor cantidad de celulosa que *A. germinans* y *R. mangle* (Gonzalez y Herrera 1995). A pesar de obtenerse un menor número de especies utilizando las carnadas de madera (Jones y Hyde 1988), esta técnica es útil para conocer las especies fúngicas dominantes de un ecosistema (Alias y Jones 2000), por lo que es recomendada para ecosistemas sin estudios previos. Jones y Hyde (1988) discutieron ampliamente los pros y contras tanto del método de las carnadas como de la recolecta de madera.

Es recomendable, como sugieren Alias y Jones (2000) estandarizar en un futuro el tiempo de inmersión, incubación, tamaño de muestra y tamaño de carnadas utilizadas para el estudio de hongos lignícolas, esto facilitaría enormemente la comparación entre estudios realizados en diferentes manglares del mundo. Otra razón para realizar estudios posteriores es para encontrar especies con menor abundancia, tanto con la técnica de las carnadas de

madera como con la recolecta de restos de madera. De esta manera se obtendrían datos que permitirían el estudio de otras áreas como la ecología y la genética de poblaciones.

Se sabe que en los mares la diversidad fúngica puede variar de acuerdo a factores ambientales (temperatura del agua, salinidad, pH y la temporada del año); físicos (amplitud de la marea, distribución vertical) características del sustrato (disponibilidad y abundancia, especificidad del hongo hospedero, composición de la corteza, etc.), biológicos (competencia, disponibilidad de nutrientes, presencia de otros organismos), además del tiempo que el sustrato permanezca sumergido. Todos estos factores han sido discutidos por Jones (2000) y Sarma y Hyde (2001). Tan *et al.* (1989) y Hughes (1975) comentan particularmente sobre el efecto de la duración del sustrato bajo el agua.

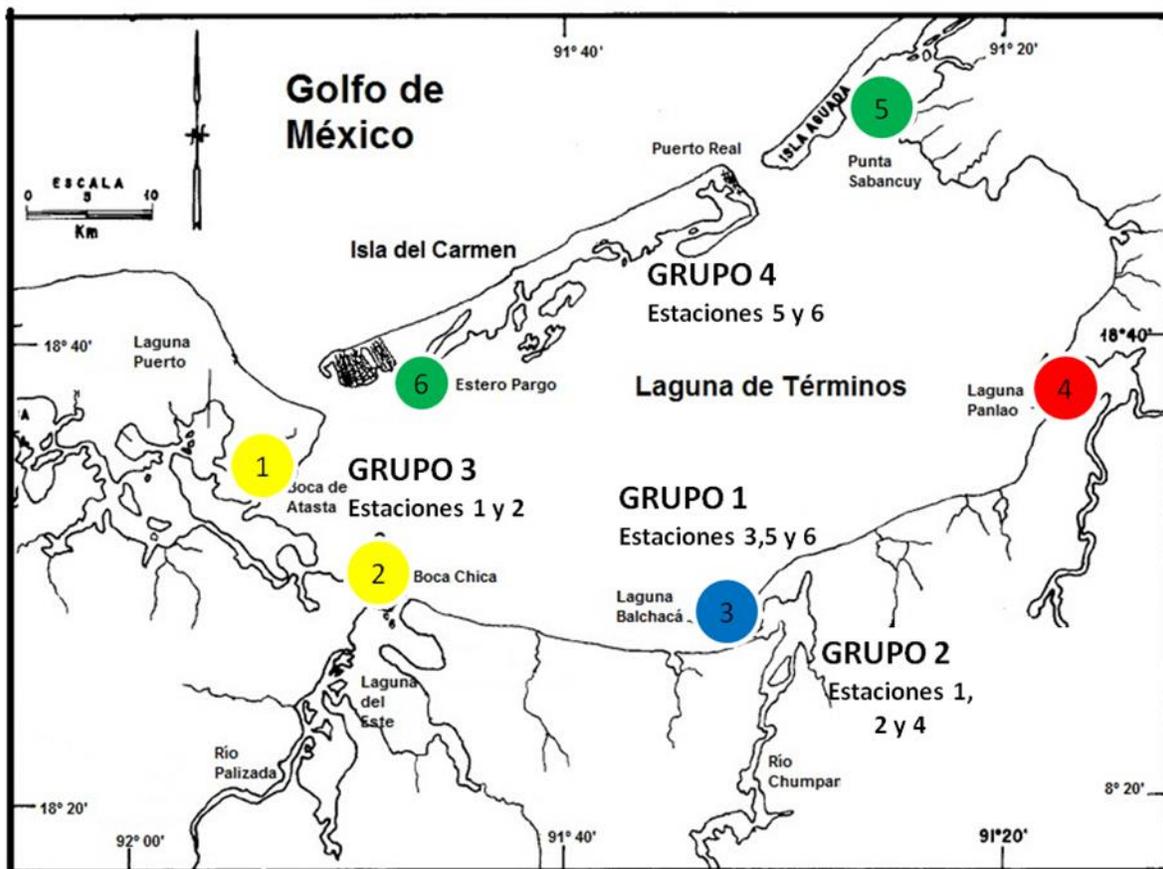


Fig. 30. Estaciones de muestreo agrupadas según el índice de similitud de Bray-Curtis. Los mayores grupos fueron el Grupo 1, formado por las estaciones 3, 5 y 6 (verde y azul) y el Grupo 2, formado por las estaciones 1, 2 y 4 (amarillo y rojo). (Imagen modificada de Phleger y Ayala Castañares 1971).

De entre todos los factores mencionados, la salinidad y la temperatura han sido considerados como los que más afectan la distribución de los hongos marinos (Gold 1959, Johnson 1967, Schaumann 1968, 1975, Hughes 1969, Shearer 1972, Tubaki e Ito 1973, Alias y Jones 2000). Si bien en diversos estudios se ha mencionado a la temperatura como el factor de mayor influencia en la distribución fúngica manglícola (Booth y Kenkel 1986, Hughes 1974, 1986). Los resultados de este estudio sugieren una mayor influencia de la salinidad en la distribución fúngica de la Laguna de Términos. Esto se puede deducir al comparar los grupos formados por el índice de Bray Curtis (Figura 30) con los valores obtenidos de temperatura y salinidad (Tabla 8). Las estaciones con menor salinidad coinciden con el grupo 3, mientras que las que registraron mayor salinidad pertenecen a los grupos 1 y 4.

En un trabajo de Sridhar y Kaveriappa (1988) se reportó que, de 14 cepas de hifomicetes acuáticos, ninguna consiguió esporular a un nivel de salinidad mayor al 20.4 ‰. En cambio las especies marinas se encuentran adaptadas a los cambios de salinidad (Byrne y Jones 1975). Los estudios de Sadaba (1996) y Jones (2000) indican un predominio de los hongos marinos estrictos durante las temporadas de secas, cuando la salinidad es mayor. Shearer (1972) detectó una variación en el radio entre ascomicetes y deuteromicetes con el cambio de salinidad en las estaciones. En las zonas con salinidad baja hubo una dominancia de deuteromicetes, mientras que en las zonas de mayor salinidad, los ascomicetes fueron dominantes. No obstante, los resultados de Vrijmoed *et al* (1982) resultaron contrarios a los mencionados por Shearer (1972), al no encontrar cambio en la abundancia de ascomicetes y hongos mitospóricos. En el presente estudio, no se encontró una predominancia de especies mitospóricas en las zonas donde la salinidad fue baja, por lo que nuestros resultados son mas similares a los de Vrijmoed *et al*. (1982). No obstante, este autor y sus colaboradores menciona que no es posible atribuir patrones de distribución o frecuencia a un solo factor, sino mas bien a un conjunto de factores. Resulta necesario llevar a cabo más estudios para poder determinar con certeza qué factores afectan la distribución en determinados manglares.

Otro factor que influencia el número de especies registradas es el tiempo de incubación en el laboratorio. Durante el proceso de descomposición de la madera cambian las especies fúngicas dominantes; este proceso es conocido como sucesión (Alias y Jones

2000). La sucesión es también expresión de diferencia en el tiempo de fructificación. Prasannarai y Sridhard (2003) mencionan que la diversidad registrada en su estudio fue mayor después de 6 meses de incubación. Del mismo modo, los índices de Shannon fueron mayores después de 6 y 13 meses de incubación. Se espera que con el desarrollo de técnicas moleculares sea posible la obtención de hongos incapaces de esporular o que no se desarrollan en cultivo (Pang y Mitchell 2005, Zuccaro *et al.* 2008). Alias y Jones (2000) reportan que el mayor número de hongos, porcentaje de colonización y número de especies por muestra fue observado luego de 6-8 semanas de incubación. Si bien el tiempo de incubación utilizado en este estudio fue mayor a 6 semanas, la diversidad registrada en la Laguna de Términos fue mucho menor.

La mayoría de los estudios han sido realizados en manglares con poco impacto humano. No obstante, algunos se han llevado a cabo en sitios contaminados. Hyde (1989b) reportó que la presencia de hidrocarburos reduce la diversidad y números de hongos saprobios manglícolas. Si bien se han registrado derrames petroleros en el Golfo de México (Vázquez-Botello *et al.* 1976, Botello 1978, García-Cuéllar *et al.* 2004) ninguno de ellos ha impactado gravemente el interior de la Laguna de Términos. No obstante, el aumento de la población, la destrucción de los manglares, y los desechos vertidos en la laguna son amenazas que podrían impactar negativamente el Área de Protección de Flora y Fauna de la Laguna de Términos (INE 1997), sobre todo este último. Este problema ha surgido de la descarga de aguas industriales residuales, aguas de drenajes de campos agrícolas y de pueblos ribereños. Los sistemas de riego también se han caracterizado como inapropiados y con un mal manejo de pesticidas, medicamentos y fertilizantes. Algunos estudios han determinado que existe contaminación fecal con la presencia de géneros de bacterias como *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Escherichia* y *Pectobacterium* (Rodríguez y Romero 1980, Lizarraga-Partida *et al.* 1983). Las actividades del sector primario hasta ahora identificadas y que afectan al ecosistema son la agricultura con el cultivo intensivo de arroz, además que esta producción disminuye el volumen de descarga del río Candelaria a la Laguna de Términos. Contribuye al deterioro por las aguas residuales que vierte hacia la laguna y su fauna acuática.

A pesar de que los valores de acumulación de especies no alcanzan a estabilizarse en la grafica (Figura 23), el valor de rarefacción finita para el número de muestras utilizado

(78 unidades de muestra) es similar (23.95) al número de especies registradas (Figura 24), con lo cual se puede afirmar que a pesar de no haberse registrado el total de especies lignícolas de la laguna, el esfuerzo de trabajo fue el suficiente para registrar las especies más abundantes.

