

**DIVERSIDAD DE ORGANISMOS ZOOSPÓRICOS (FUNGI Y
STRAMINIPILA) EN UN AMBIENTE LÓTICO DE LA
PROVINCIA DE BUENOS AIRES (ARGENTINA)**

AGOSTINA VIRGINIA MARANO

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor en Biología

Director: **Dra. Mónica M. Steciow**

Co-director: **Dr. Marcelo D. Barrera**



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencia Naturales y Museo

2009

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, por apoyarme incondicionalmente en el camino que elegí, brindarme su cariño, compañerismo y ayuda durante toda mi vida y en particular, durante el desarrollo de esta tesis.

A Diego, por ayudarme, acompañarme y brindarme su cariño y comprensión en todas las etapas de mi carrera.

A mi directora de tesis, la Dra. Mónica Steciow, quien me hizo descubrir mi gran pasión, incentivándome y guiándome en mi trabajo y brindándome su conocimiento, compañerismo y amistad.

A mi codirector de tesis, el Dr. Marcelo Barrera, por guiarme, acompañarme y alentarme en la realización de este trabajo de tesis.

Al CONICET y a la Universidad Nacional de La Plata por brindarme los medios para la realización de esta investigación.

A los directores del Instituto de Botánica Spegazzini, Dra. Marta Cabello y Dra. Angélica Arambarri, por brindarme el espacio físico para la realización de este trabajo de tesis.

A la Dra. Marta Cabello, por sus valiosos comentarios de aliento y por realizar la identificación de los hongos mitospóricos y Zygomycetes.

A la Dra. Angélica Arambarri, mi codirectora de beca del Conicet, por contribuir a mi formación y colaborar en la identificación de los hongos mitospóricos.

A Jorge Donadelli del Instituto de Limnología Dr. Ringuet (UNLP) por colaborar gentilmente con la realización de los análisis físicos y químicos del agua, sin los cuales gran parte de este trabajo de tesis no hubiera sido posible.

A los guardaparques de la Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara, Daniel Novoa, Juan Pablo Carricart y Leonardo Crenarchi, por brindarme su conocimiento y ayuda durante las tareas de campo.

Al Dr. Mario Saparrat, por acompañarme en varios muestreos, brindarme sus conocimientos en las tareas de laboratorio y determinar el contenido de taninos en las hojas en descomposición.

A Paula Risso y María Sara Melo, por su amistad y colaboración en las tareas de campo y laboratorio.

A Jorge Chayle, por su amistad, su constante apoyo y su gentil colaboración en la parte informática.

A mi compañera y amiga, María Luz Arellano, por compartir diariamente mis alegrías y decepciones.

A mis compañeros y ex compañeros del Instituto Spegazzini: Ana Bucsinszky, Gabriela Irrazabal, Vilma Rosatto, Silvana Velázquez, Natalia Allegrucci, Suani Pacheco Marino, Lorena Elíades, Santiago Schalamuck, Alicia Vargas, Hugo Perla, Ana Clara Scorsetti, Sebastián Pelliza, Eugenia González Ibañes y Daniel Melendi, por los hermosos momentos compartidos y por escucharme, ayudarme y estar siempre presentes con una palabra de aliento.

Al Dr. Frank Gleason (Universidad de Sydney, Australia) por transmitirme su fuerza y pasión, por brindarme valiosas referencias bibliográficas y asesorarme durante la etapa final de mi tesis.

Al Dr. Bernard Paul al Laboratorio des Sciences de la Vigne (Instituto Jules Guyot, Universidad de Bourgogne, Dijon, Francia) y al Dr. Eduardo Guillín del Instituto de Tecnología Agropecuaria (INTA Castelar, Buenos Aires, Argentina) por la identificación molecular de las especies.

A la Dra. Carmen Pires-Zottarelli (Universidad de São Paulo, Brasil), por alentarme durante el desarrollo de mi tesis, asesorarme en la identificación de Chytridiomycota y permitirme utilizar sus imágenes en cámara clara como tapa de cada capítulo de mi tesis.

A mis amigos y compañeros de la Universidad: Laura Pedraza, Federico Rimoldi y Guillermina Hernández Lois, por su valiosa amistad.

A mis amigas de la infancia, Melisa Fernández y Pilar Thill, por estar a mi lado durante todas las etapas de mi vida.

A Osamah Alomari (Universidad de Sydney, Australia) y Eva García Carvajal (Real Jardín Botánico de Madrid, España) por su amistad y apoyo.

Al Dr. Jorge Frangi por sus sabios consejos y recomendaciones a la hora de presentar mi proyecto de tesis.

Finalmente, a los evaluadores de mi tesis: la Dra. Cristina Cordo y la Dra Angélica Arambarri, por sus alentadores comentarios y particularmente a la Dra. Alina Greslebin, por sus valiosas sugerencias, las cuales mejoraron sustancialmente la versión final de este trabajo de tesis.

... y a todos los que contribuyeron de forma directa o indirecta con mi formación y el desarrollo de esta investigación... ¡Gracias!

ÍNDICE



Resumen	1
Abstract	4
Introducción General	7
Objetivo General	11
Área de estudio	12

Capítulo 1: *Los organismos zoospóricos de la Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara (Partido de Ensenada, Bs. As.): aspectos taxonómicos*

Introducción	17
<i>Estado actual de conocimiento en Latinoamérica</i>	23
Objetivos específicos	26
Materiales y Métodos	27
<i>Recolección y tipos de muestra</i>	27
<i>Procesamiento de las muestras</i>	27
<i>Identificación taxonómica</i>	28
<i>Aislamiento y mantenimiento de las especies</i>	33
Resultados	34
<i>Descripción de las especies</i>	40
Discusión	126
Conclusiones	129

Capítulo 2: Diversidad y variación estacional de organismos zoospóricos en el arroyo Las Cañas (Partido de Ensenada)

Introducción	130
Hipótesis	135
Objetivos	135
<i>General</i>	135
<i>Específicos</i>	135
Materiales y Métodos	136
<i>Caracterización del hábitat</i>	136
<i>Análisis físico-químicos</i>	136
<i>Análisis de la comunidad de organismos zoospóricos</i>	139
<i>Análisis estadísticos</i>	143
Resultados	145
<i>Caracterización del hábitat y parámetros físico-químicos</i>	147
<i>Análisis de la comunidad de organismos zoospóricos</i>	147
<i>Análisis de la composición específica, frecuencia, abundancia y diversidad estacional</i>	149
<i>Análisis de la composición específica, frecuencia, abundancia y diversidad en distintos tipos de sustratos</i>	151
Discusión	172
<i>Composición de específica, frecuencia, abundancia y diversidad estacional</i>	172
<i>Composición de específica, frecuencia, abundancia y diversidad relacionadas con los distintos tipos de sustratos</i>	173
<i>Abundancia estacional de los taxa y su relación con las variables ambientales</i>	176
Conclusiones	181

Capítulo 3: *Diversidad de organismos zoospóricos durante el proceso de descomposición foliar de Ligustrum lucidum Ait. (Oleaceae) y Pouteria salicifolia (Spreng.) Raldk (Sapotaceae) en el arroyo Las Cañas (Partido de Ensenada)*

Introducción	184
Hipótesis	191
Objetivos	191
<i>General</i>	191
<i>Específicos</i>	191
Materiales y Métodos	193
<i>Estimación de la tasa de descomposición</i>	193
<i>Análisis químicos</i>	195
<i>Análisis de la comunidad de organismos zoospóricos en las hojas en descomposición</i>	196
<i>Análisis estadísticos</i>	198
Resultados	200
<i>Tasas de descomposición</i>	200
<i>Composición química</i>	200
<i>Composición específica y riqueza</i>	205
<i>Número de aislamientos</i>	210
<i>Frecuencia y abundancia de los taxa registrados</i>	212
<i>Diversidad</i>	216
Discusión	226
<i>Análisis de las tasas de descomposición y de la composición química de las hojas</i>	226
<i>Análisis de las comunidades fúngicas en las hojas en descomposición</i>	229
Conclusiones	236

Discusión general	238
Conclusiones generales	242
Bibliografía citada	244

Figuras y tablas

Fig. 1. Ubicación geográfica del área de muestreo.	13
Fig. 2. Principales ambientes terrestres de la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara.	15
Fig. 3. A. Arroyo Las Cañas. B. Zanjón Los Helechos.	15

Capítulo 1:

Fig. 1. Clasificación del reino Fungi basada en la filogenia.	22
Fig. 2. Secuencia de liberación de las zoosporas en un zoosporangio. A. Inoperculado, característico de <i>Rhizophyidium</i> , B-C. Endo-operculado, característico de <i>Karlingia</i> (<i>Rhizophlyctis</i>), D. Exo-operculado, característico de <i>Karlingiomyces</i> . Op: opérculo; (→) falso opérculo (endo-opérculo).	30
Tabla 1. Taxa registrados durante los años 2004-2008 en el arroyo Las Cañas, zanjón los Helechos y en los distintos ambientes terrestres de la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara. (●) Nuevas citas para nuestro país; (*) nuevas especies; (SD): sin descripción morfológica realizada por escasez de material o ausencia de estructuras sexuales que permitieran la identificación a nivel específico.	35
Fig. 3. A. <i>Chytridium</i> sp. en zoosporangios de resistencia de <i>Allomyces arbuscula</i> : zoosporangios (Z) epibióticos y esporas de reposo (ER) endobióticas. B. Zoosporangio operculado (OP) de <i>Chytrium hyalinus</i> var. <i>hyalinus</i> en chala de maíz. C. Aspecto general del talo de <i>Chytrium hyalinus</i> var. <i>granulatus</i> en medio agarizado Emerson YpSs/10. D-E. Aspecto general del talo de <i>Cylindrochytridium johnstonii</i> con rizoides catenulados (R), en chala de maíz. F-G. Talo con zoosporangio operculado (OP) y rizoides característicos (R) de <i>Quitridio</i> sp.# 1 en chala de maíz. F. Detalle de la descarga de las zoosporas. G. Zoosporangio vacío, luego de la descarga de las zoosporas. H. Aspecto general del talo rizomiceliar y detalle de célula turbinada (CT) de <i>Cladochytrium replicatum</i> en chala de maíz.	118
Fig. 4. A. Zoosporangios (Z) de <i>Nowakowskiella</i> sp.# 1 en chala de maíz. B-C. <i>Nowakowskiella elegans</i> en chala de maíz. B. Detalle de los zoosporangios operculados (OP). C. Aspecto general del rizomicelio con engrosamientos miceliares (EM). D-E. <i>Nowakowskiella hemisphaerospora</i> en chala de maíz. D. Cuerpos de reposo con esporas de reposo (ER) en desarrollo. E. Detalle de cuerpo de reposo con espора de reposo (ER) vacía luego de la germinación en un zoosporangio (Z). F-G. <i>Nowakowskiella ramosa</i> en chala de maíz. F. Aspecto de los zoosporangios. G. Detalle de la espора de reposo con seudoparénquima (SP). H. Zoosporangio de <i>Septochytrium variabile</i> en chala de maíz y detalle de tubo de descarga con	119

endopérculo (EOP). R: rizoides.

Fig. 5. **A.** *Rhizophyidium carpophyllum* sobre oogonios (OG) de *Achlya* sp. **B.** Zoosporangios de *Rhizophyidium keratinophilum* en mudas de serpiente. **C-D.** *Rhizophlyctis rosea* en chala de maíz. **C.** Aspecto general de los zoosporangios. **D.** Detalle de zoosporangio con endo-opérculo (EOP). **E-F.** *Olpidium* sp. en el interior de un huevo de un gastrotríco. **E.** Zoosporangios (Z) antes de la descarga de las zoosporas. **F.** Zoosporangios (Z) liberando zoosporas (ZO). **G.** Aspecto general del talo micelial de *Gonapodya polymorpha*. **H.** Aspecto general de los zoosporangios con proliferación interna de *Gonapodya prolifera*. R: rizoides. 120

Fig. 6. **A-B.** Detalle de los oogonios (OG), oosporas (OOS) y anteridios (AN) en el talo micelial (M) de *Monoblepharis hypogyna*. **C.** Detalle de los oogonios y anteridios de *Monoblepharis polymorpha*. **D.** Gametotalo de *Allomyces arbuscula*: gametangios femeninos (GF), gametangios masculinos (GM). **E.** *Allomyces macrogynous*: gametangios femeninos (GF), gametangios masculinos (GM). **F.** Aspecto general del talo *Blastocladia globosa*, con detalle de un zoosporangio (Z) y esporangio de resistencia (ER). **G.** Aspecto general del talo *Blastocladia pringsheimii*, con detalle de setas (SE). **H.** Aspecto general del talo *Blastocladia ramosa*. 121

Fig. 7. **A.** Zoosporangios (Z) de *Catenophlyctis variabilis* en mudas de serpiente. **B.** Zoosporangios de *Rhizidiomyces apophysatus* sobre oogonios de *Achlya* ssp. **C-D.** Aspecto general del talo de *Rhizidiomyces hirsutus*. **C.** Sobre granos de polen de *Cedrus* spp. **D.** En medio agarizado Emerson YpSs/ 10. **E.** Detalle de los oogonios anómalos (OGA) de *Achlya anomala*. **F.** Detalle de oogonios con oosporas excéntricas y ramas anteridiales de *Achlya prolifera*. **G.** Detalle de un oogonio (OG) y rama anteridial (RA) de *Achlya radiosa*. **H.** Oogonios y ramas anteridiales de *Aphanomyces laevis*. TD: tubo de descarga; S: setas. 122

Fig. 8. **A-B.** *Aphanomyces parasiticus*. **A.** Aspecto general de los zoosporangios (Z) desarrollándose en el micelio del hospedador (MH). **B.** Detalle del zoosporangio. **C-D.** *Dictyuchus* sp.# 1. **C.** Aspecto general del micelio con zoosporangios y estructuras para la captura (EC) de rotíferos. **D.** Detalle de las estructuras de captura (EC) desarrolladas en el interior de rotíferos. **E.** Aspecto general de los zoosporangios y oogonios (OG) de *Dictyuchus monosporus*. **F.** Detalle de zoosporangios de *Protoachlya paradoxa*, con zoosporas enquistadas en sus extremos (→). **G.** Detalle de los oogonios de *Scoliolegnia asterosphora*. **H.** Detalle de los zoosporangios de *Thraustotheca clavata*. 123

Fig. 8. **A.** Detalle de hipertrofia micelial del hospedador (H) (*Aphanomyces* sp.) con esporas de reposo (ER) de *Olpidiopsis aphanomycis*. **B.** Zoosporangios (Z) de *Olpidiopsis pythii* en el interior de ensanchamientos del micelio (EM) de *Pythium* spp. **C.** Micelio de *Apodachlya* sp. con constricciones (C) características. **D.** Micelio de *Leptomitius lacteus* con constricciones (C) características. **E.** Detalle de un zoosporangio (Z) de *Aphanomycopsis punctata* sobre mudas de serpiente. **F-G.** *Aphanomycopsis saprophytica* sobre chala de maíz. **F.** Detalle de zoosporangios. **G.** Detalle de esporas de reposo en el interior de ensanchamientos vesiculares. **H.** Aspecto general del talo con esporas de reposo inmaduras (ERI) y esporas de reposo maduras (ERM) en el interior del micelio de *Leptolegniella keratinophila* en mudas de serpiente. 124

Fig. 9. A-B. *Pythium rotiferum* desarrollándose en el interior del cuerpo un rotífero. **C.** Aspecto general de la colonia de *Pythium segnitum* en medio agar papa-zanahoria. **D-E.** *Rhipidium* sp.# 1 en frutos de *Ligustrum lucidum*. **D.** Aspecto general de la pústula. **E.** Aspecto general del talo. **F-H.** *Rhipidium interruptum* en frutos de *Ligustrum lucidum*. **F.** Aspecto general de la pústula. **G.** Aspecto general del talo. **H.** Detalle del zoosporangio (Z) y oogonio (OG). 125

Capítulo 2:

Fig. 1. Detalle de la transecta delimitada en el arroyo Las Cañas para la recolección de muestras. M1-M6: sitios de muestreo. 138

Tabla 1. Variaciones en el nivel de las aguas del Río de la Plata a la altura del puerto de La Plata en cada fecha de muestreo. 139

Fig. 2. Flotador de poliestireno expandido empleado para la colocación in situ de sustratos de distinta composición. 140

Fig. 3. Detalle de las cápsulas de Petri con los discos de goma eva empleados para la separación de las unidades de sustrato. 141

Tabla 2. Características del hábitat en los sitios de muestreo (valores promedio de las cuatro estaciones del año). 145

Fig. 4. Valores medios en las concentraciones de los parámetros químicos del agua analizados en cada estación del año. **A.** Oxígeno disuelto (OD). **B.** Demanda biológica de oxígeno (DBO). **C.** Demanda química de oxígeno (DQO). **D.** Nitrato. **E.** Nitrito. **F.** Amonio. **G.** Sulfato. **H.** Fósforo reactivo soluble (FRS). Barras de error: DS. Las letras iguales indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$). 146

Tabla 3. Valores medios de algunas de las variables ambientales medidas en cada estación del año. Referencias: N/D (no disponible). * corregido empleando el coeficiente k. Las letras iguales indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$). 147

Tabla 4. Composición de especies en cada estación de año. (*) Indica los taxa presentes en más de una estación y (●) los exclusivos de una estación del año. S: riqueza específica. 147

Tabla 5. Frecuencia de colonización de los taxa en cada estación de año y frecuencia de colonización total (FC total). 149

Tabla 6. Abundancia de los taxa en cada estación de año y abundancia total (A total). 150

Tabla 7. Riqueza específica (S), frecuencia de colonización (FC), abundancia (A), diversidad (H') y equitabilidad (E) de organismos zoospóricos en cada estación del año. 151

Fig. 5. Abundancia (A %) acumulada para cada familia en cada sustrato analizado. 152

Tabla 8. Riqueza de especies (S), frecuencia de colonización (FC), abundancia (A), diversidad (H') y equitabilidad, para cada tipo de muestra. Las letras iguales indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).	153
Tabla 9. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) para cada tipo de sustrato. Referencias: C (celulosa), QE (queratina), QI (quitina), S (semilla). Los valores $> 10\%$ se indican en negrita.	153
Fig. 6. Riqueza específica (S) acumulada para cada tipo de muestra en cada estación del año.	154
Fig. 7. Índice de diversidad de Shannon (H') acumulado para cada tipo de muestra en cada estación del año.	154
Fig. 8. Gráfico de ordenación (ACP) de acuerdo a la abundancia estacional en los distintos sustratos.	155
Tabla 10. Composición de especies en celulosa en cada tipo de muestra. (●) Indica los taxa exclusivos de un tipo de muestra.	156
Fig. 9. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) porcentual en celulosa para cada estación del año.	157
Fig. 10. Índice de diversidad de Shannon (H') en celulosa para cada estación del año. Barras de error: ES. Las letras iguales en las barras indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).	157
Fig. 11. Gráfico de ordenación (ACP) de acuerdo a la abundancia estacional en celulosa. Ver referencias en la Tabla 4.	158
Tabla 11. Frecuencia de colonización en cada estación del año y frecuencia de colonización total (FC total) de los taxa registrados en celulosa.	159
Tabla 12. Abundancia en cada estación del año y abundancia total (A total) de los taxa registrados en celulosa.	160
Tabla 13. Composición de especies en queratina en cada tipo de muestra. (●) Indica los taxa exclusivos de un tipo de muestra.	161
Tabla 14. Frecuencia de colonización en cada estación del año y frecuencia de colonización total (FC total) de los taxa registrados en queratina.	162
Tabla 15. Abundancia en cada estación del año y abundancia total (A total) de los taxa registrados en queratina.	162
Fig. 12. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) porcentual en queratina para cada estación del año.	163
Fig. 13. Índice de diversidad de Shannon (H') en queratina para cada estación del año. Barras de error: ES. Las letras iguales en las barras indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).	163
Tabla 16. Composición de especies en quitina en cada tipo de muestra. (●) Indica los	164

taxa exclusivos de un tipo de muestra.

Fig. 14. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) porcentual en quitina para cada estación del año. 165

Tabla 17. Frecuencia de colonización en cada estación del año y frecuencia de colonización total (FC total) de los taxa registrados en quitina. 166

Tabla 18. Abundancia en cada estación del año y abundancia total (A total) de los taxa registrados en quitina. 166

Fig. 15. Índice de diversidad de Shannon (H') en quitina para cada estación del año. Barras de error: ES. Las letras iguales en las barras indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$). 167

Tabla 19. Composición de especies en semillas de sésamo en cada tipo de muestra. 168
¹No consideradas en el análisis. (●) Indica los taxa exclusivos de un tipo de muestra.

Fig. 16. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) porcentual en semillas de sésamo para cada estación del año. 169

Tabla 20. Frecuencia de colonización en cada estación del año y frecuencia de colonización total (FC total) de los taxa registrados en semillas de sésamo. 169

Tabla 21. Abundancia en cada estación del año y abundancia total (A total) de los taxa registrados en semillas de sésamo. 170

Fig. 17. Índices de diversidad (H') en semillas de sésamo para cada estación del año. Barras de error: ES. Las letras iguales en las barras indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$). 170

Fig. 18. Análisis de correspondencia canónica (ACC) de los sitios de muestreo de acuerdo con la abundancia de los taxa en celulosa y las variables ambientales en las cuatro estaciones analizadas. 171

Capítulo 3:

Fig. 1. Detalle de las hojas de las especies vegetales estudiadas. A. *Ligustrum lucidum*. B. *Pouteria salicifolia*. 193

Fig. 2. Flotadores de poliestireno expandido empleados para la experiencia de descomposición foliar. 194

Fig. 3. Aspecto general de las hojas de *Ligustrum lucidum* (42 días de exposición) al ser extraídas de las bolsas para su procesamiento en el laboratorio. 195

Fig. 4. Peso remanente (%) en los tiempos de exposición de A. *Ligustrum lucidum* y B. *Pouteria salicifolia*. Barras de error: ES. 200

Tabla 1. Contenido porcentual inicial (T_0) de P (fósforo), C (carbono), N (nitrógeno), lignina, FDA (fibra detergente ácida) y taninos (ácido tánico) y relación C/N, C/P, N/P, C/L y L/N en las hojas de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Las letras iguales indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$). *disponible. 202

Fig. 5. Concentración de los compuestos químicos analizados. A. Fósforo (P), B. Carbono (C), C. Nitrógeno (N), D. Lignina, E. Fibra detergente ácida (FDA) y F. Ácido tánico, en los tiempos de exposición de <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . Barras de error: DS. Las concentraciones se hallan expresadas en mg/g (A, C, E y F) y en g/g (B y D).	203
Fig. 6. Relación entre los compuestos químicos analizados. A. C/N, B. C/P, C. N/P, D. C/L y E. L/N, en los tiempos de exposición de <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . Barras de error: DS.	204
Fig. 7. Porcentaje remanente (%) a lo largo del tiempo de los compuestos químicos analizados. A. Fósforo (P), B. Carbono (C), C. Nitrógeno (N), D. Lignina, E. Fibra detergente ácida (FDA) y F. Ácido tánico, en los tiempos de exposición de <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . Barras de error: DS.	205
Tabla 2. Taxa registrados en las hojas en descomposición de <i>Ligustrum lucidum</i> (120 días) y <i>Pouteria salicifolia</i> (300 días). (•) Indica los taxa exclusivos de una de las especies vegetales.	206
Fig. 8. Riqueza de especies (S) de organismos zoospóricos y de los otros grupos fúngicos registrados, en los tiempos de exposición de A. <i>Ligustrum lucidum</i> y B. <i>Pouteria salicifolia</i> .	208
Tabla 3. Índices de similitud de Sorensen (IS) entre los tiempos de exposición de <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . Los mayores valores obtenidos se indican en negrita.	210
Fig. 9. Número de aislamientos (Na) registrados en los tiempos de exposición considerados. A. <i>Ligustrum lucidum</i> . B. <i>Pouteria salicifolia</i> .	211
Tabla 4. Frecuencia de colonización porcentual de los taxa en los tiempos de exposición (T) y frecuencia total para las hojas de <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . Se mencionan sólo los taxa cuya FC total > 5 %, en orden decreciente de frecuencia.	213
Tabla 5. Abundancia porcentual de los taxa en los tiempos de exposición (T) y abundancia total para las hojas de <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . Se mencionan sólo los taxa cuya A total > 1 %, en orden decreciente de abundancia.	214
Tabla 6. Diferencias en A. Abundancia porcentual y B. Frecuencia de colonización porcentual, de los taxa entre tiempos de exposición para <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . S*: diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$); NS: no significativas.	215
Fig. 10. A. Índices de diversidad de Shannon (H'). B. Equitabilidad (E), en los tiempos de exposición de <i>Ligustrum lucidum</i> .	217
Fig. 11. A. Índices de diversidad de Shannon (H'). B. Equitabilidad (E), en los tiempos de exposición de <i>Pouteria salicifolia</i> .	217

Tabla 7. Diferencias en los índices de diversidad de Shannon (H') a cada tiempo de exposición para <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . <i>S*</i> : diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$); <i>NS</i> : no significativas.	218
Tabla 8. Índices de dominancia de Simpson (D) en los tiempos de exposición de <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> . Los mayores valores obtenidos se indican en negrita.	219
Fig. 12. A. Índices de diversidad de Shannon (H'). B. Equitabilidad (E) en las hojas de <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Pouteria salicifolia</i> a los mismos días de exposición.	219
Fig. 13. Análisis de agrupamiento para los tiempos de exposición de A. <i>Ligustrum lucidum</i> . B. <i>Pouteria salicifolia</i> . En el margen derecho se detallan los taxa exclusivos de cada tiempo de exposición.	221
Fig. 14. Frecuencia (FC) y abundancia (A) porcentual de A-D. Colonizadores de los estadios iniciales (pioneros), E. Colonizador de los estadios intermedios, F-H. Colonizadores de los estadios finales (tardíos), en <i>Ligustrum lucidum</i> .	222
Fig. 15. Frecuencia (FC) y abundancia (A) porcentual de A. Colonizador de los estadios iniciales (pionero), B-D. Colonizadores de los estadios intermedios, E-F. Colonizadores de los estadios finales (tardíos), en <i>Pouteria salicifolia</i> .	223
Fig. 16. Dendrograma cualitativo de TWINSPAN para <i>L. lucidum</i> . Los números en los recuadros representan el total de muestras en cada nivel de división. T1-T8: tiempos de exposición de las hojas, agrupados según las divisiones del programa TWINSPAN.	224
Fig. 17. Dendrograma cualitativo de TWINSPAN para <i>P. salicifolia</i> . Los números en los recuadros representan el total de muestras en cada nivel de división. T1-T9: tiempos de exposición de las hojas, agrupados según las divisiones del programa TWINSPAN.	225
 Anexo:	
Tabla 1. Diseño experimental en campo y en laboratorio para la recolección y procesamiento de muestras.	1



RESUMEN

Los organismos zoospóricos heterotróficos conforman un grupo heterogéneo perteneciente a los reinos Fungi y Straminipila y se hallan caracterizados por la presencia de talo cenocítico y esporas móviles (zoosporas). Estos organismos presentan distribución cosmopolita y se encuentran presentes en ambientes acuáticos y terrestres. Ejercen una importante función en la descomposición y reciclado de los nutrientes en los ecosistemas como saprótrofos en restos vegetales y animales o como parásitos de otros organismos zoospóricos, invertebrados, peces, anfibios, algas y plantas. El objetivo de este trabajo de tesis fue analizar la composición de especies de organismos zoospóricos (Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Hyphochytridiomycota y Peronosporomycota) en la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara (Ensenada, Buenos Aires) y las variaciones estacionales en su frecuencia, abundancia y diversidad en sustratos de diferente composición (celulósicos, queratínicos, quitínicos y semillas de *Sesamum indicum*) y durante el proceso de descomposición foliar de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia* en el arroyo Las Cañas. En la primera parte de esta Tesis se presentan los resultados de la identificación de los taxa obtenidos estacionalmente y del análisis de la frecuencia y la abundancia de los mismos y de la diversidad (índice de Shannon) y la equitabilidad de la comunidad de organismos zoospóricos. Asimismo, se registraron datos físico-químicos del agua *in situ* y en laboratorio (temperatura, demanda química y bioquímica de oxígeno, concentración de oxígeno disuelto, nitrato, nitrito, amonio, sulfato y fósforo reactivo soluble). Se describieron 57 taxa de los cuales tres especies correspondieron a novedades para la ciencia, mientras que 15 géneros y 29 especies se registraron por primera vez para la Argentina. Los phyla Peronosporomycota y Chytridiomycota, se encontraron representados por un mayor número de especies. Se registró un mayor número y diversidad de taxa celulofílicos, si bien estos organismos fueron más frecuentes y abundantes en queratina. La mayor parte de los Chytridiomycota se desarrollaron sobre un único sustrato mientras que los Peronosporomycota, por el contrario, fueron obtenidos a partir de todos los tipos de sustratos empleados. La composición de especies, frecuencia, abundancia y diversidad exhibieron variaciones estacionales. En otoño y primavera, los organismos zoospóricos



fueron más frecuentes, abundantes y presentaron mayor diversidad en sustratos celulósicos, lo que podría relacionarse con una mayor ingreso de materia orgánica vegetal (hojas y tallos) al arroyo, particularmente en primavera. En verano e invierno, la mayor diversidad en sustratos queratínicos y quitínicos podría deberse a la mayor disponibilidad de materia orgánica animal (exoesqueletos de artrópodos, escamas de peces, pelos y plumas). Pocos taxa fueron constantes a lo largo de las estaciones y presentaron altos valores de frecuencia y abundancia: *Dictyuchus* sp., *Pythium* sp., *Aphanomyces* sp. y *Catenophlyctis variabilis*. Sin embargo, sólo *Dictyuchus* sp. fue dominante en esta comunidad. La distribución de estos organismos se relacionó con ciertas características físicas y químicas del agua. La mayor riqueza de especies y diversidad se registró a temperaturas moderadas, pH levemente alcalino, altas concentraciones de todos los nutrientes y bajas concentraciones de oxígeno disuelto. Otro aspecto desarrollado en este trabajo fue describir las comunidades de Chytridiomycota (Fungi) y Peronosporomycota (Straminipila) desarrolladas durante el proceso de descomposición de las hojas de *L. lucidum* y *P. salicifolia* en el arroyo Las Cañas, las cuales se encuentran entre las especies vegetales dominantes de la selva marginal. Se estimó la tasa de descomposición (k), se analizó su composición química (contenido de fósforo, nitrógeno, carbono orgánico, lignina, fibra detergente ácida y ácido tánico) y se determinó la composición específica de organismos zoospóricos y de otros grupos fúngicos presentes (principalmente Hyphomycetes) en las hojas de ambas especies vegetales en los tiempos de exposición considerados, empleando la técnica de las "bolsas de hojas". Asimismo se estimó la frecuencia y la abundancia de los taxa y la diversidad (índice de Shannon) y la equitabilidad de la comunidad fúngica. La tasa de descomposición anual de las hojas de *L. lucidum* fue mayor que la de *P. salicifolia*. Las concentraciones de fósforo, carbono, lignina, fibra detergente ácida y ácido tánico fueron significativamente mayores para *P. salicifolia*, mientras que la concentración de nitrógeno inicial no presentó diferencias significativas entre especies vegetales. Las diferencias en las tasas de descomposición podrían relacionarse con una menor concentración de compuestos fenólicos (lignina y ácido tánico) en *L. lucidum*. En las hojas de ambas especies vegetales se registraron 82 taxa, 18 organismos zoospóricos y 64 representantes de otros grupos fúngicos (62 Hyphomycetes y dos Zygomycota). La composición de especies en ambas hojas fue semejante, con 40 taxa



comunes. Los taxa dominantes en las hojas en descomposición fueron *Nowakowskiella elegans*, *Phytophthora* sp. y *Pythium* sp., los cuales exhibieron los mayores valores de frecuencia y abundancia. Si bien los Hyphomycetes se encontraron representados por un mayor número de especies, los organismos zoospóricos fueron más frecuentes y abundantes en las hojas en descomposición. En ambas especies vegetales, los estadíos tempranos a intermedios presentaron mayor riqueza, número de aislamientos y diversidad que los estadíos finales, observándose un reemplazo de especies a lo largo de la descomposición (sucesión). Los organismos zoospóricos mostraron una tendencia a encontrarse en los estadíos tempranos-intermedios. La mayor frecuencia y abundancia de organismos zoospóricos en *L. lucidum* se relacionó con una menor concentración inicial de nutrientes (fósforo, nitrógeno y carbono) y un menor contenido de compuestos estructurales (FDA y lignina) y de defensa (ácido tánico) que en *P. salicifolia*.

Este trabajo de tesis contribuye al conocimiento de la diversidad de especies de organismos zoospóricos en la Argentina y constituye una primera aproximación al entendimiento de la ecología de estos organismos en ambientes acuáticos.



Diversity of zoosporic organisms (Fungi and Straminipila) in a lotic environment of the Buenos Aires province (Argentina)

ABSTRACT

Zoosporic heterotrophic organisms are an heterogeneous group that belongs to the Kingdom Fungi and Straminipila and are characterized by the presence of coenocytic thalli and flagellated spores (zoospores). These organisms have a cosmopolitan distribution and are present in both aquatic and terrestrial environments. They play an important function in the decomposition and recycling of nutrients in ecosystems as saprotrophs on animal and vegetable debris or as parasites of other zoosporic organisms, invertebrates, fishes, amphibians, algae and plants. The aim of this thesis was to analyze the species composition of zoosporic organisms (Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Hyphochytridiomycota and Peronosporomycota) from the Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara (Ensenada, Buenos Aires) and to assess the seasonal fluctuations in their frequency, abundance and diversity on substrates of different composition (cellulosic, keratinic, chitinic and on *Sesamum indicum* seeds) and during the decomposition process of the leaves of *Ligustrum lucidum* and *Pouteria salicifolia* at Las Cañas stream. In the first part of this thesis, the results of the identification of the taxa obtained seasonally and of the analyses of their frequency, abundance, diversity (Shannon's index) and evenness are presented. In addition, physical and chemical water factors (temperature, chemical and biochemical oxygen demand, dissolved oxygen, nitrate, nitrite, ammonium, sulphate and reactive soluble phosphorous concentrations) were measured *in situ* and in the laboratory. Fifty seven taxa were described: 15 genera and 29 species were first noted for Argentina whereas three were new species. The phyla Peronosporomycota and Chytridiomycota were represented by the greatest number of species. The highest number of taxa recorded were cellulolytic, however, zoosporic organisms were more frequent and abundant on keratinic baits. Almost all of the Chytridiomycota were developed on only one type of substrate whereas the Peronosporomycota on the contrary, were obtained from all of the types of substrates. The species composition, frequency, abundance and diversity showed seasonal fluctuations. In



fall and spring, zoosporic organisms were more frequent, abundant and presented a greatest diversity on cellulosic substrates which could be related to the higher amount of vegetal organic matter (leaves and twigs) that fell into the stream specially in spring. In summer and in winter, the greatest diversity on keratinic and chitinic baits might be related to the availability of organic matter from animal origin (arthropod exuviae, fish scales, hairs and feathers). Only a few taxa were constant among seasons and presented high values of frequency and abundance: *Dictyuchus* sp., *Pythium* sp., *Aphanomyces* sp. and *Catenophlyctis variabilis*. However, only *Dictyuchus* sp. was dominant in this community. The distribution of these organisms was related to certain physico-chemical water factors. The greatest species richness and diversity was recorded at moderated water temperature, slightly alkaline pH, high concentrations of all nutrients and low concentrations of dissolved oxygen. Another aspect considered in this study was the description of the communities of Chytridiomycota (Fungi) and Peronosporomycota (Straminipila) during the decomposition process of the leaves of *L. lucidum* and *P. salicifolia* at Las Cañas stream. The decomposition rates (k) and the chemical composition (phosphorous, nitrogen, organic carbon, lignin, acid detergent fiber and tannic acid concentrations) of the leaves of both plant species were estimated. The species composition of zoosporic organisms and of other fungal groups (mainly Hyphomycetes) was also determined at each time of exposure employing the "litter bag technique". Furthermore, the frequency and abundance of taxa and the diversity (Shannon's index) and evenness of the whole fungal community were assessed. The annual decomposition rate was higher for *L. lucidum* than for *P. salicifolia*. Phosphorous, carbon, lignin, acid detergent fiber and tannic acid concentrations were significantly greater for *P. salicifolia* whereas the initial nitrogen concentration did not differ in the leaves of both plant species. Differences in the decomposition rates might be related to a lower amount of phenolic compounds (i. e. lignin and tannic acid) in the leaves of *L. lucidum*. Eighty two taxa were recorded on the leaves of both plant species, 18 zoosporic organisms and 64 taxa of other fungal groups (62 Hyphomycetes and two Zygomycota). The species composition was similar between the leaves of both plant species, with 40 taxa in common. *Nowakowskiella elegans*, *Phytophthora* sp. and *Pythium* sp. were the dominant taxa and showed the highest frequency and abundance. Although Hyphomycetes were represent by a greater number of



species, zoosporic organisms were more frequent and abundant on the decomposed leaves. In both plant species, early to intermediate stages presented greater richness, number of isolations and diversity compared to the last stages. A replacement of species among the decomposition process was observed (succession). Zoosporic organisms appeared to be related to early-intermediate stages. Their highest frequency and abundance in *L. lucidum* were related to lower initial concentrations of nutrients (phosphorous, nitrogen and carbon) and lower content of structural (acid detergent fiber and lignin) and defense (tannic acid) compounds than in *P. salicifolia*.

This thesis contributes to the knowledge of the diversity of zoosporic organisms in Argentina and constitutes the first approximation to the understanding of the ecology of these organisms in aquatic environments.



INTRODUCCIÓN GENERAL

Los eucariotas flagelados heterotróficos (EFH) conforman un grupo heterogéneo, que reúne a todos los organismos eucariotas no fotosintéticos y provistos de flagelos, con características morfológicas, fisiológicas y ecológicas semejantes. Los EFH se hallan formados por los Choanozoa, los Alveolados y por los organismos zoospóricos (Fig. 1), pertenecientes a los phyla Chytridiomycota, Blastocladiomycota, Neocallimatigomycota y a los géneros *Olpidium* (Braun) Rabenhorst y *Rozella* Smith [*incertae sedis* sensu Karling, 1977] del Reino Fungi, los phyla Bicosoecida, Peronosporomycota, Hyphochytriomycota y Labyrinthulomycota del Reino Straminipila y los Plasmodiophoromycota del Reino Protista (Patterson, 1993; Kirk *et al.*, 2001; Müller *et al.*, 2004; Adl *et al.*, 2005; Hibbet *et al.*, 2007; Lefèvre *et al.*, 2008).

Los organismos zoospóricos, se hallan caracterizados por la presencia de esporas flageladas (zoosporas) e incluyen aproximadamente 1840 especies (Kirk *et al.*, 2001; Müller *et al.*, 2004; Hibbet *et al.*, 2007).

En los organismos zoospóricos el talo es cenocítico, presentando septos sólo para la delimitación de las estructuras reproductivas (Hawksworth *et al.*, 1995). En los Chytridiomycota *sensu lato*, el talo puede presentar desarrollo endógeno o exógeno, holocárpico o eucárpico, monocéntrico o policéntrico, rizomiceliar o miceliar, mientras que en los Peronosporomycota éste es holocárpico (unicelular) o eucárpico (miceliar cenocítico). La reproducción asexual ocurre mediante zoosporas las cuales pueden presentar un único de flagelo, de inserción anterior y mastigonemático (Hyphochytriomycota) o de inserción posterior y liso (Chytridiomycota) o ser biflageladas, con un flagelo simple y otro mastigonemático (Peronosporomycota). La reproducción sexual puede desarrollarse por medio de copulación planogamética (gametas móviles), conjugación de gametangios, partenogénesis o somatogamia en Chytridiomycota o contacto de gametangios diferentes (donde el gametangio masculino o anteridio es atraído por el gametangio femenino u oogonio y se produce la transferencia del protoplasto de un gametangio en el otro) en Peronosporomycota (Alexopoulos *et al.*, 1996).

