

NOTA CIENTÍFICA

Registro de hifomicetos acuáticos en el río Guáquira de la Reserva Ecológica Guáquira (San Felipe, Venezuela)

Record of aquatic hyphomycetes from the Guáquira River of the Guáquira Ecological Reserve (San Felipe, Venezuela)

Rafael Fernández^{1,3}, Gunta Smits²

RESUMEN

En los ecosistemas lóticos prístinos están presentes los hifomicetos acuáticos, que son un grupo de hongos imperfectos microscópicos responsables de la degradación del material vegetal que cae al agua, facilitando su uso en niveles tróficos superiores. Estos organismos fúngicos son biotecnológica y ecológicamente muy importantes por las enzimas hidrolíticas que presentan y su papel como indicadores de la calidad del agua. Las investigaciones de estos hongos en Venezuela son pocas, por lo cual este trabajo compila las especies encontradas en el río Guáquira de la Reserva Ecológica del mismo nombre. Durante un año se tomaron en esterilidad muestras de espuma en los cauces del río y se identificaron los hongos presentes en las mismas. Se registraron 46 especies, incluyendo siete nuevos reportes para el país: *Fusicladium pomi* (Fr.), *Catenularia cuneiformis* (Richon), *Repetophragma filiferum* (Piroz.), *Ellisembia leptospora* (Sacc. & Roum.), *Sporidesmium tropicale* (M.B. Ellis), *Triposporina* sp. y *Dendrosporomyces prolifer* (Nawawi).

PALABRAS CLAVE: hongos ingoldianos; demateáceos; espuma del río; Hacienda La Guaquira; indicador ambiental.

ABSTRACT

Aquatic hyphomycetes are a group of microscopic and imperfect fungi present in pristine lotic ecosystems and responsible for the degradation of plant material, facilitating its use by higher trophic levels. These fungi are very important biotechnologically and ecologically because of their hydrolytic enzymes and their role as indicators of the water quality. The research about these fungi in Venezuela is scarce, so this work compiles the species found in the Guáquira River (located in the Guáquira Ecological Reserve). During one year, samples of foam were taken with sterile procedures from the channels of the river and the fungi present in the samples were identified. A total of 46 species was recorded, including seven new records for the country: *Fusicladium pomi* (Fr.), *Catenularia cuneiformis* (Richon), *Repetophragma filiferum* (Piroz.), *Ellisembia leptospora* (Sacc. & Roum.), *Sporidesmium tropicale* (M.B. Ellis), *Triposporina* sp. and *Dendrosporomyces prolifer* (Nawawi).

KEYWORDS: ingold fungi; dematiaceous; stream foam; Hacienda La Guaquira; environmental indicator.

1 Departamento de Biología, Centro de Biotecnología Aplicada (CBA), Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología (FACYT), Universidad de Carabobo (UC). Valencia, Carabobo, Venezuela. ORCID Fernández, R.: 0000-0002-6766-9206

2 Laboratorio de Fitopatología, Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. ORCID Smits, G.: 0000-0003-0850-2833

3 Autor de correspondencia: rfernandez2@uc.edu.ve

Recepción: 18 de abril de 2018. Aceptación: 01 de junio de 2018

Introducción

En los ecosistemas de agua dulce están presentes los hifomicetos acuáticos, que son hongos imperfectos microscópicos (formas asexuales de ascomicetos y basidiomicetos) que se han adaptado a crecer, reproducirse y dispersarse en dichos ambientes, considerándose relevantes descomponedores del material vegetal sumergido en los cuerpos de agua lóticos (Arsuffi y Suberkropp, 1984; Bärlocher, 1992a y 1992b). Desde el punto de vista ecológico, los hifomicetos se clasifican en tres grupos: a) hongos Ingoldianos, cuyos conidios son de forma hidrodinámica (tetra-radiadas, multi radiadas, sigmoides) pues su ciclo de vida se da en el agua (Descals, 2005; Gulis et al., 2005); b) hongos aero-acuáticos, de conidios de tres dimensiones o helicoidales, que crecen vegetativamente en el agua y esporulan en contacto con el aire, principalmente en las zonas estancadas (Fisher, 1977; Michaelides y Kendrick, 1982); y c) hongos facultativos (presentes tanto en ambientes acuáticos como terrestres), también llamados demateáceos o lignícolas, que crecen en sustratos leñosos sumergidos y cuyos conidios carecen de las adaptaciones morfológicas de los otros dos grupos (Goh y Hyde, 1996; Descals y Moralejo, 2001).

