



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIRIQUÍ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

TESIS:

**TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA DE HONGOS PARÁSITOS DE PLANTAS DE
USO TRADICIONAL EN LA PROVINCIA DE CHIRIQUÍ, REPÚBLICA DE
PANAMÁ**

KAROLINE N. ARAÚZ P.

4-738-1616

**ASESORA: DRA. MEIKE PIEPENBRING
COASESORAS: DRA. TINA HOFMANN,
M.Sc. MARITZA VEGA**

Trabajo de graduación presentado
como requisito para obtener el Título
de Magíster en Biología con
especialización en Biología Vegetal.

DAVID, CHIRIQUÍ

2014

DEDICATORIA

Este trabajo de tesis está dedicado primeramente a mi Dios Todopoderoso que me dio la vida y las fuerzas para culminar con éxitos este proyecto.

A mis Padres: Damarys Perén y Mario Araúz que me brindaron su amor, apoyo y comprensión en todo momento. He llegado a esta etapa gracias a ustedes, gracias por su paciencia, porque a pesar de las dificultades han dado el máximo esfuerzo para darme lo mejor, reconozco su infinito esfuerzo por educarme. Esta tesis se la dedico a ustedes como un símbolo del amor incondicional que siempre me han manifestado.

A mis hermanos y demás familiares por todo el apoyo brindado.

A mi hijo, Juan Diego quien desde el inicio ha sido mi mayor fuente de inspiración, el motor que me impulsa día a día a seguir adelante y superarme, gracias por tu amor, paciencia y comprensión.

A mi asesora la Dra. Meike Piepenbring por su confianza, paciencia y apoyo incondicional en todo momento, por brindarme desinteresadamente sus conocimientos, experiencia, consejos, por todo cuanto contribuyó en mi formación profesional y humana.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por haberme dado el don maravilloso de la vida, por brindarme la oportunidad de vivir la experiencia del saber y por ayudarme a alcanzar mis metas.

A mi *Alma Mater* la Universidad Autónoma de Chiriquí por brindarme el espacio y el equipo necesario para efectuar esta investigación, gracias a los profesores que se esmeraron por dar lo mejor para mi formación profesional, por los conocimientos teóricos y las experiencias vividas.

Una vez más a la Dra. Meike Piepenbring por dirigir esta tesis, por confiar en mí desde el inicio, agradezco su alto empeño, dedicación profesional, aportaciones teóricas, experiencias, consejos y llamadas de atención enmarcadas en torno a la investigación. Su exigencia y rigurosidad han sido claves en este trabajo, sin su dedicación y disponibilidad no hubiese podido alcanzar esta meta.

A la Dra. Tina Hofmann y a la M.Sc. Maritza Vega por su tiempo, por sus aportaciones y correcciones, por su esmero en mejorar siempre todo lo que hacía.

A mis padres que con esfuerzo y dedicación me brindaron una educación e hicieron de mí la persona que soy hoy en día.

A R. Mangelsdorff, M. Mardones, M. Ruppel, S. Telle, J. Weisenborn por todo el apoyo brindado durante mi pasantía en Frankfurt, Alemania.

Al Servicio de Intercambio Académico Alemán (DAAD) por otorgarme los fondos para realizar mi pasantía en Alemania.

A la Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología (SENACYT) por otorgarme la beca para realizar los estudios dentro del programa de Maestría en Biología con especialización en Biología Vegetal, por todo el apoyo financiero y el asesoramiento brindado.

A la Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM) por los permisos de colecta concedidos.

A mis compañeros de Maestría por todo el apoyo brindado a lo largo de estos dos años de estudio.

A todas las personas que de una u otra forma me brindaron su apoyo y colaboración durante el desarrollo de esta investigación.

A todos...Mil gracias y que Dios les bendiga!!

INDICE GENERAL

	Página
PORTADA	i
DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
INDICE GENERAL	v
INDICE DE CUADROS	viii
INDICE DE FIGURAS	x
1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	3
3. MARCO TEÓRICO	6
3.1. Hongos parásitos de plantas	6
3.1.1. Tipos de hongos parásitos	6
3.1.2. Tipos de interacción entre el hongo y la planta	7
3.1.3. Estructuras que desarrollan los hongos parásitos de plantas	8
3.2. Conocimiento de hongos parásitos en Panamá	8
3.2.1. Diversidad de hongos parásitos en Panamá	10
3.3. Características de los principales grupos de microhongos parásitos encontrados en la presente investigación:	12
3.3.1. Dothideomycetes: "Ascomycetes Bitunicados"	12
3.3.1.1. Coccoideaceae	14
3.3.1.2. Parmulariaceae	15
3.3.1.3. Pseudoperisporiaceae	17
3.3.2. Meliolales	18
3.3.2.1. Meliolaceae	19
3.3.3. Pucciniales	20
3.3.3.1. Pucciniastraceae	22
4. MATERIALES Y MÉTODO	24
4.1. Trabajo de campo	24
4.2. Identificación de la planta hospedera	25

4.3.	Muestreo de hongos	26
4.3.1.	Microscopía de luz	26
4.3.2.	Preparaciones con micrótomo	27
4.3.3.	Microscopía de barrido	28
4.3.4.	Identificación del material fúngico	28
4.3.5.	Dibujos a escala	29
4.4.	Análisis molecular	30
4.4.1.	Aislamiento y purificación del ADN genómico	30
4.4.2.	PCR	30
4.4.3.	Secuenciación de ADN y análisis	31
5.	RESULTADOS	32
5.1.	Clave de los géneros encontrados en la presente investigación	32
5.2.	Morfología, Taxonomía, Ecología y Discusión de Taxa	33
5.2.1.	<i>Cercospora</i>	34
1.	<i>Cercospora henningsii</i>	36
5.2.2.	<i>Clasterosporium</i>	43
2.	<i>Clasterosporium</i> sp.	45
5.2.3.	<i>Coccoidella</i>	51
3.	<i>Coccoidella perseae</i>	53
5.2.4.	<i>Hysterostomella</i>	61
4.	<i>Hysterostomella rehmi</i>	63
5.2.5.	<i>Melampsorium</i>	70
5.	<i>Melampsorium hiratsukanum</i>	72
5.2.6.	<i>Meliola</i>	79
6.	<i>Meliola crescentiae</i>	80
7.	<i>Meliola crucifera</i>	85
8.	<i>Meliola perseae</i> = <i>Asteridiella perseae</i>	89
9.	<i>Meliola</i> sp.	93
5.2.7.	<i>Wentomyces</i>	102

10. <i>Wentomyces</i> sp.	105
5.3. Resultados del análisis molecular	113
6. DISCUSIÓN	116
6.1. Aspectos ecológicos	116
6.1.1. Distribución	117
6.1.2. Familias de plantas hospederas	118
6.1.3. Adaptaciones morfológicas	119
6.1.3.1. Presencia de melanina en las paredes celulares	119
6.1.3.2. Presencia de sustancias gelatinosas o mucílago	120
6.1.3.3. Presencia de setas o apéndices	121
6.2. Características morfológicas	121
6.2.1. Síntomas de infección	122
6.2.2. Micelio superficial	123
6.2.3. Estructuras de infección	124
6.2.3.1. Apresorios	124
6.2.3.2. Hipostroma o estroma interno	125
6.2.4. Setas miceliales	126
6.2.5. Ascoma	126
6.2.6. Ascosporas	127
6.2.7. Tejido interascal	128
6.2.8. Ascosporas	129
6.3. Importancia del estudio de microhongos parásitos de plantas	130
6.4. Problemas presentados en la investigación	130
7. CONCLUSIONES	132
8. RECOMENDACIONES	133
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	134

INDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro I. Características morfológicas de las especies de <i>Cercospora</i> 39 y la muestra estudiada registradas sobre especies de <i>Manihot</i> (Euphorbiaceae).	39
Cuadro II. Características de especies de <i>Clasterosporium</i> morfológi- 48 camente similares al espécimen de Panamá según (Ellis 1958, 1959, 1971, 1976).	48
Cuadro III. Características morfológicas de especies conocidas de 57 <i>Coccoidella</i> y la muestra estudiada, ordenadas según las especies de plantas hospederas.	57
Cuadro IV. Características morfológicas de especies de <i>Hysterostomella</i> 66 registradas sobre especies de <i>Arecaceae</i> . Las especies están ordenadas de acuerdo a las plantas hospederas.	66
Cuadro V. Características morfológicas de especies conocidas de 75 <i>Melampsorium</i> y de la muestra estudiada registradas sobre especies de <i>Betulaceae</i> .	75
Cuadro VI. Características morfológicas de especies de <i>Meliola</i> registradas . 96 sobre especies de <i>Bactris</i> (<i>Arecaceae</i>).	96
Cuadro VII. Clave propuesta por von Arx & Müller (1975) para separar los ... 105 géneros <i>Episphaerella</i> , <i>Epipolaeum</i> y <i>Wentomyces</i> .	105
Cuadro VIII. Especies de <i>Wentomyces</i> con sus plantas hospederas y 109 distribución conocida.	109
Cuadro IX. Especies del presente estudio que fueron utilizadas para el 113 análisis de ADN.	113
Cuadro X. Comparación entre las secuencias LSU de las muestras 114 estudiadas y las secuencias más relacionadas obtenidas mediante una búsqueda BLAST.	114

Cuadro XI. Comparación entre las secuencias ITS de las muestras	115
estudiadas y las secuencias más relacionadas obtenidas mediante una búsqueda BLAST.	

INDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Diferentes sitios de muestreo de hongos parásitos de plantas dentro de la Provincia de Chiriquí.	25
Figura 2. <i>Cercospora henningsii</i> sobre <i>Manihot esculenta</i> (KA 112). a. Planta de <i>Manihot esculenta</i> . b-c. Hoja con infecciones circulares. Escala = 10 mm.	41
Figura 3. <i>Cercospora henningsii</i> sobre <i>Manihot esculenta</i> (KA 112). a. Conidióforos dispuestos en fascículos. b. Conidios libres.	42
Figura 4. <i>Clasterosporium</i> sp. sobre <i>Persea americana</i> (KA 107). a-b. Conidios. Escala = 10 μ m. c-d. Fotografías de microscopio electrónico de barrido. c. Conidióforo con conidio joven. Escala = 5 μ m. d. Conidio libre. Escala = 5 μ m.	49
Figura 5. <i>Clasterosporium</i> sp. sobre <i>Persea americana</i> (KA 107). a. Hifas superficiales con hifopodios laterales. b-c. Conidióforos con conidios. d. Conidios libres.	50
Figura 6. <i>Coccoidella perseae</i> y su anamorfo <i>Colletogloeum perseae</i> sobre .. <i>Persea americana</i> (KA 106). a. Colonias localizadas en lado adaxial de una hoja. Escala = 1 mm. b. Conidiomata con conidios. Escala = 100 μ m. c. Corte transversal mostrando el estroma errumpido con ascómata. Escala = 100 μ m. d. Ascóma con ascos en su interior. Escala = 50 μ m.	59
Figura 7. <i>Coccoidella perseae</i> y su anamorfo <i>Colletogloeum perseae</i> sobre .. <i>Persea americana</i> (KA 106). a. Corte transversal mostrando ascómata y conidiomata tipo acervular. b. Ascos maduros e inmaduro con pseudoparáfises. c. Ascosporas. d. Conidios libres.	60
Figura 8. <i>Hysterostomella rehmi</i> sobre <i>Bactris gasipaes</i> (MP 5047). a. Colonias localizadas en el lado adaxial de una hoja. Escala = 10 mm. b-c. Colonias con ascómata de forma irregular. Nótese la zona necrótica alrededor de las colonias. Escala = 3 μ m.	68

- Figura 9. *Hysterostomella rehmi* sobre *Bactris gasipaes* (MP 5047). a. 69
Corte transversal de un ascoma, mostrando el hipostroma y las columnas estromáticas con las cuales se une al hospedero. b. Ascospas maduros, el asco de la derecha está inmaduro. c. Ascospas.
- Figura 10. *Melampsorium hiratsukanum* sobre *Alnus acuminata* (TH 622). ... 77
a. Hojas de *Alnus acuminata* (Betulaceae). Escala = 2 cm. b-c. Infecciones de color naranja localizadas en las hojas. Escala = 3 mm.
- Figura 11. *Melampsorium hiratsukanum* sobre *Alnus acuminata* (TH 622). ... 78
a. Vista externa de uredosporas con ornamentaciones espinosas. b. Uredosporas con gotas de aceite en su interior.
- Figura 12. *Meliola crescentiae* sobre *Crescentia cujete* (KA 111). a. Colonia ... 83
localizada en el lado adaxial de una hoja. Escala = 0.5 mm. b. Hifas con hifopodios capitados. Escala = 20 μ m. c. Hifas con hifopodios mucronados. Escala = 20 μ m. d. Asco con ascospas inmaduras. Escala = 10 μ m.
- Figura 13. *Meliola crescentiae* sobre *Crescentia cujete* (KA 111). a. Hifa con .. 84
hifopodios capitados alternos. b. Hifa con hifopodios mucronados opuestos. c. Setas miceliales. d. Ascospas.
- Figura 14. *Meliola crucifera* sobre *Melicoccus bijugatus* (KA 113). a. Colonias. 87
localizadas en el lado adaxial de una hoja. Escala = 2 mm. b. Hifas con hifopodios capitados. Escala = 10 μ m. c. Asco con ascospas maduras. Escala = 10 μ m. d. Peritecio y seta micelial. Escala = 50 μ m. e. Ascospa madura. Escala = 10 μ m. f. Seta micelial con ramificaciones dicotómicas en el ápice. Escala = 20 μ m.
- Figura 15. *Meliola crucifera* sobre *Melicoccus bijugatus* (KA 113). a. Hifas 88
con hifopodios capitados y mucronados opuestos. b. Seta micelial con ramificación dicotómica en el ápice. c. Ascospas con ascospas. d. Ascospas maduras.
- Figura 16. *Asteridiella perseae* sobre *Persea americana* (KA 115). a. Colonia.. 91
localizada en el lado abaxial de una hoja. Escala = 3mm. b. Hifa

con hifopodio capitado. Escala = 10 μm . c. Seta micelial. Escala = 50 μm . d. Asco con ascosporas inmaduras. Escala = 10 μm . e. Ascospora madura. Escala = 20 μm .

- Figura 17. *Asteridiella perseae* sobre *Persea americana* (KA 115). a. Hifas 92 con hifopodios capitados lobulados y alternos e hifopodios mucronados opuestos. b. Seta micelial. c. Ascosporas maduras.
- Figura 18. *Meliola* sp. sobre *Bactris gasipaes* (MP 5046). a. Colonias 99 localizadas en el lado adaxial de una hoja. Escala = 2 mm. b. Seta micelial. Escala = 100 μm . c. Ascoma con ascos y ascosporas. Escala = 30 μm . d. Ascosporas. Escala = 25 μm . e. Ascospora madura. Escala = 20 μm .
- Figura 19. Fotografías MEB de *Meliola* sp. sobre *Bactris gasipaes* 100 (MP 5046). a. Micelio superficial con ascomata y setas miceliales. Escala = 100 μm . b-c. Ascosporas mostrando la ornamentación particular. Escala = 10 μm .
- Figura 20. *Meliola* sp. sobre *Bactris gasipaes* (MP 5046). a-b. Hifas 101 superficiales con hifopodios capitados laterales y alternos. c. Setas miceliales mostrando la bifurcación en el ápice. d. Ascos con ascosporas. e. Ascosporas maduras.
- Figura 21. *Wentomyces* sp. sobre *Cajanus cajan* (KA 105). a. Ascoma visto.. 111 en microscopio de luz. Escala = 20 μm . b-c. Apéndices o setas del ascoma vistos con microscopio electrónico de barrido. Escala = 20 μm .
- Figura 22. *Wentomyces* sp. sobre *Cajanus cajan* (KA 105). a. Ascoma con .. 112 hifas y apéndices ramificados. b. Asco maduros e inmaduros. c. Ascosporas.

1. RESUMEN

El desarrollo normal de una planta puede verse afectado por organismos patógenos como los hongos que les ocasionan enfermedades en las hojas, tallos, flores e incluso en las raíces. Muchos hongos parásitos sobre plantas nativas o tradicionales son poco conocidos o han sido raramente investigados, por lo que estudios taxonómicos como el presente pueden permitir el descubrimiento de nuevas especies y nuevos registros para el país.

En este estudio muestras de microhongos parásitos de plantas fueron colectadas en diferentes localidades de la provincia de Chiriquí. Estas muestras fueron analizadas y se presentan descripciones detalladas de las especies e ilustraciones en forma de dibujos, fotografías e imágenes de microscopía electrónica de barrido. Se identificaron 10 especies pertenecientes a siete géneros diferentes, de las familias Coccoideaceae, Parmulariaceae, Pseudopersiporiaceae y Pucciniastraceae. También se incluyen dos especies de anamorfos encontrados. *Coccoidella perseae* con el anamorfo *Colletogloeum perseae*, *Hysterostomella rehmii* y *Melampsorium hiratsukanum* corresponden a nuevos registros para Panamá. Se encontraron dos nuevos registros de plantas hospederas: *Persea americana* para *Coccoidella perseae* y *Bactris gasipaes* para *Hysterostomella rehmii*. *Clasterosporium* sp. sobre *Persea americana*, *Meliola* sp. sobre *Bactris gasipaes* y *Wentomyces* sp. sobre *Cajanus cajan* posiblemente son nuevas especies para la ciencia. *Clasterosporium* sp. difiere de las especies conocidas en el tamaño de las estructuras y en la planta hospedera, *Meliola* sp. difiere de especies conocidas en el ápice de las setas miceliales y *Wentomyces* sp. difiere en la morfología del ascoma, tamaño de las estructuras y en la planta hospedera. Sin embargo, es necesario realizar una revisión completa de los géneros, comparar con especies tipo y realizar análisis de secuencias de ADN para poder establecer estas especies como nuevas para la ciencia. Se obtuvieron por primera vez secuencias de ITS y LSU de *Clasterosporium* sp., *Coccoidella perseae* y *Meliola* sp. Sin embargo, se requieren más secuencias de especies de Dothideomycetes y Sordariomycetes debidamente identificadas para lograr establecer un árbol filogenético.

Estos resultados nos indican que los hongos parásitos de plantas sobre plantas nativas o tradicionales han sido muy poco estudiados, por lo que es necesario aumentar los esfuerzos en estudios taxonómicos que contribuyan a aumentar el conocimiento de estos hongos en el país.

SUMMARY

Normal development of a plant may be affected by pathogens like fungi that cause diseases in their leaves, stems, flowers and even roots. Many parasitic fungi on native and traditional plants are little known or have been rarely

investigated, so taxonomic studies such as this may allow the discovery of new species and new records for the country.

In the present study, samples of plant parasitic microfungi were collected at different locations in the province of Chiriqui. These samples were analyzed and detailed species descriptions and illustrations with drawings, photographs and images from scanning electron microscopy are presented. 10 species belonging to seven different genera of Coccoideaceae, Parmulariaceae, Pucciniastraceae Pseudopersiporiaceae were identified. Two species of anamorphs found are also included. *Coccoidella perseae* with anamorph *Colletogloeum perseae*, *Hysterostomella rehmii* and *Melampsorium hiratsukamum* represent new records for Panama. Two new records of host plants were found: *Persea americana* for *Coccoidella perseae* and *Bactris gasipaes* for *Hysterostomella rehmii*. *Clasterosporium* sp. on *Persea americana*, *Meliola* sp. on *Bactris gasipaes* and *Wentiomyces* sp. on *Cajanus cajan* are possibly species new to science. *Clasterosporium* sp. differs from the known species in size of the structures and in the host plant, *Meliola* sp. differs from known species in the apex of the mycelial setae and *Wentiomyces* sp. differs in the ascoma morphology, size of the structures and in the host plant. However, it is necessary to perform a complete review of the genera, compare with type species and realized analyzes of DNA sequences to establish these species as new to science. ITS and LSU sequences of *Clasterosporium* sp., *Coccoidella perseae* and *Meliola* sp. were obtained for the first time. However, most species sequences of Sordariomycetes and Dothideomycetes properly identified are required for establish a phylogenetic tree.

These results indicate that plant parasitic fungi on native and traditional plants have been poorly studied, so it is necessary to increase efforts in taxonomic studies to help increase knowledge of these fungi in the country.

2. INTRODUCCIÓN

Panamá se encuentra localizado dentro de una región que presenta una alta diversidad biológica, con aproximadamente 10,000 especies de plantas vasculares registradas (Correa et al. 2004). Generalmente la diversidad fúngica tiende a ser más elevada que la diversidad de plantas, contrario a esto, Panamá cuenta con tan sólo 2772 especies de hongos conocidos (Piepenbring 2006a, 2007 y registros más recientes). Esta cifra equivale a un 3-4 % de la diversidad fúngica que se podría estimar para Panamá usando el factor de 5.3 hongos por el número de especies de plantas presentes en un área determinada (Hawksworth 1998). Aproximadamente un tercio de las especies de hongos conocidas corresponden a microhongos parásitos de plantas incluyendo plantas cultivadas (Shivas & Hyde 1997).

De las aproximadamente 2272 especies de hongos existentes en Panamá, 561 taxa corresponden a hongos parásitos de plantas, lo que corresponde a un 31 % de los hongos conocidos en el país (Piepenbring 2007). En el listado de hongos de Panamá se citan cerca de 200 especies de hongos parásitos de plantas cultivadas (Piepenbring 2006a) pertenecientes a diversos grupos taxonómicos, incluyendo los Basidiomycota (Pucciniales, Ustilaginales), Ascomycota (Meliolales, Phyllachorales, Pleosporales) y hongos imperfectos. Estos hongos parásitos cuentan con una gran variedad de estrategias y estructuras con las cuales parasitan a sus plantas hospederas (Piepenbring et al. 2002).

En este estudio se encontraron microhongos parásitos de plantas pertenecientes al grupo Ascomycota, en el cual sobresalen los ascomicetes bitunicados y Meliolales por presentar un gran número de especies conocidas por ser parásitos de plantas. También se encontró una especie de roya perteneciente al grupo Basidiomycota. Los ascomicetes bitunicados y sus estados asexuales pueden provocar pérdidas económicas considerables en plantas cultivadas, tal es el caso de *Mycosphaerella fijiensis* M. Morelet y su anamorfo *Pseudocercospora fijiensis* (M. Morelet) Deighton y *Mycosphaerella musae* (Speg.) Syd. & P. Syd. con su anamorfo *Pseudocercospora musae* (Zimm.) Deighton (Mycosphaerellaceae) que son los agentes causales de la sigatoka negra y amarilla del banano, la enfermedad más importante de este cultivo en el mundo (Thurston 1998). Mientras que algunas especies de Meliolales son parásitos de plantas cultivadas de interés como mango, guayaba, palma aceitera (Rodríguez 2006) estos hongos no son parásitos fuertes. Sin embargo, facilitan la entrada de otros hongos patógenos más agresivos en el tejido de las plantas (Piepenbring et al. 2011b).

La mayoría de los hongos de Panamá aún no son conocidos totalmente, inclusive los hongos que atacan plantas cultivadas. Muchos hongos patógenos sobre plantas nativas o tradicionales son raramente investigados (Piepenbring et al. 2011a). Esto probablemente se debe al reducido número de estudios taxonómicos realizados en el país y a la falta de monografías sobre grupos específicos. Micólogos expertos sugieren que los datos sobre hongos parásitos

en plantas, tanto silvestres como cultivadas, son incompletos y que estudios taxonómicos extensivos podrían permitir el descubrimiento de nuevas especies y nuevos registros para el país (Hofmann & Piepenbring 2006, Hofmann et al. 2010, Kirschner et al. 2010, Piepenbring et al. 2011a).

Para lograr que el número de especies de hongos conocidos aumente en el país es necesario efectuar un arduo trabajo de campo, así como investigación de tipo taxonómica, morfológica y filogenética. Además es necesario recolectar datos sobre nuevas especies, sobre la distribución geográfica de especies conocidas y nuevas plantas hospederas para una mejor comprensión de los diferentes grupos de microhongos parásitos de plantas. En el futuro estos datos podrán utilizarse en la toma de decisiones y elaboración de planes de manejo y control de hongos parásitos de plantas.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. Hongos parásitos de plantas

El desarrollo normal de una planta puede verse afectado por organismos patógenos presentes durante un período prolongado de la vida de la planta o por factores desfavorables del medio ambiente. Los organismos patógenos pueden ser hongos, insectos, ácaros, bacterias, virus, viroides, micoplasmas o nemátodos. Sin embargo, más del 70 % de las enfermedades en plantas son causadas por hongos, los cuales en muchos casos atacan plantas de interés para el hombre provocando una reducción en su vigor y el número de hojas, flores y frutos, dando como resultado pérdidas económicas considerables para los agricultores.

Los microhongos parásitos de plantas mayormente resultan perjudiciales para las plantas hospederas ya que les ocasionan enfermedades en las hojas, tallos, flores e incluso en las raíces. Sin embargo, algunos hongos parecen no causar daños graves en sus plantas hospederas.

3.1.1. Tipos de hongos parásitos

Los hongos parásitos, son los que se desarrollan y llevan a cabo su existencia sobre tejidos vivos, sea cual sea su origen. Dentro de éstos, se pueden reconocer dos tipos:

- **Parásitos facultativos:** Son aquellos que son capaces de crecer y desarrollarse sobre materia orgánica muerta, ya sea de forma natural,

lo que implica que este tipo de hongos desde el punto de vista nutritivo son saprófitos, aunque ecológicamente se comporten como parásitos.

- **Parásitos obligados:** Son aquellos que sólo son capaces de crecer y desarrollarse dentro de sus hospedantes y no pueden crecer en medios de cultivo artificiales.

Entre estos dos extremos existen numerosos casos intermedios: así por ejemplo, entre los parásitos facultativos, los hay desde aquellos que son capaces de reproducirse, desarrollándose sobre substratos inertes, hasta aquellos que no son capaces de reproducirse o se reproducen con mucha dificultad sobre los mismos aunque si sean capaces de subsistir desde el punto de vista nutritivo. De la misma manera, entre los parásitos obligados, los hay que son capaces de desarrollarse anormalmente sobre cultivos artificiales, otros solo consiguen germinar, y por último algunos ni siquiera germinan (Alexopoulos et al. 1996).

3.1.2. Tipos de interacción entre el hongo y la planta

Alexopoulos et al. (1996) señalan que desde el punto de vista de su relación nutritiva con el hospedante existen varios tipos de hongos parásitos de plantas, los cuales difieren en la forma en que atacan a sus hospedantes y obtienen sus nutrientes a partir de éstos:

- **Pertótrofos o necrótrofos:** Utilizan enzimas y toxinas para matar las células del hospedero creciendo entre y dentro de las células muertas.

- **Biótrofos:** Son parásitos obligados y obtienen los nutrientes *in vivo* de las células del hospedero sin destruirlas, establecen un íntimo contacto intracelular con el hospedero provocando un daño mínimo a las células. Generalmente los parásitos biótrofos son altamente específicos con sus plantas hospederas.
- **Hemibiótrofos:** Inicialmente requieren de células vivas del hospedero, pero pronto debido al avance de las hifas provocan la muerte de las células, por lo que se considera que en su fase inicial son biótrofos pero luego se convierten en necrótrofos.

3.1.3. Estructuras que desarrollan los hongos parásitos de plantas

Las hifas de los hongos parásitos de plantas mayormente crecen dentro del tejido del hospedero, exhibiendo diferentes estructuras y patrones de crecimiento, dependiendo del patógeno involucrado. Entre las principales estructuras miceliales especializadas asociadas con la infección del hospedero, se encuentran el apresorio, una estructura especializada en la infección, que se adhiere a la superficie del hospedero y forma como un tipo de tubo germinativo o hifa que penetra la célula hospedante y el haustorio el cual se relaciona con la captación de nutrientes de la célula hospedera (Alexopoulos et al. 1996).

3.2. Conocimiento de hongos parásitos en Panamá

En Panamá se conocen alrededor de 2,772 especies de hongos registradas en 460 publicaciones, de estas 561 taxa corresponden a hongos parásitos de

plantas (Piepenbring 2006a, 2007 y registros más recientes). Sin embargo, se estima que sólo se conoce aproximadamente un 4 % de la riqueza de hongos del país, por lo que es necesario implementar esfuerzos colaborativos en la recolección y alfa taxonomía con el propósito de ampliar el conocimiento actual de los hongos en el país. La mayor información de hongos del país se ha concentrado en la Zona del Canal y el oeste de Panamá, el conocimiento en el resto del país es bajo (Piepenbring 2006a).

Durante los últimos años, micólogos especialistas se han enfocado en el estudio de los hongos parásitos en la región de Chiriquí y Bocas del Toro, dando como resultado numerosas publicaciones de nuevas especies y nuevos registros para el país. Uno de los proyectos que más resultados arrojó fue el Proyecto Diversidad de Microhongos Parásitos de Plantas (ppMP), en el mismo, microhongos parásitos de plantas de cualquier posición sistemática fueron colectados en 15 sitios diferentes en el oeste de Panamá (Chiriquí y Bocas del Toro). Estos sitios correspondían a bosques más o menos perturbados y áreas abiertas con vegetación perturbada, con altitudes que iban desde el nivel del mar hasta los 3300 msnm. Durante el 2005-2007 los sitios seleccionados fueron examinados por tres micólogos entrenados durante dos horas para cada evento de recolección. La mayoría de los sitios fueron visitados cuatro veces durante la estación seca y lluviosa. Se colectaron un total de 1300 especímenes de los cuales se identificaron 344 especies. Los grupos más diversos fueron

Pucciniales (110 spp.), Meliolales (89 spp.) Phyllachorales (75 spp.) y Asterinaceae (60 spp.).

Dentro de los Ascomycota los grupos de hongos parásitos más estudiados en Panamá han sido Asterinaceae (incertae sedis), Laboulbeniales, Meliolales y Phyllachorales (Hofmann & Piepenbring 2006, 2008, Rodríguez & Piepenbring 2007, Trampe & Piepenbring 2007, Villarreal et al. 2010). Mientras que dentro de los Basidiomycota, los grupos más estudiados han sido Pucciniales y Ustilaginales (Hernández et al. 2007, Piepenbring 2005, 2006b, Perdomo & Piepenbring 2008).

Entre los grupos de hongos parásitos de plantas menos estudiados que requieren mayor atención por parte de los investigadores se encuentran: Erysiphales, diversos grupos de Dothideomycetes como Parmulariaceae.

3.2.1. Diversidad de hongos parásitos en Panamá

A pesar de ser un país con una superficie terrestre pequeña, Panamá cuenta con una gran diversidad biológica y los hongos no son la excepción. Entre los grupos de hongos parásitos de plantas con mayor diversidad de especies se encuentran: los Meliolales que constituyen el grupo más diverso en el país. Estos hongos se caracterizan por formar colonias negras en el haz o envés de sus plantas hospederas, formando un micelio oscuro con hifas que cargan hifopodios capitados y mucronados (Rodríguez 2006).

Los Pucciniales es el segundo grupo de microhongos parásitos más diverso, pertenecen a los Basidiomycota y se caracterizan porque mayormente son colectados en su estado asexual con uredósporas de color naranja y de paredes relativamente delgadas, aunque pueden aparecer en cualquier parte aérea de la planta, atacan mayormente las hojas y tallos. Todas las royas encontradas en Panamá son aparentemente autoicas esto significa que utilizan solo una planta hospedera en su ciclo de vida y mayormente han sido colectadas en áreas perturbadas (Piepenbring et al. 2011b).

Otro grupo altamente diverso son los Phyllachorales que pertenecen a los Ascomycota y se caracterizan por presentar un estroma negro y brillante que da a la infección la apariencia de una mancha de alquitrán por lo que estos hongos se conocen como hongos alquitrinosos. Estos hongos son más abundantes en áreas perturbadas y abiertas con vegetación principalmente rural. Resultados de investigaciones desarrolladas con este grupo de hongos indican que su incidencia y diversidad está influenciada por la presencia y abundancia de las plantas hospederas específicas más que por los factores ecológicos como el tipo de vegetación, la altitud o condiciones climáticas (Trampe 2009).

Los Asterinaceae son un grupo que ha sido poco estudiado, sin embargo muestran una alta diversidad de especies en el país. Este grupo de hongos asignado dentro de los Ascomycota se caracteriza porque producen un tipo especial de cuerpo fructífero llamado tirioteocio, que se desarrolla

superficialmente sobre el sustrato. Estos hongos son comunes en áreas abiertas y perturbadas (Hofmann 2010).

La gran diversidad de estos grupos de hongos se correlaciona con la alta diversidad de plantas vasculares presentes en el país (Piepenbring et al. 2011b). Además han sido los grupos en los cuales se han enfocado los micólogos, por lo que se hace necesario que los especialistas presten mayor atención a otros grupos de hongos que pueden ser diversos, pero sin embargo han sido poco estudiados.

3.3. Características de los principales grupos de microhongos parásitos encontrados en la presente investigación:

Las especies descritas en el presente estudio en su mayoría están incluidas dentro de la División Ascomycota, perteneciendo a los Dothideomycetes con las familias Coccoideaceae, Parmulariaceae y Pseudoperisporiaceae. También se incluyen varias especies de Meliolales que comprende la familia Meliolaceae. Especies de Meliolaceae presentan ascos unitunicados mientras que especies de las demás familias son bitunicadas. Dentro de la División Basidiomycota está incluidos los Pucciniales con la familia Pucciniastraceae.