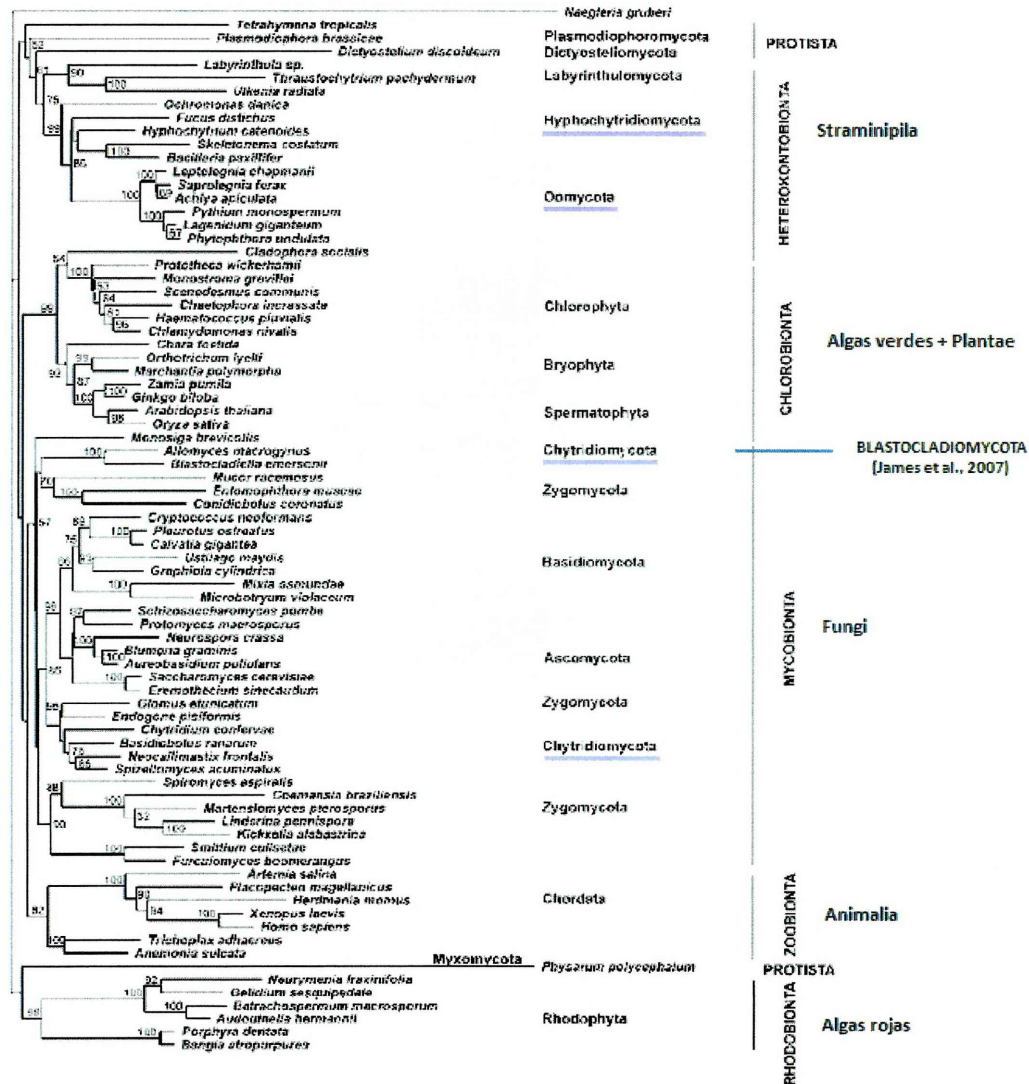


Fig. 1. Árbol filogenético de los organismos eucariotas basado en la estructura primaria del gen 18S del ARNr (modificado de Prillinger *et al.*, 2002). Los grupos de organismos zoospóricos estudiados se hallan subrayados en color.

Estos organismos presentan distribución cosmopolita y se encuentran presentes tanto en ambientes acuáticos (aguas continentales y marinas) como terrestres (suelos húmedos y secos). La mayor parte de las especies son saprótrofas en restos vegetales y animales, ejerciendo una importante función en la descomposición y reciclado de los nutrientes en los ecosistemas (Alexopoulos *et al.*, 1996). Dentro de los Blastocladiomycota y Chytridiomycota, existen especies parásitas de algas micro y macroscópicas, ascomicetes, basidiomicetes, peronosporomicetes y otros quitridiomycetes; nematodos, rotíferos, larvas e individuos



adultos de mosquitos, algunas especies de anfibios y plantas mono y dicotiledóneas. Los Chytridiomycota pueden controlar las floraciones algales y poseen un papel fundamental en la sucesión del fitoplancton (Canter & Lund, 1969; van Donk & Ringelberg, 1983; Kudoh & Takahashi, 1990, 1992; Kagami *et al.*, 2007b). Algunos géneros como *Synchytrium* de Bary & Woronin, *Physoderma* Wallroth y *Olpidium*, incluyen especies patógenas de plantas vasculares muchas de ellas de importancia económica, como por ejemplo, *Olpidium brassicae* Schwartz & Cook que causa pudrición en raíces de hortalizas, *Synchytrium endobioticum* (Schilberszky) Percival responsable de la “verruca de la batata” y *Physoderma maydis* Miyabe que provoca la “mancha marrón del maíz” (Barr, 1990; 2001). *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, única especie de Chytridiomycota parásita de vertebrados, ha sido considerada como responsable de la disminución y extinción de poblaciones de anfibios en diferentes regiones del mundo (Bosch *et al.*, 2001; Carnaval *et al.*, 2005). Por otra parte, *Coelomomyces* Keilin comprende parásitos obligados de insectos, algunos de ellos vectores de enfermedades como *Aedes aegypti* L. (López-Lastra & García, 1997), *A. vexans* (Meigen) y *Anopheles quadrimaculatus* Say., los cuales son potenciales agentes de control biológico (Sparrow, 1960; Alexopoulos *et al.*, 1996; Barr, 2001). En cuanto a las especies mutualistas, las mismas han sido observadas habitando el rumen y el ciego de algunos mamíferos herbívoros y se destacan como importantes colaboradores en la digestión de fibras celulósicas y hemicelulósicas (Alexopoulos *et al.*, 1996; Barr, 2001). Muchas especies de Peronosporomycota parasitan peces y sus ovas, algas, crustáceos, larvas de mosquitos, nematodos, rotíferos, hongos, plantas y mamíferos (Moore-Landecker, 1996; Alexopoulos *et al.*, 1996). Poseen gran importancia como fitopatógenos, entre los que podemos mencionar especies de los géneros *Albugo* (Persoon) Gray, *Pythium* Pringsheim y *Phytophthora* de Bary, causantes de daños en diversos cultivos de interés económico, como por ejemplo el café, la caña de azúcar, la batata, el maíz y las plantas ornamentales y oleaginosas. Dentro del género *Pythium*, la especie *P. insidiosum* de Cock *et al.* es extremadamente patogénica en equinos, caprinos, perros, gatos e inclusive, en el propio hombre. Recientemente en Brasil, se ha documentado su presencia en humanos (Bosco *et al.*, 2005). Por otro lado, *Lagenidium giganteum* Couch y *Leptolegnia chapmanii* Seymour



parasitan larvas de mosquitos, siendo potenciales agentes de control biológico de estos insectos (Alexopoulos *et al.*, 1996; López Lastra *et al.*, 1999).

La composición de especies de organismos zoospóricos ha sido ampliamente estudiada en distintos ambientes, sin embargo, su diversidad y ecología en los ambientes acuáticos es aún poco conocida (Srivastava, 1966; Susuki, 1962; 1964; Sparrow, 1968; Dick, 1971; 1976; Khulbe & Bargava, 1976; Dix & Webster, 1995; Pires-Zottarelli, 1999).

La importancia de *Halophytophthora* spp. (Oomycota) en la descomposición de las hojas de *Rhizophora* spp. es ampliamente reconocida (Newell *et al.*, 1987; Newell & Fell, 1994, 1997; Raghukumar *et al.*, 1995a,b; Ravikumar *et al.*, 1996; Ananda *et al.*, 2008, entre otros), mientras que en los ambientes de agua dulce, por el contrario, los estudios que documentan la presencia de los organismos zoospóricos en la descomposición foliar son escasos (Schoenlein-Crusius & Milanez, 1989, 1998b; Schoenlein-Crusius *et al.*, 1990; 1999; Nikolcheva *et al.*, 2003; Nicholcheva & Bärlocher, 2004; Moreira, 2006; Gulis *et al.*, 2008; Seena *et al.*, 2008).



OBJETIVO GENERAL DE LA TESIS

Analizar la composición de especies de organismos zoospóricos (Fungi y Straminipila) en la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara y las variaciones estacionales en su frecuencia, abundancia y diversidad en sustratos de diferente composición y durante el proceso de descomposición foliar de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia* en el arroyo Las Cañas.



ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal de Punta Lara fue creada sobre 30 hectáreas en 1958 para proteger una fitoasociación considerada como el relicto de selva subtropical más austral del continente (Cabrera, 1960). Se halla ubicada sobre la ribera del Río de la Plata (Fig. 1), en la parte noreste de los partidos de Ensenada y Berazategui, a 12 Km N de la ciudad de La Plata (Buenos Aires), entre los 34° 47' S y 58° 01' O (Cabrera & Dawson, 1944). El clima en la región es templado húmedo con una temperatura media anual de 16,2 °C, siendo enero el mes más cálido (22,8 °C) y julio como el más frío (9,9 °C). La intensidad media anual del viento es de 12 km/h, predominando el proveniente del E y secundariamente los del NE y NO, con las mayores intensidades en octubre, diciembre y enero (valores medios de 15-17 km/h). La humedad relativa media anual es de 77 %, variando entre 85 % en junio y 70 % en enero (Auge *et al.*, 1995; Martínez *et al.*, 2006). El clima, el suelo y las comunidades vegetales del área han sido estudiadas por Cabrera & Dawson (1944), Cappanini & Mauriño (1966) y Dascanio *et al.* (1994). En la actualidad, la reserva comprende 6000 hectáreas (Martínez *et al.*, 2006) y representa el conjunto de ecosistemas típicos de la ribera rioplatense (Cabrera, 1960), que se desarrollan sobre suelos que varían en su composición y en su altura relativa con respecto al nivel de aguas del Río de la Plata. Esta diversidad de suelos, permite encontrar en el lugar una alta diversidad florística relacionada a cada ecosistema: selva marginal, pajonales inundados, espinales, pastizales y costa (o ecosistema ribereño). La selva marginal constituye por su latitud, la expresión más austral de la selva subtropical en el mundo y se desarrolla sobre los albardones aluvionales de las márgenes de los arroyos que desde el río ingresan dentro del continente. La geomorfología consiste en depresiones y elevaciones (50-500 m de ancho) con suelos aluviales a arcillosos húmedos (Cappannini & Mauriño, 1966) denominados "fluvacuentes", los cuales se caracterizan por la presencia de estratos provenientes de sedimentos aluviales recientemente depositados durante el transcurso de sucesivos desbordes del Río de la Plata, con un contenido de carbono orgánico relativamente alto en profundidad. Debido a ello, se alternan capas de granulometría variable, que muestran bajo grado de edafización. La baja disponibilidad de oxígeno que experimentan estos suelos durante gran parte del año se



manifiesta por rasgos hidromórficos tales como matices verdosos, azulados y con concreciones de hierro-manganeso (Martínez *et al.*, 2006).



Fig. 1. Ubicación geográfica del área de muestreo.

La parte más elevada del suelo costero permite un drenaje rápido del agua que aportan las crecidas sin que ésta quede retenida por mucho tiempo (pulsos de hasta 6 hs). Los principales ambientes terrestres de la reserva (Fig. 2) presentan diferentes características edáficas y tipos de vegetación: (i) Pajonal: se caracteriza por suelos limosos o arcillosos, inundables, que permiten el crecimiento de vegetación palustre, dominando *Scirpus giganteus* Kunth., *Zizaniopsis bonariensis* (Bal. & Poitr.) Spegazzini, *Schoenoplectus californicus* (C. A. Mey) Soyak., *Typha latifolia* L. y *Erythrina crista-galli* L.; (ii) Pastizal: se ubica cercano al pajonal y presenta suelos arcillosos-arenosos con regímenes temporales de agua que hacen que frecuentemente estén inundados y sobre los cuales se desarrollan gramíneas y especies vegetales herbáceas; (iii) Espinal: se desarrolla sobre los albardones de conchilla elevados del suelo del pajonal, donde el nivel del agua es escaso, registrándose



especies propias de bosques xerófilos como *Celtis tala* Gill. ex Planch., *Scutia buxifolia* Reiss., *Schinus molle* L., *Jodina rhombifolia* Hook & Arn. y *Acacia caven* (Mol.) Mol.; (iv) Selva Marginal: el núcleo selvático ocupa aproximadamente 10 ha y constituye una prolongación de la Selva Paranaense, la cual forma galerías sobre los cursos de los ríos Paraná y Uruguay (Cabrera, 1976). Se desarrolla sobre albardones aluvionales de las márgenes de los arroyos y se halla caracterizada por la presencia de especies arbóreas dominantes como *Allophylus edulis* (Camb.) Radlk., *Citharexylum montevidense* (Spreng.) Mold, *Lonchocarpus nitidus* (Vog.) Benth., *Ocotea acutifolia* (Nees.) Mez., *Pouteria salicifolia* (Spreng.) Radlk. y *Sebastiania brasiliensis* (Cabrera & Zardini, 1978) y un gran número de lianas y epífitas (Cabrera & Dawson, 1944; Dascanio *et al.*, 1994); y (v) Costa: se ubica sobre la zona costera del Río de la Plata. Este ambiente posee pocas especies vegetales, entre las que podemos mencionar a *Mimosa bomplandii* (Gill. ex Hook. & Arn.) Benth., *Phyllanthus sellowianus* Mull. Arg., *Myrceugenia glaucescens* (Camb.) Legr. & Kaus. y *Oxalis* sp. Otras comunidades vegetales presentes en la reserva son los ceibales (consocios de *E. crista-galli*), saucedales (consocios de *Salix humboldtiana* Willd.), matorrales ribereños (*Sesbania punicea* (Cav.) Benth.) y juncales (Martínez *et al.*, 2006). La acción del hombre ha modificado la vegetación original, de modo que el paisaje actual está formado por una mezcla de especies nativas y una especie exótica invasora, *Ligustrum lucidum* Ait. (Cabrera & Dawson, 1944; Dascanio *et al.*, 1994). La selva marginal o en galería representa una muestra del ecosistema costero rioplatense, en donde se encuentran más de 770 especies vegetales, 40 de mamíferos, 300 de aves, 28 de reptiles y 23 de anfibios (Moschione & Barrios, *datos no publicados*).

Entre los cuerpos de agua presentes en la reserva se encuentran los arroyos Las Cañas (Fig. 3 A), Capitán, Boca Cerrada, Pereyra, el zanjón Los Helechos (Fig. 3 B) y los canales Baldovino y Villa Elisa. El arroyo Las Cañas (34° 47' 58,5" S-57° 57' 19,3" O; 34° 47' 29,3" S-57° 59' 49,2" O) posee aproximadamente 600 m de longitud y se halla rodeado por selva marginal. Este arroyo drena en la cuenca del Río de la Plata (Nagy *et al.*, 1997) y es afectado por procesos marinos como oleaje, mareas y un fenómeno meteorológico local conocido como "sudestada", el cual consiste en fuertes vientos del cuadrante sudeste, acompañados por lluvias persistentes, débiles o moderadas. Se origina por la acción de dos sistemas: uno de alta presión cercano a la Patagonia central y otro de baja presión ubicado en sur del



litoral y oeste del Uruguay. La mayor frecuencia de las sudestadas se produce en invierno y principios de la primavera. Los vientos persistentes producen una elevación de las aguas del Río de la Plata, originando inundaciones en las zonas costeras (Martínez *et al.*, 2006).

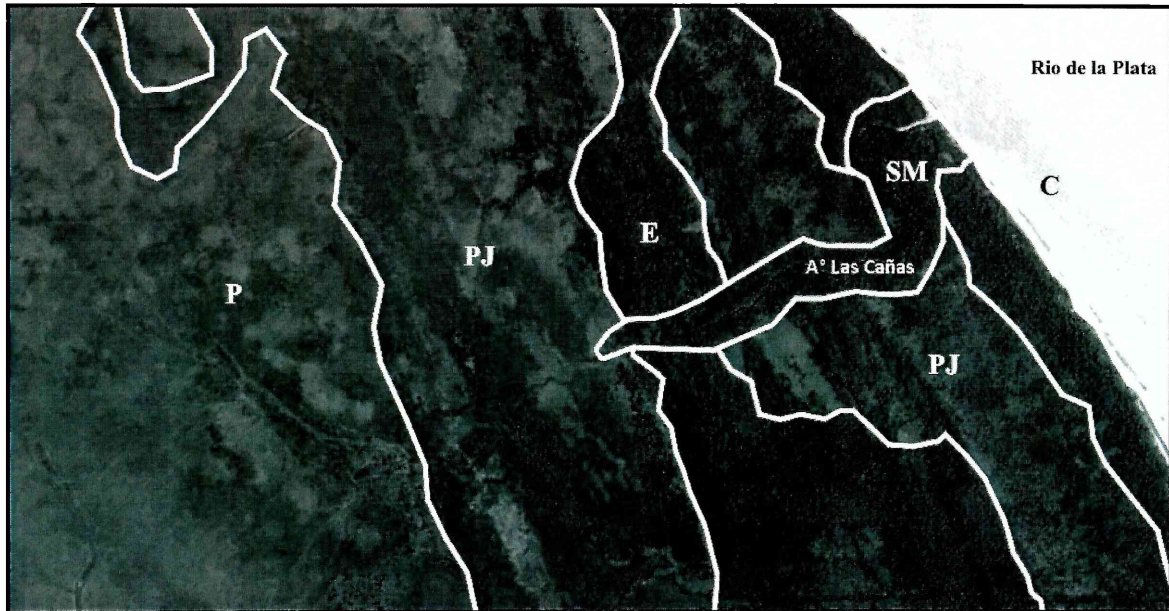


Fig. 2. Principales ambientes terrestres de la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara. P: pastizal; PJ: pajonal; E: espinal (bosque esclerófilo); SM: selva marginal; C: costa. Imagen satelital obtenida de Google Earth.

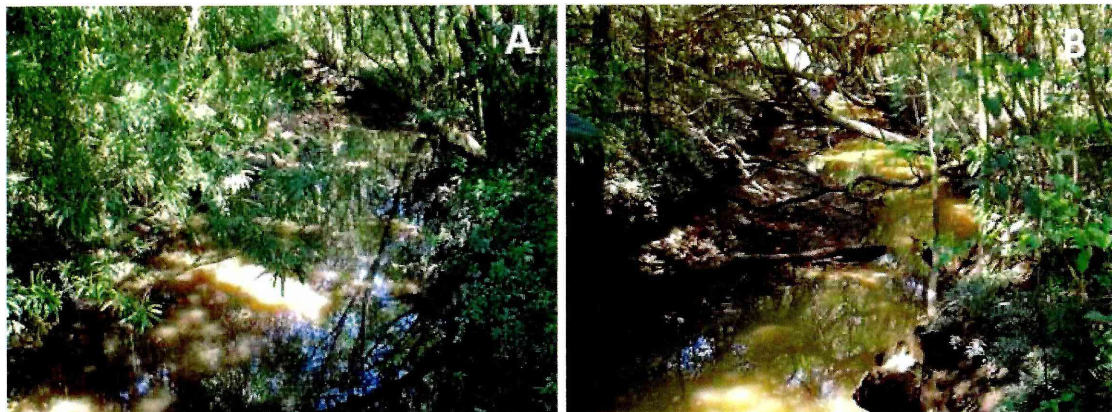
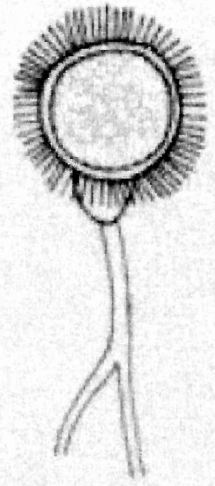
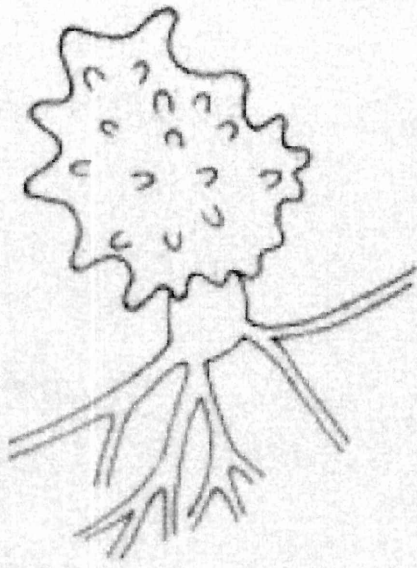
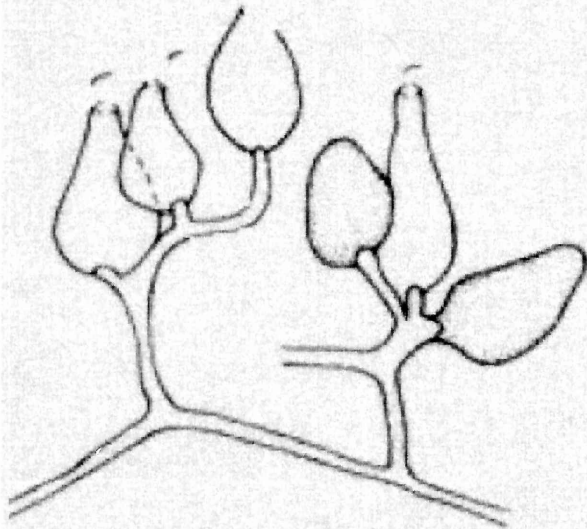
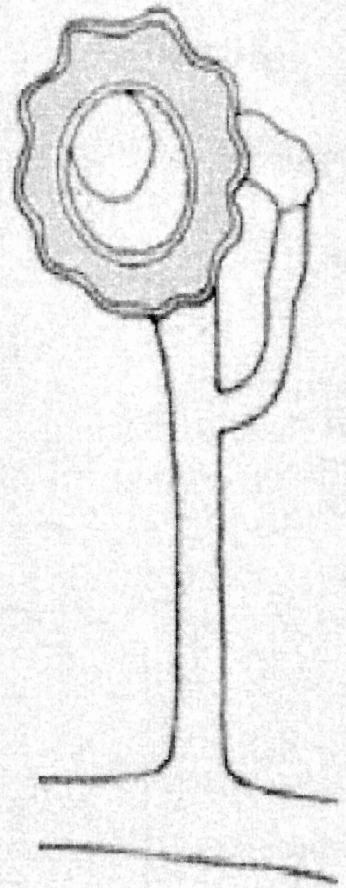


Fig. 3. A. Arroyo Las Cañas. B. Zanjón Los Helechos.

El presente estudio fue dividido en tres capítulos. En el Capítulo 1, se describen los taxa encontrados en el área de estudio. En el Capítulo 2, se analiza la presencia estacional de los organismos zoospóricos en relación a los tipos de sustratos empleados y a las respuestas de los mismos a factores abióticos del agua medidos durante el período analizado. Por último, en el Capítulo 3, se analiza la diversidad de los organismos zoospóricos durante el proceso de descomposición en hojas sumergidas de *Ligustrum lucidum* Ait. "ligustro" y *Pouteria salicifolia* (Radlk.) Spreng. "mataojo".



Capítulo 1





CAPÍTULO 1: Los organismos zoospóricos de la Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara (Partido de Ensenada, Bs. As.): aspectos taxonómicos

INTRODUCCIÓN

La ubicación taxonómica de los organismos zoospóricos heterotróficos ha sido muy discutida, siendo clasificados en principio, como una división perteneciente al reino Fungi (Whittaker, 1959; Ainsworth, 1973). Posteriormente, Cavalier-Smith (1981, 2001), Barr (1992), Hawksworth *et al.* (1995), Moore-Landecker (1996) y Kirk *et al.* (2001), como pertenecientes al reino Chromista. Bauldauf *et al.* (2000) realizaron un estudio basado en el análisis de secuencias que codifican para la α y β -tubulina, actina y el factor de elongación EF-1 α y consideraron que los phyla Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota pertenecen al reino Fungi, mientras que los Peronosporomycota se agrupan junto con las algas Phaeophyceae en el reino Straminipila, formando un clado hermano de los Ciliophora y Apicomplexa (Sporozoa). En la actualidad, el reino Fungi comprende siete phyla: Chytridiomycota, Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota, Microsporidia, Glomeromycota, Basidiomycota y Ascomycota (Hibbet *et al.*, 2007). De acuerdo con Alexopoulos *et al.* (1996) y Hawksworth *et al.* (1995), el reino Straminipila (*sin.* Stramenopila) se halla formado por los phyla Hyphochytriomycota, Labyrinthulomycota y Peronosporomycota, los que se diferencian principalmente por el número e inserción (apical o lateral) del flagelo de la zoospora, siendo el término “stramenopila” introducido por Patterson (1989), debido a la ultraestructura de las zoosporas, los cuales presentan un flagelo con “filamentos tubulares tripartitos” es decir, flagelos con mastigonemas (Miranda, 2007).

STRAMINIPILA—Los miembros del phylum Hyphochytriomycota son un pequeño grupo de organismos compuesto por un único orden, tres familias y cuatro géneros (Fuller, 1990), los cuales presentan zoosporas uniflageladas, cuyo flagelo de inserción anterior se halla provisto de mastigonemas. Van der Auwera *et al.* (1995) y Hausner *et al.* (2000) analizando caracteres ultraestructurales y moleculares (ADNr), propusieron a los Hyphochytriomycota como grupo el hermano de los Peronosporomycota. Varias características presentes en los



Peronosporomycota tales como la composición de la pared celular (β -glucanos, hidroxiprolinas, celulosa y pequeñas cantidades de quitina en algunas especies), la vía de síntesis de la lisina y del triptofano y la presencia de crestas mitocondriales tubulares, los llevaron a su separación de los hongos verdaderos (Alexopoulos *et al.*, 1996). La taxonomía clásica de los Peronosporomycota incluía cuatro órdenes: Lagenidiales, Leptomitales, Peronosporales y Saprolegniales (Sparrow, 1960; Dick, 1973). Sin embargo, a través de los años se fueron creando nuevos órdenes: el orden Rhipidiales (que anteriormente era considerado una familia dentro del orden Leptomitales), el orden Pythiales (formado por organismos que pertenecían al orden Lagenidiales) y el orden Sclerosporales (formado por la familia Sclerosporaceae del orden Peronosporales). Dick *et al.* (1984) de esta forma, sugirieron la delimitación de dos subclases: Saprolegniomycetidae con el orden Saprolegniales y Peronosporomycetidae con los órdenes Leptomitales, Rhipidiales, Sclerosporales, Pythiales y Peronosporales. Sin embargo, posteriormente Dick *et al.* (1989) ubicaron a los órdenes Leptomitales y Sclerosporales dentro de la subclase Saprolegniomycetidae y propusieron una tercera subclase, la subclase Rhipidiomycetidae, con el orden Rhipidiales. Dentro de los Peronosporomycetes, las relaciones filogenéticas de los grupos son aún controvertidas (Dick 1988; 1990). Barr (1983) propuso un origen monofilético para los Peronosporomycota, sugiriendo que las Saprolegniales evolucionaron a partir de una especie de *Pythium* o *Phytophthora* parásita de plantas terrestres. Por el contrario, Beakes (1987) propuso dos linajes de evolución distintos (origen polifilético), empleando las características referidas a la síntesis de la pared durante la zoosporogénesis como diagnósticas: por un lado las Saprolegniales (debido a las semejanzas entre *Saprolegnia* y el alga *Vaucheria* De Candolle) y por el otro las Lagenidiales, Leptomitales y Peronosporales. Asimismo Sparrow (1960), propuso la presencia de dos linajes: uno desarrollado a partir de un ancestro "saprolegnioide" y otro "peronosporaceo". El origen polifilético fue sostenido también por Dick *et al.* (1984) y Dick (1988; 1990). Posteriormente, Petersen & Rosendahl (2000) basándose en estudios de la subunidad 28S del ADNr, confirmaron la existencia de estos dos grandes linajes: Saprolegniomycetidae y Peronosporomycetidae. Los Saprolegniomycetidae formados por los órdenes Rhipidiales y Leptomitales y los Peronosporomycetidae por los órdenes Peronosporales y Pythiales. Otros caracteres



sustentaron la delimitación de estos órdenes, ya que las Leptomitales y Saprolegniales poseen la capacidad de sintetizar esteroides *de novo*, mientras que no las Pythiales (Nes, 1987; Weete, 1989). Las vesículas asociadas a los cinetosomas (cuerpos K₂) presentes en algunos miembros de los Peronosporomycota, pueden ser consideradas también un carácter diagnóstico, ya que se encuentran presentes en *Sapromyces* K. Fritsch. (Rhipidiales), *Apodachlya* Pringsheim (Leptomitales) y en algunos miembros de los Saprolegniales, pero no en los Peronosporomycetidae (Powell *et al.*, 1985; Beakes, 1987; Randolph & Powell, 1992; Powell & Blackwell, 1995). La oosporogénesis y la organización de las oosporas son también diferentes entre las subclases, ya que los órdenes Saprolegniales y Leptomitales (Saprolegniomycetidae) presentan una oosporogénesis centrífuga, resultando en oosporas sin periplasma, mientras que los Peronosporomycetidae poseen oosporogénesis centrípeta y oosporas con periplasma persistente (Dick, 1969; 1995).

En numerosas oportunidades se ha postulado a *Saprolegnia* como un organismo primitivo (basal) dentro de la subclase Saprolegniomycetidae (Humphrey, 1893; Barr, 1983), principalmente por su mecanismo de reproducción asexual. En *Saprolegnia*, existen dos tipos de zoosporas morfológicamente distintas: la zoospora primaria, que es piriforme y presenta dos flagelos arraigados en su ápice y la zoospora secundaria que es reniforme, con los flagelos insertos lateralmente y que posee mayor movilidad (Diéguez-Uribeondo *et al.*, 1994). Los tipos de zoosporas observados en este género han sido considerados como una serie transicional, en la cual se va reduciendo el primer estadio (zoospora primaria). *Achlya libera* zoosporas piriformes semejantes en estructura a las zoosporas primarias de *Saprolegnia*, las cuales se enquistan en el ápice del zoosporangio (incluso en algunas especies del género se han encontrado zoosporas con flagelos rudimentarios y axonemas atrofiados) (Money *et al.*, 1987). En *Thraustotheca* Humphrey, la zoospora primaria se enquista en el zoosporangio antes de su liberación por ruptura de la pared esporangial y posteriormente la zoospora secundaria emerge de los quistes. En *Dictyuchus* Leitgeb, las zoosporas se enquistan dentro del zoosporangio y su protoplasma emerge a través de papilas que se proyectan fuera del mismo, en cuyos extremos se organiza el citoplasma para formar las zoosporas secundarias. La pared de los quistes de la zoospora primaria es el único vestigio de este estadio dentro del género (Coker & Matheus, 1937). En *Aphanomyces* de Bary, el protoplasma se mueve a lo



largo del zoosporangio (cuyo aspecto es semejante a una hifa vegetativa), clivándose para luego enquistarse en su extremo. Posteriormente, a partir de los quistes germina la zoospora secundaria. Se ha observado que en especies parásitas del género como *Aphanomyces euteiches* Drechs., el protoplasma de la zoospora primaria no posee flagelo (Hoch & Mitchell, 1972). Los estudios moleculares tanto de la región ITS (Daugherty *et al.*, 1998) como del LSU del ADNr (Petersen & Rosendahl, 2000) confirman la serie evolutiva de reducción de la zoospora primaria dentro del orden Saprolegniales. La pérdida de la zoospora primaria a lo largo del grupo parece haber ocurrido de manera independiente en tres linajes: la primera pérdida se produjo en *Aphanomyces*, la segunda en el linaje formado por *Achlya* y *Thraustotheca* y la última en *Brevilegnia* y *Dictyuchus*. De esta forma, el estudio realizado por Petersen & Rosendahl (2000), en donde se incluye un mayor número de especies, muestra a *Aphanomyces* como el organismo basal dentro del orden y no a *Saprolegnia*.

Por otro lado, *Phytophthora* y *Pythium* fueron ubicados en la familia Peronosporaceae del orden Peronosporales (Waterhouse, 1973) y finalmente transferidos al orden Pythiales de la subclase Peronosporomycetidae (Dick, 1995). Petersen & Rosedahl (2000) proponen remover a *Phytophthora* de los Pythiales y ubicarlo en los Peronosporales, junto con *Peronospora*, basándose en las secuencias LSU del ADNr, en caracteres morfológicos (presencia de zoosporangios en esporangióforos y dispersión área en muchas especies de *Phytophthora*) y en la ecología trófica de ambos géneros.

FUNGI—El phylum Chytridiomycota se caracteriza por la producción de zoosporas con un flagelo único de inserción posterior. Bartnicki-Garcia (1970) basándose en caracteres bioquímicos, incluyendo la presencia de quitina y β -glucanos (Barr, 1990; 1992; Ibelings *et al.*, 2003) en las paredes celulares, la vía de síntesis de la lisina y el almacenamiento de carbohidratos como glucógeno, clasificó a los Chytridiomycota (quitridios) dentro del reino Fungi. Sin embargo, Barr (1990) consideró a los quitridios como un grupo ubicado entre los protistas y los hongos, debido a la presencia de zoosporas. Estudios filogenéticos basados en genes del ADNr demostraron que los quitridios son un grupo primitivo (basal) dentro del reino Fungi (James *et al.*, 2007), siendo la presencia de zoosporas un carácter ancestral (plesiomórfico) que los vincula a un antecesor coanoflagelado (Adl *et al.*, 2005). La filogenia



molecular basada en la subunidad 18S del ADNr sugirió que los Chytridiomycota y Chytridiales no son grupos monofiléticos (James *et al.*, 2000; Tanabe *et al.*, 2004; Hibbett, 2007). De acuerdo con el modo de reproducción, el tipo de ciclo de vida y la ultraestructura de las zoosporas, el phylum se hallaba formado por los órdenes Blastocladales, Chytridiales, Monoblepharidales, Neocallimastigales y Spizellomycetales. Los Spizellomycetales incluían a las familias Spizellomycetaceae con los géneros *Spizellomyces* Barr, *Gaertneriomyces* Barr, *Kochiomyces* Barr, *Triparticalcar* Barr y *Rhizophlyctis* Fischer y Olpidiaceae con *Olpidium*, *Entophlyctis* y provisoriamente *Rozella*. Estudios moleculares recientes indicaron que *Olpidium brassicae* se agrupa dentro de los Zygomycota y *Rozella* es basal respecto de los Chytridiomycota, sin embargo, su ubicación taxonómica es aún incierta (James *et al.*, 2006). Letcher *et al.* (2008a) describieron un nuevo orden (Rhizophlyctidales) formado por cuatro familias: Rhizophlyctidaceae con el género *Rhizophlyctis* transferido desde el orden Spizellomycetales y tres familias monotípicas, Sonorophlyctidaceae, Arizonaphlyctidaceae y Borealphlyctidaceae. Recientemente, la familia Cladochytriaceae del orden Chytridiales fue elevada a la categoría de orden (Mozley-Standridge *et al.*, 2009), mientras que el orden Neocallimastigales (caracterizado por la presencia de zoosporas multiflageladas y por ser simbiontes anaeróbicos del rumen) fue elevado a la categoría de phylum en base a la morfología y a la filogenia molecular (Hibbet *et al.*, 2007).

Actualmente, los Chytridiomycota se hallan formados por las clases Chytridiomycetes y Monoblepharidomycetes (Hibbet *et al.*, 2007). James *et al.* (2000) propuso cuatro grandes clados dentro de los Chytridiomycota. El Clado 1, es un linaje que se diferenció tempranamente y se halla formado por *Rozella* spp. El Clado 2 es el más amplio y comprende a los Chytridiales, Spizellomycetales *pro parte*, Monoblepharidales y Neocallimastigales y puede ser subdividido en 11 subclados. El Clado 3 representa a los Blastocladales, grupo hermano de los Dikarya + Glomeromycota + "Zygomycota", mientras que el Clado 4 se halla representado exclusivamente por *Olpidium brassicae* y se agrupa junto a los "Zygomycota". Estos resultados confirmaron que los Chytridiomycota son parafiléticos o polifiléticos. Las Blastocladales tradicionalmente consideradas dentro del phylum Chytridiomycota, se diferenciaron del Clado 2, siendo hermanos del grupo que incluye a los "Zygomycota", al género *Olpidium*, a los Glomeromycota y a los Dikarya. Las zoosporas si bien son



funcionalmente similares a las registradas en el Clado 2, presentan un único flagelo de inserción posterior, almacenan lípidos y glucógeno, poseen un ensamblaje de lípidos, microcuerpos y sistema de membrana característico (denominado “complejo de microcuerpos lipídicos”) y un casquete ribosomal cubriendo la superficie anterior del núcleo. Estas diferencias acompañaron la divergencia de las Blastocladiales y el Clado 2: las Blastocladiales poseen un ciclo de vida con meiosis espórica mientras que los miembros del Clado 2 poseen meiosis cigótica. La presencia de polos nucleares cerrados durante la mitosis en vez de polos fenestrados y equivalentes al Golgi en vez de cisternas apiladas, relacionan más estrechamente a las Blastocladiales con los hongos superiores que con los quitridios (Bracker, 1967). En *Physoderma* se ha observado un aparato de Golgi con cisternas apiladas (Lange & Olson, 1980), lo que sugirió que este subclado se ha diversificado antes de perder el apilamiento de las cisternas. Debido a todas estas diferencias, James *et al.* (2007) elevaron al orden Blastocladiales a la categoría de phylum (Blastocladiomycota) (Fig. 1).

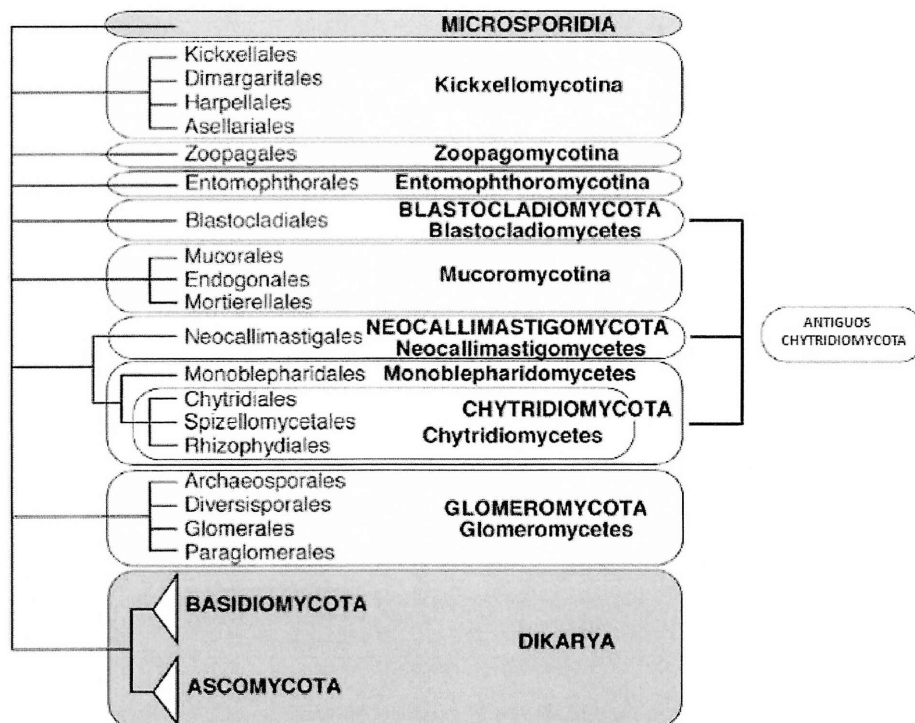


Fig. 1. Clasificación del reino Fungi basada en la filogenia (modificado de Hibbet *et al.*, 2007).