Los hifomicetos colonizan fragmentos de madera, frutos, flores y hojas que caen en ríos y riachuelos, constituyendo un trascendental enlace trófico entre estos materiales vegetales sumergidos y los macroinvertebrados del cuerpo de agua lótico. De este modo se establece una comunidad fúngica representada por los conidióforos desarrollados en la superficie de los sustratos y los conidios libres en el curso de agua (Chamier y Dixon, 1982; Bärlocher, 2000; Descals y Moralejo, 2001). Por ello, estos microorganismos fúngicos pueden catalogarse como bioindicadores de la calidad del agua (Fernández et al., 2017), ya que su presencia está enlazada a buenas condiciones fisicoquímicas y microbiológicas del agua según las normas ambientales venezolanas vigentes (Decreto 883 de la Presidencia de la República, 1995), sumado a que biotecnológicamente ciertas especies ostentan enzimas de interés industrial y biorremedial (Fernández et al., 2010).

La distribución de los hifomicetos acuáticos se da en todo el gradiente latitudinal; sin embargo, muchas de las especies se han identificado en las regiones

templadas y frías (Ingold, 1975), mientras que los trabajos en las regiones tropicales y sub tropicales son escasos. Esto representa una contradicción pues esas son las zonas geográficas de mayor biodiversidad (Bärlocher, 1992a y 1992b; Santos-Flores y Betancourt-López, 1997; Schoenlein-Crusius y Grandi, 2003; Smits et al., 2007). Con relación a la estacionalidad, en las zonas templadas la concentración máxima de conidios comúnmente se presenta en el otoño e inicio del invierno, ya que en estas regiones los cuerpos de agua son receptores de una gran cuantía de residuos forestales y materia orgánica durante el otoño, incrementando la esporulación de los hifomicetos acuáticos. Asimismo, la colonización en tejidos foliares por parte de un mayor número de especies fúngicas es significativamente mayor en primavera, verano y otoño (Iqbal, 1997).

Por otro lado, la diversidad de especies fúngicas en las regiones del trópico varía entre sequía y lluvias, debido probablemente a que el aumento de la descarga de agua lava el sustrato colonizado por los hongos (Tsui et al., 2001, 2016). De este modo, la variación en la diversidad y la abundancia de las especies fúngicas es la consecuencia de pequeñas modificaciones en factores como tipo de sustrato y cambios físico-químicos en las corrientes, concatenados a factores climáticos (Betancourt et al., 1987). Así, generalmente la propensión en una comunidad de hifomicetos acuáticos es que en periodo lluvioso predominan las especies que son distintivas de zonas frías y templadas, las cuales durante el periodo seco son sustituidas por especies propias de zonas más cálidas (Justiniano y Betancourt, 1989). No obstante, esta comunidad puede modificarse por efecto de las interacciones interespecíficas y otros factores involucrados en la estacionalidad (Suberkropp, 1984; Chauvet, 1991) o con la composición del tejido foliar, derivada del tipo de vegetación (Ferreira et al., 2016).

En definitiva, dada la relevancia que poseen los hifomicetos acuáticos en el control energético en los ecosistemas lóticos de bajo orden y al escaso conocimiento referente a estos hongos microscópicos en Venezuela, se planteó realizar el inventario mensual de las especies de hifomicetos presentes en el río Guáquira, (ubicado en la Reserva Ecológica La Guáquira, zona sin impacto ambiental), un importante

tributario del río Yaracuy, una fuente primordial de agua para regadíos de diferentes cultivos de interés alimentario y para el consumo residencial de los habitantes del estado Yaracuy (Venezuela).

Materiales y métodos

El estudio se realizó en el río Guáquira de la Reserva Ecológica La Guáquira, en el municipio San Felipe (10°16'03"N 68°40'06"O), contiguo a San Felipe, capital del estado Yaracuy, en Venezuela (Figura 1). La vegetación ribereña de la región evaluada es clasificada por Huber y Alarcón (1988) como selva hidrófila megatérmica. El sector del río donde se recolectaron las muestras de espuma se encuentra a una altura de 162 msnm y es un tramo canal de sucesiones escalonadas *step-pool*, con piedras de tamaño intermedio, en conjunto con partículas de arcilla y arena. Morfométricamente, este sector del río Guáquira presenta 6,8 m de ancho, 15,4 cm de profundidad (sector del río superficial),

7,2 cm s⁻¹ de velocidad de la corriente y 48,96 m³ s⁻¹ en promedio de descarga. Las características físico-químicas de esta parte del río son: 24,8 °C de temperatura promedio anual, 3,40 mS cm⁻¹ en conductividad, 7,1 de pH (levemente básico), incolora (1,4 g L⁻¹ en materia orgánica en suspensión y 0,2 NTU de turbidez) y bien oxigenada (7,7 mg L⁻¹ de oxígeno disuelto).