En cuanto a la riqueza de especies por estación, Estero Pargo resultó la estación con mayor índice de rarefacción (Figura 25) con 12 especies por cuarenta n. Esto puede deberse a muchos factores. En primer lugar, Estero Pargo fue, junto con Sabancuy, la estación con mayor número de unidades de muestras recuperadas (Tabla1), con lo cual se obtiene un muestreo mas representativo que en estaciones con menos bloques recuperados. Otro factor es el mayor índice de salinidad registrado en Estero Pargo, el cual beneficia la presencia de ascomicetes marinos (Hyde, 1986), el último factor es el impacto humano; al estar ubicado dentro del área urbana de Ciudad del Carmen, el impacto de actividades antropogénicas es mucho mayor que en las estaciones restantes. Si bien esto no impide el crecimiento de especies manglícolas como *L. grandispora* y *L. laevis*, si se refleja en la presencia de especies facultativas como *Stachybotris chartarum*. Llama la atención que Panlao, a pesar de ser una de las estaciones con menor número de unidades de muestreo recuperadas (8), alcanzo un índice de rarefacción de 8, lo cual sugiere la presencia de una comunidad fungica diversa y bien conservada. Las estaciones con menor riqueza fueron Atasta (5.5) y Sabancuy. Atasta presentó el menor número de unidades de muestra recuperadas, lo cual pudo haber afectado el índice de rarefacción de la estación. Sabancuy, por su parte, es el caso contrario a Panlao, ya que a pesar de haberse recuperado el total de unidades de muestra utilizada (Tabla 1), su valor de riqueza fue ligeramente mayor a 6 (Figura 25). Lo cual sugiere que el sitio seleccionado no presentaba las condiciones propicias para el desarrollo de los ascomicetes.

Al haber sido planeada originalmente para el estudio de animales y plantas, la ecuación de rarefacción considera N como número de individuos. No obstante, las características propias del reino Fungi hacen que no puedan considerarse como individuos los datos de presencia y ausencia de determinada especie, sino como aislados o frecuencia de aparición. Aun así, investigaciones anteriores han utilizado con éxito la ecuación de rarefacción para describir la riqueza de especies fúngicas en manglares (Ananda y Sridhard 2002, Maria y Sridhard 2002, 2003).

La asignación de categorías de abundancia ha variado siempre según el autor, lo cual complica la comparación entre investigaciones. Hyde (1986) y Jones y Hyde (1988) dividieron sus resultados en muy frecuentes (>10%) frecuentes (>5<10) poco frecuentes (>1<5) y raros (>1). Alias *et al.* 1995 clasificaron sus resultados de Malasia en muy frecuentes (>15%) y frecuentes (6-14%). Sadaba y Sarinas (2010) consideraron muy frecuentes a los mayores al 10%, frecuentes 5–10%, poco frecuentes 1–5% y raros los menores a 1%. Poonyth *et al.* 1999 clasificaron como muy frecuentes abundancias mayores al 20 %, frecuentes (10-20 %) e infrecuentes los menores al 10 %. En Filipinas, Besitulo *et al.* 2010 definieron las especies frecuentes como mayores al 4%, comunes (3–3.9%) e infrecuentes (>3%). El porcentaje de ocurrencia utilizado en este estudio se basó en los estudios realizados previamente en las costas de México, principalmente en los estudios de González y Herrera (1998) y Velez (2010).

Entre los estudios donde se ha calculado la diversidad utilizando los índices de Shannon y Simpson, destaca el de Pang *et al.* (2010) en Malasia. Sus índices de diversidad de Shannon fueron mayores a los registrados en la Laguna de Términos. Otro estudio que analiza la diversidad es el de Maria y Sridhard (2002). En dicho estudio los mayores índices de diversidad (tanto Simpson como Shannon) fueron para los manglares de Honnavar ($D = 0.971$, $H' = 0.815$) y Panaji ($D = 5.087$, $H' = 0.867$). No obstante, en Panaji todos sus valores fueron mayores a 0.95 (Simpson) y 4 (Shannon).

En nuestro estudio, las estaciones con mayor registro de diversidad fueron E. Pargo ($H' = 2.32$) y Panlao ($H' = 2.14$), mientras que las menos diversas fueron Sabancuy (1.59) y Atasta ($H' = 1.64$). Estero Pargo es la estación más cercana al área urbana de Ciudad del Carmen (Figura 9); este hecho puede haber influenciado la presencia de hongos como *S. chartarum*. Por otra parte, mientras este impacto favorece el crecimiento de especies marinas facultativas, es probable que afecte el de las especies marinas nativas, como es el caso de *H. villosa*, que no fue registrado en Estero Pargo, a pesar de ser esta la estación con mayor número de especies. En el caso de Atasta, la menor diversidad podría atribuirse a la presencia de la planta de Nitrogeno Cantarell SA de CV, ubicada en la península de Atasta (Villalobos Zapata *et al.* 1999), así como a un menor número de bloques recuperados (6 de 8) en comparación con sitios como Estero Pargo (20 de 20), lo cual puede provocar una descripción menos precisa de la diversidad. La variación en el número de bloques

recuperados se debe a factores como la marea, corrientes marinas y tormentas, los cuales pueden ocasionar la pérdida de algunas carnadas. Sabancuy por su parte, a pesar de presentar un número de unidades de muestreo representativo (20 de 20), su diversidad de especies fúngicas fue baja, siendo esta la estación en donde *L. fusicola* tuvo mayor frecuencia de aparición (52% del total de frecuencia en la Laguna de Términos), constituyendo la especie dominante, seguida por *Lulworthia* sp. Los resultados en Sabancuy pueden atribuirse tanto a los efectos de la temporada de nortes como al efecto de las corrientes que entran en la laguna (Figura 30), si bien la contaminación proveniente de la comunidad de Sabancuy es un factor a tomar en cuenta, al ser esta una población mas pequeña que Ciudad del Carmen como al no estar localizada la estación de muestreo en la zona de impacto de la comunidad de Sabancuy, resulta poco probable que el impacto humano sea el principal motivo de la baja diversidad registrada.

El índice de Simpson, indica como la estación más diversa Panlao ($D = 0.05$), seguida por Estero Pargo ($D = 0.1$). Por otra parte, las estaciones menos diversas fueron Balchacá y Sabancuy, ambas con un valor de $D = 0.23$. Cabe señalar que el índice de Simpson calcula la probabilidad de que dos individuos seleccionados aleatoriamente de una población pertenezcan a la misma especie (Simpson 1949), por lo tanto, entre mayor sea el valor de D de Simpson, menos diversa es una comunidad. De este modo vemos que los resultados obtenidos con el índice de Simpson son muy congruentes con los valores de H' de Shannon. No obstante, este último arroja diferencias entre los valores de diversidad para las estaciones de Sabancuy y Balchacá, siendo la primera menos diversa. Estas diferencias pueden atribuirse a los diferentes factores tomados en cuenta por cada índice.

Respecto al índice de Pielou, la estación con menor equitabilidad fue Sabancuy (Figura 28), esto resulta evidente al observar la gran dominancia de *L. fusicola* en la estación (Tabla 4). Atasta fue la segunda estación con menos equitabilidad, lo cual puede explicarse por el menor número de unidades de muestra recuperadas (Tabla 1). Balchacá e Islote presentaron índices de Pielou intermedios (.55 y .58 respectivamente), debido quizás a la influencia tanto del agua proveniente del Golfo de México como a las descargas de los ríos (Figura 30). Las estaciones con mayor índice de equitabilidad fueron Estero Pargo (0.73) y Panlao (0.67). Lo cual indica que en dichas estaciones, las especies se distribuyen de una manera más homogénea, sin una dominancia de una especie sobre la otra como en el

caso de Sabancuy. Llama la atención que ambas estaciones difieren ampliamente en las especies registradas.

Tanto Estero Pargo como Panlao son respectivamente, las estaciones más diversas de cada uno de los dos grupos formados por el índice de similitud de Bray Curtis. Este índice dividió las estaciones de muestreo en dos grupos bien diferenciados (Figura 25). El grupo 1 lo forman las estaciones de Balchacá, Sabancuy y Estero Pargo, el grupo 2 lo forman Atasta, Islote y Panlao. Llama la atención que casi podrían ser divisiones geográficas, salvo por Balchacá y Panlao (Figura 30), que se encuentran alejadas de las estaciones de sus respectivos grupos. Esto podrá deberse a que en estas estaciones la recuperación de carnadas fue menor, por lo que resulta menos exacta la descripción de la diversidad fúngica manglícola. Las estaciones más similares fueron E. Pargo y Sabancuy, seguidas del grupo formado por Atasta e Islote. La similitud entre Atasta e Islote podría explicarse por la influencia de la corriente del Río Palizada (Figura 30), la cual afecta la salinidad registrada en Atasta (12 ‰) e Islote (10 ‰), estas resultaron las más bajas de la laguna. Por el contrario, los mayores niveles de salinidad se registraron en Sabancuy (26 ‰) y Estero Pargo (27 ‰), lo cual se ve reflejado en la diferencia de especies registradas con respecto al grupo de Atasta e Islote (Tablas 6 y 7). Resulta notable que *Halenospora varia* y *Lignicola laevis* fueron exclusivas del grupo 1, mientras que *Halocyphina villosa* solo se registró en las estaciones del grupo 2.

El 50% del agua de la laguna se renueva cada nueve días debido al efecto de las mareas (David y Kjerfve 1998). Durante la mayor parte del año, la Laguna de Términos funciona como dos sistemas de aguas independientes que se mezclan muy poco entre ellas. No obstante, durante la temporada de lluvias y huracanes, el flujo de agua dulce se incrementa y la laguna actúa como una sola unidad hidrológica con un flujo este-oeste (David, *et al.* en prensa). A pesar de no haberse registrado salinidades particularmente bajas durante el muestreo, es muy probable que la influencia de la descarga de agua dulce haya afectado el tipo de especies registradas en dichas estaciones, compartiendo la mayoría de sus especies con la estación Panlao (Figura 29). El río con mayor descarga de agua en la laguna es el Río Palizada, con $288 \text{ m}^3/\text{s}$ (CNDCAA 1993, David *et al.*, en prensa). Le sigue el Chumpan con un flujo medio de $18 \text{ m}^3/\text{s}$ y el complejo Candelaria-Mamantel, el cual desemboca en la Laguna de Panlao y posee un flujo medio de $72 \text{ m}^3/\text{s}$ (CNDCAA

1993, David *et al.* en prensa). En total, los cuatro ríos descargan 378 m³/s, los que sumados a los 143 m³/s de las precipitaciones (David *et al.* en prensa). David y Kjerfve (1998) concluyen que los flujos de agua, salinidad y total de sólidos suspendidos (TSS) en la Boca del Carmen pueden ser provocados por el flujo de agua dulce proveniente de los ríos y al vaciamiento neto de la laguna; mientras que en la Boca de Puerto Real influye más el intercambio durante las mareas y al efecto de la ley de Stokes. También mencionan que a pesar de verse altamente influenciada por la descarga del Río Palizada, la porción suroeste de la laguna se considera más susceptible a la degradación de la calidad del agua, en comparación con la zona noreste, cercana a la Boca de Puerto Real.

No se consiguió identificar hasta el nivel especie seis hongos. El más abundante de ellos fue el Teleomorfo A (Figura 19 A-C), el cual presentó ascosporas fusiformes, bigutuladas y con septo medio fue registrado en las estaciones Islote y Balchacá. El Anamorfo N.I. se presentó en Atasta y Sabancuy, se caracteriza por sus conidios oscuros y de globosos a elipsoidales. El Teleomorfo E (Figura 20 E-I) presentó ascosporas hialinas, fusiformes, multigutuladas. Los teleomorfos B, C y D (Figuras 19 y 20) solo presentaron un ascoma y fueron encontrados cada uno en estaciones diferentes (Panlao, Islote y Estero Pargo). La identificación de estos seis hongos hasta el nivel de especie no fue posible debido a que las características de los hongos no coincidieron con las claves de identificación utilizadas, así como al escaso número de cuerpos fructíferos que formaron, lo que impidió realizar el análisis morfológico completo.