3.3.1. Dothideomycetes: "Ascomicetes Bitunicados"

Los ascomicetes bitunicados constituyen un grupo de hongos incluidos dentro de la clase de los Loculoascomycetes, con más de 7300 especies en 800

géneros (Luttrell 1955, Barr & Huhndorf 2001). Este grupo de hongos está caracterizado por presentar ascos bitunicados que poseen una pared doble constituida por una capa externa (exotúnica) delgada y rígida y una capa interna (endotúnica) gruesa y elástica (Luttrell 1951, Hawksworth et al. 1996, Schoch et al. 2006, Kirk et al. 2008). Los ascos bitunicados jóvenes se caracterizan por la presencia de una pequeña depresión en la parte apical de la endotúnica llamada cámara ocular (Alexopoulos et al. 1996).

El desarrollo del ascoma es de tipo ascolocular: primero se forma un estroma dentro del cual se abren progresivamente, por lisis, una o varias cavidades o lóculos cuando se desarrollan los ascos. No existe ninguna pared que separe los ascos del tejido estromático. Este estroma recibe el nombre de ascostroma y puede ser unilocular o multilocular (Eriksson 1981, Ulloa & Hanlin 2006).

La morfología de las ascosporas de los ascomicetes bitunicados es variable. Pueden ser globosas, elipsoidales, ovoides, obovoides, fusiformes, oblongas, cilíndricas o filiformes. Pueden ser rectas, curvadas o asimétricas. Algunas veces son unicelulares (amerósporas), sin embargo, la mayoría de las especies tienen ascosporas septadas. Las ascosporas pueden ser hialinas o pigmentadas. La superficie de las ascosporas puede ser lisa o puede estar cubierta por ornamentos, como por ejemplo verrugas pequeñas (Sierra López 2006).

Las especies mejor estudiadas de los ascomicetes bitunicados tienden a ser los estados anamórficos que producen enfermedades en cultivos agrícolas importantes. Estos anamorfos incluyen tanto hifomicetes como coelomicetes

(Schoch et al. 2006). Sin embargo, en la mayoría de los ascomicetes bitunicados todavía se desconocen o no son bien comprendidas las conexiones entre anamorfos y teleomorfos. La disposición de los conidióforos y el tipo de conidiogénesis de los estados anamorfos son importantes características diagnósticas (Barr & Huhndorf 2001).

Con el transcurso del tiempo, la sistemática de los ascomicetes bitunicados ha sufrido numerosos cambios y desde que se estableció el grupo de los Loculoascomycetes, diferentes autores han propuesto diversas clasificaciones. Según Hibbet et al. (2007) los Loculoascomycetes están incluidos dentro de dos clases de Ascomycota: Dothideomycetes con las subclases Dothideomycetidae y Pleosporomycetidae y la clase Eurotiomycetes con las subclases Chaetothyriomycetidae, Eurotiomycetidae y Mycocaliciomycetidae. En la actualidad, los datos que proceden de los estudios moleculares se combinan con los datos morfológicos para establecer nuevas relaciones filogenéticas, que obligan a reagrupar muchos taxones y permiten dilucidar mejor las relaciones filogenéticas existentes entre ellos. Entre estos estudios se destaca el realizado por Berbee (1996) quien demostró que los Loculoascomycetes constituyen un grupo parafilético, dentro del cual los Dothideales y Pleosporales son grupos hermanos monofiléticos.

3.3.1.1. Coccoideaceae Henn. ex Sacc. & D. Sacc. 1905

Género tipo: *Coccoidea* P. Henn. – Especie tipo: *C. quercicola* P. Henn. & Shirai.

Ascomata más o menos globosos, formados por lóculos en un estroma errumpido, pulvinado o peltado, penetra el hospedero con un corto y central estípite, peridio esponjoso compuesto por dos capas, ostíolo lisígeno, no perifisado. Lóculos pseudostiolados con numerosos ascos e hifas interascales. Tejido interascal compuesto por pseudoparáfises ramificadas, algunas veces evanescentes. Ascosporas más o menos cilíndricas, fisitunicadas, conteniendo ocho ascosporas uni o biseriadas. Ascosporas ovoides, relativamente pequeñas, con un septo, sin vaina de mucílago. Anamorfo ausente o presente y acervular (Canon & Kirk 2007).

Notas: Coccoideaceae es una familia de hongos parásitos de plantas con una ubicación taxonómica incierta dentro de los Dothideomycetes (Kirk et al. 2001). Incluye tres géneros con aproximadamente 10 especies (Kirk et al. 2008). Miembros de Coccoideaceae se caracterizan por ser parásitos biotróficos de plantas y exhiben una distribución aparentemente pantropical (Cannon & Kirk 2007).

3.3.1.2. Parmulariaceae E. Müll. & Arx ex M.E. Barr 1979

Género tipo: *Parmularia* Lév. – Especie tipo: *P. styracis* Lév. = *P. hankei* (Nees) Rhem

Parásitos en hojas. Micelio superficial a veces presente, mayormente ausente. Ascomata superficial o subcuticular desarrollándose de un estroma inmerso, algunas veces como lóculos en una estructura compuesta, fuertemente

aplanada, discoide o pulvinada, a menudo elongada abriendo por desintegración irregular o fisuras longitudinales, peridio compuesto de una a pocas capas de células, irregulares o radiales. Tejido interascal formado por pseudoparáfises celulares, a menudo pigmentadas en el ápice. Ascospores ovoides a clavados, con dehiscencia fisitunicada o rostrada. Ascospores hialinas a marrón, septadas, algunas veces con capas de mucílago. Anamorfos poco conocidos, usualmente formados en lóculos dentro del estroma (Cannon & Kirk 2007).

Notas: La familia Parmulariaceae fue establecida por Müller & von Arx en 1962 para agrupar hongos fitopatógenos, formando estromas dimidiados, escutelados o crustosos, originados a partir de hifas internas o estroma. Sin embargo, este nombre no se consideró válido debido a que los autores no presentaron la descripción en latín tal como lo exige el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. Von Arx & Müller (1975) presentaron la familia Parmulariaceae con una descripción más detallada de la misma con una clave de los géneros reconocidos. Estos autores señalaron la estrecha relación entre Parmulariaceae y Asterinaceae, e indicaron que la delimitación de ambas familias es artificial ya que está basada en la presencia o ausencia de micelio superficial. Posteriormente, Barr (1979) validó el nombre de la familia Parmulariaceae al incluir la descripción en latín. Eriksson (1981) reconoció la familia Parmulariaceae como un grupo natural e indicó su estrecha relación con las familias Asterinaceae y Englerulaceae.

La familia Parmulariaceae se diferencia de Asterinaceae por la ausencia de micelio superficial en la mayoría de las especies y la presencia de un estroma interno o hipostroma (von Arx & Müller, 1975).

Actualmente la familia Parmulariaceae está representada por 34 géneros y más de 100 especies (Kirk et al. 2008). En su mayoría son parásitos biotróficos de plantas que ocasionan poco daño visible al hospedero (Inácio 2005). Los miembros de esta familia ocurren principalmente en regiones tropicales y subtropicales especialmente en el Neotrópico y Sureste de Asia, con algunos representantes en las zonas templadas de Estados Unidos, Rusia y Japón (Inácio & Cannon 2008).

3.3.1.3. Pseudoperisporiaceae Toro 1926

Género tipo: *Pseudoperisporium* Toro – Especie tipo: *P. erigeronicola* (F. Stevens) Toro

Micelio superficial o inmerso en las capas del sustrato. Ascomata superficiales, periteciales, pequeños, más o menos globosos, con un ostíolo claramente definido, algunas veces setosos. Peridio de pared delgada, compuesto por células pseudoparenquimatosas. Tejido interascal compuesto por estrechas pseudoparáfises celulares, a menudo delicuescentes cuando maduran. Ascosporas hialinas a marrón, variables en forma, septadas transversalmente. Anamorfos coelomicéticos (Canon & Kirk 2007).

Notas: Pseudoperisporiaceae es una familia con una posición taxonómica incierta dentro de los Dothideomycetes, Ascomycota (Cannon & Kirk 2007). Müller & von Arx (1962) y Eriksson (1981) trataron esta familia como Dimeriaceae, sin embargo, éste último autor señaló que el nombre correcto podría ser Pseudoperisporiaceae.

El concepto de especies es incierto en muchos grupos de la familia Pseudoperisporiaceae. Esta familia es altamente polifilética y datos moleculares indican que está estrechamente relacionada con Capnodiaceae (Cannon & Kirk 2007).

Miembros de Pseudoperisporiaceae son saprótrofos o parásitos biótrofos de plantas o de otros hongos como especies de *Meliola* o *Asterina* (Müller & von Arx 1962, Eriksson 1981). Las especies de hongos que pertenecen a esta familia están ampliamente distribuidas, principalmente en las zonas tropicales (Cannon & Kirk 2007).

3.3.2. Meliolales

Los Meliolales constituyen un grupo de hongos parásitos incluidos dentro de los Ascomycota, están formados por una familia, 22 géneros y aproximadamente 1980 especies (Kirk et al. 2008). Los Meliolales fueron descritos por Hansford en 1961 como "un grupo de hongos ectoparásitos con ascomata usualmente globosos, negros, dispersos en un micelio superficial con hifopodios capitados".

Los Meliolales son parásitos obligados de plantas vasculares que obtienen los nutrientes *in vivo* de las células del hospedero y su distribución es fundamentalmente tropical. Presentan un micelio superficial formado por hifas radiadas, rectas, ramificadas, de color marrón oscuro, con setas. Las hifas tienen dos tipos de ramas laterales cortas: hifopodios capitados e hifopodios mucronados. Los hifopodios capitados se encuentran fuertemente adpresos a la cutícula y están formados por dos células: la célula basal y el apresorio; los hifopodios mucronados son unicelulares, con forma de botella, con un poro en el ápice (Hansford 1961).

Los cuerpos fructíferos son del tipo peritecio y se encuentran dispersos por toda la colonia, son superficiales, globosos y negros. Los Meliolales se caracterizan por la presencia de setas miceliales o periteciales cuya morfología puede variar desde simples, ramificadas, curvadas, de manera diferente según las diferentes especies. Estas setas representan un carácter taxonómico importante que permite distinguir las especies (Rodríguez 2006).

Los Meliolales poseen ascos ampliamente clavados, de pared delgada, que contienen de 2-3 ascosporas. Las ascosporas son elipsoidales, oblongas, con 3-4 septos y 4-5 células, con pared ligeramente o muy constricta a nivel de los septos, de color marrón y sin capa mucilaginosa (Hansford 1961).

3.3.2.1. Meliolaceae Martin ex Hansf. 1946

Género tipo: *Meliola* Fr. – Especie tipo: *M. psidii* Fr.

Micelio superficial formado por hifas radiadas, rectas, ramificadas, marrón oscuro, con setas. Las hifas tienen dos tipos de ramas laterales cortas: hifopodios capitados e hifopodios mucronados. Hifopodios capitados fuertemente adpresos a la cutícula, formados por dos células; hifopodios mucronados unicelulares, con forma de botella, con un poro en el ápice. Ascomata dispersos en la colonia, superficiales, globosos, negros. Ascosporas ampliamente clavados, de pared delgada, conteniendo 2-3 ascosporas. Ascosporas elipsoidales, oblongas, 4 septadas, paredes constrictas en los septos, marrón, sin capa mucilaginosa (Hansford 1961).

Notas: La familia fue descrita por Hansford para acomodar a un grupo de hongos ectoparásitos con ascomata usualmente globosos, negros, dispersos en un micelio superficial con hifopodios capitados. Sin embargo, algunos autores como Luttrell (1951) y Müller & von Arx (1962) no estuvieron de acuerdo con la descripción de Hansford ya que abarcaba tanto hongos unitunicados como bitunicados dentro de Meliolaceae. Eriksson (1981) por su parte señaló que es posible que la familia Meliolaceae evolucionara de ascomicetes bitunicados por reducción de la endotúnica.

3.3.3. Pucciniales

Los Pucciniales constituyen el orden más rico en especies dentro de los Basidiomycota, comprenden 14 familias, 166 géneros y cerca de 7800 especies conocidas en el mundo (Kirk et al. 2008). Son parásitos obligados que requieren de células vivas de su hospedero para completar su ciclo de vida. Los

Pucciniales son conocidos como "royas" por la inducción de pústulas que contienen esporas con apariencia de un polvillo herrumbroso sobre los tejidos de sus hospederos. Durante su ciclo de vida, una especie puede producir hasta cinco diferentes estados de esporas a los cuales se les ha asignado números romanos para identificarlas de la siguiente manera:

- (0) **Espermacios:** Son haploides y se producen en espermogonios que provienen de un talo haploide que resulta de la infección de una basidiospora. Los espermacios son pequeños, hialinos, unicelulares y resultan difíciles de observar (Mangelsdorff 2011).
- (I) **Ecidiosporas:** Son producidas dentro de ecidios, son unicelulares, generalmente catenuladas, redondeadas, elipsoides a oblongo-piriformes, de paredes delgadas, verrugosas y presentan una coloración amarilla a naranja debido a la presencia de aceite (Kirk et al. 2008, Mangelsdorff 2011).
- (II) **Uredósporas:** Se producen dentro de soros conocidos como uredios, son unicelulares, pediceladas, con paredes más o menos equinuladas, de color naranja y presentan dos o más poros germinativos (Mangelsdorff 2011). Las uredósporas se producen repetidamente en un mismo hospedero durante las diferentes etapas del crecimiento de éste, es por esto que las uredósporas constituyen el estado de esporas más destructivo de las royas (Hiratsuka & Sato 1982) En el caso de royas heteroicas, las uredósporas se forman en el segundo hospedero. En las

regiones tropicales las uredósporas constituyen en muchos casos la única generación observada (Piepenbring et al. 2011b).

(III) Teliósporas: Son producidas dentro de los telios, muestran una amplia variación morfológica, están formadas por una, dos o más células, sésiles o pediceladas, de pared gruesa, variablemente ornamentada y generalmente son oscuras. Son consideradas como esporas de resistencia (Mangelsdorff 2011).

(IV) Basidiosporas: Son haploides, unicelulares, de paredes delgadas, son esporas de corta vida producidas en los basidios luego de la meiosis (Kirk et al. 2008).

Existen royas que requieren dos diferentes plantas hospederas para completar su ciclo de vida y se llaman heteroicas mientras que otras especies utilizan un solo hospedero y se denominan autoicas. La mayoría de las especies presentan un estrecho rango de hospederos. Todas las especies de royas encontradas en Panamá son aparentemente autoicas (Piepenbring et al. 2011b). Las principales familias hospederas son Asteraceae, Cyperaceae, Fabaceae y Poaceae (Mangelsdorff 2011).

3.3.3.1. Pucciniastraceae Gäum. ex Leppik 1972

Género tipo: *Pucciniastrum* G.H. Otth - Especie tipo: *Pucciniastrum epilobii* (Chaillet) G.H.Otth

Presentan espermogonios del grupo I (tipo 1, 2 o 3), mayormente ecidios del tipo *Peridermium*, con un peridio cilíndrico, ecidiosporas catenuladas, mayormente verrugosas. Uredinios con un peridio celular, abriendo por un poro, a menudo con células ostiolares diferenciadas del tipo *Milesia*, uredósporas sin pedicelos definidos, equinuladas con poros germinativos esparcidos. Telios subepidermales a intraepidermales, no errumpentes, compuestos por teliosporas sésiles, con un poro germinal oscuro o no diferenciado y basidios externos (Mangelsdorff 2011).

Notas: Pucciniastraceae es una familia dentro de los Pucciniales, que incluye 11 géneros y cerca de 158 especies (Kirk et al. 2008). La mayoría de las especies son heteroicas y macrocíclicas con ecidios sobre coníferas (principalmente sobre *Abies*, *Picea* y *Tsuga*).

Los miembros de esta familia infectan un amplio rango de plantas hospederas y generalmente muestran un alto grado de especificidad con su planta hospedera. El estado que más predomina en los ecosistemas es el uredio algunas veces acompañado de telios, mientras que los ecidios y espermogonios son poco observados. Esto parece indicar que en los trópicos las royas se reproducen mayormente por la vía asexual (Mangelsdorff 2011).

4. MATERIALES Y MÉTODO

4.1. Trabajo de campo

Las muestras de microhongos parásitos de plantas fueron colectadas en diferentes localidades de la provincia de Chiriquí (Fig.1). Se realizaron varias giras de campo a fincas en el corregimiento de Guayabal, Distrito de Boquerón, buscando en las plantas cultivadas infecciones causadas por hongos poco conocidos o estudiados. La mayoría de las muestras se colectaron en la Finca Doña Olivia, propiedad del Sr. Turbino Jiménez. Esta finca está situada a una altura de aproximadamente 700 msnm, entre los N 08°36'34.2" y W 82°34'58.9". Algunas muestras también fueron colectadas en la Comarca Ngöbe Buglé, en la comunidad de Bijagual y en La Concepción, distrito de Bugaba (Fig.1). Durante la recolecta de las muestras, las plantas infectadas se observaron con una lupa de mano (10x) para distinguir las infecciones ocasionadas por hongos de otras ocasionadas por agentes patógenos tales como ácaros e insectos. Las muestras de las plantas infectadas se colocaron dentro de bolsas plásticas junto con material botánico importante (flores, frutos, tallos) para la identificación de la planta hospedera. Se registraron los datos de los sitios de colecta y la altura usando el sistema de posicionamiento global (GPS). Se tomaron fotografías de la infección, como del hábito, tallo, flores y frutos de la planta hospedera para salvar información importante para su posterior identificación.

4.2. Identificación de la planta hospedera

Las especies de plantas se identificaron mediante la Flora de Panamá (Woodson & Schery, 1943-1980), Correa et al. (2004) y Chízmar et al. (2009). También se verificó la correcta escritura de los nombres científicos y las autoridades de los mismos mediante la base de datos de TROPICOS (www.tropicos.org).

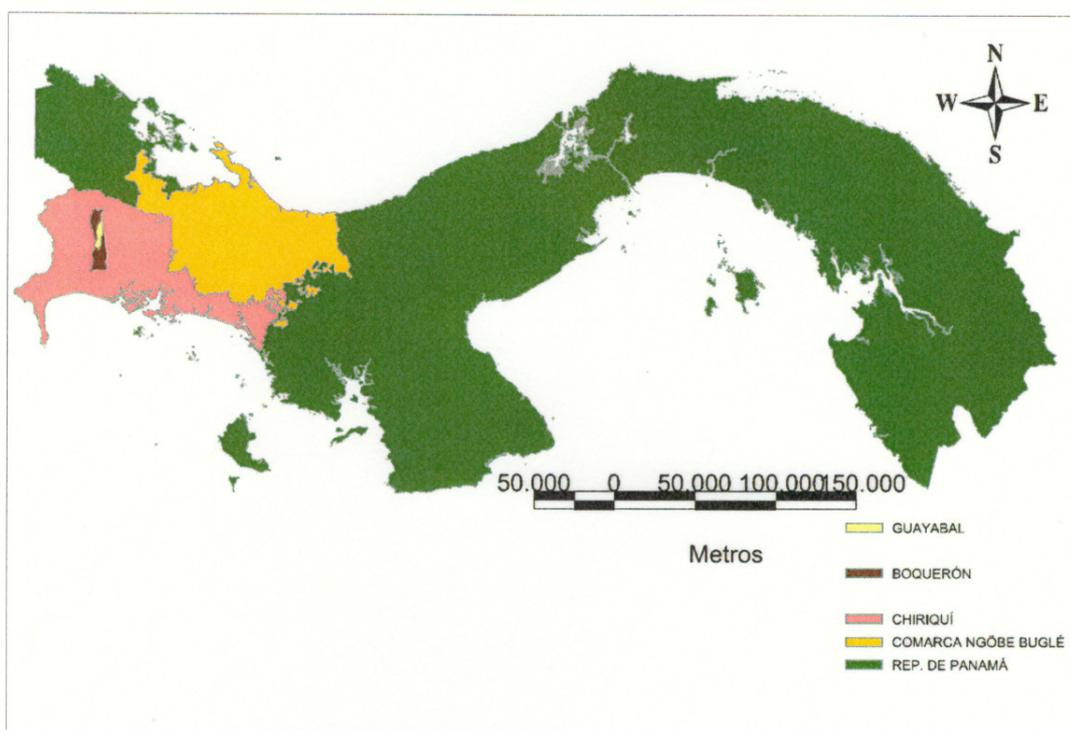


Figura 1. Diferentes sitios de muestreo de hongos parásitos de plantas dentro de la Provincia de Chiriquí (orig.: L. Acosta & K. Araúz).

4.3. Muestreo de hongos

En el campo se realizó una búsqueda de infecciones causadas por hongos en las plantas seleccionadas. Dichas infecciones se observaron como manchas oscuras o negruzcas localizadas principalmente sobre las hojas. Las hojas infectadas fueron colectadas separadamente y depositadas en bolsas ziploc con sus respectivas etiquetas. Parte del material fue prensado y secado para luego ser guardado en bolsas plásticas con silica gel. El material fresco se guardó en el refrigerador para su posterior identificación. La identificación de los especímenes se efectuó mediante el uso de microscopía de luz, microscopía de barrido y la revisión de literatura especializada. Las muestras secas y debidamente identificadas se depositaron en la colección de hongos del Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH).

4.3.1. Microscopía de luz

Características morfológicas de los hongos tales como: tipo de ascoma, agrupación o dispersión de los ascomata, presencia o ausencia de micelio superficial, presencia o ausencia de estroma, tamaño, forma y color de las colonias fueron observados y registrados con un estereomicroscopio marca Zeiss Modelo 37081. Las fotografías de las colonias y ascomata fueron tomadas con una cámara Canon incorporada al estereomicroscopio. Para las preparaciones microscópicas se realizaron cortes finos superficiales y transversales de los ascomata con una navaja de afeitarse tipo Gillette. Los cortes fueron montados en portaobjetos con agua, algunas preparaciones se tiñeron

con azul de algodón con el objetivo de observar mejor los detalles de estructuras hialinas como los ascos y ascosporas. Preparaciones semi-permanentes se elaboraron utilizando lactofenol.

Las observaciones y mediciones de las características microscópicas como el ascoma, las células del ascoma, hifas miceliales, setas, ascos, ascosporas, tejido interascal, conidiomata, conidios fueron realizados con un microscopio de luz OLYMPUS Modelo CX31 provisto de una escala micrométrica calibrada. La mayoría de las medidas fueron realizadas con el objetivo de inmersión (100x). A cada muestra se le realizaron 30 mediciones, a las cuales se les obtuvo el valor de la media \pm una desviación estándar (SD) con los valores extremos colocados entre paréntesis.

Se describió la morfología y tamaño de los ascomata, morfología y tamaño de los ascos, el número de ascósporas que contienen y su disposición. Con respecto al hamatecio, se describió la estructura de los elementos que lo constituyen. En la descripción de las ascósporas se indicó el tamaño, forma, color, septación, presencia de envolturas mucilaginosas y tipo de ornamentación.

4.3.2. Preparaciones con micrótopo

Para obtener cortes muy finos de secciones transversales y longitudinales de los ascomata se utilizó un micrótopo Leica modelo CM 1510. Pequeñas secciones de las hojas secas donde se observaba el crecimiento de hongos fueron cortadas con una navaja de afeitar y colocadas en agua durante 10-15

minutos. Las muestras rehidratadas fueron transferidas a una gota de montaje sobre una platina y se colocaron en el estante de congelación a una temperatura de -20°C . Después de la congelación rápida, las muestras se fijaron en el criostato y fueron cortadas. El espesor del corte varió entre 15-25 μm . Los cortes se transfirieron a portaobjetos de vidrio y se fijaron con ácido láctico, adicionalmente se tiñeron con colorante azul de algodón. Las placas preparadas se dejaron secar por 24 horas antes de su observación. Todo este proceso se llevó a cabo en el Departamento de Ciencias Biológicas de la J.W. Goethe-Universidad Frankfurt am Main, Alemania.

4.3.3. Microscopía de barrido

Pequeñas porciones de hojas secas con infecciones de hongos fueron cortadas con una navaja de afeitar y fijadas en cinta adhesiva en pequeños tubos de aluminio. Estas muestras fueron cubiertas con oro durante un minuto. Las fotografías de estructuras relevantes fueron tomadas con un microscopio electrónico de barrido Hitachi S 4500 con 5kV. Las imágenes fueron guardadas en los formatos TIF y JPG. Todo el proceso se llevó a cabo en el Departamento de Ciencias Biológicas de la J.W. Goethe-Universidad Frankfurt am Main, Alemania en colaboración con el técnico Manfred Ruppel.

4.3.4. Identificación del material fúngico

Para la identificación de los hongos se utilizaron las claves de Ellis (1958, 1959, 1971, 1976), Eriksson (1981), Hanlin (1998), Müller & von Arx (1962).

Adicionalmente se revisaron varios artículos y monografías que hacen referencia a grupos específicos, tales como Farr (1965), Hansford (1961), Inácio & Cannon (2002, 2008), Inácio (2005), Sivanesan (1987). Los datos sobre los hospederos conocidos y la distribución de las especies fueron tomados de la base de datos de hongos BPI (<http://nt.ars-grin.gov/fungalatabases>). Los autores de los nombres científicos fueron citados y abreviados de acuerdo con el Index Fungorum.

4.3.5. Dibujos a escala

Los dibujos a escala fueron realizados a mano, utilizando una página con cajitas de cuadrados de 15 mm. Sobre esta hoja se colocó una página blanca en la cual se realizaron los dibujos de las diferentes estructuras. La mayoría de los dibujos se realizaron, utilizando el objetivo de inmersión (100x). Los dibujos se efectuaron copiando la estructura observada en el microscopio y colocándole la escala a un lado. Luego, se trazaron los dibujos con tinta en papel plano superpuesto al dibujo original y se marcó la escala con tinta. Los dibujos finales se escanearon y se editaron utilizando los programas Adobe Photoshop CS2 y Corel Draw para corregir algunos errores y afinar detalles. La escala de aumento dibujada a mano se sustituyó por una raya digital junto con el número del aumento. Los dibujos editados fueron exportados a formato JPG para luego ser importados al documento de Word.

4.4. Análisis molecular

Para efectuar el análisis molecular de los especímenes estudiados, se aisló ADN genómico de muestras secas en silica gel. El análisis se llevó a cabo en el Departamento de Ciencias Biológicas de la J.W. Goethe-Universidad Frankfurt am Main, Alemania en colaboración con los Drs. Marco Thines y Sabine Telle.

4.4.1. Aislamiento y purificación del ADN genómico

Para efectuar el aislamiento de ADN de los cuerpos fructíferos, colonias maduras y sin presencia de hiperparásitos fueron seleccionadas y extraídas de las hojas con una navaja de afeitar. Se depositaron en pequeños tubos Eppendorff y fueron homogenizadas en un disruptor celular por 5 minutos a 25 x/min. El aislamiento del ADN fue hecho con el inu PREP Plant DNA Kit siguiendo el protocolo del fabricante. El ADN aislado fue guardado a -20 °C para la siguiente etapa (PCR).

4.4.2. PCR

La amplificación de las regiones ITS, LSU y SSU fue llevada a cabo en el termociclador utilizando los siguientes primers específicos para cada gen: ITS (ITS1-F/ITS4), LSU (NL1/NL4) y SSU (NS3/NS6). El volumen de cada reacción fue de 25 µl, consistiendo en 12.6 µl de agua molecular, 5 µl de solución buffer, 2.5 µl de dNTPs, 1.0 µl de MgCl, 1.0 µl de BSA (bovine serum albumin), 0.4 µl de primer 1, 0.4 µl de primer 2, 0.1 µl de Taq polimerasa y 2.0 µl de ADN previamente purificado. Las muestras del PCR fueron analizadas con

electroforesis en gel de agarosa y los productos fueron purificados con innu PREP Plant DNA Kit siguiendo el protocolo del fabricante.

4.4.3. Secuenciación de ADN y análisis

Las muestras del ADN purificado y amplificado fueron enviadas a la empresa SRD con sede en Frankfurt am Main, Alemania para su secuenciación. Las secuencias fueron ensambladas y editadas con el Programa CodonCode Aligner 1.2.2 (CodonCode Corporation, Dedham, Massachusetts, USA). Los extremos de las secuencias fueron cortados y en ocasiones las secuencias presentaron algunos errores en los pares de bases los cuales fueron corregidos manualmente. Las secuencias ya editadas fueron guardadas en formato FASTA para luego abrirlas con el programa MEGA 5.2. Las secuencias se compararon con secuencias depositadas en el GenBank mediante una búsqueda BLAST (BCBI, <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>).

5. RESULTADOS

5.1. Clave de los géneros encontrados en la presente investigación

1a. Estados teleomórficos	2
2a. Esporas producidas dentro de ascos	3
3a. Ascomata superficiales, sin hipostroma	4
4a. Ascomata sin setas o apéndices, micelio superficial con setas ...	<i>Meliola</i>
4b. Ascomata con apéndices, micelio superficial sin setas	<i>Wentomyces</i>
3b. Ascomata inmersos en un estroma o con hipostroma	5
5a. Ascomata conectados al hospedero por un hipostroma central con forma de pequeño estípite	<i>Coccoidella</i>
5b. Ascomata conectados al hospedero por medio de columnas o "pegs" estromáticos	<i>Hysterostomella</i>
2b. Esporas producidas por basidios	<i>Melampsorium</i>
1b. Estados anamórficos	6
6a. Micelio superficial, estroma ausente, hifopodios y conidios oscuros	<i>Clasterosporium</i>
6b. Micelio inmerso, estroma presente, hifopodios ausentes, conidios hialinos	<i>Cercospora</i>

5.2. Morfología, Taxonomía, Ecología y Discusión de Taxa

En esta sección se presentan las descripciones detalladas de los microhongos parásitos encontrados sobre diversas plantas de uso tradicional. Los datos de las plantas hospederas y la distribución de cada una de las especies fueron tomados de la base de datos de U.S. Colección Nacional de Hongos (BPI, nt.ars-grin.gov/fungaldatabases). Los nombres científicos de los hongos están de acuerdo al Index Fungorum. Las especies son presentadas en orden alfabético.

Cercospora Fresenius

Beitrag zur Mykologie 3: 91-93 (1863). Especie tipo: *Cercospora apii* Fresen. (1863). Sinónimos: *Cercosporina* Speg., *Virgasporium* Cooke.

Colonias efusas, formando mechones, grisáceas. Micelio mayormente inmerso. Estroma a menudo presente, pero no de gran tamaño. Setas e hifopodios ausentes. Conidióforos macronematosos, mononematosos, cespitosos, rectos o flexuosos, algunas veces geniculados, no ramificados o raramente ramificados, marrón oliváceo o marrón, más pálidos hacia el ápice, lisos. Células conidiógenas integradas, terminales, poliblasticas, simpodiales, cilíndricas, cicatrizadas, cicatrices usualmente conspicuas. Conidios solitarios, acropleurógenos, simples, obclavados o subulados, hialinos o pálidos, pluriseptados, lisos (Ellis 1971).

Notas: El género *Cercospora* fue descrito por Fresenius en 1863 basado en la especie *Cercospora apii* encontrada en hojas vivas de *Apium graveolens* L. (Apiaceae). Sin embargo, estudios posteriores evidenciaron que esta especie tiene un amplio rango de plantas hospederas y presenta una amplia distribución, atacando principalmente plantas de importancia económica (Ellis 1976). Según Ellis (1971) las siguientes especies de *Cercospora* constituyen sinónimos probables de *C. apii* sobre plantas hospederas de importancia económica: *C. beticola* Sacc., *C. bidentis* Tharp, *C. brassicicola* Henn., *C. canescens* Ellis & G. Martin, *C. capsici* Heald & F.A. Wolf, *C. citrullina* Cooke, *C. coffeicola* Berk. &

Cooke, *C. duddiae* Welles, *C. gossypina* Cooke, *C. nicotianae* Ellis & Everh., *C. physalidis* Ellis, *C. sesami* Zimm., *C. solanicola* G.F. Atk., *C. violae* Sacc., *C. zinniae* Ellis & G. Martin.

La gran diversidad de especies de *Cercospora* registradas actualmente es el resultado de la práctica inadecuada de micólogos y fitopatólogos que describían como nuevas especies cualquier especie de *Cercospora* encontrada en una planta hospedera por primera vez. No obstante, varios especialistas han demostrado que las especies de *Cercospora*, especialmente las pertenecientes al grupo de *C. apii* poseen un amplio rango de plantas hospederas y que la gran variación en el tamaño de los conidióforos y conidios es inducida por cambios en las condiciones ambientales (Ellis 1971).

Especies de *Cercospora* constituyen estados anamorfos de ascomicetes del género *Mycosphaerella* Johansson (Kirk et al. 2008). Sin embargo, en muchas especies las conexiones con el teleomorfo aún no han sido encontradas (Kirschner & Piepenbring 2006).

El género *Cercospora* está estrechamente relacionado con los géneros *Passalora* Fr., *Pseudocercospora* Speg. y *Ramularia* Unger. *Cercospora* se distingue por presentar conidióforos pigmentados que producen conidios hialinos con cicatrices oscuras. Mientras que *Passalora* posee conidióforos, conidios y cicatrices pigmentadas, *Pseudocercospora* presenta conidióforos pigmentados con conidios y cicatrices hialinas, *Ramularia* posee conidióforos y conidios hialinos con cicatrices oscuras (Kirschner & Piepenbring 2006).