Los hifomicetos acuáticos se obtuvieron a partir de muestras de espuma natural recolectadas al azar en el río, con una frecuencia semanal (enero a diciembre del año 2012; estación lluviosa entre mayo y noviembre y estación seca de diciembre a abril). Se estableció el número de conidios/mes y con ello la frecuencia relativa (número de meses en los que aparecen las especies) en 3 grupos: <25% (rara o poco frecuente), 25-75% (frecuente), y >75% (muy frecuente). Se empleó una espátula cóncava esterilizada para tomar la espuma, que inmediatamente fue ubicada en recipientes estériles de vidrio. Las muestras se fijaron con una solución al 1% de

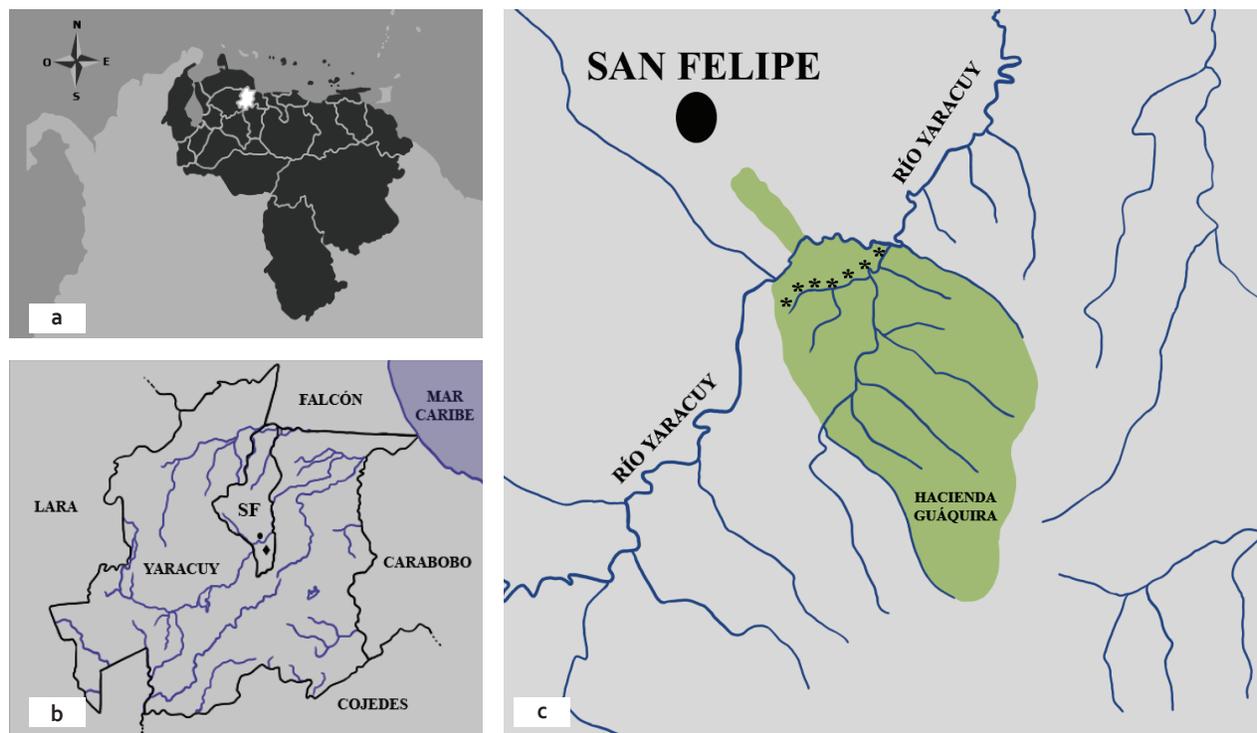


Figura 1. Localización cartográfica del sitio de estudio. a. República Bolivariana de Venezuela, resaltando el estado Yaracuy (sombreado de color blanco). b. Municipio San Felipe (SF) demarcado en línea negra, con San Felipe (●) como capital del mismo y del estado Yaracuy, colindando con la Reserva Ecológica La Guáquira (♦). c. Hidrología de la Hacienda La Guáquira, señalando como tributario del río Yaracuy al río Guáquira (★), cuerpo de agua del estudio. Fuente: elaboración propia.

Fucsina en Lactofenol y en el laboratorio fueron observadas al microscopio de luz. Para la identificación de conidios se usó un aumento de 400x y se empleó primordialmente la clave taxonómica para hifomicetos del Neotrópico de Santos-Flores y Betancourt-López (1997).