8. Conclusiones

Con relación a la evaluación de la diversidad de los ascomicetes microscópicos lignícolas que habitan en los manglares del Área de Protección de Flora y Fauna de la Laguna de Términos, Campeche, se obtuvieron 24 hongos, 23 pertenecientes al phylum Ascomycota y uno (*Halocyphina villosa*) al phylum Basidiomycota. De los ascomicetes registrados, se identificaron 5 géneros en fase teleomórfica y 8 en fase anamórfica. La mayoría de los ascomicetes registrados (69%) corresponden a especies lignícolas típicas del ecosistema de manglar, 5 pertenecen a la familia Halosphaeriaceae y 5 a la familia Lulworthiaceae. Las especies con mayor porcentaje de abundancia fueron *Lulworthia fucicola*, *L. grandispora* y *Lulworthia*. sp. A.

Se registró por primera vez en México *Halocyphina villosa*, el cual es un basidiomicete manglícola registrado con mayor abundancia en el sureste asiático.

Las estaciones con mayor diversidad fueron Estero Pargo ($H' = 2.32$) y Panlao ($H'=2.14$). Las menos diversas fueron Sabancuy ($H = 1.59$) y Balchacá ($H = 1.64$). Esto puede atribuirse a que Estero Pargo se encuentra más cerca de la zona urbanizada, lo cual explicaría también la presencia de *Stachybotrys chartarum*, además de que presentó crecimiento fúngico en todas sus unidades de muestra. Panlao, por su parte, se encuentra en una zona con muy poco impacto antropogénico, lo cual influyó en la alta diversidad registrada a pesar de haber tenido pocas unidades de muestra con crecimiento fúngico.

Respecto a las estaciones con menor diversidad, en la estación de Atasta podría atribuirse a la presencia de la planta de Nitrogeno Cantarell SA de CV, en la comunidad de Atasta. En Sabancuy resulta mas complicado, al no estar ubicada la estación en las cercanías de una zona de impacto humano; se considera que las corrientes pudieron influenciar los resultados obtenidos en dicha estación.

9. Literatura citada

- Abdel-Wahab MA. 2005. Diversity of marine fungi from Egyptian Red Sea mangroves. *Botanica Marina* 48: 348-355.
- Acevedo CT. 2001. Marine fungi in Puerto Rico: endophytism and biodegradation. Ph.D. Thesis, Puerto Rico, Río Piedras: University of Puerto Rico at Río Piedras and Medical Sciences Campuses, Biology Inter Campus Doctoral Program. 85 pp.
- Agráz-Hernández C, Noriega Trejo R, Lopez-Portillo J, Flores Verdufo FJ y Jiménez Zacarias JJ. 2006. Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. 45 pp.
- Aleem AA. 1979. Distribution and ecology of marine fungi in Sierra Leone (West Africa). *Botanica Marina* 23: 679-688.
- Alias SA. 1996. Ecological and taxonomic studies of lignicolous marine fungi in Malaysian mangroves. Ph.D. thesis. University of Portsmouth. pp. 164.
- Alias SA y Jones EBG. 2000. Colonization of mangrove wood by marine fungi at Kuala Selangor mangrove stand, Malaysia. *Fungal Diversity* 5: 9-12.
- Alias SA y Jones EBG. 2009. Marine fungi from mangroves of Malaysia. University of Malaya, Kuala Lumpur.
- Alias SA, Jones EBG y Kuthubutheen AJ. 1995. Frequency of occurrence of fungi on wood in Malaysian mangroves. *Hydrobiologia* 295: 97-106.
- Alias SA, Jones EBG y Torres J. 1999. Intertidal fungi from the Philippines, with a description of *Acrocordiopsis sphaerica* sp. novo. *Fungal Diversity* 2: 35-41
- Alias SA, Zainuddin N y Jones EBG. 2010. Biodiversity of marine fungi in Malaysian mangroves. *Botanica Marina* 53: 545-554.
- Alongi DM. 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*. 28: 381-496.
- Alpuche-González C. 2011. Estudio preliminar de la diversidad de los ascomicetes marinos lignícolas de los manglares del Estero Zacatecas e isla San José, bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur.

- Álvarez Montero X. 2011. Aislamiento e identificación de hongos marinos del manglar de Palmar-Provincia de Santa Elena, y establecimiento del banco de cepas fúngicas. Tesis de grado. Escuela Superior Politécnica del Litoral. Guayaquil, Ecuador.
- Ananda K y Sridhar KR. 2002. Diversity of endophytic fungi in the roots of mangrove species on the west coast of India. *Canadian Journal of Microbiology*. 48: 871-878.
- Anónimo. 1994. Decreto por el que se declara como área natural protegida con el carácter de protección de flora y fauna, la región conocida como Laguna de Términos, ubicada en los municipios de Carmen, Palizada y Champoton, Estado de Campeche. *Diario Oficial de la Federación*. Tomo CDLXXXIX No. 4: 58-65 p.
- Ayala-Castañares A. 1963. Sistemática y distribución de los foraminíferos Recientes de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Boletín del Instituto de Geología*. 67 parte 3: 1-130.
- Baltasar JM, Trierveiler-Pereira L y Loguercio-Leite C. 2009. A checklist of xylophilous basidiomycetes (Basidiomycota) in mangroves. *Mycotaxon* 107: 221-224.
- Barghoorn ES y Linder DH. 1944. Marine fungi: their taxonomy and biology. *Farlowia* 1: 395-467.
- Basáñez-Muñoz A de J, Cruz-Lucas MÁ, Domínguez-Barradas C, González-Gándara C, Serrano-Solís A y Hernández-Azuara A. 2008. Estructura y productividad de *Conocarpus erectus* L. en el Sitio Ramsar Manglares y Humedales de Tuxpan. *Revista Científica UDO Agrícola* 8: 78-87.
- Bernan VS, Greenstein M y Maiese WM. 1997. Marine microorganisms as a source of new natural products. *Advances in Applied Microbiology* 43: 57-90.
- Besitulo A, Moslem MA y Hyde KD. 2010. Occurrence and distribution of fungi in a mangrove forest on Siargao Island, Philippines. *Botanica Marina* 53: 535-543.
- Biabani MAF y Laatsch H. 1998. Advances in chemical studies on low-molecular-weight metabolites of marine fungi. *Journal für Praktische Chemie Chemiker-Zeitung* 340: 589-607.
- Bills GF, Platas G, Peelaez F y Masurekar P. 1999. Reclassification of a pneumocandinproducing anamorph, *Glarea lozoyensis* gen. et sp. nov., previously identified as *Zalerion arboricola*. *Mycological Research* 103: 179-192.

- Botello AV. 1980. Cuantificación de un derrame petrolero ocurrido en la laguna de términos, campeche, México 1976. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México 7: 169-176.
- Booth T. y Kenkel N. 1986. Ecological studies of lignicolous marine fungi: a distribution model based on ordination and classification. En: Moss ST (ed.): *The biology of marine fungi*. Cambridge. Cambridge University Press, pp 297-310.
- Breitenbach J y Kränzlin F. 1984. *Fungi of Switzerland. Volumen 1: Ascomyces*. Luzern, Switzerland: Verlag Mykologia.
- Brinson Mark M, Brinson Leslie G y Lugo AE. 1974. The gradient of salinity, its seasonal movement and ecological implications for the Lake Izabal-Río Dulce ecosystem, Guatemala. *Bulletin of Marine Science* 24: 533-544.
- Bugni TS y Ireland CM. 2004. Marine-derived fungi: a chemically and biologically diverse group of microorganisms. *Natural Products Reports* 21: 143-163.
- Byrne PJ y Jones EGB. 1974. Lignicolous marine fungi. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung. Bremerhaven Supplement* 5: 301-320.
- Byrne PJ y Jones EBG. 1975. Effect of salinity on the reproduction of terrestrial and marine fungi. *Transactions of the British Mycological Society* 65: 185-200.
- Calzada CM. 1999. Enfermedades foliares causadas por hongos en mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.) en La Parguera, Puerto Rico. Ph.D. Tesis, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico. 62 pp.
- Campbell J. 2005. Neotypification of *Lulworthia fucicola*. *Mycologia* 97: 549-551.
- Campbell J, Shearer CA, Mitchell JJ y Eaton RA. 2002. *Corollospora* revisited: a molecular approach. En: Hyde KD (ed.): *Fungi in Marine Environments*. Hong Kong: Fungal Diversity Press, pp 15-33.
- Chapman VJ. 1975. Mangrove biogeography. En: Walsh GE, Snedaker S.C y Teas HJ. *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves*. Vol 1, University of Florida, Gainesville, pp 3-22.
- Chapman VJ. 1976. *Mangrove vegetation*. J. Cramer, Vaduz, Liechtenstein. Alemania.
- Chapman VJ. 1977. *Wet Coastal Ecosystems*. Amsterdam. Oxford. New York, Elsevier Scientific.

- Chinnaraj S. 1993. Higher marine fungi from mangroves of Andaman and Nicobar Islands. *Sydowia* 45: 109-115.
- Chinworrungsee M, Kittakoop P, Isaka M, Rungrod A, Tanticharoen M, y Thebtaranonth Y. 2001. Antimalarial halorosellinic acid from the marine fungus *Halorosellinia oceanica*. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*. 11: 1965-1969.
- Chunyuanyuan L, Ruiyun Y, Yongcheng L y Shining Z. 2006. Isolation and crystal structure of (-)-byssochlamic acid from mangrove fungus (strain no. k38). *Chemistry of Natural Compounds* 42: 290-293.
- Cintron G, Lugo AE, Pool DJ y Morris G. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*. 10: 110-121
- Cintron Gilberto, Lugo AE y Martínez Ramón. 1985. Structural and functional properties of mangrove forests. En: D'Arcy WG y Correa A, (eds.): *The botany and natural history of Panama*. St. Louis, MO. Missouri Botanical Garden, pp 53-68.
- Clarke KR y Warwick RM. 1994. *Change in Marine Communities*. Plymouth Marine Laboratory.
- CNDCRAA. 1993. Unidad de calidad del agua: Estado Campeche. Informe Técnico Comisión Nacional del Agua, Campeche, Mexico.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2008. *Manglares de México*.
- Cribb AB y JW Cribb. 1955. Marine fungi from Queensland I. *Papers, University of Queensland. Department of Botany* 3: 78-81.
- Cribb AB y JW Cribb. 1956. Marine fungi from Queensland II. *Papers, University of Queensland. Department of Botany* 4: 39-44.
- Crouan PL y Crouan HM. 1867. *Florule du Finistere*. Paris.
- Cundell AM, Brown MS, Stafford R y Mitchell R. 1979. Microbial degradation of *Rhizophora mangle* leaves immersed in the sea. *Estuarine Coastal and Marine Science* 9: 281-286.
- Cuomo V, Palomba I, Perretti A, Guerriero A, D'Ambrosio M y Pietra F. 1995. Antimicrobial activities from marine fungi. *Journal of marine biotechnology* 2: 199-204.