En Panamá sólo un aproximado de 5% de los hongos conocidos pertenece a los cercosporoides (Piepenbring 2006a). Las especies de *Cercospora* suelen ser parásitos débiles que se pueden encontrar sobre tejidos vegetales muertos, moribundos o fisiológicamente enfermos y ocasionalmente causan lesiones graves a las plantas sanas (Ellis 1971).

***Cercospora henningsii* Allescher**, in Hennings, *Pflanzenw. Ost-Afrikas Nachbarg.*, Teil C: 35 (1895). Especie tipo: en *Manihot utilissima* (Euphorbiaceae), África. Sinónimos: *Cercosporidium henningsii* (Allesch.) Deighton, *Passalora henningsii* (Allesch.) R.F. Castañeda & U. Braun.

Figs. 2-3, Cuadro I

Síntomas: áreas circulares necróticas con pequeños puntos negros, localizadas en el lado adaxial de las hojas más viejas. Fascículos anfígenos, ubicados sobre áreas circulares necróticas en la hoja, de 5-25 mm de diámetro. Estromata intraepidermal, compuesto por células de forma irregular, de 4-6 μm de diámetro, de color marrón claro. Conidióforos en fascículos de 7-15 conidióforos, dispuestos en un arreglo linear, erectos, rectos a ligeramente curvados, no ramificados, aparentemente lisos o con proliferaciones percurrentes en la región apical, con 1-2 septos transversales, (30-) 33-48 (-60) x 4-6 (-7) μm (n=30), marrón claro, con cicatrices oscuras de 1 μm de diámetro localizadas en la región apical a sub-apical. Conidios solitarios, cilíndricos a fusiformes, oliváceos

a hialinos, lisos, 4-6 (8) septos transversales, (44-) 48-60 (-64) x (5-) 6-8 μm (n=17), con una cicatriz basal, oscura, de 1 μm de ancho.

Muestra examinada: Sobre *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae); Panamá, Chiriquí, distrito de Bugaba, corregimiento de La Concepción, alt. ca. 100 msnm, N 08°31'48" W 82°37'12". 16.04.13, K. Araúz 112 (UCH).

Hospederos: Euphorbiaceae: *M. esculenta* Crantz, *M. glaziovii* Müll. Arg., *M. manihot* (L.) Cockerell, *Manihot piauhyensis* Ule, *M. utilissima* Pohl, *Manihot* sp. (Farr et al. 2013).

Distribución conocida: África: Kenya, Malawi, Nigeria, Zimbawe. Asia: China, Fiji, India, Malaysia. Centroamérica: Costa Rica, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Panamá. El Caribe: Barbados, Cuba, República Dominicana. Norteamérica: Florida, Hawaii, Texas. Suramérica: Venezuela (Farr et al. 2013).

Notas: Las características morfológicas de las especies de *Cercospora* conocidas sobre *Manihot esculenta* son comparadas en el Cuadro I. De estas especies, la muestra estudiada concuerda mayormente con *C. caribaea* y *C. henningsii*, ambas especies han sido registradas para Panamá anteriormente (Farr et al. 2013). Sin embargo, *C. caribaea* posee conidióforos más largos y conidios más pequeños y con menor número de septos que los de la muestra en estudio. *C. henningsii* posee conidióforos ligeramente más largos, pero las

medidas de los conidios y la cantidad de septos concuerdan con los de la muestra estudiada.

Cuadro I. Características morfológicas de las especies de *Cercospora* y la muestra estudiada registradas sobre especies de *Manihot* (Euphorbiaceae). Los datos de plantas hospederas fueron tomados de la base de datos de U.S. National Fungus Collection (BPI, nt.ars-grin.gov/fungalatabases).

Especie	Hospederos	Colonias	Conidióforos (μm)	Conidios (μm)	No. de septos del conidio	Referencias
<i>Cercospora caribaea</i> Cif.	<i>M. esculenta</i> Crantz, <i>M. glaziovii</i> Müll. Arg., <i>M. utilissima</i> Pohl	anfigenas, mayormente hipófilas	fasciculados, ocasionalmente ramificados, 50-200 x 4-6, marrón a marrón oliváceo	15-45 x 6-8, oliváceos muy pálidos, lisos	1-3	Ellis (1971, 1976)
<i>Cercospora caricae</i> Speg.	<i>M. esculenta</i> Crantz	hipófilas	45 x 6-9, marrón oscuro a negros	14-26 x 7-10, hialinos a marrón pálido, verrugosos	1	Ellis (1971)
<i>Cercospora cassavae</i> Ellis & Everh.	<i>M. esculenta</i> Crantz, <i>M. utilissima</i> Pohl	anfigenas	ligeramente dentados en el ápice, 30-40 x 4, amarillentos a hialinos	20-50 x 5-6, hialinos	3-5	Saccardo (1899)
<i>Cercospora cearae</i> Fetch	<i>M. glaziovii</i> Müll. Arg.	anfigenas	----	42-78 x 6-7, oliváceos	5-10	Saccardo (1913)
<i>Cercospora henningsii</i> Allescher	<i>M. esculenta</i> Crantz, <i>M. glaziovii</i> Müll. Arg., <i>M. manihot</i> (L.) Cockerell, <i>Manihot piauhyensis</i> Ule, <i>M. utilissima</i> Pohl, <i>Manihot</i> sp.	anfigenas	fasciculados, 70 x 5-6, marrón pálido	30-85 x 5-7, marrón oliváceo muy pálido, lisos	3-8	Saccardo (1899)
<i>Cercospora manihotis</i> Henn.	<i>M. esculenta</i> Crantz, <i>M. utilissima</i> Pohl, <i>Manihot</i> sp.	hipófilas	fasciculados	30-40 x 4-5, pálidos	3-5	Saccardo (1913)

Cercospora vicosae A.S. Mull. & Chupp	<i>M. esculenta</i> Crantz, <i>Manihot</i> sp.	predominan- temente hipófilas	fasciculados, 60- 180 x 5-6, marrón medio a oscuro, ligeramente verrugosos	25-100 x 4-6, oliváceos a marrón pálido, ligeramente verrugosos	1-5	Müller & Chupp (1935)
KA 112	<i>M. esculenta</i> Crantz	anfigenas	fasciculados, 30- 60 x 4-6, marrón claro, aparentemente lisos	44-64 x 5-8, oliváceos a hialinos, lisos	4-8	Observacio- nes personales



Figura 2. *Cercospora henningsii* sobre *Manihot esculenta* (KA 112). a. Planta de *Manihot esculenta*. b-c. Hoja con infecciones circulares. Escala = 10 mm.

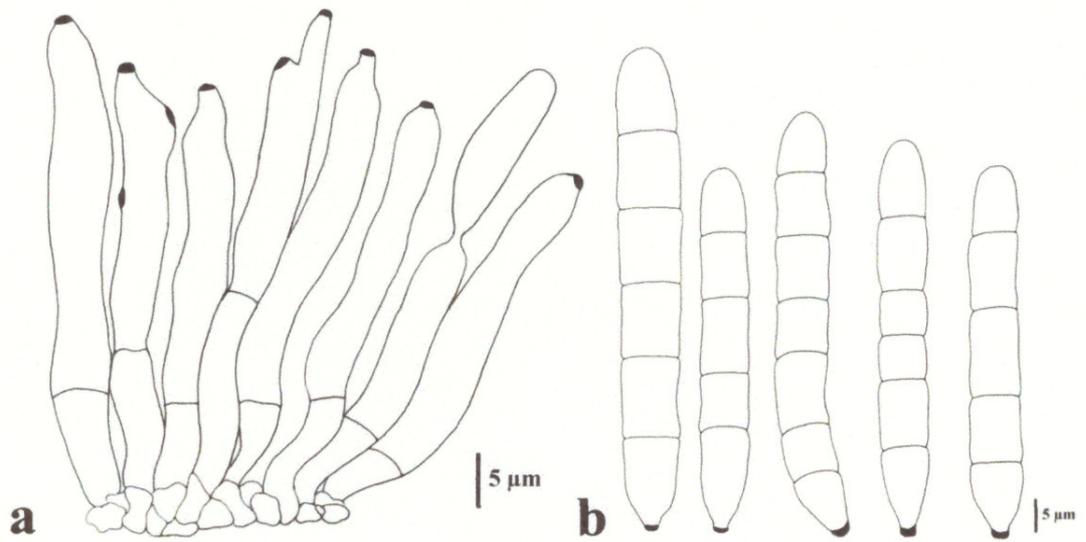


Figura 3. *Cercospora henningsii* sobre *Manihot esculenta* (KA 112). a. Conidióforos dispuestos en fascículos. b. Conidios libres.

***Clasterosporium* Schweinitz**

Transactions of the Amer. Phil. Soc., Series 2 vol. 4 (2): 300-301 (1832). Especie tipo: *Clasterosporium caricinum* Schw. (1832). Sinónimos: *Apotemnoum* Corda, *Brachydesmium* (Sacc.) Costantin, *Cheiropodium* Syd. & P. Syd., *Cometella* Schwein., *Hymenopodium* Corda, *Phanerocoryneum* Höhn., *Sporhelminthium* Speg.

Colonias usualmente efusas, aterciopeladas, de color marrón oscuro a negro. Micelio superficial. Setas presentes o ausentes, algunas veces solo vistas en colonias viejas, cuando están presentes son simples, oscuras, lisas. Hifopodios presentes. Conidióforos surgiendo individualmente y lateralmente de las hifas miceliales, rectos a flexuosos, no ramificados, algunas veces con proliferaciones terminales sucesivas, marrón a marrón oscuro, lisos. Células conidiógenas monoblásticas, integradas, terminales, determinadas o percurrentes, cilíndricas. Conidios solitarios, acrógenos, simples, rectos o curvados, cilíndricos a obclavados, algunas veces rostrados, septados transversalmente, marrón medio a oscuro, lisos, rugosos o verrugosos (Ellis 1971).

Notas: El género *Clasterosporium* fue descrito por Schweinitz en 1832. Originalmente fue nombrado como *Clasterisporium*, pero luego fue cambiado a *Clasterosporium* por Fries en 1849. En la descripción original del género, el autor no presentó ningún registro o dibujo de los hifopodios, los cuales constituyen un carácter taxonómico importante que permite distinguir a *Clasterosporium* de *Sporidesmium* (Ellis 1958). Más tarde, Sydow en 1915 propuso el género

Cheiropodium para dematiáceos fragmosporados con hifopodios y setas miceliales. Höhnelt (1929, citado en Ellis 1958) señaló que *Cheiropodium* Syd. es un sinónimo de *Clasterosporium* Schw. Este autor puntualizó el hecho de que las especies de *Clasterosporium* son hongos parásitos con hifopodios y setas miceliales.

Clasterosporium spp. constituyen estados anamorfos de especies como *Balladynopsis crossopterygis* Deighton & M.B. Ellis (1958) (Parodiopsidaceae), *Asterina clasterosporium* Hughes (1953) y *Asterodothis solaris* (Kalch. & Cooke) Theiss. (1912) (Asterinaceae). El género *Clasterosporium* se caracteriza por presentar un micelio totalmente superficial e hifopodiado, este género morfológicamente es similar a *Ceratophorum* Sacc., *Sporidesmium* Link y *Annellophora* S. Hughes. Sin embargo, *Ceratophorum* puede presentar un micelio inmerso no hifopodiado como un micelio superficial hifopodiado, *Sporidesmium* y *Annellophora* poseen micelio superficial o inmerso pero sin hifopodios (Ellis 1958).

Especies de *Clasterosporium* se caracterizan por ser parásitos biotróficos que se desarrollan sobre hojas uniéndose al hospedero por medio de hifopodios o apresorios (Ellis 1958).

***Clasterosporium* sp. sobre *Persea americana* Mill. (Lauraceae).**

Figs. 4-5, Cuadro II

Síntomas: ocasiona manchas difusas y oscuras localizadas en el lado adaxial de las hojas. Colonias superficiales, esféricas a irregulares, hasta 5 mm de diámetro, negras. Micelio superficial compuesto por hifas de 3-4 μm de ancho, sinuosas, ramificadas, septadas, anastomosadas, marrón. De estas hifas se desarrollan hifopodios cortos, laterales, unicelulares, esféricos a subglobosos, no lobados, de 5-6 μm de diámetro, marrón. Setas miceliales ausentes.

Conidióforos reducidos a una sola célula conidiógena, solitarios, simples, no ramificados, laterales, subcilíndricos, 11-21 x 4-5 μm (n=10), emergiendo del micelio superficial, monoblásticos, aseptados, marrón, lisos.

Conidios holoblásticos, acrógenos, solitarios, simples, obclavados, (27-) 31-39 (-44) x 5-6 μm (n=32), con 3-4 septos transversales, pared gruesa, ligeramente constricta a nivel de los septos, ápice obtuso, base truncada, marrón, ligeramente rugosos.

Muestra examinada: Sobre *Persea americana* Mill. (Lauraceae); Panamá, Chiriquí, distrito de Boquerón, corregimiento de Guayabal, Finca Doña Olivia, alt. ca. 600 msnm, N 08°36'34.2" W 82°34'58.9". 05.01.2012. K. Araúz & J. Romero KA 107 (UCH).

Hospederos: *Persea americana* Mill. (Lauraceae).

Distribución conocida: Centroamérica (Panamá).

Notas: Actualmente sólo existe un registro de *Clasterosporium* sp. sobre *Persea americana* de Venezuela (Urtiaga 2004), sin embargo, se trata sólo de un listado de enfermedades de plantas, que no ofrece mayor información de la especie.

El espécimen de *Clasterosporium* de Panamá es similar a *C. pistaciae*, *C. proteae*, el estado asexual tipo *Clasterosporium* de *Asterina clasterosporium* Hughes y de *Balladynopsis crossopterygis* Deighton & M.B. Ellis. Sin embargo, estas especies difieren de la muestra estudiada en las medidas de los conidióforos, conidios y en las plantas hospederas (Cuadro II). *C. pistaciae* posee conidióforos con 4-14 x 2.5-4 μm y conidios más pequeños con 18-30 x 4-6 μm con 1-3 septos (Ellis 1959, 1971). *C. proteae* posee conidióforos más largos con 35 x 4-6 μm y conidios ligeramente más largos y anchos con 30-50 x 6-9 μm (Ellis 1976). El estado asexual tipo *Clasterosporium* de *A. clasterosporium* tiene conidióforos de mayor tamaño con 20-50 x 4-8 μm que pueden ser septados y conidios mucho más largos y anchos con 45-85 x 7-9 μm (Ellis 1958, 1971). El estado asexual tipo *Clasterosporium* de *Balladynopsis crossopterygis* tiene conidióforos más cortos y anchos con 8-16 x 5-9 μm , conidios mucho más largos y anchos con 70-100 x 10-14 μm y presentan de 5-10 septos (Ellis 1958).

Adicionalmente ninguna de las especies citadas anteriormente tiene como hospederos especies de la familia Lauraceae y todas exhiben una distribución

pantropical. Por eso es probable que la muestra estudiada sea una especie nueva para la ciencia. Sin embargo, para corroborar esto es necesario realizar una revisión completa del género, comparar la muestra con especies tipo y analizar secuencias de ADN.

Cuadro II. Características de especies de *Clasterosporium* morfológicamente similares al espécimen de Panamá según (Ellis 1958, 1959, 1971, 1976).

Especie	Hospedero	Distribución	Micelio superficial	Conidióforos (µm)	Conidios (µm)	No. de septos del conidio
<i>C. pistaciae</i> M.B. Ellis	<i>Pistacia lentiscus</i> L. (Anacardiaceae)	Asia: Chipre	hifopodiado con hifas ramificadas, septadas, de 1.5-4 µm	simples, erectos, 4-14 x 2.5-4, marrón oscuro	18-30x 4-6, marrón pálido a marrón, lisos	1-3
<i>C. proteae</i> M.B. Ellis	<i>Protea acaulis</i> Thunb. (Proteaceae)	Sur de África	hifopodiado con hifas, sinuadas, ramificadas, septadas, 3-5 µm	septados erectos o curvados, 35x4-6, marrón oscuro	30-50 x 6-9, marrón medio a marrón oscuro, rugosos	3-5
Estado de <i>Clasterosporium</i> de <i>Asterina clasterosporium</i> Hughes	<i>Maba warneckeii</i> Gürke (Ebenaceae)	África: Ghana	hifopodiado con hifas septadas y anastomosadas, 2-5 µm de grueso	0-2 septados, erectos o curvados, 20-50 x 4-8, marrón oscuro	45-85 x 7-9, marrón oscuro, lisos	3-5
Estado de <i>Clasterosporium</i> de <i>Balladynopsis crossopterygis</i> Deighton & M.B. Ellis	<i>Crossopteryx febrifuga</i> (Afzel. ex G. Don) Benth. (Rubiaceae)	África: Sierra Leona	hifopodiado con hifas ramificadas, septadas y anastomosadas, 3-6 µm de grueso	simples, no septados, erectos a curvados, 8-16 x 5-9, marrón	70-100 x 10-14, marrón medio a oscuro, lisos	5-10
KA 107	<i>Persea americana</i> Mill. (Lauraceae)	América Central: Panamá	hifopodiado con hifas ramificadas, septadas y anastomosadas, 3-4 µm de grueso	simples, no septados, erectos, 11-21 x 4-5, marrón	31-39 x 5-6, marrón, lisos	3-4

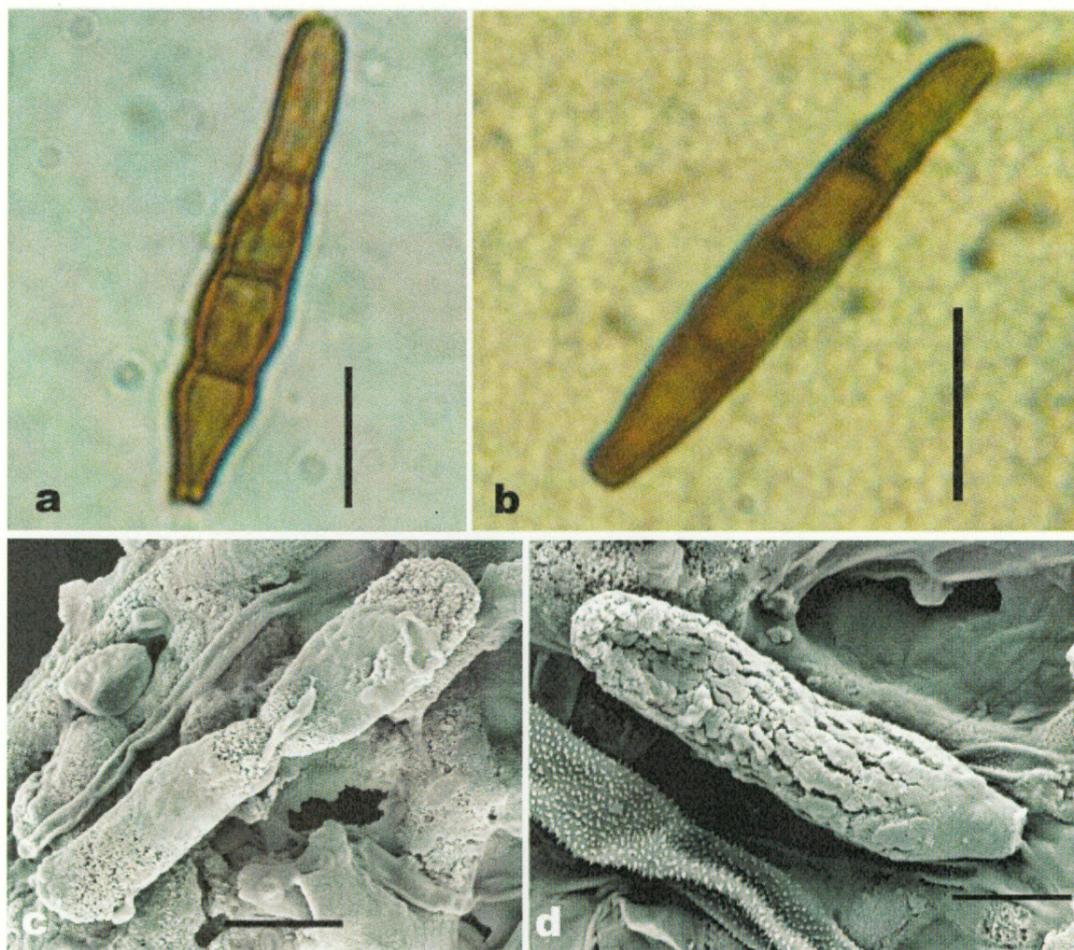


Figura 4. *Clasterosporium* sp. sobre *Persea americana* (KA 107). a-b. Conidios. Escala = 10 μ m. c-d. Fotografías de microscopio electrónico de barrido. c. Conidióforo con conidio joven. Escala = 5 μ m. d. Conidio libre. Escala = 5 μ m.

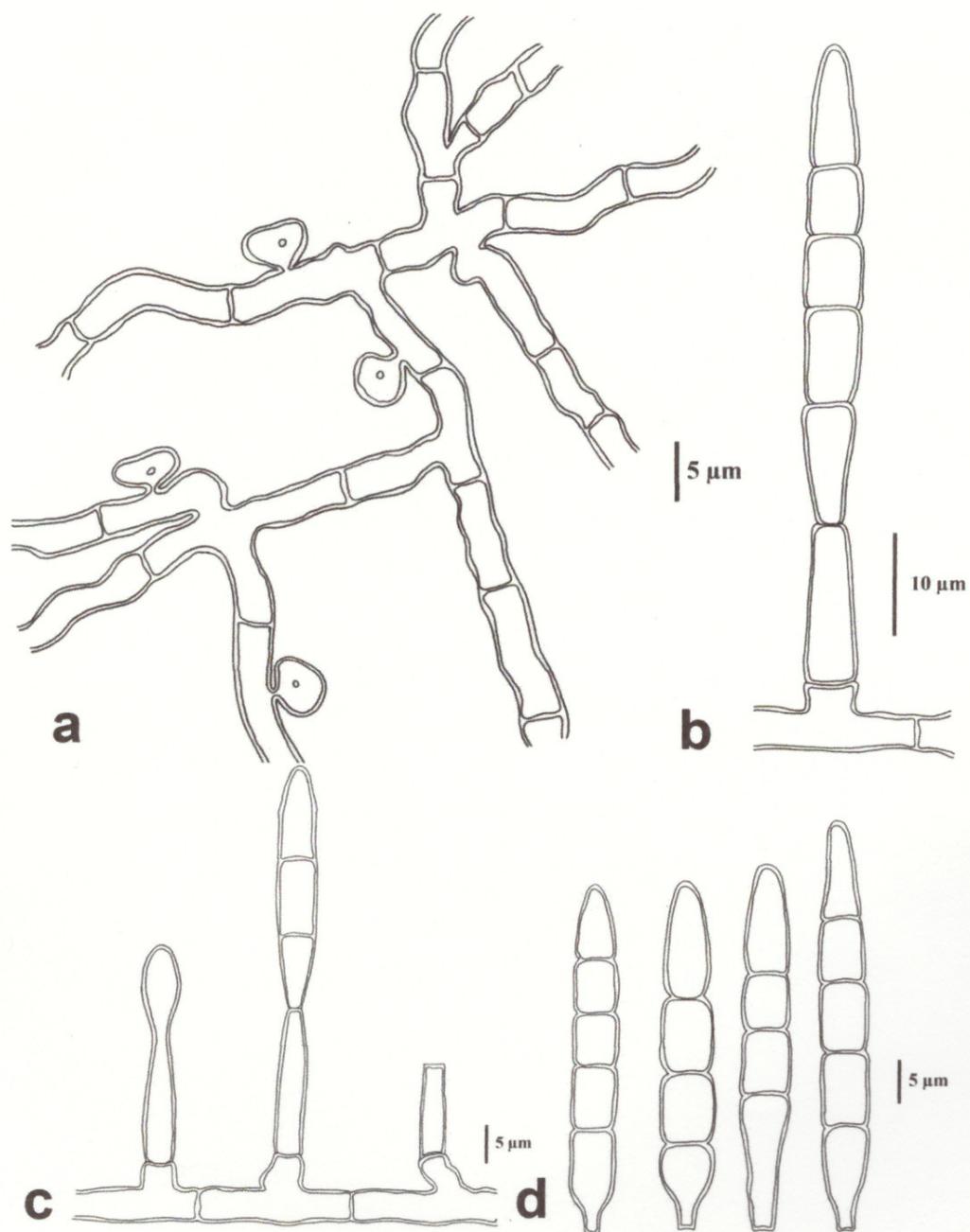


Figura 5. *Clasterosporium* sp. sobre *Persea americana* (KA 107). a. Hifas superficiales con hifopodios laterales. b-c. Conidióforos con conidios. d. Conidios libres.

***Coccoidella* Höhnel**

Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, Abt. 1, 118: 847 (1909). Especie tipo: *Coccoidella scutula* (Berk. & M.A. Curtis) Höhn. (1909). Sinónimos: *Coccodothella* Theiss. & Syd., *Eumicrocyclus* Hara.

Estroma oscuro con forma de disco o de cojín localizado sobre la superficie de hojas vivas, por debajo de éste se desarrolla un hipostroma central con forma de pie inmerso en el tejido foliar. Cuerpos fructíferos hundidos en el estroma, son esféricos y abren a través de un poro en la madurez. El estroma se compone de un pseudoparénquima oscuro formado por células isodiamétricas. Dentro de los lóculos se localizan los ascos alargados y a menudo curvados, bitunicados, conteniendo ocho ascosporas oblongas, con un septo transversal en la mitad, de color amarillento a ligeramente marrón. Paráfisis entre los ascos, escasos, filamentosos (Müller & von Arx 1962).

Notas: Müller & von Arx (1962) ubicaron a *Coccoidella* dentro de la familia Venturiaceae. Por su parte von Arx & Müller (1975) colocaron este género dentro de Stigmataceae, incluyendo Venturiaceae. Eriksson (1981) ubicó a *Coccoidella* en la familia Coccoideaceae. Esta familia se caracteriza por presentar ascomata formados como lóculos en un estroma pulvinado o peltado, con un corto pie inmerso en el tejido del hospedero (Cannon & Kirk 2007) y el anamorfo es de tipo acervular (Inácio & Cannon 2002).

La posición de *Coccolidella* dentro de la familia Coccoideaceae es un poco incierta y ha sido cuestionada por Sivanesan (1987) quien señaló que al menos un miembro de la familia Mycosphaerellaceae, *Mycosphaerella cryptica*, comparte el anamorfo *Colletogloeum* (*C. nubilosum* Ganapathi & Corbin) con especies de *Coccolidella*. De igual modo, *Microcyclus* (Mycosphaerellaceae) comparte varias características con *Coccolidella*, como el estroma, ascos y ascosporas y difiere de éste último en la ausencia de paráfisis o parafisoides. Por lo que Sivanesan (1987) sostiene que mantener a *Coccolidella* dentro de la familia Coccoideaceae basándose sólo en la presencia de pseudoparáfisis es discutible y por ende requiere revisión. Actualmente *Coccolidella* aún permanece dentro de Coccoideaceae debido a que comparte muchas características con esta familia (Kirk et al. 2001).

Coccolidella Höhnelt es morfológicamente similar al género *Coccoidea* Henn. difiriendo de éste por la posición del septo en las ascosporas. Las ascosporas de *Coccolidella* presentan un septo más o menos en la mitad mientras que *Coccoidea* tiene ascosporas con el septo localizado en uno de los extremos (Sivanesan 1987). *Coccolidella* también es morfológicamente similar al género *Microcyclus* Sacc. en características como el estroma, ascos y ascosporas y difiere de éste último principalmente por la presencia de paráfisis (Sivanesan 1987). Sin embargo, Sivanesan (1987) argumenta que la ausencia de paráfisis en *Microcyclus* puede deberse a la desintegración de las mismas durante las primeras fases del desarrollo del ascostroma. Contrario a lo señalado por el

autor anterior, Yuan et al. (1996) indican que *Coccoidella* y *Microcyclus* difieren en el tipo de estroma, en el número de septos y pigmentación de las ascosporas. Según estos autores *Coccoidella* posee un estroma superficial mientras que *Microcyclus* posee un estroma errumpente del sustrato. Las ascosporas de *Coccoidella* son hialinas a marrón pálido mientras que en *Microcyclus* son marrón (Inácio & Cannon 2002).

De acuerdo con el Index Fungorum el género *Coccoidella* consta de 11 especies, de éstas, *C. fuispora* Petr. & Cif., *C. perseae* Sivan. y *C. scutula* (Berk. & M.A. Curtis) Höhn. tienen como hospederos diferentes especies del género *Persea* (Lauraceae). Esto sugiere un alto grado de especificidad a nivel de género (Cuadro III).

***Coccoidella perseae* Sivanesan**, Trans. Brit. Mycol. Soc. 89 (2): 265-270, 1987. Especie tipo sobre *Persea* sp. (Lauraceae). Costa Rica, Puntarenas, San Vito, Marzo 1986, L.D. Gómez 24514, (Holotipo IMI 303515).

Figs. 6-7, Cuadro III

Síntomas: ocasiona pequeñas manchas negras, de aspecto globoso, duro y costroso esparcidas por todo el haz de las hojas. Ascómata densamente agrupados, duros, globosos, 140-220 μm de alto, 165-285 μm de ancho (n=10), negros, ostiolados, localizados en el lado adaxial de las hojas. Los ascómata están sentados sobre un hipostroma inmerso en el mesófilo de la hoja, hasta 250 μm de profundidad, llegando casi hasta la epidermis inferior de la hoja. El

hipostroma está formado por hifas de color marrón claro que penetran los espacios intercelulares del mesófilo. Ascomata con lóculos de 170 μm de alto, 200 μm de ancho ($n=10$) abriendo a través de un poro u ostiolo. La pared del ascoma hasta 45 μm de ancho, formada por células isodiamétricas, de 5-7 μm de diámetro, de color marrón.

El hamatecio está compuesto por pseudoparáfises entre los ascos, algunas más largas que éstos, filamentosas, septadas, 70-75 x 1-2 μm , numerosas, hialinas.

Ascosporas bitunicadas, cilíndricas, elongadas, (50-) 59-76 (-80) x (9-) 10-13 (-15) μm ($n=25$), mayormente conteniendo ascosporas inmaduras, pedicelados, redondeados en el ápice, conteniendo ocho ascosporas cada uno.

Ascosporas biseriadas, elípticas a fusiformes, (21-) 24-29 (-31) x 4-6 μm ($n=14$), con un septo transversal en la mitad, pared ligeramente constricta a nivel del septo, gutuladas cuando jóvenes, de color marrón claro cuando maduran, lisas.

Colletogloeum perseae: Conidiomata acervular, mezclados junto con los ascomata, 130-300 μm de ancho, pared de los conidiomata hasta 60 μm de ancho formada por células isodiamétricas, de 5-7 μm de diámetro, de color marrón. Dehiscencia irregular. Conidióforos simples, cilíndricos, 9-18 x 4-5 μm , septados, lisos, marrón. Células conidiógenas integradas a discretas, indeterminadas, cilíndricas, marrón, lisas. Conidios holoblásticos, acrógenos, cilíndricos a fusiformes, curvados a sigmoides, 48-110 x 4-5 μm , con 3-4 septos

transversales, truncados en la base, con una larga célula apical que se va adelgazando hacia el ápice, gutulados cuando jóvenes, hialinos, lisos.

Muestra examinada: Sobre *Persea americana* Mill. (Lauraceae); Panamá, Chiriquí, distrito de Boquerón, corregimiento de Guayabal, Finca Doña Olivia, alt. ca. 600 msnm, N 08°36'34.2" W 82°34'58.9". 05.01.2012. K. Araúz & J. Romero KA 106 (UCH).

Hospederos: Actualmente *C. perseae* ha sido reportada sólo sobre *Persea* sp. (Farr et al. 2012). Por lo cual *Persea americana* Mill. corresponde a un nuevo reporte de planta hospedera para *C. perseae*.

Distribución conocida: Costa Rica (Sivanesan 1987). *C. perseae* es un nuevo reporte para Panamá.

Notas: Características morfológicas de todas las especies conocidas de *Coccoidella* se comparan en el Cuadro III. De las especies de *Coccoidella* registradas sobre *Persea*, la muestra estudiada concuerda mayormente con las especies *C. fuispora* y *C. perseae*. Sin embargo, *C. fuispora* posee ascosporas más largas y mucho más anchas que la muestra estudiada. *C. perseae* tiene ascos ligeramente más largos y las ascosporas concuerdan con las mediciones de la muestra estudiada (Cuadro III).

Sivanesan (1987) señala que las ascosporas de *C. perseae* pueden presentar de 1-3 septos, característica que sólo comparte con la especie *C. exocarpi* (Cuadro III) y que presentan una coloración de hialina a marrón claro. La muestra estudiada presentó ascosporas con un solo septo transversal más o menos en la mitad y en su mayoría fueron hialinas. Sólo fue posible hacer una medida de ascos conteniendo esporas maduras de color marrón.

Las características del anamorfo de *C. perseae* conocido como *Colletogloeum perseae* citadas por Sivanesan (1987) concuerdan ampliamente con la muestra estudiada. Sin embargo, los conidiomata y los conidióforos de la muestra son ligeramente más pequeños. Los conidios de *C. perseae* algunas veces son ramificados según Sivanesan (1987), lo que no se observó en la muestra ya que todos los conidios observados eran simples, no ramificados.