Resultados y discusión

Se registró una riqueza de hifomicetos acuáticos de 46 especies (Tabla 1). Las especies con más de un 75% de frecuencia durante el muestreo anual fueron: *Campylospora filicladia* (Nawawi) (100%), *Campylospora parvula* (Kuzuha) (83,3%), *Clavatospora tentacula* (Sv. Nilsson) (75%) y *Culicidospora gravida* (R.H. Petersen) (75%). Por otra parte, las especies frecuentes entre 25-75%, fueron: *Beltrania rhombica* (Penz.) (25%), *Brachiosphaera tropicalis* (Nawawi) (58,3%), *Campylospora chaetocladia* (Ranzoni) (33,3%), *Diplocladiella longibrachiata* (Nawawi & Kuthub.) (33,3%), *Flabellospora acuminata* (Descals) (33,3%), *Helicomycetes* sp. (33,3%), *Lunulospora curvula* (Ingold) (41,7%), *Scorpiosporium* sp. (25%), *Triscelophorus acuminatus* (Nawawi) (33,3%) y *Triscelophorus monosporus* (Ingold) (58,3%). Las especies poco frecuentes o raras (menos de un 25%) fueron: *Alatospora acuminata* (Ingold) (8,3%), *Anguillospora crassa* (Ingold) (8,3%), *Anguillospora filiformis* (Greath.) (8,3%), *Articulospora tetracladia* (Ingold) (8,3%), *Camposporidium* sp. (8,3%), *Camposporium antennatum* (Harkn.) (8,3%), *Catenularia cuneiformis* (Richon) (8,3%), *Clavariopsis azlanii* (Nawawi) (16,7%), *Clavatospora stellata* (Ingold & V.J. Cox) (8,3%), *Dendrospora juncicola* (Iqbal) (16,7%), *Dendrosporomyces prolifer* (Nawawi) (8,3%), *Diplocladiella scalaroides* (Arnaud) (8,3%), *Dwayaangam cornuta* (Descals) (8,3%), *Ellisembia leptospora* (Sacc. & Roum.) (8,3%), *Flabellospora crassa* (Alas.) (8,3%), *Flagellospora curvula* (Ingold) (8,3%), *Fusicladium pomi* (Fr.) Lind (8,3%), *Helicomycetes colligatus* (R.T. Moore) (16,7%), *Helicomycetes torquatus* (L.C. Lane & Shearer) (8,3%), *Heliscus submersus* (H.J. Huds.) (8,3%), *Isthmotricladiella gom-bakiensis* (Nawawi) (16,7%), *Isthmotricladiella laeensis* (Matsush.) (8,3%), *Jaculispora submersa* (H.J. Huds. & Ingold) (16,7%), *Phalangispora constricta* (Nawawi & J. Webster) (16,7%), *Repetophragma*

filiferum (Piroz.) (8,3%), *Sporidesmium tropicale* (M.B. Ellis) (8,3%), *Tetracladium marchalianum* (De Wild.) (8,3%), *Tetraploa aristata* (Berk. & Broome) (16,7%), *Triposporina* sp. (8,3%), *Triscelophorus magnificus* (R.H. Petersen) (8,3%), *Triscelophorus ponapensis* (Matsush.) (16,7%) y *Variosporium delicatum* (S.H. Iqbal) (8,3%).

Las especies más frecuentes o medianamente frecuentes durante esta investigación también se han identificado en otros cursos de agua de Venezuela ya evaluados (Fernández y Smits, 2005; Cressa y Smits, 2007; Smits et al., 2007; Fernández y Smits, 2009; Pinto et al., 2009, Fernández y Smits, 2011; Pinto y Smits, 2012; Fernández y Smits, 2013; Storaci et al., 2013, 2014; Fernández y Smits, 2016). Por otra parte, las especies poco frecuentes, raras, o que surgieron esporádicamente una o dos veces durante el estudio, también exhibieron esos comportamientos en otras investigaciones, concordando con trabajos realizados por Betancourt y Caballero (1983) y Betancourt et al. (1987) en cuerpos de agua de Puerto Rico.

Es trascendente destacar siete nuevos reportes de especies de hifomicetos acuáticos para Venezuela: *F. pomi*, *C. cuneiformis*, *R. filiferum*, *E. leptospora*, *S. tropicale*, *Triposporina* sp. y *D. prolifer* (Figura 2), los cuales son demateáceos (excepto el último, que es un basidiomiceto y que se conocía en América del Sur solamente en Brasil, tal como lo indican Fiuza et al. (2017a). Los demateáceos son un grupo de hifomicetos acuáticos que carecen de las adaptaciones típicas para su flotabilidad y dispersión en el agua y por este motivo son difícilmente captados mediante la técnica del agua o la espuma. Para su visualización es necesaria la incubación de restos vegetales en condiciones de laboratorio, lo que posibilita su identificación y con ello el incremento de la diversidad de este tipo de hifomicetos en América Latina (Fiuza et al., 2017b).

En relación al número de especies por mes, éste fluctuó poco (5-11) durante una gran parte de los meses de estudio, excepto en abril, octubre y noviembre con 13, 16 y 13 especies (respectivamente) y un pico máximo en febrero con 20 especies (Tabla 1). Desde un enfoque ecológico, la mayoría de las especies de hifomicetos acuáticos muestran distribución cosmopolita, con variaciones altitudinales y

Tabla 1. Presencia mensual de especies de hifomicetos acuáticos en el río Guáquira, Venezuela