Estado actual de conocimiento en Latinoamérica

El estado actual de conocimiento de los organismos zoospóricos en Latinoamérica se debe en gran parte a los estudios realizados en Brasil, en donde se han registrado 187 especies pertenecientes a Peronosporomycota, 129 a Chytridiomycota y cuatro a Hyphochytridiomycota (Miranda, 2007; Milanez *et al.*, 2007). La primera cita de Chytridiomycota en ese país fue realizada por Hennings (1896), con el registro de *Synchytrium stellariae* Fuckel en *Stellaria media* W. Posteriormente, Wolf identificó varias especies del género *Allomyces* Butler y *Rozella* (Wolf, 1941). Karling (1944a,b,c,d,e; 1945a,b,c,d; 1946a,b; 1947a,b) realizó la mayor contribución al conocimiento de este grupo de organismos en Brasil durante sus expediciones por la región Amazónica, las cuales permitieron la identificación de varias especies, entre las que se destacan nuevas citas para el país y varias novedades para la ciencia (Schoenlein-Crusius & Milanez, 1989). Viegas (1961) publicó una *check-list* de los hongos de América del Sur, incluyendo nuevas citas de organismos zoospóricos. A partir de 1960, con la visita a Brasil de Beneke y Rogers (investigadores de Universidad de Michigan, Estados Unidos) se intensificaron los estudios en América del Sur (Beneke & Rogers, 1962; Beneke & Rogers, 1970; Rogers *et al.*, 1970). Los estudios taxonómicos del phylum Peronosporomycota desarrollados en ese país son numerosos, en particular los referentes a los órdenes Saprolegniales y Rhipidiales (Furtado, 1965; Lyra & Milanez, 1974; Milanez & Trufem, 1981, 1984; Schoenlein-Crusius *et al.*, 1992; Pires-Zottarelli *et al.*, 1996; Rocha & Pires-Zottarelli, 2002; Gomes, 2006; Gomes & Pires-Zottarelli, 2006; Miranda, 2007), mientras que los de la familia Pythiaceae, han sido de enfoque fitopatológico (Viégas & Teixeira, 1943; Joffily, 1947; Carvalho, 1965). Recientemente, Milanez *et al.* (2007) realizaron una *check-list* de los organismos zoospóricos registrados en Brasil hasta el año 2005, que incluyó a los phyla Chytridiomycota, Hyphochytridiomycota, Labyrinthulomycota, Peronosporomycota y Plasmodiophoromycota.

Por otro lado en México, Wolf (1939) registró varias especies de *Allomyces* (*A. arbuscula* E. J. Butler, *A. javanicus* Kniep, *A. moniliformis* Coker & Braxton y *A. anomalus* R. Emers.); Gilman (1963) citó a *Achlya conspicua* Coker, *Brevilegnia diclina* J. V. Harv. y *B. subclavata* Couch, mientras que Céspedes & Castillo (1982) registraron 18 especies pertenecientes a los



phyla Chytridiomycota y Oomycota aisladas sobre granos de polen, frutos de Rosáceas y semillas de *Cannabis sativa* L. y *Triticum vulgare* Villars, a partir de muestras de suelo y agua. Emerson (1941) citó a *Allomyces neomoniliformis* Indoh por primera vez para Venezuela. Karling (1977; 1981) describió varias especies de *Chytriomycetes* Karling en Venezuela y a *Olpidium allomycetos* Karling en Cuba.

En nuestro país, los primeros estudios fueron de orientación fitopatológica: Spegazzini (1887; 1891; 1925) registró varias especies de Peronosporales y tres especies de *Synchytrium*, mientras que Frezzi (1947; 1956), realizó un gran aporte al conocimiento de especies fitopatógenas del género *Pythium* y *Phytophthora*. Yacubson (1963), citó por primera vez a *Mysocyttium proliferum* Schenk, parasitando a *Closterium* sp. obtenida a partir de muestras provenientes del Río Traful (Neuquén) y de turberas de Tierra del Fuego y posteriormente, Malacalza (1968) describió a *Rhizophyidium globosum* (A. Braun) J. Schröt. parasitando a *Closterium acerosum* (Schrank) Ehrenberg ex Ralfs, en la laguna Alsina (Guaminí) y a *R. subangulosum* (A. Braun) Rabenh. parasitando a *Oscillatoria princeps* Vaucher, en la laguna La Blanca (General Madariaga). Beroqui de Martínez (1969a,b; 1970), describió nuevas especies del género *Achlya* y más tarde Tell (1982), realizó un estudio sobre *Harpochytrium* Lagerheim, citando por primera vez para América del Sur a tres especies del género. López & Mac Carthy (1985), reportaron a *Chytridium olla* Braun, parasitando oogonios de *Oedogonium* sp. (El Palmar de Colón, Entre Ríos), *Olpidium entophytum* (Braun) Rabenhorst parasitando a *Nitella* sp. (Capital Federal, Buenos Aires), *Olpidiopsis saprolegniae* var. *saprolegniae* Cornu parasitando a *Saprolegnia* sp., desarrollada a partir de bagres (*Ramdia sapo* (Val.) Eig.) infectados (Laguna Chis-Chis, Buenos Aires), *Lagenisma coscinodisci* Drebes en *Coscinodiscus perforatus* (Forti) Hustedt. (Mar del Plata, Buenos Aires), *Myzocyttium proliferum* Schenk en *Spirogyra lenticularis* Transeau (laguna La Lechería, Entre Ríos) y *Woronina glomerata* (Cornu) Fischer en *Vaucheria geminata* (Vaucher) DC, obtenida a partir de muestras de suelo (Olivos, Buenos Aires).

Steciow (1988), citó por primera vez en nuestro país a los géneros *Dictyuchus* e *Isoachlya* y a *Achlya americana* Humphrey, *A. prolifera* Nees, *A. oligacantha* de Bary, *Saprolegnia diclina* Humphrey, *S. parasitica* Coker y *Olpidiopsis saprolegniae* var. *levis* Coker. Posteriormente Steciow (1991; 1993b), estudió la utilización de hidrocarburos alifáticos



(heptano) y aromáticos (tolueno, benceno y xileno) por *A. americana*, *A. polyandra* Hildebr., *A. prolifera* y *Dictyuchus monosporus* Leitgeb. Los primeros estudios cuantitativos en nuestro país fueron realizados en Río Santiago y afluentes (Steciow, 1997a; 1998a) y posteriormente en la laguna Vitel y tributarios (Steciow, 1997b; 1998b), en donde se analizaron el número de propágulos por litro de agua y la frecuencia y abundancia de Peronosporomycetes. Steciow (1997a; 1998b; 1999; 2000), Steciow & Elíades (2001; 2002a), Steciow *et al.* (2001a,b) y Marano *et al.* (2006; 2007) registraron por primera vez para nuestro país a numerosas especies de Chytridiomycota, Blastocladiomycota y Peronosporomycota. Asimismo, en los últimos años fueron descritas varias especies nuevas para la ciencia de *Achlya* Nees von Esenbeck, *Brevilegnia* Coker & Couch, *Saprolegnia* Nees von Esenbeck, *Scoliolegnia* Dick y *Thraustotheca* (Steciow, 2001a,b; 2002a,b; 2003a,b; Steciow & Elíades, 2002a,b,c; Steciow *et al.*, 2005; Steciow & Paul, 2007; Steciow & Marano, 2008) y una especie de *Blastocladia* Reinsh. (Steciow & Marano, 2006). Herrera *et al.* (2005) registraron el primer hallazgo de quitridiomycosis en la provincia de Buenos Aires. González (2007) estudió la persistencia de *Phytophthora cactorum* (Leb. & Cohn) Schroet. en campos cultivados con frutilla en la zona norte de la provincia de Buenos Aires y más recientemente, Palmucci *et al.* (2008) efectuaron una exhaustiva revisión de fuentes de información primaria y secundaria para establecer el status de los géneros *Phytophthora* y *Pythium* en Argentina. El género *Pythium* hasta el momento comprende 17 especies citadas sobre 235 hospedantes, mientras que *Phytophthora* 18 especies sobre 180 hospedantes (Palmucci, *com. pers.*). Recientemente Greslebin *et al.* (2005; 2007) han descrito una nueva especie de *Phytophthora* (*P. asutrocedrae* Greslebin & Hansen) asociada a la enfermedad conocida como “mal del ciprés”, que afecta a *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizarri (ciprés de la cordillera).



OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la composición específica de Blastocladiomycota y Chytridiomycota (Fungi), Hyphochytriomycota y Peronosporomycota (Straminipila) en la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara.
2. Describir y caracterizar a las especies encontradas en esta área.



MATERIALES Y MÉTODOS

(i) *Recolección y tipos de muestras*—Los muestreos fueron realizados entre los años 2004-2008 (comprendiendo 18 fechas de muestreo en todas las estaciones del año) en el arroyo Las Cañas y su afluente, el zanjón Los Helechos (Fig. 1) y el 07-12-07, en los ambientes terrestres pertenecientes a la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara: pastizal, pajonal, selva marginal, espinal y costa.

En los ambientes acuáticos se colocaron: (i) sustratos *in situ* (por duplicado), que consistieron en bolsas de malla plástica con sustratos de diferente composición: celulósica (chala de maíz, *Zea mays* L.), queratínica (mudas de serpiente), quitínica (escamas de *Odontesthes bonariensis* Cuvier & Valenciennes) y frutos diversos (principalmente de Rosáceas y de especies nativas: *Rosa* spp., *Pyrus malus* L., *Crataegus* spp., *Citharexylum montevidense* y *L. lucidum*). De los sustratos celulósicos, queratínicos y quitínicos se colocaron 50 unidades de cada tipo por bolsa, sujetas a flotadores de poliestireno expandido. Los sustratos permanecieron en el agua durante 10 días, al cabo de los cuales fueron retirados y lavados con agua destilada para eliminar el sedimento depositado; (ii) bolsas de malla plástica conteniendo hojas secas de *L. lucidum* y *P. salicifolia*, las cuales fueron extraídas a los 5, 10, 14, 21, 30, 42, 57, 72, 90 y 120 días para *L. lucidum* y a los 5, 14, 30, 42, 72, 120, 180, 240 y 300 días para *P. salicifolia*; y se recolectaron (iii) muestras por duplicado de agua superficial costera (200 ml) y (iv) materia orgánica flotante (hojas, tallos y frutos: 200 g).

En cada ambiente terrestre, se recolectaron al azar tres réplicas de suelo (300-400 g) extraídas con cucharas estériles (prof. 10-15 cm).

Las muestras fueron transportadas al laboratorio en bolsas Ziploc® (en el caso de las muestras de materia orgánica, sustratos *in situ* y suelo) o en frascos plásticos estériles en el caso de las muestras de agua.

(ii) *Procesamiento de las muestras*—En el laboratorio, las muestras fueron procesadas mediante la “técnica de cebado”, dentro de las 12-24 hs posteriores a su recolección (Sparrow, 1960; Stevens, 1974; Marano & Steciow, 2006b).



En el caso de los sustratos *in situ*, las muestras fueron lavadas para eliminar los restos de sedimento y procesadas por observación directa. Una vez identificados los taxa presentes, se colocaron en cápsulas de Petri o en frascos de vidrio (en el caso de los frutos) con agua destilada estéril, adicionándoles nuevos cebos.

Las muestras de hojas de *L. lucidum* y *P. salicifolia* fueron lavadas con pincel húmedo, extrayéndose 50 discos (5 mm de diám.) de cada especie vegetal con sacabocados. Se realizaron cinco réplicas de cápsulas de Petri con agua destilada estéril (30 ml) y con 5 discos de hojas cada una, a las cuales se les adicionaron chala de maíz y cinco réplicas a las que se les adicionaron semillas de sésamo (*Sesamum indicum* L.).

En el caso de las muestras de materia orgánica, se colocaron entre 7-8 g del material en cápsulas de Petri con agua destilada estéril, mientras que en el caso de las muestras de agua se tomaron alícuotas de 30 ml. A ambos tipos de muestras se les adicionaron mudas de serpiente (sustrato queratínico), chala de maíz (sustrato celulósico), escamas de pejerrey (sustrato quitínico), semillas de sésamo (favorable para las formas miceliales de Peronosporomycota) y polen de *Cedrus* spp. (favorable para las formas monocéntricas del Phylum Chytridiomycota e Hyphochytriomycota).

En el caso de las muestras de suelo, las réplicas de cada ambiente fueron homogeneizadas y se colocaron 5 g de las mismas en cápsulas de Petri con agua destilada estéril (30 ml). Se emplearon como sustratos semillas de sésamo, chala de maíz y mudas de serpiente. Se realizaron tres réplicas por cada ambiente y tipo de sustrato empleado.

Las cápsulas fueron incubadas a temperatura ambiente, realizándose observaciones a los 4, 7, 10, 14, 21, 30 y 42 días.

(iii) Identificación taxonómica

Phylum Chytridiomycota e Hyphochytriomycota—Los caracteres más importantes para la identificación en ambos grupos, son el zoosporangio (estructura en forma de saco, con paredes delgadas, en la cual por clivaje del protoplasto se producen zoosporas) y las esporas de reposo (estructuras de paredes gruesas que germinan produciendo nuevos zoosporangios luego de un período de dormancia). Los zoosporangios son estructuras de reproducción



asexual, mientras que las esporas de reposo pueden formarse sexual o asexualmente. En relación con su desarrollo, los quitridios **eucárpicos** son aquéllos cuyo talo se diferencia en uno (en las formas monocéntricas) o varios zoosporangios (en las formas policéntricas) y rizoides filamentosos. Por el contrario, los **holocárpicos** producen un talo que se convierte completamente en un zoosporangio durante la reproducción. El talo puede ser **monocéntrico**, en donde un individuo produce un único zoosporangio, o **policéntrico**, en donde un individuo se compone de múltiples zoosporangios y una red de rizoides denominada rizomicelio. Según el modo de crecimiento con relación a un sustrato u hospedante, el talo puede ser **epibiótico** (extramatricial) si crece en el exterior de éste, **endobiótico** (intramatricial) si se desarrolla completamente en su interior o **interbiótico** si se desarrolla parcialmente en el interior del sustrato u hospedante. Otras características taxonómicas incluyen: (i) **presencia de opérculo**, estructura a modo de tapa que se abre para permitir la liberación de las zoosporas desde el zoosporangio (Sparrow, 1960); (ii) **tipo de operculación** (Fig. 2); (iii) presencia de **apófisis** o ensanchamiento subesporangial; (iv) **forma de descarga de las zoosporas** (por ejemplo la presencia de vesícula); y (v) **características de la espora de reposo** (James *et al.*, 2007).

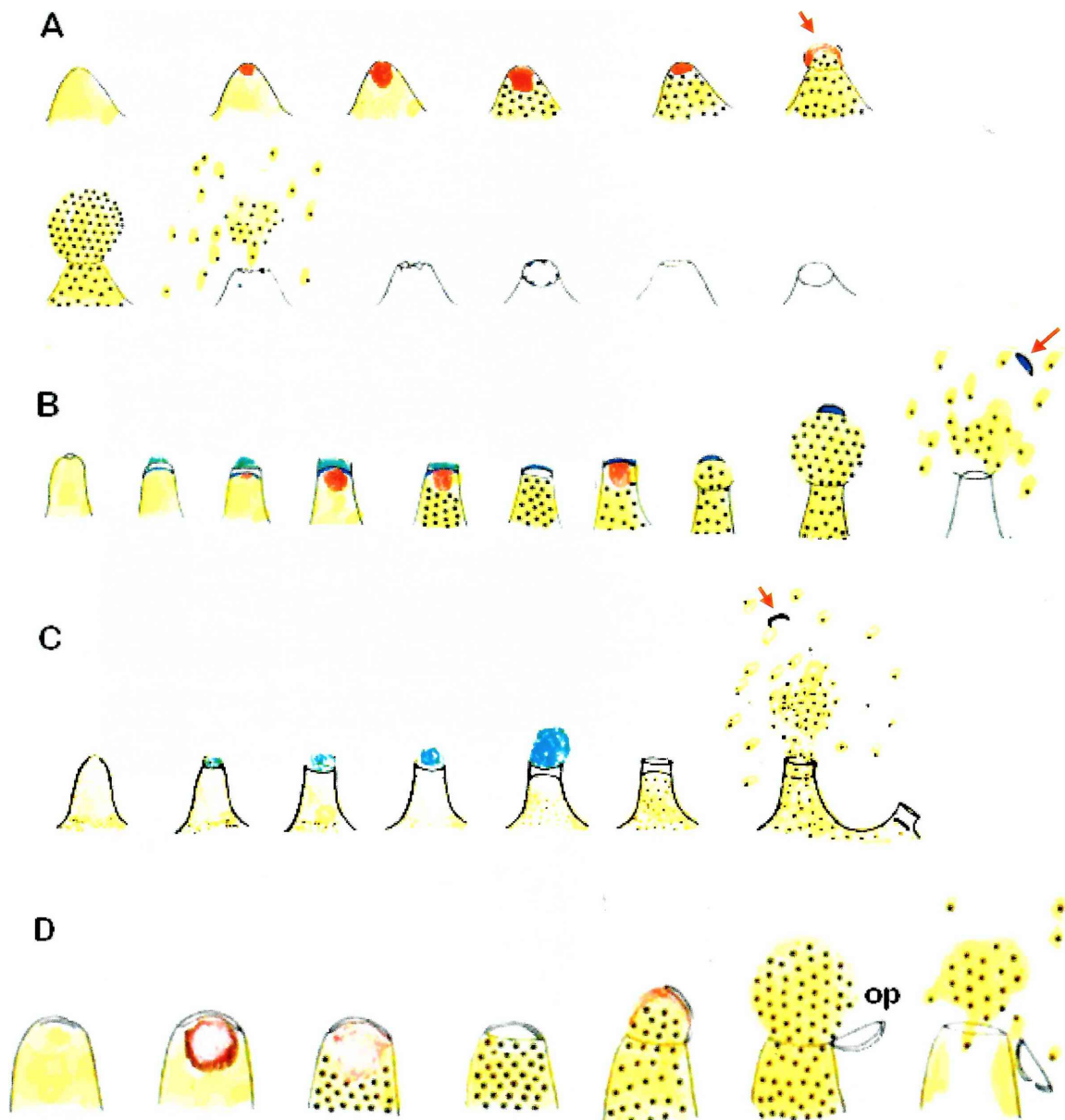


Fig. 2. Secuencia de liberación de las zoosporas en un zoosporangio. **A.** Inoperculado, característico de *Rhizophydium*, **B-C.** Endo-operculado, característico de *Karlingia* (*Rhizophlyctis*), **D.** Exo-operculado, característico de *Karlingiomyces*. Op: opérculo; (->) falso opérculo (endo-opérculo).

Phylum Blastocladiomycota—La morfología del talo presenta ciertos paralelismos con el Clado 2 del phylum Chytridiomycota, siendo eucárpicos y comprendiendo desde formas monocéntricas, policéntricas y miceliales. Los zoosporangios son inoperculados, uni o multipapilados y pueden presentar setas éstéres (como por ejemplo en *Blastocladia*). En las



Coelomomycetaceae el talo es tubular, sin paredes ni rizoides y se desarrolla en el interior del hospedante (James *et al.*, 2007); en las Catenariaceae el talo puede ser mono o policéntrico y presenta paredes transversales que separan las estructuras reproductivas de los itsmos estériles, mientras que en las Blastocladiaceae el talo se compone de una célula basal y rizoides, desarrollando paredes transversales únicamente para la delimitación de las estructuras reproductivas (Sparrow, 1960).

Phylum Peronosporomycota—La taxonomía se basa en las características de las estructuras reproductivas asexuales (**zoosporangios**) y sexuales (**oogonios, anteridios y oosporas**) y en las características de las estructuras vegetativas (**yemas**), de menor importancia taxonómica. Las yemas son segmentos modificados de las hifas que contienen una acumulación densa de citoplasma y su función es propagar vegetativamente a la especie, considerándose la presencia, forma y disposición de las mismas (solitarias o en cadena). En cuanto a la reproducción asexual, se consideran la forma, tamaño, disposición y ramificación del zoosporangio (por proliferación interna, renovación cimosa, basípeta o simpodial) y el tipo de descarga de las zoosporas, el cual puede ser aplanoide, aclioide, dictiucoide, leptolegnoide, saprolegnoide o traustotecoide. En el tipo **aplanoide**, las zoosporas primarias se enquistan dentro del zoosporangio y germinan formando un tubo de germinación (este tipo de descarga es frecuente en malas condiciones de cultivo); en el tipo **aclioide**, las zoosporas primarias se enquistan al emerger del zoosporangio formando una acumulación de quistes en su extremo, los cuales germinan dando lugar a las zoosporas secundarias (característico de *Achlya* y *Protoachlya* Coker); en el tipo **dictiucoide**, la zoospora primaria se enquista dentro del zoosporangio y emerge la zoospora secundaria a través de un poro presente en el quiste, dejando la pared del mismo vacía (el zoosporangio queda con apariencia de red, por lo que a este tipo de descarga se la conoce como *true net*); en el tipo **saprolegnoide**, las zoosporas primarias emergen rápidamente a través de un poro de salida y luego de un período de movilidad se enquistan (característico de *Saprolegnia*); en el tipo **leptolegnoide**, las zoosporas primarias se forman en una hilera simple dentro del zoosporangio, siendo la descarga saprolegnoide (característico de *Leptolegnia* sp.); y finalmente en el tipo **traustotecoide**, las zoosporas primarias se enquistan en el



zoosporangio antes de ser liberadas mediante la ruptura de la pared del mismo (característico de *Thraustotheca*).

En lo referente a las estructuras sexuales, se considera la forma, el tamaño y las características de la pared del oogonio (ornamentación y presencia de punteaduras), el tipo de rama anteridial de acuerdo a su posición respecto al oogonio (andrógina, diclina, exígina, hipógina y monoclina), la forma, la abundancia y el tipo de contacto de la célula anteridial con el oogonio y el número, el tamaño y el tipo de oosporas (céntricas, subcéntricas, excéntricas y subexcéntricas) desarrolladas en el interior del oogonio.

Las identificaciones taxonómicas se realizaron a partir del reconocimiento de las estructuras reproductivas sexuales y asexuales con un microscopio Olympus BX 40 (Olympus Optical Co. Ltd., Tokyo, Japón), según los trabajos de Coker (1923), Middleton (1943), Sparrow (1960), Scott (1961), Seymour (1970), Karling (1977), van der Plaats-Niterink (1981), Fuller & Jaworski (1987), Johnson *et al.* (2002), Letcher & Powell (2002a) y Rocha & Pires-Zottarelli (2002),

Técnicas moleculares—En el caso particular de algunas cepas de Peronosporomycota que no desarrollaron estructuras sexuales en laboratorio o aquéllas en las cuales la variabilidad en el tamaño y/o en las características de las mismas dificultaron su identificación a nivel específico y ante la sospecha de que podrían corresponder a especies nuevas, se emplearon técnicas moleculares, analizándose la secuencia de la región interna transcrita del ARNr (espaciadores ITS1, ITS2).

Las cepas fueron aisladas en medio agarizado YpSs/10, agar harina de maíz y/o agar papa-zanahoria (en el caso de las especies de *Pythium*) y enviadas al Laboratorio des Sciences de la Vigne (Instituto Jules Guyot, Universidad de Bourgogne, Dijon, Francia) o al Instituto de Tecnología Agropecuaria (INTA Castelar, Buenos Aires, Argentina). El aislamiento del ADN y la amplificación por PCR de la región ITS del ADNr fueron realizados según los procedimientos descritos en Chen *et al.* (1992) y Paul *et al.* (1998; 1999) y Paul (2001). La secuencia de la región ITS1 de las especies analizadas fue comparada con las secuencias de la región ITS1 de especies afines. Las secuencias de la región ITS del ADNr nuclear fueron depositadas en el GenBank (www.genbank.com).



(iv) Aislamiento, conservación y mantenimiento de las especies

Aislamiento de formas miceliales pertenecientes al Phylum Peronosporomycota—Al cabo de 4-7 días de incubación, se tomó con pinzas de punta fina una hifa del micelio de cada taxón y se la transfirió a medio de cultivo (agar harina de maíz, YpSs/10 o agar papa-zanahoria) con solución antibiótica (estreptomicina-sultato: 5 g/L y cloranfenicol: 2,5 g/L), para obtener cultivos unifúngicos libres de contaminación bacteriana. Posteriormente, se colocó un fragmento de medio de cultivo conteniendo micelio en cápsulas de Petri con agua destilada y semillas de sésamo estériles para su identificación (Park *et al.*, 1978). Una vez identificada la especie, un fragmento de medio de cultivo con micelio fue colocado en tubos de ensayo con medio agarizado (agar harina de maíz, Emerson YpSs/10) en forma de estrías. Las cepas son conservadas a 5 °C y transferidas a nuevos tubos de ensayo cada tres meses.

Aislamiento de las especies del Phylum Chytridiomycota e Hyphochytriomycota—En el caso de las especies registradas sobre sustratos celulósicos, se tomó un fragmento del sustrato (chala de maíz) colonizado, el cual fue colocado en agua destilada estéril bajo luz directa, para incentivar la descarga de las zoosporas. Una vez verificada la descarga de las zoosporas, una alícuota de agua fue tomada con una pipeta Pasteur estéril y esparcida sobre fragmentos de papel de filtro dispuestos en la superficie de cápsulas de Petri con medio de cultivo (YpSs/10). Las cápsulas fueron preparadas con el agregado de solución antibiótica (estreptomicina-sultato: 5 g/L y cloranfenicol: 2,5 g/L) y anfotericina B (10 mg/L) para prevenir el desarrollo de hongos contaminantes presentes en el sustrato.

Para las especies que no se desarrollaron en papel de filtro en medio YpSs/10, se siguió el mismo procedimiento para incentivar la descarga de las zoosporas, pero éstas fueron colocadas en cápsulas de Petri con agar harina de maíz (CM). Las cepas se conservaron en cápsulas de Petri a temperatura ambiente. Las especies que no pudieron ser aisladas en medio de cultivo, fueron fijadas con lactofenol y conservadas en preparados semipermanentes incorporados al Herbario del Instituto de Botánica Spegazzini (LPS), Universidad Nacional de La Plata.



RESULTADOS

En el presente estudio se registraron 68 taxa (Tabla 1): Peronosporomycota (32), Chytridiomycota (26), Blastocladiomycota (8) e Hyphochytriomycota (2). De los taxa identificados a nivel específico, 30 son citados por primera vez para nuestro país (●): Peronosporomycota (12), Chytridiomycota (15), Hyphochytriomycota (2) y Blastocladiomycota (1). Se registraron 31 géneros: 14 pertenecientes al phylum Chytridiomycota, cuatro a Blastocladiomycota, 15 a Peronosporomycota y uno a Hyphochytriomycota, de los cuales 17 representan nuevas citas para el país.

Se encontraron representados miembros de las dos clases del phylum Chytridiomycota (Fungi): Chytridiomycetes y Monoblepharidiomycetes. En la clase Chytridiomycetes, se registraron cuatro órdenes: Chytridiales (8 taxa), Cladochytridiales (9), Rhizophydiales (3) y Rhizophlyctidiales (1). El orden Chytridiales se encontró representado por dos de las tres familias existentes: Chytridiaceae (7) y Endochytriaceae (1), mientras que los órdenes Cladochytridiales, Rhizophydiales y Rhizophlyctidiales, sólo se hallaron representados por una familia: Cladochytriaceae (9), Rhizophydiaceae (3), Rhizophlyctidaceae (1), respectivamente.

En la clase Monoblepharidiomycetes se registró el orden Monoblepharidiales (4), representado por las familias Gonapodyaceae (2) y Monoblepharidaceae (2).

En el phylum Blastocladiomycota, el orden Blastocladiiales se encontró representado por las familias Blastocladiaceae (5) y Catenariaceae (2).

En el reino Straminipila, el phylum Hyphochytriomycota sólo se registró el género *Rhizidiomyces* (dos especies) del orden Rhizidiomycetales. En lo referente al phylum Peronosporomycota, se registraron representantes de los órdenes Saprolegniales (18 taxa), Leptomitales (5), Rhipidiales (2), Lagenidiales (3) y Peronosporales (4). En el orden Leptomitales se encontró representado por las familias Leptomitaceae (2) y Leptolegniellaceae (3). El orden Peronosporales sólo se encontró representado por la familia Peronosporaceae con *Phytophthora* y por la Pythiaceae con *Pythium*.



Tabla 1. Taxa registrados durante los años 2004-2008 en el arroyo Las Cañas, zanjón los Helechos y en los distintos ambientes terrestres de la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara. (●) Nuevas citas para nuestro país; (*) nuevas especies; (SD): sin descripción morfológica realizada por escasez de material o ausencia de estructuras sexuales que permitieran la identificación a nivel específico.

FUNGI

CHYTRIDIOMYCOTA

CHYTRIDIOMYCETES

Chytridiales

Chytridiaceae

1. *Chytridium* sp.
2. *Chytriomycetes* sp. (SD)
3. *Chytriomycetes hyalinus* var. *hyalinus* (●)
4. *Chytriomycetes hyalinus* var. *granulatus* (●)
5. *Cylindrochytridium johnstonii* (●)
6. *Karlingiomyces lobatus* (SD) (●)
7. Quitridio sp.# 1

Endochytriaceae (●)

8. *Catenochytridium* sp.

Cladochytriales (●)

Cladochytriaceae

9. *Cladochytrium replicatum* (●)
10. *Macrochytrium botrydioides* (SD) (●)
11. *Nowakowskiella* sp. (SD)
12. *Nowakowskiella* sp.# 1
13. *Nowakowskiella elegans* (●)
14. *Nowakowskiella hemisphaerospora* (●)
15. *Nowakowskiella multisporea* (●)
16. *Nowakowskiella ramosa* (●)



17. *Septochytrium variabile* (●)

Rhizophydiales

Rhizophydiaceae

18. *Rhizophydium* sp.# 1

19. *Rhizophydium carpophilum*

20. *Rhizophydium keratinophilum* (●)

Rhizohlyctidales

Rhizophlyctidaceae (●)

21. *Rhizophlyctis rosea* (●)

Género *incertae sedis* (*sensu* James et al., 2006)

22. *Olpidium* sp.

MONOBLEPHARIDIOMYCETES

Monoblepharidales

Gonapodyaceae

23. *Gonapodya polymorpha*

24. *Gonapodya prolifera*

Monoblepharidaceae

25. *Monoblepharis hypogyna* (●)

26. *Monoblepharis polymorpha* (●)

BLASTOCLADIOMYCOTA

BLASTOCLADIODIOMYCETES

Blastocladales

Blastocladiaceae

27. *Allomyces arbuscula*

28. *Allomyces macrogynous*



- 29. *Blastocladia* sp. (SD)
- 30. *Blastocladia globosa*
- 31. *Blastocladia pringsheimii*
- 32. *Blastocladia ramosa*

Catenariaceae

- 33. *Catenaria* sp.
- 34. *Catenophlyctis variabilis* (•)

STRAMINIPIILA

HYPHOCHYTRIOMYCOTA (•)

Hyphochytridiales

Rhizidiomycetaceae

- 35. *Rhizidiomyces apophysatus* (•)
- 36. *Rhizidiomyces hirsutus* (•)

PERONOSPOROMYCOTA

PERONOSPOROMYCETES

SAPROLEGNOMYCETIDAE

Saprolegniales

Saprolegniaceae

- 37. *Achlya* sp. (SD)
- 38. *Achlya* sp.# 1 (SD)
- 39. *Achlya* sp.# 2 (SD)
- 40. *Achlya anomala* (*)
- 41. *Achlya caroliniana*
- 42. *Achlya prolifera* (SD)
- 43. *Achlya radiosa*
- 44. *Achlya* aff. *rodrigueziana*
- 45. *Aphanomyces* sp. (SD)
- 46. *Aphanomyces laevis* (•)
- 47. *Aphanomyces parasiticus* (•)



- 48. *Dictyuchus* sp. (SD)
- 49. *Dictyuchus* sp.# 1
- 50. *Dictyuchus monosporus*
- 51. *Protoachlya paradoxa* (•)
- 52. *Saprolegnia* sp.
- 53. *Scoliolegnia asterosphora* (•)
- 54. *Thraustotheca recurva* (*)

Lagenidiales

Olpidiopsidaceae

- 55. *Olpidiopsis aphanomycis* (SD) (•)
- 56. *Olpidiopsis pythii* (•)
- 57. *Olpidiopsis* aff. *varians*

Leptomitales

Leptomitaceae

- 58. *Apodachlya* sp. (•)
- 59. *Leptomitus lacteus* (SD)

Leptolegniellaceae

- 60. *Aphanomycopsis punctata* (•)
- 61. *Aphanomycopsis saprophytica* (•)
- 62. *Leptolegniella keratinophila* (•)

PERONOSPOROMYCETIDAE

Peronosporales

Peronosporaceae

- 63. *Phytophthora* sp.

Pythiaceae

- 64. *Pythium* sp. (SD)
- 65. *Pythium rotiferum* (*)



66. *Pythium segnitium* ? (●)

RHIPIDIOMYCETIDAE

Rhipidiales (●)

Rhipidiaceae

67. *Rhipidium* sp.# 1 (SD)

68. *Rhipidium interruptum* (●)



Descripción de las especies

FUNGI

OPHISTOKONTA

CHYTRIDIOMYCOTA

Clave para la identificación de las especies descritas*

1. Talo unicelular	2
2. Talo holocárpico (sin estructuras vegetativas especializadas), endobiótico	<i>Olpidium</i> sp. (22)
2'. Talo eucárpico (con estructuras vegetativas especializadas), endo o epibiótico	3
3. Talo monocéntrico	4
4. Zoosporangios inoperculados o endoperculados (falso opérculo)	5
5. Zoosporangios esféricos u ovoides, inoperculados	6
6. Zoosporangios de pared lisa	7
7. Descarga de las zoosporas en vesícula	<i>Rhizophydium</i> sp.# 1 (18)
7'. Descarga de las zoosporas en masa, no rodeadas por una vesícula	<i>Rhizophydium carpophilum</i> (19)
6'. Zoosporangios de pared ornamentada con espinas cortas	<i>Rhizophydium keratinophilum</i> (20)
5'. Zoosporangios de forma variable, endoperculados	<i>Rhizophlyctis rosea</i> (21)
4'. Zoosporangios operculados	8
8. Talo exclusivamente epibiótico	9
9. Zoosporas con un único glóbulo lipídico refringente	<i>Chytriomycetes hyalinus</i> var. <i>hyalinus</i> (3)
9'. Zoosporas con más de un glóbulo lipídico refringente	<i>Chytriomycetes hyalinus</i> var. <i>granulatus</i> (4)
8'. Talo endobiótico o endo y epibiótico	11
11. Zoosporangio epibiótico, esporas de reposo epi y endobióticas	<i>Chytridium</i> sp. (1)
11'. Zoosporangio mayormente endobiótico, rizoides con engrosamientos irregulares, frecuentemente catenulados	12
12. Talo diferenciado en zoosporangio y porción basal	<i>Cylindrochytridium johnstonii</i> (5)
12'. Talo no diferenciado en zoosporangio y porción basal	13
13. Presencia de apófisis subesporangial	<i>Catenochytridium</i> sp. (8)
13'. Ausencia de apófisis subesporangial	Quitridio sp.# 1 (7)
3'. Talo policéntrico	14
14. Talo consistente en un zoosporangio principal y varios zoosporangios satélite	<i>Septochytrium variabile</i> (17)
14'. Talo formado por varios zoosporangios de aproximadamente igual tamaño	15
15. Zoosporangios inoperculados, presencia de células turbinadas	<i>Cladochytrium replicatum</i> (9)
15'. Zoosporangios operculados, ausencia de células turbinadas	16



16. Rizomicelio con formación de pseudoparénquima	<i>Nowakowskiella ramosa</i> (16)
16'. Rizomicelio sin formación de pseudoparénquima, con engrosamientos miceliares	17
17. Zoosporangios dispuestos en cadenas (3-5 zoosporangios)	<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1 (12)
17'. Zoosporangios no dispuestos en cadenas	18
18. Presencia de «cuerpos de reposo» (formados por 1-4 esporas de reposo y células acompañantes)	<i>Nowakowskiella hemisphaerospora</i> (14)
18'. Ausencia de cuerpos de reposo	19
19. Esporas de reposo exclusivamente intercalares	<i>Nowakowskiella multisporea</i> (15)
19'. Esporas de reposo principalmente terminales, ocasionalmente intercalares	<i>Nowakowskiella elegans</i> (13)
1'. Talo miceliar	20
20. Desarrollo de una única oosfera por oogonio, cigota escasamente móvil que se enquista en la boca del oogonio o inmóvil, siendo retenida en el oogonio luego de la fecundación	21
21. Anteridios ubicados debajo de los oogonios (hipóginos)	<i>Monoblepharis hypogyna</i> (25)
21'. Anteridios ubicados encima de los oogonios (epíginos)	<i>Monoblepharis polymorpha</i> (26)
20'. Producción de una a varias oosferas por oogonio, planocigota (móvil), no retenida en el oogonio	22
22. Hábito del talo abierto y ramoso, presencia de engrosamientos catenulados y pseudoseptos poco desarrollados	<i>Gonapodya polymorpha</i> (23)
22'. Hábito del talo más apretado, engrosamientos catenulados y pseudoseptos de desarrollo más notorio	<i>Gonapodya prolifera</i> (22)

* se incluyeron sólo las especies con descripción morfológica realizada

CHYTRIDIOMYCETES

Chytridiales

Chytridiaceae

1. *Chytridium* sp. Fig. 3, A.

Talo eucárpico, monocéntrico, epi y endobiótico. *Zoosporangio* epibiótico, sésil, esférico u ovoide; (12-) 15-25 (-28) μm diám., de pared gruesa. *Poros de descarga* 1-3, apicales o laterales. *Opérculo* ovoide, 5-7 μm diám., persistente o no. Liberación de las zoosporas en un grupo compacto; *vesícula de descarga* presente, con membrana bien definida; 17 μm diám.



prom.. Zoosporas esféricas u elipsoidales; 7-10 μm diám., provistas de un único glóbulo refringente. Esporas de reposo principalmente endobióticas, ocasionalmente epibióticas, esféricas; 10-13 (-15) μm , de pared lisa, en ocasiones rugosa, con una gota lipídica central, refringente.

Hábitat: abundante, obtenida a partir de muestras de agua, sobre zoosporangios de *Allomyces arbuscula* Butler (material estudiado); parásita de microorganismos de ambientes de agua dulce, salobre y marina, algas verdes, cianofíceas, diatomeas, rizópodos y otros organismos zoospóricos como *Rhizophyidium* sp. (Sparrow, 1960).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, epibiótico en zoosporangios de *Allomyces arbuscula* desarrollados sobre semillas de sésamo, a partir de muestras de agua; leg. Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 47773).

Observaciones: las características principales del género son la presencia de talo monocéntico, eucárpico, con zoosporangios epibióticos, operculados, apófisis presente o ausente y esporas de reposo que se desarrollan de forma endobiótica y que sólo ocasionalmente pueden ser epibióticas (Sparrow, 1960; Karling, 1977).

Discusión: hasta el momento en nuestro país sólo se ha registrado la presencia de una especie del género: *Chytridium olla* Braun, parasitando oogonios de *Oedogonium* sp. en el Palmar de Colón, Entre Ríos (López & Mac Carthy, 1985).