- David LT y Kjerfve B. 1998. Tides and currents in a two-inlet coastal lagoon: Laguna de Términos, México. *Continental Shelf Research* 18: 1057-1079.
- David LT, Kjerfve B y Medeiros C. (En prensa). Seasonal salinity, sediment, and chlorophyll distributions in a large coastal lagoon: Laguna de Términos, México. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.
- Dethoup T y Manoch L. 2009. Diversity of Marine Fungi in Eastern Thailand. *Kasetsart Journal (Natural Science)* 43: 100-106.
- Durieu de Maisonneuve C. y Montagne JFC. 1869. Pyrenomycetes Fr. In *Exploration Scientifique de l'Algérie, Botanique*, Paris, pp 443-608.
- Ebel R. 2006. Secondary metabolites from marine-derived fungi. En: Proksch P y Muller WEG (eds.): *Frontiers in Marine Biotechnology*. Horizon Bioscience: Norwich, pp 73-144.
- El-Sharouny HM, Raheem AM y Abdel-Wahab MA. 1998. Manglicolous fungi of the Red Sea in Upper Egypt. *Microbiological Research*. 153: 81-96.
- El-Sharouny HM, Abd-Elaah GA y Abdel-Wahab MA. 1999. Fungal species isolated from algae and decayed leaves and the combined effect on salinity and temperature on three marine fungi. En: Abdel-Razak A (ed.): *Proceedings of the 2nd International Conference on Fungi: hopes and challenges*. Cairo, 29th September–1st October 1999. Vol. I. Azhar University Press, Cairo, pp. 39-52.
- Enríquez D, González MC y Delgado Y. 2008. Distribución de la micobiota marina en dos playas de Ciudad de la Habana. *Serie Oceanológica* 4: 11-16.
- Faulkner DJ. 2001. Marine natural products. *Natural Product Reports* 18: 1-49.
- Fell JW y Master IM. 1973. Fungi associated with the degradation of mangrove (*Rhizophora mangle* L.) leaves in South Florida. En: Stevenson LH y Colwell RR (ed.), *Estuarine microbial ecology*. University of South Carolina Press, Columbia, pp 455-466.
- Fell JW y Master IM. 1975. Phycomycetes (*Phytophthora* spp. nov. and *Pythium* sp. Nov.) associated with degrading mangrove (*Rhizophora mangle*) leaves. *Canadian Journal of Botany*. 53: 2908-2922.
- Fell JW y Master IM. 1980. The association and potential role of fungi in mangrove detrital system. *Botanica Marina* 23: 257-263.

- Figueira D y Barata M. 2007. Marine fungi from two Sandy beaches in Portugal. *Mycologia* 99: 20-23.
- Firáková S, Šturdíková M, Múčková M. 2007. Bioactive secondary metabolites produced by microorganisms associated with plants. *Biologia* 62: 251-257.
- Food and Agriculture Organization. FAO Forestry Paper 153. 2007. The world's mangroves 1980-2005. Rome.
- Fröhlich J y Hyde KD. 2000. Palm Microfungi. Fungal Diversity Research Series 3. Fungal Diversity Press, Hong Kong.
- Fryar SC, Davies J y Booth W. 2004. Succession of fungi on dead and live wood in brackish water in Brunei. *Mycologia* 96: 219-225.
- Fung F, Clark R, y Williams S. 1998. *Stachybotrys*, a mycotoxin-producing fungus of increasing toxicologic importance. *Journal of Clinical Toxicology* 36: 629-631.
- García-Cuéllar JA, Arreguín-Sánchez F, Hernandez Vázquez S y Lluch-Cota DB. 2004. Impacto ecológico de la industria petrolera en la Sonda de Campeche, México, tras tres décadas de actividad: una revisión. *Interciencia* 29: 311-319.
- Gilbert GS y Sousa WP. 2002. Host specialization among wood-decay polypore fungi in a Caribbean mangrove forest. *Biotropica* 34: 396-404.
- Gilbert GS, Gorospe J, Ryvarden L. 2008. Host and habitat preferences of polypore fungi in Micronesian tropical flooded forests. *Mycological Research* 112: 674-680.
- Gold HS. 1959. Distribution of some lignicolous Ascomycetes and Fungi Imperfecti in an estuary. *The Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 75: 25-28.
- González MC, Hanlin RT y Ulloa M. 2001. A checklist of higher marine fungi of Mexico. *Mycotaxon* 80: 241-253.
- González MC y Hanlin RT. 2008. Distribution and occurrence of Ascomycetes in Mexico. *North American Fungi* 3: 139-145.
- González MC y Herrera T. 1995. Micromicetos marinos lignícolas de la laguna costera Barra de Navidad, Estado de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Micología* 11: 145-154.
- Graham DS, Daniels JP, Hill JM y Day JW. 1981. A preliminary model of the circulation of Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Centro Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 8: 51-62.

- Grivel PF. 1969. Constantes armónicas de 23 estaciones mareográficas instaladas en las Costas de México. Anales del Instituto de Geofísica. Universidad Nacional Autónoma de México. 14: 45-70.
- Grivel PF y Arce UR. 1977. Configuración cotidal en la Laguna de Términos, Camp. (no publicado). Instituto de Geofísica, Univ. Nal. Autónoma de México.
- Guerriero A, D'Ambrosio M, Cuomo V y Pietra F. 1991. A Novel, Degraded Polyketidic Lactone, Leptosphaerolide, and Its Likely Diketone Precursor, Leptosphaerodione. Isolation from Cultures of the Marine Ascomycete *Leptosphaeria oraemaris* (Linder). *Helvetica Chimica Acta* 74: 1445-1450.
- Gutiérrez-Estrada M y Castro del Río A. 1988. Origen y desarrollo geológico de la Laguna de Términos. En: A. Yañez Arancibia y J.W. Day (eds.): *Ecología de los sistemas costeros del sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 89-110.
- Hanlin RT. 1992. *Illustrated Genera of Ascomycetes*. APS Press.
- Hanlin RT. 1995. *Illustrated Genera of Ascomycetes, Volume II*. APS Press.
- Harvey JBJ. 2004. Phylogenetic studies of the marine brown algae *Cystoseira* and *Halidryx* including co-evolution with the associated fungal endophyte *Haloguignardia irritans*. *Dissertation Abstracts International* 65(5). Proquest Information and Learning, Ann Arbor, MI, 48103.
- Hawksworth DL. 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research* 95: 641-655.
- Heald EJ. 1971. The production of organic detritus in a South Florida estuary. University of Miami. Sea Grant Technical Bulletin No 6, University of Miami Sea Grant Program (Living Resource), Miami, Florida 110 pp.
- Hogarth PJ. 1999. *The Biology of Mangroves*. Oxford University Press. 1era. Ed.
- Hughes GC. 1969 . Marine fungi from British Columbia: occurrence and distribution of lignicolous species. *Syesis* 2: 121-140.
- Hughes GC. 1974. Geographical distribution of the higher marine fungi. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung. Bremerhaven Supplement*. 5: 419-441.

- Hughes GC. 1975. Studies of fungi in the ocean and estuaries since 1961. I. Lignicolous, caulicolous and foliicolous species. *Oceanography Marine Biology, Annual Review* 13: 69-180.
- Hughes G. 1986. Biogeography and the marine fungi. En: Moss ST (ed.): *The Biology of Marine Fungi*. Cambridge. Cambridge University Press, pp 275-295.
- Hughes GC y Chamut PS. 1971. Lignicolous marine fungi from southern Chile, including a review of distributions in the southern hemisphere. *Canadian Journal of Botany* 49: 1-11.
- Hurlbert S. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternatives parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- Hyde KD. 1986. Frequency of occurrence of lignicolous marine fungi in the tropics. En: Moss ST (ed.): *The biology of marine fungi*. Cambridge. Cambridge University Press, pp 311-322.
- Hyde KD. 1988a. Observations on the vertical distribution of marine fungi on *Rhizophora* spp. at Kampog Danau mangrove, Brunei. *Asian Marine Biology* 5: 77-81.
- Hyde KD. 1988b. Studies on the tropical marine fungi of Brunei. *Botanical Journal of the Linnean Society* 98: 135-151.
- Hyde KD. 1989a. Intertidal mangrove fungi from north Sumatra. *Canadian Journal of Botany* 67: 3078-3082.
- Hyde KD. 1989b. Vertical zonation of intertidal mangrove fungi. En: Hattori T, Ishida Y, Maruyama Y, Morita RY y Uchida A (eds.): *Recent advances in microbial ecology*. Tokyo. Japan Scientific Societies Press. 302-306 pp.
- Hyde KD. 1990a. A comparison of the intertidal mycota of five mangrove tree species. *Asian Marine Biology* 7: 93-107.
- Hyde KD. 1990b. A study of the vertical zonation of intertidal fungi on *Rhizophora apiculata* at Kampong Kapok mangrove, Brunei. *Aquatic Botany* 36: 255-262.
- Hyde KD. 1991. Fungal colonisation of *Rhizophora apiculata* and *Xylocarpus granatum* poles in Kampong Kapok mangrove, Brunei. *Sydowia* 43: 31-38.
- Hyde KD. 1992. Intertidal mangrove fungi from the west coast of México, including one new genus and two new species. *Mycological Research* 96: 25-30.

- Hyde KD y Jones EBG. 1986. Marine Fungi from Seychelles, IV. *Cucullospora mangrovei* gen. et sp. nov. from dead mangrove. *Botanica Marina* 29: 491-495.
- Hyde KD y Jones EBG. 1988. Marine mangrove fungi. *Marine Ecology* (pubblicazioni della stazione zoologica di Napoli I) 9: 15-33.
- Hyde KD y Jones EBG. 1989. Ecological observations on marine fungi from the Seychelles. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 237-254.
- Hyde KD, Jones EBG y Moss ST. 1986. How do fungal spores attached to surface? En: Barry S, Houghton DR, Llewellyn GC y O'Rear C (eds.): *Biodeterioration* 6. C.A.B. and Biodeterioration Society, Londres, pp 584-589.
- Hyde KD y Lee SY. 1995. Ecology of mangrove fungi and their role in nutrient cycling. What gaps occur in our knowledge? *Hydrobiologia* 295: 107-118.
- Hyde KD y Pointing SB. 2000. *Marine Mycology - A Practical Approach*. Fungal Diversity Research Series 1, Hong Kong: Fungal Diversity Press.
- Hyde KD, Chalermpongse A y Boonathovikoon T. 1993. The distribution of intertidal fungi on *Rhizophora apiculata*. En: Morton B (ed.): *The marine biology of the South China Sea: Proceedings of the First International Conference on the Marine Biology of Hong Kong and the South China Sea*, Hong Kong. Hong Kong. University of Hong Kong, pp 643-652.
- Hyde KD, Chalermpongse A y Boonthavikoon T. 1990. Ecology of intertidal fungi at Rangong mangrove. Thailand. *Transactions of the Mycological Society of Japan* 31: 17-27.
- Hyde KD, Sarma VV y Jones EBG. 2000. Morphology and taxonomy of higher marine fungi. En: Hyde KD y Pointing SB (eds.): *Marine mycology- A practical approach*. Hong Kong. Hong Kong University Press, pp 172-204.
- Instituto de Ecología A.C (INECOL). 1990. Estudios de ecología costera y determinación de zonas de preservación ecológica del Corredor Turístico Cancún-Tulum. Reporte técnico presentado a FIDECARIBE. Secretaría de Turismo, México.
- IMP. 2001. E-7 Identificación y análisis de los aspectos socioeconómicos que han sufrido cambios con relación al establecimiento y desarrollo de las actividades petroleras en la región. Instituto Mexicano del Petróleo. México.