Cuadro III. Características morfológicas de especies conocidas de *Coccoidella* y la muestra estudiada, ordenadas según las especies de plantas hospederas.

Especie	Hospederos	Distribución	Ascostroma ancho x alto (μm)	Lóculo (μm)	Asco (μm)	Ascospora (μm)	No. de septos de la ascospora	Referencias
<i>C. euglypta</i> (Mont.) E. Müll. & Sanwal	desconocido	Guyana Francesa (Cayena)	600-1000 x 200-250	150-200	100-130 x 12-15	14-17 x 5-6	1	Müller & von Arx (1962)
<i>C. exocarpi</i> Z.Q. Yuan	<i>Exocarpos cupressiformis</i> Labill. (Santalaceae)	Australia	250-500 x 150-250	90-125	90-100 x 18-25	25-38 x 7-9	1-3	Yuan et al. (1996)
<i>C. fici</i> (Henn.) Theiss. & Syd.	<i>Ficus gemina</i> Ruis, <i>F. oreodryadum</i> Mildbr. (Moraceae)	Sudamérica, África	90-120 x 150	60-110	50-70 x 14-18	18-30 x 5-7	1	Theiss. & Sydow (1915); Müller & von Arx (1962)
<i>C. pulvinata</i> Petr. & Cif.	<i>Linociera</i> sp. (Oleaceae)	Sudamérica	500-2000 x 200-400	60-110	42-60 x 16-20	16-23 x 6.5-8	1	Petr. & Cif. (1932); Müller & von Arx (1962)
<i>C. reicheana</i> (Henn.) Theiss. & Syd.	<i>Mertensia cryptocarpa</i> (Boraginaceae)	Chile	650-850 x 270-340	120-135 x 85-90	70-80 x 14-18	24-28 x 5- 5.5	1	Theiss. & Sydow (1915)
KA 106	<i>Persea americana</i> Mill. (Lauraceae)	Panamá	800-1350 x 300-400	170-200	59-76 x 10-13	24-29 x 4-6	1	observaciones personales
<i>C. scutula</i> (Berk. & M.A.)	<i>Persea carolinensis</i> (Raf.) Nees, <i>P. palustris</i>	América Subtropical	600-800	60-80	50-70 x 16-18	18-23 x 4-6	1	Müller & Sanwal. (1954), Müller & von Arx (1962)

Curtis) Höhn. <i>C. fusispora</i> Petr. & Cif.	(Raf.) Sarg. (Lauraceae) <i>Persea domingensis</i> Mez (Lauraceae)	Reública Dominicana	200-300 de alto	70-100	68-75 x 13-17	24-35 x 6- 7.5	1	Petr. & Cif. (1932)
<i>C. perseae</i> Sivan.	<i>Persea sp.</i> (Lauraceae)	Costa Rica	770-1200 x220-330	225 x 60	75-90 x 12-13.5	30-31 x 4- 4.5	1-3	Sivanesan (1987)
<i>C. stuebelii</i> (Henn.) Theiss. & Syd.	<i>Pteris deflexa</i> Link (Pteridaceae)	Columbia, U.S.A.	550-800 x 220-290	55-60	36 x 10	12-13 x 4	1	Theiss. & Sydow (1915)
<i>C. quercifolia</i> S.K. Bose & E. Müller	<i>Quercus glauca</i> subsp. <i>annulata</i> (Sm.) A. Camus (Fagaceae)	Himalayas, India	140-250 x 60-75	70-90	45-55 x 10-12	14-16 x 4-5	1	Bose & Müller (1964)
<i>C. stevensonii</i> (Cit. Et Bat.) E. Müller	<i>Teobroma cacao</i> L. (Malvaceae)	Centroamérica	250-1000 x 250-500	-----	55-60 x 14-20	19-29 x 5.5-8	1	Müller & von Arx (1962)

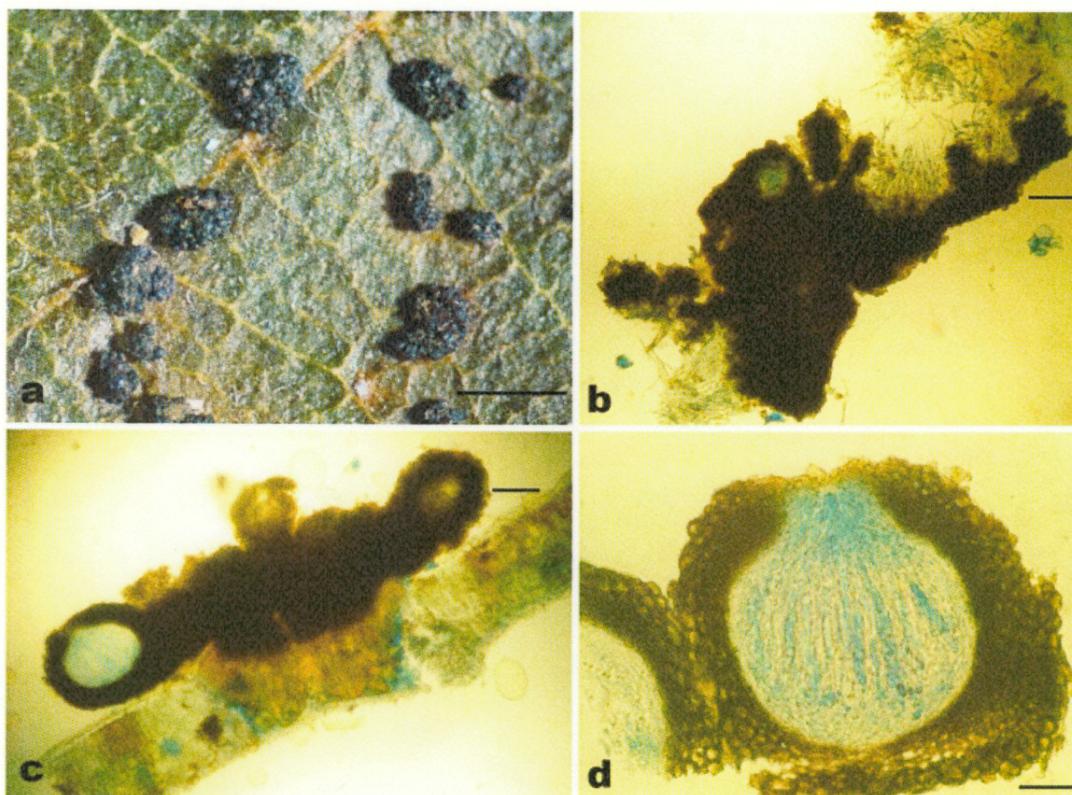


Figura 6. *Coccoidella perseae* y su anamorfo *Colletogloeum perseae* sobre *Persea americana* (KA 106). a. Colonias localizadas en lado adaxial de una hoja. Escala = 1 mm. b. Conidiomata con conidios. Escala = 100 µm. c. Corte transversal mostrando el estroma errumpido con ascomata. Escala = 100 µm. d. Ascoma con ascos en su interior. Escala = 50 µm.

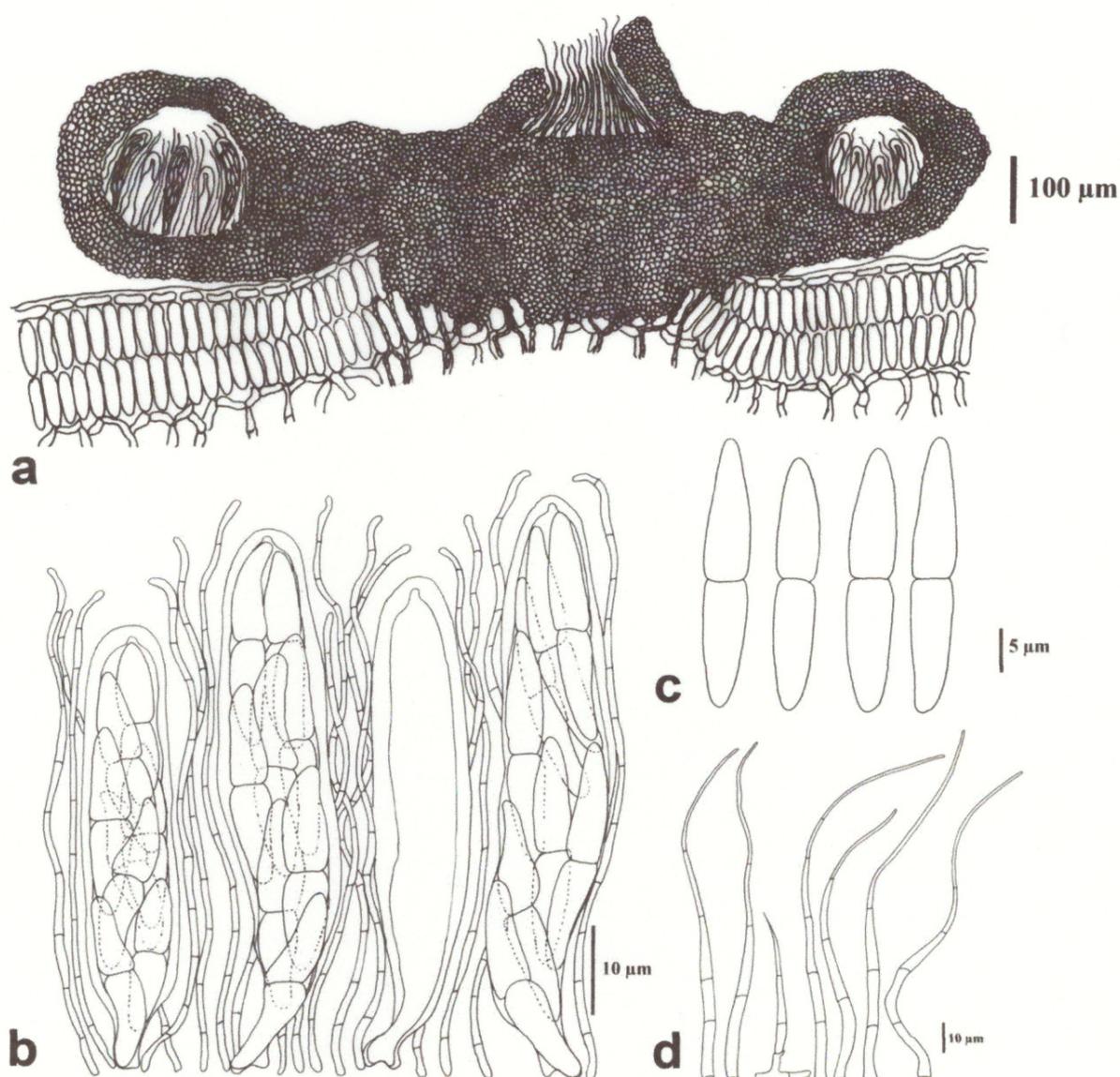


Figura 7. *Coccoidella perseae* y su anamorfo *Colletogloeum perseae* sobre *Persea americana* (KA 106). a. Corte transversal mostrando ascomata y conidiomata tipo acervular. b. Ascosporas. c. Ascosporas. d. Conidios libres.

***Hysterostomella* Spegazzini**

E. Müller & von Arx, Die Gattungen der didymosporen Pyrenomyceten, Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz 11 (2): 60 (1962). Especie tipo: *Hysterostomella guaranítica* Speg. (1885). Sinónimo: *Hysterostomina* Theiss. et Syd. Etimología: gr. hystera = útero, stoma = ostiolo

Hipostroma desarrollado en el tejido de la hoja de forma subcuticular o más profundamente inmerso, formado por hifas o células parenquimatosas claras u oscuras. Este hipostroma se une al ascoma por medio de numerosas hifas agrupadas en paquetes llamados "pegs" o columnas estromáticas. Lóculos redondos u oblongos distribuidos irregularmente en el estroma. Ascosporas bitunicadas conteniendo ocho ascosporas, rodeados por numerosos parafisoides. Ascosporas con un septo transversal en el medio, de color marrón. Anamorfo no conocido (Müller & von Arx 1962).

Notas: Los géneros *Cycloshizon* P. Henn, *Aulocostroma* Sydow e *Hysterostomina* Theiss. & Syd. se consideran morfológicamente similares al género *Hysterostomella*. Las especies de *Cycloshizon* difieren de las especies de *Hysterostomella* por la formación de un estroma interno o hipostroma el cual forma una estructura columnar dentro del cuerpo fructífero. *Aulocostroma* también forma un estroma subcuticular similar al formado por las especies de *Hysterostomella*, pero difiere principalmente por la formación de micelio superficial (Inácio & Cannon 2008). Según Theissen & Sydow (1918) el género

Hysterostomella es muy similar al género *Hysterostomina*, ambos poseen ascosporas marrón y difieren entre sí por el hecho de que *Hysterostomella* posee paráfisis mientras que *Hysterostomina* carece de ellas. De acuerdo con el Index Fungorum, sin embargo, *Hysterostomina* se considera un sinónimo de *Hysterostomella*.

Actualmente existen 26 especies de *Hysterostomella* registradas en el Index Fungorum, de las cuales seis especies se encuentran parasitando plantas de la familia Arecaceae (Inácio 2005): *H. bakeri* (Theiss. & Sydow) Inácio & Cannon (2008), *H. elaeicola* Maubl. (1907), *H. palmae* (F. Stevens) Inácio & Cannon (2002), *H. rehmii* Maubl. (1907), *H. rhythmoides* (Schwein. ex Berk. & M.A. Curtis) Rehm (1898) y *H. sparsa* (Peck & Clinton) M.E. Barr (1987). Según Inácio & Cannon (2008) parece que existe una radiación particular de las especies de *Hysterostomella* que crecen en hojas de palmas.

El género *Hysterostomella* tiene una amplia distribución mundial, se ha reportado en Australia, Brasil, Congo, Costa Rica, Cuba, Estados Unidos (Hawaii), Filipinas, Gana, Guinea, Guyana Francesa, Haití, Indonesia, Jamaica, Malasia, Nigeria, Paraguay, República Dominicana, Sierra Leona, Sudáfrica, Sudán, Suriname, Tanzania, Togo, Uganda (Inácio 2005, Inácio & Cannon 2008).

***Hysterostomella rehmi* Maubl.**, Bull. Soc. mycol. Fr. 23: 143 (1907). Sinónimo: *Parmulina rehmi* (Maubl.) Theiss. & Syd.

Figs. 8-9, Cuadro IV

Síntomas: manchas redondeadas y oscuras con una zona necrótica alrededor, localizadas en el lado adaxial de las hojas. Estroma interno (hipostroma) ubicado debajo de la epidermis, 25-55 μm de profundidad, formado por hifas de color claro, intercelulares, de 3-4 μm de diámetro, no alcanzan el mesófilo de la hoja. Estas hifas se unen para formar columnas estromáticas o "pegs" hifales de 30 x 20 μm , a través de los cuales se unen a la parte superficial del cuerpo fructífero. Colonias negras con el borde marrón, redondas a elípticas, dispersas, de hasta 10 mm de diámetro, localizadas en el lado adaxial de las hojas. Sobre cada colonia se ubican varios ascómata superficiales, de forma irregular, de 150-300 μm de ancho, 70-90 μm de alto, dispersos, negros, abriendo por fisura longitudinal, presentan una pared de 20-40 μm de ancho, densa, formada por células de forma irregular, de 5-8 x 3-4 μm , de color marrón. Lóculo 30-35 x 120-160 μm con ascos paralelos y pseudoparáfises intercaladas con éstos.

Hamatecio compuesto por pseudoparáfises entre los ascos, filamentosas, septadas, de 60-90 x 2-3 μm , más largas que los ascos, numerosas, hialinas, con el ápice ligeramente más grueso y de color marrón.

Ascos bitunicados, elongados a sacciformes, (52-) 55-67 (-75) x (17-) 19-27 (-30) μm (n=30), pedicelados, redondeados en el ápice, hialinos, conteniendo ocho ascosporas cada uno.

Ascósporas biseriadas a dispersas, oblongas a clavadas, (28-) 29-33 (-36) x (6-) 7-9 (-11) μm (n=30), con un septo transversal más o menos en la mitad, paredes constrictas a nivel de los septos, de color marrón cuando maduran, lisas.

Muestra examinada: Sobre *Bactris gasipaes* Kunth (Arecaceae); Panamá, Chiriquí, Comarca Ngöbe Buglé, alt. ca. 1488 msnm, 15.08.11, M. Piepenbring & L. Quintero MP 5047 (UCH).

Hospederos: *H. rehmii* ha sido reportada únicamente sobre *Bactris* sp. (Arecaceae) (Theissen & Sydow 1915). *Bactris gasipaes* Kunth corresponde a un nuevo reporte de planta hospedera para *H. rehmii*.

Distribución conocida: Especies de *Hysterostomella* están ampliamente distribuidas en los trópicos (Inácio & Cannon 2008). *H. rehmii* es un nuevo reporte para Panamá.

Notas: Existen aproximadamente 73 registros de hongos de la familia Parmulariaceae asociados a hospederos de la familia Arecaceae (Inácio & Cannon 2008). Muchas especies han sido asociadas con más de una familia hospedera lo que sugiere que no son altamente específicos a nivel de familia (Inácio 2005).

Actualmente existen dos especies de *Hysterostomella*, *H. rehmi* Maubl. y *H. rhytismoides* (Schwein. ex Berk. & M.A. Curtis) Rehm que están registradas sobre *Bactris* sp. (Arecaceae) (Index Fungorum 2013). Características como el aspecto de las colonias, tipo de hipostroma, tamaño de ascos y ascosporas de la muestra estudiada concuerdan mayormente con lo descrito para *H. rehmi*. (Cuadro IV). Mientras que *H. rhytismoides* difiere en el aspecto de la colonia, los ascos y ascosporas son más pequeños que los de la muestra estudiada.

Cuadro IV. Características morfológicas de especies de *Hysterostomella* registradas sobre especies de Arecaceae. Las especies están ordenadas de acuerdo a las plantas hospederas.

Especie	Hospedero	Distribución	Colonia	Estroma interno	Ascosporas (μm)	Ascos (μm)	Ascosporas (μm)	Referencia
<i>H. bakeri</i> (Theiss. & Sydow) Inácio & Cannon	<i>Astrocaryum</i> sp.	Suramérica: Brasil	epifila, elíptica o elongada, 7-15 mm ancho, marrón claro a crema en la superficie con el borde marrón rojizo	subcuticular, intraepidérmico o llegando algunas veces hasta el mesófilo, 15-90 μm de profundidad, 35-100 μm de ancho	clavados a ampliamente clavados, 38-52 x 15-28	cilíndricas-elipsoides, 19-23 x 7-9, 1-3 septos, marrón claro a marrón, verrugosas	Inácio & Cannon (2008)	
<i>Hysterostomella rehmsii</i> Maubl.	<i>Bactris</i> sp.	Suramérica: Brasil	epifila, elíptica a circular, 0.5-1.5 mm de diámetro, oscura con el borde marrón amarillento	subepidérmico	clavados, 50-70 x 20-28	oblongas a clavadas, 23-32 x 8-10, un septo, marrón oscuro	Theissen & Sydow (1915)	
<i>Hysterostomella rhytismoides</i> (Schwein. ex Berk. & M.A. Curtis) Rehm	<i>Bactris</i> sp.	Suramérica: Brasil	epifila, circular, 0.5-1.5 mm de diámetro, negra	subepidérmico penetrando el parénquima	elípticos a ovados, 50-60 x 25-30	clavadas, 21 x 9, un septo, marrón	Saccardo (1902)	
MP 5047	<i>Bactris gasipaes</i> Kunth	Centroamérica: Panamá	epifila, redonda a elíptica, hasta 10 mm de diámetro, negra con el borde marrón	subepidérmico, no alcanza el mesófilo de la hoja, 25-55 μm de profundidad	elongados a sacciformes, 55-67 x 19-27	oblongas a clavadas, 29-33 x 7-9, un septo, marrón cuando maduran, lisas	observaciones personales	
<i>Hysterostomella elaeicola</i> Maubl.	<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.	África: Benin, Guinea	epifila, lobulada a irregular, hasta 10 mm de diámetro, negra,	subcuticular, 28-100 μm de profundidad	ovados a clavados, 50-55 x 15-20	oblongas-elípticas, 16-17 x 6, un septo, marrón	Maublanc (1907), Inácio & Minter (2002)	

<i>Hysterosformella palmae</i> (F. Stevens) Inácio & Cannon comb. no válida	Palmas: especie desconocida	Centroamérica: Costa Rica, Suramérica: Guayana Británica	con manchas claras alrededor	epífila, circular, 2-4 mm de diámetro, manchas descoloridas o amarillentas bordeando el estroma negro	se extiende profundo en el mesófilo, 110-145 µm de profundidad	sacados a ampliamente clavados, 43-45 x 18	elipsoidales a clavadas, 18-21x7, un septo, marrón, aparentemente lisas	Stevens (1923), Inácio & Cannon (2002)
<i>Hysterosformella sparsa</i> (Peck & Clinton) M. E. Barr	<i>Sabal palmetto</i> (Walter) Lodd. ex Schult. & Schult. f., <i>Sabal causiarum</i> (O.F. Cook) Becc.	Norteamérica y Suramérica		anfígena mayormente epífila, redondeada a elíptica, 1-3x1-2 mm, negra	subcuticular o epidérmico, células hialinas penetran profundamente el mesófilo del hospedero	elipsoidales, 47.5-55x20-25	clavadas, 16-25x7.5-10, un septo, marrón cuando maduran	Batista & Vital (1960)

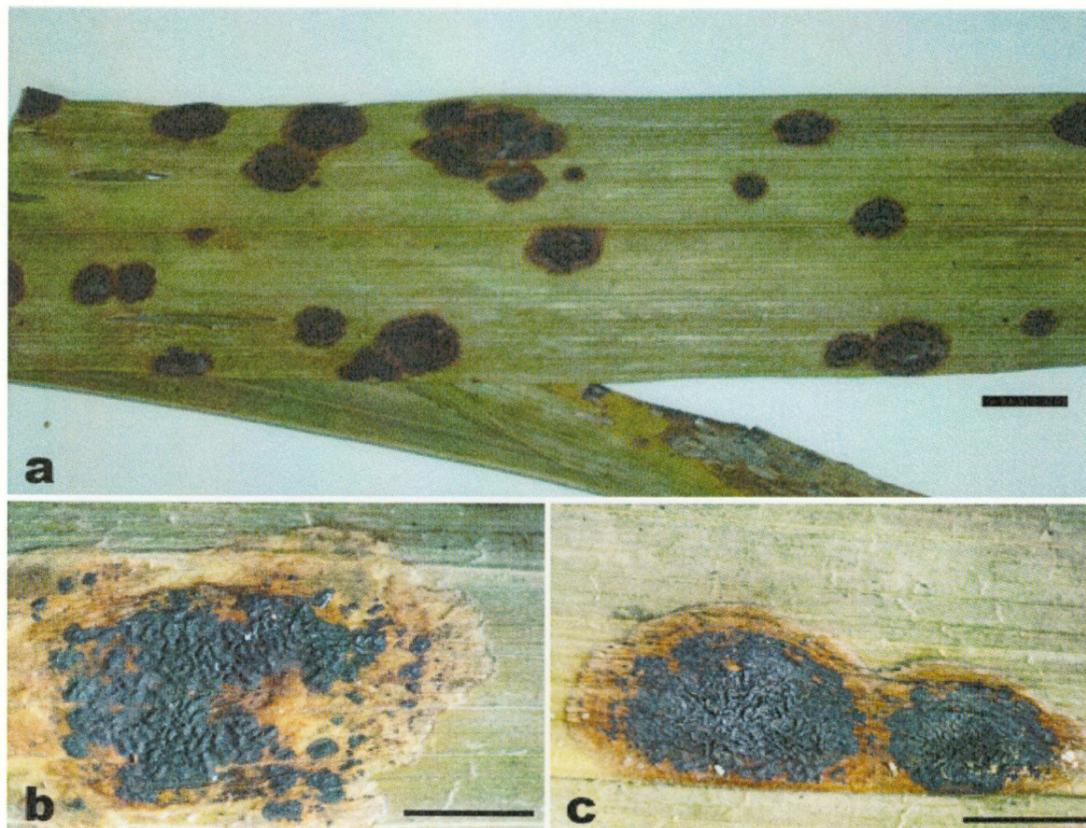


Figura 8. *Hysterostomella rehmii* sobre *Bactris gasipaes* (MP 5047). a. Colonias localizadas en el lado adaxial de una hoja. Escala = 10 mm. b-c. Colonias con ascomata de forma irregular. Nótese la zona necrótica alrededor de las colonias. Escala = 3 µm.

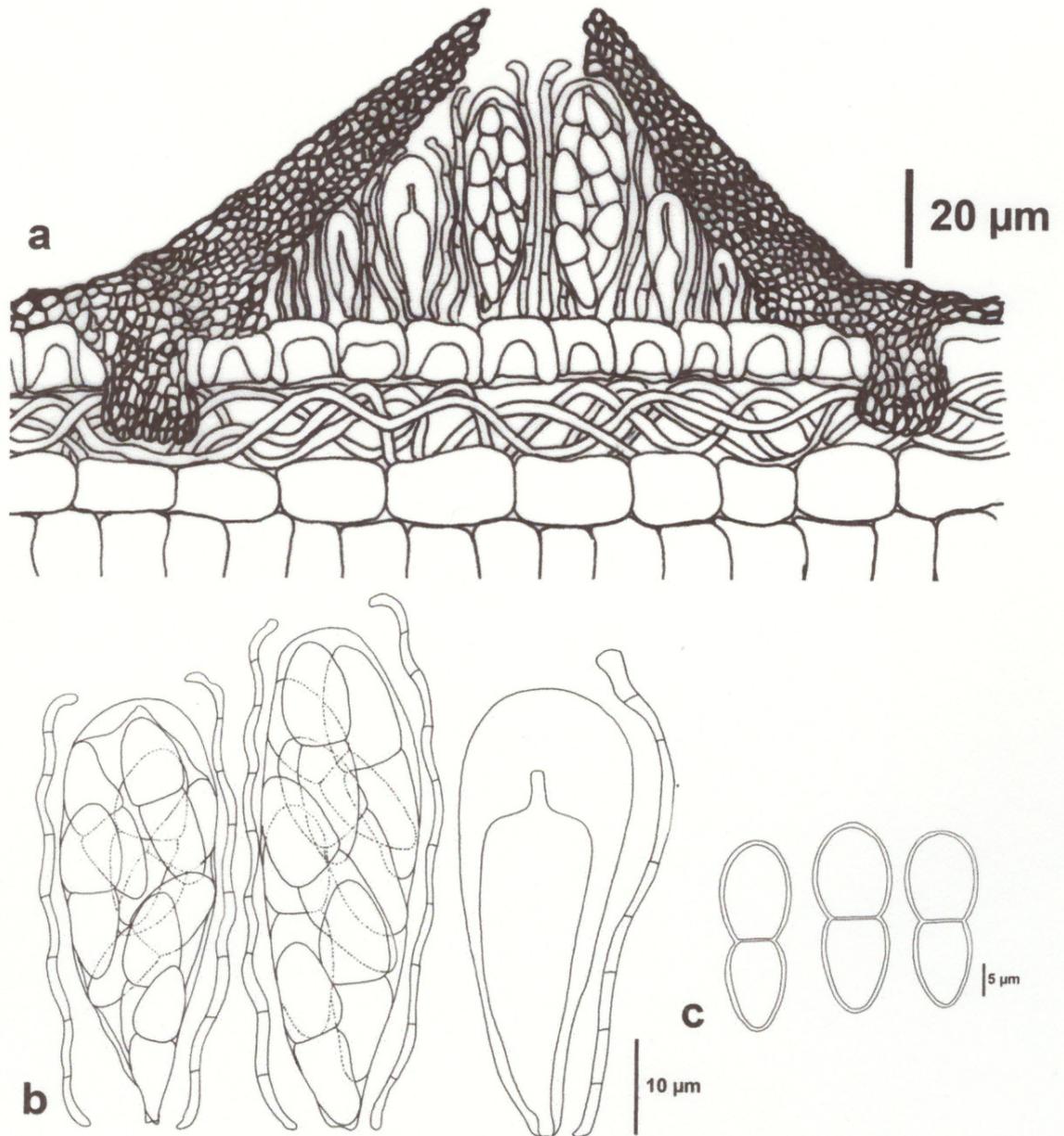


Figura 9. *Hysterostomella rehmi* sobre *Bactris gasipaes* (MP 5047). a. Corte transversal de un ascoma, mostrando el hipostroma y las columnas estromáticas con las cuales se une al hospedero. b. Ascosporas maduras, el asco de la derecha está inmaduro. c. Ascosporas.

***Melampsoridium* Kleb.**

Z. PflKrankh. PflSchutz 9: 21 (1899). Especie tipo: *Melampsora betulinum* Tul. (1899).

Ecidios solitarios, dispuestos en filas en el envés de las hojas, peridio de color rojo a naranja claro. Uredios en el envés de las hojas, subepidermales, con peridio hemisférico, que abre por un poro central, células del ostíolo con forma de espinas. Uredósporas elípticas a obovadas, pared ornamentada con espinas. Paráfisis aparentemente ausentes. Telios en el envés, amarillentos luego pardo a oscuros, se desarrollan bajo la epidermis, pequeños, pulvinados. Teliósporas cilíndricas a prismáticas, 45 x 13 μm , membrana de color marrón, contenido de color naranja (Hiratsuka 1927).

Notas: El género *Melampsoridium* fue establecido por Klebahn en 1899 basado en la especie tipo *Melampsora betulinum* Tul. sobre *Betula alba* L. En el siguiente año, Dietel transfirió la especie *Melampsora alni* Thüm. sobre *Alnus viridis* DC. hacia el nuevo género y la nombró *Melampsoridium alni* (Thüm.) Diet. (Hiratsuka 1927). En la descripción original Thümen señaló que las uredósporas de *M. alni* Thüm. son producidas en cadenas, sin embargo Tuanzschel examinó la especie tipo de Thümen y reportó que las uredósporas no se producen en cadenas, sino que son cargadas de forma individual por un pedicelo (Hiratsuka 1927).

Este autor notó que existen algunas notables diferencias en la ornamentación y tamaño de las uredósporas de las diferentes especies de *Melampsorium*. Considerando estos caracteres el autor estableció los siguientes criterios para clasificar las diferentes especies de *Melampsorium* sobre *Alnus*:

- La forma y tamaño de las espinas ostiolares del pseudoperidio.
- La equinulación de las uredósporas.
- Las medidas de las uredósporas.

Las especies de *Melampsorium* que infectan plantas del género *Alnus* (Cuadro V) son morfológicamente muy similares lo que provoca que su identificación exacta sea difícil y esto ha dado lugar a mucha confusión y, por tanto, han generado dudas sobre la autenticidad de muchos registros más antiguos. Hantula & Scholler (2006) señalaron que pueden utilizarse una combinación de características de las uredósporas como tamaño, equinulación y posición de los poros germinativos para distinguir las especies de *Melampsorium*. Sin embargo, estos poros a menudo no son fácilmente visibles (Mangelsdorff 2011). En muchos casos, es necesario recurrir al análisis de ADN para confirmar la identificación de las especies de *Melampsorium* (McKenzie et al. 2013).

***Melampsorium hiratsukanum* S. Ito ex Hirats. f.**, J. Fac. agric., Hokkaido Imp. Univ., Sapporo 21: 10 (1927). Especie tipo: *Alnus incana* (L.) Moench (Betulaceae). Sinónimo: *Melampsora alni* Hirats. (Thümen).

Figs. 10-11, Cuadro V

Síntomas: numerosos uredios de color naranja localizados sobre el lado abaxial de la hoja con una mancha de color amarillo-marrón ubicada en el lado adaxial de la hoja. Los uredios están cubiertos por la epidermis, la cual se rompe a través de un poro central para liberar las uredósporas. Picnidios y ecidios no vistos.

Uredósporas cilíndricas a piriformes, (23-) 24-30 (-31) x (9-) 12-14 (-15) μm (n=31), gutuladas, ampliamente redondeadas en el ápice, obtusas, redondeadas o angulares en la base, contenido de color naranja, pared gruesa hasta 1 μm de ancho, equinulada en toda su superficie, hialina. Los poros germinativos no fueron observados.

Muestra examinada: Sobre *Alnus acuminata* Kunth (Betulaceae); Panamá, Chiriquí, Entrada del Sendero Los Quetzales, alt. ca. 2200 msnm. N 08°50'41.6" W 82°31'58.3". 07.03.13. TH 622 (UCH).

Hospederos: Betulaceae: *Alnus acuminata* Kunth, *A. acuminata* subsp. *acuminata* Kunth, *A. acuminata* subsp. *ferruginea* (Kunth) Regel, *A. arguta* (Schltld.) Spach, *A. cordata* (Loisel.) Loisel., *A. cremastogyne* Burkill, *A. crispera*

(Aiton) Pursh, *A. formosana* (Burkill) Makino, *A. glutinosa* (L.) Gaertn., *A. hirsuta* Turcz. ex Rupr., *A. hirsuta* var. *hirsuta*, *A. hirsuta* var. *sibirica* (Fisch. ex Turcz.) C.K. Schneid., *A. incana* (L.) Moench, *A. inokumai* Murai & Kusaka, *A. japonica* (Thunb.) Steud., *A. japonica* var. *arguta* (Regel) Callier, *A. japonica* var. *formosana* Callier, *A. jorullensis* Kunth, *A. jorullensis* var. *mirbelii* (Spach) Winkl., *A. maritima* Muhl. ex Nutt., *A. matsumurae* Callier, *A. maximowiczii* Callier ex C.K. Schneid., *A. nepalensis* D. Don, *A. orientalis* Decne., *A. pendula* Matsum., *A. rhombifolia* Nutt., *A. rubra* Bong., *A. sibirica* (Spach) Turcz. ex Kom., *A. sinuata* (Regel) Rydb., *A. tenuifolia* Nutt., *A. viridis* (Chaix) DC., *A. x glutinosa-hirsuta*, *A. x glutinosa-hirsuta* var. *hirsuta*, *A. x glutinosa-inokumae*, *A. x glutinosa-mayrii* var. *mayrii*, *A. x hirsuta-incana*, *A. x hirsuta-inokumae*, *A. x hirsuta-japonica*, *A. x hibrida*, *A. x incana-inokumae*, *A. x incana-japonica*, *A. x inokumae-japonica*, *A. x mayrii* var. *mayrii*, *Betula pendula* Roth. (Farr et al. 2013).