2. *Chytriomycetes* sp.

Hábitat: en chala de maíz colocada en el arroyo (material estudiado).



Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, en chala de maíz, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo (sustratos *in situ*); *leg.* Marano, Melo & Saparrat. Marano s.n.

Observaciones: raramente observada en este ambiente.

Discusión: debido a la escasez de material no se realizó una descripción morfológica y no ha podido ser identificada a nivel específico.

3. *Chytriomycetes hyalinus* var. *hyalinus* Karling, *Am. J. Bot.* 32: 363. 1945. **Fig. 3, B.**

Chytriomycetes nodulatus Haskings, *Trans. Br. Mycol. Soc.* 29: 137. 1946.

Talo eucárpico, monocéntrico, epibiótico. *Zoosporangio* hialino, esférico u ovoide; (15-) 40-62 (-67) μm diám., de pared lisa. *Rizoides* rectos y ramificados. *Apófisis* raramente presente, 21 μm diám. prom. Orificio de descarga único; *opérculo* esférico u ovoide, 15-26 μm diám., apical o subapical, que permanece adherido al orificio de descarga luego de la liberación de las zoosporas. Descarga de las zoosporas en un grupo compacto; *vesícula de descarga* presente. *Zoosporas* con un único glóbulo refringente. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: saprótrofa sobre chala de maíz colocada en el cuerpo de agua (material estudiado); en agua sobre sustratos quitínicos (Karling, 1945a; Sparrow, 1960; Rocha & Pires-Zottarelli, 2002; Rocha, 2004); exuvias de insectos (Sparrow, 1960); sustratos queratínicos y polen (Miller, 1965; Chen & Chien, 1995); en suelo (Letcher & Powell, 2001); en sustratos celulósicos (Karling, 1967).



Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Australia, Brasil, Canadá, China, Estados Unidos de América, India, Nueva Zelanda, Oceanía, Panamá, Reino Unido, Trinidad, Venezuela.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, a partir de chala de maíz colocada en el cuerpo de agua; leg. Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 47772).

Observaciones: difiere de *Chytriomycetes hyalinus* var. *granulatus* en el menor tamaño de los zoosporangios y la presencia de un único glóbulo lipídico refringente en las zoosporas. Crece como saprótrofa en exoesqueleto de camarón en asociación con *Polychytrium aggregatum* Ajello (Sparrow, 1960).

Discusión: Sparrow (1960) describe zoosporangios de menor tamaño (10-60 μm diám.). Letcher & Powell (2002a) y Gouleva & Stephenson (2003) describen diámetros de hasta 60 μm . Asimismo, Rocha & Pires-Zottarelli (2002) citan zoosporangios de hasta 47 μm diám. y Chen & Chien (1995) de 17-28 μm diám. Las características concuerdan con la descripción en Rocha (2004).

4. *Chytriomycetes hyalinus* var. *granulatus* Karling, *Sydowia* 20: 120. 1967. Fig. 3, C.

Talo eucárpico, monocéntrico, epibiótico. *Zoosporangios* hialinos, esféricos o subesféricos; (20-) 25-61 (-87) μm diám., de pared lisa. *Opérculo* apical, 20 μm diám. prom., persistente; poro de descarga único. *Apófisis* generalmente ausente, cuando presente, esférica. *Rizoides* de extenso desarrollo, intramatriciales, ramificados o no, hasta 522 μm long. (en agar harina de maíz). Liberación de las zoosporas en un grupo compacto; *vesícula de descarga* presente. *Zoosporas* esféricas, 2-5 μm diám., con varios glóbulos lipídicos. *Esporas de reposo* no observadas.



Hábitat: saprótrofa sobre mudas de serpiente colocadas en el arroyo y obtenida a partir de muestras de agua sobre granos de polen de *Cedrus* spp. (material estudiado); en suelo, saprótrofa sobre chala de maíz, sustratos quitínicos y mudas de serpiente (Karling, 1968).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Nueva Zelanda, Oceanía.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06 y 18-X-06, sobre mudas de serpiente a partir de muestras de agua; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 47771).

Observaciones: es una especie poco común en este ambiente y ha sido registrada siempre sobre sustratos queratínicos, si bien ha crecido también en granos de polen (*Cedrus* spp.). Desarrolla colonias pequeñas y blanquecinas en medio agarizado (agar harina de maíz). Ha sido cultivada a partir de granos de polen colonizados y a partir de zoosporas colocadas en la superficie del medio agarizado.

Discusión: se diferencia de *Chytriomycetes hyalinus* var. *hyalinus* Karling por el mayor tamaño de los zoosporangios, que usualmente carecen de apófisis y por la presencia de varios glóbulos lipídicos refringentes en las zoosporas (*C. hyalinus* var. *hyalinus* presenta un único glóbulo). En la naturaleza, *C. hyalinus* var. *granulatus* se encuentra más comúnmente sobre sustratos celulósicos, aunque también se desarrolla sobre mudas de serpiente y exoesqueletos de crustáceos (Karling, 1967), mientras que *C. hyalinus* var. *hyalinus* prefiere sustratos quitínicos (Letcher & Powell, 2002a) .

Las características concuerdan con las descritas en Letcher & Powell (2002a), excepto por el mayor tamaño de los zoosporangios en medio agarizado (12-120 μm diám.). Representa el primer registro para América del Sur.



5. *Cylindrochytridium johnstonii* Karling, *Bull. Torrey Bot. Club* 68: 383. 1941. Fig. 3, D-E.

Talo eucárpico, monocéntrico, de desarrollo intra y extramatricial; 92-170 (-338) μm long, excluyendo los rizoides. *Zoosporangio* hialino, liso, usualmente tubular, cilíndrico o clavado; (30-) 51-105 (-120) \times (-20) 57-80 (-88) μm , ocasionalmente ovoide, piriforme y sésil, de pared delgada, la porción basal de (27-) 32-120 (-213) μm long., usualmente del mismo diámetro y forma que el zoosporangio. *Opérculo* ovoide, elipsoidal; 15-23 (-25) μm diám., que generalmente permanece adherido al orificio de descarga o se pierde en su vecindad. Descarga de las zoosporas en un grupo compacto, 87-110 μm diám. máx. *Sistema rizoidal* que se extiende desde uno o varios puntos a partir del zoosporangio, con engrosamientos irregulares y frecuentemente catenulados. *Zoosporas* esféricas, 5-7,5 μm diám., con un único glóbulo lipídico refringente; en ocasiones ameboides. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: frecuente en chala de maíz (material estudiado); sobre materia orgánica, epidermis de *Allium cepa*, hojas de gramíneas, a partir de muestras de suelo húmedo (Karling, 1941a; Whiffen, 1941) y a partir de muestras de agua (Rocha & Pires-Zottarelli, 2002).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Brasil, Estados Unidos de América, Japón, México.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06 y 28-II-07, a partir de chala de maíz colocada en el ambiente y sobre chala de maíz a partir de muestras de agua; 25-X-07, sobre chala de maíz a partir de hojas sumergidas de *L. lucidum*; 26-XII-07, sobre chala de maíz a partir de hojas sumergidas de *P. salicifolia*; leg. Marano, Melo & Saparrat. Marano (LPS 47775).

Observaciones: se caracteriza por la presencia de zoosporangios clavados y un sistema rizoidal extenso con ensanchamientos catenulados. No se observaron esporas de reposo.



Discusión: Karling (1941a) y Sparrow (1960) describen zoosporangios de mayor tamaño (30-800 × 12-25 µm), mientras que los descritos por Pires-Zottarelli & Milanez (1993) y Rocha & Pires-Zottarelli (2002), son de menor tamaño (29-60 × 11-25 y 62-100 × 20-30 µm, respectivamente) que los registrados en el presente estudio. El opérculo presenta mayor diámetro que el descrito por Sparrow (1960), el cual alcanza hasta 17 µm.

6. *Karlingiomyces lobatus* Karling (Sparrow) *Aquatic Phycomycetes*, 2 ed (Ann Arbor): 563 (1960).

Karlingia lobata Karling, *Mycologia* 41: 515. 1949.

Hábitat: en chala de maíz, a partir de muestras de agua (material estudiado); saprótrofa a partir de materiales celulósicos (Sparrow, 1960).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Estados Unidos de América.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-II-06, a partir de muestras de agua; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: raramente observada en este ambiente.

Discusión: debido a la escasez de material no se ha realizado una descripción morfológica.

7. *Quitridio* sp.# 1. Fig. 3, F-G.

Talo eucárpico, monocéntrico, de desarrollo intra y extramatricial. *Zoosporangios* obpiriformes, lobados e irregulares, raramente esféricos; (41-) 66-82 (-97) × (36-) 41-67 (-72) µm en sustratos celulósicos (chala de maíz); (76-) 97-189 (-194) × (45-) 61-128 (-169) µm en papel de filtro sobre medio agarizado YpSs/10; pared del zoosporangio gruesa, de coloración grisácea. *Apófisis* ausente. *Opérculo*, 21-31 µm diám, que permanece o no adherido al poro



de descarga luego de la liberación de las zoosporas. *Sistema rizoidal* de gran desarrollo, que se extiende ampliamente en el sustrato, con constricciones irregulares características. *Vesícula de descarga* de las zoosporas presente. *Zoosporas* 2-5 μm diám., con un único glóbulo lipídico refringente. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: frecuentemente observada en este ambiente, registrada en chala de maíz colocada en el arroyo o a partir de muestras de agua incubadas con el mismo sustrato (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-II-06 y 28-VI-06, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; 18-X-06, sobre chala de maíz a partir de muestras de agua; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 48006).

Observaciones: se desarrolla sobre chala de maíz en asociación con *Nowakowskiella elegans* (Nowak.) J. Schröt., *Cladochytrium replicatum* Karling, *Septochytrium variabile* Berdan y *Cylindrochytridium johnstonii* Karling. Ha sido observada posteriormente en charcas temporarias ubicadas en la zona de inundación del arroyo El Pescado, La Plata (Arellano, *com. pers.*). Ha sido cultivada sobre papel de filtro dispuesto en la superficie de medio agarizado YpSs/10.

Endochytriaceae

8. *Catenochytridium* sp.

Talo eucárpico, monocéntrico, intramatricial. *Zoosporangios* esféricos; (41-) 71-87 (-92) μm diám., ovoides o irregulares; (71-) 71-82 (-92) \times (61-) 66-77 (-82) μm , de pared hialina y gruesa. *Opérculo* presente; 20-25 μm diám., refringente, persistente. *Apófisis* intramatricial.



Sistema rizoidal de extenso desarrollo, catenulado, ramificado. *Zoosporas* esféricas, con un único glóbulo lipídico refringente. *Quiste persistente de la zoospora* no observado. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: en hojas en descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia* (material estudiado); saprótrofa sobre restos vegetales (Sparrow, 1960).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas, (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 9-IX-07, a partir de hojas de *L. lucidum* sumergidas en el arroyo durante 15 días; 10-X-07, a partir de hojas de *L. lucidum* y *P. salicifolia*; leg. Marano. Marano s.n.

Observaciones: concuerda con las características del género *Catenochytridium* Berdan: talo intra-extramatrical, predominantemente monocéntrico, con zoosporangio extramatrical, operculado y apófisis intramatrical. Se distingue de *Chytridium* Braun por la presencia de una apófisis secundaria catenulada.

Discusión: no ha podido ser identificada a nivel específico debido a que no se ha observado la posición en el zoosporangio del quiste persistente de la zoospora.

Cladochytriales

Cladochytriaceae

9. *Cladochytrium replicatum* Karling, *Am. J. Bot.* 18: 538. 1931. **Fig. 3, H.**

Cladochytrium nowakowskii Sparrow, *Am. J. Bot.* 18: 619. 1931.

Entophlyctis aurantiaca Scherffel, *Folia Cryptogam.* 2: 26. 1936.



Talo eucárpico, policéntrico, de crecimiento principalmente intramatricial. *Zoosporangios* terminales, piriformes u ovoides, raramente esféricos; 10-26 μm diám., con tubo de descarga único. *Opérculo* y *apófisis* ausentes. *Rizomicelio* delicado, ramificado, con células turbinadas fusiformes y ensanchamientos hifales a intervalos regulares. *Vesícula de descarga* presente. *Zoosporas* esféricas; 5 μm diám., con un único glóbulo lipídico refringente anaranjado. *Esporas de reposo* esféricas u ovoides; 10-21 μm diám., con un glóbulo lipídico excéntrico de coloración castaño-dorada y pared lisa, hialina.

Hábitat: frecuente en chala de maíz colocada en el arroyo o a partir de muestras de agua incubadas con el mismo sustrato (material estudiado); celofán (Rocha & Pires-Zottarelli, 2002); partes sumergidas de *Elodea canadensis* Michx., *Eriocaulon septangulare* With., *Myriophyllum verticillatum* L., hojas de diversas gramíneas, *Allium cepa*, y *Typha* sp., restos vegetales y animales en descomposición y como parásita de *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kuetzing., *Spirogyra crassa* (L.) Kutz, *Oedogonium* spp. y *Coleochaete* spp. (Karling, 1931; Sparrow, 1960); común en suelo y en agua, a partir de los cuales puede ser aislada en sustratos celulósicos (Karling, 1977); parásito débil de una gran variedad de hospedantes, incluido hongos, helechos acuáticos y angiospermas (Karling, 1935).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06 y 28-II-07, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; 18-X-06, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo y sobre chala de maíz a partir de muestras de agua; 5-IX-07, 16-IX-07, 10-X-07, 12-XI-07, a partir de hojas sumergidas de *L. lucidum*; 10-X-07, a partir de hojas sumergidas de *P. salicifolia*; pajonal (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 7-XII-07, sobre chala de maíz a partir de muestras de suelo; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 47774).

Observaciones: la especie posee un amplio rango de distribución en lagos y charcas (Karling, 1935). Es frecuente en el ambiente estudiado, creciendo en chala de maíz en asociación con



Nowakowskiella elegans, *Septochytrium variabile*, *Cylindrochytrium johnstonii* y en ocasiones con *Rhizophlyctis rosea* (de Bary & Woronin) A. Fisch. Es fácilmente distinguible por la presencia de células turbinadas en el rizomicelio y de zoosporas con un glóbulo lipídico refringente anaranjado. Ha sido registrada posteriormente en charcas temporarias ubicadas en la zona de inundación del arroyo El Pescado, La Plata (Arellano, *com. pers.*). Las observaciones concuerdan con Karling (1935), quien registró que el crecimiento de esta especie en sustratos celulósicos se produce entre los 4-20 días de incubación.

La cepa ha podido ser aislada en catáfilas de *Allium cepa* y chala de maíz, cultivada en medio agarizado YpSs/10 y sobre papel de filtro dispuesto en la superficie de medio agarizado YpSs/10. Se mantiene en catáfilas de cebolla y granos de polen de *Cedrus* spp.

Discusión: Sparrow (1960) describe zoosporangios de menor tamaño (hasta 18 μm diám.) y zoosporas levemente mayores (4-7,3 μm diám.). Asimismo, Pires-Zottarelli (1990; 1999), describe zoosporangios de menor tamaño (9-17 μm y 14-22 μm de diám., respectivamente). Chen *et al.* (2000) describen zoosporangios de 10-32,5 μm diám., mientras que la cepa encontrada alcanza los 26 μm diám. Las características de la espora de reposo concuerdan con las descritas en Sparrow (1960), pero su tamaño es menor que el descrito previamente por este autor, el cual alcanza 15 μm diám. (Sparrow, 1931). Las características concuerdan con las descritas en Rocha & Pires-Zottarelli (2002), excepto por el menor tamaño de las zoosporas (7,5 μm diám.).

10. *Macrochytrium botrydioides* Minden, *Centralbl. F. Bakteriolog., Parasitenk. U. Infektionskrankh.*, Abt. 2, 8: 824. 1902. *Kryptogamenfl. Mark Brandenburg* 5: 1911 (1915); Falck, *Mykolog. Untersuch. Berchte* 2: 249.

Hábitat: saprótrofa en frutos en descomposición, especialmente manzanas y ramitas sumergidas; frutos de *Quercus* spp., *Abies* spp. *Fraxinus* spp., *Alnus* spp. y *Aesculus* spp. (Sparrow, 1943); en aguas estancadas con gran cantidad de restos vegetales y angiospermas acuáticas en su superficie (Lund, 1934).



Distribución geográfica: Alemania, Argentina (material estudiado), Dinamarca, Estados Unidos de América.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 2-V-07, a partir de frutos secos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo durante 10 días; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 48228).

Observaciones: se encuentra en asociación con *Rhipidium Cornu* y *Blastocladia* en pústulas desarrolladas sobre frutos con gran cantidad de bacterias (Lund, 1934). Este autor concluye que esta especie no requiere altas concentraciones de oxígeno para su crecimiento. *Macrochytrium* es el quitridio monocéntrico de mayor tamaño (Sparrow, 1960).

Discusión: no se ha realizado una descripción morfológica debido a la escasez de material.

11. *Nowakowskiella* sp.

Hábitat: en chala de maíz, a partir de muestras de agua, materia orgánica y sustratos *in situ* (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06 y 28-II-07, a partir de muestras de agua, materia orgánica y sustratos *in situ*; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: muy frecuente en este ambiente.

Discusión: la ausencia de esporas de reposo imposibilitaron la identificación a nivel específico.



12. *Nowakowskiella* sp.# 1. Fig. 4, A.

Talo eucárpico, policéntrico, de desarrollo principalmente extramatricial. *Zoosporangios* mayormente intercalares, septados, en ocasiones formando cadenas de 3-5, de hasta 140 μm long., terminales, elongados, cilíndricos; 45-84 (-90) \times 15-20 (-25) μm , piriformes, irregulares, en ocasiones globosos. *Apófisis* generalmente ausente; presente en zoosporangios esféricos. *Opérculo* externo (exopérculo); 4-8 μm diám., raramente persistente. *Rizomicelio* hialino, grueso, 5-7,5 μm diám., profuso, ramificado, con engrosamientos hifales septados. *Tube de descarga* presente o no, mayormente de posición lateral. *Zoosporas* globosas, 5 μm diám. prom., con un único glóbulo refringente de 2,5 μm diám. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: moderadamente común, obtenida a partir de muestras de agua incubadas con chala de maíz (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, sobre chala de maíz a partir de muestras de agua; 28-II-07, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; 05-IX-07, en chala de maíz, a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum*; 26-IX-07, 26-II-08 y 26-V-08, en chala de maíz, a partir de hojas en descomposición de *P. salicifolia*; leg. Marano, Melo & Saparrat. *Marano* s.n.

Observaciones: no ha podido ser identificada a nivel específico, ya que las características observadas no concuerdan con las especies descriptas hasta el momento.

Discusión: se distingue de *Nowakowskiella elegans*, *Nowakowskiella profusa* Karling, *Nowakowskiella ramosa* y *Nowakowskiella hemisphaerospora* Shanor por los zoosporangios



septados característicos de esta especie y que frecuentemente se disponen formando cadenas.

13. *Nowakowskiella elegans* (Nowak.) Schroeter, Engler & Prantl, *Natürlinchen Pflanzenfam.* 1: 82. 1892. **Fig. 4, B-C.**

Cladochytrium elegans Nowakowski, pro parte, in Cohn, *Beitr. Biol. Pflanzen* 2: 95. 1876.

Nowakowskiella endogena Constantineanu, *Revue Gen. Bot.* 13: 387. 1901.

Nowakowskiella delica Whiffen, *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 59: 37. 1943.

Nowakowskiella crassa Karling, *Bull. Torrey Bot. Club* 76: 294. 1949.

Talo eucárpico, policéntrico, de extenso desarrollo intra y extramatricial. *Zoosporangios* terminales, ocasionalmente intercalares, cuando extramatriciales ovoides, obpiriformes u oblongos, cuando endobióticos, asumen el formato de la célula que los contiene; (20-) 25-41 (-46) μm diám., de pared lisa, con 1-2 tubos de descarga presentes o no. *Apófisis* basal generalmente presente; 9-17 μm diám. *Opérculo* liso o umbonado; 7-10 diám, de posición apical o subapical, que permanece o no adherido al zoosporangio luego de la descarga. *Rizomicelio* muy ramificado, variable en extensión, 3 μm diám. prom. *Vesícula de descarga* presente. *Zoosporas* esféricas; 4-10 μm diám., con un gran glóbulo lipídico refringente. *Esporas de reposo* esféricas o elipsoidales; 16-22 (-25) μm diám., de pared lisa y gruesa, sin espacio entre la pared y el contenido citoplasmático.

Hábitat: ubicua, saprótrofa en chala de maíz (Shen & Siang, 1948 y material estudiado) *in situ* e *in vitro*, obtenida a partir de muestras de agua y materia orgánica flotante (material estudiado); a partir de restos de *Chaetophora* spp., hojas en descomposición de *Alisma plantago-aquatica* L. (Sparrow, 1960); hojas de gramíneas (Couch, 1939) y de *Elodea* spp. (Sparrow, 1936); a partir de muestras de suelo húmedo (Karling, 1944a); a partir de hojas sumergidas de *Quercus robur* L., *Ficus macrocarpa* Hügel ex Kunth y *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. (Schoenlein-Crusius *et al.*, 1992), en celofán y catáfilas de cebolla, a partir de muestras de agua y suelo (Rocha & Pires-Zottarelli, 2002).



Distribución geográfica: Alemania, África ecuatorial, Argentina (material estudiado), Brasil, China, Cuba, Egipto, Estados Unidos de América, India, Islandia, Japón, México, Reino Unido, Rumania, Sudáfrica.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, 28-VI-06 y 18-X-06, sobre chala de maíz, a partir de muestras de agua, materia orgánica flotante y chala de maíz colocada en el arroyo; espinal, pajonal y selva (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 7-XII-07, sobre chala de maíz a partir de muestras de suelo; en chala de maíz, a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia*; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 47764).

Observaciones: se ha registrado la presencia de zoosporangios que proliferan internamente. Si bien existe un predominio de zoosporangios operculados, ocasionalmente se han observado zoosporangios inoperculados (lo que también fue previamente documentado por Johnson, 1973). La descarga de los zoosporangios se inicia con la apertura del opérculo, la liberación de un tapón de material mucoso y la posterior migración de las zoosporas hacia una vesícula, donde completan su diferenciación y desde la cual escapan rápidamente.

La especie ha sido cultivada a partir de fragmentos de material celulósico colonizado, micelio y suspensión de esporas, sobre papel de filtro dispuesto en la superficie de medio agarizado YpSs/10 y en medio agarizado YpSs/10.

Asimismo, ha sido aislada a partir de muestras de sedimento sumergido en el arroyo Martín (La Plata) en marzo y junio de 2006, y en diciembre de 2006, a partir de muestras de suelo de campos cultivados con frutilla en el partido de Luján.

Discusión: el diámetro de los zoosporangios coincide con lo descrito en Rocha & Pires-Zottarelli (2002), mientras que son levemente mayores a aquéllos citados en Pires-Zottarelli (1990, 1999) y Pires-Zottarelli *et al.* (1996), cuyos diámetros alcanzan 16-30 μm , 10-25 μm y 18-31 μm , respectivamente. El tamaño de las zoosporas coincide con lo registrado por estos autores mientras que difiere de los descritos en Sparrow (1960) (5-7,5 μm diám.).



14. *Nowakowskiella hemisphaerospora* Shanor, Am. J. Bot. 29: 174. 1942. Fig. 4, D-E.

Talo eucárpico, policéntrico, de desarrollo variable, principalmente intramatricial. *Zoosporangios* usualmente terminales, en ramas cortas u ocasionalmente intercalares, lisos, hialinos, con o sin tubo de descarga. *Apófisis* basal generalmente ausente. *Opérculo* cuando presente, liso, que permanece o no adherido al zoosporangio luego de la descarga. *Sistema rizoidal* muy ramificado, hialino, cuyos filamentos presentan diámetro variable. Descarga de las zoosporas semejante a *N. elegans*. *Cuerpos de reposo* terminales o intercalares, a veces elipsoidales; (13-) 15-20 (-26) μm diám., conteniendo 1-4 *esporas de reposo* de pared gruesa, acompañadas por células sin contenido (células acompañantes); a la madurez cada espora de reposo presenta un gran glóbulo refringente, rodeado por varios glóbulos de menor tamaño.

Hábitat: saprótrofa sobre restos vegetales en descomposición, muy comúnmente obtenida sobre chala de maíz a partir de muestras de agua y sobre el mismo sustrato colocado en el arroyo (material estudiado); sobre fragmentos de celofán (Shanor, 1942), a partir de muestras de agua (Rocha, 2004; Pires-Zottarelli & Rocha, 2007).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Brasil, Cuba, Estados Unidos de América, islas Cook, Japón, México, Nueva Zelanda, Reino Unido, Singapur.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; 18-X-06, sobre chala de maíz a partir de muestras de agua; selva marginal (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 7-XII-07, sobre chala de maíz a partir de muestras de suelo; *leg.* Marano & Saparrat. *Marano* (LPS 47765).

Observaciones: se ha observado la diferenciación de la espora y su célula acompañante dentro del cuerpo de reposo y la geminación de la espora dando origen a un zoosporangio. Fue registrada también en el arroyo Martín (La Plata), en marzo de 2006, a partir de



muestras de sedimento sumergido. La formación de los cuerpos de reposo, representa un paralelismo con *Septosperma* spp. y *Nephrochytrium stellatum* Couch (Sparrow, 1960).

Discusión: posee cuerpos de reposo de mayor tamaño que los descritos en Sparrow (1960) y en Rocha (2004), los cuales alcanzan hasta 15,6 μm y entre 15-20 \times 12-18 μm , respectivamente.

15. *Nowakowskiella multispora* Karling, *Sydowia* 17: 314-319. 1964.

Talo eucárpico, policéntrico, de desarrollo extra e intramatricial. *Zoosporangios* hialinos, piriformes; 28-51 \times 15-21 μm , ocasionalmente esféricos, terminales o intercalares, formando cadenas, de pared lisa. *Apófisis* ausente. *Opérculo* presente, con poro de descarga apical o lateral. *Rizomicelio*, 5-7,5 μm diám., septado, ramificado. *Descarga de las zoosporas* no observada. *Esporas de reposo* intercalares.

Hábitat: saprótrofa en chala de maíz, raramente obtenida a partir de muestras materia orgánica (material estudiado); en chala de maíz, celofán y catáfilas de cebolla, a partir de muestras de suelo y agua (Rocha & Pires-Zottarelli, 2002).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Brasil, India.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, sobre chala de maíz a partir de muestras de materia orgánica; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 48225).

Observaciones: el crecimiento en sustratos celulósicos (chala de maíz, epidermis de cebolla y celofán) ha sido mencionado por Karling (1964), Pires-Zottarelli (1999), Rocha & Pires-Zottarelli (2002) y Nascimento (2007).



Discusión: presenta zoosporangios mayores que los citados por Rocha & Pires-Zottarelli (2002) y Mozley-Standridge (2005), los cuales alcanzan diámetros entre 25-30 × 12-17 μm y 20-32 × 12-16 μm (piriformes) y 8-26 μm (esféricos), respectivamente.

16. *Nowakowskiella ramosa* Butler, Mem. Dep. Agr. India, *Bot. Ser.* 1: 141. 1907. **Fig. 4, F-G.**

Talo eucárpico, policéntrico, principalmente intramatricial. *Zoosporangios* esféricos; 20-41 (-45) μm diám., piriformes; 35-62 (-72) × 20-40 μm, irregulares, terminales o intercalares, algunos con un largo tubo de descarga. *Apófisis* presente, subesférica. *Opérculo* ovoide o circular. *Rizomicelio* profusamente ramificado, ocasionalmente septado, formando un pseudoparénquima característico en esta especie. *Vesícula de descarga* presente; 32-41 μm diám. *Zoosporas* esféricas; 7-10 μm diám., con un gran glóbulo lipídico refringente. *Esporas de reposo* hialinas o amarillas, esféricas; (15-) 17-20 (-26) μm diám., de pared lisa o en ocasiones rugosa, formadas a partir de ensanchamientos miceliares y ramas laterales cortas.

Hábitat: saprótrofa, aislada a partir de chala de maíz colocada en el arroyo (material estudiado); suelo húmedo incubado con tallos de *Triticum vulgare* L., hojas de diversas gramíneas y celofán (Sparrow, 1960); núculas en descomposición de *Chara* sp. (Sparrow & Barr, 1955); suelo de dunas (Booth, 1979).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Brasil, Egipto, Estados Unidos de América, Hungría, India, Sudáfrica.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, 18-X-06 y 28-II-07, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 47777).

Observaciones: es fácilmente reconocible por la presencia de rizomicelio formando un pseudoparénquima característico. Como fue descrito por Roberts (1948), se observaron en



ocasiones esporas de reposo con pared rugosa. La especie no ha podido ser cultivada en medio agarizado.

Discusión: Sparrow (1960) describió esporas de reposo del mismo tamaño y zoosporangios esféricos levemente mayores (hasta 50 μm diám.) que los registrados en el presente estudio. Mozley-Standridge (2005), ha observado la ausencia de apófisis en algunas ocasiones. El tamaño de los zoosporangios piriformes y el diámetro de las zoosporas son levemente mayores (15-30 \times 25-40 y 6,6-8,8 μm , respectivamente), mientras que el diámetro de las zoosporas coincide con las observaciones realizadas por este autor.

17. *Septochytrium variabile* Berdan, Am. J. Bot. 26: 461. 1939. Fig. 4, H.

Talo eucárpico, policéntrico, intramatricial, con zoosporangios satélite de menor tamaño. *Zoosporangios* esféricos; (25-) 35-82 (-102) μm diám., ovoides o piriformes; (51-) 61-112 (-180) \times (35-) 46-67 (-88) μm , de pared gruesa y castaña, en ocasiones con un largo tubo de descarga. *Opérculo* presente; 10-15 μm diám., refringente, de coloración distinta al resto del talo; orificio de descarga; 10-15 (-20) μm diám. *Sistema rizoidal* de extenso desarrollo, ramificado, septado. *Rizoides*, 368 \times 5-10 μm , que se ramifican a partir de 2-3 puntos desde el zoosporangio. *Vesícula de descarga* presente, en donde las zoosporas completan su diferenciación, para posteriormente liberarse con movimientos activos. *Zoosporas* esféricas, con un único glóbulo lipídico, producidas en gran número. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: aislada frecuentemente a partir de chala de maíz colocada en el arroyo o de muestras de agua incubadas con el mismo sustrato (material estudiado); diversas gramíneas, tallos de *Narcissus* spp. y a partir de muestras de suelo (Karling, 1942; Sparrow, 1960); en catáfilas de cebolla y celofán, a partir de muestras de agua y suelo (Rocha & Zottarelli, 2002; Rocha, 2004; Schoenlein-Crusius *et al.*, 2006; Pires-Zottarelli & Rocha, 2007).

Distribución geográfica: cosmopolita.



Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; 18-X-06, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo y sobre el mismo sustrato a partir de muestras de agua; 26-XII-07, sobre chala de maíz a partir de hojas de *L. lucidum*; leg. Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 47776).

Observaciones: es muy común en este ambiente sobre chala de maíz, en asociación con *Nowakowskiella elegans*, *Cladochytrium replicatum*, Quitridio sp.# 1 y *Cylindrochytridium johnstonii*. Posteriormente ha sido registrada en charcas temporarias ubicadas en la zona de inundación del arroyo El Pescado, La Plata (Arellano, *com. pers.*). Ha sido cultivada sobre papel de filtro dispuesto en la superficie de medio agarizado YpSs/10.

Discusión: las características concuerdan con descriptas en Pires-Zottarelli & Milanez (1993). Sin embargo, Rocha & Pires-Zottarelli (2002) describen zoosporangios de menor tamaño (esféricos: 25-30 μm diám. y ovoides: hasta 50 \times 37 μm). Posteriormente, Rocha & Pires-Zottarelli (2007) describen zoosporangios esféricos de mayor tamaño (37-95 μm diám.). Por el contrario, Sparrow (1960) describe zoosporangios piriformes que alcanzan hasta 220 μm ; asimismo sus aislamientos presentan un mayor número de puntos de inserción de los rizoides en el zoosporangio (hasta 12). Pires-Zottarelli (1999), describe zoosporangios esféricos de 46-83 μm diám. y ovoides de 79-102 \times 56-89 μm .

RHIZOPHYDIALES

RHIZOPHYDIACEAE

18. *Rhizophydium* sp.# 1.

Talo eucárpico, monocéntrico. *Zoosporangio* sésil, epibiótico, esférico o ligeramente ovoide; (15-) 20-47 (-50) μm diám., de pared lisa, hialina. *Rizoides* no observados. *Tubeo* o *papila de descarga* ausente. *Vesícula de descarga* presente. *Opérculo* ausente. *Zoosporas* elipsoidales; 2,5-5 μm diám., con un glóbulo lipídico incoloro y un largo flagelo. *Espora* de



reposito esférica, en ocasiones elipsoidales, (7-) 10-15 (-21) μm diám., de pared lisa y engrosada.

Hábitat: se desarrollan agrupados o raramente solitarios sobre granos de polen de *Cedrus* spp. (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-II-07, sobre granos de polen de *Cedrus* spp. a partir de muestras de materia orgánica; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: debido a la escasez del material no ha podido ser identificada a nivel específico.

Discusión: los zoosporangios difieren de los de *Rhizophydium carpophylum*, los cuales son levemente menores.

19. *Rhizophydium carpophylum* (Zopf) Fischer, *Rabenhorst Kryptogamen-Fl.* 1 (4): 95. 1892.

Rhizidium carpophylum Zopf, *Nova Acta Acad. Leop.-Carol.* 47: 200. 1884. **Fig. 5, A.**

Talo eucárpico, monocéntrico. *Zoosporangio* epibiótico, sésil, esférico u ovoide; (12-) 15-33 (-38) μm diám., de pared lisa, delgada. *Opérculo* ausente. *Rizoides* de escasa o nula ramificación. *Vesícula de descarga* ausente. Zoosporas diferenciadas en el interior del zoosporangio, que se descargan mediante un tubo o papila de descarga apical de desarrollo variable. *Zoosporas* esféricas o elipsoidales, con un glóbulo incoloro y un largo flagelo. *Espora de reposo* esférica, con un glóbulo lipídico refringente central, de pared lisa y engrosada.



Hábitat: los talos se desarrollan agrupados de forma epibiótica sobre oogonios de *Achlya* spp. y *Dictyuchus monosporus* Leitgeb cuyos micelios han sido obtenidos a partir de semillas de sésamo (Steciow, 1998b y material estudiado), *Achlya racemosa* Hildebr., *Dictyuchus monosporus*, *Saprolegnia* spp. y *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Nees (Sparrow, 1960). En nuestro país ha sido registrada previamente creciendo sobre oogonios de *Achlya* spp., a partir de muestras de agua y materia orgánica del arroyo Vitel Sur, Chascomús, Buenos Aires (Steciow, 1998b).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, 28-II-07, sobre oogonios de *Achlya* spp. y *Dictyuchus monosporus* a partir de muestras de materia orgánica; leg. Marano. Marano (LPS 48226).

Observaciones: el género es citado por primera vez para el país por Malacalza (1968), quien describe a *Rhizophydium globosum* parasitando a *Closterium acerosum* en la laguna Alsina (Guaminí) y a *Rhizophydium subangulosum* parasitando a *Oscillatoria princeps* en la laguna La Blanca (General Madariaga).

Los oogonios de las Saprolegniales son infectados tempranamente y no llegan a desarrollar oosporas en su interior. La especie no ha podido ser cultivada en medio agarizado YpSs/10 y agar harina de maíz.

Discusión: los zoosporangios presentan mayor diámetro que los registrados por Steciow (1998), los cuales alcanzaron 9,6-25 µm diám.

20. *Rhizophydium keratinophilum* Karling, *Am. J. Bot.* 9: 751-757. 1946. Fig. 5, B.

Talo eucárpico, monocéntrico. *Zoosporangio* sésil, epibiótico, esférico; (10-) 15-28 (-32) µm diám., de pared ornamentada con espinas cortas y largas; (1-) 1,5-4 (-5), simples,



bifurcadas o de ramificación dicótoma, hialinas. *Rizoides* no observados. *Papilas de descarga* 1-3. *Vesícula de descarga* presente. *Opérculo* ausente. *Zoosporas* esféricas, 5-11 μm diám. prom., con un glóbulo lipídico incoloro y un largo flagelo. *Esporas de reposo* esféricas, en ocasiones ovoides; (12-) 14-18 (-19) μm diám., de pared castaña, ornamentada o irregular, gruesa.

Hábitat: saprótrofa sobre mudas de serpiente, a partir de muestras de suelo (material estudiado); en polen de *Pinus* spp. (Milanez *et al.*, 2007); a partir de muestras de suelo y agua (Céspedes & Castillo, 1982); sobre plumas de aves (Czeczuga *et al.*, 2004a); parásita de crustáceos (Czeczuga *et al.*, 2004b).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Brasil, Egipto, Estados Unidos de América, Holanda, Irlanda, México, Suiza.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: pajonal (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 7-XII-07, sobre mudas de serpiente a partir de muestras de suelo; *leg.* Marano & Arellano. *Marano* (LPS 48240).

Observaciones: muy abundante sobre mudas de serpiente en donde puede reconocerse por la presencia de zoosporangios esféricos provistos de espinas cortas y largas, simples o bifurcadas y por el desarrollo de esporas de reposo de pared crenulada y de color castaño. Se encuentra sobre mudas de serpiente, en asociación con *Catenophlyctis variabilis* (Karling) Karling.

Discusión: el rango de tamaño de los zoosporangios descrito por Sparrow (1960) es más amplio (7-50 μm diám.), las esporas de reposo son levemente mayores (7-15 μm diám.) y no se ha observado la presencia de más de tres papilas de descarga en el zoosporangio.



RHIZOPHLYCTIDALES

RHIZOPHLYCTIDACEAE

21. *Rhizophlyctis rosea* (de Bary & Woronin) Fischer, *Rabenhorst. Kryptogamen-Fl* 1: 122. 1892. Fig. 5, C-D.

Chytridium rosea de Bary & Woronin, *Berichte Verhandl. Naturforsch. Gesell. Freiburg* 3: 52. 1865.

Rhizophydium roseum de Bary & Woronin, *loc. cit.*

Karlingia rosea (de Bary & Woronin) Johanson, *Am. J. Bot.* 31: 399. 1944.

Talo eucárpico, monocéntrico, intramatricial. *Zoosporangios* variables en tamaño y forma, mayormente esféricos, subesféricos u ovoides; (25-) 30-143 (-164) μm diám. en sustrato celulósico; irregulares, levemente angulares, clavados o raramente esféricos; (51-) 56-163 (-225) \times (20-) 35-138 (-153) μm , sobre sustrato queratínico. Pared del zoosporangio gruesa, lisa, de coloración castaño-anaranjado sobre celulosa; contenido hialino en talos jóvenes, posteriormente castaño-anaranjado en celulosa e incoloro luego de la descarga de las zoosporas. Uno a múltiples poros sésiles o papilas de descarga (hasta 10) en el zoosporangio, recubiertas por una sustancia mucilaginosa, cortas o largas (158 μm long. prom.), endoperculados. *Ejes rizoidales* arraigados lateralmente; 148-419 μm long., que nacen de la base del zoosporangio en un único eje (una única papila de descarga se localiza en el extremo opuesto) o parten desde varios puntos a lo largo del talo, rectos o curvos, luego ramificándose extensamente y embebiéndose en el sustrato. *Zoosporas* con varias gotas lipídicas refringentes, que se liberan en un grupo compacto embebidas en una matriz gelatinosa, de la cual escapan rápidamente. *Esporas de reposo* esféricas, ovoides o irregulares, con varios glóbulos y contenido granular, de pared lisa y engrosada, castaña a castaño-anaranjada.

Hábitat: muy abundante en suelo, agua, materia orgánica y sedimento sumergido sobre exuvias de insectos, celofán, papel de diálisis, papel de lentes, hojas de monocotiledóneas y mudas de serpiente (Johnson, 1973); catáfilas de cebolla (Gouleva & Stephenson, 2003).