- Inderbitzin P, Lim SR, Volkmann-Kohlmeyer B, Kohlmeyer J. 2004. The phylogenetic position of *Spathulospora* based on DNA sequences from dried herbarium material. *Mycological Research* 108: 737-748.
- Instituto Nacional de Ecología. 1997. Programa de Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos. INESEMARNAP, México.
- Jensen PR y Fenical W. 2000. Marine microorganisms and drugs discovery: current status and future potential. En: Fusetani N (ed.): *Drugs from the sea*. Suiza. Karger, Basel, pp 6-29.
- Jensen PR y Fenical W. 2002. Secondary metabolites from marine fungi, En: Hyde KD (ed.): *Fungi in Marine Environments*. Hong Kong. Fungal diversity Press, pp 293-315.
- Joel EL y Bhimba BV. 2013. Evaluation of secondary metabolites from mangrove associated fungi *Meyerozyma guilliermondii*. *Alexandria Journal of Medicine* 49: 189-194.
- Johnson TW. 1967. The estuarine mycoflora. En: Lauff GH (ed.): *Estuaries*, Publication 83, Am. Assoc. Adv. Sci., Washington, DC, pp 303-305.
- Johnson TW Jr. y Sparrow FK. 1961. *Fungi in Oceans and Estuaries*. Hafner Publishing Co. Nueva York.
- Jones AM y Jones EBG. 1993. Observations on the marine gasteromycete *Nia vibrissa*. *Mycological Research* 97: 1-6.
- Jones EBG. 1963. Observations on the fungal succession on wood test blocks submerged in the sea. *Journal of the Institute of Wood Science*. 11: 14-23.
- Jones EBG. 1968. The distribution of marine fungi on wood submerged in the sea. En: Walters AH y Elphick JJ (eds): *Biodeterioration of Materials*. Amsterdam. Elsevier Publishing Co, pp 460-485.
- Jones EBG. 1971. Aquatic fungi. En: Norris J, Ribbons D y Booth C (eds.): *Methods in microbiology*, Vol. 4. Nueva York. Academic Press, pp 335-365.
- Jones EBG. 1985. Wood-inhabiting marine fungi from San Juan Island, with special reference to ascospore appendages. *Botanical Journal of the Linnean Society* 91: 219-231.

- Jones EBG. 1995. Ultrastructure and taxonomy of the aquatic ascomycetous order Halosphaeriales. *Canadian Journal of Botany* 73: S790-S801.
- Jones EBG. 2000. Marine fungi: Some factors influencing biodiversity. *Fungal Diversity* 4: 53-73.
- Jones EBG y Abdel-Wahab MA. 2005. Marine Fungi from the Bahamas Islands. *Botanica Marina* 48: 356-364.
- Jones EBG y Alias SA. 1997. Biodiversity of mangrove fungi. En: Hyde KD (ed.): *Diversity of tropical microfungi*. Hong Kong. Hong Kong University Press. pp 71-92.
- Jones EBG y Hyde KD. 1988. Methods for the study of mangrove marine fungi. En: Agate AD, Subramanian CV y Vanucci M (eds.): *Mangrove microbiology; role of microorganisms in nutrient cycling of mangrove soils and waters*. Nueva Delhi, India. UNDP/UNESCO, pp 9-27.
- Jones EBG y Kuthubutheen AJ. 1989. Malaysian mangrove fungi. *Sydowia* 41: 160-169.
- Jones EBG y Puglisi MP. 2006. Marine fungi of Florida. *Florida Scientist* 69: 157-164.
- Jones EBG y Tan TK. 1987. Observations on manglicolous fungi from Malaysia. *Transactions of the British Mycological Society* 89: 390-392.
- Jones EBG y Vrijmoed LLP. 2003. Biodiversity of marine fungi in Hong Kong coastal waters. En: Morton B (ed.): *Perspectives on Marine Environment Change in Hong Kong and Southern China*. Hong Kong. Hong Kong University Press, pp 75-92.
- Jones EBG, Kühne H, Trussell PC y Turner RD. 1972. Results of an international cooperative research programme on the biodeterioration of timber submerged in the sea. *Material und Organismen* 7: 93-118.
- Jones EBG, Pilantanapak A, Chatmala I, Sakarayoj J, Phongpaichit S y Choeyklin R. 2006. Thai marine fungal diversity. *The Songklanakarin Journal of Science and Technology* 28: 687-708.
- Jones EBG, Sakarayoj J, Suetrong S, Somrithipol A, Pang KL. 2009. Clasification of marine Ascomycota, anamorphic taxa and Basidiomycota. *Fungal Diversity* 35: 1-187.
- Jones EBG, Uyenco M y Follosco MP. 1988. Mangrove fungi from the Philippines. *Asian Marine Biology* 5: 77-81.

- Kirk PW. 1972. Seasonal distribution of marine lignicolous fungi in the lower Chesapeake Bay. *American Journal of Botany* 59: 657-668.
- Kobayashi J e Ishibashi M. 1993. Bioactive metabolites of symbiotic marine microorganisms. *Chemical Reviews* 93: 1753-1769.
- Kohlmeyer J. 1966. Neue Meerespilze an Mangroven. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 79: 27-37.
- Kohlmeyer J. 1968. Marine fungi from the tropics. *Mycologia* 60: 252-270.
- Kohlmeyer J. 1969a. Ecological notes on fungi in mangrove forests. *Transactions of the British Mycological Society* 53: 237-250.
- Kohlmeyer J. 1969b. Marine fungi of Hawaii including the new genus *Heliascus*. *Canadian Journal of Botany* 47: 1469-1487.
- Kohlmeyer J. 1976. Marine fungi from South America. *Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigacion Científica* 8: 33-39.
- Kohlmeyer J. 1980. Tropical and subtropical filamentous fungi of the Western Atlantic Ocean. *Botanica Marina* 23: 529-544.
- Kohlmeyer J. 1981. Marine fungi from Martinique. *Canadian Journal of Botany* 59: 1314-1321.
- Kohlmeyer, J. 1983. Geography of marine fungi. *Australian Journal of Botany Supplementary Series* 10: 67-76.
- Kohlmeyer J. 1984. Tropical mangrove fungi. *P S Z N I Mar. Ecol.* 5: 329-378.
- Kohlmeyer J. 1986. Taxonomic studies of the marine Ascomycotina. En: Moss ST (ed.): *The biology of marine fungi*. Cambridge. Cambridge University Press, pp 234-257.
- Kohlmeyer J y Kohlmeyer E. 1966. On the life history of marine ascomycetes: *Halosphaeria mediosetigera* and *H. circumvestita*. *Nova Hedwigia* 12: 189-202.
- Kohlmeyer J y Kohlmeyer E. 1971. Marine fungi from tropical America and Africa. *Mycologia* 63: 831-861.
- Kohlmeyer J y Kohlmeyer E. 1977. Bermuda marine fungi. *Transactions of the British Mycological Society* 68: 207-219.
- Kohlmeyer J y Kohlmeyer E. 1979. *Marine Mycology: The Higher Fungi*. Nueva York. Academic Press.

- Kohlmeyer J y Volkmann-Kohlmeyer B. 1987. Marine fungi from Belize with a description of two new genera of ascomycetes. *Botanica Marina* 30: 195-204.
- Kohlmeyer J y Volkmann-Kohlmeyer B. 1988. *Ophiodeira* gen. nov. (Halosphaeriales) and a survey of higher marine fungi from Saint Croix (Virgin Island). *Canadian Journal of Botany* 66: 2062-2067.
- Kohlmeyer J y Volkmann-Kohlmeyer B. 1991. Marine fungi of Queensland, Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Reserach* 42: 91-99.
- Kohlmeyer J, Bebout B y Volkmann-Kohlmeyer B. 1995. Decomposition of mangrove wood by marine fungi and teredinids in Belize. *Marine Ecology* 16: 27-39.
- Kohlmeyer J, Spatafora JW, Volkmann-Kohlmeyer B. 2000. Lulworthiales, a new order of marine Ascomycota. *Mycologia* 92: 453-458.
- Kumar T, Majumdar A, Das P, Sarafis V y Ghose M. 2008. Trypan blue as a fluorochrome for confocal scanning microscopy of arbuscular mycorrhizae in tree mangroves. *Biotechnic & Histochemistry* 83: 153-159.
- Kumaresan V, Suryanarayanan TS y Johnson JA. 2002. Ecology of mangrove endophytes. En: Hyde KD (ed.): *Fungi in Marine Enviroments*. Hong Kong. Fungal diversity Press, pp 145-166.
- Kupka J, Anke T, Oberwinklerg F, Schramm G y Steglich W. 1979. Antibiotics from basidiomycetes. VII. Crinipellin, a new antibiotic from the basidiomycetous fungus *Crinipellis stipitaria* (FR.)PAT. *Journal of Antibiotics* 32: 130-135.
- Lee BKH y Baker GE. 1972a. An ecological study of the soil microfungi in a Hawaiian mangrove swamp. *Pacific Science* 26: 1-10.
- Lee BKH y Baker GE. 1972b. Enviroment and the distribution of microfungi in a Hawaiian mangrove swamp. *Pacific Science* 26: 11-19.
- Lee BKH y Baker GE. 1973. Fungi associated with the roots of red mangrove, *Rhizophora mangle*. *Mycologia* 65: 894-906.
- Leong WF, Tan TK y Jones EBG. 1991. Fungal colonisation of submerged *Bruguiera cylindrica* and *Rhizophora apiculata* wood. *Botanica Marina* 34: 69-76.
- Liberra K y Lindequist U. 1995. Marine fungi-a prolific resource of biologically active natural products? *Pharmazie* 50: 583-588.

- Lintott WH y Lintott EA. 1982. Lignicolous marine fungi from New Zealand. *Mauri Ora* 10: 73-76.
- Lizarraga-Partida L, Porrás-Aguirre J e Izquierdo-Vicuña F. 1983. Tasa bacteriana Hidrocarbonoclasticas/Heterótrofas como índice de impacto ambiental por petróleo crudo en la Sonda de Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 10: 177-186.
- Lugo AE y Snedaker SC. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 39-64.
- Maekawa N, Suhara H, Kinjo K y Kondo R. 2003. Corticioid fungi (Basidiomycota). in mangrove forests of the islands Iriomote and Okinawa, Japan. *Mycoscience* 44: 403-409.
- Malacalza L y Martínez A. 1971. Ascomycetes marinos de Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 57-72.
- Mancilla M y Vargas M. 1980. Los primeros estudios sobre el flujo neto de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. *Anales del Centro Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 7: 1-12.
- Maria GL y Sridhar KR. 2002. Richness and diversity of filamentous fungi on woody litter of mangroves along the west coast of India. *Current Science* 83: 1573-1980.
- Maria GL y Sridhar KR. 2003. Endophytic fungal assemblage of two halophytes from west coast mangrove habitats, India. *Czech Mycology* 55: 241-251.
- Maria GL y Sridhar KR. 2004. Fungal colonization of immersed wood in mangroves of the southwest coast of India. *Canadian Journal of Botany* 82: 1409-1418.
- Maxwell GS. 1968. Pathogenicity and salinity tolerance of *Phytophthora* sp. isolated from *Avicennia resinifera* (Forst F.) some initial investigations. *Tane* 14: 13-23.
- Maza MC. 1983. Hongos filamentosos asociados al proceso de degradación de las hojas del mangle rojo (*Rhizophora mangle* L) en la Laguna de Términos, Camp. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- McKee KL. 1995. Mangrove species distribution and propagule predation in Belize: An exception to the dominance predation hypothesis. *Biotropica* 27: 334-335.
- Meyers SP. 1954. Marine fungi in Biscayne Bay, Florida, 2. Further studies of occurrence and distribution. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 3: 307-327.