Especies	Meses											
	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Alatospora acuminata</i> (Ingold)		X										
<i>Anguillospora crassa</i> (Ingold)						X						
<i>Anguillospora filiformis</i> (Greath.)								X				
<i>Articulospora tetracladia</i> (Ingold)										X		
<i>Beltrania rhombica</i> (Penz.)											X	
<i>Brachiosphaera tropicalis</i> (Nawawi)			X	X			X		X	X	X	X
<i>Camposporidium</i> sp.											X	
<i>Camposporium antennatum</i> (Harkn.)							X					
<i>Campylospora chaetoclada</i> (Ranzoni)	X	X		X						X		
<i>Campylospora filicladia</i> (Nawawi)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Campylospora parvula</i> (Kuzuha)	X	X		X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Catenularia cuneiformis</i> (Richon)		X										
<i>Clavariosis azlanii</i> (Nawawi)	X	X										
<i>Clavatospora stellata</i> (Ingold & V.J. Cox)		X										
<i>Clavatospora tentacula</i> (Sv. Nilsson)	X			X		X	X	X	X	X	X	X
<i>Culicidospira gravida</i> (R.H. Petersen)			X	X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Dendrospora juncicola</i> (Iqbal)				X		X						
<i>Dendrosporomyces prolifer</i> (Nawawi)												X
<i>Diplocradiella longibrachiata</i> (Nawawi & Kuthub.)			X							X	X	X
<i>Diplocradiella scalaroides</i> (Arnaud)							X					
<i>Dwayaangam cornuta</i> (Descals)			X									
<i>Ellisemia leptospora</i> (Sacc. & Roum.)		X										
<i>Flabellospora acuminata</i> (Descals)		X		X			X					
<i>Flabellospora crassa</i> (Alas.)		X										
<i>Flagellospora curvula</i> (Ingold)										X		
<i>Helicomycetes colligatus</i> (R.T. Moore)		X					X					
<i>Fusicladium pomi</i> (Fr.)		X										
<i>Helicomycetes</i> sp.				X				X	X	X		
<i>Helicomycetes torquatus</i> (L.C. Lane & Shearer)						X						
<i>Heliscus submersus</i> (H.J. Huds.)								X				
<i>Isthmotricladia gombakiensis</i> (Nawawi)			X								X	
<i>Isthmotricladia laeensis</i> (Matsush.)		X										
<i>Jaculispora submersa</i> (H.J. Huds. & Ingold)		X					X					
<i>Phalangispora constricta</i> (Nawawi & J. Webster)					X	X						
<i>Lunulospora curvula</i> (Ingold)			X			X	X			X	X	
<i>Repetophragma filiferum</i> (Piroz.)		X										
<i>Scorpiosporium</i> sp.				X						X	X	
<i>Sporidesmium tropicale</i> (M.B. Ellis)		X										
<i>Tetracladium marchalianum</i> (De Wild.)		X										
<i>Tetraploa aristata</i> (Berk. & Broome)		X								X		
<i>Tripoporina</i> sp.												X
<i>Triscelophorus acuminatus</i> (Nawawi)		X						X		X		X
<i>Triscelophorus magnificus</i> (R.H. Petersen)					X							
<i>Triscelophorus monosporus</i> (Ingold)		X		X			X		X	X	X	X
<i>Triscelophorus ponapensis</i> (Matsush.)	X									X	X	
<i>Varicosporium delicatum</i> (S.H. Iqbal)						X						
Número de especies por mes	6	20	6	13	15	11	10	6	7	16	13	10

Fuente: elaboración propia.