Distribución geográfica: Alemania, Argentina (material estudiado), Australia, Bahamas, Brasil, Burma, Camerún, Canadá, China, Egipto, Estados Unidos de América, Filipinas, Francia, Ghana, Inglaterra, Islandia, Islas Galápagos, Islas Marshall, Liberia, Nigeria, Nueva Zelanda, Singapur, Tailandia.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* zanjón Los Helechos (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 27-VIII-05, a partir de muestras de agua; arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, a partir de muestras de agua; espinal y selva en galería (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 7-XII-07, sobre chala de maíz a partir de muestras de suelo; *leg. Marano. Marano & Steciow (LPS 47651).*

Observaciones: se ha observado la descarga de las zoosporas en talos creciendo sobre sustratos queratínicos (mudas de serpiente) y sustratos celulósicos (chala de maíz). El desarrollo de esporas de reposo fue documentado en sustratos queratínicos y celulósicos.

Es destacable la amplia variación morfológica encontrada en los talos, como asimismo las diferencias en la coloración observadas, siendo castaña-anaranjada en sustratos celulósicos e incolora (incluso luego de la maduración de las zoosporas), en sustratos queratínicos.

Se considera una especie con un rol muy importante en la biodegradación de sustratos celulósicos tales como celofán, papel de filtro, hojas de maíz, *Allium cepa* y *Yuca* spp. Ha sido aislada en sustratos queratínicos (mudas de serpiente), quitínicos (escamas de pejerrey) y ha sido cultivada en medio agarizado YpSs/10, sobre fragmentos de papel de filtro dispuestos en la superficie de medio agarizado YpSs/10 y en papel de filtro (Marano *et al.*, 2006).

Discusión: Johanson (1944), Milanez (1984), Pires-Zottarelli *et al.* (1996), Pires-Zottarelli (1999), Rocha (2002), Rocha & Pires-Zottarelli (2002) y Gouleva & Stephenson (2003) describieron zoosporangios menores a los observados en sustratos celulósicos en el presente estudio.

En la literatura, existen muchas divergencias en cuanto a la posición de esta especie a nivel genérico. De Bary & Woronin (*loc. cit.*) describieron por primera vez a esta especie como *Chytridium roseum*, caracterizándola por la presencia de zoosporangios inoperculados



y rizoides insertos en varios puntos de la pared. Fischer (1892) propuso la creación del género *Rhizophlyctis* para aquéllas especies que presentan una morfología semejante y sinonimizó *C. roseum* con *Rhizophlyctis rosea*. Posteriormente, Johanson (1944) realizó nuevas observaciones acerca del desarrollo del zoosporangio y la liberación de las zoosporas, concluyendo que en ella se formaba un opérculo y, por lo tanto, no podría permanecer en el género inoperculado *Rhizophlyctis*. Este autor creó entonces el género *Karlingia* para ubicar a las especies con zoosporangios exo y endoperculados y rizoides partiendo de varios puntos de la pared y sinonimizó a *R. rosea* con *Karlingia rosea*. Sparrow (1960) consideró la presencia de endopérculo como un carácter genéricamente inválido, sinonimizando a *Karlingia* y *Rhizophlyctis* y transfiriendo a todas las especies endoperculadas a este género y a las exoperculadas al género *Karlingiomyces* Sparrow (1960). De esta forma, *K. rosea* fue considerada sinónimo de *R. rosea*. Posteriormente, Dogma (1974) validó a *Karlingia* para especies endoperculadas y a *Karlingiomyces* para exoperculadas. Dogma (1974) y Karling (1977) aceptaron el nombre *Karlingia rosea*. Recientemente, Blackwell *et al.* (2004), abordaron este tema, concordando con la visión taxonómica de Sparrow (1960).

GÉNERO *INCERTAE SEDIS* (no asignado a ninguna familia *sensu* James *et al.*, 2006)

22. *Olpidium* sp. Fig. 5, E-F.

Talo holocárpico, monocéntrico, endobiótico, que no llena completamente la cavidad de la célula hospedadora, formando tanto zoosporangios como esporas de reposo. *Zoosporangio* predominantemente esférico o elipsoidales; 30-45 μm diám., de pared lisa, con un único tubo de descarga de longitud variable, cuyo extremo sobresale de la superficie del hospedador. *Opérculo* ausente. *Rizoides* ausentes. *Zoosporas* formadas en el interior del zoosporangio, con un único glóbulo, descargadas en un grupo compacto. *Esporas de reposo* no observadas.



Hábitat: parásito en huevos de gastrotricos (Chaetonotidae, Gastrotricha) (material estudiado); algas dulceacuícolas y marinas, angiospermas, esporas y protonemas de musgos y animales acuáticos microscópicos (Sparrow, 1960).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, parasitando huevos de Gastrotricha a partir de muestras de chala de maíz colocada en el arroyo; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: debido a que las especies de *Olpidium* son diferenciadas principalmente por el hospedador en el cual se desarrollan, la cepa obtenida podría corresponder a *O. gregarium*, *O. rotiferum* Karling, *O. granulatum* Karling u *O. paradoxum* Glockling, las cuales parasitan huevos y adultos de rotíferos (Glockling, 1998).

Discusión: el género *Olpidium* fue citado previamente por López & Mac Carthy (1985), quienes documentaron a *O. entophytum* parasitando a *Nitella* sp., en muestras provenientes de un estanque en Capital Federal (Buenos Aires). En Brasil, se han registrado dos especies parásitas de rotíferos adultos y sus huevos: *O. granulatum* y *O. rotiferum* (Karling, 1946a).

MONOBLEPHARIDOMYCETES

MONOBLEPHARIDALES

GONAPODYACEAE

23. *Gonapodya polymorpha* Thaxter, *Bot. Gaz.* 20: 481. 1895. **Fig. 5, G.**

Micelio formado por hifas ramificadas de forma irregular o dicotómica, que nacen del sustrato. *Zoosporangios* variables en forma y tamaño, ovoides, adelgazados hacia un extremo, terminales y solitarios, de proliferación interna. *Zoosporas* no observadas.



Gametangios terminales, los femeninos ovoides, con una o varias papilas de descarga; gametangio masculino corto, elíptico, con una única papila de descarga.

Hábitat: frecuente, sobre frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo (material estudiado); sobre frutos de Rosáceas principalmente *Rosa* spp. y *Malus* spp.; ramitas de árboles deciduos (Sparrow, 1960; Karling, 1977; Fuller & Jaworski, 1987); muestras de agua y suelo (Silva, 2002).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, 10-X-07, a partir de frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo; leg. Marano, Melo & Saparrat. Marano (LPS 48236).

Observaciones: forma pústulas en frutos de *Rosa* spp. sumergidos, en asociación con *Gonapodya prolifera* (Cornu) A. Fisch., *Blastocladia pringsheimii* Reinsch., *Blastocladia globosa* Kanouse, *Rhipidium* sp. y *Dictyuchus* spp. Ha sido previamente citada para nuestro país por Steciow *et al.* (2001a) creciendo sobre frutos en asociación con *B. pringsheimii*, en el acceso al club Regatas y arroyo El Zanjón (Ensenada).

Discusión: ha sido observada en ambientes con mayor grado de contaminación (Karling, 1977). Steciow *et al.* (2001a) observaron que las pústulas son menos abundantes y con menor desarrollo que las de *Gonapodya prolifera*. Esta especie presenta un hábito más abierto y ramoso que *G. prolifera*.

24. *Gonapodya prolifera* (Cornu) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen-Fl. 1: 382. 1892. Fig. 5, H.

Monoblepharis prolifera Cornu, *Bull. Soc. Bot. France* 18: 59. 1871; *Ann. Sci. Nat. Bot.* 15: 16. 1872; in Van Tieghem, *Traité de Botanique*. 1874.

Saprolegnia siliquaeformis Reinsch, *Habrb. Wiss. Bot.* 11: 293. 1878.



Gonopodya siliquaeformis (Reinsch) Thaxter, *Bot. Gaz.* 20: 480. 1895.

Gonopodya bohémica Cejp, *Bull. Soc. Mycol. France* 62: 10. 1946.

Micelio formado por hifas ramificadas, ocasionalmente divididas por pseudoseptos en segmentos cortos o largos. Ramas originadas de un punto en común, dispuestas de manera subumbelada o dicotómica. *Zoosporangios* largos, claviformes o elipsoidales; (71-) 76-112 (-148) × (15-) 20-26 μm, con base ensanchada y cuya porción distal se adelgaza; sésiles o separados de la rama por una constricción notoria, de proliferación interna. *Gametangios* masculinos y femeninos de proliferación interna, solitarios o en grupos. *Gametangio femenino* ovoide, alargado, ensanchado en su base y alargado hacia el ápice, formando una papila descarga. *Gametangio masculino* no observado. Características de las *zoosporas* y *gametas* no registradas.

Hábitat: frecuentemente encontrada sobre frutos de *Rosa* spp. secos, colocados en el arroyo (material estudiado); sobre frutos de Rosáceas principalmente *Rosa* spp. y *Malus* spp. (Sparrow, 1960; Karling, 1977; Fuller & Jaworski, 1987); sobre frutos de Rosáceas en condiciones anaeróbicas (Steciow *et al.*, 2001a); a partir de muestras de suelo y agua (Silva, 2002).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: zanjón Los Helechos (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06 y 2-V-07, a partir de frutos frescos de *Rosa* spp. colocados en el agua; arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, a partir de frutos de *Rosa* spp. frescos colocados en el arroyo; 2-V-07, sobre frutos de *Rosa* sp. colocados en el arroyo; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* s.n.

Observaciones: es muy común en este ambiente y ha sido encontrada formando pústulas en asociación con *Gonapodya polymorpha*, *Blastocladiopsis pringsheimii*, *Blastocladiopsis globosa*, *Rhipidium* sp. y *Dictyuchus* spp., creciendo sobre frutos de *Rosa* spp., sumergidos durante 10



días en el arroyo. Ha sido previamente citada para nuestro país por Steciow *et al.* (2001a) creciendo sobre frutos en asociación con *Blastocladia pringsheimii*, *Blastocladia incrassata* Indoh y *Blastocladia sparrowii* Indoh, en el acceso al club Regatas y en un canal artificial frente a COPETRO (Ensenada).

Discusión: de las dos especies conocidas, ésta es la más común y variable (Steciow *et al.*, 2001a). Karling (1977) describió zoosporangios mayores, de hasta 250 μm long.

MONOBLEPHARIDACEAE

25. *Monoblepharis hypogyna* Perrot, *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 38: 272. 1955. **Fig. 6, A-B.**

Monoblepharis sphaerica Cornu, emend. Woronin, *Mem. Acad. Sci. St. Péters. Phys. Math.* 16: 1-24. 1904.

Micelio de escaso desarrollo, gutulado, no ramificado. *Zoosporangios* no observados. *Oogonios*, 25-31 \times 10-22 μm . *Anteridios* cilíndricos, angostos; 12-25 \times 5 μm , con tubo de descarga levemente exerto, por debajo del septo del oogonio; oogonios y anteridios usualmente de a pares o en cadenas de ramificación basípeta. *Oosporas* exógenas, 15-31 μm diám, con ornamentaciones; 2,5 μm long.; pared castaño-anaranjada, gruesa. *Anterozoides* 5 μm diám. prom. *Oosferas* no observadas.

Hábitat: saprótrofa en hojas sumergidas de *L. lucidum* (material estudiado); en tallos de plantas acuáticas (*obs. pers.*); ramitas sumergidas de *Quercus robur* (Perrot, 1955).

Distribución geográfica: Alemania, Argentina (material estudiado), Estados Unidos de América, Finlandia, Reino Unido.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 10-X-07, a partir de hojas sumergidas de *L. lucidum* durante 42 días; *leg.* Marano. *Marano* (LPS 48237).



Observaciones: al igual que *Monoblepharis polymorpha*, sólo fue observada creciendo sobre las hojas de *L. lucidum*, sin desarrollarse en los sustratos adicionales (chala de maíz). Ha sido registrada asimismo en hojas de gramíneas palustres, en el Lago Fantasma (San Carlos de Bariloche, Río Negro) en donde es muy abundante.

Discusión: el diámetro de las oosporas registrado coincide con lo descrito en Sparrow (1960), sin embargo el tamaño de los anteridios difiere, ya que éstos alcanzan $9-27 \times 4-9 \mu\text{m}$.

26. *Monoblepharis polymorpha* Cornu, Bull. Soc. Bot. France 18: 59. 1871. Fig. 6, C.

Monoblepharis brachyandra Lagerheim, Bih. Kgl. Svensk. Vetensk. Ak. Handl. 25: 37. 1900.

Monoblepharis brachyandra var. *longis* Lagerheim, Bih. Kgl. Svensk. Vetensk. Ak. Handl. 25: 37. 1900.

Micelio filamentoso, $5-7,5 \mu\text{m}$ diám. *Zoosporangios* cilíndricos, $20 \times 10 \mu\text{m}$, terminales, solitarios, con un único poro de descarga apical. *Oogonios* cilíndricos; $(10-)$ $20-30 (-40) \times (7-)$ $12-18 (-20) \mu\text{m}$. *Anteridios* cilíndricos, angostos; $(7-)$ $12-18 \times 5-8 \mu\text{m}$, epíginos o alternando con los oogonios. *Oosporas* exógenas; $(10-)$ $17-22 (-28) \mu\text{m}$ diám. (incluyendo las ornamentaciones), con ondulaciones, pared castaño-anaranjada, gruesa. *Oosferas* no observadas.

Hábitat: saprótrofa en hojas sumergidas de *L. lucidum* (material estudiado); ramitas y restos animales; frutos de *Betula* spp., *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* L., *Pyrus pashia* Buch. & Ham. (Sparrow, 1960).

Distribución geográfica: Alemania, Argentina (material estudiado), Austria, China, Dinamarca, Estados Unidos de América, Finlandia, Francia, Latvia, Reino Unido, Suecia, Suiza.



Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 16-IX-07, a partir de hojas sumergidas de *L. lucidum* durante 21 días; leg. Marano. Marano (LPS 48235).

Observaciones: difiere de *Monoblepharis hypogyna* Perrott en la disposición de los anteridios, los cuales alternan con los oogonios o son ampliamente excertos en *Monoblepharis polymorpha*, mientras que son hipóginos y levemente excertos en *Monoblepharis hypogyna*. Esta especie sólo fue observada creciendo sobre las hojas de *L. lucidum*, sin desarrollarse en los sustratos adicionados (chala de maíz).

La única especie del género registrada para América del Sur es *Monoblepharis regignens* (Milanez *et al.*, 1994).

Discusión: el tamaño de las oosporas concuerda con lo descrito en Sparrow (1960), mientras que el diámetro del micelio y el tamaño de los zoosporangios son menores (12-15 μm y 130-234 \times 10-13 μm , respectivamente); los oogonios y los anteridios son levemente mayores (20-28 \times 5-7 μm y 10-35 \times 5-10 μm , respectivamente).



BLASTOCLADIOMYCOTA

Clave para la identificación de las especies descritas*

1. Talo miceliar	2
2. Gametotalo con gametangios de a pares, los femeninos de posición terminal	<i>Allomyces arbuscula</i> (27)
2'. Gametotalo con gametangios de a pares, los masculinos de posición terminal	<i>Allomyces macrogynous</i> (28)
1'. Talo no miceliar	3
3. Talo formado por una célula basal y varios zoosporangios, generalmente formando "pústulas" en frutos diversos	4
4. Célula basal globosa, ausencia de setas	<i>Blastocladiá globosa</i> (30)
4'. Célula basal no globosa, expandida distalmente en lóbulos o ramificada	5
5. Zoosporangios cuando deciduos, dejan cicatrices en la zona de inserción con la célula basal, setas presentes	<i>Blastocladiá pringsheimii</i> (31)
5'. Zoosporangios deciduos que no dejan cicatrices en la zona de inserción con la célula basal, setas ausentes	<i>Blastocladiá ramosa</i> (32)
3'. Talo no formado por una célula basal y zoosporangios	6
6. Talo exclusivamente policéntrico, zoosporangios conectados por istmos	<i>Catenaria</i> sp. (33)
6'. Talo generalmente monocéntrico, raramente policéntrico	<i>Catenophyctis variabilis</i> (34)

* se incluyeron sólo las especies con descripción morfológica realizada

BLASTOCLADIOMYCETES

BLASTOCLADIALES

27. *Allomyces arbuscula* Butler, *Ann. Bot. London* 25: 1027. 1911. Hatch, J. Elisha Mitchell

Sci. Soc. 49: 163. 1933. Fig. 6, D.

Blastocladiá strangulata Barret, *Bot. Gaz.* 54: 367. 1912.

Allomyces strangulata (Barret) Minden, in Falck, *Mykolog. Untersuch Beritche* 2: 214. 1916.

Allomyces arbuscula f. *dichotoma* (Coker & Grant) Kanouse, *Am. J. Bot.* 14: 303. 1927.

Allomyces kniepii Sorgel, *Nachrichten Gesell. Wiss. Gottingen. Math. Physik. Kl. Fachgruppe VI (Biol)* 2: 155. 1936.

Allomyces arbuscula var. *arbuscula* Emerson, *Lloydia* 4: 136. 1941.

Allomyces arbuscula var. *minor* Emerson, *Lloydia* 4: 136. 1941.



Micelio con hifas ramificadas de forma simpodial o dicótoma. *Zoosporangios* simples o catenulados; 40-70 × 30-40 μm, elipsoidal u ovoides, con extremos mayormente truncados, con 1-4 papilas de descarga. *Zoosporas* ovoides o elípticas. *Esporangios de reposo* ovoides, con ápice redondo y base truncada; 30-51 × 25-36 μm pared externa castaño-rojiza, finamente punteada. *Gametotalo* de aspecto semejante al esporotalo. *Gametangios* de pares, posteriormente catenulados, alternando gametangio femenino y masculino. *Gametangios femeninos* terminales, globosos, mayormente ovoides, incoloros; 30-56 × 36-46 μm, con 1-5 papilas, ubicados encima de los masculinos. *Gametangios masculinos* Ssubterminales, cilíndricos; 25-41 × 20-41 μm, de color anaranjado, con 2-5 papilas de descarga. *Gametas masculinas* ovoides o esféricas; 5- 10 μm. *Gametas femeninas* no observadas.

Hábitat: saprótrofa a partir de muestras de agua, sobre semillas de sésamo (material estudiado); sobre exuvias de insectos (Sparrow, 1960); a partir de muestras de suelo (Céspedes & Castillo, 1982); parásita de hirudíneos (Czeczuga *et al.*, 2003a).

Distribución geográfica: Alemania, Argentina, Brasil, Burma, Ceilán, Checoslovaquia, China, Congo Belga, Cuba, Estados Unidos de América, Filipinas, Guatemala, Haití, India, Islas Fidji, Japón, México, Polonia, Portugal, República Dominicana, Uganda.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de agua; *leg. Marano*. *Marano* (LPS 48247).

Observaciones: es una especie rara en este ambiente, ya que sólo se ha registrado en una ocasión.



Discusión: Sparrow (1960), describió meiosporangios de mayor tamaño (28-67 × 16-47 μm), mientras que el diámetro de los gametangios femeninos y los masculinos es levemente menor (40-61 × 16-30 y 6-56 × 13-24 μm, respectivamente).

28. *Allomyces macrogynous* (Emerson) Emerson & Wilson, *Mycologia* 46: 429. 1954. **Fig. 6, E.**

Allomyces javanicus var. *japonensis* Indoh, Sci. Rept. Tokyo, *Bunrika Daigaku* 4: 25. 1940.

Allomyces javanicus var. *macrogynous* Emerson, *Lloydia* 4: 1941.

Micelio con hifas formadas por pseudoseptos de longitud variable y divididas dicotómicamente. *Esporotalo* con *mitosporangios*, (45-) 51-101 (-116) × (30-) 35-56 (-58) μm. *Esporangios de resistencia (meiosporangios)* abundantes, castaños, de pared gruesa y finamente punteada; 32-67 (85) × (26) 31-56 (61) μm, deciduos a la madurez. *Gametangios* abundantes, regulares en forma y tamaño, dispuestos de a pares; *gametangio masculino* terminal, anaranjado; (25-) 31-72 (103-) × (-20) 26-31 (-36) μm; *gametangio femenino* subterminal, cilíndrico y marcadamente elongado en relación al anterior; (41-) 46-173 (-184) × 26-46 μm (proporción 2-3 hasta 4 veces más largo que el gametangio masculino).

Hábitat: saprótrofa en muestras de agua incubadas con escamas de pejerrey (material estudiado); muestras de suelo (Joffily, 1947); muy abundante en suelo agrícola (Marano *et al.*, 2006) y sobre semillas de cáñamo (Sparrow, 1960).

Distribución geográfica: Argentina, Brasil, China, Japón, Venezuela.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre escamas de pejerrey a partir de muestras de agua; *leg.* Marano. *Marano* s.n.



Observaciones: presenta meiosporangios de mayor tamaño y los gametangios femeninos son ligeramente más largos (Marano *et al.*, 2006) que los descritos en Sparrow (1960) y Chien (1974). Ha sido registrada previamente en suelos cultivados de los partidos de Luján y General Rodríguez y obtenida sobre semillas de sésamo a partir de muestras de suelo (Steciow *et al.*, 2006). Es el primer registro de esta especie creciendo sobre escamas de peces, si bien su desarrollo en este sustrato fue escaso.

Discusión: el tamaño de los meiosporangios coincide con los descritos en Sparrow (1960).

29. *Blastocladia* sp.

Hábitat: en hojas en descomposición de *L. lucidum* (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 05-IX-07, a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum*; leg. Marano. Marano s.n.

Observaciones: muy rara en este ambiente.

Discusión: no se ha realizado una descripción morfológica debido a la escasez de material.

30. *Blastocladia globosa* Kanouse, *Am. J. Bot.* 14: 298. 1927. Fig. 6, F.

Talo que alcanza 194-230 × 112-132 (-164) µm. *Célula basal* globosa o subglobosa, de pared lisa y gruesa, de contenido castaño. *Setas* ausentes. *Zoosporangios* clavados, numerosos. *Esporas de reposo* no observadas.



Hábitat: forma pústulas pequeñas en frutos de *Pyrus malus* (Sparrow, 1960 y material estudiado), *Rosa* spp. (material estudiado); *Crataegus* spp. (Crooks, 1937) y *Cornus officinale* (Indoh, 1940); a partir de muestras de agua (Rocha & Merighi, 1986).

Distribución geográfica: Argentina, Australia, Brasil, Estados Unidos de América, India, Japón, Reino Unido.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, sobre frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo; 14-XI-06, a partir de frutos de *L. lucidum* recolectados en el arroyo; *leg.* Marano. *Marano* (LPS 48231).

Observaciones: muy frecuente en aguas estancadas y contaminadas de distintos cursos de agua de la provincia de Buenos Aires (*obs. pers.*); registrada por primera vez para nuestro país en el arroyo Vitel Sur, Chascomús, Buenos Aires (Steciow, 1999).

Discusión: el talo es levemente menor que el descrito en Sparrow (1960), en donde los talos alcanzan hasta 260 μm long.

31. *Blastocladia pringsheimii* Reinsch, *Jahrb. Wiss. Bot.* 11: 298. 1878. **Fig. 6, G.**

Talo de hábito recto; célula basal variable en tamaño, generalmente cilíndrica, con lóbulos expandidos en su parte distal. *Zoosporangios* cilíndricos, ocasionalmente curvos; 38-115 \times 10-20 μm ; cuando deciduos, dejan cicatrices en la zona de inserción. *Setas* presentes. *Zoosporas* no observadas. *Esporangios de resistencia* esféricos u ovoides; 30-36 \times 26-32 μm , de base truncada, pared gruesa, castaña y punteada.

Hábitat: muy abundante en agua, formando pústulas densas sobre frutos de *Rosa* spp. (material estudiado); *Pyrus malus* (Minden, 1902), *Crataegus* spp. (Kanouse, 1927); frutos de *Solanum lycopersicum* L. (Blackwell, 1937); *Musa paradisiaca* L., *Cotoneaster* spp., *Japonica*



spp. (Crooks, 1937); a partir de muestras de agua incubadas con frutos de *Malus* spp. (Nascimento, 2007); a partir de muestras de suelo (Emerson & Cantino, 1948).

Distribución geográfica: Argentina, Australia, Brasil, Bulgaria, China, Estados Unidos de América, Holanda, Reino Unido, Uganda.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* zanjón Los Helechos (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 2-V-07, a partir de frutos de *Rosa* spp. frescos colocados en el agua; arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06 y 2-V-07, a partir de frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo; 14-XI-06, a partir de frutos de *L. lucidum* recolectados en el arroyo; *leg. Marano. Marano* (LPS 48230).

Observaciones: es la especie del género más comúnmente observada. En este ambiente crece formando pústulas en asociación con *Blastocladia globosa*, *Rhipidium* sp., *Gonapodya prolifera*, *Gonapodya polymorpha* y ocasionalmente con *Leptomitus lacteus* C. Agardh. Ha sido registrada por primera vez para nuestro país en el arroyo Vitel Sur, Chascomús, Buenos Aires (Steciow, 1999).

Discusión: se caracteriza por la presencia en el talo de una célula basal expandida distalmente, formando lóbulos dilatados, zoosporangios que no proliferan internamente y muy abundantes en su ápice, que dejan cicatrices cuando son deciduos. Presenta zoosporangios cilíndricos, de menor diámetro que los descritos en Milanez (1968) y en Pires-Zottarelli (1990), en donde se describen tamaños de 100-150 × 35-50 μm y de 43-190 × 13-99 μm, respectivamente. Tanto los zoosporangios y los esporangios de resistencia son menores que los registrados en Milanez *et al.* (2003) (50-250 × 10-60 μm y de 36-198 × 28-156 μm, respectivamente).



32. *Blastocladia ramosa* Thaxter, Bot. Gaz. 21: 50. 1896. Fig. 6, H.

Características morfométricas del *talo* no registradas. *Célula basal* cilíndrica, dividida dicotómicamente en su parte distal en dos ejes secundarios, que se ramifican de manera simpodial o irregular. *Porción basal* del talo escasamente ramificada, de pared lisa y delgada. *Setas* ausentes. *Zoosporangios* terminales o subterminales, deciduos, ovoides con base truncada o fusiformes, con papila de descarga apical. *Liberación de las zoosporas* no observada. *Esporangios de reposo* ovoides, espatulados, con ápice redondeado y base truncada, de pared internamente punteada y levemente castaña.

Hábitat: encontrada frecuentemente sobre frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo (material estudiado); sobre tallos sumergidos de *Populus* spp., frutos de *Malus* spp., *Musa paradisiaca*, *Pyrus* spp. y *Solanum* spp. (Sparrow, 1960); sobre frutos de *Rosa* spp. (Steciow & Elíades, 2002a).

Distribución geográfica: Alemania, Argentina, Australia, Brasil, China, Estados Unidos de América, India, Japón, Reino Unido.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, a partir de frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* s.n.

Observaciones: forma pústulas pequeñas sobre frutos de *Rosa* spp. en asociación con *Rhipidium interruptum* Cornu y *Blastocladia pringsheimii* (material estudiado). Se reconoce por su talo dividido dicotómicamente y por sus zoosporangios deciduos, ovoides y de base truncada o fusiformes (Steciow & Elíades, 2002a). Ha sido previamente citada para nuestro país por Steciow & Elíades (2002a) creciendo sobre frutos en un canal artificial frente a PROSUL, Ensenada. Ha sido cultivada en medios agarizados por Emerson & Cantino (1948) y Fuller & Jaworski (1987).



Discusión: es una especie poco frecuente en este ambiente, en relación con las restantes especies del género encontradas.

CATENARIACEAE

33. *Catenaria* sp.# 1.

Talo eucárpico, policéntrico, endobiótico, ramificado o no, septado a intervalos irregulares. *Zoosporangios* de forma irregular, conectados por itsmos, provistos de un largo tubo de descarga. *Zoosporas* no observadas. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: sobre mudas de serpiente, a partir de muestras de arena de zonas costeras (material estudiado); parásita o saprótrofa en huevos de animales microscópicos (termitas, rotíferos, entre otros), en *Allomyces* y en algas de agua dulce (Sparrow, 1960).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* zona costera al Río de la Plata (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 7-XII-07, sobre mudas de serpiente a partir de muestras de arena; *leg.* Marano & Arellano. *Marano* s.n.

Observaciones: debido a la escasez de material, la cepa no ha podido ser identificada a nivel específico.

Discusión: *Catenaria anguillulae* es la única especie del género registrada hasta el momento en el país, en el arroyo Vitel Sur, Chascomús, Buenos Aires (Steciow, 1998b).

34. *Catenophlyctis variabilis* Karling, *Am. J. Bot.* 52: 133-138. 1965. **Fig. 7, A.**

Phlyctorhiza variabilis (Karling) Karling, *Amer. J. Bot.* 34: 27. 1947.



Talo eucárpico, monocéntrico, ocasionalmente policéntrico, intramatricial. *Zoosporangios* hialinos, de pared lisa, variables en forma, ovoides, esféricos, angulares o mayormente irregulares; (25-) 45-77 (-92) μm diám., de paredes delgadas. *Rizoides* ramificados, partiendo de los extremos del zoosporangio. *Opérculo* ausente, con 1-3 orificios o tubos de descarga. *Zoosporas* ovoides o elipsoidales, con numerosos gránulos refringentes; diferenciadas en el interior del zoosporangio, que se descargan primariamente en un grupo compacto a través de uno a múltiples poros y luego las restantes escapan del zoosporangio individualmente. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: muy frecuente y abundante sobre mudas de serpiente (Karling, 1965 y material estudiado), a partir de muestras de agua, mudas de serpiente colocadas en el cuerpo de agua y materia orgánica (material estudiado); suelo (Nascimento, 2007); plumas de aves (Czeczuga *et al.*, 2004a).

Distribución geográfica: Africa, Alaska, Argentina (material estudiado), Brasil, Egipto, Estados Unidos de América, Israel.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, 28-VI-06, 18-X-06 y 22-II-07, a partir de mudas de serpiente colocadas en el arroyo y sobre mudas de serpiente a partir de restos vegetales y muestras de agua; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 48243).

Observaciones: ubicua, muy común sobre sustratos queratínicos (mudas de serpiente). Karling (1965) cita a esta especie en sustratos queratínicos y celulósicos, si bien Pires-Zottarelli (1999), Rocha (2004) y las observaciones realizadas, muestran que esta especie restringe su crecimiento a sustratos queratínicos.

Discusión: presenta zoosporangios cuyos tamaños coinciden con lo descrito en Knox & Paterson (1973) y Karling (1965). Por el contrario, son levemente mayores a los citados en Sparrow (1960), Rocha & Zottarelli (2002), Golubeva & Stephenson (2003) y Nascimento



(2007). Al igual que Nascimento (2007), se ha observado la disposición radial de los zoosporangios en los talos policéntricos.

CHROMOALVEOLATA

STRAMINIPIILA

HYPHOCHYTRIOMYCOTA

*Clave para la identificación de las especies descritas**

-
- | | |
|--|---------------------------------------|
| 1. Zoosporangios provistos de setas no ramificadas, principalmente saprótrofa, raramente parásita en oogonios de otros Peronosporomycota | <i>Rhizidiomyces hirsutus</i> (36) |
| 1'. Zoosporangios desprovistos de setas, principalmente parásita en oogonios de otros Peronosporomycota, raramente saprótrofa | <i>Rhizidiomyces apophysatus</i> (35) |
-

* se incluyeron sólo las especies con descripción morfológica realizada

HYPHOCHYTRIALES

RHIZIDIOMYCETACEAE

35. *Rhizidiomyces apophysatus* Zopf, *Nova Acta Acad. Leop. Carol.* 47: 188. 1884. Fig. 7, B.

Talo eucárpico, monocéntrico, formado por una parte epibiótica (zoosporangio) con apófisis y sistema rizoidal ramificado endobiótico. *Zoosporangio* sésil, de color castaño-dorado, esférico o subesférico; (15-) 25-40 (-51) μm diám.; tubo de descarga, 36 μm long. prom. y hasta 72 μm long. máx., de posición apical. Pared del zoosporangio lisa. *Apófisis* intramatricial, refringente, fusiforme, 10-16 μm diám. *Opérculo* ausente. *Rizoides* ramificados, que nacen desde la apófisis a partir de uno o dos ejes. *Zoosporas* con un único flagelo de inserción anterior. Durante la descarga, se forma una papila que rápidamente se convierte en un tubo de paredes delgadas a través del cual el contenido del zoosporangio se libera en una masa compacta formando una vesícula esférica o ampolla que permanece en la boca del tubo de descarga y desde la cual se diferencian las zoosporas. *Esporas de reposo*



esféricas; 9,3 μm diám. prom., provistas de un glóbulo lipídico central, de pared lisa o rugosa.

Hábitat: parásita sobre oogonios de *Achlya* sp., *Saprolegnia* spp. (material estudiado); *Achlya apiculata* de Bary, *Achlya conspicua* Coker, *Achlya flagellata* Coker, *Achlya klebsiana* Pieters, *Achlya polyandra*, *Saprolegnia asterosphora* de Bary y *Vaucheria* spp.; saprótrofa, aislada a partir de muestras de suelo; sobre polen de *Cedrus* spp. (material estudiado), *Pinus* spp., y *Liquidambar* spp. (Sparrow, 1960); parásita en *Achlya brasiliensis* Milanez (Milanez, 1965).

Distribución geográfica: Alemania, África, Argentina (material estudiado), Brasil, Checoslovaquia, Estados Unidos de América, Hungría, India, Japón, Reino Unido.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: zanjón Los Helechos (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 15-X-05, sobre oogonios de *Achlya* sp. a partir de muestras de agua, 10-X-07, sobre polen de *Cedrus* spp. a partir de muestras de agua; arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre oogonios de *Achlya* spp. a partir de muestras de materia orgánica; 18-X-06, sobre *Saprolegnia* spp. a partir de muestras de agua y materia orgánica; leg. Marano. Marano s.n.

Observaciones: forma densas agrupaciones sobre los oogonios del hospedador y sus rizoides penetran en las oosporas a partir de las cuales se nutren, impidiendo que éstas maduren o provocando su colapso. Ha sido aislada en granos de polen de *Cedrus* spp.

Discusión: Sparrow (1960) describió zoosporangios cuyos diámetros son levemente menores (18-45 μm), mientras que el diámetro de la apófisis descrito por este autor es mayor (hasta 18,5 μm).



36. *Rhizidiomyces hirsutus* Karling, Bull. Torrey Bot. Club 72: 47. 1945. Fig. 7, C-D.

Talo eucárpico, monocéntrico, epibiótico. *Zoosporangio* séstil, esférico o subesférico; (20-) 30-62 (-77) μm diám., de color dorado y pared delgada, provisto de un número variable de setas; 51-92 μm long., ramificadas o no. *Sistema rizoidal* muy ramificado que parte de un eje simple en la base del zoosporangio. Características de la zoosporas y descarga de las mismas, semejante a *Rhizidiomyces apophysatus* Zopf. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: saprótrofa sobre semillas de sésamo y cáñamo a partir de muestras de agua (material estudiado); chala de maíz, epidermis de *Allium cepa*, polen de *Cucurbita* spp. y numerosas angiospermas, exuvias de insectos (Karling, 1945b); ocasionalmente parásita sobre oogonios de *Achlya* sp. (Karling, 1945b y material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Brasil, Estados Unidos de América.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: zanjón Los Helechos (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 15-X-05, sobre oogonios de *Achlya* sp. a partir de muestras de agua; arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, parasitando oogonios de *Achlya* sp. a partir de muestras de materia orgánica; 28-II-07, saprótrofa sobre semillas de sésamo a partir de muestras de agua; *leg. Marano*. *Marano* (LPS 48232).

Observaciones: registrada en este ambiente en asociación con *Rhizidiomyces apophysatus* sobre oogonios de *Achlya* spp. Se distingue de *R. apophysatus* por el mayor tamaño del talo y la presencia de largas setas. Representa el segundo registro de esta especie como parásita (Karling, 1945b). Ha sido aislada en granos de polen de *Cedrus* spp. y cultivada en medio agarizado YpSs/10 (a partir de granos de polen colonizados), donde crece formando colonias pequeñas y blanquecinas.



Discusión: los zoosporangios descritos en Sparrow (1960), presentan mayor diámetro (globosos: 60-180 μm diám.; ovoides: 8-20 \times 26-60 μm), mientras que las setas descritas por este autor, presentan mayor longitud (hasta 190 μm long.).

PERONOSPOROMYCOTA

Clave para la identificación de las especies descritas*

1. Talo intramatricial (endobiótico)	2
2. Talo unicelular, parásitos de otros organismos zoospóricos	3
3. Parásitos de varios géneros de Saprolegniales	<i>Olpidopsis</i> aff. <i>varians</i> (57)
3'. Parásito de especies de <i>Pythium</i>	<i>Olpidopsis pythii</i> (56)
2'. Talo miceliar, saprótrofos en sustratos de diferente composición	4
4. En sustratos celulósicos (chala de maíz)	<i>Aphanomyces saprophytica</i> (61)
4'. En sustratos queratínicos (mudas de serpiente)	5
5. Esporas de reposo agrupadas dentro de ensanchamientos miceliares (vesículas)	<i>Aphanomyces punctata</i> (60)
5'. Esporas de reposo no agrupadas dentro de ensanchamientos miceliares, solitarias en el interior del micelio	<i>Leptolegniella keratinophila</i> (62)
1'. Talo principalmente extramatricial, formado por una célula basal ramificada o miceliar	6
6. Talo formado por una célula basal ramificada	<i>Rhipidium interruptum</i> (68)
6'. Talo miceliar	7
7. Hifas constrictas, con pseudoseptos a intervalos regulares, cada segmento conteniendo uno a varios gránulos de celulosa	<i>Apodachlya</i> sp. (58)
7'. Hifas no constrictas	8
8. Descarga de las zoosporas tipo aclioide, dictiucoide o traustotecoide	9
9. Descarga de las zoosporas aclioide	10
10. Masa de quistes de zoosporas generalmente no persistente y de forma irregular	11
11. Zoosporangios no diferenciados del resto del micelio, semejantes a hifas vegetativas	12
12. Parásita en el interior de hifas de otras Saprolegniales	<i>Aphanomyces parasiticus</i> (47)
12'. Saprótrofa en sustratos queratínicos	<i>Aphanomyces laevis</i> (46)
11'. Zoosporangios claramente diferenciados de las hifas vegetativas, mayormente clavados	<i>Protoachlya paradoxa</i> (51)
10'. Masa de quistes de zoosporas generalmente persistente y de forma regular	13



13. Oogonios de pared lisa, con una a varias oosporas excéntricas en su interior	14
14. Presencia de ensanchamientos semejantes a oogonios, intercalados con los oogonios funcionales, ramas anteridiales mayormente diclinas, ocasionalmente monoclinas y raramente andróginas	<i>Achlya anomala</i> (40)
14'. Ausencia de ensanchamientos semejantes a oogonios, ramas anteridiales exclusivamente diclinas, generalmente no funcionales (no asociadas a oogonios)	<i>Achlya caroliniana</i> (41)
13'. Oogonios de pared ornamentada con proyecciones mamiformes, con una única oospora subcéntrica en su interior	<i>Achlya radiosa</i> (43)
9'. Descarga de las zoosporas dictiucoide, saprolegnoide o traustotecoide	15
15'. Descarga dictiucoide (ocasionalmente aplanoide)	16
12. Presencia de estructuras especiales para la captura de otros microorganismos (rotíferos)	<i>Dictyuchus</i> sp.# 1 (49)
12'. Ausencia de estructuras especiales	<i>Dictyuchus monosporus</i> (50)
15'. Descarga saprolegnoide o traustotecoide	17
17. Descarga de las zoosporas saprolegnoide, oogonios con pared ornamentada, oosporas subcéntricas o céntricas	<i>Scoliolegnia asterosphora</i> (53)
17'. Descarga de las zoosporas traustotecoide, oogonios generalmente con pared lisa, oosporas excéntricas	<i>Thraustotheca recurva</i> (54)
8'. Descarga de las zoosporas de otra forma	18
18. Descarga de las zoosporas en vesícula, parásito de rotíferos	<i>Pythium rotiferum</i> (65)
18'. Descarga de las zoosporas no en vesícula	<i>Phytophthora</i> sp. (63)

* se incluyeron sólo las especies con descripción morfológica realizada

PERONOSPOROMYCETES

PERONOSPOROMYCETIDAE

SAPROLEGNIALES

SAPROLEGNIACEAE

37. *Achlya* sp.