Distribución conocida: Asia: China, Filipinas, Finlandia, India, Japón, Korea. Centroamérica: Costa Rica, Guatemala, México. Europa: Alemania, Austria, Escocia, Eslovaquia, Estonia, Italia, Lituania, Noruega, Polonia, Suiza, República Checa, Rusia, Turquía, USSR. Norteamérica: Canadá, Estados Unidos. Suramérica: Argentina, Colombia, Ecuador (Farr et al. 2013). *M. hiratsukamum* corresponde a un nuevo reporte para Panamá.

Notas: *M. hiratsukanum* probablemente se originó en el Este de Asia y posteriormente se dispersó por toda Europa y América (Riegler-Hager et al. 2003), se cree que la introducción pudo deberse a través de material vegetal contaminado (Hantula & Scholler 2006). Esta especie infecta un amplio rango de especies de *Alnus*, siendo *Larix* spp. los hospederos alternos donde se desarrollan los espermogonios y ecidios (McKenzie et al. 2013). Como no existen *Larix* spp. en Panamá, aparentemente esta roya se reproduce de manera asexual solamente sobre su hospedero principal.

Las características morfológicas de las especies de *Melampsorium* conocidas sobre *Alnus* spp. son comparadas en el Cuadro V. Considerando las medidas de las uredósporas, la muestra estudiada concuerda mayormente con *M. betulinum* y *M. hiratsukanum*. Sin embargo, *M. betulinum* posee uredósporas con el extremo más ancho sin espinas mientras que *M. hiratsukanum* presenta espinas en toda la superficie de las uredósporas, esta característica concuerda con la muestra observada.

Cuadro V. Características morfológicas de especies conocidas de *Melampsoridium* y de la muestra estudiada registradas sobre especies de Betulaceae.

Especie	Hospederos	Distribución	Tamaño (µm)	Forma y ornamentación	Poros germinativos	Referencias
<i>M. alni</i> (Thüm.) Dietel	<i>Alnus acuminata</i> Kunth, <i>A. mandshurica</i> (Callier ex C.K. Schneid.) Hand.-Mazz, <i>A. viridis</i> (Chaix) DC.	Este de Asia y Siberia, Rusia, Europa, Centro y Suramérica, Japón	32.4-46.8 x 8.8-15.2	oblonga-clavadas a linear-oblongas, extremo más ancho de las uredósporas sin espinas	2 terminales, uno en cada extremo	Hiratsuka (1927), Riegler-Hager et al. (2003), McKenzie et al. (2013)
<i>M. alni-firmae</i> Hirats. f. 1927	<i>Alnus firma</i> Sieb. et Zucc. var. <i>sieboldiana</i> Winkl. (Yashabushi).	Japón	34.2-46.8 x 12.8-20	oblongas a elipsoides, equinulada en toda la superficie	---	Hiratsuka (1927)
<i>M. alni-pendulae</i> Hirats. f. 1927	<i>Alnus pendula</i> Matsum.	Japón	27.0-43.2 x 8.8-14.4	oblongas a clavadas, un extremo del uredóspora sin espinas	---	Hiratsuka (1927)
<i>M. betulinum</i> (Pers.) Kleb.	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn., <i>A. incana</i> (L.) Moench, <i>A. viridis</i> (Chaix) DC., <i>Betula nana</i> L., <i>B. nigra</i> L., <i>B. populifolia</i> Marshall, <i>B. pubescens</i> Ehrh., <i>B. verrucosa</i> Ehrh., <i>Ostrya carpinifolia</i>	Austria, China, Finlandia, Rumania, Nueva Zelanda	(23-)25-30(-33)x(9-)11-13(-16)	elipsoides a ovoides, extremo más ancho de las uredósporas sin espinas	4-6 dispuestos 2-3 cerca de los extremos	Saccardo (1905), Riegler-Hager et al. (2003)

		Scop.				
<i>M. carpini</i> (Nees) Dietel	<i>Carpinus betulus</i> L., <i>C. cordata</i> Blume, <i>C. fargesiana</i> H.J.P. Winkl., <i>C. laxiflora</i> (Siebold & Zucc.) Blume, <i>C. orientalis</i> Mill. y <i>Ostrya</i> <i>carpinifolia</i> Scop., <i>O. virginiana</i> (Mill.) K. Koch	Europa, Japón, China, Norteamérica (New York)	17.5-24(-25) x (8.5-)10-11	oblongas a clavadas, extremo más ancho de las uredósporas sin espinas	2-3 ecuatoriales, a veces un poco por encima de la mitad	Riegler-Hager et al. (2003), Eishad & Faruk (2004)
<i>M. hiratsukanum</i> S. Ito ex Hirats. f.	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn., <i>A. incana</i> (L.) Moench, <i>A. incana</i> var. <i>glauca</i> Regel, <i>A. jorullensis</i> Kunth, <i>A. rhombifolia</i> Nutt.	Austria, Finlandia, Japón, Norteamérica (USA), Centro y Suramérica (Argentina, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala)	20-34 x 8- 13.5	elipsoides a ovooides, superficie equinulada continua	4-6 dispuestos 2-3 cerca de los extremos	Riegler-Hager et al. (2003), Farr et al. (2013)
TH 622	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	Panamá	(23-)24-30(- 31) x (9-)(12- 14)(-15)	cilíndricas a piriformes	no vistos	observaciones personales

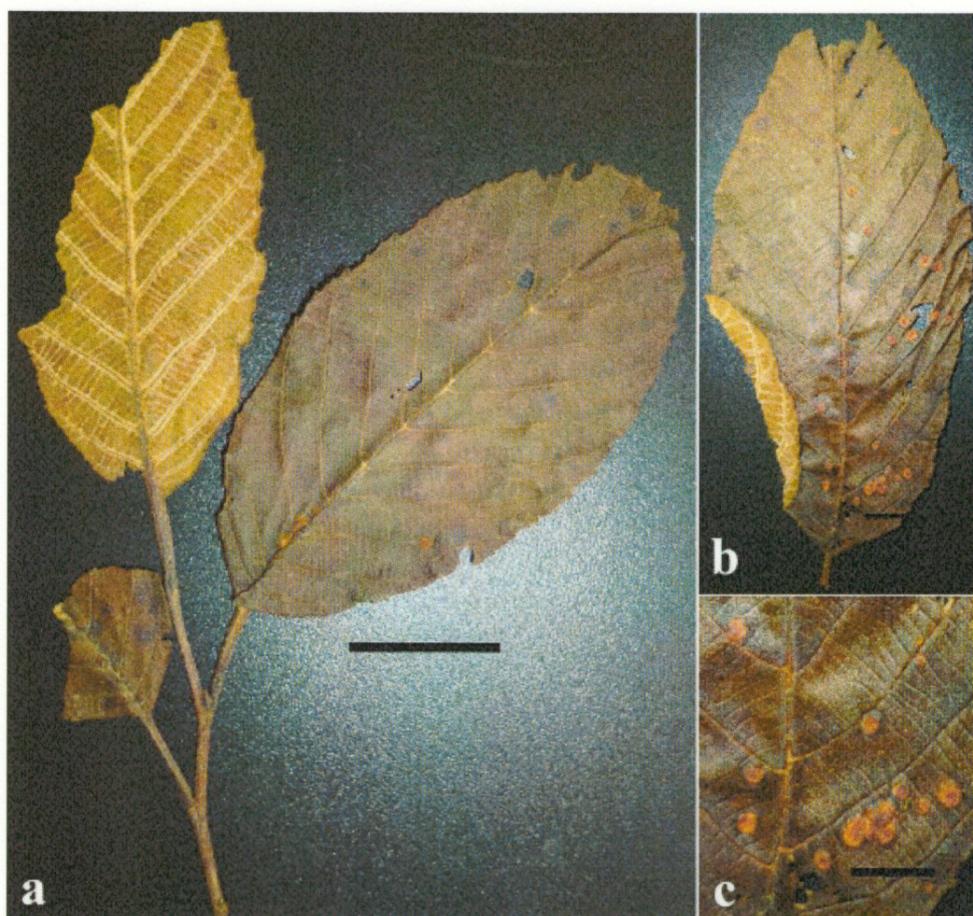


Figura 10. *Melampsorium hiratsukanum* sobre *Alnus acuminata* (TH 622).
a. Hojas de *Alnus acuminata* (Betulaceae). Escala = 2 cm. b-c. Infecciones de color naranja localizadas en las hojas. Escala = 3 mm.

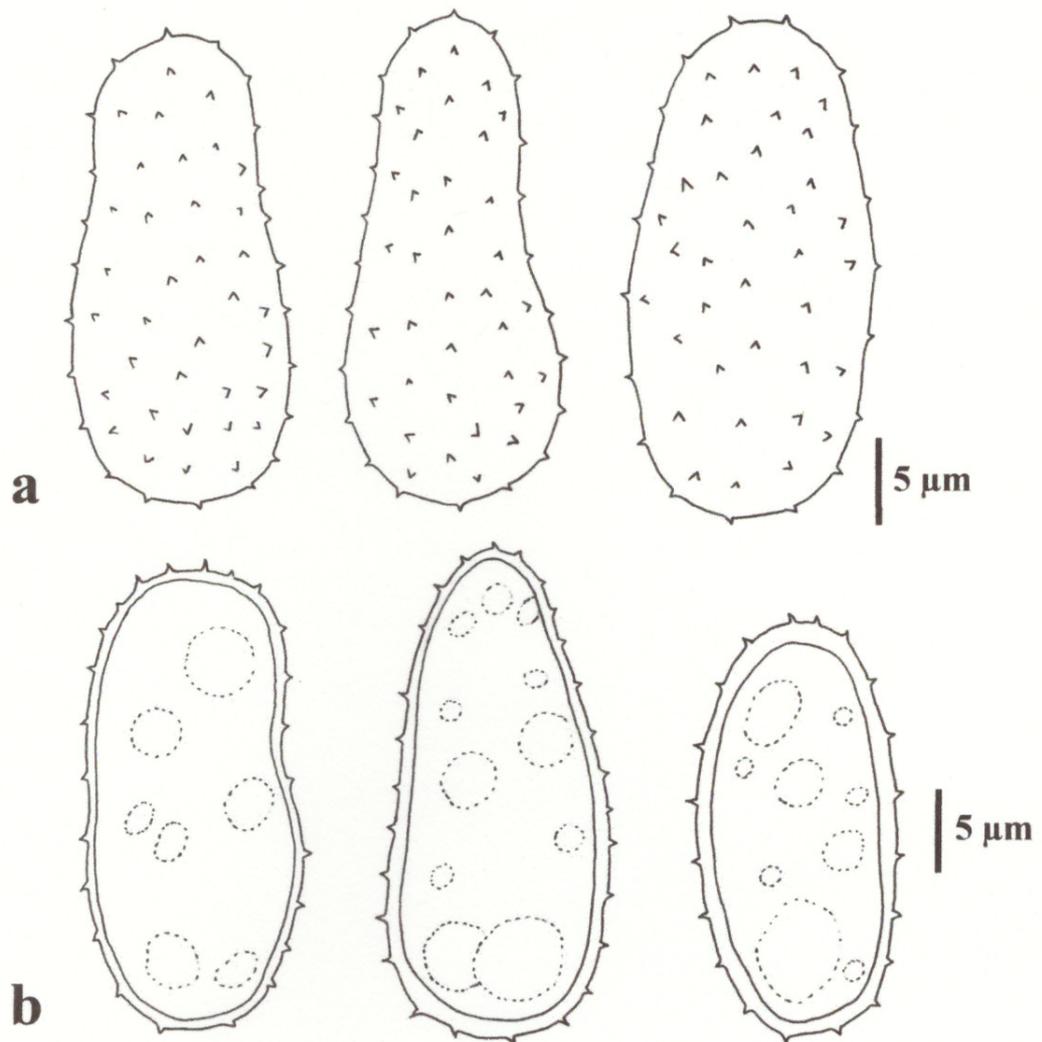


Figura 11. *Melampsorium hiratsukanum* sobre *Alnus acuminata* (TH 622).
a. Vista externa de uredósporas con ornamentaciones espinosas. b. Uredósporas con gotas de aceite en su interior.

***Meliola* Fries**

Linnaea 5: 549 (1825). Especie tipo: *Meliola psidii* Fr. (1825). Sinónimos: *Arberia* Nieuwl., *Asteridium* (Sacc.) Speg. ex Sacc., *Asterina* subgen. *Asteridium* Sacc., *Chaetomeliola* (Cif.) Bat., H. Maia & M.L. Farr, *Meliola* subgen. *Chaetomeliola* Cif., *Meliothecium* Sacc., *Myxothecium* Kunze.

Micelio compuesto por hifas superficiales, septadas, ramificadas, con hifopodios mucronados e hifopodios capitados formados por una célula pie y un apresorio, de color marrón oscuro. Setas miceliales presentes. Peritecios superficiales, sin apéndices ni setas, negros. Ascosporas unitunicadas, formados en un fascículo basal, con 2-4 ascosporas, evanescentes. Ascosporas con 3-4 septos, cilíndricas, oblongas, elipsoides o subfusoides, de color marrón (Hansford 1961). Anamorfo: ninguno, sin embargo Hughes ha reportado la observación de conidios en los hifopodios mucronados de algunas especies (Hanlin 1990).

Notas: El género *Meliola* fue descrito por Fries en 1825 basado en la especie *Meliola psidii* encontrada sobre hojas de *Psidium guajaba* L. (Myrtaceae). *Meliola* es el género más grande dentro de la familia Meliolaceae con aproximadamente 1000 especies (Kirk et al. 2001). *Meliola* se diferencia de los demás géneros de Meliolaceae por la presencia de setas miceliales. Las puntas de las setas son variables, pueden ser simples, ramificadas, curvadas de manera diferente según las diferentes especies, por lo que representan un carácter taxonómico importante que permite distinguir las especies (Rodríguez 2006).

Las setas miceliales ayudan a retener la humedad en la colonia lo que resulta favorable para el crecimiento del hongo y la dispersión de las esporas, las setas también pueden contribuir con la defensa del hongo frente a posibles depredadores (Piepenbring et al. 2011b).

Las especies de Meliolaceae son parásitos obligados de plantas, con un amplio rango de hospederos (Hansford 1961, Kirk et al. 2001). Aparentemente son altamente específicos de sus plantas hospederas, por lo que observamos una gran diversidad de especies sobre todo en zonas tropicales (Piepenbring et al. 2011b).

***Meliola crescentiae* Stev.** Ann. Mycol. 26: 240 (1928). Especie tipo: *Crescentia* sp. (Bignoniaceae): Trinidad & Tobago, Cumuto, 18.VIII.1922, F. L. Stevens 940 (BPI 693618 n.v.).

Figs. 12-13

Fórmula de Beeli: 3111.3221

Colonias en el haz de las hojas, redondeadas, 2-3 mm de diámetro, negras. Micelio formado por hifas superficiales, septadas, ramificadas, ramas opuestas, ligeramente sinuadas, células de las hifas 15-25 x 5-6 μm , marrón. Hifopodios capitados, alternos a unilaterales, 17-25 μm de largo, rectos o curvados, marrón. Células basales cónicas, (4-) 5-9 (-11) x 4-6 (-7) μm (n=10), apresorios ovalados a subglobosos, (12-) 13-15 x 8-10 (-11) μm (n=10). Hifopodios mucronados

formados en hifas distintas, (11-)12-18 (-20) x (5-) 5.5-7 (-8) μm (n=11), opuestos, ampuliformes, rectos o ligeramente curvados, marrón.

Setas miceliales numerosas, dispersas por toda la colonia, simples, rectas, septadas, redondeadas en el ápice, 140-200 x 5-7 μm (n=10), marrón.

Peritecios dispersos en toda la colonia, globosos, pequeños, 30-45 μm de diámetro (n=10), negros, formados por células cónicas, 10 x 5 μm , marrón oscuro.

Ascosporas cilíndricas, obtusas, (27-) 28-35 x (11-) 12-14 μm (n=10), con cuatro septos transversales y cinco células, paredes constrictas a nivel de los septos, hialinas cuando jóvenes, marrón claro cuando maduran, lisas.

Muestra examinada: Sobre *Crescentia cujete* L. (Bignoniaceae); Panamá, Chiriquí, distrito de Boquerón, corregimiento de Guayabal, Finca Doña Olivia, alt. ca. 600 msnm, N 08°36'32" W 82°32'51". 03.08.2012. K. Araúz 111 (UCH). Con hiperparásito perteneciente a los ascomicetes bitunicados.

Hospederos: Bignoniaceae: *Crescentia cujete* L., *Crescentia* sp. (Farr et al. 2013, Rodríguez 2006).

Distribución conocida: El Caribe: República Dominicana, Trinidad y Tobago. Suramérica: Brasil, Venezuela (Farr et al. 2013). Centroamérica: Panamá (Rodríguez 2006).

Notas: Las medidas y morfología de las colonias, hifopodios capitados, hifopodios mucronados, setas miceliales y ascosporas concuerdan ampliamente con lo descrito por Rodríguez (2006) para *Meliola crescentiae*. Sin embargo, el tamaño de los peritecios de la muestra estudiada es mucho menor que lo descrito por Stevens (1928) (123-140 μm) y Rodríguez (2006) (110-170), esto probablemente se deba a que la muestra estudiada era muy joven por lo que los peritecios aún estaban inmaduros.

Otra característica en la cual difiere la muestra estudiada de lo descrito por los autores anteriores es que los hifopodios mucronados fueron observados claramente en hifas diferentes a las hifas que cargan los hifopodios capitados.

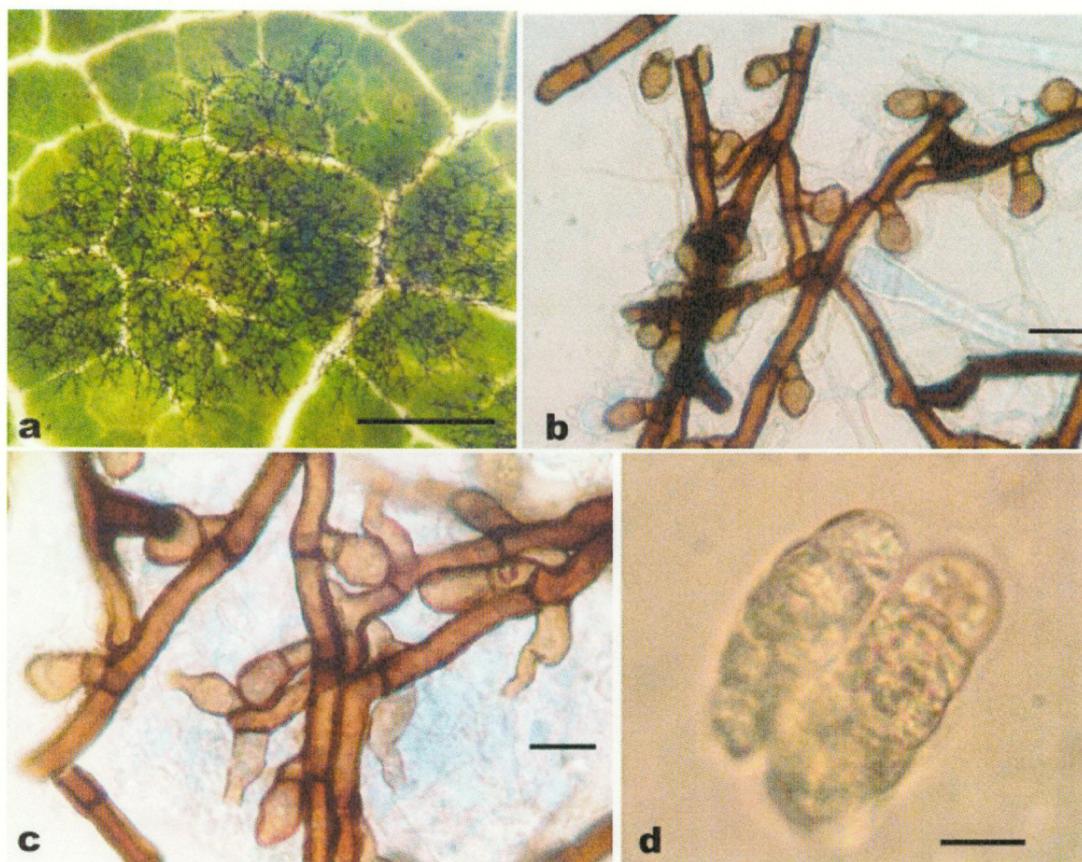


Figura 12. *Meliola crescentiae* sobre *Crescentia cujete* (KA 111). a. Colonia localizada en el lado adaxial de una hoja. Escala = 0.5 mm. b. Hifas con hifopodios capitados. Escala = 20 μ m. c. Hifas con hifopodios mucronados. Escala = 20 μ m. d. Asco con ascosporas inmaduras. Escala = 10 μ m.

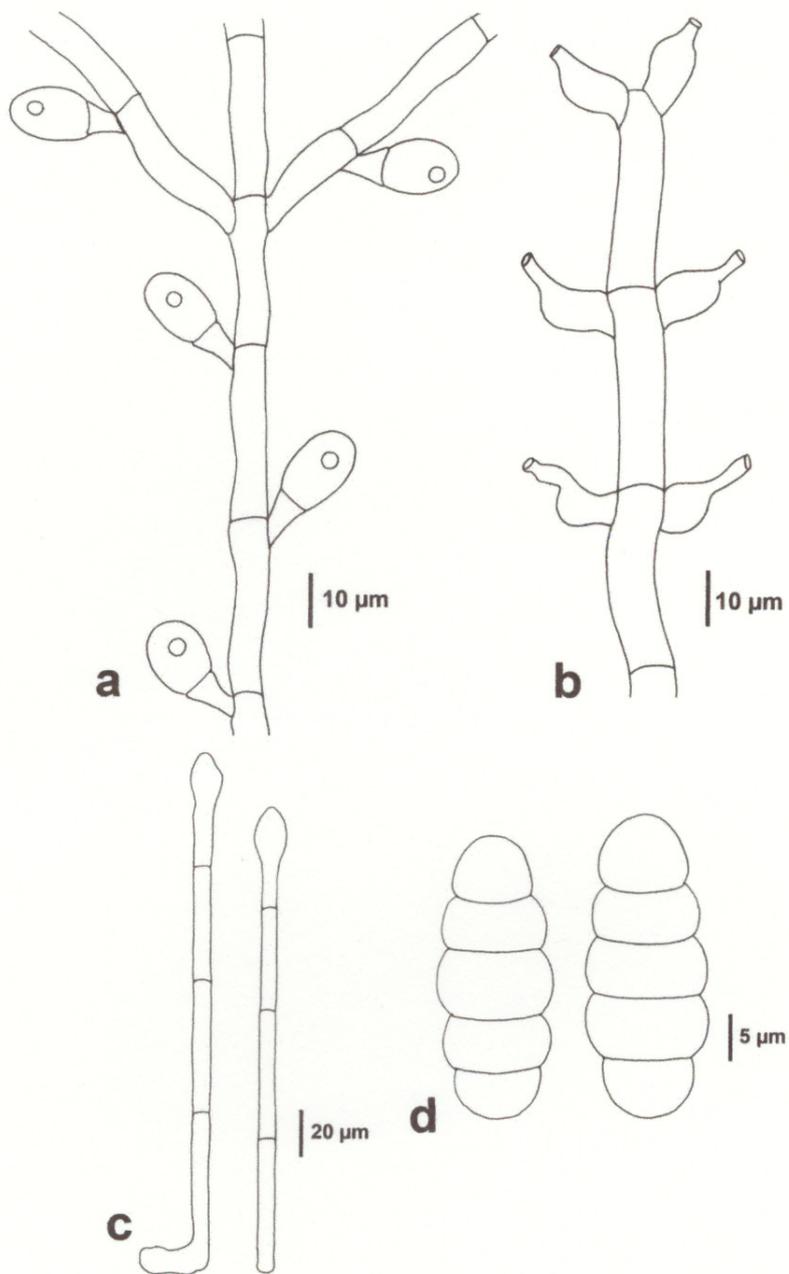


Figura 13. *Meliola crescentiae* sobre *Crescentia cujete* (KA 111). a. Hifa con hifopodios capitados alternos. b. Hifa con hifopodios mucronados opuestos. c. Setas miceliales. d. Ascosporas.

***Meliola crucifera* Starb.**, Arkiv. Bot. 5: 7 (1905). Especie tipo: *Paullinia pinnata* L. (Sapindaceae): Puerto Rico, Sabana Llana, 13.VIII.1915, F. L. Stevens 9367 (F n.v.).

Figs. 14-15

Fórmula de Beeli: 3133.4221

Colonias localizadas en el lado adaxial y abaxial de las hojas, redondeadas, 3-5 mm de diámetro, negras. Micelio formado por hifas superficiales, septadas, ramificadas, ramas opuestas, ligeramente sinuadas, células de las hifas 18-26 x 7 μ m, marrón. Hifopodios capitados, opuestos, 15-21 μ m de largo, rectos o curvados, marrón. Células basales cónicas, 3-5 x 7-9 μ m (n=10), apresorios ovalados a reniformes, (11-) 12-16 x 7-9 (-10) μ m (n=10). Hifopodios mucronados formados en las mismas hifas que los apresorios capitados, (12-) 15-21 (-23) x (5-) 6-8 (-10) μ m (n=10), opuestos, ampuliformes, rectos o ligeramente curvados, marrón.

Setas miceliales numerosas, dispersas por toda la colonia y en la base de los peritecios, rectas, septadas, 160-230 x 7-9 μ m (n=15), marrón. La punta de las setas dicotómicamente ramificadas, con los extremos aguzados, primera rama de 10-18 μ m de largo, segunda rama de 4-5 μ m de largo.

Peritecios dispersos en toda la colonia, globosos, 100-170 μ m de diámetro (n=13), negros, formados por células cónicas, 7-9 x 4-6 μ m, marrón oscuro.

Ascos sin una forma definida, (37-) 40-56 (-60) x (20-) 22-34 (-36) μ m (n=10), pedicelados, hialinos, conteniendo 2-3 ascosporas cada uno.

Ascosporas cilíndricas, obtusas, (37-) 39-43 (-47) x (11-) 12-18 (-25) μm (n=30), con cuatro septos transversales y cinco células, paredes constrictas a nivel de los septos, hialinas cuando jóvenes, marrón oscuro cuando maduran, lisas.

Muestra examinada: Sobre *Melicoccus bijugatus* Jacq. (Sapindaceae); Panamá, Chiriquí, distrito de Bugaba, corregimiento de Santa Marta, Bijagual No. 2, a orillas de la carretera, alt. ca. 200 msnm, N 08°33'41.9" W 82°42'12.5". 16.05.2013. B. Henríquez & K. Araúz 113 (UCH).

Hospederos: Sapindaceae: *Melicoccus bijugatus* Jacq., *Paullinia pinnata* L., *Sapindus saponaria* L. (Farr et al. 2013, Rodríguez 2006).

Distribución conocida: El Caribe: Cuba, Puerto Rico, Islas Vírgenes (Farr et al. 2013). Centroamérica: Panamá (Rodríguez 2006, Hansford 1961).

Notas: La forma y tamaño de las colonias, hifopodios mucronados, setas miceliales y ascosporas concuerdan ampliamente con lo descrito por Rodríguez (2006) para *Meliola crucifera*. Sin embargo, los apresorios capitados y peritecios son ligeramente más pequeños y las células de las hifas son más cortas y angostas en la muestra estudiada.

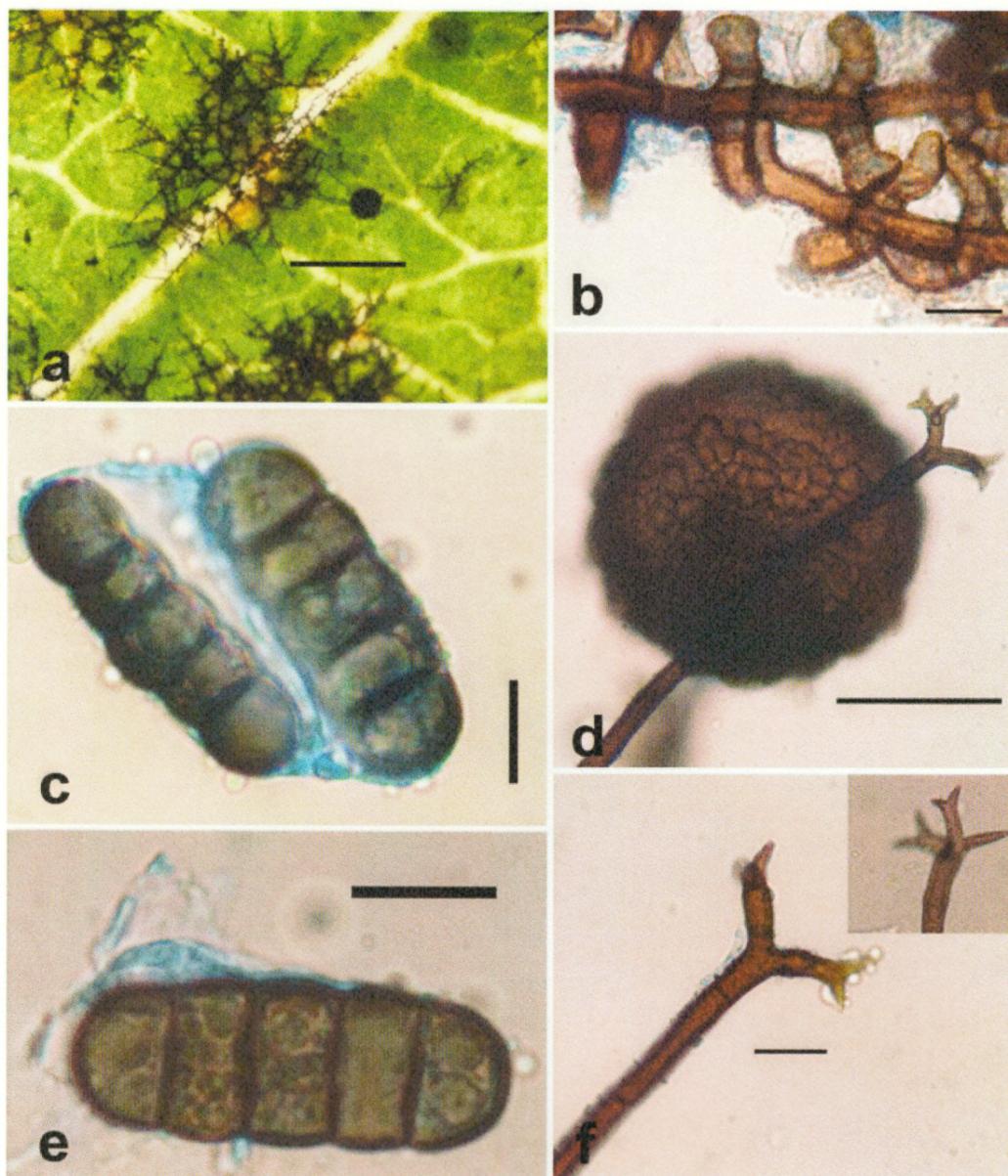


Figura 14. *Meliola crucifera* sobre *Melicoccus bijugatus* (KA 113). a. Colonias localizadas en el lado adaxial de una hoja. Escala = 2 mm. b. Hifas con hifopodios capitados. Escala = 10 μ m. c. Asco con ascosporas maduras. Escala = 10 μ m. d. Peritecio y seta micelial. Escala = 50 μ m. e. Ascospora madura. Escala = 10 μ m. f. Seta micelial con ramificaciones dicotómicas en el ápice. Escala = 20 μ m.