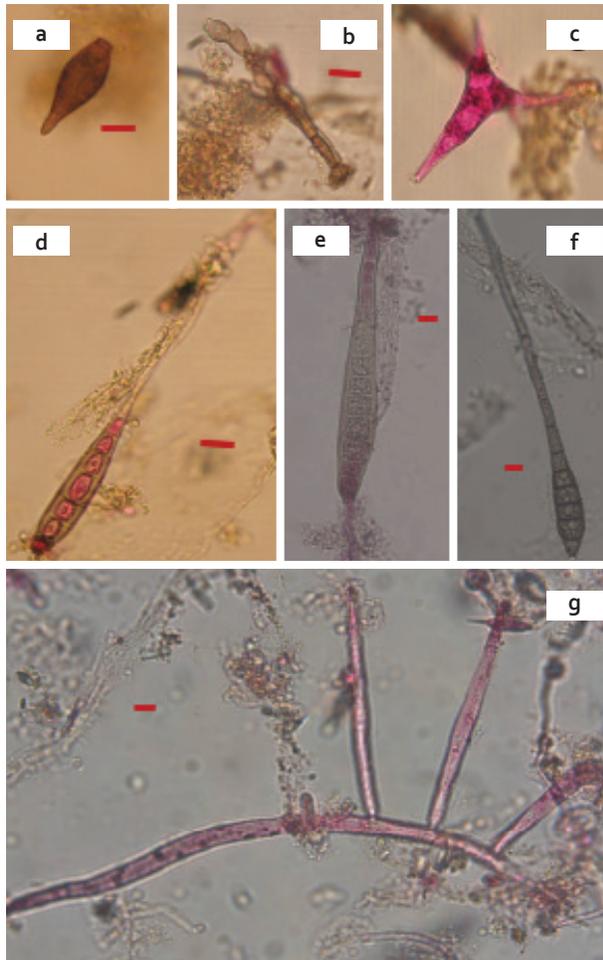


Figura 2. Nuevos reportes de especies de hifomicetos acuáticos en Venezuela. a. *Fusicladium pomi* (Fr.). b. *Catenularia cuneiformis* (Richon). c. *Triposporina* sp. d. *Repetophragma filiferum* (Piroz.). e. *Ellisembia leptospora* (Sacc. & Roum.). f. *Sporidesmium tropicale* (M.B. Ellis). g. *Dendrosporomyces prolifer* (Nawawi). Escala de 10 μ m.

latitudinales (Koske y Duncan, 1974), cuyo hábitat está circunscrito principalmente en ríos o riachuelos (ecosistemas lóticos) limpios, de agua cristalina, de moderada turbulencia y bien aireados, así como en lagos o lagunas (ecosistemas lénticos) (Ingold, 1975). La distribución depende de condiciones físicoquímicas como temperatura, pH, nutrientes, aireación y/o la concentración del oxígeno disuelto, así como del efecto característico de la vegetación ribereña y las interacciones intraespecíficas e interespecíficas de los organismos que participan en la descomposición de los restos vegetales sumergidos (Fernández et al., 2010; Fernández y Smits, 2015; Ferreira et al., 2016).

Sumado a esto, la distribución de estos microrganismos fúngicos puede verse afectada por la estacionalidad. En las regiones templadas la concentración máxima de conidios se encuentra en el otoño e inicios del invierno, debido a que durante el otoño los cursos de agua reciben generalmente un mayor suministro de materia orgánica y residuos forestales, incrementando la población de los hifomicetos acuáticos (Thomas et al., 1996; Gönczöl y Révay, 1999); mientras que en verano se encuentran comúnmente las especies típicas de las regiones tropicales (Suberkropp, 1984; Chauvet, 1991). No obstante, en la franja tropical son pocas las variaciones en el número de especies. Su riqueza y diversidad se vinculan a cambios físicos, químicos y biológicos en los cuerpos de agua lóticos, aunados a la interacción con factores climatológicos (Chamier et al., 1984; Suberkropp, 1984; Betancourt et al., 1987). Para este caso en particular se observa una mayor diversidad de especies en el periodo de lluvia (Karamchand y Sridhar, 2008; Paliwal y Santi, 2009).

Las 88 especies reseñadas por Fernández y Smits (2015) en la actualización del inventario de hifomicetos acuáticos en Venezuela, sumadas con las siete nuevas especies indicadas en este trabajo, aumentan el número a un total de 95 especies informadas para Venezuela en la actualidad. De esas especies, 84 han sido añadidas en los últimos 15 años por nuestro grupo de investigación, luego del trabajo pionero de Nilsson (1962), donde se describen 11 especies en ríos de Venezuela, incluyendo dos nuevos géneros (*Angulospora* sp. y *Pyramidospora*). Esta cifra de especies ratifica la gran diversidad de estos hongos en nuestro país, afirmando la alta calidad ambiental de los sectores de estudio y fomentando el adelanto de nuevos trabajos en ese ámbito en otros ríos de Venezuela y de América Latina.

Financiación. Recursos propios de los autores.

Contribución de autoría. Los autores participaron totalmente en la colecta y el procesamiento de las muestras e identificación de los hongos, así como en la escritura del trabajo consignado.

Conflicto de intereses. El manuscrito fue preparado y revisado con la participación de los autores, quienes declaran no tener algún conflicto de interés que ponga en riesgo la validez de los resultados aquí presentados.