Hábitat: saprótrofa en chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, 18-X-06, 28-II-07, sobre chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo a partir muestras de agua, materia orgánica y sustratos *in situ*; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: al no desarrollar estructuras sexuales (oogonios y ramas anteridiales) en cultivos en agua y en medio agarizado (YpSs/10), no pudo identificarse a nivel específico.

38. *Achlya* sp.# 1

Hábitat: saprótrofa sobre mudas de serpiente (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-II-06, sobre mudas de serpiente, a partir de mudas de serpiente colocadas en el arroyo (sustratos *in situ*); *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: al no desarrollar estructuras sexuales (oogonios y ramas anteridiales) en cultivos en agua y en medio agarizado (YpSs/10), no pudo identificarse a nivel específico.

Discusión: se registró junto a *Achlya* sp.# 2 en mudas de serpiente. Ambas se diferencian por las características del micelio y del crecimiento de la colonia observadas a simple vista, si bien no han podido ser identificadas a nivel específico ya que no desarrolló estructuras sexuales (oogonios y anteridios) en cultivos en agua y en medio agarizado (YpSs/ 10).



39. *Achlya* sp.# 2

Hábitat: saprótrofa sobre mudas de serpiente (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-II-06, sobre mudas de serpiente a partir de mudas de serpiente colocadas en el arroyo (sustratos *in situ*); leg. Marano. Marano s.n.

Observaciones: rara en este ambiente.

Discusión: al no desarrollar estructuras sexuales (oogonios y ramas anteridiales) en cultivos en agua y en medio agarizado (YpSs/10), no pudo identificarse a nivel específico.

40. *Achlya anomala* Steciow & Marano, *Botanica Lithuanica* 14: 49. 2008. Fig. 7, E.

Especie monoica. *Colonia* en semillas de sésamo de 1-3,5 cm diám. *Micelio* de extenso desarrollo; hifas moderadamente ramificadas. *Ensanchamientos semejantes a oogonios* ovoides u obovoides; 19-68 μm diám en la base subglobosa y hasta 245 μm long. cuando obovoides, cuyo contenido se resuelve en oosporas de menor tamaño que las normales. *Yemas* escasas o abundantes, dependiendo de la edad del cultivo; cilíndricas, irregulares, o ramificadas; terminales o intercalares, simples o en cadena. *Zoosporangios* fusiformes o cilíndricos, raramente naviculados; provistos de uno a varios poros de descarga laterales y apicales; rectos o curvos; de renovación basípeta o cimosa; 111-800 (-1800) \times (19-) 24-72 μm . *Zoosporas* de descarga acioide; quistes primarios, 10-12 μm diám. *Oogonios* laterales o terminales, ocasionalmente intercalares, simples o catenulados; esféricos, piriformes, ovoides, obovados, obovoides, ocasionalmente doliformes; (27-) 45-87 (-146) μm diám. Pared del oogonio interiormente punteada; frecuentemente lisa, raramente con una a varias papilas o proyecciones tuberculadas. Pie del oogonio de 19-63 (-437) μm long.; recto, curvo,



inclinado; ramificado. *Oosporas* que alcanzan la madurez dentro de los oogonios normales o que no se desarrollan en el interior de los más grandes anormales; excéntricas; esféricas o elípticas; (1-) 2-12 (-20) por oogonio, que llenan su interior o no, en el caso de los oogonios anormales; (19-) 25-31 (-41) μm diám. *Ramas anteridiales* usualmente abundantes; principalmente diclinas, ocasionalmente monoclinas, raramente andróginas; irregulares; muy ramificadas; persistentes. *Célula anteridial* simple; tubular a irregular; persistente; adherida al oogonio lateralmente, en forma digitada o por proyecciones; tubos de fertilización no observados.

Hábitat: saprótrofa, obtenida a partir de sustratos artificiales (fragmentos de acetato) colocados en el arroyo e incubados con semillas de sésamo (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 31-V-04, 8-VI-04, sobre semillas de sésamo a partir de fragmentos de acetato colocados en el arroyo; *leg.* Marano. *Steciow & Marano* (LPS 47444, LPSC 877).

Discusión: se relaciona con *Achlya diffusa* Harvey y *Achlya debaryana* Humphrey. Las similitudes y diferencias con ambas especies pueden consultarse en Steciow & Marano (2008).

41. *Achlya caroliniana* Coker, Bot. Gaz. 50: 381. 1910.

Micelio de limitado desarrollo sobre semillas de sésamo. *Yemas* presentes. *Zoosporangios* filiformes o fusiformes, con poros de descarga terminales y laterales; de renovación simpodial; descarga aclioide. *Oogonios* laterales o intercalares, esféricos, piriformes, obovoides, angulares, apiculados; (20-) 25-46 (-57) μm diám.; pared del oogonio escasamente punteada o no punteada interiormente, lisa, con proyecciones o papilada; pie



del oogonio recto, inclinado o curvo, usualmente no ramificado. *Ramas anteridiales* diclinas, raramente funcionales (generalmente no asociadas a oogonios); célula anteridial ramificada o no, de contacto lateral. *Oosporas* excéntricas, 1-5 por oogonio (mayormente 1-2), esféricas u elipsoidales; 20-26 (-31) μm diám.

Hábitat: saprótrofa, obtenida a partir de suelo (Miranda, 2007 y material estudiado) y plumas de aves (Czeczuga *et al.*, 2004a); suelo contaminado con hidrocarburos (Steciow, 1992); suelo cultivado con *Glycine max* (L.) Merr (*obs. pers.*); parásita de moluscos gasterópodos (Czeczuga, 2000), peces (Czeczuga *et al.*, 2002a) e hirudíneos (Czeczuga *et al.*, 2003a).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: espinal y selva en galería (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 7-XII-07, sobre semillas de sésamo a partir muestras de suelo; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: la presencia de oogonios con pared lisa o papilada, oosporas excéntricas y el escaso desarrollo de anteridios funcionales, son las características principales de esta especie. Ha sido registrada previamente en nuestro país por Steciow (1996a) en la laguna Vitel y tributarios (Chascomús) y en suelos contaminados con hidrocarburos (Ensenada).

Discusión: difiere de lo descrito en Coker (1923), ya que este autor refiere la existencia de anteridios hipóginos y o la ausencia de anteridios. Fueron observados oogonios de mayor rango (21-76 μm diám) que los descritos en Johnson (1956). Gomes *et al.* (2003), describieron oogonios esféricos levemente mayores (29-49 μm diám.).

42. *Achlya prolifera* Nees von Esembeck, Nova Acta Phy. Med. Acad. Caes. Leop-Carol. Nat. Cur. 11: 514. 1823. **Fig. 7, F.**

Leptomitus prolifera Agardl, *Systema Algarum*, p. 48. 1824.



Saprolegnia prolifera Braun, *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur*, p. 268. 1894.

Achlya aplanes Maurizio, *Flora* 79: 135. 1894.

Achlya flexuosa Nagai, *J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ.* 32: 18. 1931.

Achlya aplanes var. *indica* Saksena and Dayal, in Dayal, *Proc. Natl. Acad. Sci. India, Sect. B, Biol. Sci.* 28: 56. 1958.

Hábitat: saprótrofa, obtenida a partir de suelo y agua (Silva, 2002); hojas sumergidas de *Quercus robur* (Schoenlein-Crusisus et al., 1990).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-06-06, sobre semillas de sésamo a partir muestras de materia orgánica; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: rara en este ambiente.

Discusión: esta especie fue identificada sólo mediante análisis de la región ITS1 e ITS2 del ADNr, por lo que no se dispone de descripción morfológica.

43. *Achlya radiosa* Maurizio, *Mittheil. Deutsch. Fischerei-Vereins* 7: 57. 1899. **Fig. 7, G.**

Achlya decorata Petersen, *Bot. Tidsskrift* 29: 383. 1909.

Achlya asterosphora Minden, *Krypt.-fl. Mark Brandenburg* 5: 549. 1912.

Achlya turfosa Johannes, *Archiv. Microbiol.* 14: 597. 1949.

Especie monoica. *Micelio* de escaso desarrollo, hifas ramificadas. *Yemas* no observadas. *Zoosporangios* fusiformes o filiformes, de renovación simpodial. *Descarga de las zoosporas* aclioides, persistentes en el poro de salida del zoosporangio. *Oogonios* esféricos o piriformes, laterales, raramente terminales, de pared externa ornamentada; (36-) 51-62 (-68) μm diám.



incluyendo las ornamentaciones. Pared del oogonio con ornamentaciones mamiformes, muy raramente crenulada. Pie del oogonio recto o curvo, mayormente no ramificado. *Ramas anteridiales* andróginas, cortas, no ramificadas, 1-2 por oogonio, muy raramente diclinas. *Célula anteridial* de inserción apical. *Oospora* única, subcéntrica, esféricas, que no llenan la cavidad del oogonio; (20-) 25-36 (-41) μm diám. *Germinación de las ooporas* no observada.

Hábitat: saprótrofa sobre semillas de sésamo, a partir de chala de maíz y frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo durante 10-15 días (material estudiado); sobre semillas de *Sorghum* spp., a partir de muestras de agua y suelo (Rocha, 2004; Miranda, 2007); parásita de moluscos gasterópodos (Czeczuga, 2000) y peces (Czeczuga *et al.*, 2002a).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre semillas de sésamo a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; 10-X-07, a partir de frutos de *Rosa* spp. colocados en el agua; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: la característica más distintiva de esta especie es la presencia de oogonios con ornamentaciones mamiformes, oosporas subcéntricas y anteridios andróginos. Fue descrita como *Achlya pseudoradiosa* por Beneke & Rogers (1962) y sinonimizada con *Achlya radiosa* por Johnson *et al.* (1975), debido al tipo de ornamentación del oogonio. Ha sido registrada con anterioridad en la provincia de Buenos Aires en Río Santiago, Ensenada (Steciow, 1992), en el arroyo Don Carlos, La Plata (Marano & Steciow, 2006a) y en charcas semipermanentes de la zona de inundación del arroyo El Pescado, La Plata (Arellano, *com. pers.*) y en la provincia de Río Negro, en el Lago Fantasma, San Carlos de Bariloche (*obs. pers.*).

Discusión: Miranda (2007) describió oogonios de menor rango de tamaño (40-57,5 μm diám.), mientras que Paul (1984), describió un rango más amplio que el registrado en el



presente estudio (40-100 μm diám.). De acuerdo con Miranda (2007), las oosporas alcanzan menor tamaño (20-30 μm diám.). Pires-Zottarelli (1999), describió oogonios de menor diámetro (25-32 μm). A diferencia de Forbes (1935) y Paul (1984), no se observaron oogonios con dos oosporas en su interior.

44. *Achlya* aff. *rodrigueziana*

Hábitat: en semillas de sésamo, a partir de hojas en descomposición de *P. salicifolia* (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 26-V-08, en semillas de sésamo, a partir de hojas en descomposición de *P. salicifolia*; leg. Marano. Marano s.n.

Observaciones: rara en este ambiente.

Discusión: no se ha realizado una descripción morfológica y ha sido identificada bajo el status de *affinis* debido la escasez de material.

45. *Aphanomyces* sp.

Hábitat: en chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo, a partir de muestras de materia orgánica y sustratos colocados *in situ* (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, 28-VI-06; 18-X-06 y 28-II-07, en chala



de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo, a partir de muestras de materia orgánica y sustratos colocados en el arroyo (*in situ*); *leg.* Marano. Marano s.n.

Observaciones: frecuente en este ambiente.

Discusión: no se ha realizado una descripción morfológica y no ha podido ser identificada a nivel específico debido a la ausencia de estructuras sexuales en cultivos en agua.

46. *Aphanomyces laevis* de Bary, *Jahrb. Wiss. Bot.* 2: 179. 1860. **Fig. 7, H.**

Aphanomyces helicoides Minden, *Kryptogamenfl. Mark. Branderburg.* 5: 559. 1912 (1915).

Aphanomyces balbohensis Harvey, *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 58: 35. 1942.

Aphanomyces laevis var. *helicoides*, Cejp, *Oomycetes I, Flora CSR, Ser. B, Part 2*, p. 97. 1952.

Especie monoica. *Micelio* de moderado desarrollo, colonia de 3,2-3,5 cm diám.; Hifas delicadas; 5-11 μm diám. en la base, generalmente no ramificadas. *Zoosporangios* filamentosos, de aspecto semejante a las hifas vegetativas, rectos; (45-) 81-241 (-613) \times 5-11 μm , terminales, ocasionalmente laterales, no ramificados. *Zoosporas* primarias, 7-10 μm diám., enquistadas en el extremo del zoosporangio, de descarga poroide. *Oogonios* de coloración castaña, terminales, raramente laterales, esféricos o piriformes; (20-) 25-36 (-38) μm diám.; pared externa e interna del oogonio lisa, no puntada internamente. *Oospora* única; (15-) 20-26 μm diám., que no llena completamente la cavidad de oogonio, y a la madurez presenta una gota lipídica excéntrica. *Germinación de las oosporas* no observada. *Ramas anteridiales* una a varias que contactan al oogonio, envolviéndolo en ocasiones; mayormente diclinas, infrecuentemente monoclinas, ramificadas o no. *Célula anteridial* robusta, persistente, de contacto lateral.



Hábitat: sobre mudas de serpiente a partir de muestras de agua (material estudiado); exuvias de insectos, larvas de termitas y hojas sumergidas en descomposición de *Salix* spp.; a partir de muestras de agua y suelo (Scott, 1961; Céspedes & Castillo, 1982); plumas de aves (Czeczuga *et al.*, 2004a); parásita de *Cambarus clarkii* (Crustaceae), diatomeas y desmidiáceas (Scott, 1961), peces (Czeczuga & Muszyńska, 1999), moluscos bivalvos, gasterópodos (Czeczuga, 2000) e hirudíneos (Czeczuga *et al.*, 2003a).

Distribución geográfica: África, Alemania, Argentina (material estudiado), Brasil, Bulgaria, Canadá, Checoslovaquia, China, Cuba, Dinamarca, Estados Unidos de América, Filipinas, Haití, India, Islandia, Japón, México, Noruega, Nueva Zelanda, Panamá, Polonia, Rumania, República Dominicana, Rusia, Sri Lanka, Suiza, Trinidad y Tobago, Venezuela, Yugoslavia.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, sobre mudas de serpiente a partir de muestras de agua y a partir de mudas de serpiente colocadas en el arroyo; *leg.* Marano. *Marano* (LPS 47891).

Observaciones: Scott (1961) menciona a esta especie como la más común del género. Al igual que Roberts (1963), ha sido registrada en condiciones alcalinas (7,6-8,4).

Discusión: el diámetro de los oogonios coincide con el descrito en Couch (1926) y Johnson *et al.* (2002), mientras que es levemente mayor al descrito en Scott (1961), cuyo diámetro máximo alcanza los 35 μm . El diámetro de las oosporas descrito por estos autores es levemente mayor (hasta 31 μm y 29 μm diám., respectivamente). A diferencia de Johnson *et al.* (2002), no se han observado oogonios sésiles ni de pared papilada y tampoco la presencia de ramas anteridiales andróginas. Al igual que Johnson *et al.* (2002), se ha observado una amplia variación en la longitud del zoosporangio, si bien los zoosporangios presentan un menor rango de longitud. Las características coinciden con las descritas en Coker (1923), excepto por el tipo de ramas anteridiales (andróginas y monoclinas).



47. *Aphanomyces parasiticus* Coker, *The Saprolegniaceae*, p. 165. 1923. Fig. 8, A-B.

Especie monoica. *Micelio* con hifas escasamente ramificadas, irregulares, 5-11 μm diám., que se desarrollan externamente (extramatriciales) o dentro de las hifas y yemas del hospedador (intramatriciales). *Yemas* ausentes. *Zoosporangios* filamentosos; (40-) 51-118 (-164) \times 5-11 μm , no ramificados, rectos, de aspecto semejante a las hifas vegetativas. *Zoosporas* primarias enquistadas en el extremo del zoosporangio; 5-11 μm diám., de descarga poroide. *Estructuras sexuales* (oogonios y ramas anteridiales) no observadas.

Hábitat: parásita en hifas de *Achlya* spp. (Coker, 1923; Sparrow, 1932; Shen & Siang, 1948 y material estudiado); parásita principalmente en *Achlya* sp., pero también ha sido observada parasitando a otros organismos zoospóricos (Johnson *et al.*, 2002) como *Dictyuchus monosporus* (Sparrow, 1936).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Checoslovaquia, China, Escocia, Estados Unidos de América, Noruega, Reino Unido, Rusia.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas, 28-II-07, en el interior de hifas de *Achlya* sp., la cual se desarrolló sobre semillas de sésamo a partir de muestras de materia orgánica; *leg.* Marano. *Marano & Steciow* (LPS 47892).

Observaciones: como ha sido mencionado por Scott (1961), es una especie con amplia distribución, pero raramente encontrada. Infecta sólo el micelio, esporangios jóvenes y oogonios inmaduros del hospedante, pero nunca las estructuras sexuales bien desarrolladas. El micelio es al principio intramatricial y luego se disemina por el agua, para infectar otras hifas (Scott, 1961). *Achlya* desarrolla vacuolas en sus hifas a modo de defensa, para detener el crecimiento del parásito a lo largo de las mismas. Puede desarrollarse como hiperparásito (Prowse, 1954).



Discusión: los diámetros hifales observados son levemente mayores a los descritos en Scott (1961), mientras que el diámetro de las zoosporas enquistadas coincide con lo registrado por este autor. El rango de tamaño de los zoosporangios descrito en Johnson *et al.* (2002) es mayor: 31-218 × 5-9 μm.

Representa el primer registro para América del Sur.

48. *Dictyuchus* sp.

Hábitat: saprótrofa en chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo; a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia* (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, 28-VI-06, 18-X-06, 28-II-07, sobre chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo a partir muestras de agua, materia orgánica y sustratos colocados en el arroyo (*in situ*); 05-IX-07, 26-IX-07, 10-X-07, 25-X-07, 12-XI-07 y 26-XI-07, en chala de maíz y semillas de sésamo, a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum*; 12-XI-07, en semillas de sésamo, a partir de hojas en descomposición de *P. salicifolia*; *leg. Marano. Marano* s.n.

Observaciones: extremadamente frecuente en este ambiente, en todos los sustratos analizados y a partir de todos los tipos de muestras.

Discusión: ha sido aislada en medio de cultivo (YpSs/10). Al no desarrollar estructuras sexuales (oogonios y ramas anteridiales) en cultivos en agua y en medio agarizado (YpSs/10), no pudo identificarse a nivel específico.



49. *Dictyuchus* sp.# 1. Fig. 8, C-D.

Micelio de crecimiento vigoroso sobre semillas de sésamo, colonias de 2-3 cm diám.; *hifas* ramificadas, de hasta 100 µm diám. en la base, rectas. *Zoosporangios* formados en gran abundancia en la periferia del cultivo, cilíndricos o fusiformes, dispuestos simpodialmente. *Zoosporas primarias* enquistadas en el interior del zoosporangio; al liberarse la zoospora secundaria tanto la pared del esporangio como la del quiste persisten, quedando este último vacío (descarga de tipo *true net*). *Yemas* ausentes. *Estructuras sexuales* (*oogonios* y *ramas anteridiales*) no desarrolladas.

Hábitat: saprótrofa sobre restos vegetales en descomposición (Coker, 1923) y parásita de especies de peces (Noga, 1993), moluscos (Czegzuga, 2000) e hirudíneos (Czegzuga *et al.*, 2003a).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de materia orgánica; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: presenta estructuras características para la captura de rotíferos loricados. Estas estructuras funcionan sujetando al organismo, para posteriormente penetrar en él y desarrollar un entramado de hifas en su interior. Ha sido aislada en medio agarizado YpSs/10.

Discusión: se registra por primera vez para el género, la presencia de estructuras especiales desarrolladas para la captura de otros organismos.

50. *Dictyuchus monosporus* Leitgeb, *Jahrb. Wiss. Bot.* 7: 357. 1869. Fig. 8, E.

Dictyuchus sterile Coker, *The Saprolegniaceae*: 151. 1923.



Dictyuchus magnusii Lindstedt, *Synopsis de Sapro.*: 7. 1872.

Especie dioica. *Micelio* de abundante desarrollo, con hifas ramificadas. *Zoosporangios* clavados, cilíndricos o fusiformes; (61-) 158-545 (-721) × (10-) 15-31 (-36) μm, rectos o curvos, ramificados o no, desarrollados en el extremo de la hifa, de disposición cimosa. *Zoosporas* 10-17 μm diám., que emergen individualmente (descarga dictiucoide de tipo *true net*) o germinan *in situ* (descarga aplanoide). *Oogonios* esféricos; (20-) 25-36 (-42) μm diám., laterales o terminales, de pared lisa o raramente papilados, que se disponen aislados o formando glomérulos. *Ramas anteridiales* gruesas, ramificadas, en ocasiones envolventes, que provienen de una cepa complementaria. *Célula anteridial* robusta, de inserción lateral o raramente apical en el oogonio. *Oospora* única, excéntrica, 24-31 μm diám. *Germinación de las oosporas* no observada.

Hábitat: saprótrofa sobre semillas de sésamo, chala de maíz, escamas de pejerrey, mudas de serpiente y frutos de *Rosa* spp.; obtenida a partir de muestras de agua, materia orgánica flotante, sustratos de distinta composición colocados en el arroyo, suelo y hojas sumergidas de *L. lucidum* (material estudiado); parásita de moluscos gasterópodos (Czeczuga, 2000), peces (Czeczuga *et al.*, 2002a) e hirudíneos (Czeczuga *et al.*, 2003a).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 15-X-05, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de agua; 22-III-06, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; 28-VI-06; 18-X-06, 28-II-07, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de materia orgánica; 22-III-06, 28-VI-06, 28-II-07, sobre chala de maíz a partir de muestras de materia orgánica; 28-II-07, sobre mudas de serpiente a partir de muestras de materia orgánica; 22-III-06, 28-VI-06, 28-II-07, sobre escamas de pejerrey; 5-IX-07, 9-IX-07, 16-IX-07, 10-X-07, a partir de hojas sumergidas de *L. lucidum*; espinal y selva en galería (Reserva Natural Selva Marginal Punta



Lara), 7-XII-07, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de suelo; leg. Marano. Marano (LPS 48239).

Observaciones: se han encontrado en numerosas oportunidades representantes de este género que no desarrollaron estructuras sexuales y que fueron identificados como *Dictyuchus sterile*. Steciow (1988) describió una especie de *Dictyuchus* que no desarrolla estructuras sexuales, como *Dictyuchus monosporus*. Johnson *et al.* (2002) sinonimizaron a *D. sterile* con *D. monosporus* por considerar que la ausencia de estructuras sexuales se debe a la presencia en cultivo de sólo una de las cepas (especie dioica). En el presente estudio, en muchas ocasiones se han encontrado cepas que desarrollaron estructuras sexuales, especialmente cuando éstas permanecieron en contacto directo con restos vegetales provenientes del ambiente. En otras ocasiones, se han observado cepas estériles, que han sido identificadas como *Dictyuchus* sp.

La especie fue previamente registrada en el lago del Paseo del Bosque y en el arroyo Pereyra, La Plata y en los arroyos Zapata y El Pescado, Magdalena (Steciow, 1988).

Discusión: los zoosporangios descritos en Johnson *et al.* (2002) son levemente mayores que los observados en el presente trabajo (60-780 μm), al igual que el diámetro de los oogonios y de las oosporas, los cuales alcanzan hasta 67 y 51 μm , respectivamente.

51. *Protoachlya paradoxa* (Coker) Coker, *The Saprolegniaceae*, p. 91. 1923. Fig. 8, F.

Especie monoica. *Micelio* de abundante desarrollo, hifas ramificadas. *Yemas esféricas o subesféricas*, intercalares o terminales, en ocasiones formando cadenas. *Zoosporangios* mayormente clavados, en ocasiones filiformes, rectos o curvos hacia el ápice; (91-) 125-410 (-731) \times (15-) 20-41 (-51) μm , con papila de descarga prominente, de renovación basípeta, en ocasiones cimosa o por proliferación interna. *Descarga de las zoosporas* acloioide, ocasionalmente dictiucoide; las zoosporas se enquistan en el poro de salida del zoosporangio; no persistentes. Quistes de las zoosporas de (15-) 20-36 μm diám. *Estructuras sexuales (oogonios y anteridios)* no observados.



Hábitat: saprótrofa sobre semillas de sésamo, a partir de muestras de agua (material estudiado); parásita de hirudíneos (Czeczuga *et al.*, 2003a), crustáceos (Czeczuga *et al.*, 2004b).

Distribución geográfica: Alemania, Argentina (material estudiado), Brasil, Canadá, Dinamarca, Estados Unidos de América, Holanda, India, Latvia, Nueva Zelanda, República Checa, Rusia.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 27-VII-05, 22-III-06, 28-VI-06 y 26-X-06, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de agua; *leg. Marano. Marano* (LPSC 1024). N° de acceso en el GenBank: EU 551149.

Observaciones: es la única especie de *Protoachlya* que presenta oogonios lisos, pero debido a la ausencia de estructuras sexuales en cultivo, se realizó el análisis de la región ITS1 del ADNr para su correcta identificación. Creció de manera abundante en cultivo en agua sobre semillas de sésamo y en medios agarizados, en donde formó una colonia algodonosa (YpSs/10 y agar harina de maíz), sin desarrollar estructuras sexuales (oogonios y anteridios). Se ha inducido el desarrollo de las mismas en cultivos en agua con el agregado de yema de huevo como sustrato (Coker, 1923 y material estudiado).

Discusión: los zoosporangios son de mayor tamaño que los descritos en Johnson *et al.* (2002) (163-308 × 15-34 μm).

52. *Saprolegnia* sp.

Hábitat: saprótrofa en chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).



Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, 28-VI-06, 18-X-06, sobre chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo a partir muestras de agua, materia orgánica y sustratos colocados en el arroyo (*in situ*); *leg.* Marano. Marano s.n.

Observaciones: ha sido aislada en medio de cultivo (YpSs/10).

Discusión: al no desarrollar estructuras sexuales (oogonios y ramas anteridiales) en cultivos en agua y en medio agarizado (YpSs/10), no pudo identificarse a nivel específico.

53. *Scoliolegnia asterophora* (de Bary) Dick, *Bot. J. Linn. Soc.* 62: 255-266. 1969. **Fig. 8, G.**

Saprolegnia asterophora de Bary, *Jb. Wiss. Bot.* 2: 189. 1860.

Especie monoica. *Micelio* con hifas delgadas, escasamente ramificadas. *Estructuras asexuales* (zoosporangios y yemas) no observadas. *Oogonios* moderadamente abundantes, laterales, ocasionalmente terminales, raramente intercalares, esféricos u ovoides; (25-) 30-52 (-57) μm diám., incluyendo las ornamentaciones de la pared. *Pared del oogonio* no punteada internamente, densamente ornamentada; ornamentaciones cortas, papiladas (2-10 μm long.), de extremos romos o redondeados; ocasionalmente apiculadas. *Pie del oogonio* usualmente largo, delgado, recto, en ocasiones ramificado. *Oosporas* 1-2 (-3) en número, subcéntricas, esféricas u ovoides, que llenan completamente la cavidad del oogonio; (15-) 20-36 (-41) μm diám. *Germinación de las oosporas* no observada. *Ramas anteridiales* usualmente numerosas, andróginas y monoclinas, cortas, a veces ramificadas. *Célula anteridial* simple, clavada, corta, en ocasiones tuberosa, que contacta el oogonio de forma apical o lateral.

Hábitat: saprótrofa sobre semillas de sésamo, obtenida a partir de muestras de agua (material estudiado); relativamente común en ambientes ácidos, como pantanos de *Sphagnum* sp. y suelos húmedos bajo hojarasca de *Cupressus* sp. (Coker, 1923); sobre peces



muertos (Häyrén, 1928); sobre *Leuciscus* sp. (Petersen, 1910); plumas de aves (Czeczuga *et al.*, 2004a); parásita de peces (Czeczuga *et al.*, 2002a) e hirudíneos (Czeczuga *et al.*, 2003a).

Distribución geográfica: cosmopolita.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: zanjón Los Helechos, (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 15-X-05, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de agua; leg. Marano. Marano (LPS 48242).

Observaciones: al igual que Roberts (1963) y Seymour (1970), ha sido registrada en condiciones ácidas (pH 6,45).

Discusión: presenta oogonios de menor diámetro que los descritos en Seymour (1970), Coker (1923) y Johnson *et al.* (2002), alcanzando diámetros de (36-) 44-52 (-78) μm , 30-57 μm y (25-) 42-56 (-78) μm , respectivamente. No se encontraron más de dos oosporas por oogonio, siendo el rango de tamaño de las mismas levemente mayor al registrado en Seymour (1970) y Coker (1923): (20-) 29-32 (-36) y 18-35 μm diám., respectivamente. A diferencia de Seymour (1970) y Coker (1923) se han observado ramas anteridiales mayormente monoclinas.

54. *Thraustotheca recurva* Marano, Steciow & Paul sp. nov. in herb. Fig. 8, H.

Especie monoica. *Micelio* de moderado desarrollo sobre semillas de sésamo. *Yemas* ausentes. *Zoosporangios* mayormente clavados, raramente cilíndricos, principalmente rectos, muy raramente curvos; (66-) 128-538 (-588) \times (51-) 56-77 (-103) μm ; de renovación simpodial. Descarga de las zoosporas de tipo traustotecoide. *Oogonios* laterales, esféricos; (25-) 30-56 (-77) μm diám., o piriformes; (30-) 35-77 (-118) \times (20-) 30-51 (-56) μm , que en ocasiones proliferan; de pared lisa o con proyecciones, papilas de base ancha o raramente apiculados; pie del oogonio recto, inclinado u ocasionalmente curvo, ramificado o no. *Ramas anteridiales* 1-2 por oogonio, diclinas, ocasionalmente monoclinas, ramificadas o no; células



anteridiales simples o ramificadas, de contacto lateral o por proyecciones, que generalmente envuelven al oogonio; tubo de fertilización ausente. *Oosporas* excéntricas, que llenan la cavidad del oogonio, en número de (1-) 5- 10 (-16), esféricas; (15-) 20-26 μm diám., elípticas; 20-36 \times 15-21 μm o irregulares.

Hábitat: sobre semillas de sésamo y mudas de serpiente, a partir de muestras de agua (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre mudas de serpiente y semillas de sésamo, a partir de muestras de agua; *leg.* Marano. *Marano* (LPS 48241). N° de acceso en el GenBank: EU 551151.

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Observaciones: la presencia de zoosporangios clavados levemente mayores, ramas anteridiales monoclinas además de las diclinas y los oogonios de pared ornamentada, distinguen a esta especie de *Thraustotheca clavata* (de Bary) Humphrey. En nuestro país hasta el momento, se ha registrado a *T. clavata* sobre semillas de sésamo, a partir de muestras de suelo agrícola provenientes Luján, Buenos Aires (*obs. pers.*) y se ha descrito otra especie nueva para la ciencia: *Thraustotheca terrestris* Steciow & Elíades, la cual ha sido aislada a partir de muestras de suelo con materia orgánica en un campo agrícola del partido de General Rodríguez (Steciow & Elíades, 2002c). *T. clavata* ha sido registrada sobre semillas de *Sorghum* spp. y sésamo, a partir de muestras de agua (Miranda, 2007) y suelo (Johnson *et al.*, 2002) y como parásita de peces (Czeczuga & Muszyńska, 1999), moluscos bivalvos y gasterópodos (Czeczuga, 2000), hirudíneos (Czeczuga *et al.*, 2003a) y crustáceos (Czeczuga *et al.*, 2004b). La especie fue definida como nueva en base a sus características morfológicas y al análisis molecular de la región ITS1 e ITS2 del ADNr.



Discusión: presenta zoosporangios mayores que los descritos en Johnson *et al.* (2002) para *T. clavata* (53-421 × 30-106 μm). Las características difieren de las observadas por Pires-Zottarelli (1999) para *T. clavata*, quien describió zoosporangios clavados más cortos y angostos (86-380 × 25-57 μm) y oogonios conteniendo un menor número de oosporas en su interior (hasta 6). Los zoosporangios son levemente más anchos (hasta 155 μm) y los oogonios piriformes de menor diámetro (hasta 72 μm) que los descritos para *T. terrestris*, mientras que el resto de las características morfológicas son semejantes (Steciow & Elíades, 2002c).

LAGENIDIALES

LAGENIDIACEAE

55. *Olpidiopsis aphanomycis* Cornu, *Ann. Sci. Nat. Bot.* 15: 148. 1872. Fig. 9, A.

Pseudolpidium aphanomycis (Cornu) Fischer, *Rabenhorst. Kryptogamen-Fl.* 1: 37. 1892.

Olpidiopsis luxurians Barret, *Ann. Bot.* 27: 231. 1912.

Hábitat: especie parásita en hifas de *Aphanomyces* spp. y *Aphanomyces laevis* (Karling, 1949 y material estudiado).

Distribución geográfica: Alemania, Argentina (material estudiado), China, Dinamarca, Estados Unidos de América, Francia, India, Islandia, Suiza.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, a partir de muestras de agua, parasitando hifas de *Aphanomyces* spp. (desarrollado sobre mudas de serpiente); *leg.* Marano. *Marano* (LPS 48233).

Observaciones: causa hipertrofias ovoides o irregulares de las hifas del hospedador.

Discusión: debido a la escasez de material no se ha realizado una descripción morfológica.



56. *Olpidiopsis pythii* (Butler) Karling, *Simple Holocarpic Biflagellate Phycomycetes*, p. 47.

1942. Fig. 9, B.

Pseudolpidium pythii Butler, *Bot. Ser.* 1: 129. 1907.

Talo holocárpico, endobiótico. *Zoosporangios* hialinos, ovoides o elipsoidales, de hasta 35 μm diám., de pared lisa y delgada, solitarios o agrupados en segmentos hifales hipertrofiados del hospedador de ubicación terminal o intercalar; tubo de descarga único, que se extiende más allá de la superficie del hospedador. *Rizoides* ausentes. *Zoosporas* con uno a varios gránulos refringentes, las cuales nadan en la vecindad del tubo de descarga por un corto tiempo, luego permanecen en reposo agrupadas por unos minutos, para finalmente nadar libremente. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: parásita de *Pythium intermedium* de Bary, *Pythium monospermum* Pringsh., *Pythium oryzae* S. Ito & Tokun., *Pythium proliferum* Schenk, *Pythium rostratum* E. J. Butler y *Pythium vexans* de Bary, aisladas a partir de muestras de suelo y de *Pythium* sp., obtenido a partir de muestras de agua y materia orgánica (material estudiado).

Distribución geográfica: Alemania, Argentina (material estudiado), Brasil, Estados Unidos de América, Filipinas, Francia, India, Inglaterra, Islas Fidji, Japón, Nueva Zelanda, Suecia.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 27-VIII-05 y 4-IX-05, parasitando hifas de *Pythium* sp. a partir de muestras de agua y materia orgánica; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: causa hipertrofias ovoides o piriformes de las hifas del hospedador.

Discusión: el diámetro máximo del talo observado es menor que el descrito en Karling (1981), el cual alcanza hasta 50 μm .



57. *Olpidiopsis* aff. *varians* Shanor, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 55: 171. 1939.

Talo holocárpico, endobiótico. *Zoosporangios* elípticos, ovoides o esféricos; (60-) 157-260 (-300) × (40-) 70-102 (-130) μm, agrupados en los segmentos hipertrofiados del hospedador; 1-5 *tubos de descarga* que atraviesan la pared del hospedador. *Pared del zoosporangio* espinosa; espinas delgadas. *Zoosporas* ovoides; 3,8-4,6 × 2,3-3 μm diám. *Esporas de reposo* no observadas.

Hábitat: parásita en hifas de *Dictyuchus* sp., el cual se desarrolló sobre frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo (material estudiado); en *Achlya proliferoides*, *Achlya flagellata* e *Isoachlya anisospora* var. *indica* Saksena & Bhargava (Sparrow, 1960).

Distribución geográfica: Argentina, Brasil, Estados Unidos de América, India, Islandia, Suiza.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-II-07, a partir de frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo, parasitando hifas de *Dictyuchus* sp.; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: *Olpidiopsis varians* se reconoce fácilmente por la presencia de zoosporangios con pared lisa y espinosa; esporas de reposo con un exosporio espinoso y células acompañantes recubiertas por el mismo exosporio (Fuller & Jaworski, 1987; Elíades *et al.*, 2002).

Discusión: Este taxón es descrito bajo el status de *affinis* ya que no se han podido observar las características de la espora de reposo.

LEPTOMITALES

LEPTOMITACEAE

58. *Apodachlya* sp. Fig. 9, C.



Talo filamentoso, hifas constrictas con pseudoseptos de (51-) 61-102 (-128) μm long. a intervalos regulares, generalmente con ramificaciones iniciándose en los septos y gránulos de celulina (quitina y β -glucanos) en cada segmento. *Zoosporangios* terminales, pedicelados; (40-) 56-108 (-123) μm long. Las zoosporas se diferencian en el interior del zoosporangio y nadan libremente al exterior, enquistándose en los alrededores del mismo. *Zoosporas* cilíndricas, de aspecto granular. *Estructuras sexuales* (oogonios) no observadas.

Distribución geográfica: Alemania, Argentina (material estudiado), China, Dinamarca, Estados Unidos de América, Francia, Japón, México, Suiza.

Hábitat: sobre escamas de pejerrey colocadas en el arroyo durante 10 días (material estudiado); sobre frutos de *Pyrus* spp., *Quercus* spp., *Crataegus* spp., *Fraxinus* spp. y *Alnus* spp.; sobre algas en descomposición; a partir de muestras de suelo (Sparrow, 1960).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, 28-VI-06 y 18-X-06, a partir de escamas de pejerrey colocadas en el arroyo durante 10 días; *leg. Marano.* *Marano* (LPS 48234).

Observaciones: ha sido cultivada en medio agarizado YpSs/10 y GY.

Discusión: se encuentra formando pústulas en frutos y ramitas sumergidas (Sparrow, 1960), junto con especies de Blastocladiales y Rhipidiales; en el presente estudio se ha encontrado creciendo exclusivamente sobre escamas de pejerrey colocadas en el arroyo.

59. *Leptomitus lacteus* (Roth) Agardh, *Systema Algarum* p. 47. 1824. Fig. 9, D.

Conferva lactea Roth, *Catalecta Botanica* 2: 216. 1800.

Leptomitus libertiae Agardh, *loc. cit.* p. 49. 1824.

Saprolegnia lactea Pringsheim, *Jahrb. Wiss. Bot.* 2: 228. 1860.

Apodya lactea Cornu, *Ann. Sci. Nat. Bot.* 15: 14. 1872.



Saprolegnia corcagrensis Hartog, *Quart. J. Micro. Sci.* 27: 424. 1886-1887.

Hábitat: forma grandes masas sobre restos orgánicos, particularmente en aquellos cuerpos de agua con un elevado contenido de materia orgánica; muy raramente registrada en aguas no contaminadas (Steciow & Elíades, 2002a); sobre frutos de *Rosa* spp. (material estudiado); parásita de moluscos bivalvos y gasterópodos (Czeczuga, 2000).