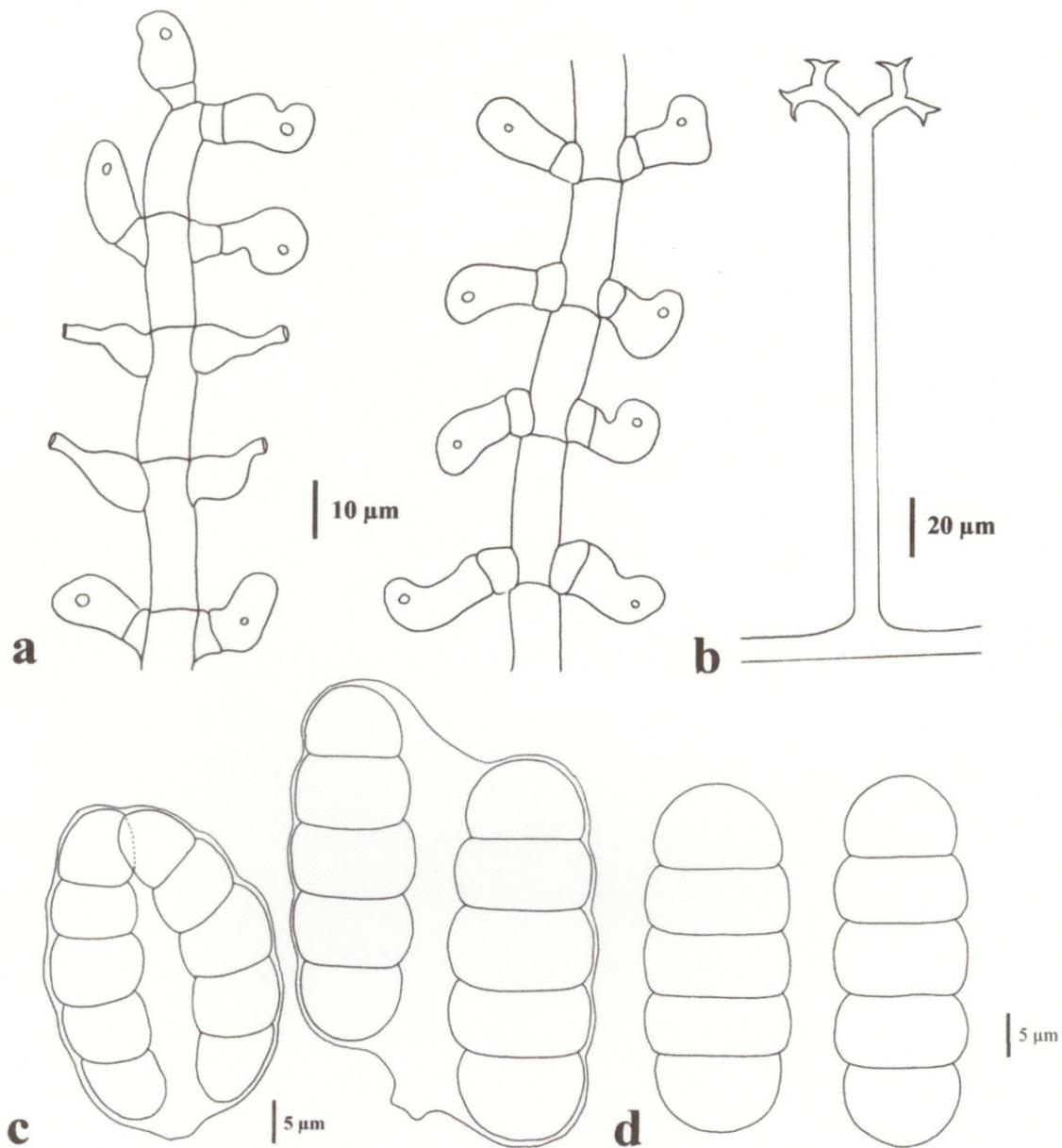


Figura 15. *Meliola crucifera* sobre *Melicoccus bijugatus* (KA 113). a. Hifas con hifopodios capitados y mucronados opuestos. b. Seta micelial con ramificación dicotómica en el ápice. c. Ascus con ascosporas. d. Ascosporas maduras.

***Asteridiella perseae* (F. Stevens) Hansf.**, *Beihefte zur Sydowia* 2: 47 (1961).
 Especie tipo: *Persea gratissima* (Lauraceae): Puerto Rico, Stevens 8212 (FLS n.v.).
 Sinónimos: *Meliola perseae* F. Stevens, *Irene perseae* (F. Stevens) Toro, *Irenina perseae* (Stev.) Stev., *Meliola perseae* f. *perseae* F. Stevens, *Meliola perseae* f. *setulifera* Speg., *Asteridiella perseae* var. *major* Hans., *Asteridiella perseae* var. *perseae* (F. Stevens) Hansf.

Figs. 16-17

Fórmula de Beeli: 3411.4232

Colonias localizadas en el lado adaxial y abaxial de las hojas, redondeadas, 2-5 mm de diámetro, negras. Micelio formado por hifas superficiales, septadas, ramificadas, ramas opuestas, ligeramente sinuadas, células de las hifas 26-33 x 7-9 μm , marrón. Hifopodios capitados, unilaterales, alternos, 18-28 μm de largo, rectos o curvados, marrón. Células basales cónicas a rectangulares, (5-) 7-9 x (6-) 7-9 (-10) μm (n=10), apresorios lobulados, (12-) 14-20 (-21) x (10-) 13-15 μm (n=10). Hifopodios mucronados formados en las mismas hifas que los apresorios capitados, (17-) 18-22 (-23) x 7-9 μm (n=10), opuestos, ampuliformes, rectos o ligeramente curvados, marrón.

Setas miceliales numerosas, dispersas por toda la colonia, rectas a curvadas, septadas, 210-310 x 6-7.5 μm (n=11), marrón. La punta de las setas presenta ligeras ondulaciones.

Peritecios dispersos en toda la colonia, globosos, 100-270 μm de diámetro (n=10), negros, formados por células cónicas, marrón oscuro.

Ascosporas sin una forma definida, (43-) 48-64 (-65) x (25-) 26-34 (-35) μm (n=10), pediceladas, hialinas, conteniendo 2 ascosporas cada una.

Ascosporas cilíndricas, obtusas, (42-) 44-46 (-47) x 15-19 (-20) μm (n=15), con cuatro septos transversales y cinco células, paredes constrictas a nivel de los septos, hialinas cuando jóvenes, marrón oscuro cuando maduran, lisas.

Muestra examinada: Sobre *Persea americana* Mill. (Lauraceae); Panamá, Chiriquí, distrito de Bugaba, corregimiento de Santa Marta, Bijagual No. 2, a orillas de la carretera, alt. ca. 200 msnm, N 08°33'41.9" W 82°42'12.5". 16.05.2013. B. Henríquez & K. Araúz 115 (UCH).

Hospederos: Lauraceae: *Persea americana* Mill., *Persea gratissima* C.F. Gaertn. (Hansford 1961, Araúz 2009).

Distribución conocida: Centroamérica: Panamá. El Caribe: Islas Vírgenes y Puerto Rico. Suramérica: Venezuela (Farr et al. 2013).

Notas: Medidas y forma de las colonias, hifopodios capitados, hifopodios mucronados, setas miceliales y ascosporas así como la planta hospedera coinciden con lo descrito por Araúz (2009) para *Meliola perseae* Stev. cuyo nombre posteriormente fue cambiado a *Asteridiella perseae* (F. Stevens) Hansf.

La muestra estudiada sólo difiere de la especie descrita por Araúz (2009) en el tamaño de los peritecios, los cuales son ligeramente más grandes en la muestra estudiada (100-270 μm).

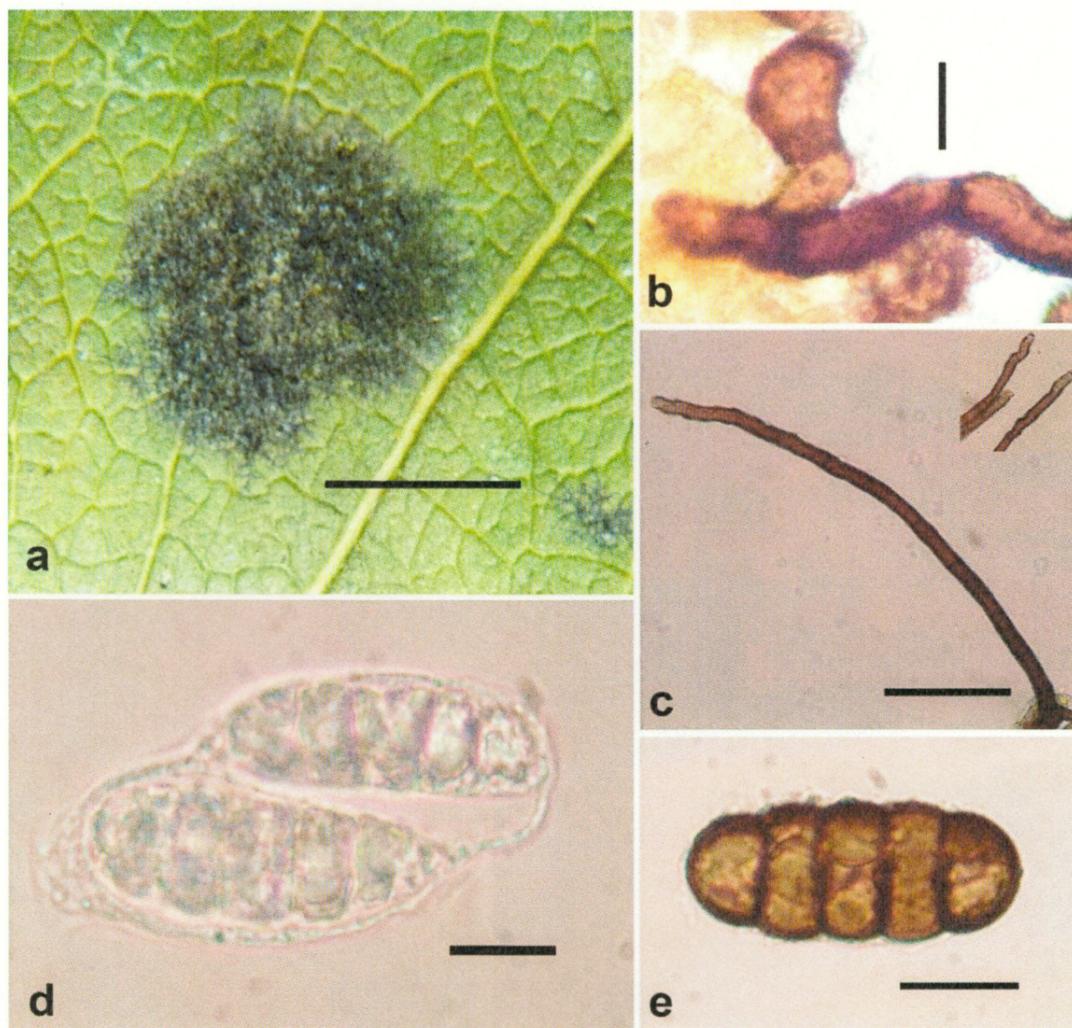


Figura 16. *Asteridiella perseae* sobre *Persea americana* (KA 115). a. Colonia localizada en el lado abaxial de una hoja. Escala = 3mm. b. Hifa con hifopodio capitado. Escala = 10 μm . c. Seta micelial. Escala = 50 μm . d. Asco con ascosporas inmaduras. Escala = 10 μm . e. Ascospora madura. Escala = 20 μm .

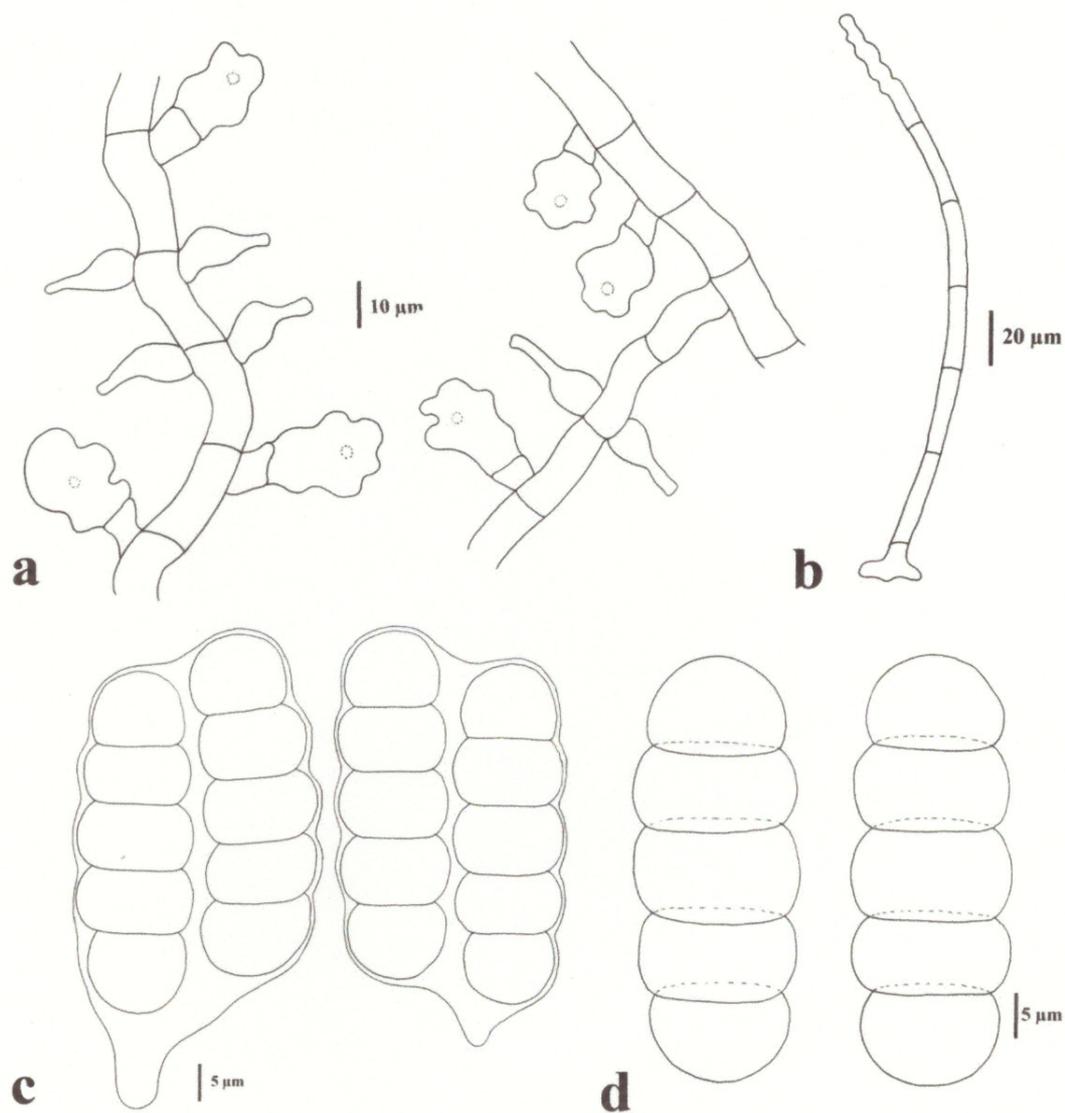


Figura 17. *Asteridiella perseae* sobre *Persea americana* (KA 115). a. Hifas con hifopodios capitados lobulados y alternos e hifopodios mucronados opuestos. b. Seta micelial. c. Ascus con ascosporas. d. Ascosporas maduras.

***Meliola* sp. sobre *Bactris gasipaes* Kunth (Arecaceae)**

Figs. 18-20, Cuadro VI

Fórmula de Beeli 3141.632/31

Síntomas: manchas redondeadas, negras, con aspecto aterciopelado. Colonias en el haz de las hojas, redondeadas, 2-3 mm de diámetro, negras. Hifas superficiales ligeramente onduladas, septadas, de 9 μm de ancho, ramificadas, ramas opuestas, rectas y curvadas, marrón. Hifopodios mucronados ausentes. Hifopodios capitados, alternos, rectos y curvados, marrón. Células basales rectas o curvadas, (6-) 8-12 (-15) x 8-10 μm (n=11). Apresorios con forma de pera u ovalados, (13-) 14-18 (-20) x (11-) 12-14 (-15) μm (n=10). Setas miceliales numerosas, dispersas por toda la colonia, rectas, septadas, dicotómicamente ramificadas en el ápice, (150-) 165-190 (-200) x 9-11 (-12) μm (n=10), ramas rectas, con puntas redondeadas, 80-100 x 8 μm , marrón oscuro.

Peritecios dispersos en toda la colonia, globosos, 150-250 μm de diámetro (n=10), negros, formados por células cónicas, 8-15 x 10-18 μm , marrón oscuro.

Ascos sin una forma definida, (46-) 54-72 (-88) x (27-) 29-35 (-37) μm (n=10), cortamente pedicelados, hialinos, conteniendo dos ascosporas cada uno.

Ascosporas cilíndricas, obtusas, (55-) 56-62 (-63) x (17-) 19-23 (-24) μm , con cuatro septos transversales y cinco células, paredes constrictas a nivel de los septos, hialinas cuando jóvenes, marrón claro cuando maduran, con verrugas

aplanadas y confluentes en la superficie, evidentes con microscopía electrónica de barrido.

Muestra examinada: Sobre *Bactris gasipaes* Kunth (Arecaceae); Panamá, Chiriquí, Comarca Ngöbe Buglé, alt. ca. 1488 msnm, 15.08.11, M. Piepenbring MP 5046 (UCH).

Hospedero: *Bactris gasipaes* Kunth (Arecaceae).

Distribución conocida: Panamá.

Notas: De las cuatro especies de *Meliola* registradas sobre especies de *Bactris* (Farr et al. 2013), la muestra estudiada concuerda mayormente con las características descritas para *M. bactridis* (Cuadro VI). Sin embargo, según Hansford (1956) ésta última especie posee ascosporas ligeramente más pequeñas y setas miceliales simples, lo que difiere con la muestra estudiada que posee setas bifurcadas en el ápice. La morfología de las setas miceliales es una característica morfológica muy importante (Rodríguez 2006, Rodríguez & Piepenbring 2007) por lo que esta diferencia es suficientemente fuerte como para indicar que la muestra estudiada no corresponde a *M. bactridis*.

Es posible que la muestra estudiada sea una nueva especie para la ciencia, sin embargo, hace falta una revisión completa del género y comparar la muestra con especies tipo.

Cuadro VI. Características morfológicas de especies de *Meliola* registradas sobre especies de *Bactris* (Arecaceae). Los datos de plantas hospederas y distribución fueron tomados de la base de datos de U.S. National Fungus Collection (BPI, nt.ars-grin.gov/fungalbases).

Especie	Hospedero	Distribución	Colonia	Hifopodios capitados	Hifopodios mucronados	Setas miceliales	Peritecios (μm)	Ascosporas (μm)	Referencia
<i>M. bactridis</i> Hans.	<i>Bactris major</i> Jacq.	Trinidad y Tobago	epífila, hasta 3 mm de largo	alternos, rectos o curvados, cel. basal 6-12 largo, apical 17-22x 8-12	ampuliformes, desarrollados en hifas distintas, 18-25x7-9	dispersas, rectas, simples, obtusas, -300x10-11	-200 diam.	44-49x19-21	Hansford (1956)
<i>M. decora</i> Syd.	<i>Bactris</i> sp.	Ecuador	epífila, 3-10 mm de diámetro	alternos, cel. basal 10-15x6-10, apical 13-18 ancho	lageniforme, raros, 25-28 largo	abundantes, rectas, 240-310x10-11, 2-4 veces bifurcado en el ápice	180-260 diam.	50-55x18-22	Sydow (1939)
<i>M. kerniana</i> Cif.	<i>Bactris plumeriana</i> Mart.	República Dominicana	hipófila, raro epífila, 2-5 mm de diámetro	alternos o unilaterales, cel. basal 3-7 largo, apical 22-28x16-20	aparentemente ausentes	ausentes	150-250 diam.	40-45x17-20	Ciferri (1938)
<i>M. livistoniae</i> H.S. Yates	<i>Bactris</i> sp.	Brasil	hipófila, 3-5 mm de diámetro	alternos a irregulares nunca opuestos, cel. basal 20-25 largo, cel. apical 15-25 diam.	ampuliformes, hasta 20 μm de largo	abundantes, rectas o ligeramente curvadas, 300-350x8-9, agudas con 2-3 dientes de 5-6 μm de largo	175-250 diam.	50-55x12-22	Saccardo (1925-1928)
MP 5046	<i>Bactris</i> sp.	Panamá	epífila, 2-3 mm de diámetro	alternos, cel. basal 8-12 x 8-10, apical 14-	aparentemente ausentes	abundantes, rectas, 165-190x10-11, bifurcadas	150-250 de diam.	56-62x19-23	observaciones personales

		en el ápice				
<i>M. elaeis</i> Stev.	<i>Elaeis guineensis</i> Jacq., E. <i>melanococca</i> Gaertn.	Congo, Sierra Leona, Costa Rica	epífila, hasta 10 mm de diámetro	18 x 12-14		Hansford (1961)
				alternos, cel. basal 6- 11 largo, cel. apical 11-18 x 9- 14	pocos, ampuliformes, 11-25 x 9-10	
<i>M. morrowi</i> Stev.	Palma no identificada	Panamá	epífila	18 x 12-14		Hansford (1961)
				alternos, cel. basal 4- 7 largo, cel. apical 10- 14 x 7-12	ampuliformes, 15-19 x 6-7	
<i>M. acristae</i> Hansf.	<i>Acrista monticola</i> O.F. Cook, <i>Thrinax ponceana</i> O.F. Cook, <i>Coccothrinax alta</i> (O.F. Cook) Becc., <i>Macrodiscus lactiflorus</i> (Vahl) Bureau ex K. Schum., <i>Sabal causerium</i> (O.F. Cook) Becc., <i>Euterpa</i> sp.	Puerto Rico, Santo Domingo, Cuba, Granada	epífila, hasta 3 mm de diámetro	18 x 12-14		Hansford (1961)
				alternos, cel. Basal 3-10 largo, cel. Apical 11-17 x 9- 14	pocos, ampuliformes, 15-20 x 7-9	
<i>M. acristae</i> Hansf. var. <i>coccoes</i>	<i>Cocos nucifera</i> L.	Brasil	epífila, hasta 1 mm de	18 x 12-14		Hansford (1961)
			alternos, cel. basal 7- 13 largo,	ampuliformes, 20-25 x 8-10	dispersas o agrupadas alrededor de	40-50 x 16- 22 diámetro de diámetro

Hansf.				cel. apical 16-23 x 12- 15	peritecios, hasta 400 de largo, ápice 2 furcado hasta 90 de largo o irregularmente 2-4 dentado			
<i>M. acristae</i> Hansf. var. <i>coccothrinacis</i> (Cif.) Hansf.	<i>Coccothrinax</i> <i>argentea</i> (Lodd. ex Schult. & Schult. f.) Sarg. ex K. Schum.	Santo Domingo	anfigena, hasta 4 mm de diámetro	alternos, cel. Basal 5-11 largo, cel. Apical 11-17 x 10- 14	ampuliformes, 14-22x 7-9	290 x 8-10, ápice crestado- dentado hasta 8 µm, o cortamente 2 furcado con ramas dentadas hasta 20 de largo	36-44 x 15- 16	Hansford (1961)
<i>M. melano-</i> <i>nococcae</i>	<i>Elaeis</i> <i>melanococca</i> Gaerth.	Perú, Panamá	epífila, hasta 10 mm de diámetro	alternos, cel. Basal 6-10 largo, cel. apical 12-20 x 8- 11	separados, ampuliformes, 24-33 x 5-7	200 x 7-9, ápice 3-4 dicótomo	hasta 170 de diámetro	Hansford (1961)

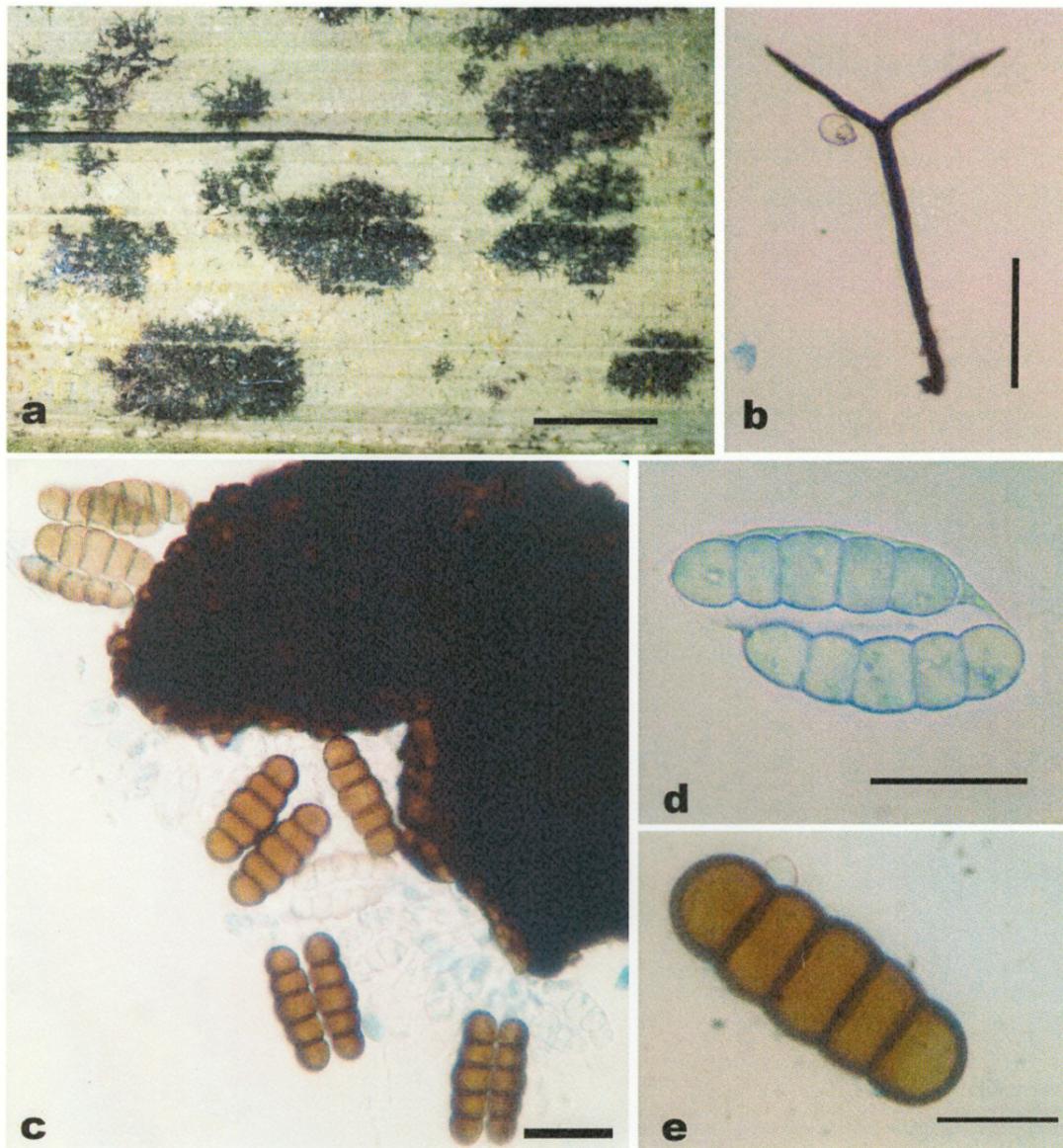


Figura 18. *Meliola* sp. sobre *Bactris gasipaes* (MP 5046). a. Colonias localizadas en el lado adaxial de una hoja. Escala = 2 mm. b. Seta micelial. Escala = 100 μ m. c. Ascoma con ascos y ascosporas. Escala = 30 μ m. d. Ascus. Escala = 25 μ m. e. Ascospora madura. Escala = 20 μ m.

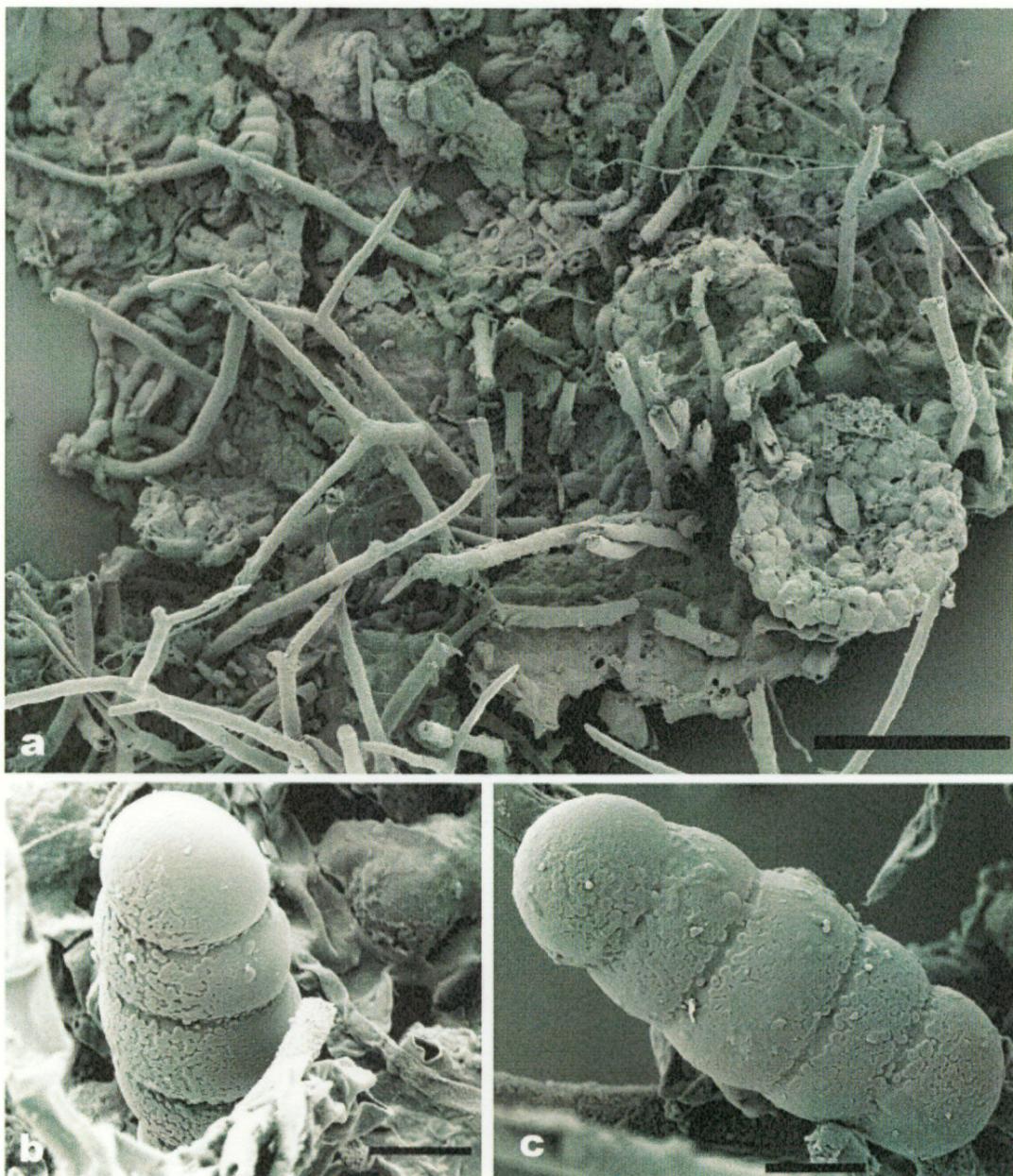


Figura 19. Fotografías MEB de *Meliola* sp. sobre *Bactris gasipaes* (MP 5046). a. Micelio superficial con ascosporas y setas miceliales. Escala = 100 μ m. b-c. Ascosporas mostrando la ornamentación particular. Escala = 10 μ m.

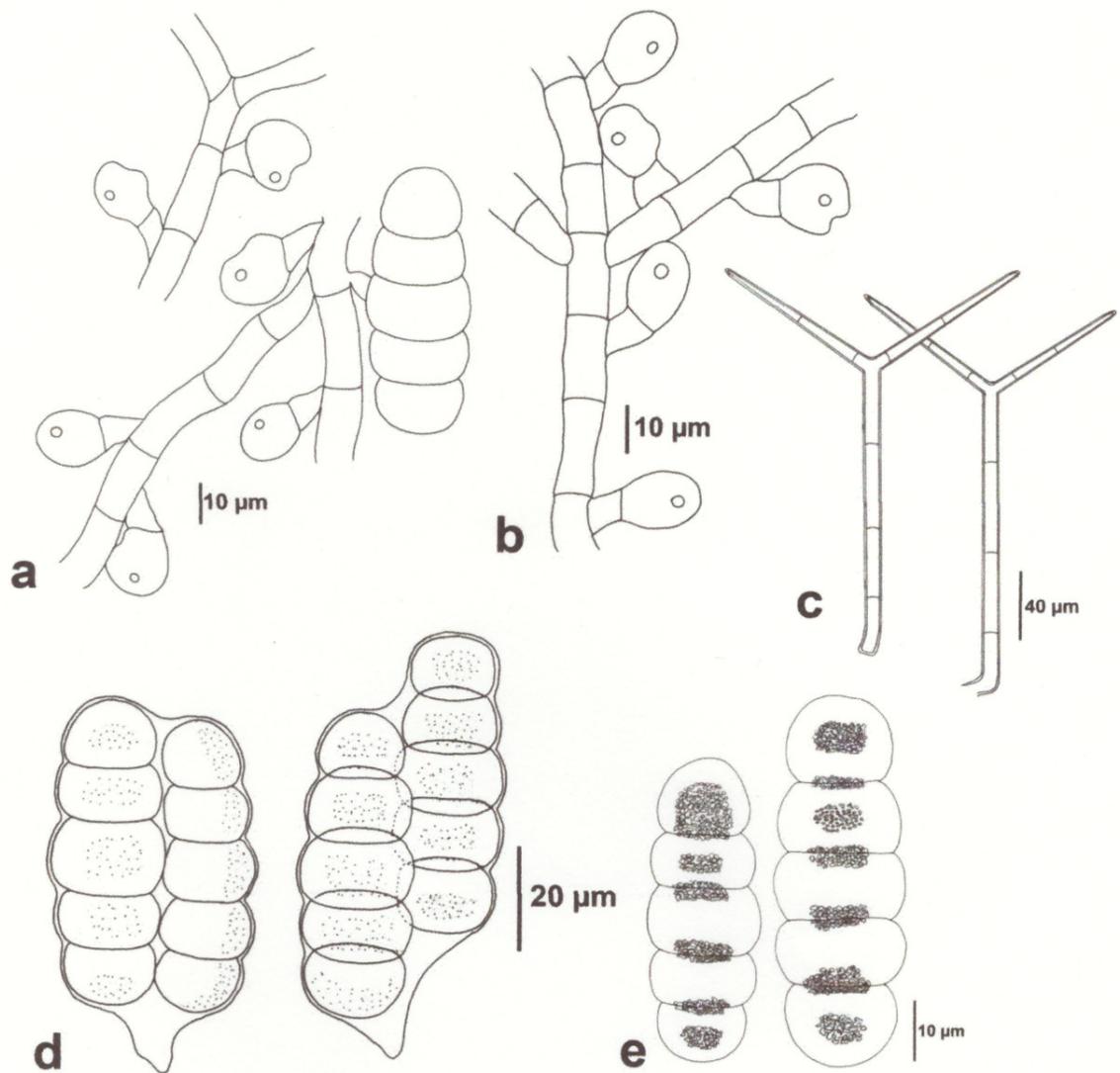


Figura 20. *Meliola* sp. sobre *Bactris gasipaes* (MP 5046). a-b. Hifas superficiales con hifopodios capitados laterales y alternos. c. Setas miceliales mostrando la bifurcación en el ápice. d. Ascus con ascosporas. e. Ascosporas maduras.