Bibliografía

- Arsuffi, T., Suberkropp, K., 1984. Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influence on shredder feeding preference. *Oikos* 42, 144-154. DOI: 10.2307/3544786
- Bärlocher, F., 1992a. Research on aquatic hyphomycetes: historical background and overview. En: Bärlocher, F. (Ed.), *The ecology of aquatic hyphomycetes. Ecological Studies: Analysis and Synthesis* 94. Springer Verlag, Berlin. pp. 1-15. DOI: 10.1007/978-3-642-76855-2_1
- Bärlocher, F., 1992b. Community organization. En: Bärlocher, F. (Ed.), *The ecology of aquatic hyphomycetes. Ecological Studies: Analysis and Synthesis* 94. Springer Verlag, Berlin. pp. 38-76. DOI: 10.1007/978-3-642-76855-2_3
- Bärlocher, F., 2000. Water-borne conidia of aquatic hyphomycetes: seasonal and yearly patterns in Catarman Brook, New Brunswick, Canada. *Can. J. Bot.* 78, 157-167. DOI: 10.1139/b99-172
- Betancourt, C., Caballero, M., 1983. Aquatic hyphomycetes (Deuteromycotina) from Los Chorros, Utuado, Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.* 19, 41-42.
- Betancourt, C., Cruz, J., Garcia, J., 1987. Los hifomicetos acuáticos de la quebrada Doña Juana en el Bosque Estatal de Toro Negro, Villalba, Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.* 23, 278-284.
- Chamier, A.-C., Dixon, P., 1982. Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes I: the field study. The colonization-pattern of aquatic hyphomycetes on leaf packs in a Surrey stream. *Oecologia* 52, 109-115. DOI: 10.1007/BF00349018
- Chamier, A.-C., Dixon, P., Archer, S., 1984. The spatial distribution of fungi on decomposing alder leaves in a freshwater stream. *Oecologia* 64, 92-103. DOI: 10.1007/BF00377550
- Chauvet, E., 1991. Aquatic hyphomycete distribution in South-Western, France. *J. Biogeogr.* 18, 699-706. DOI: 10.2307/2845551
- Cressa, C., Smits, G., 2007. Aquatic hyphomycetes in two blackwater streams of Venezuela. *Ecotropicos* 20, 82-85.
- Descals, E., 2005. Diagnostic characters of propagules of Ingoldian fungi. *Mycol. Res.* 109, 545-555. DOI: 10.1017/S0953756205002728
- Descals, E., Moralejo, E., 2001. Water and asexual reproduction in the ingoldian fungi. *Bot. Complut.* 25, 13-71.
- Fernández, R., Smits, G., 2005. Estudio preliminar de los hongos acuáticos en el río Cabriales (Parque San Esteban, Edo. Carabobo). *Saber* 17, 147-149.
- Fernández, R., Smits, G., 2009. Registro de la presencia de hifomicetos en ríos de la cordillera de la costa, Venezuela. *Interciencia* 34, 589-592.
- Fernández, R., Smits, G., Pinto, M., 2010. Características e importancia de los hifomicetos acuáticos y registro de especies en Venezuela. *Faraute Ciens. Tec.* 5, 1-15.
- Fernández, R., Smits, G., 2011. Hifomicetos acuáticos en la cabecera del río Guárico en el Estado Carabobo, Venezuela. *Interciencia* 36, 831-834.
- Fernández, R., Smits, G., 2013. Diversidad de hifomicetos acuáticos en la quebrada "La Estación" de la Hacienda Ecológica "La Guáquira", Yaracuy, Venezuela. *Interciencia* 38, 496-501.
- Fernández, R., Smits, G., 2015. Actualización de inventario de especies de hifomicetos acuáticos en Venezuela. *Gest. Ambient.* 18, 153-180.
- Fernández, R., Smits, G., 2016. Hifomicetos acuáticos en la cabecera del río Chirgua, Carabobo, Venezuela. *Interciencia* 41, 110-113.
- Fernández, R., Storaci, V., Smits G., 2017. Evaluación de los hifomicetos acuáticos como bioindicadores de calidad ambiental en el río Chirgua (Bejuma, Venezuela). *Gest. Ambient.* 20, 82-94.
- Ferreira, M., Raposeiro, P., Pereira, A., Cruz, A., Costa, A., Graça, M., Gonçalves, V., 2016. Leaf litter decomposition in remote oceanic island streams is driven by microbes and depends on litter quality and environmental conditions. *Freshw. Biol.* 61, 783-799. DOI: 10.1111/fwb.12749
- Fisher, P., 1977. New methods of detecting and studying saprophytic behavior of aero-aquatic hyphomycetes from stagnant water. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 68, 407-411. DOI: 10.1016/S0007-1536(77)80194-0
- Fiuza, P., Cantillo-Pérez, T., Gulis, V., Gusmão, L., 2017a. Ingoldian fungi of Brazil: some new records and a review including a checklist and a key. *Phytotaxa* 306, 171-200. DOI: 10.11646/phytotaxa.306.3.1
- Fiuza, P., Cantillo-Pérez, T., Monteiro, J., Gulis, V., Gusmão, L., 2017b. Rare hyphomycetes from freshwater environments from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Nova Hedwigia* 104, 451-466. DOI: 10.1127/nova_hedwigia/2016/0375
- Goh, T., Hyde, K., 1996. Biodiversity of freshwater fungi. *J. Índ. Microb.* 17, 328-345. DOI: 10.1007/BF01574764
- Gönczöl, J., Révay, A., 1999. Studies on the aquatic hyphomycetes of the Morgò stream, Hungary. II. Seasonal periodicity of conidial populations. *Arch. Hydrobiol.* 144, 495-508. DOI: 10.1127/archiv-hydrobiol/144/1999/495
- Gulis, V., Marvanová, L., Descals, E., 2005. An illustrated key to the common temperate species of aquatic hyphomycetes. En: Graça, M., Bärlocher, F., Gessner, M. (Eds.), *Methods to study litter decomposition: a practical guide.* Springer, Dordrecht, Holanda. pp. 153-167. DOI: 10.1007/1-4020-3466-0_21