Distribución geográfica: Alaska, Alemania, Argentina, Estados Unidos de América, Francia, Reino Unido.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-II-07 y 2-V-07, a partir de frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo; *leg.* Marano. *Marano* s.n.

Observaciones: fue observada en asociación con *Dictyuchus* sp. sobre frutos de *Rosa* spp. (material examinado). Se la conoce como *sewage fungus* ya que es muy común en aguas contaminadas con desechos cloacales (Cooke, 1954).

Discusión: ha sido registrada previamente por Steciow & Elíades (2002a) en el arroyo El Zanjón (Ensenada), creciendo sobre semillas de *Brassica* sp., en asociación con *Achlya conspicua*. Recientemente, ha sido observada parasitando ovas y adultos de Salmónidos en Junín de los Andes, Neuquén (Steciow, *com. pers.*).

LEPTOLEGNIELLACEAE

60. *Aphanomyopsis punctata* Karling, *Mycologia* 60: 273. 1968. **Fig. 9, E.**

Talo miceliar extenso, intramatricial, frecuentemente ramificado y ocasionalmente septado. *Zoosporangios* no diferenciados del resto del micelio, simples o ramificados, de desarrollo extramatricial, ramificaciones de (7-) 10-13 μm long. *Zoosporas* enquistadas en el



extremo apical del zoosporangio. *Esporas de reposo* ovoides, alargadas; (12-) 15-22 (-25) μm diám., de pared doble, internamente punteada y hialina; formadas de manera abundante en el sustrato, dentro de ensanchamientos miceliares (vesículas).

Hábitat: saprótrofa sobre mudas de serpiente (Karling, 1977 y material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), islas Rarotonga, Nueva Zelanda.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires**. *Pdo. de Ensenada*: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre mudas de serpiente a partir de muestras de materia orgánica; 18-X-06, a partir de mudas de serpiente colocadas en el arroyo, muestras de agua y materia orgánica, sobre el mismo sustrato; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* s.n.

Observaciones: representa la primera cita de esta especie para América del Sur.

Discusión: el diámetro de las esporas de reposo es levemente menor que el descrito en Karling (1981), quien registró diámetros de 32 μm y ocasionalmente de hasta 41 μm .

61. *Aphanomyopsis saprophytica* Karling, *Mycologia* 60: 273. 1968. Fig. 9, F-G.

Talo miceliar, intramatricial, extenso y ampliamente ramificado, de contorno irregular. *Zoosporangios* no diferenciados del resto de las hifas, usualmente cilíndricos; 65-207 (-285) \times (5-) 7-10 μm , no ramificados. *Zoosporas primarias* que se descargan mediante movimientos ameboides, en una hilera simple y se enquistan en el extremo del zoosporangio; zoosporas primarias enquistadas 10-13 μm diám. *Zoosporas secundarias* que emergen a través de un poro formado en el quiste de la zoospora primaria. *Esporas de reposo* esféricas; (12-) 15-22 (-25) μm diám., abundantes, formadas dentro de ensanchamientos miceliares.



Hábitat: saprótrofa sobre chala de maíz (Karling, 1977 y material estudiado); a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum* incubadas con chala de maíz (material estudiado) y polen (Karling, 1977).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), isla Pitcairn, Pacífico sur.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre chala de maíz a partir de muestras de materia orgánica y a partir de chala de maíz colocada en el arroyo; 18-X-06 y 28-II-07, a partir de chala de maíz colocada en el arroyo, muestras de agua y de materia orgánica incubadas con el mismo sustrato; 5-IX-07, sobre chala de maíz a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum*; leg. Marano, Melo & Saparrat. *Marano* s.n.

Observaciones: representa la primera cita de esta especie para América del Sur.

Discusión: Karling (1981) describió zoosporangios que alcanzan un largo máximo levemente menor (200 μm long.), mientras que el diámetro de las esporas de reposo coincide con lo registrado por este autor.

62. *Leptolegniella keratinophila* Huneycutt, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 68: 109. 1952. Fig. 9, H.

Micelio de extenso desarrollo en mudas de serpiente, ramificado, intramatricial; hifas irregulares, ramificadas; 5-11 μm diám. *Zoosporangios* no diferenciados del micelio vegetativo. *Esporas de reposo* de desarrollo interno, esféricas; (7-) 10-16 (-21) μm diám., ocasionalmente ovoides o irregulares, con una gota lipídica excéntrica.

Hábitat: saprótrofa sobre mudas de serpiente colocadas en el ambiente (material estudiado); suelo (Miranda, 2007).



Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Brasil.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-II-07, a partir de mudas de serpiente colocadas en el ambiente durante 10 días; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. Marano (LPS 48247).

Observaciones: ha sido también obtenida a partir de muestras de suelo cultivado con *Glycine max*, Chascomús, Buenos Aires (*obs. pers.*).

Discusión: las esporas de reposo presentan un rango de tamaño más amplio que el descripto en Milanez (1970) y Pires-Zottarelli *et al.* (1996), quienes citan 12-16 μm y 10-13,5 μm diám., respectivamente. Sin embargo, Miranda (2007) describió un rango mayor (15-22,5 μm diám.) que el registrado en el presente estudio.

PERONOSPOROMYCETIDAE

PERONOSPORALES

PERONOSPORACEAE

63. *Phytophthora* sp.

Micelio delicado, con *engrosamientos hifales* angulares, simples o catenulados, de los que se desarrollan hifas en forma radiada. *Clamidósporas* ausentes. *Zoosporangios* ovoides; 31-57 \times 25-31 μm , no papilados, persistentes, en esporangióforos no ramificados. *Estructuras sexuales* no observadas.

Hábitat: saprótrofa, obtenida a partir de muestras de agua sobre semillas de sésamo; a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia* (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).



Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de agua; 31-VIII-07, 5-IX-07, 09-IX-07, 16-IX-07, 26-IX-07, 10-X-07, 25-X-07, 12-XI-07 y 26-XI-07, en chala de maíz y semillas de sésamo, a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum*; 31-VIII-07, 09-IX-07, 26-IX-07, 10-X-07, 12-XI-07 y 26-II-08, en chala de maíz y semillas de sésamo, a partir de hojas en descomposición de *P. salicifolia*; *leg.* Marano & Saparrat. *Marano* s.n.

Observaciones: la especie ha sido cultivada en medio agarizado YpSs/10 y agar harina de maíz.

Discusión: si bien es una especie dominante en las hojas en descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia*, no ha sido prácticamente registrada a partir de otro tipo de muestras.

PYTHIACEAE

64. *Pythium* sp.

Hábitat: saprótrofa en chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo, a partir de muestras de agua, materia orgánica y sustratos *in situ*; a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia* (material examinado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 22-III-06, 28-VI-06, 18-X-06 y 28-II-07; en chala de maíz, mudas de serpiente, escamas de pejerrey y semillas de sésamo, a partir de muestras de agua, materia orgánica y sustratos *in situ*; 31-VIII-07, 5-IX-07, 09-IX-07, 16-IX-07, 26-IX-07, 10-X-07, 25-X-07, 12-XI-07 y 26-XI-07, en chala de maíz y semillas de sésamo, a partir de hojas en descomposición de *L. lucidum*; 31-VIII-07, 09-IX-07, 26-IX-07, 10-X-07, 12-



XI-07, 26-II-08 y 26-V-08, en chala de maíz y semillas de sésamo, a partir de hojas en descomposición de *P. salicifolia*; leg. Marano. Marano s.n.

Observaciones: la especie ha sido cultivada en medio agarizado YpSs/10, PYG, APG y agar papa-zanahoria.

Discusión: al no desarrollar estructuras sexuales (oogonios y ramas anteridiales) en cultivos en agua y en medio agarizado (YpSs/10, PYG, APG y agar papa-zanahoria), no pudo identificarse a nivel específico.

65. *Pythium rotiferum* Steciow, Marano & Paul sp. nov. *in herb.* Fig. 10, A-B.

Zoosporangios abundantes, terminales e intercalares, 21-35 μm diám. *Oogonios* esféricos, subesféricos, apiculados o doliformes, terminales o intercalares, 13-27 (-35) μm diám. *Oosporas* pleróticas y appleróticas, 1-2 por oogonio, esféricas, (10-) 15-22 μm diám. *Ramas anteridiales* usualmente hipóginas, ocasionalmente monoclinas sésiles.

Hábitat: parásita *Keratella* sp. (Rotifera, Monogononta), obtenida a partir de muestras de agua con restos vegetales (material estudiado).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 14-X-04, parasitando a *Keratella* sp., a partir de muestras de agua con restos vegetales; leg. Marano. N° de acceso en el GenBank: EU 526848.

Observaciones: fue cultivada en medio agarizado YpSs/10 y agar papa-zanahoria. El crecimiento medio en agar papa-zanahoria a 25 °C fue de 12 mm/día. Las colonias se desarrollan inmersas en el medio de cultivo, con un patrón de crecimiento en forma de



crisantemo. La especie fue definida como nueva en base al análisis molecular de la región ITS1 e ITS2 del ADNr.

Discusión: una característica particular de esta especie es el desarrollo de dos oosporas en el interior de los oogonios.

66. *Pythium segnitium* (?) B. Paul, *FEMS Microbiol. Lett.* 217: 207. 2002. Fig. 10, C.

Hábitat: saprótrofa, obtenida a partir de hojas en descomposición sobre semillas de sésamo (material estudiado); muestras de suelo (Paul, 2002).

Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), España.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 26-V-08, sobre semillas de sésamo a partir de muestras de hojas en descomposición de *P. salicifolia*; leg. Marano. Marano s.n.

Observaciones: la especie ha sido cultivada en medio agarizado YpSs/10, PYG, APG y agar papa-zanahoria.

Discusión: Esta especie fue identificada provisoriamente sólo mediante análisis de la región ITS1 e ITS2 del ADNr, por lo que no se dispone de descripción morfológica.

RHIPIDIOMYCETIDAE

RHIPIDIALES

RHIPIDIACEAE

67. *Rhipidium* sp.# 1. Fig. 10 D-F.

Hábitat: sobre frutos de *Rosa* spp. y de *L. lucidum* (material estudiado).



Distribución geográfica: Argentina (material estudiado).

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. de Ensenada: zanjón Los Helechos (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 2-V-07, a partir de frutos secos *Rosa* spp.; arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, a partir de frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo; 14-XI-06, a partir de frutos de *L. lucidum* recolectados en el arroyo; leg. Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 48229).

Observaciones: debido a que la cepa no desarrolló estructuras sexuales y a la escasez de material, no ha podido ser identificada a nivel específico y no se dispone de descripción morfológica, sin embargo, la morfología del talo difiere claramente de *Rhipidium interruptum* (obs. pers.).

68. *Rhipidium interruptum* Cornu, *Bul. Soc. Bot. Fran.* 18: 58. 1871; in Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 1024. 1884. **Fig. 10, G-H.**

Talo formado por una célula basal cilíndrica, 225 μm long. prom., de la que parten numerosas ramas largas. *Zoosporangios* terminales; (45-) 56-67 (-98) \times 25-36 (-41) μm , pedicelados, ovoides, cilíndricos o elipsoidales, raramente esféricos, de pared lisa. *Zoosporas* reniformes, con numerosos glóbulos en el citoplasma. *Ramas anteridiales* ramificadas o no, diclinas. *Oogonios* semejantes a zoosporangios, pedicelados, esféricos o piriformes. *Oosporas* no observadas.

Hábitat: saprótrofa formando pústulas sobre frutos de *Rosa* spp., *Pyrus malus* y *Citharexylum montevidense* colocados en el arroyo y sobre frutos de *L. lucidum* recolectados en el cuerpo de agua (material estudiado); en frutos de *Crataegus* spp., *Rosa* spp., *Malus* spp., *Quercus* spp. y *Alnus* spp. (Sparrow, 1960); en frutos sumergidos de *Malus* spp. (Miranda, 2007).



Distribución geográfica: Argentina (material estudiado), Brasil, Francia, Estados Unidos de América, Polonia.

Material examinado: ARGENTINA. **Buenos Aires.** *Pdo. de Ensenada:* zanjón Los Helechos (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 28-VI-06, sobre frutos de *Rosa* spp. y *Citharexylum montevidense* colocados en el agua; arroyo Las Cañas (Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara), 18-X-06, a partir de frutos de *Rosa* spp. colocados en el arroyo; 2-V-07, a partir de frutos de *Pyrus malus* colocados en el arroyo; *leg.* Marano, Melo & Saparrat. *Marano* (LPS 48228).

Observaciones: forma pequeñas pústulas blanquecinas, donde crece en asociación con *Rhipidium* sp., *Blastocladia pringsheimii*, *Blastocladia globosa*, *Blastocladia ramosa*, *Gonapodya polymorpha* y *Gonapodya prolifera*. Se diferencia de *Rhipidium* sp.# 1 por el hábito de crecimiento y el aspecto del talo.

Discusión: la célula basal concuerda con el rango de longitud promedio (110-260 x 100-270 μm) descrito en Miranda (2007). A diferencia de este autor, se han observado oogonios y ramas anteridiales, si bien no se han desarrollado oosporas.

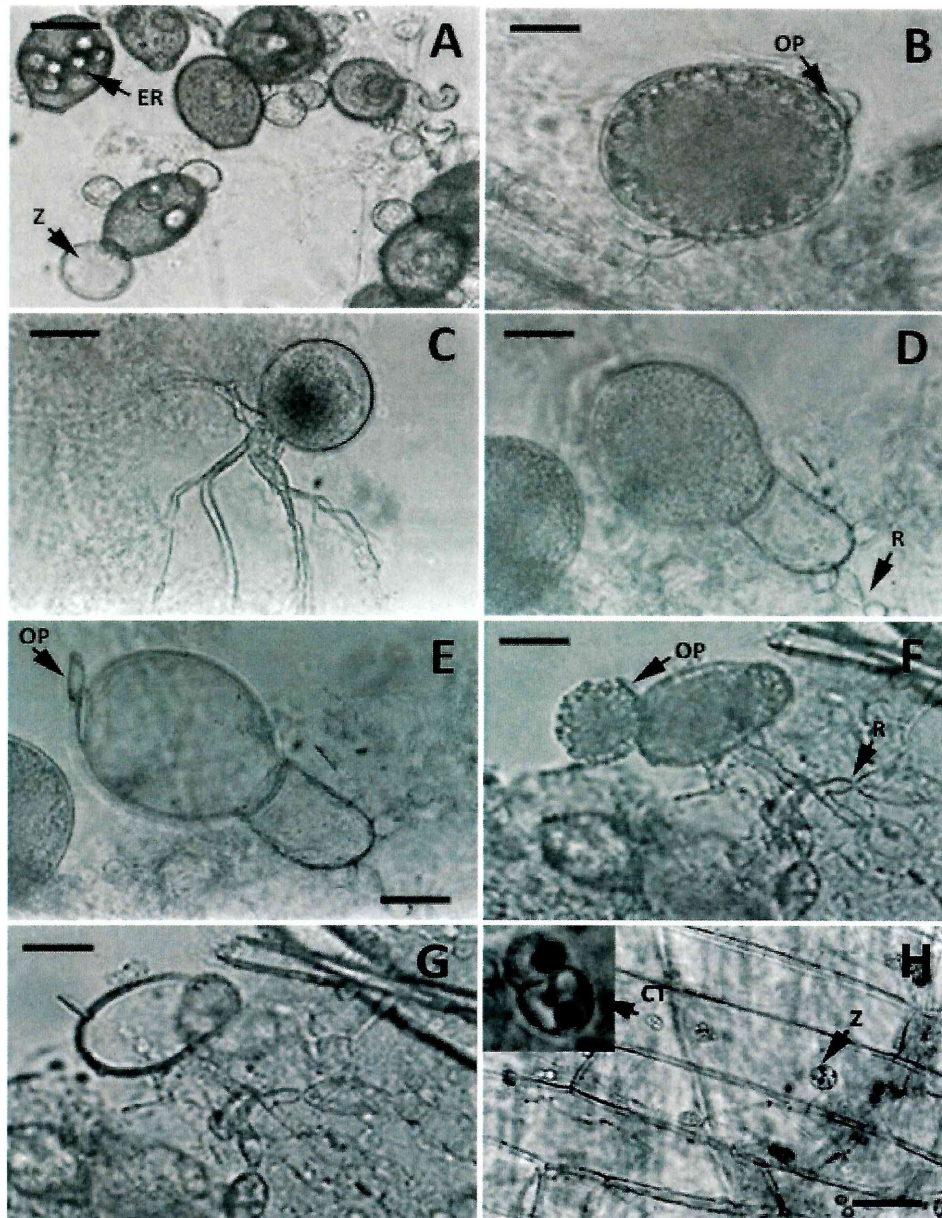
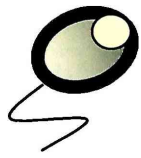


Fig. 3. A. *Chytridium* sp. en zoosporangios de resistencia de *Allomyces arbuscula*: zoosporangios (Z) epibióticos y esporas de reposo (ER) endobióticas. B. Zoosporangio operculado (OP) de *Chytrium hyalinus* var. *hyalinus* en chala de maíz. C. Aspecto general del talo de *Chytrium hyalinus* var. *granulosum* en medio agarizado Emerson YpSs/10. D-E. Aspecto general del talo de *Cylindrochytridium johnstonii* con rizoides catenulados (R), en chala de maíz. F-G. Talo con zoosporangio operculado (OP) y rizoides característicos (R) de *Chytrium* sp.# 1 en chala de maíz. F. Detalle de la descarga de las zoosporas. G. Zoosporangio vacío, luego de la descarga de las zoosporas. H. Aspecto general del talo rizomiceliar y detalle de célula turbinada (CT) de *Cladochytrium replicatum* en chala de maíz. Escalas: A, C-E, H: 29,4 μ m; B: 6,7 μ m; F-G: 40 μ m.

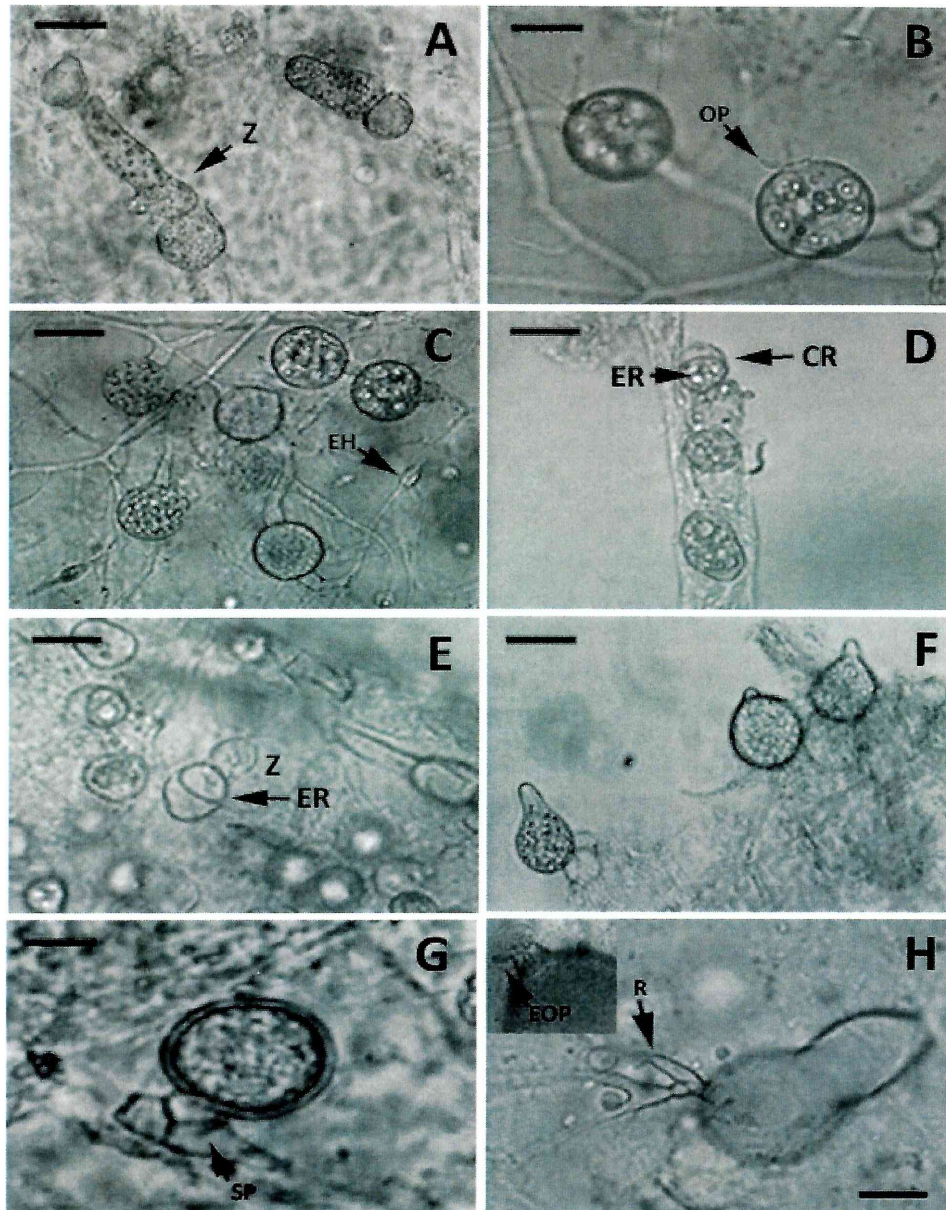


Fig. 4. A. Zoosporangios (Z) de *Nowakowskiella* sp.# 1 en chala de maíz. B-C. *Nowakowskiella elegans* en chala de maíz. B. Detalle de los zoosporangios operculados (OP). C. Aspecto general del rizomicelio con engrosamientos miceliares (EM). D-E. *Nowakowskiella hemisphaerospora* en chala de maíz. D. Cuerpos de reposo con esporas de reposo (ER) en desarrollo. E. Detalle de cuerpo de reposo con espora de reposo (ER) vacía luego de la germinación en un zoosporangio (Z). F-G. *Nowakowskiella ramosa* en chala de maíz. F. Aspecto de los zoosporangios. G. Detalle de la espora de reposo con pseudoparénquima (SP). H. Zoosporangio de *Septochytrium variabile* en chala de maíz y detalle de tubo de descarga con endopérculo (EOP). R: rizoides. Escalas: A, H, F: 29,4 µm; B: 20 µm; C: 40 µm; D, E: 50 µm; G: 12,5 µm.

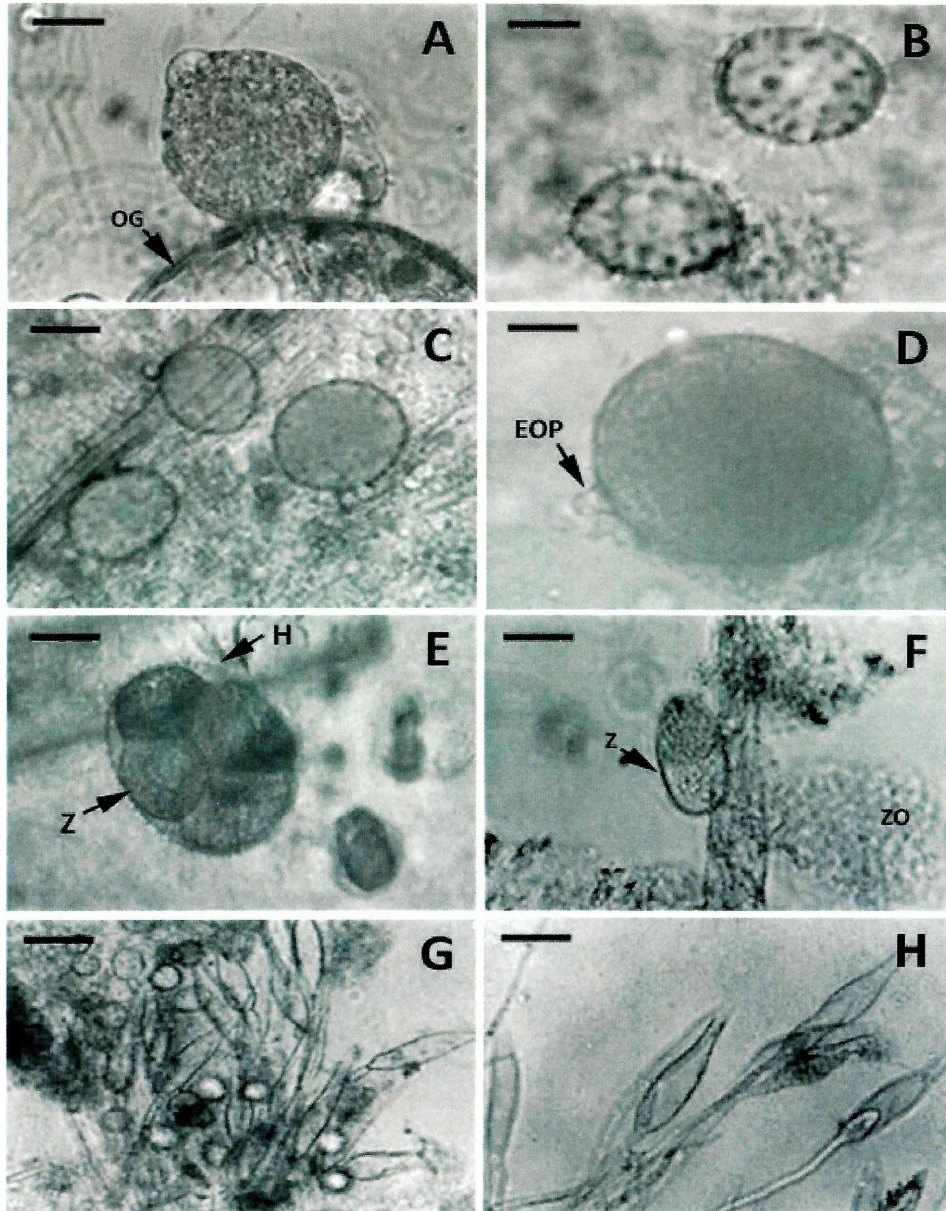


Fig. 5. A. *Rhizophydium carpophilum* sobre oogonios (OG) de *Achlya* sp. B. Zoosporangios de *Rhizophydium keratinophilum* en mudas de serpiente. C-D. *Rhizophlyctis rosea* en chala de maíz. C. Aspecto general de los zoosporangios. D. Detalle de zoosporangio con endo-opérculo (EOP). E-F. *Olpidium* sp. en el interior de un huevo de un gastrotrico. E. Zoosporangios (Z) antes de la descarga de las zoosporas. F. Zoosporangios (Z) liberando zoosporas (ZO). G. Aspecto general del talo miceliar de *Gonapodya polymorpha*. H. Aspecto general de los zoosporangios con proliferación interna de *Gonapodya prolifera*. R: rizoides. Escalas: A-B, E: 6,7 μm ; C: 40 μm ; D: 20 μm ; F-H: 29,4 μm .

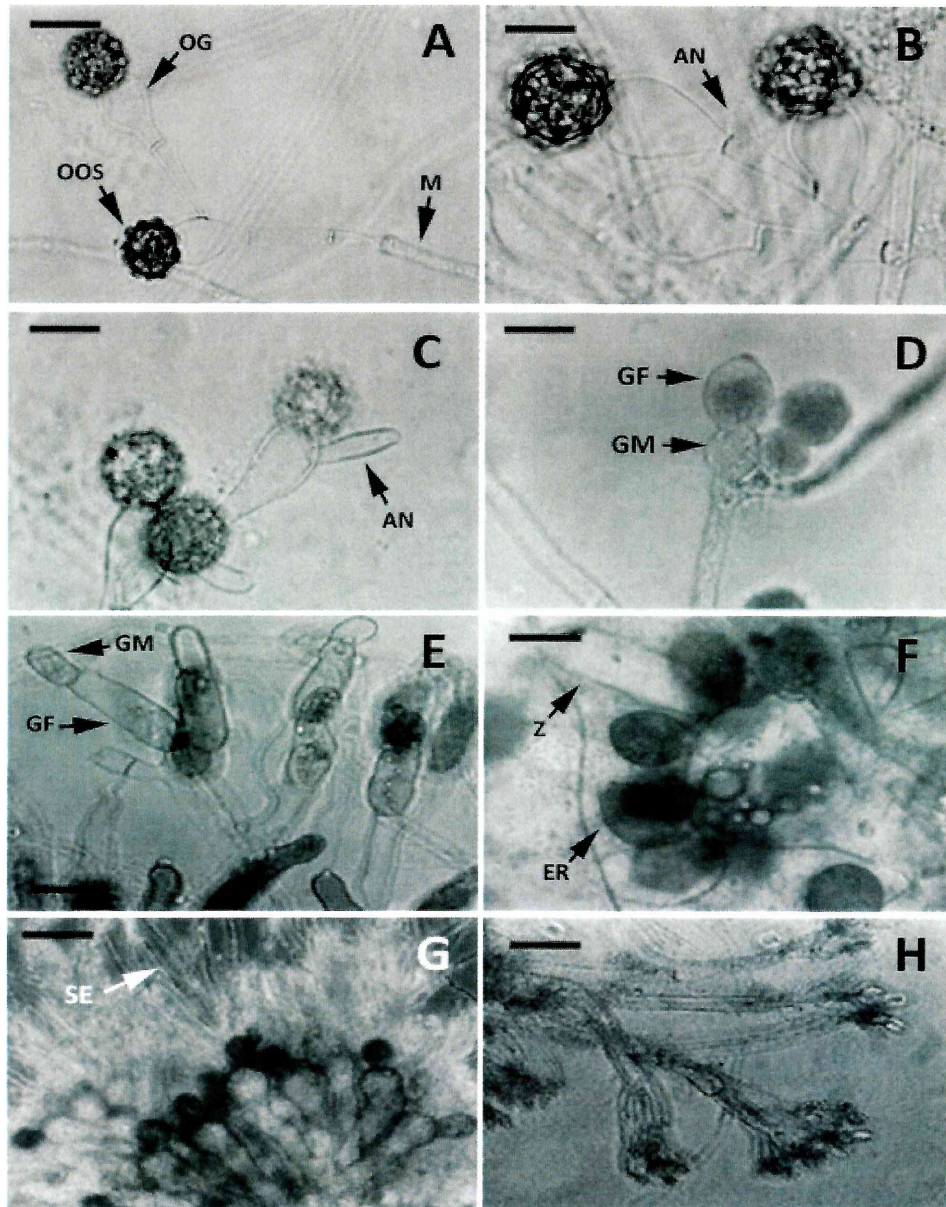


Fig. 6. A-B. Detalle de los oogonios (OG), oosporas (OOS) y anteridios (AN) en el talo miceliar (M) de *Monoblepharis hypogyna*. C. Detalle de los ogonios y anteridios de *Monoblepharis polymorpha*. D. Gametotalo de *Allomyces arbuscula*: gametangios femeninos (GF), gametangios masculinos (GM). E. *Allomyces macrogynous*: gametangios femeninos (GF), gametangios masculinos (GM). F. Aspecto general del talo *Blastocladia globosa*, con detalle de un zoosporangio (Z) y esporangio de resistencia (ER). G. Aspecto general del talo *Blastocladia pringsheimii*, con detalle de setas (SE). H. Aspecto general del talo *Blastocladia ramosa*. Escalas: A, F: 29,4 μm ; B-C: 6,7 μm ; D-E, G-H: 111,1 μm .

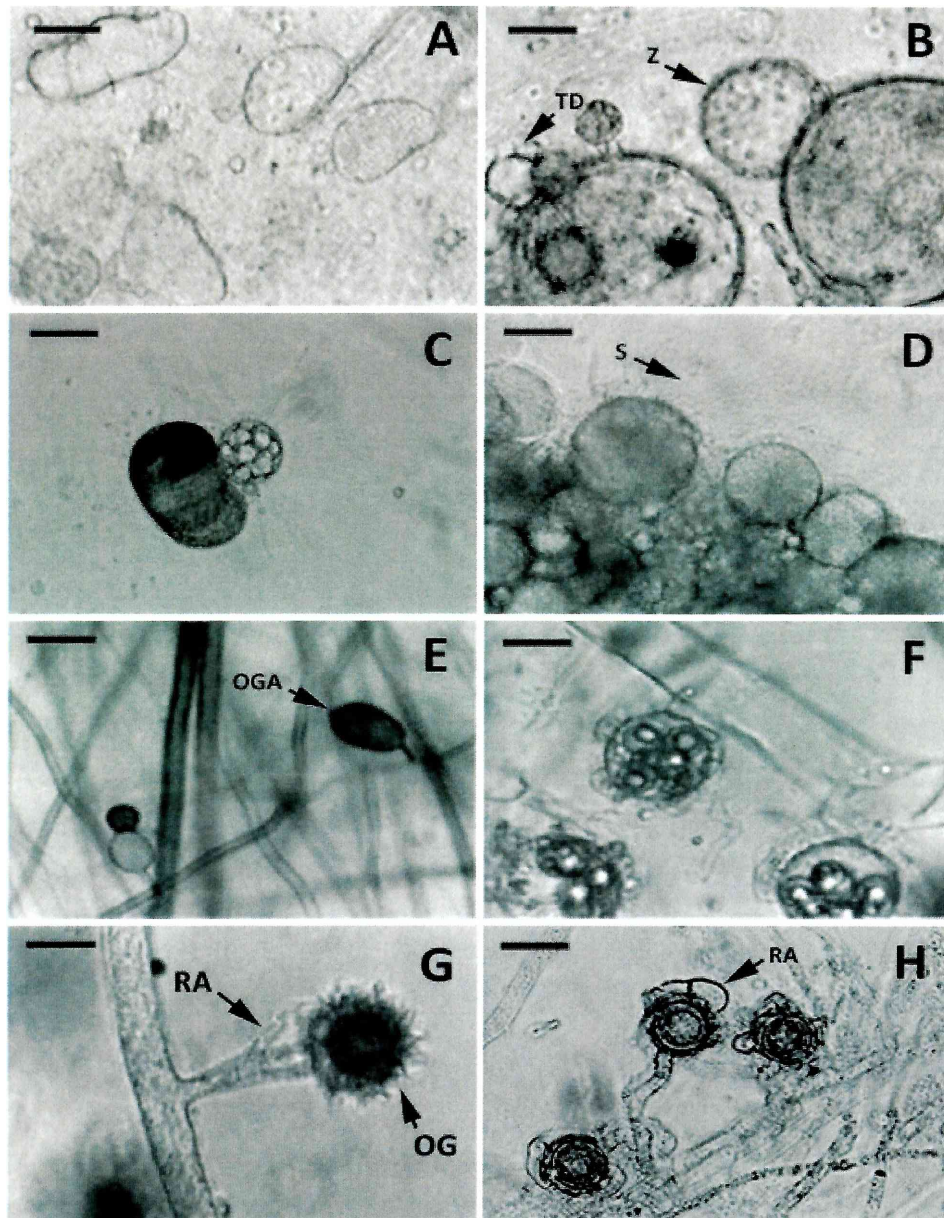


Fig. 7. A. Zoosporangios (Z) de *Catenophlyctis variabilis* en mudas de serpiente. B. Zoosporangios de *Rhizidiomyces apophysatus* sobre oogonios de *Achlya* ssp. C-D. Aspecto general del talo de *Rhizidiomyces hirsutus*. C. Sobre granos de polen de *Cedrus* spp. D. En medio agarizado Emerson YpSs/ 10. E. Detalle de los oogonios anómalos (OGA) de *Achlya anomala*. F. Detalle de oogonios con oosporas excéntricas y ramas anteridiales de *Achlya prolifera*. G. Detalle de un oogonio (OG) y rama anteridial (RA) de *Achlya radiosa*. H. Oogonios y ramas anteridiales de *Aphanomyces laevis*. TD: tubo de descarga; S: setas. Escalas: A, C, G-H: 29,4 μ m; B, D: 6,7 μ m; E: 111,1 μ m; F: 40 μ m.

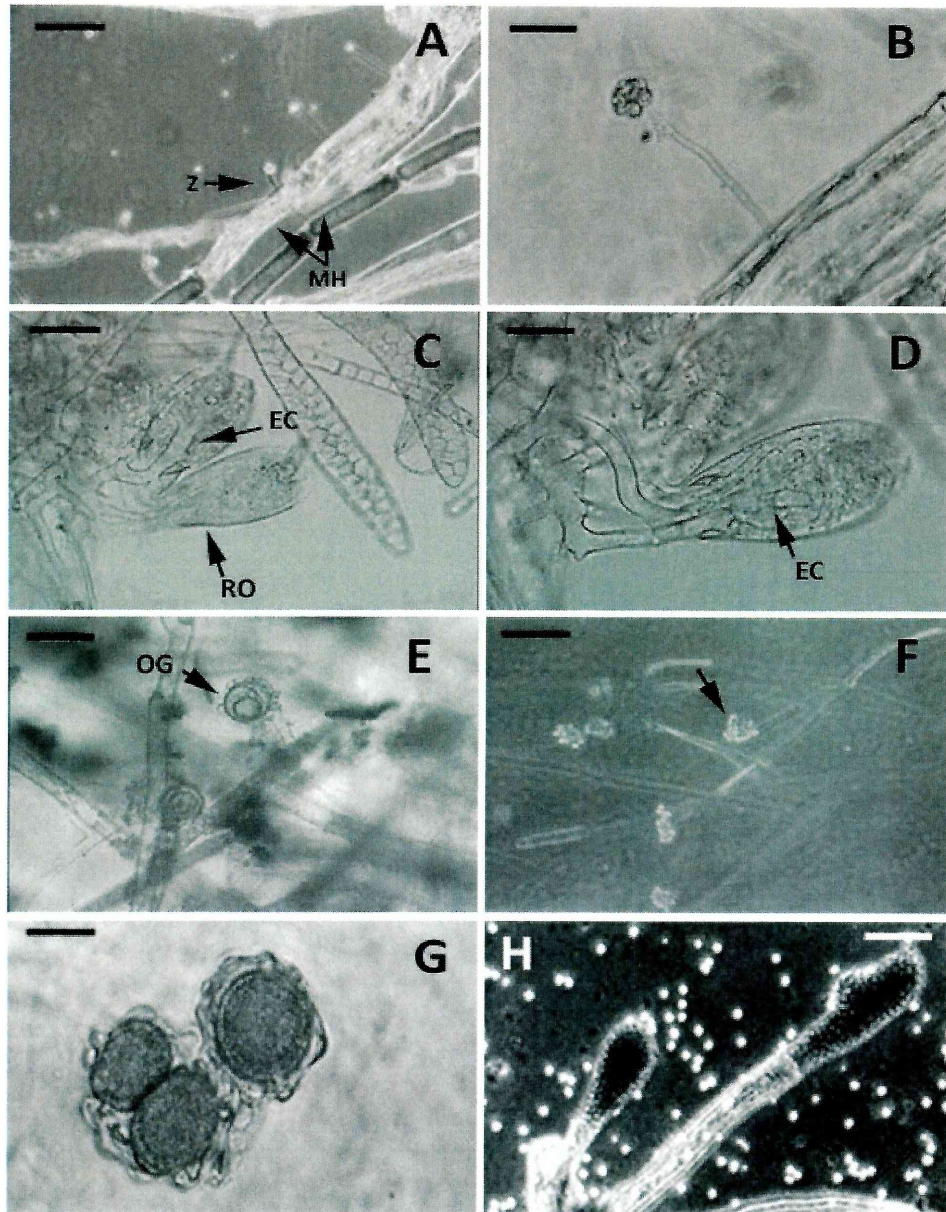


Fig. 8. A-B. *Aphanomyces parasiticus*. A. Aspecto general de los zoosporangios (Z) desarrollándose en el micelio del hospedador (MH). B. Detalle del zoosporangio. C-D. *Dictyuchus* sp.# 1. C. Aspecto general del micelio con zoosporangios y estructuras para la captura (EC) de rotíferos. D. Detalle de las estructuras de captura (EC) desarrolladas en el interior de rotíferos. E. Aspecto general de los zoosporangios y oogonios (OG) de *Dictyuchus monosporus*. F. Detalle de zoosporangios de *Protoachlya paradoxa*, con zoosporas enquistadas en sus extremos (→). G. Detalle de los oogonios de *Scoliolegnia aterosphora*. H. Detalle de los zoosporangios de *Thraustotheca clavata*. Escalas: A, H: 111,1 μ m; G, B: 29,4 μ m; C: 20 μ m; D: 12,5 μ m; E: 50 μ m; F: 111,1 μ m.