***Wentiomycetes* Koorders**

E. Müller & von Arx, Die Gattungen der didymosporen Pyrenomyceten, Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz 11 (2): 490 (1962). Especie tipo: *Wentiomycetes javanicus* Koord. (1907). Sinónimos: *Acarothallium* Syd., *Calochaetis* Syd., *Capnodinula* Speg., *Chaetostigme* Syd. & P. Syd., *Dichaetis* Clem., *Neocoleroa* Petr.

Micelio superficial en hojas vivas o muertas o sobre otro sustrato, formado por hifas de color marrón o casi hialinas, ramificadas, septadas, delgadas. Cuerpos fructíferos sobre el micelio, pequeños a medianos, esféricos o un poco aplastados, oscuros y abriéndose por un poro redondo en la parte superior, poro con forma de papila cuando está maduro. En la punta de los cuerpos fructíferos hay setas o pelos hifales que sobresalen o están adheridos al cuerpo fructífero, puntas de las hifas redondas. La pared del cuerpo fructífero está formada por pocas capas de células isodiamétricas, que pueden ser aplastadas y tienen la pared marrón. Ascospores elongadas, en su tercio inferior son más gruesos, bitunicados, rodeados por parafisoides, que son pocos o muchos, están formados por células o son filamentosos y se convierten en mucílago. Ascospores elongadas, con un septo casi en la mitad, hialinas (Müller & von Arx 1962).

Notas: El concepto del género *Wentiomycetes* es complicado debido a que presenta una sinonimia compleja, por lo que requiere una urgente revisión crítica. *W. melioides* sirvió cinco veces como especie tipo. En esta especie se basaron los géneros *Lasiostemma* Theiss., Syd. & P. Syd., *Chaetostigme* Syd. &

P. Syd., *Capnodinula* Speg., *Pseudoperisporium* Toro y *Pseudoperis* Clem. & Shear (Müller & von Arx, 1962). De éstos géneros actualmente sólo *Chaetostigme* y *Capnodinula* aún son considerados sinónimos de *Wentomyces*, mientras que *Lasiostemma* fue reconocido como un género diferente, *Pseudoperisporium* y *Pseudoperis* se consideran sinónimos de éste (Index Fungorum 2013).

La validez del género *Wentomyces* podría depender de la selección de un neotipo de acuerdo con el Artículo No. 7 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica debido a que el género fue basado en un espécimen inmaduro (Farr 1965). Según este autor, si el color de la espora es ignorado, *Epipolaeum* por tener hábito superficial similar podría ser otro sinónimo de *Wentomyces*. En este caso, el nombre de *Wentomyces* por ser el más antiguo tiene prioridad sobre *Epipolaeum*.

Wentomyces está estrechamente relacionado con los géneros *Episphaerella* Petrak, *Epipolaeum* Theiss. & Syd. y *Eudimeriolum* Speg. Estos géneros poseen micelio externo de color marrón, sin ninguna estructura especializada, cuerpos fructíferos ostiolados, lisos o con apéndices y con una pared de más de una capa de células, ascos bitunicados y ascosporas bicelulares (Müller & von Arx 1962). Farr (1965) concluye que estos géneros son similares en características como el micelio, ascocarpo y contenido del ascocarpo y están separados por el color de la ascospora y la posición de las hifas. Esta última característica parece ser estable y generalmente es la más utilizada para separar los géneros de Dimeriaceae, por ejemplo, *Epipolaeum* es un género epífita con micelio

superficial, mientras que *Episphaerella* y *Dimeriella* penetran el tejido del hospedero. *Episphaerella* difiere de *Dimeriella* en la ausencia de apéndices en el cuerpo fructífero. Sin embargo, la validez de esta última característica para separar estos géneros no está claramente establecida.

Müller & von Arx (1962) consideran que *Dimeriella* Speg. es un sinónimo de *Wentomyces* basado en el crecimiento estrictamente superficial con ausencia de apresorios o estomopodia, además de las descripciones genéricas e ilustraciones similares. Sin embargo, Farr (1965) asegura que es imposible determinar desde la descripción diagnóstica y las ilustraciones de *Wentomyces* si este hongo en realidad es superficial o si penetra las hojas.

Müller & von Arx (1962) no utilizaron la presencia o ausencia de apéndices en el cuerpo fructífero como un criterio para separar los géneros *Wentomyces*, *Epipolaeum* y *Episphaerella*, ya que todos poseen especies con y sin apéndices en el cuerpo fructífero. Von Arx & Müller (1975) utilizaron la presencia de apéndices en el cuerpo fructífero y color de las ascosporas para separar los géneros arriba citados (Cuadro VII). Es necesario realizar más estudios para establecer el valor taxonómico de estas características.

Cuadro VII. Clave propuesta por von Arx & Müller (1975) para separar los géneros *Episphaerella*, *Epipolaeum* y *Wentiomyces*.

1	Ascomata lisos	<i>Episphaerella</i>	
1*	Ascomata con apéndices		2
2	Ascosporas amarillentas, verdosas, marrón	<i>Epipolaeum</i>	
2*	Ascosporas hialinas	<i>Wentiomyces</i>	

***Wentiomyces* sp. sobre *Cajanus cajan* (L.) Millsp. (Fabaceae).**

Figs. 21-22, Cuadro VIII

Ascomata localizados sobre la superficie adaxial y abaxial de las hojas, pequeños, de 70-105 μm de diámetro, dispersos, globosos, ostiolados, negros, con hifas vegetativas de aproximadamente 2-3 μm de ancho, septadas, sinuosas, de color marrón. La pared del pseudotecio está formada por células isodiamétricas, de 4-5 μm de diámetro, de color marrón, con apéndices de aproximadamente 20-25 x 4 μm , dicotómicamente ramificados en el ápice, septados, localizados cerca del ostíolo, de color marrón, lisos.

Hamatecio compuesto por pseudoparáfises entre los ascos, algunas más largas que éstos, filamentosas, septadas, de 1-1.5 μm de ancho, hialinas.

Ascosporas bitunicadas, elongadas, 35-41 (-46) x (7-) 8-10 (-11) μm (n=30), pediceladas, redondeadas en el ápice, hialinas, conteniendo 8 ascósporas cada uno.

Ascósporas oblongas a fusiformes, biseriadas a dispersas, 11-13 (-15) x (3-) 3.5-4.5 (-5) μm (n=30), con un septo transversal en la mitad, la célula apical ligeramente más larga, redondeadas en el ápice, paredes constrictas a nivel de los septos, hialinas, lisas.

Muestra examinada: Sobre *Cajanus cajan* (L.) Millsp. (Fabaceae); Panamá, Chiriquí, Boquerón, Guayabal, alt. ca. 579 msnm, N 08°36'50.9" W 82°34'58.9", 05.01.12, K. Araúz & J. Romero KA 105 (UCH).

Hospedero: *Cajanus cajan* (L.) Millsp. (Fabaceae).

Distribución conocida: Panamá.

Notas: Actualmente existen 19 especies de *Wentomyces* registradas en el Index Fungorum, de las cuales ninguna especie ha sido asociada con hospederos de la familia Fabaceae (Farr et al. 2012). La mayoría de las especies tienen distribución pantropical (Cuadro VIII). La única especie registrada en el neotrópico es *W. melioides* (Berk. & Curt.) E. Müller.

Especies de *Wentomyces* tales como *W. dryadis* K. Holm & L. Holm, *W. fimbriatus* (Dearn. & House) M.E. Barr, *W. javanicus* Koord. y *W. sibiricus* (Petr.) E. Müll. están asociadas con más de una familia hospedera (Cuadro VIII), lo que podría indicar que estas especies no son altamente específicas del hospedero.

Esto también podría deberse al hábito superficial o epífita que presentan la mayoría de las especies. Sin embargo, también existen otras especies como *W. clavisetus* (Doi) v. Arx, *W. melioides* (Berk. & M.A. Curtis) E. Müll. y *W. moralifer* Scheuer que parecen ser específicas de una sola familia hospedera (Cuadro VIII).

De todas las especies de *Wentomyces* registradas, la muestra estudiada concuerda mayormente con *W. lichenicola* (Hansf.) D. Hawksw., tanto en la morfología del ascoma como en el tamaño y morfología de las ascosporas (13 x 4 µm). Sin embargo, esta especie ha sido registrada únicamente sobre líquenes y su distribución es pantropical. *W. indicus* Tilak, S.B. Kale & S.V.S. Kale concuerda con la muestra estudiada tanto en el tamaño como en la morfología de los apéndices, sin embargo las ascosporas son mucho más pequeñas y delgadas. *W. melioides* presenta el ascoma similar en tamaño al de la muestra estudiada pero difiere por los apéndices que son redondos en el ápice y no ramificados, además esta especie sólo ha sido registrada en hospederos de la familia Asteraceae, lo que sugiere cierto grado de especificidad.

Debido a que no se conoce con seguridad si las especies de *Wentomyces* son realmente parásitas sería necesario realizar pruebas experimentales para comprobar si en realidad es un parásito o sólo epífita en la planta. En este caso, hay que probar una serie de requisitos conocidos como los postulados de Koch para saber con seguridad si un hongo aislado de una lesión es el agente causal de la lesión. Para ello hay que poder aislar el hongo de la lesión varias veces,

hay que cultivarlo, aplicarlo a una planta sana y esta planta debe presentar la misma sintomatología, el mismo tipo de lesión como la planta afectada inicialmente. De estas lesiones hay que poder aislar el mismo hongo de nuevo. Si se logra realizar todo esto entonces se trataría en efecto de un hongo parásito (Voicy 2008).

Generalmente las especies de hongos parásitos pueden ser obligados o facultativos, en este caso para poder distinguirlos sería necesario sembrar el hongo en un medio de cultivo, si crece en dicho medio se trata de un hongo facultativo, es decir que puede crecer tanto en células vivas como en medio artificiales, mientras que si el hongo no presenta ningún tipo de crecimiento en el medio de cultivo puede inferirse que se trate de un parásito obligado que sólo crece dentro de células vivas de su hospedero.

Cuadro VIII. Especies de *Wentomyces* con sus plantas hospederas y distribución conocida. Las especies de *Wentomyces* se tomaron del Index Fungorum, los datos de hospederos y distribución fueron tomados de la base de datos de U.S. National Fungus Collection (BPI, nt.ars-grin.gov/fungaldatabases).

Especie	Hospederos	Familia	Distribución
<i>W. alpivagus</i> Nogrsek	<i>Silene acaulis</i> L. (Jacq.)	Caryophyllaceae	Suecia
<i>W. clavisetus</i> (DoIDGE) v. Arx	<i>Vernonia angulifolia</i> DC. <i>Erlangea marginata</i> (O. Hoffm.) S. Moore	Asteraceae Asteraceae	África, Malawi
<i>W. clusia</i> J.L. Bezerra & Poroca	<i>Clusia melchiori</i> Gleason	Clusiaceae	Brasil, Venezuela
<i>W. dryadis</i> K. Holm & L. Holm	<i>Dryas octopetala</i> L. <i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	Rosaceae Ericaceae	Noruega Noruega
<i>W. fimbriatus</i> (Dearn. & House) M.E. Bar	<i>Achillea millefolium</i> L. <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. <i>Saxifraga cespitosa</i> (L.) <i>Silene acaulis</i> L. (Jacq.)	Asteraceae Rosaceae Saxifragaceae Caryophyllaceae	Canadá Suecia Canadá Canadá
<i>W. hansfordii</i> (Syd.) E. Müller	<i>Canthium</i> sp.	Rubiaceae	África del Este
<i>W. inconspicuus</i> Spooner	<i>Poa flabellata</i> (Lam.) Raspail	Poaceae	Sur de Georgia
<i>W. indicus</i> Tilak, S.B. Kale & S.V.S. Kale	<i>Ixora parviflora</i> Lam.	Rubiaceae	India
<i>W. javanicus</i> Koorders	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. <i>Sorghum vulgare</i> Pers. <i>Persea gratissima</i> C.F. Gaertn. <i>Ficus elastica</i> Roxb.	Poaceae Poaceae Lauraceae Moraceae	Myanmar Papua Nueva Guinea Myanmar Myanmar
<i>W. lichenicola</i> (Hansf.) D. Hawksw.	especie desconocida de líquen folícola	desconocida	Uganda (África Oriental)
<i>W. lichenicola</i> subsp. <i>bouteillei</i> Bricaud, Cl. Roux & Sérus.	<i>Fellhanera bouteillei</i> (Desmaz.) Vezda	Pilocarpaceae	Francia
<i>W. lichenicola</i> subsp. <i>lichenicola</i> (Hansf.) D. Hawksw.	<i>Asterothyrium</i> <i>leucophthalmum</i> (Mull. Arg.) R. Sant.	Gomphillaceae	Uganda (África Oriental)
<i>W. melioides</i> (Berk. & Curt.) E. Müller	<i>Baccharis</i> spp. <i>Erigeron</i> spp. <i>Lagenifera</i> spp.	Asteraceae Asteraceae Asteraceae	América Tropical América Tropical Australia, Nueva Zelanda

<i>W. molarifer</i> Scheuer	<i>Carex baldensis</i> L. <i>Carex davalliana</i> Sm.	Cyperaceae Cyperaceae	Alemania Austria
<i>W. oreophilus</i> (Speg.) Müller & von Arx	<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	Ericaceae	Europa Central: Alemania, Austria
<i>W. pandei</i> S.K. Bose	<i>Crataegus crenulata</i> (D. Don) Roxb.	Rosaceae	India
<i>W. sibiricus</i> (Petr.) E. Müller	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Ericaceae	Siberia
	<i>Vaccinium</i> sp.	Ericaceae	Reino Unido
	<i>Filipendula</i> sp.	Rosaceae	Inglaterra, Reino Unido
	<i>Larix</i> sp.	Pinaceae	Reino Unido
<i>W. tatjanae</i> S.Y. Kondr.	<i>Pseudocyphellaria coronata</i> (Müll.Arg.) Malme	Líquen: Lobariaceae	Tasmania
<i>W. vanensis</i> Tilak & Talde	<i>Ficus benghalensis</i> L.	Moraceae	India

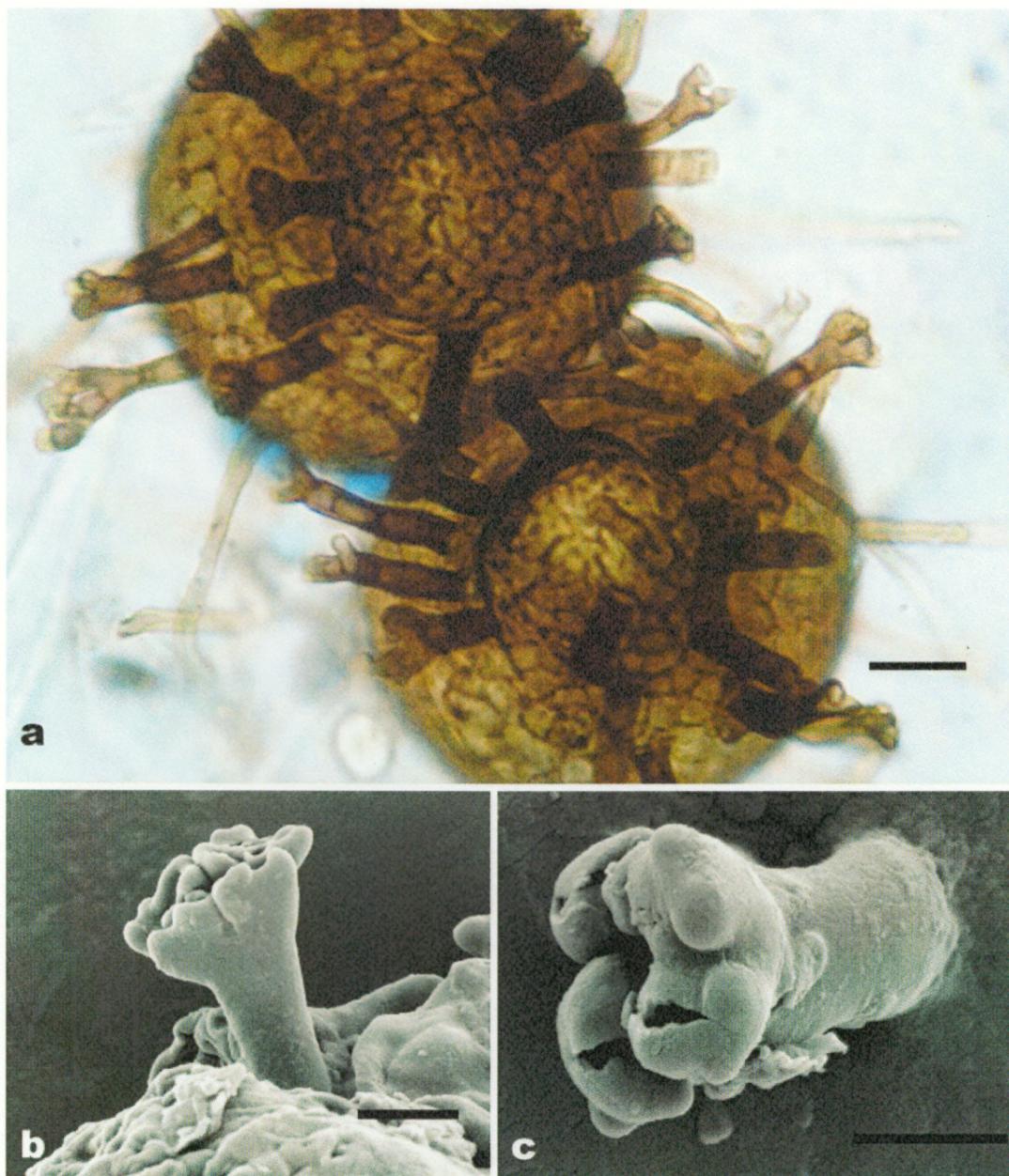


Figura 21. *Wentiomyces* sp. sobre *Cajanus cajan* (KA 105). a. Ascoma visto en microscopio de luz. Escala = 20 μ m. b-c. Apéndices o setas del ascoma vistos con microscopio electrónico de barrido. Escala = 20 μ m.

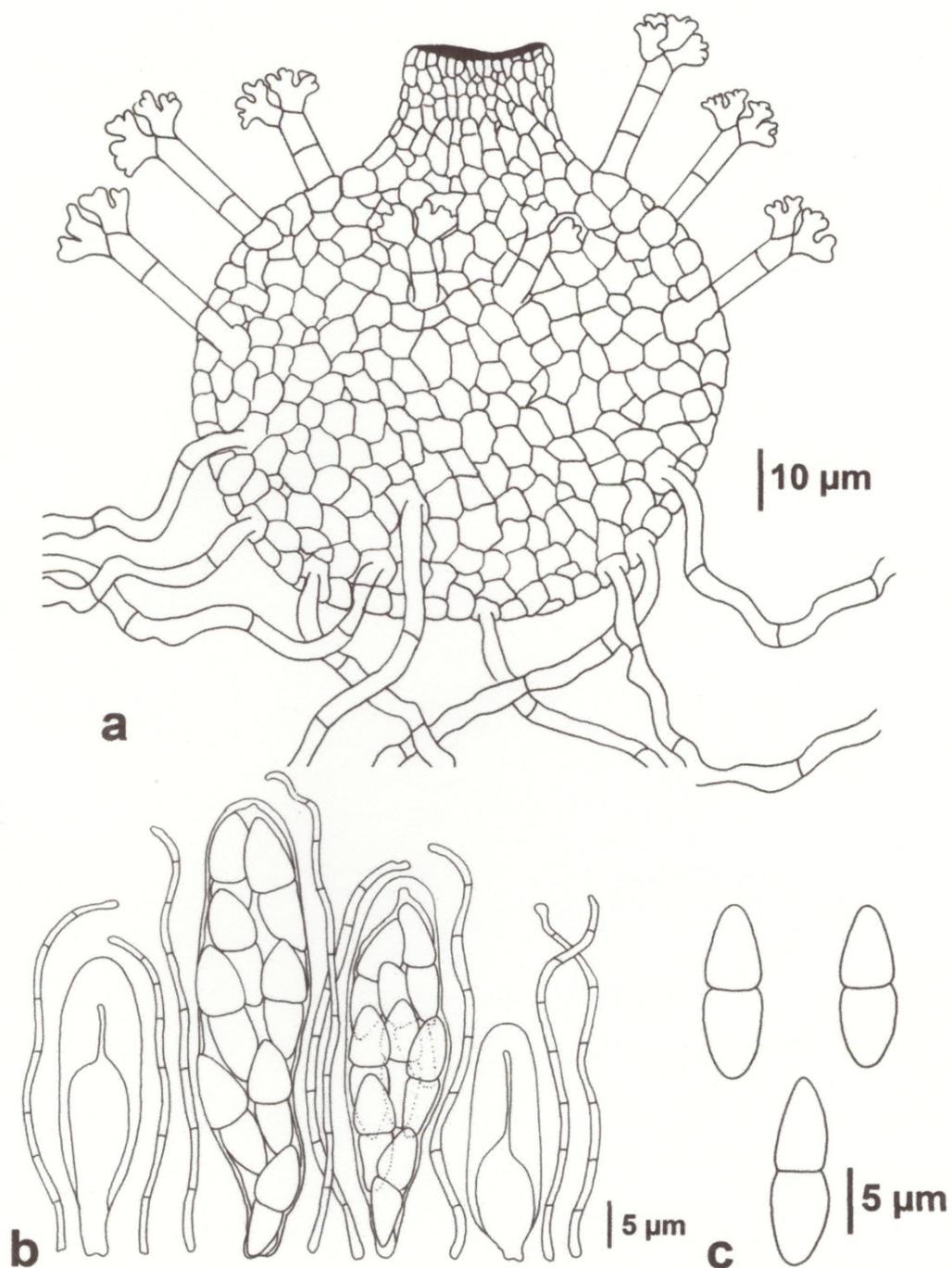


Figura 22. *Wentiomycetes* sp. sobre *Cajanus cajan* (KA 105). a. Ascoma con hifas y apéndices ramificados. b. Asco maduros e inmaduros. c. Ascosporas.

5.3. Resultados del análisis molecular

Para el análisis filogenético se aisló ADN de cuatro muestras del presente estudio (Cuadro IX). Sin embargo, sólo se obtuvo ADN de tres muestras (*Clasterosporium* sp., *Coccoideella perseae* y *Meliola* sp.) para *Hysterostomella rehmii* no fue posible obtener ninguna secuencia. Se aislaron y amplificaron las regiones ITS, LSU y SSU, sin embargo, al final sólo se obtuvieron un total de dos secuencias de la región ITS y dos de la región LSU. Para la región SSU no se logró obtener ninguna secuencia del hongo.

Cuadro IX. Especies del presente estudio que fueron utilizadas para el análisis de ADN.

Especies	Hospedero	Localización	Datos de colecta	Secuencias obtenidas
<i>Clasterosporium</i> sp.	<i>Persea americana</i>	Boquerón, Guayabal, Finca Doña Olivia	KA107	LSU, ITS
<i>Coccoideella perseae</i>	<i>Persea americana</i>	Boquerón, Guayabal, Finca Doña Olivia	KA106	LSU
<i>Meliola</i> sp.	<i>Bactris gasipaes</i>	Comarca Ngöbe Buglé	MP 5046	ITS
<i>Hysterostomella rehmii</i>	<i>Bactris gasipaes</i>	Comarca Ngöbe Buglé	MP 5047	no se obtuvieron secuencias

Las secuencias ITS y LSU obtenidas fueron alineadas y comparadas con las secuencias más similares de otras especies adquiridas en el Genbank mediante la búsqueda BLAST (www.blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi), los resultados obtenidos se presentan en los cuadros X y XI. Entre los problemas

presentados al momento de realizar la búsqueda estuvo la ausencia de secuencias de Dothideomycetes en el Genbank para comparar, la mayoría de las secuencias similares eran de especies que no estaban identificadas, por lo que no se podían comparar. En este aspecto se evidencia la necesidad de los estudios taxonómicos ya que no tiene sentido subir al Genbank secuencias de hongos que no se saben en realidad a que especie corresponden. Se requieren más secuencias de Dothideomycetes debidamente identificados para lograr establecer un árbol filogenético.

Cuadro X. Comparación entre las secuencias LSU de las muestras estudiadas y las secuencias más relacionadas obtenidas mediante una búsqueda BLAST.

Muestra estudiada	Identificación taxonómica	Resultado de búsqueda en BLAST	% de similitud
KA 106	Dothideomycetes Coccoideaceae <i>Coccoidella</i> <i>perseae</i>	• Hongo en cultivo (uncultured fungus clone)	97%
		• <i>Fissuroma aggregata</i> (Dothideomycetes, Pleosporales)	96%
		• Pleosporales sp.	95%
		• <i>Periconia</i> sp. (Anamorfo de Pleosporales)	95%
		• <i>Triplosphaeria</i> sp. (Dothideomycetes, Pleosporales)	95%
KA 107	Sordariomycetes Magnaporthaceae <i>Clasterosporium</i> sp.	• Hongo en cultivo	97%
		• Hongo en cultivo	97%
		• Hongo en cultivo	97%
		• Chaetothyriales sp. (Eurotiomycetes)	96%
		• <i>Trichomerium foliicola</i> (Dothideomycetes, Capnodiales)	96%

Cuadro XI. Comparación entre las secuencias ITS de las muestras estudiadas y las secuencias más relacionadas obtenidas mediante una búsqueda BLAST.

Muestra estudiada	Identificación taxonómica	Resultado de búsqueda en BLAST	% de similitud
KA 107	Sordariomycetes, Magnaporthaceae <i>Clasterosporium</i> sp.	• Hongo no cultivado	100%
		• Hongo endófito aislado	100%
		• <i>Cladophialophora proteae</i> (Eurotiomycetes, Chaetothyriales)	100%
		• Ascomicete en hojarasca	100%
		• Especie de Chaetothyriales sp.	89%
MP 5046	Sordariomycetes Meliolaceae <i>Meliola</i> sp.	• <i>Endomeliola dingleyae</i>	96%
		• <i>Woswasia atropurpurea</i>	94%
		• Especie de Sordariales	94%
		• Hongo no cultivado	93%
		• Hypocreales en cultivo	93%

6. DISCUSIÓN

6.1. Aspectos ecológicos

El grupo de microhongos parásitos de plantas de interés de este estudio lo constituyeron en especial los ascomicetes bitunicados y Meliolales, los cuales fueron colectados en plantas vivas. Los microhongos parásitos de plantas son perjudiciales ya que ocasionan enfermedades en hojas, tallo, órganos florales y/o raíces (Piepenbring et al. 2011b). Estos hongos atacan plantas tanto cultivadas como silvestres y están asociados con la superficie de las hojas formando pequeñas manchas negras tanto en el haz como en el envés, a excepción de las royas que producen un polvillo de color naranja en el envés de las hojas constituido por las uredósporas del hongo.

Estos hongos en su mayoría son parásitos obligados que obtienen los nutrientes *in vivo* de las células del hospedero, por lo que no crecen en medios de cultivo (Piepenbring et al. 2011b). Las especies estudiadas parecen ser parásitos biotróficos evidentes, por lo que posiblemente son específicos del hospedero. Una excepción es *Wentomyces* sp., que tiene un hábito estrictamente superficial y no desarrolla apresorios. En las muestras estudiadas de esta especie no se logró observar ninguna estructura especializada que evidenciara un contacto con el hospedero.

Los microhongos parásitos de plantas han tenido que desarrollar adaptaciones especiales para superar las defensas de las plantas, por lo que se

considera que muestran un alto grado de especificidad con su planta hospedera.

Entre los rasgos más sobresalientes de su ecología están:

6.1.1. Distribución

Previos estudios realizados sobre la diversidad de microhongos parásitos de plantas en Panamá han revelado que grupos como Asterinaceae, Meliolales y Phyllachorales presentan una elevada riqueza de especies en el país (Piepenbring et al. 2011b). De igual modo los ascomicetes bitunicados son particularmente diversos en las zonas tropicales y subtropicales (Hofmann & Piepenbring, 2008). Esto es debido a que estas zonas reúnen las condiciones adecuadas para el desarrollo y virulencia de estos hongos, tales como la temperatura elevada constante, la alta humedad, la alta diversidad de plantas vasculares y la ausencia de un invierno largo.

Al tratarse de especies parásitos de plantas, su distribución en la mayoría de los casos va a estar ligada con la distribución de las plantas hospederas. Todas las especies presentadas en este estudio tienen distribución neotropical, a excepción de *Melampsorium hiratsukanum* que muestra una distribución pantropical. *Coccoidella perseae*, *Hysterostomella rehmi* y *Melampsorium hiratsukanum* representan nuevos reportes para Panamá.

6.1.2. Familias de plantas hospederas

Los hongos parásitos obligados o biótrofos interactúan con células vivas de las plantas por lo que se cree que tienen un alto grado de especificidad con el hospedero (Hofmann 2010). Es por ello que en muchos casos la identificación del parásito inicia con la identificación de la planta hospedera (Trampe 2009).

Las especies de plantas hospederas de *Cercospora henningsii*, *Hysterostomella rehmi*, *Coccoidella perseae*, *Melampsorium hiratsukanum*, *Meliola crescentiae*, *Meliola crucifera* corresponden con familias hospederas ya conocidas para estas especies (Farr et al. 2013, Inácio 2005). Sin embargo, hay especies como *Clasterosporium* sp., *Meliola* sp. y *Wentomyces* sp. que presentan características morfológicas particulares y hospederos que no corresponden con plantas hospederas conocidas para las especies relacionadas, razón por la cual es posible de que se trate de nuevas especies para la ciencia, sin embargo, para corroborar esto último, es necesario realizar una extensiva revisión del género, revisar especímenes tipo de herbarios y realizar más estudios a nivel molecular.

En el presente estudio se encontraron dos nuevos reportes de plantas hospederas, *Bactris gasipaes* (Arecaceae) para *Hysterostomella rehmi* y *Persea americana* (Lauraceae) para *Coccoidella perseae*.

6.1.3. Adaptaciones morfológicas

El ambiente en el trópico en muchas ocasiones resulta ser hostil con la mayoría de los microhongos parásitos, por lo cual estos han tenido que desarrollar una serie de adaptaciones morfológicas para poder sobrevivir. La mayoría de estos hongos parásitos se localizan sobre las hojas donde están expuestos a cambios drásticos de temperatura y humedad, con gran limitación de nutrientes debido a que tienen que competir por espacio con otros organismos tales como bacterias, algas, cianobacterias, líquenes u otros hongos (Hofmann 2010). Entre las principales adaptaciones morfológicas observadas en las especies de microhongos descritas en el presente estudio están:

6.1.3.1. Presencia de melanina en las paredes celulares

La mayoría de los microhongos parásitos de plantas como los ascomicetes bitunicados, Meliolales, Phyllachorales, miembros de Asterinaceae e inclusive estados anamorfos como *Clasterosporium* se caracterizan por presentar hifas, ascoma, setas o apéndices, ascosporas, conidióforos y conidios con una coloración oscura, debido a la presencia de la melanina en las paredes celulares de dichas estructuras.

La melanina es un pigmento formado por la polimerización oxidativa de componentes fenólicos y usualmente es de color marrón oscuro o negro. Es un compuesto insoluble, estable y crucial para la supervivencia de las esporas, la patogenicidad y virulencia del hongo (Jacobson 2000). La presencia de melanina

en las células fúngicas probablemente es una adaptación para amortiguar los efectos negativos de la intensa radiación solar en los trópicos (Piepenbring et al. 2011b).