- Meyers SP. 1957. Taxonomy of marine Pyrenomycetes. *Mycologia* 49: 475-528.
- Meyers SP. 1968. Observations on the physiological ecology of marine fungi. *Bulletin of the Misaki marine Biological Institute* 12: 207-225.
- Meyers SP y Reynolds ES. 1958. A wood incubation method for the study of lignicolous marine fungi. *Bulletin of Marine Science* 8: 342-347.
- Miranda F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. En: Beltrán E (ed.): *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*, 2. México, D.F. Instituto Nacional de Recursos Naturales Renovables, A.C., pp 215-271.
- Nambiar GR y Raveendran K. 2009a. Frequency and abundance of marine mycoflora in mangrove ecosystem of North Malabar, Kerala (India), *Academic Journal of Plant Sciences* 2: 65-68.
- Nambiar GR y Raveendran K. 2009b. Manglicolous Marine Fungi on *Avicennia* and *Rhizophora* along Kerala Coast (India). *Middle-East Journal of Scientific Research* 4: 48-51.
- Nambiar GR y Raveendran K. 2009c. Marine mycoflora in backwater ecosystem of Kerala, India. *Journal of Environmental Biology* 30: 647-649.
- Namikoshi M, Kobayashi H, Yoshimoto T, Meguro S y Akano K. 2000. Isolation and characterization of bioactive metabolites from marine-derived fungus *Aspergillus ostianus* collected in Pohnpei. *Journal of Antibiotics* 56: 755-761.
- Namikoshi M. 2006. Biologically Active Natural Products from Marine Fungi En: Fingerman M y Nagabhushanam R (eds.): *Biomaterials from Aquatic and Terrestrial Organisms*. Enfield New Hampshire, USA. Science Publishers, Inc., pp 285-359.
- Namikoshi M y Xu JZ. 2009. Filamentous fungi in the marine environment: Chemical Ecology. En: Misra LK y Deshmukh SK (eds.): *Fungi from Different Environments* Enfield, New Hampshire, USA. Science Publishers, Inc., pp 81-118.
- Newell SY. 1976. Mangrove fungi. The succession in the mycoflora of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) seedlings. En: Jones EBG (ed.): *Recent Advances in Aquatic Mycology*. New York. Wiley, pp 51-91.

- Newell SY. 1992. Estimating fungal biomass and productivity in decomposing litter. En: Carroll GC y Wicklow DT (eds.): *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. New York. Marcel Dekker, Inc., pp. 521-561.
- Newell SY y Fell JW. 1992. Ergosterol content of living and submerged, decaying leaves and twigs of red mangrove. *Canadian Journal of Microbiology* 38: 979-982.
- Newell SY, Miller JD y Fell JW. 1987. Rapid and pervasive occupation of fallen mangrove leaves by marine zoosporic fungus. *Applied and Environmental Microbiology* 53: 2464-2469.
- Nieves-Rivera AM. 2005. Coastal mycology of Puerto Rico: a survey and biological aspects of marine, estuarine, and mangrove fungi. Ph.D. Tesis in Marine Sciences (Biological Oceanography). University of Puerto Rico.
- Odum WE y Heald EJ. 1972. Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Sciences* 22: 671-738.
- Odum WE y Heald EJ. 1975. The detritus-band foodweb on an estuarine mangrove community. En: Cromin LI (ed.): *Estuarine Research*. New York. Academic Press, pp 265-286.
- Pal AK y Purkayastha RP. 1992. New Parasitic fungi from Indian mangrove. *Journal of Mycopathological Research* 30: 173-176.
- Pallenberg AJ y White JD. 1986. The synthesis and absolute configuration of (+)-leptosphaerin. *Tetrahedron Letters* 38: 8215-8218.
- Pan JY, Jones EBG, She ZY, Ling YC. 2008. Review of bioactive compounds from fungi in the South China Sea. *Botanica Marina* 51: 179-190.
- Pang KL y Mitchell JI. 2005. Molecular approaches for assessing fungal diversity in marine substrata. *Botanica Marina* 48: 332-347.
- Pang KL, Sharuddin SS, Alias SA, Nor NAM y Awaluddin HH. 2010. Diversity and abundance of lignicolous marine fungi from the east and west coasts of Peninsular Malaysia and Sabah (Borneo Island). *Botanica Marina* 53: 515-523.
- PEMEX. 1993. Evaluación de la calidad del agua, sedimentos y algunos aspectos biológicos en el litoral del Golfo de México. Gerencia de Protección Ambiental. Petróleos Mexicanos. México.

- Pennington TD y Sarukhán J. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies, 2a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México.
- Phleger FB y Ayala-Castañares. 1971. Processes and history of Términos Lagoon, México. *American Association of Petroleum Geologists* 55: 2130-2140.
- Pielou FD. 1975. *Ecological Diversity*. New York. Wiley InterScience.
- Pietra F. 1997. Secondary metabolites from marine microorganisms: bacteria protozoa, algae and fungi. Achievements and prospects. *Natural Product Reports* 14: 453-464.
- Pilantanapak A, Jones EBG y Eaton RA. 2005. Marine fungi on *Nypa fruticans* in Thailand. *Botanica Marina* 48: 365-373.
- Poch GK y Gloer JB. 1989. Helicascolides A and B: New lactones from the marine fungus *Helicascus kanaloanus*. *Journal of Natural Products* 52: 257-260.
- Poonyth AD, Hyde KD y Peerally A. 1999. Intertidal fungi in Mauritian mangroves. *Botanica Marina* 42: 243-252.
- Poonyth AD, Hyde KD y Peerally A. 2001. Colonisation of *Bruguiera gymnorrhiza* and *Rhizophora mucronata* Wood by Marine Fungi. *Botanica Marina* 44: 75-80.
- Prasannarai K y Sridhar KR. 2003. Fungal assemblage and diversity on periodically sampled intertidal woody litter. *Indian Journal of Marine Sciences* 32: 329-333.
- Proksch P, Edrada RA y Ebel R. 2002. Drugs from the sea-current status and microbiological implications. *Applied Microbiology and Biotechnology* 59: 125-134.
- Rai JN, Tewari JP y Mukerji KG. 1969. Mycoflora of mangrove mud. *Mycopathologia et mycologia applicata* 38: 17-31.
- Rani C y Panneerselvam A. 2009. Diversity of lignicolous marine fungi recorded from Muthupet environs, east coast of India. *Journal of Agricultural and Biological Science* 4: 1-6.
- Rees G, Johnson RG y Gareth Jones EB. 1979. Lignicolous marine fungi from danish sand dunes. *Transactions of the British Mycological Society* 72: 99-106.
- Rico GV. 1981. *Rhizophora harrisonii* (Rhizophoraceae), un nuevo registro de las costas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 41: 163-166.

- Rivera-Monroy VH, Day WJ, Twilley RR, Vera-Herrera F y Coronado-Molina C. 1995a. Flux of nitrogen and sediment in a fringe mangrove forest in Terminos Lagoon, Mexico. *Estuarine Coastal Shelf Science* 40: 139-160.
- Robertson AI, Alongi DM y Boto KG. 1992. Food chains and carbon fluxes. En: Robertson AI y Alongi DM (eds.): *Tropical mangrove ecosystems*, Washington, D.C. American Geophysical Union, pp 293-326.
- Rodríguez SH y Romero JJ. 1980. Niveles de contaminación bacteriana en dos sistemas fluvio-lagunares asociados a Laguna de Términos, Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México. Contribución 220.
- Rollin P. 1987. A Short Biomimetic Synthesis of Leptosphaerin. *Tetrahedron Letters* 28: 3813-3814.
- Rosique-Gil JE. 2008. Evaluacion de la diversidad de los hongos dulceacuícolas del estado de Tabasco, México. Tesis de doctorado. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sadaba RB. 1996. An ecological study of fungi associated with the mangrove associate *Acanthus ilicifolius* in Mai Po, Hong Kong. Doctoral dissertation, University of Hong Kong, Hong Kong.
- Sadaba RB y Sarinas BGS. 2010. Fungal communities in bunker C oil-impacted sites off southern Guimaras, Philippines: a post-spill assessment of Solar 1 oil spill. *Botanica Marina* 53: 565-575.
- Saenger P. 2002. *Mangrove ecology, silviculture and conservation*. Nederland. Kluwer Academic Publishers.
- Sakayaroj J, Jones EBG, Chatmala I y Phongpaichit S. 2004. Marine fungi. En: Jones EBG, Tanticharoen M y Hyde KD (eds.): *Thai fungal diversity*. Thailand. BIOTEC, pp. 107-117.
- Sakayaroj J, Supaphon O, Jones EBG y Phongpaichit S. 2011. Diversity of higher marine fungi at Hat Khanom-Mu Ko Thale Tai National Park, Southern Thailand. *Songklanakarin Journal of Science and Technology* 33: 15-22.
- Samón-Legrá E y Enríquez Lavandera D. 2010. Nuevos registros de hongos marinos en el litoral sur de Guantánamo, Cuba. *Serie Oceanológica* 7: 61-68.

- Sarma VV. 2012. Diversity and Distribution of Marine Fungi on *Rhizophora* spp. in Mangroves. *Progress in Molecular and Subcellular Biology* 53: 243-75.
- Sarma VV, Hyde KD y Vittal BPR. 2001. Frequency of occurrence of mangrove fungi from the east coast of India. *Hydrobiologia* 455: 41-53.
- Sarma VV y Vittal BPR. 2004. Manglicolous fungi recorded from Godavari and Krishna deltas, East coast of India along with a dichotomous key and notes on some taxa, *Kavaka* 32: 65-111.
- Sarma VV y Vittal BPR. 2000. Biodiversity of mangrove fungi on different substrata of *Rhizophora apiculata* and *Avicennia* spp. from Godavari and Krishna deltas, east coast of India. En: Hyde KD, Ho WH y Pointing SB (eds.): *Aquatic Mycology across the Millennium*. Thailand. Fungal Diversity Press 5: 23-41.
- Sarma VV y Vittal BPR. 2001. Biodiversity of manglicolous fungi on selected plants in the Godavari and Krishna deltas, East coast of India. *Fungal Diversity* 6: 115-130.
- Sarma VV y Hyde KD. 2001. A review on frequently occurring fungi in mangroves. *Fungal Diversity* 8: 1-34.
- Schatz S. 1985. *Adomia avicenniae*: A new ascomycetous genus from Red Sea and Australian mangroves. *Transactions of the British Mycological Society* 84: 555-559.
- Schaumann K. 1968. Marine höhere Pilze (Ascomycetes und Fungi imperfecti) aus dem Weser-Astuar. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung*. Bremerhaven Supplement 2: 93-117.
- Schaumann K. 1975. Marine Pilzfunde von der Norwegischen Rinne, der Barents-See und von den Küsten Westafrikas und der Kanarischen Inseln. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung*. Bremerhaven Supplement 15: 183-194.
- Schlingmann G, Milne L, Williams DR y Carter GT. 1998. Cell wall active antifungal compounds produced by the marine fungus *Hypoxylon oceanicum* LL-15G256. II. Isolation and structure determination. *Journal of Antibiotics* 51: 303-316.
- Schlingmann G, Milne L, Williams DR y Carter GT. 2002. Isolation and identification of antifungal polyesters from the marine fungus *Hypoxylon oceanicum* LL-15G256. *Tetrahedron* 58: 6825-6835.
- Schmit JP y Shearer CA. 2003. A checklist of mangrove-associated fungi, their geographical distribution and known host plants. *Mycotaxon* 85: 423-477.