- Huber, O., Alarcón, C., 1988. Mapa de vegetación de Venezuela, 1:2.000.000. MARNR; The Nature Conservancy, Caracas.
- Ingold, C., 1975. An illustrated guide to aquatic and water-borne hyphomycetes (fungi imperfecti) with notes on their biology. Scientific Publication 30. Freshwater Biological Association, Ambleside, UK. DOI: 10.1002/iroh.19760610215
- Iqbal, S., 1997. Species diversity of freshwater hyphomycetes in some streams of Pakistan. II. Seasonal differences of fungal communities on leaves. *Ann. Bot. Fennici* 34, 165-178.
- Justiniano, J., Betancourt, C., 1989. Hongos ingoldianos presentes en el Río Maricao, Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.* 25, 111-114.
- Karamchand, K., Sridhar, K., 2008. Water-borne conidial fungi inhabiting tree holes of the west coast and western Ghats of India. *Czech. Mycol.* 60, 63-74.
- Koske, R., Duncan, I., 1974. Temperature effects on growth, sporulation, and germination of some "aquatic" hyphomycetes. *Can. J. Bot.* 52, 1387-1391. DOI: 10.1139/b74-180
- Michaelides, J., Kendrick, B., 1982. The bubble-trap propagules of *Beverwykella*, *Helicoon* and other aero-aquatic fungi. *Mycotaxon* 14, 247-260.
- Nilsson, S., 1962. Some aquatic hyphomycetes from South America. *Svensk Bot. Tidskr.* 56, 351-361.
- Paliwal, P., Sati, S., 2009. Distribution of aquatic fungi in relation to physicochemical factors of Kosi river in Kumaun Himalaya. *Nat. Sci.* 7, 70-74.
- Pinto, M., Fernández, R., Smits, G., 2009. Comparación de métodos en la caracterización de la biodiversidad de hifomicetos acuáticos en el río Cúpira, Estado Carabobo, Venezuela. *Interciencia* 34, 497-501.
- Pinto, M., Smits, G., 2012. Evaluación preliminar de la riqueza de especies de hifomicetos acuáticos en ríos de la vertiente norte de la cordillera de la costa, Estado Aragua-Venezuela. *Intropica* 7, 31-36. DOI: 10.21676/23897864.161
- Presidencia de la República, 1995. Decreto 883, Normas para la clasificación y el control de la calidad de los cuerpos de agua y vertidos o efluentes líquidos. *Gaceta Oficial Extraordinaria* 5.021. Caracas.
- Santos-Flores, C.-J., Betancourt-López, C., 1997. Aquatic and water-borne hyphomycetes (Deuteromycotina) in streams of Puerto Rico (Including records from other Neotropical locations). College of Arts and Sciences, University of Puerto Rico Mayagüez, Puerto Rico. 116 p.
- Schoenlein-Crusius, I., Grandi, R., 2003. The diversity of aquatic hyphomycetes in South America. *Braz. J. Microbiol.* 34, 183-193. DOI: 10.1590/S1517-83822003000300001
- Smits, G., Fernández, R., Cressa, C., 2007. Preliminary study of aquatic hyphomycetes from Venezuelan streams. *Acta Bot. Venez.* 30, 345-355.
- Storaci, V., Fernández, R., Smits, G., 2013. Evaluación de la calidad de agua del río Cúpira (La Cumaca, Estado Carabobo, Venezuela) mediante bioindicadores microbiológicos y parámetros fisicoquímicos. *Interciencia* 38, 480-487.
- Storaci, V., Fernández, R., Smits, G., 2014. Hifomicetos acuáticos en el río Cúpira (La Cumaca, Estado Carabobo, Venezuela). *Ciencia* 22, 21-27.
- Suberkropp, K., 1984. Effect of temperature on seasonal occurrence of aquatic hyphomycetes. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 82, 53-62. DOI: 10.1016/S0007-1536(84)80211-9
- Thomas, K., Chilvers, G., Norris, R. 1989. Seasonal occurrence of conidia of aquatic hyphomycetes (Fungi) in Lees Creek, Australian Capital Territory. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 40, 11-23. DOI: 10.1071/MF9890011
- Tsui, C., Hyde, K., Hodgkiss, I., 2001. Colonization patterns of wood-inhabiting fungi on baits in Hong Kong rivers, with reference to the effects of organic pollution. *Anton. Leeuw.* 79, 33-38. DOI: 10.1023/A:1010210631215
- Tsui, C., Baschien, C., Goh, T.-K. 2016. Biology and ecology of freshwater fungi. En: Li, D.-W. (Ed.), *Biology of microfungi: fungal biology*. Springer, Cham, Alemania. pp. 285-313. DOI: 10.1007/978-3-319-29137-6_13