6.1.3.2. Presencia de sustancias gelatinosas o mucílago

En varios grupos de microhongos parásitos de plantas estructuras como las hifas interascales, paráfises o pseudoparáfises tienden a ser delicuescentes en la madurez, transformándose en sustancias mucilaginosas (Trampe 2009, Araúz et al. 2010). El mucílago que se produce sirve para retener el agua dentro del ascoma y de esa forma evitar la desecación y mantener las ascósporas viables (Piepenbring et al. 2011b). En algunos grupos, las esporas poseen una capa mucilaginosa para evitar la desecación de las mismas, este mucílago contribuye a la adhesión de las esporas al sustrato y las protegen contra la radiación y los parásitos.

Especies de ascomicetes bitunicados como *Cocoidella perseae*, *Hysterostomella rehmi* y *Wentiomyces* sp. presentaron tejido interascal conocido como pseudoparáfises (Figs. 7b, 9b, 22b), sin embargo, en ninguno de los casos se pudo constatar que se gelatinizaran en la madurez. Especies de *Meliola* y *Melampsorium hiratsukanum* no presentaron tejido interascal, es probable que estas especies utilicen otros mecanismos para retener el agua. No se observaron esporas con capa mucilaginosa en ninguna de las especies estudiadas.

6.1.3.3. Presencia de setas o apéndices

La presencia de setas o apéndices en la superficie de los ascomata fue observada en *Wentomyces* sp. que presenta apéndices gruesos y ramificados dicotómicamente en el ápice (Figs. 21a-c, 22a). Setas miceliales con variadas formas se observaron en las diferentes especies de *Meliola*: *M. crescentiae* presenta setas simples, redondeadas en el ápice (Fig. 13c), *M. crucifera* posee setas con una característica ramificación dicotómica en el ápice con los extremos aguzados (Figs. 14d, 14f, 15b), *Asteridiella perseae* posee setas rectas o curvadas con ligeras ondulaciones en el ápice (Figs. 16c, 17b) y *Meliola* sp. posee setas miceliales rectas y bifurcadas en el ápice (Figs. 18b, 19a, 20c).

Las setas y apéndices poseen superficies hidrofílicas que retienen la humedad en las colonias, facilitando los procesos de crecimiento y reproducción del hongo, además la concentración de la humedad promueve el crecimiento de otros organismos epífilos como cianobacterias, algas, insectos. De igual modo, las setas y apéndices pueden intervenir en la protección de los hongos contra los insectos (Piepenbring et al. 2011b).

6.2. Características morfológicas

Diferentes grupos de microhongos parásitos de plantas presentan características morfológicas propias que nos permiten reconocer los diferentes grupos de hongos. Entre las principales características observadas en las especies estudiadas están:

6.2.1. Síntomas de infección

Se conoce como síntoma cualquier evidencia secundaria producida por la planta como indicativo de que un patógeno está presente. Entre los síntomas observados en hojas de *Persea americana* están la presencia de colonias superficiales, efusas y grisáceas de *Clasterosporium* sp. Estas colonias epífilas se encontraron ocupando gran parte del limbo foliar. En la misma planta hospedera se observó a *Coccolidella perseae* que igualmente desarrolló colonias epífilas de aspecto costroso y color negro, esparcidas por toda la lámina (Fig. 6a). Sin embargo, esta especie tiene un mayor grado de invasión en el tejido foliar ya que desarrolla un hipostroma inmerso en el mesófilo de la hoja (Figs. 6b-c, 7a). *Asteridiella perseae* desarrolla colonias negras, superficiales sobre las hojas de *P. americana* caracterizadas por la presencia de hifopodios capitados y mucronados (Fig. 16a).

En el haz de hojas de *Bactris gasipaes*, se registraron dos especies de microhongos parásitos: *Hysterostomella rehmii* provocó manchas negras circulares rodeadas por una amplia área necrótica, localizadas en el lado adaxial de las hojas (Figs. 8a-c). En la misma planta se observaron colonias negras de *Meliola* sp. caracterizadas por la presencia de micelio superficial (Fig. 18a). Especies de Meliolales ocasionan manchas negras, circulares y superficiales sobre las hojas principalmente, estos síntomas se observaron en hojas de *Crescentia cujete* (Fig. 12a) y *Melicoccus bijugatus* (Fig. 14a). Los Meliolales

parecen no afectar gravemente al hospedero, sin embargo facilitan la entrada de otros hongos más agresivos (Piepenbring et al. 2011b).

En el lado adaxial de hojas de *Manihot esculenta* se observaron áreas circulares necróticas con pequeños puntos negros en su interior ocasionados por *Cercospora henningsii* (Figs. 2b-c).

Melampsorium hiratsukanum provoca en hojas de *Alnus acuminata* numerosos soros (uredios) de color naranja localizados sobre el lado abaxial de las hojas, ocasionando una mancha de color amarillo-marrón en el lado adaxial de las hojas (Figs. 10b-c).

6.2.2. Micelio superficial

Las siguientes especies de Meliolales descritas en este estudio se caracterizan por presentar micelio superficial: *Meliola crescentiae* (Figs. 12b-c, 13a-b), *M. crucifera* (Figs. 14b, 15a), *Asteridiella perseae* (Figs. 16b, 17a) y *Meliola* sp. (Figs. 20a-b). Este micelio superficial está constituido por hifas que portan hifopodios mucronados e hifopodios capitados. Éstos últimos desarrollan estructuras de infección especializadas conocidas como apresorios.

Clasterosporium sp. y *Wentiomyces* sp. también presentan micelio superficial bien desarrollado constituido por hifas septadas, algunas veces ramificadas, de color marrón. El micelio de *Clasterosporium* sp. presenta apresorios laterales (Fig. 5a) mientras que *Wentiomyces* sp. no posee ninguna estructura

especializada en la infección asociada con el micelio superficial, por lo que se presume que se trate de una especie epífita. Otras especies como *Hysterostomella rehmi* y *Coccoidella perseae* carecen de micelio superficial. En su lugar desarrollan otras estructuras estromáticas con las cuales se unen al hospedero. Estas estructuras se tratarán más adelante.

6.2.3. Estructuras de infección

Los microhongos parásitos de plantas desarrollan diversas estructuras para infectar a sus plantas hospederas. Entre las observadas se encuentran:

6.2.3.1. Apresorios

Los apresorios son estructuras especializadas en la infección, que se adhieren a la superficie de la planta hospedera, con o sin la subsecuente penetración de las células hospederas (Kirschner 2009). La presencia de hifopodios o apresorios es una característica importante que permite delimitar varios grupos de hongos parásitos tales como Meliolales, Asterinaceae y Microthyriaceae (Hofmann 2010).

Los apresorios fueron observados en todas las especies estudiadas del grupo de los Meliolales y en el anamorfo *Clasterosporium* sp. Los Meliolales se caracterizan por presentar hifopodios capitados formados por dos células: una célula basal y un apresorio. Los apresorios están asociados al micelio superficial y pueden ser opuestos o alternos, generalmente son globosos. (Figs.12b, 13a,

14b, 15a, 20a-b), aunque también pueden ser lobulados (Fig. 17a). Por su parte, *Clasterosporium* sp. posee apresorios laterales, unicelulares, globosos, de color marrón y están asociados al micelio superficial (Fig. 5a).

6.2.3.2. Hipostroma o Estroma Interno

El hipostroma se compone de hifas intracelulares que llenan las células vegetales parcial o totalmente (Hofmann 2010). La presencia de hipostroma o estroma interno es una característica que permite distinguir a nivel de familia diferentes grupos de hongos parásitos tales como miembros de la familia Parmulariaceae.

Hipostroma intraepidérmico fue observado en *Hysterostomella rehmi*, el cual forma estructuras llamadas "pegs" o columnas estromáticas a través de las cuales se une con la superficie del ascoma (Fig. 9a). En *Coccoidella perseae* también se observó hipostroma, pero a diferencia de *Hysterostomella* no desarrolla "pegs" y se encuentra más inmerso en el tejido de la planta, alcanzando casi la epidermis inferior de la hoja (Figs. 6b-c, 7a).

El hipostroma puede presentar ciertas ventajas para el patógeno, sobre otras estrategias de infección, ya que las células del hipostroma que se encuentran debajo de las colonias pueden crecer hacia arriba a través de los canales cuticulares preformados para iniciar la formación de nuevos ascomas superficiales. Por lo tanto, el hipostroma puede aumentar la virulencia y la longevidad de hongos parásitos epífilos (Hofmann 2010).

6.2.4. Setas miceliales

Especies como *Meliola crescentiae*, *M. crucifera*, *Meliola* sp. y *Asteridiella perseae* presentan setas asociadas al micelio superficial, las puntas de estas setas presentan diversas formas. *Meliola crescentiae* tiene setas con el ápice redondeado u obtuso (Fig. 13c), *M. crucifera* posee setas con el ápice dicotómicamente ramificado (Figs. 14f, 15b), *Meliola* sp. tiene setas con el ápice bifurcado (Figs. 18b, 19a, 20c) mientras que *Asteridiella perseae* presenta setas curvadas con ligeras ondulaciones en el ápice (Figs. 16c, 17b). Las diversas formas que presentan las puntas de las setas son características importantes para distinguir las diferentes especies de *Meliola* (Rodríguez 2006).

6.2.5. Ascoma

De acuerdo al tipo de ascoma los microhongos analizados en este estudio pueden dividirse en dos grupos: Loculoascomycetes: ascomicetes bitunicados caracterizados por presentar pseudotecios y Pyrenomycetes: Meliolales que poseen peritecios. El desarrollo del pseudotecio es de tipo ascoclocular: primero se forma un estroma dentro del cual, el posterior desarrollo de los ascos abre progresivamente, por lisis, una o varias cavidades o lóculos, sin que exista ninguna pared que las separe del tejido estromático (Sierra López 2006). El desarrollo del peritecio es de tipo ascohimial, en el cual existe una cavidad preformada que albergará los ascos. El ascocarpo es más o menos cerrado, pero en la madurez aparece un poro a través del cual se liberan las esporas (Alexopoulos et al. 1996).

Los pseudotecios de las especies estudiadas presentan diversas formas desde globosos a esféricos, son ostiolados, negros, lisos, a excepción de los pseudotecios de *Wentomyces* que presentan setas o apéndices localizados cerca del ostiolo (Figs. 21a-c, 22a). La mayoría de los ascómata de las diferentes especies estudiadas se desarrollan de manera superficial dispersos sobre el micelio superficial tales como *Meliola crescentiae*, *M. crucifera* (Figs. 14a, d), *Meliola* sp. (Fig. 19a), *Asteridiella perseae* y *Wentomyces* sp. (Figs. 21a, 22a), mientras que otros están inmersos en un estroma basal tal como *Hysterostomella rehmii* (Fig. 9a) y *Coccoidella perseae* (Figs. 6b-d, 7a).

Los ascómata más pequeños los posee *Wentomyces* sp. (70-105 μm) mientras que *Coccoidella perseae* posee los más grandes (140-220 x 165-285 μm). *Hysterostomella rehmii* presenta varios ascomas lineares agrupados en un estroma. Esta especie posee ascómata lineales a irregulares, los cuales se originan a partir de un hipostroma (Figs. 8b-c).

6.2.6. Ascós

Dentro de las especies estudiadas que presentan ascós bitunicados están *Coccoidella perseae* (Fig. 7b), *Hysterostomella rehmii* (Fig. 9b) y *Wentomyces* sp. (Fig. 22b). Estas especies presentaron ascós de diversas formas desde elongados, cilíndricos, sacados. Se observaron ascós desde corto pedicelados a estipitados, muchos de ellos con la región apical engrosada. En todos los ascós jóvenes se observó la presencia de una pequeña protuberancia en el ápice de la

endotúnica, conocida como cámara ocular. También se observó típicamente ocho ascosporas por cada asco. Los ascos de menor tamaño fueron encontrados en *Wentomyces* sp. (35-41 x 8-10 μm), mientras que los de mayor tamaño se observaron en *Coccoidella perseae* (59-76 x 10-13 μm).

Especies observadas con ascos unitunicados fueron las especies del grupo de Meliolales: *Meliola crescentiae* (Fig. 12d), *M. crucifera* (Figs. 14c, 15c), *Meliola* sp. (Figs. 18d, 20d) y *Asteridiella perseae* (Figs. 16d, 17c). Estas especies poseen ascos sin una forma definida, con un corto estípote y generalmente poseen solo dos ascosporas por cada asco.

6.2.7. Tejido interascal

El tejido interascal se observó en las siguientes especies *Coccoidella perseae* (Fig. 7b), *Hysterostomella rehmi* (Fig. 9b) y *Wentomyces* sp. (Fig. 22b). Estas especies presentaron pseudoparáfises filamentosas, septadas, de 1-3 μm de ancho, hialinas, localizadas entre los ascos, generalmente más largas que éstos. En las especies de Meliolales no se observó el tejido interascal.

El tejido interascal es difícil de observar e interpretar, sin embargo es importante para diferenciar los diferentes órdenes de los Loculoascomycetes.

6.2.8. Ascósporas

Las ascosporas de las especies de ascomicetes bitunicados de este estudio presentaron dos células con un septo transversal más o menos en la mitad. Mientras que las ascosporas de Meliolales presentaron cuatro septos y cinco células. En la región del septo las ascosporas presentaron las paredes constrictas. Las ascósporas observadas poseen diversas formas desde elípticas, fusiformes, oblongas a clavadas. Las ascósporas más grandes se observaron en *Meliola* sp. (56-62 x 19-23 μm) seguido de *Hysterostomella rehmi* (29-33 x 7-9 μm), mientras que las ascósporas más pequeñas fueron observadas en *Wentomyces* sp. (11-13 x 3-5 μm). Todas las especies de ascomicetes bitunicados analizadas presentaron ascósporas lisas. Por el contrario, *Meliola* sp. tiene ascosporas con una ornamentación peculiar que asemeja pequeñas verrugas aplanadas convergentes (Figs. 19 b-c).

La pigmentación de las ascosporas es una característica importante y puede variar dependiendo del grado de madurez de las mismas. Tal es el caso de *Coccoidella perseae*, *Hysterostomella rehmi* y especies de Meliolales cuyas ascosporas son hialinas cuando están inmaduras y se vuelven de color marrón cuando alcanzan la madurez. Mientras que *Wentomyces* sp. posee ascósporas hialinas independientemente del grado de madurez.

La pigmentación y ornamentación de las ascosporas son características taxonómicas importantes para distinguir géneros y especies de los diferentes grupos de hongos parásitos de plantas.

6.3. Importancia del estudio de microhongos parásitos de plantas

El estudio de los microhongos parásitos de plantas es de suma importancia, principalmente aquellos que afectan a plantas nativas y tradicionales ya que no han sido ampliamente estudiados, por lo que los resultados obtenidos en esta investigación pueden ser utilizados por los agricultores para implementar planes de manejo y estrategias que permitan controlar estos hongos. Existen especies muy agresivas que atacan hojas, tallos e incluso raíces y otras que aparentemente parecen no ocasionar muchos daños a las plantas, sin embargo las condiciones ambientales están cambiando constantemente por lo que estas especies podrían invadir otros nichos ecológicos, por ejemplo afectando a las plantas cultivadas de interés lo que ocasionaría considerables pérdidas económicas a los productores.

6.4. Problemas presentados en la investigación

No siempre es fácil diferenciar microhongos parásitos de otros organismos como insectos, por lo que es necesario observarlos bajo el microscopio para corroborar si se trata en realidad de organismos parásitos o son solo epífilos. Esto trae como consecuencia que en muchos casos se realicen colectas infructuosas. Otro problema presentado es que la mayoría de los hongos estudiados son parásitos biótrofos que no pueden ser cultivados en medio de cultivo.

La presencia de hiperparásitos constituye otro problema presentado en varias muestras de especies de Meliolales lo que dificultó en muchos casos la identificación de los mismos.

En el análisis molecular se presentaron algunos problemas como la presencia de melanina en las células del hongo lo que dificulta la extracción del ADN, muestras con hiperparásitos, la ausencia de primers específicos para hongos, y la escasez de secuencias depositadas en el Genbank.

8. RECOMENDACIONES

- Proponer nuevos estudios de microhongos parásitos en plantas nativas y de uso tradicional con el fin de aumentar el conocimiento fúngico en el país.
- Realizar estudios tomando en cuenta los factores abióticos como humedad, temperatura, precipitación relacionando la incidencia de microhongos parásitos en las diferentes regiones.
- Realizar revisiones de especies tipos de las especies difíciles de identificar para confirmar especies y analizar la delimitación de conceptos de especies a nivel de familias de plantas hospederas.
- Efectuar análisis filogenéticos extensos con más cantidad de secuencias adecuadas de Dothideomycetes y sus anamorfos, o de especies de otros géneros o especies de familias posiblemente relacionadas con el grupo.
- Realizar estudios de inoculación para analizar el grado de especificidad de *Wentomyces* sp. en diferentes especies de plantas hospederas.
- Realizar estudios de ecología a las especies para conocer más a fondo el grado de especificidad con su hospedero.
- Realizar colectas sucesivas durante la estación seca y lluviosa para verificar si existe alguna variación en el grado de incidencia de los hongos sobre las plantas hospederas.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alexopoulos, C.J., C.W. Mims & M. Blackwell. 1996. *Introductory mycology*. 4th ed. John Wiley & Sons, Inc. New York, USA. 868 pp.
- Araúz, V. 2009. *Especies Seleccionadas de Meliolales de Panamá*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Universidad Autónoma de Chiriquí. 209 pp.
- Araúz, K., T.A. Hofmann & M. Piepenbring. 2010. Nuevos reportes de Ascomycetes bitunicados parásitos de plantas para Panamá. *Puente Biológico, Revista Científica de la Universidad Autónoma de Chiriquí en Panamá* 3: 1-9.
- Arx, J.A. von & E. Müller. 1975. A re-evaluation of the bitunicate ascomycetes with keys to families and genera. *Studies in Mycology* 9: 1-159.
- Barr, M.E. & S.M. Huhndorf. 2001. Loculoascomycetes. In: McLaughlin D.J., McLaughlin E.G. & Lemke P.A. (Eds.). *The Mycota VII, Part A. Systematics and Evolution*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany.
- Barr, M.E. 1979. A classification of Loculoascomycetes. *Mycologia* 71: 935-957.
- Barr, M.E. 1987. New taxa and combinations in the Loculoascomycetes. *Mycotaxon* 29: 503.
- Batista, A.C. & A.F. Vital. 1960. Analytical revision of species of the genus *Hysterostomina* Theiss. & Syd. [Publicação IMUR no 111]. *Atas do Instituto de Micologia* 1: 53-77.
- Berbee, M.L. 1996. Loculoascomycetes origins and evolution of filamentous ascomycete morphology based on 18S rRNA gene sequence data. *Molecular Biology and Evolution* 13(3): 462-470.

- Bose, S.K. & E. Müller. 1964. Central Himalayan Fungi -1. *Indian Phytopathol.* 17: 3-22.
- Cannon, P.F. & P.M. Kirk. 2007. Fungal Families of the World. *CAB International*, Wallingford, UK 546 pp.
- Chízmar, C., A. Lu & M. Correa. 2009. Plantas de uso folclórico y tradicional en Panamá. 1ra edición. *Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 132 pp.
- Ciferri, R. 1938. Mycoflora Domingensis exsiccata. *Annales Mycologici* 36(2/3): 212.
- Correa, M., C. Galdames & M. Stapf. 2004. Catálogo de las plantas vasculares de Panamá. *Santafé de Bogotá, Quebecor World Press Bogotá*, S.A. 599 pp.
- Ellis, M.B. 1958. *Clasterosporium* and Some Allied Dematiaceae Phragmosporae I. *Mycological Papers* 70: 1-89.
- Ellis, M.B. 1959. *Clasterosporium* and Some Allied Dematiaceae Phragmosporae II. *Mycological Papers* 72: 1-75.
- Ellis, M.B. 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. *CMI Kew, England*. 608 pp.
- Ellis, M.B. 1976. More Dematiaceous Hyphomycetes. *CAB International Mycological Institute*. Kew, England. 507 pp.
- Elshad, H. & S. Faruk. 2004. Observations on the Genera *Cerotelium*, *Melampsorium* y *Pileolaria* (Uredinales) in Turkey. *Pak. J. Bot.*, 36(1): 203-207.
- Eriksson, O.E. 1981. The families of the bitunicate ascomycetes. *Opera Botanica* 60: 1-220.

- Farr, D.F., A.Y. Rossman, M.E. Palm & E.B. McCray. (n.d.) Fungal Databases, Systematic Botany & Mycology Laboratory, ARS, USDA. <http://nt.arsgrin.gov/fungaldatabases/>.
- Farr, M.L. 1965. *Dimeriella*, *Wentomyces*, *Ephisphaerella* y *Epipolaeum* (Fungi Pyrenomycetes). *Taxon* 14: 18.
- Hanlin, R.T. 1990. Illustrated genera of Ascomycetes. Vol I. APS Press.
- Hanlin, R.T. 1998. Combined keys to illustrated genera of Ascomycetes. Vol I & II. APS Press.
- Hansford, C.G. 1961. The Meliolineae, A Monograph. Beihefte zur Sydowia, *Annales Mycologici*, Ser. II., Verlag von Ferdinand Berger, Horn, N.-Ö., Austria. 806 pp.
- Hansford, C.G. 1957 [1956]. Tropical fungi-VI. New species and revisions. *Sydowia* 10(1-6): 64.
- Hantula, J. & M. Scholler. 2006. NOBANIS -Invasive Alien Species Fact Sheet-*Melampsorium hiratsukamum*. From: Online Database of the Northern European and Baltic Network on Invasive Alien Species-NOBANIS. www.nobanis.org. Consultado el 26.02.2013.
- Hawksworth, D.L. 1998. The consequences of plant extinctions for their dependent biotas: an overlooked aspect of conservation science. In: Peng C-I, Lowry PP (eds.) Rare, threatened, and endangered floras of Asia and the Pacific rim. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 16, Taipei, 1-15 pp.
- Hawksworth, D.L., P.M. Kirk, B.C. Sutton & D.N. Pegler. 1996. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. CABI, Oxon, England.

- Hernández, J., M. Vega & M. Piepenbring. 2007. A new species, *Dicheirinia panamensis*, and new records of rust fungi from Panama. *Mycological Progress* 6: 81–91.
- Hibbett, D.S., M. Binder, J.F. Bischoff, M. Blackwell, P.F. Cannon, O.E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P.M. Kirk, R. Lücking, H.T. Lumbsch, F. Lutzoni, P.B. Matheny, D.J. McLaughlin, M.J. Powell, S. Redhead, C.L. Schoch, J.W. Spatafora, J.A. Stalpers, R. Vilgalys, M.C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G.L. Benny, L.A. Castlebury, P.W. Crous, Y.-C. Dai, W. Gams, D.M. Geiser, G.W. Griffith, C. Gueidan, D.L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R.A. Humber, K.D. Hyde, J.E. Ironside, U. Kõljalg, C.P. Kurtzman, K.-H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlikowska, A. Miller, J.-M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J.D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J.P. Sampaio, A. Schüßler, J. Sugiyama, R.G. Thorn, L. Tibell, W.A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M.M. White, K. Winka, Y.-J. Yao & N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the fungi. *Mycological Research* 111: 509-547.
- Hiratsuka, N. 1927. Studies on the Melampsoraceae of Japan. *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University* 21(1): 1-40.
- Hiratsuka, Y. & S. Sato. 1982. Morphology and taxonomy of rust fungi. In Scott K. & A.K. Chakravorty. *The Rust Fungi*. Academic Press, New York, New York. Pags. 1-36 (Vol. Chapter 1).
- Hofmann, T.A. & M. Piepenbring. 2006. New records and host plants of fly-speck fungi from Panama. *Fungal Diversity* 22: 55-70.
- Hofmann, T.A. & M. Piepenbring. 2008. New species and records of *Asterina* from Panama. *Fungal Diversity* 7: 87-98.

- Hofmann, T.A. 2010. Plant parasitic Asterinaceae and Microthyriaceae from the Neotropics (Panama). Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas de la J.W. Goethe-Universidad, Frankfurt am Main, Alemania. 408 pp.
- Hofmann, T.A., R. Kirschner & M. Piepenbring. 2010. Phylogenetic relationships and new records of Asterinaceae (Dothideomycetes) from Panama. *Fungal Diversity* 43: 39-53.
- Inácio, C.A. & D.W. Minter. 2000, publ. 2002. *Hysterostomella elaeicola*. IMI Descriptions of Fungi and Bacteria Set 145. No. 1450. 3 pp.
- Inácio, C.A. & P.F. Cannon. 2002. Re-interpretation of *Cocconia palmae*, with description of the genus *Dianesea* (Ascomycota: Dothideomycetidae). *Fungal Diversity* 9: 71-79.
- Inácio, C.A. & P.F. Cannon. 2008. The genera of the Parmulariaceae. CBS Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, The Netherlands CBS Biodiversity Series No. 8:
- Inácio, C.A. 2005. Taxonomia da familia Parmulariaceae. In: W.C. Luz (ed.) Revisao Anual de Patologia de Plantas. RAPP-Revisao Anual de *Patologia de Plantas* 13: 75-113.
- Jacobson, E.S. 2000. Pathogenic roles for fungal melanins. *Clinical Microbiology Reviews* 13(4): 708-717.
- Kirk, P.M., P.F. Cannon, J.C. David & J.A. Stalpers. 2001. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 9th ed. *CAB International*, Wallingford, UK. 655 pp.
- Kirk, P.M., P.F. Cannon, D.W. Minter & J.A. Stalpers. 2008. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 10th ed. *CAB International*, Wallingford, UK. 784 pp.

- Kirschner, R. & M. Piepenbring. 2006. New species and records of cercosporoid hyphomycetes from Panama. *Mycological Progress* 5: 207–219.
- Kirschner, R. 2009. *Cercospora* and *Ramularia*. *Mycologia* 101(1): 110-119.
- Kirschner, R., V. Araúz, F. Herbst, T.A. Hofmann, S. Ix, T. Nozon & M. Piepenbring. 2010. A new species of *Puttemansia* (Tubeufiaceae, Pleosporales) and new records of further Ascomycota from Panama. *Sydowia* 62(2): 225-241.
- Luttrell, E.S. 1951. Taxonomy of the Pyrenomycetes. *The University of Missouri Studies* 24(8): 7-120.
- Luttrell, E.S. 1955. Ascstromatic Ascomycetes. *Mycologia* 47: 511-532.
- Mangelsdorff, R.D. 2011. Plant Parasitic Microfungi on Orchidaceae and Pteridophytes in Western Panama. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas de la J.W. Goethe-Universidad, Frankfurt am Main, Alemania. 461 pp.
- Maublanc, A. 1907. Sur quelques Champignons inférieurs nouveaux ou peu connus: *Hysterostomella elaeicola*. *Bulletin de la Société Mycologique de France* 23: 141-145.
- McKenzie, EHC., M. Padamsee & M. Dick. 2013. First report of rust on *Alnus* in New Zealand is *Melampsorium betulinum*, not *M. hiratsukanum*. *Plant Pathology & Quarantine* 3(2): 59–65.
- Müller, A.S. & C. Chupp. 1935. *Arq. Inst. Biol. Veget. Rio de Janeiro* 1(3): 220.
- Müller, E. & B.D. Sanwal. 1954. Über die Gattungen *Microcyclus* Sacc., *Coccoidella* v. Höhn., *Coccodopsis* Theiss. et Syd. und *Coccodopsis* Theiss. et Syd. *Sydowia* 8(1-6): 236-240.

- Müller, E. & J.A. von Arx. 1962. Die Gattungen der didymosporen Pyrenomyceten. *Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz* 11: 1-922.
- Perdomo, O. & M. Piepenbring. 2008. A new species of *Puccinia* (Pucciniales, Basidiomycota) and new records of rust fungi from Panama. *Mycological Progress* 7: 161-168.
- Petrak, F. & R. Ciferri. 1932. Fungi dominicani. *Annales Mycologici* 30(3/4): 177.
- Piepenbring, M., P. Caballero, C. Arrocha & O. Cáceres. 2002. Royas, carbonos y otros hongos parásitos en plantas. *Natura* 10: 26-36.
- Piepenbring, M. 2005. *Sphaerophragmium pulchrum*, a new species of rust fungi on *Albizia adinocephala* from Panama. *Mycological Progress* 4:161–166.
- Piepenbring, M. 2006a. Checklist of fungi in Panama. *Puente Biológico, Revista Científica de la Universidad Autónoma de Chiriquí en Panamá* 1: 1-190 + 5 tablas.
- Piepenbring, M. 2006b. Diversity and ecology of smut fungi in Panama. *Z. Mykol.* 72/2: 89-100.
- Piepenbring, M. 2007. Inventoring the fungi of Panama. *Biodiversity and Conservation* 16: 73-84.
- Piepenbring, M., J. Camarena, D. Cruz, A.K. Gómez, Y. Guerrero, T.A. Hofmann, R. Kirschner, M. Matas, L. Pérez, D. Rodríguez, J. Ureta, I. Vargas & C. Williams. 2011a. New records of pathogenic fungi on cultivated plants in Panama. *Mycotaxon* 115: 534-535.
- Piepenbring, M., T.A. Hofmann, R. Kirschner, R. Mangelsdorff, O. Perdomo, D. Rodríguez Justavino & T. Trampe. 2011b. Diversity patterns of neotropical plant parasitic microfungi. *Ecotropica* 17: 27–40.

- Rigler-Hager, H., C. Scheuer & P. Zwetko. 2003. Der Erlen-Rost *Melampsorium hiratsukanum* in Österreich. *Wulfenia* 10: 135-143.
- Rodríguez, D. 2006. Meliolaceae aus Panama [Doctoral dissertation]. Frankfurt am Main, Germany: J.W. Goethe-Universität Frankfurt am Main. 268 pp.
- Rodríguez, D. & M. Piepenbring. 2007. Two new species of *Appendiculella* from Panama. *Mycologia* 99: 544-552.
- Saccardo, P.A. 1899. *Sylloge Fungorum* 14: 1104.
- Saccardo, P.A. 1902. *Sylloge Fungorum* 16: 656.
- Saccardo, P.A. 1905. *Sylloge Fungorum* 17: 464, 860.
- Saccardo, P.A. 1913. *Sylloge Fungorum* 22: 1421.
- Saccardo, P.A. 1925–1928. *Sylloge Fungorum* 24: 328.
- Schoch, C.L., R.A. Shoemaker, K.A. Seifert, S. Hambleton, J.W. Spatafora & P.W. Crous. 2006. A multigene phylogeny of the Dothideomycetes using four nuclear loci. *Mycologia* 98(6): 1041-1052.
- Shivas, R.G. & K.D. Hyde. 1997. Biodiversity of plant pathogenic fungi in the tropics. Pp. 47-56 + plates 1-6 in Hyde, K.D. (ed.) Biodiversity of tropical microfungi. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Sierra López, D. 2006. Contribución al estudio de los ascomicetes bitunicados de Cataluña. *Acta Botanica Barcinonensia* 50: 5-434.
- Sivanesan, A. 1987. *Coccoidella perseae* sp. nov. and its anamorph *Colletogloeum perseae* sp. nov. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 89: 265-270.
- Stevens, F.L. 1928. The Meliolineae II. *Annales Mycologici* 26(1-6): 240.
- Stevens, F.L. 1923. Parasitic fungi from British Guiana and Trinidad. *Illinois Biological Monographs* 8(3): 176.

- Sydow, H. 1939. Fungi Aequatorienses. *Annales Mycologici* 37(4/5): 329.
- Sydow, P. 1915. Novae fungorum species. *Annales Mycologici* 13(1-6): 42.
- Theissen, F. & H. Sydow. 1915. Die Dothideales. Kritisch-systematische Originaluntersuchungen. *Annales Mycologici* 13(3-4): 197.
- Theissen, F. & H. Sydow. 1917, publ. 1918. Synoptische Tafeln. *Annales Mycologici* 15(6): 389-491.
- Thurston, J.L. 1998. Tropical plant diseases. 2nd edition. APS Press, St. Paul, Minnesota. 200 pp.
- Trampe T. & M. Piepenbring. 2007. Tropische Teerfleckenpilze in Panama. *Zeitschrift für Mykologie* 73: 37-60.
- Trampe, T. 2009. Neotropical tar spot fungi - Exploration of Phyllachorales in Panama. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas de la J.W. Goethe-Universidad, Frankfurt am Main, Alemania. 400 pp.
- Ulloa, M. & R.T. Hanlin. 2006. Nuevo diccionario ilustrado de micología. APS Press. USA. 672 pp.
- Urtiaga, R. 2004. Host index of plant diseases and disorders from Venezuela - Addendum. Unknown journal or publisher: 268.
- Villarreal, R., L.A. Valdés, J. Bernal, M. Piepenbring & R. Kirschner. 2010. A new species of *Laboulbenia* and new records from Panama. *Mycological Progress* 9: 57-67.
- Voicy, C. Genesis and evolution of Koch postulates and their relationship with phytopathology: A review. *Agronomía Colombiana* 26(1): 107-115.
- Woodson, R. & R. Schery. 1943-1980. Flora of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. (numerosos volúmenes diferentes).

Yuan, Z.Q., C. Mohammed & T.J. Wardlaw. 1996. *Coccoidella exocarpi* sp. nov. on *Exocarpos* spp. from Australia. *Mycotaxon* 60: 175-180.

Internet links:

Index fungorum: www.indexfungorum.org

NCBI BLAST search: www.blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi

U.S. National Fungus Collections, BPI: <http://nt.ars-grin.gov/fungaldatabases>

Tropicos: www.tropicos.org