- Schmit JP y Shearer CA. 2004. Geographic and host distribution of lignicolous mangrove microfungi. *Botanica Marina* 47: 496-500.
- Schatz S. 1985. *Adomia avicenniae*: A new ascomycetous genus from Red Sea and Australian mangroves. *Transactions of the British Mycological Society* 84: 555-559.
- Schmit JP, Shearer CA 2003. A checklist of mangrove associated fungi, their geographical distribution and known host plants. *Mycotaxon* 85: 423-477.
- Shannon, CE. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27: 379-423 y 623-656.
- Shearer CA. 1972. Fungi of the Chesapeake Bay and its tributaries. 111. The distribution of wood-inhabiting Ascomycetes and Fungi Imperfecti of the Patuxent River. *American Journal of Botany* 59: 961-969.
- Shearer CA, Descals E, Kohlmeyer B, Kohlmeyer J, Marvanova L, Padgett D, Porter D, Raja HA, Schmit JP, Thornton HA y Voglymayr H. 2007. Fungal biodiversity in aquatic habitats. *Biodiversity and Conservation* 16: 49-67.
- Simpson EH. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688-688.
- Spatafora JW, Volkmann-Kohlmeyer B, Kohlmeyer J. 1998. Independent terrestrial origins of the Halosphaeriales (marine Ascomycota). *American Journal of Botany* 85: 1569-1580.
- Sridhar KR. 2004. Mangrove fungi in India. *Current Science* 86: 1586-1587.
- Sridhar KR y Kaveriappa KM. 1988. Occurrence and survival of aquatic hyphomycetes in brackish and sea water. *Archiv für Hydrobiologie* 113: 153-160.
- Sridhar KR, Karamchand KS, Pascoal C, y Cássio F. 2012. Assemblage and Diversity of Fungi on Wood and Seaweed Litter of Seven Northwest Portuguese Beaches. *Progress in Molecular and Subcellular Biology* 53: 209-228.
- Steinke TD, Barnabas AD y Somaru R. 1990. Structural changes and associated microbial activity accompanying decomposition of mangrove leaves in Mgeni Estuary. *South African Journal of Botany* 54: 445-54.
- Steinke TD y Jones EBG. 1993. Marine mangrove fungi from the Indian Ocean coast of South Africa. *South African Journal of Botany* 59: 385-390.
- Subramanian CV. 1979. Mangrove fungi from India. *Proceedings 3rd International Marine Mycology Symposium, Morehed City, South Carolina.*

- Subramanian CV y Raghu Kumar S. 1974. Ecology of higher fungi in soils of marine and brackish environments in and around Madras. *Veroffentlichungen des Instituts fur Meeresforschung. Bremerhaven Supplement 5*: 377-402.
- Subramanian CV y Vittal BPR. 1977. Mangrove fungi from India. *Proceedings 2nd International Mycological Congress, Univ. of South Florida, Tampa*. p. 642.
- Suhirman y Jones EBG. 1983. Preliminary observations of lignicolous marine fungi in the Java Sea, Indonesia. *Annales Bogorienses 8*: 35-49.
- Sutherland GK. 1916. Additional notes on marine Pyrenomycetes. *Transactions of the British Mycological Society 5*: 257-263.
- Swart J. 1958a. An investigation of the mycoflora in the the soil of some mangrove swamps. *Acta botanica Neerlandica 7*: 741-768.
- Swart J. 1958b. A new species of *Beltrania* from soil. *Antonie van Leeuwenhoek 24*: 221-224.
- Swart J. 1963. Further investigations of the mycoflora in the soil of some mangrove swamps. *Acta botanica Neerlandica 12*: 98-111.
- Swe A, Jeewon R, Pointing SP y Hyde KD. 2008. Taxonomy and molecular phylogeny of *Arthrobotrys mangrovispora*, a new marine nematode-trapping fungal species. *Botanica Marina 51*: 331-338.
- Swe A, Jeewon R, Pointing SP y Hyde KD. 2009. Diversity and abundance of nematode-trapping fungi from decaying litter in terrestrial, freshwater and mangrove habitats. *Biodivers Conservation 18*: 1695-1714.
- Tamayo JL. 1949. *Geografia general de México. V. 1: Geografia física*. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas.
- Tan TK y Leong WF. 1992. Lignicolous fungi of tropical mangrove wood. *Mycological Research 96*: 413-414.
- Tan TK, Leong WF y Jones EBG. 1989. Succession of fungi on wood of *Avicennia alba* and *A. lanata* in Singapore. *Canadian Journal of Botany 67*: 2686-2691.
- Tan TK y Pek CL. 1997. Tropical mangrove leaf litter fungi in Singapore with an emphasis on *Halophytophthora*. *Mycological Research 101*: 165-168.

- Tattar TA y Wier AM. 2002. Proposed etiology of *Cytospora rhizophorae* canker of *Rhizophora mangle* in southwestern Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 38: 156-158.
- Tattar TA, Klekowski EJ y Stern AI. 1994. Dieback and mortality in red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in southwest Puerto Rico. *Arboricultural Journal* 18: 419-429.
- Teas H. 1979. Silviculture with saline water. En: Hollaender A (ed.): *The biosaline concept*. Nueva York. Plenum Publishing Corporation, pp 117-161.
- Terr AI. 2009. Sick Building Syndrome: is mould the cause? *Medical Mycology* 47: S217-S222.
- Thom BG. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology. Tabasco, Mexico. *Journal of Ecology* 55: 301-343.
- Tomlinson PB. 1986. *The botany of mangroves*. Cambridge University Press. Cambridge, England.
- Tovilla HC. 2006. *Propuesta para la Conservación, Manejo y Restauración en los Manglares de la Costa de Chiapas*. Laboratorio de Ecología de Manglares y Zona Costera, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula y Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas. Tapachula, Chiapas México.
- Tovilla HC, Salas RRL, de la Presa PJC, Romero BE, Ovalle FE y Ortega RO. 2007. *Inventario de los Bosques de Manglar de la Costa de Chiapas: Informe Final COCYTECH Enero*. Laboratorio de Ecología de Manglares y Zona Costera, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula y Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas. Tapachula, Chiapas México.
- Tubaki K e Ito T. 1973. Fungi inhabiting in brackish water. *Report of Tottori Mycological Institute (Japan)* 10: 523-539.
- Ulken A. 1970. Phycomyceten aus der Mangrove bei Cananea (Sao Paulo, Brasilien). *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung. Bremerhaven Supplement*. 12: 313-319.
- Ulken A. 1972. Physiological studies on a Phycomycete from a mangrove swamp at Cananea, Sao Paulo, Brazil. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung. Bremerhaven Supplement*. 13: 217-230.

- Ulken A. 1975a. Further studies on *Phlyctochytrium mangrovis* Ulken. En: Walsh GE, Snedaker SC y Teas HJ (eds.) Proceedings International Symposium on the Biology and Management of Mangroves, Honolulu. Gainesville. University of Florida, pp 680-687.
- Ulken A. 1977. Phycomyceten aus der Lagune de Mandinga, Veracruz, Mexico. Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung. Bremerhaven Supplement. 16: 177-189.
- Ulken A. 1978a. Growth experiments with different isolates of *Phlyctochytrium mangrovis* (Phycomycetes). Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung. Bremerhaven Supplement 17: 21-31.
- Ulken A. 1978b. Phycomycetes in the Cockroach Bay, Florida, EUA. En: Cole DP (ed.): Proceedings 5th Annual Conference on Restoration of Coastal Vegetation in Florida, Tampa, Florida. Environmental Studies Center, Hillsborough Community College, pp 245-255.
- Ulloa M y Hanlin R. 1978. Atlas de micología básica. Ed. Concepto. México, D.F.
- Vázquez-Botello A, Ponce-Vélez G y Díaz-González G 1993. Hidrocarburos aromático policíclicos (PAH's) en áreas costeras del Golfo de México. Hidrobiológica 3: 1-15.
- Velez P. 2010. Estimación de la diversidad de los ascomicetes marinos arenícolas de las playas de Tabasco. Maestría en Ciencias Biológicas UNAM, Instituto de Biología.
- Venkateswara V, Hyde KD y Vittal B. 2001. Frequency of occurrence of mangrove fungi from the east coast of India. Hydrobiología 455: 41-53.
- Verbist JF, Sallenave C y Prouchus YF. 2000. Marine fungal substances. En: Rahman A (ed.): Studies in Natural Products Chemistry, Vol. 24. Nueva York. EUA. Elsevier Science, pp. 979-1092.
- Villalobos Zapata GJ, Yáñez-Arancibia A, Day JW y Lara-Domínguez AL. 1999. Ecología y manejo de los manglares en la Laguna de Términos, Campeche, México, En: Yáñez-Arancibia A y Lara-Domínguez AL (eds.). Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología A.C. México, pp. 263-274.
- Vittal BPR y Sarma VV. 2006. Diversity and ecology of fungi on mangroves in Bay of Bengal region. An overview. Indian Journal of Marine Sciences 35: 308-317.

- Volz PA y Jerger DE. 1972. A preliminary study of marine fungi from Abaco Island, The Bahamas. *Mycopathologia et mycologia applicata* 48: 271-274.
- Vrijmoed LLP, Hodgkiss IJ y Thrower LB. 1982. Factors affecting the distribution of lignicolous marine fungi in Hong Kong. *Hydrobiologia* 87: 143-160.
- Vrijmoed LLP, Hodgkiss IJ y Thrower LB. 1986a. Occurrence of fungi on submerged pine and teak blocks in Hong Kong coastal waters. *Hydrobiologia* 135: 109-122.
- Vrijmoed LLP, Hodgkiss IJ y Thrower LB. 1986b. Effects of surface fouling organisms on the occurrence of fungi on submerged pine blocks in Hong Kong coastal waters. *Hydrobiologia* 135: 123-130.
- Vrijmoed LLP, Jones EBG y Alias SA. 1996. Preliminary observations on marine and mangrove fungi from Hainan Island in South China Sea. *Asian Journal of Tropical Biology* 2: 31-38.
- Vrijmoed LLP. 1990. Preliminary observations of lignicolous marine fungi from mangroves in Hong Kong. En: *Proceedings of the Second International Marine Biological Workshop: the Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China*. Hong Kong. Hong Kong University Press, pp 701-706.
- Vrijmoed LLP, Hyde KD y Jones EBG. 1994a. Observations on mangrove fungi from Macau and Hong Kong with the description of two new ascomycetes: *Diaporthe salsuginosa* and *Aniptodera haispora*. *Mycological Research* 98: 699-704.
- Vrijmoed LLP, Jones EBG y Hyde KD. 1994b. Observation on subtropical mangrove fungi in the Pearl River Estuary. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni* 33: 78-85.
- Walsh GE. 1974. Mangroves: a review. En: Reimhold RJ y Queen WH (eds.): *Ecology of halophytes*. Nueva York. Academic Press, pp 51-174.
- Wang G. 2006. Diversity and biotechnological potential of the sponge-associated microbial consortia. *Journal of Indian Microbiology and Biotechnology* 33: 545-551.
- San-Yong W, Xu ZL, She ZG, Wang H, Li CR y Lin YC. 2008. Two new metabolites from the mangrove endophytic fungus No. 2106. *Journal of Asian Natural Products Research* 10: 622-626.
- Seaby RM y Henderson PA. 2006. *Species Diversity and Richness Version 4*. Pisces Conservation Ltd., Lymington, England.

- Weishampel PA y Bedford BL. 2006. Wetland dicots and monocots differ in colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. *Mycorrhiza* 16: 495-502.
- Weishaupl L. 1981. Plantas de Mangué: contribuiçao ao conhecimento de *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. San Paulo, Brasil: Instituto de Biociencias, University of Sao Paulo. Tesis de M.S.
- White JD, Badger RA, Kezar HS III, Pallenberg AJ y Schiehsler GA. 1989. Structure, synthesis and absolute configuration of leptosphaerin, a metabolite of the marine ascomycete *Leptosphaeria oraemaris*. *Tetrahedron* 45: 6631-6644.
- Wier AM, Tattar TA y Klekowski EJ. 2000. Disease of red mangrove (*Rhizophora mangle*) in southwestern Puerto Rico caused by *Cytospora rhizophorae*. *Biotropica* 32: 299-306.
- Wier AM, Schnitzler MA, Tattar TA, Klekowski EJ y Stern AI. 1996. Wound periderm development in red mangrove, *Rhizophora mangle* L. *International Journal of Plant Science* 157: 63-70.
- Yañez-Arancibia A, Amezcua-Linares F y Day JW. 1980. Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico. En: Kennedy V (ed.): *Estuarine Perspectives*. Nueva York, EUA. Academic Press Inc., 465-482 pp.
- Yañez-Arancibia A y Day JW. 1988. Ecological characterisation of Terminos Lagoon, a tropical lagoon estuarine system in the southern Gulf of México. En: Yañez-Arancibia A y Day JW (eds.) *Ecología de los sistemas costeros del sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos*. México. Universidad Nacional Autónoma de México, pp 2-26.
- Yañez-Arancibia A y Sánchez-Gil P. 1986. Los peces dermesales de la plataforma continental del sur del Golfo de México 1. Caracterización ambiental, ecología y evaluación de las especies, poblaciones y comunidades. *Publicación Especial No. 9*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.

- Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez AL, Sánchez-Gil P, Rojas-Galavíz JL, Villalobos GJ, Rivera E y Arreguín F. 1993. Functional Groups, Seasonality and diversity in Terminos Lagoon a tropical estuary. En: Pointe á Pitre (ed.): Guadeloupe, Ecosystem Function of marine Biodiversity in Estuaries. Lagoons and Near-shore Coastal Ecosystem. SCOPE/IUBS-UNESCO, pp 14-20.
- Zainuddin N y Alias SA. 2005. Marine fungi from Langkawi Island, Malaysia. *Malaysian Journal of Science* 24: 57-67.
- Zainuddin N, Alias SA, Lee CW, Ebel R, Toman NA, Mukhtar MR y Awang K. 2010. Antimicrobial activities of marine fungi from Malaysia. *Botanica Marina* 53: 507-513.
- Zuccaro A, Schoch CL, Spatafora JW, Kohlmeyer J, Draeger S y Mitchell JI. 2008. Detection and identification of fungi intimately associated with the brown seaweed *Fucus serratus*. *Applied and Environmental Microbiology* 74: 931-941.

9. Anexos

Anexo 1. Datos de la curva acumulación especies:

Muestras	Especies:	Muestras	Especies:
1	1.79	39	19.39
2	3.29	40	19.59
3	4.57	41	19.72
4	5.66	42	19.88
5	6.54	43	20.12
6	7.51	44	20.25
7	8.17	45	20.34
8	8.79	46	20.59
9	9.34	47	20.76
10	10.01	48	20.91
11	10.66	49	21.03
12	11.12	50	21.11
13	11.70	51	21.28
14	12.07	52	21.37
15	12.43	53	21.49
16	12.89	54	21.66
17	13.16	55	21.76
18	13.54	56	21.82
19	13.97	57	21.88
20	14.36	58	21.97
21	14.62	59	22.09
22	14.88	60	22.21
23	15.39	61	22.37
24	15.83	62	22.46
25	16.17	63	22.57
26	16.46	64	22.68
27	16.67	65	22.79
28	16.91	66	22.89
29	17.18	67	23.04
30	17.32	68	23.13
31	17.57	69	23.25
32	17.83	70	23.36
33	18.11	71	23.49
34	18.39	72	23.61
35	18.58	73	23.68
36	18.78	74	23.7
37	18.96	75	23.88
38	19.20	76	24

Anexo 2. Rarefacción total.

No. Indiv.	Estimado finito	Error estándar	No. Indiv.	Estimado finito	Error estándar
2	1.902	1.204	78	19.27	1.681
4	3.464	1.494	80	19.49	1.655
6	4.147	1.58	82	19.7	1.63
8	5.359	1.698	84	19.8	1.617
10	6.408	1.779	86	20	1.591
12	6.885	1.812	88	20.19	1.564
14	7.761	1.867	90	20.38	1.537
16	8.553	1.911	92	20.56	1.51
18	9.277	1.947	94	20.65	1.496
20	9.947	1.975	96	20.82	1.468
22	10.26	1.986	98	20.99	1.44
24	10.87	2.004	100	21.07	1.426
26	11.44	2.017	102	21.23	1.397
28	11.71	2.022	104	21.39	1.367
30	12.23	2.028	106	21.54	1.337
32	12.73	2.029	108	21.62	1.321
34	13.2	2.028	110	21.77	1.29
36	13.65	2.023	112	21.91	1.258
38	13.87	2.019	114	22.05	1.224
40	14.29	2.01	116	22.19	1.19
42	14.7	1.999	118	22.25	1.173
44	14.89	1.993	120	22.39	1.136
46	15.27	1.979	122	22.51	1.099
48	15.63	1.964	124	22.58	1.079
50	15.98	1.947	126	22.7	1.039
52	16.31	1.929	128	22.83	0.9966
54	16.48	1.919	130	22.95	0.9518
56	16.79	1.9	132	23.06	0.9041
58	17.1	1.879	134	23.12	0.879
60	17.39	1.858	136	23.24	0.8259
62	17.53	1.847	138	23.35	0.7681
64	17.81	1.825	140	23.46	0.7046
66	18.07	1.802	142	23.52	0.67
68	18.2	1.79	144	23.63	0.5939
70	18.45	1.767	146	23.73	0.5045
72	18.7	1.743	148	23.79	0.4524
74	18.93	1.718	150	23.89	0.3217
76	19.05	1.706	152	23.95	0.2288

Anexo 3. Rarefacción por estación.

Atasta			Islote		
U. de muestr.	Estimado finito	Error estándar	U. de muestr.	Estimado finito.	Error estándar
1.00	1.00	0.80	1.00	1.00	0.86
2.00	1.86	1.00	2.00	1.85	1.07
3.00	2.59	1.08	3.00	2.59	1.17
4.00	3.22	1.10	4.00	3.24	1.22
5.00	3.77	1.08	5.00	3.81	1.25
6.00	4.26	1.03	6.00	4.32	1.25
7.00	4.69	0.94	7.00	4.79	1.24
8.00	5.07	0.84	8.00	5.22	1.21
9.00	5.42	0.69	9.00	5.62	1.18
10.00	5.71	0.52	10.00	5.99	1.13
11.00	5.71	0.52	11.00	6.34	1.06
			12.00	6.66	0.99
			13.00	6.97	0.90
			14.00	7.25	0.79
			15.00	7.51	0.66
			16.00	7.76	0.48
			17.00	7.76	0.48

Balchacá			Panlao		
No. Indiv.	Estimado finito	Error estándar	No. Indiv.	Estimado finito	Error estándar
1.00	1.00	0.73	1.00	1.00	0.91
2.00	1.77	0.94	2.00	1.96	1.18
3.00	2.40	1.08	3.00	2.86	1.32
4.00	2.95	1.19	4.00	3.73	1.39
5.00	3.45	1.26	5.00	4.55	1.40
6.00	3.92	1.31	6.00	5.32	1.38
7.00	4.36	1.34	7.00	6.05	1.31
8.00	4.79	1.35	8.00	6.73	1.22
9.00	5.20	1.35	9.00	7.36	1.08
10.00	5.60	1.33	10.00	7.96	0.91
11.00	5.98	1.31	11.00	8.48	0.70
12.00	6.34	1.27	12.00	8.48	0.70
13.00	6.70	1.22			
14.00	7.03	1.16			
15.00	7.36	1.09			
16.00	7.67	1.01			
17.00	7.96	0.91			
18.00	8.24	0.80			

19.00	8.51	0.66			
20.00	8.76	0.48			
21.00	8.76	0.48			

Sabancuy			E Pargo		
No. Indiv.	Estimado finito	Error estándar	No. Indiv.	Estimado finito	Error estándar
1.00	1.00	0.71	1.00	1.00	0.87
2.00	1.77	0.90	2.00	1.90	1.14
3.00	2.37	0.99	3.00	2.72	1.30
4.00	2.86	1.04	4.00	3.46	1.40
5.00	3.27	1.06	5.00	4.14	1.47
6.00	3.62	1.07	6.00	4.76	1.51
7.00	3.93	1.07	7.00	5.33	1.54
8.00	4.20	1.06	8.00	5.85	1.55
9.00	4.44	1.05	9.00	6.33	1.56
10.00	4.66	1.03	10.00	6.78	1.55
11.00	4.86	1.01	11.00	7.20	1.55
12.00	5.05	0.99	12.00	7.59	1.53
13.00	5.22	0.97	13.00	7.95	1.52
14.00	5.38	0.94	14.00	8.29	1.50
15.00	5.52	0.92	15.00	8.61	1.48
16.00	5.66	0.89	16.00	8.91	1.45
17.00	5.79	0.86	17.00	9.19	1.43
18.00	5.91	0.83	18.00	9.45	1.40
19.00	6.02	0.80	19.00	9.70	1.37
20.00	6.13	0.77	20.00	9.94	1.34
21.00	6.23	0.74	21.00	10.16	1.31
22.00	6.32	0.71	22.00	10.38	1.27
23.00	6.41	0.67	23.00	10.58	1.24
24.00	6.49	0.63	24.00	10.77	1.21
25.00	6.58	0.59	25.00	10.95	1.17
26.00	6.65	0.54	26.00	11.13	1.13
27.00	6.73	0.49	27.00	11.29	1.10
28.00	6.80	0.43	28.00	11.45	1.06
29.00	6.87	0.35	29.00	11.60	1.02
30.00	6.93	0.25	30.00	11.74	0.98
31.00	6.93	0.25	31.00	11.88	0.93
			32.00	12.01	0.89
			33.00	12.13	0.84
			34.00	12.26	0.79
			35.00	12.37	0.73
			36.00	12.48	0.67

			37.00	12.59	0.61
			38.00	12.70	0.53
			39.00	12.80	0.43
			40.00	12.90	0.31
			41.00	12.90	0.31