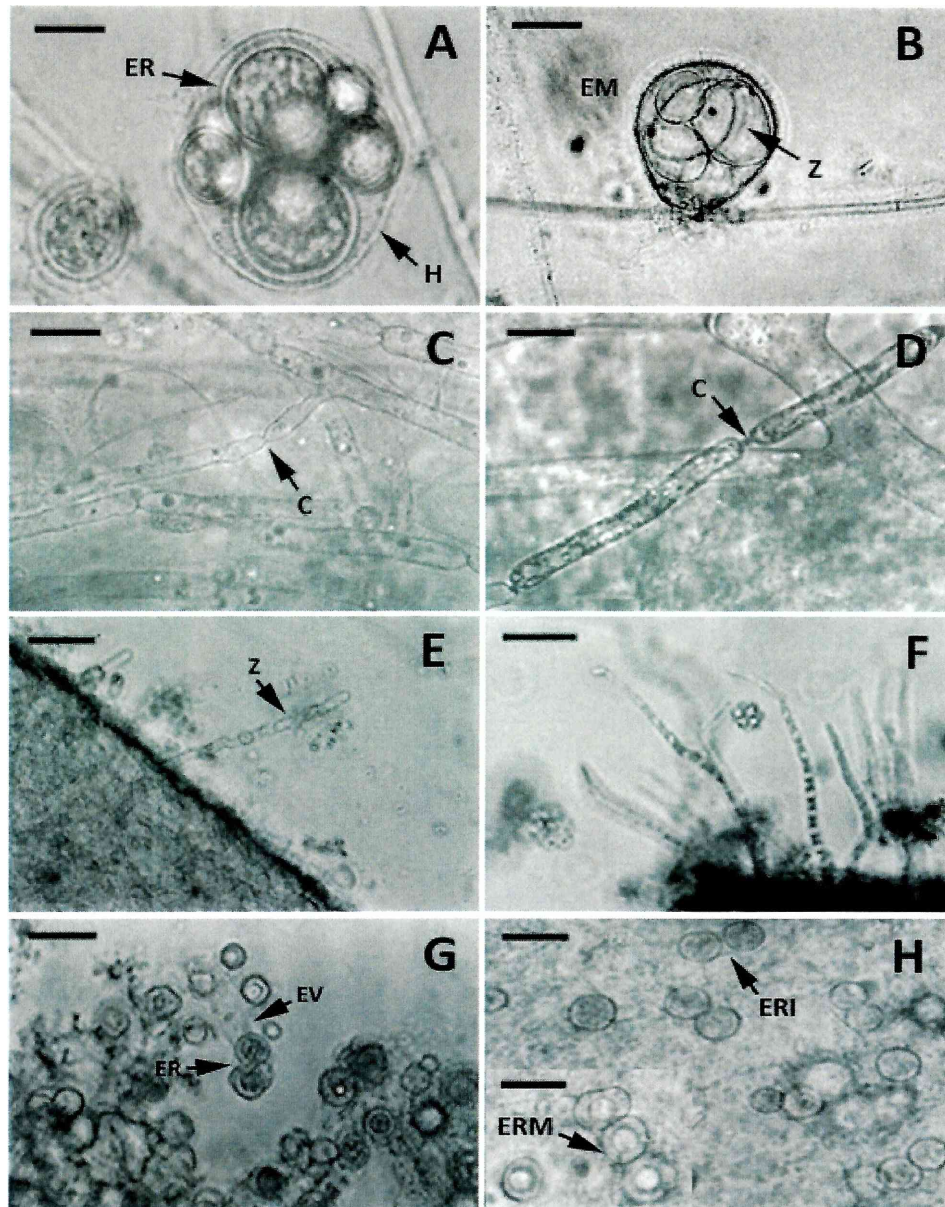


Fig. 8. A. Detalle de hipertrofia micelar del hospedador (H) (*Aphanomyces* sp.) con esporas de reposo (ER) de *Olpidiopsis aphanomyces*. B. Zoosporangios (Z) de *Olpidiopsis pythii* en el interior de ensanchamientos del micelio (EM) de *Pythium* spp. C. Micelio de *Apodachlya* sp. con constricciones (C) características. D. Micelio de *Leptomitus lacteus* con constricciones (C) características. E. Detalle de un zoosporangio (Z) de *Aphanomyopsis punctata* sobre mudas de serpiente. F-G. *Aphanomyopsis saprophytica* sobre chala de maíz. F. Detalle de zoosporangios. G. Detalle de esporas de reposo en el interior de ensanchamientos vesiculares. H. Aspecto general del talo con esporas de reposo inmaduras (ERI) y esporas de reposo maduras (ERM) en el interior del micelio de *Leptolegniella keratinophila* en mudas de serpiente. Escalas: A: 6,7 μm ; B-H: 29,4 μm .

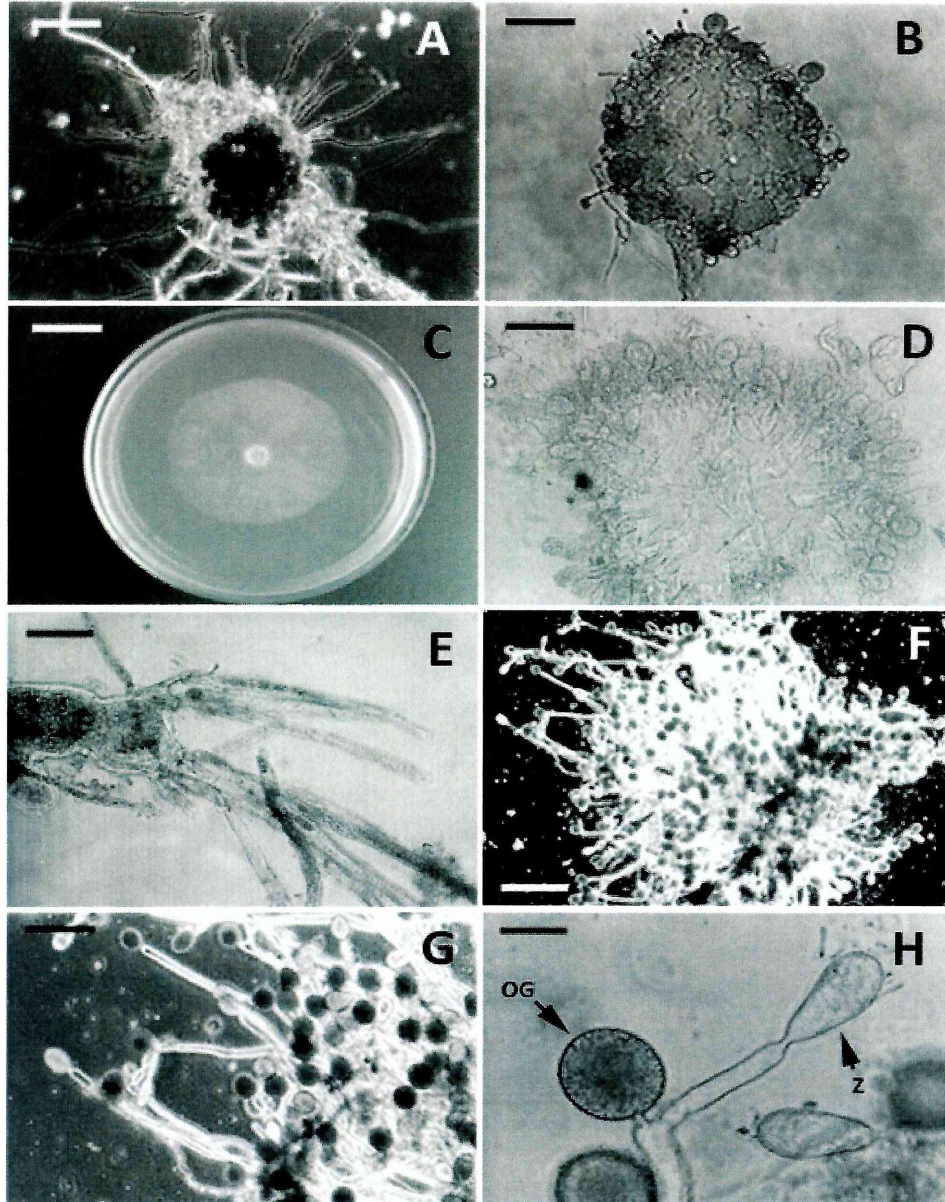


Fig. 9. A-B. *Pythium rotiferum* desarrollándose en el interior del cuerpo un rotífero. C. Aspecto general de la colonia de *Pythium segnitum* en medio agar papa-zanahoria. D-E. *Rhipidium* sp.# 1 en frutos de *Ligustrum lucidum*. D. Aspecto general de la pústula. E. Aspecto general del talo. F-H. *Rhipidium interruptum* en frutos de *Ligustrum lucidum*. F. Aspecto general de la pústula. G. Aspecto general del talo. H. Detalle del zoosporangio (Z) y oogonio (OG). Escalas: A-B, D, F-G: 111,1 μ m; C: 1,7 cm; E, H: 29,4 μ m.



DISCUSIÓN

En el presente estudio, se registraron 68 taxa pertenecientes a los phyla Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Hyphochytridiomycota y Peronosporomycota. De los taxa identificados a nivel específico (45), 13 especies fueron registradas con anterioridad para la Argentina, 31 representan nuevas citas para nuestro país y tres son novedades para la ciencia. Entre las especies citadas con anterioridad encontramos a *Achlya caroliniana*, *Achlya prolifera*, *Achlya radiosa*, *Allomyces arbuscula*, *Allomyces macrogynous*, *Blastocladia globosa*, *Blastocladia pringsheimii*, *Blastocladia ramosa*, *Dictyuchus monosporus*, *Gonapodya prolifera*, *Gonapodya polymorpha*, *Leptomitus lacteus* y *Rhizophydium carpophilum*. Entre las nuevas citas para la Argentina, una corresponde a Blastocladiomycota, 15 a Chytridiomycota, dos a Hyphochytridiomycota y 12 a Peronosporomycota. En los últimos años, se han descrito 18 nuevas especies para la ciencia: Steciow & Marano (2006) describieron una nueva especie de Blastocladiomycota (*Blastocladia bonariensis*), Letcher *et al.* (2008b,c) a tres nuevas especies de Chytridiomycota (*Coralloidiomyces digitatus*, *Angulomyces argentinensis* y *Pateramyces corrientinensis*), mientras que Steciow (1996a; 2001a,b,c; 2002a,b; 2003a,b), Steciow & Elíades (2002b,c), Greslebin *et al.* (2007), Steciow & Paul (2007), Steciow & Marano (2008) y Steciow *et al.* (2005) a 14 nuevas especies de Peronosporomycota. Recientemente, Letcher *et al.* (2008c), describieron para nuestro país siete nuevas familias del orden Rhizophydiales (Alphamycetaceae, Angulomycetaceae, Aquamycetaceae, Globomycetaceae, Gorgoromycetaceae, Pateramycetaceae y Proturuomycetaceae), siete géneros nuevos (*Alphamyces*, *Angulomyces*, *Aquamycetes*, *Globomyces*, *Pateramyces*, *Protruromyces* y *Urceomyces*) y seis nuevas combinaciones (*Alphamyces chaetiferum* (Sparrow) Letcher, *Aquamycetes chlorogonii* (Serbinow) Letcher, *Globomyces pollinis-pini* (A. Braun) Letcher, *Protrudomyces laterale* (A. Braun) Letcher y *Urceomyces sphaerocarpum* (Zopf) Letcher). En nuestro país, hasta el presente se conocían 100 especies: 16 de Blastocladiomycota, 12 de Chytridiomycota y 73 de Peronosporomycota (Malacalza, 1968; Tell, 1982; Lopez & MacCarthy, 1985; Lopez Lastra & García, 1990, 1997; Steciow, 1988, 1997a, 1998b, 1999, 2000; Steciow & Elíades, 2001, 2002a; Herrera *et al.*, 2005; Steciow *et al.*, 2001a,b, 2006; Marano *et al.*, 2006, 2007). De esta forma, el número de especies de



organismos zoospóricos en nuestro país asciende a 139: Blastocladiomycota (17), Chytridiomycota (35), Hyphochytriomycota (2) y Peronosporomycota (85).

Todos los taxa registrados son cosmopolitas. En Brasil, hasta el año 2005 se habían registrado 324 especies de organismos zoospóricos: Blastocladiomycota y Chytridiomycota (129), Hyphochytriomycota (4) y Peronosporomycota (187) (Milanez *et al.*, 2007). Del total de especies registradas para Argentina, 68 son compartidas por ambos países y 71 son exclusivas de Argentina. Entre las especies exclusivas de Argentina, *Achlya anomala*, *Aphanomyces parasiticus*, *Aphanomyopsis punctata*, *A. saprophytica*, *Apodachlya* sp., *Catenochytridium* sp., *Chytridium* sp., *Chytriomycetes hyalinus* var. *granulatus*, *Karlingiomyces lobatus*, *Macrochytrium botrydioides*, *Monoblepharis hypogyna*, *Monoblepharis polymorpha*, *Olpidium* sp., *Protoachlya paradoxa*, *Pythium segnitum* (?) (15 especies) son citadas por primera vez para América del Sur en este trabajo.

La micobiota saprótrófa en este ambiente se encontró mejor representada en relación con la comunidad parásita. Entre los taxa parásitos, *Olpidiopsis pythii*, *Rhizidiomyces apophysatus*, *Rhizidiomyces hirsutus* y *Rhizophydium carpophyllum* se registraron en varias ocasiones de muestreo, mientras que el resto de los taxa (*Aphanomyces parasiticus*, *Chytridium* sp., *Dictyuchus* sp.# 1, *Olpidium* sp., *Olpidiopsis aphanomycis*, *Olpidiopsis* aff. *varians* y *Pythium rotiferum*) sólo en una sólo oportunidad. La micobiota zoospórica parásita en la provincia de Buenos Aires (Argentina) ha sido poco estudiada, registrándose hasta el momento entre los Peronosporomycota (Straminipila) a *Leptolegnia chapmanii* como patógeno de larvas de mosquitos (López-Lastra *et al.*, 1999), *Lagenidium destruens* Sparrow y *Rozellopsis simulans* (A. Fischer) Karling en al arroyo Vitel Sur (Steciow, 1998b). López & Mac Carthy (1985) han citado a *Lagenisma coscinodisci* Drebes parasitando al alga *Coscinodiscus perforatus*, *Olpidium entophytum* (Braun) Rabenhorst, *Olpidiopsis saprolegniae* var. *saprolegniae* (Braun) Cornu, parasitando hifas de *Saprolegnia* sp. en la Laguna Chis-Chis, mientras que *Olpidiopsis saprolegniae* var. *levis* Coker, *Olpidiopsis achlyae* MacLarty, *Olpidiopsis varians* Shanor y *Olpidiopsis vexans* Barlett, fueron citadas previamente para nuestro país en un canal artificial de las proximidades de la destilería REPSOL-YPF (Ensenada) y en la laguna Lacombe (Chascomús), respectivamente (Steciow, 1988; 1996a; Steciow & Elíades, 2002a). Entre los Chytridiomycota (Fungi), se ha registrado a



Rhizophydium carpophylum parasitando oogonios de *Saprolegnia* sp. (Steciow, 1998 b), *Rhizophydium globosum* (Braun) Rabenhorst parasitando a *Closteridium acerosum* y *Rhizophydium subangulosum* (Braun) Rabenhorst sobre *Oscillatoria princeps* (Malacalza, 1968), *Chytridium olla* Braun en oogonios de *Oedgonium* sp., *Coelomycidium simuli* Debaisieux (Chytridiales) en simúlidos (López Lastra & García, 1990) y *Coelomycidium iliensis* var. *indus* Dubitskij *et al.* (Blastocladales) en culícidos (López Lastra & García, 1997).



CONCLUSIONES

Se registran 68 taxa de organismos zoospóricos y 54 se describen morfológicamente para la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara, de los cuales el mayor número corresponde a los phyla Peronosporomycota y Chytridiomycota.

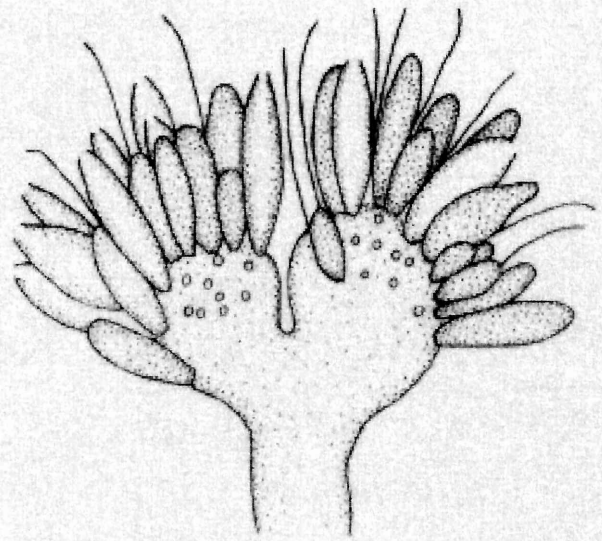
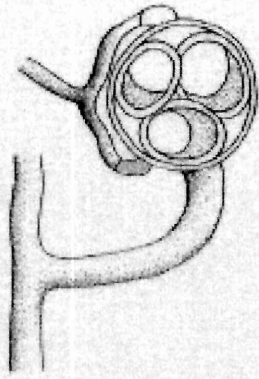
Se registran por primera vez para la Argentina a 17 géneros y a 31 especies de organismos zoospóricos.

Se cita por primera vez para nuestro país al phylum Hyphochytriomycota, a los órdenes Cladochytriales, Rhizophlyctidales (Fungi) y Rhipidiales (Straminipila) y a las familias Endochytriaceae y Rhizophlyctidaceae del phylum Chytridiomycota (Fungi).

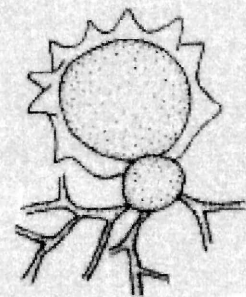
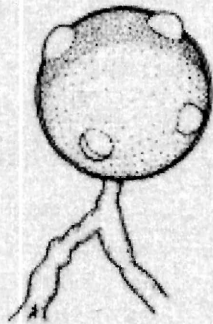
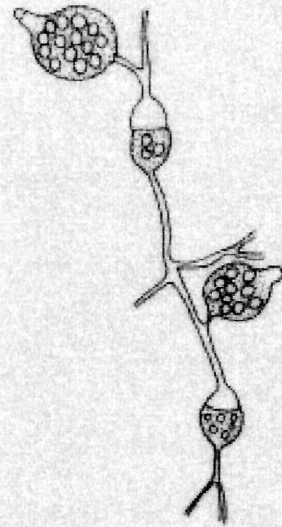
Se registran por primera vez para América del Sur a *Aphanomyces parasiticus*, *Aphanomycopsis punctata*, *A. saprophytica*, *Apodachlya* sp., *Catenochytridium* sp., *Chytridium* sp., *Chytriomycetes hyalinus* var. *granulatus*, *Karlingiomyces lobatus*, *Macrochytrium botrydioides*, *Monoblepharis hypogyna*, *Monoblepharis polymorpha*, *Olpidium* sp., *Protoachlya paradoxa* y *Pythium segnitum* (?).

Se describen tres nuevas especies de Peronosporomycota, pertenecientes a los géneros *Achlya*, *Thraustotheca* (Saprolegniales) y *Pythium* (Peronosporales): *Achlya anomala* Steciow & Marano, *Thraustotheca recurva* Marano, Steciow & Paul y *Pythium rotiferum* Steciow, Marano & Paul, empleándose caracteres morfológicos o morfológicos y moleculares.

Se amplía a 139 el número de especies de organismos zoospóricos en nuestro país: Blastocladiomycota (17), Chytridiomycota (35), Hyphochytriomycota (2) y Peronosporomycota (85).



Capítulo 2





CAPÍTULO 2: Diversidad y variación estacional de organismos zoospóricos en el arroyo Las Cañas (Partido de Ensenada)

INTRODUCCIÓN

En los ambientes acuáticos, la materia orgánica particulada (MOP) se halla formada por un *pool* de moléculas de origen autóctono (organismos planctónicos muertos, exoesqueletos de crustáceos) y alóctono (hojas de plantas, polen, restos vegetales). Los organismos zoospóricos pueden utilizar moléculas complejas tales como celulosa (restos de algas y vegetales), queratina (mudas de serpientes, pelos y plumas) y quitina (exoesqueletos de insectos y crustáceos) (Czeczuga & Godlewska, 1994; Czeczuga & Muszyńska, 1994). De esta forma, estos organismos desempeñan un importante papel en la dinámica de las redes alimentarias porque: (i) transforman la MOP en materia orgánica (MOD) e inorgánica disuelta (MID), mediante la utilización y conversión del nitrógeno, azufre y fósforo inorgánico (amonio e iones nitrato, sulfato y fosfato) en compuestos orgánicos; (ii) las zoosporas son predadas por el zooplancton y constituyen una particular fuente nutricional al ser ricas en ácidos grasos polinsaturados y contener una alta concentración de colesterol (Kagami *et al.*, 2007a), los cuales son conocidos promotores del crecimiento en crustáceos (Müller-Navarra *et al.*, 2000). Este fenómeno conocido como *trophic upgrading concept*, tiene una gran importancia en la cantidad y la calidad de la materia orgánica transferida a los niveles tróficos; y (iii) como parásitos, controlan la dinámica estacional del fitoplancton, afectando la producción primaria y regulando las poblaciones de varios grupos de invertebrados (rotíferos, nematodos, crustáceos, dípteros) y vertebrados (peces, anfibios) en los ambientes acuáticos (Park *et al.*, 1978; Gleason *et al.*, 2008a).

Gupta & Mehrotra (1989) observaron que los Chytridiomycota y Peronosporomycota tienen requerimientos ecológicos semejantes. La distribución de los organismos zoospóricos se relaciona con la presencia y disponibilidad de sustratos (nutrientes), la competencia con otros microorganismos por esos nutrientes y los factores ambientales. Entre los factores ambientales, la temperatura, el pH y las concentraciones de oxígeno disuelto y de nutrientes,



afectan su distribución (Booth, 1971a; Mer *et al.*, 1980; Misra, 1982; Khulbe & Bargava, 1983; Dubey *et al.*, 1994; Johnson *et al.*, 2002).

La temperatura se halla inversamente relacionada con la distribución de los organismos zoospóricos, encontrándose poco representados cuando la temperatura aumenta (Mer *et al.*, 1980; Gupta & Mehrotra, 1989; El-Hissy *et al.*, 1992). Asimismo, los estudios realizados en laboratorio indican que las altas temperaturas pueden limitar el crecimiento de los Chytridiomycota y Blastocladiomycota. Algunas especies acuáticas no pueden desarrollarse a temperaturas mayores a 23-25 °C (Longcore, 1993; Boyle *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2003), mientras que la mayoría no pueden crecer a temperaturas mayores a 30 °C (Gleason *et al.*, 2005). El-Hissy *et al.* (1992), observaron un mayor número de especies y Mer *et al.* (1980) encontraron una mayor frecuencia de organismos zoospóricos a temperaturas moderadas (16-21 °C). La máxima temperatura para su crecimiento varía entre 30-40 °C (Gleason *et al.*, 2005) y no se conoce ninguna capaz de crecer a temperaturas mayores a 45 °C (Booth, 1971b; Gleason *et al.*, 2005).

Lund (1934) destacó al pH como un factor que afecta la distribución de los organismos zoospóricos en los ambientes acuáticos, mientras que Johnson *et al.* (2002) y Gleason *et al.* (2009), observaron que el pH no sólo afecta su distribución, sino también el crecimiento, la descarga de zoosporas y la producción de estructuras sexuales (oogonios, oosporas y ramas anteridiales) y asexuales (zoosporangios). Si bien los organismos zoospóricos son capaces de tolerar un rango de pH de 2,9-11,3 (Sparrow, 1965, 1966; Sparrow & Lange, 1977; Mullen *et al.*, 2000; Letcher & Powell, 2001; Commandeur *et al.*, 2005; Gleason *et al.*, 2009), los ambientes con condiciones neutras a neutras-alcálinas son particularmente favorables para estos organismos (Dayal & Tandon, 1963; Susuki, 1960; Khulbe, 1980).

No existe una clara relación entre la concentración de oxígeno disuelto y la distribución de los organismos zoospóricos en ambientes acuáticos (Rattan *et al.*, 1980). Los representantes de los órdenes Chytridiales, Monoblepharidales, Rhizophydiales y Spizellomycetales son en su mayoría aerobios obligados y sus tasas de crecimiento son inhibidas por las bajas concentraciones de oxígeno disuelto (Gleason, 1976; Barr, 2001; Gleason *et al.*, 2007), mientras que en las Blastocladiales existen representantes aerobios como *Allomyces macrogynous* (R. Emers.) R. Emers. & C. M. Wilson y *Blastocladia*



emersonii Cantino & Hyatt y representantes con metabolismo anaerobio (fermentativo) como es el caso de *Blastocladiella ramosa* Thaxt. (Natvig, 1982). Los quitridios aerobios obligados han sido aislados de agua dulce, suelo y ambientes salobres y marinos. Pocos anaerobios facultativos han sido aislados de aguas estancadas y toleran bajas concentraciones de oxígeno (Emerson & Natvig, 1981; Whisler, 1987), como es el caso de *Rhipidium* sp. (Natvig, 1982). Muchas especies no pueden crecer en anaerobiosis, si bien pueden sobrevivir a tales condiciones por cortos períodos de tiempo (Gleason *et al.*, 2007). Entre los Peronosporomycota por ejemplo, *Apodachlya* sp., *Phytophthora cinnamomi* Rands. y *Pythium aphanidermatum* (Edson) Fitzp. son estrictamente aerobios mientras que *Aqualinderella fermentans* R. Emers. & W. Weston es anaerobio obligado (Natvig, 1982). Las Saprolegniales (Peronosporomycota) generalmente se encuentran en ambientes donde el oxígeno es abundante (Maurizio, 1899). El-Hissy *et al.* (1992), documentaron un mayor número de especies en aquellos sitios donde las concentraciones de oxígeno disuelto fueron mayores. Sin embargo, Johnson (1911), Harvey (1952), Cooke & Barstch (1959) y Steciow (1993a; 1998a) aislaron varias especies de Saprolegniales en ambientes acuáticos contaminados por descargas domésticas y efluentes industriales. De esta forma, Susuki & Tasuno (1965) concluyeron que las Saprolegniales, al encontrarse en cuerpos de agua estancados y ricos en materia orgánica, se encuentran adaptadas a las bajas concentraciones de oxígeno disuelto. Misra (1982) observó que las descargas de efluentes en el ambiente estudiado afectaron la distribución de los organismos zoospóricos y que aquéllos cuerpos de agua con mayor vegetación y por lo tanto, mayor contenido de materia orgánica, presentaron una mayor frecuencia de éstos organismos.

Czeczuga & Muszyńska (2004) observaron que las altas concentraciones de nitrato y fosfato, limitan el crecimiento de ciertas especies de organismos zoospóricos. Muchas especies de Chytridiomycota convierten nitrógeno (amonio y iones nitrato), azufre (ión azufre) y fósforo inorgánico (fosfato) en compuestos orgánicos, ya que son capaces de crecer en medios sintéticos sólo provistos de fuentes inorgánicas (Haskins & Weston, 1950; Cantino, 1955; Willoughby, 1962; Nolan, 1970; Gleason, 1976; Hassan & Catapane, 2000; Midgley *et al.*, 2006; Gleason *et al.*, 2008a). Otras, pueden utilizar fuentes de fósforo insoluble que solubilizan antes de ser absorbidas (Midgley *et al.*, 2006) o fuentes de fósforo



orgánico como el ADN (Midgley *et al.*, 2006). De esta forma, pueden proveer de nitrógeno orgánico, fósforo y compuestos sulfúricos a las redes alimentarias.

Los representantes del phylum Chytridiomycota son considerados ruderales (Andrews, 1992), ya que el tamaño de sus poblaciones puede incrementarse rápidamente cuando los nutrientes se hallan disponibles, pudiendo pasar de un estado a otro en su ciclo de vida en sólo 48 hs (Ward, 1939). Cuando la concentración de nutrientes es alta, las poblaciones fluctúan ampliamente produciéndose un aumento temporal en su abundancia (Lozupone & Klein, 2002).

Muchas especies de organismos zoospóricos presentan un comportamiento estacional (Hughes, 1962; Klick & Tiffany, 1985) relacionado con las variaciones en las condiciones ambientales y con la disponibilidad de sustratos. Waterhouse (1942), observó que se hallaron bien representados en los meses de septiembre-octubre (otoño), alcanzando un máximo en diciembre (invierno) y desapareciendo hacia el verano. Su ausencia en el verano se relacionó con el aumento de la temperatura, la disminución en el nivel del agua y disminución del pH. Perrot (1960), reafirmó las observaciones realizadas por Waterhouse (1942), señalando que existen dos estaciones de crecimiento: una en primavera y otra en otoño, en donde la germinación de las zoosporas se halla determinada por la temperatura. Asimismo, Dick & Newby (1961), Roberts (1963), Dayal & Tandon (1962) y Klick & Tiffany (1985), observaron que existe una estación estival de dormancia y un pico en la abundancia de especies en otoño y primavera, los cuales atribuyeron a una mayor disponibilidad de materia orgánica animal y vegetal. Asimismo Steciow (1997c) para la zona de Río Santiago y afluentes, registró la mayor frecuencia de Oomycota en primavera y otoño, con valores intermedios en verano y mínimos en invierno.

Los estudios relacionados con la distribución y la diversidad de los organismos zoospóricos en ambientes acuáticos son escasos (Czeczuga & Próba, 1987; El-Hissy & Khallil, 1991; Rocha, 2004; Kiziewicz, 2004; Czeczuga *et al.*, 2002b, 2003b; Marano & Steciow, 2006a; Marano *et al.*, 2008), en relación con los desarrollados para ambientes terrestres (Willoughby, 1965; Booth, 1971a,b; Willoughby, 1998; Letcher & Powell, 2001, 2002b; Letcher *et al.*, 2004a,b; Commandeur *et al.*, 2005; Arcate *et al.*, 2006; Arellano *et al.*, 2009, entre otros). En general, pocos estudios han relacionado la distribución de las especies de



organismos zoospóricos en ambientes acuáticos con variables ambientales (pH, temperatura, concentración de oxígeno, entre otras), siendo la mayor parte de los trabajos ecológicos desarrollados exclusivamente en laboratorio (Gleason, 1968; Booth, 1971a; Booth & Barrett, 1976; Dick, 1976; Gleason, 1976; Natvig, 1982; Powell, 1993; Gleason *et al.*, 2004, 2005, 2007, 2008b; Midgley *et al.*, 2006, Kagami *et al.*, 2007a). Aspectos tales como la selectividad por determinados sustratos y el efecto de los factores físicos, químicos y biológicos en la composición de especies, abundancia y diversidad de las comunidades de organismos zoospóricos, aún no han sido dilucidados.



HIPÓTESIS

La riqueza, frecuencia, abundancia y/o diversidad de organismos zoospóricos presentará diferencias estacionales que se asociarán positivamente con la cantidad de sustratos y nutrientes presentes en el ambiente y negativamente con la temperatura del mismo.

OBJETIVO GENERAL

Describir la composición y estructura de la comunidad de organismos zoospóricos (Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Hyphochytridiomycota y Peronosporomycota) a lo largo de un año y analizar su relación con algunas variables ambientales en el arroyo Las Cañas, Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Analizar la temperatura, el pH y la concentración de oxígeno disuelto y nutrientes (nitrate, nitrite, amonio, sulfato y fósforo reactivo soluble) en el cuerpo de agua, a lo largo de un año.
2. Determinar la composición y diversidad de organismos zoospóricos en el arroyo Las Cañas, a lo largo de un año.
3. Analizar la frecuencia y abundancia estacional de los taxa presentes en distintos sustratos y su relación con los parámetros físicos y químicos.



MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio fue realizado en el arroyo Las Cañas, ubicado en la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara del Pdo. de Ensenada (Buenos Aires, Argentina).

Se delimitó una transecta de 500 m de longitud (a los 100 m desde las nacientes del arroyo y hasta los 50 m antes de su desembocadura) con seis sitios de muestreo separados entre sí por 35 m (denominados M1, M2, M3, M4, M5 y M6). Cada sitio comprendió una zona de 10 m, donde se definieron los puntos R1 (en el punto 0) y R2 (a los 10 m) (Fig. 1). Se determinaron las coordenadas de latitud y longitud en los sitios de muestreo a través de un geoposicionador satelital (Garmin, modelo eTrex). En cada R, se recolectaron dos muestras al azar.

(i) Caracterización del hábitat— Estacionalmente durante un año en cada sitio de muestreo (M): *(i)* se registró la heterogeneidad del hábitat mediante el reconocimiento de la vegetación arbórea dominante, el número de barreras naturales presentes (ramas y troncos) que disminuyen la velocidad de flujo del agua y favorecen la acumulación de la materia orgánica, el ancho del tramo (ancho seco y ancho mojado) y su profundidad en cuatro puntos equidistantes según el ancho mojado, y la velocidad de corriente mediante el “método de los flotadores”, utilizándose un coeficiente de corrección ($k=0,85$) de acuerdo con Gordon *et al.* (1992); *(ii)* se registró la temperatura del agua; y *(iii)* se recolectaron muestras por duplicado para el análisis del pH, la concentración de oxígeno disuelto, nutrientes (sulfato, nitrato, nitrito, amonio, fósforo reactivo soluble) y la demanda química (DQO) y bioquímica de oxígeno (DBO₅).

(ii) Análisis físico-químicos—Estacionalmente, las muestras para los análisis químicos del agua fueron recolectadas según la variable a analizar: *(i)* Oxígeno disuelto: en frascos de vidrio con tapón esmerilado (100 ml), fijadas mediante una solución de IK alcalino (0,5 ml) y sulfato de magnesio (0,5 ml) y conservadas en oscuridad a temperatura ambiente; *(ii)* Nutrientes (sulfato, nitrato, nitrito, amonio y fósforo reactivo soluble): en frascos plásticos estériles (100 ml), filtradas mediante filtros Whatman GF/C y conservadas a 4 °C; y *(iii)* DQO



y DBO₅: en frascos plásticos de 250 ml y conservadas a 4 °C en la oscuridad. El procesamiento de las muestras se realizó dentro de las 24 hs posteriores a su recolección, según los protocolos de Strickland & Parsons (1972), Mackereth *et al.* (1978) y APHA (1998), en el Instituto de Limnología Dr. Raúl Ringuelet (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP).

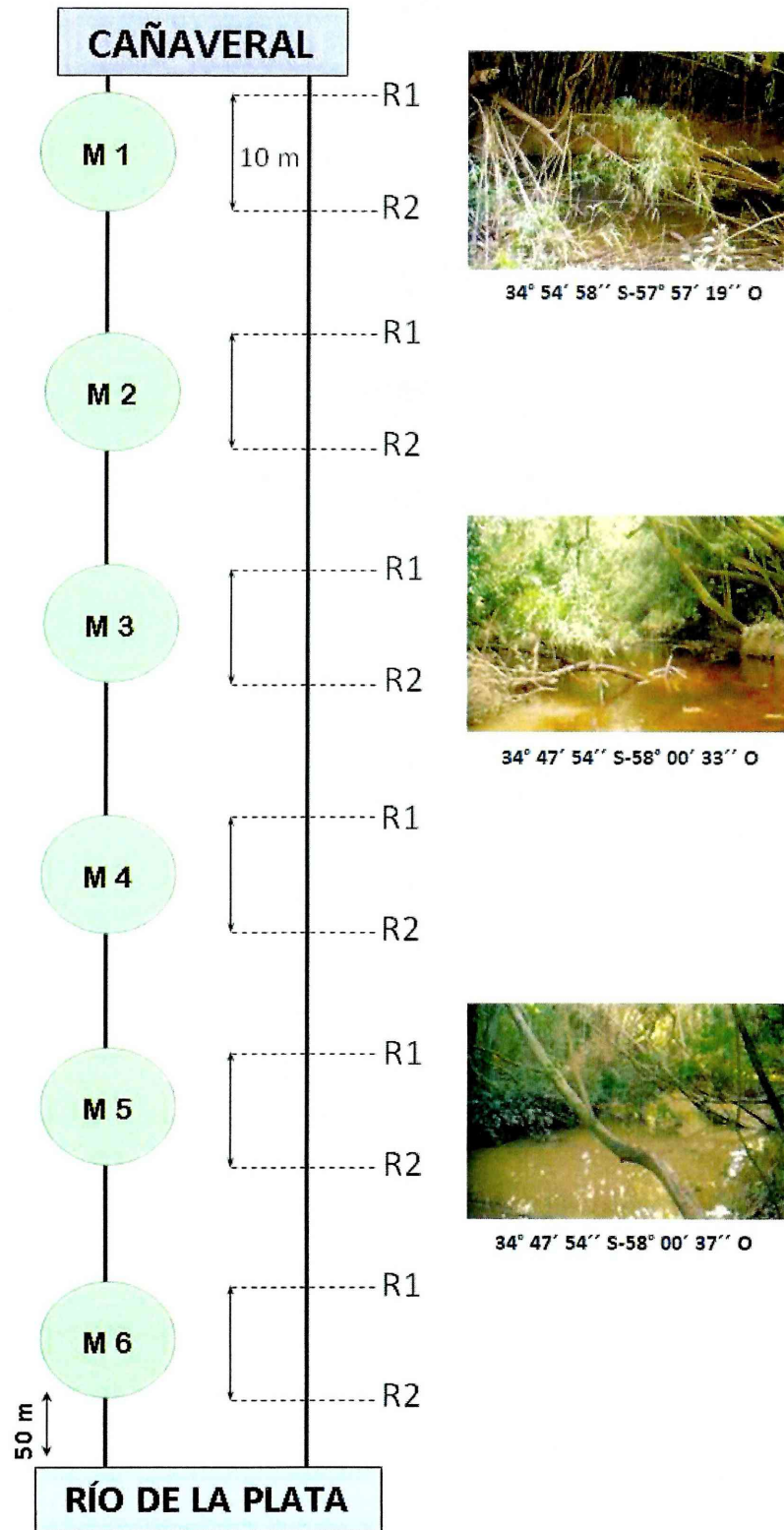


Fig. 1. Detalle de la transecta delimitada en el arroyo Las Cañas para la recolección de muestras. M1-M6: sitios de muestreo.



(iii) *Análisis de la comunidad de organismos zoospóricos*—En cada punto de muestreo (R), se recolectaron estacionalmente durante el período comprendido entre marzo de 2006 y febrero de 2007 (22-3-06: otoño; 28-6-06: invierno; 18-10-06: primavera y 28-2-07: verano) dos submuestras de agua superficial costera (200 ml) y materia orgánica flotante (200 g). La recolección de las muestras fue realizada entre las 9-15 hs, obteniéndose el registro de mareas a la altura del puerto de La Plata (Servicio de Hidrografía Naval, Ministerio de Defensa de la Nación: http://www.hidro.gov.ar/Oceanografia/Tmareas/R_Mareas.asp) en cada fecha de muestreo (Tabla 1).

Tabla 1. Variaciones en el nivel de las aguas del Río de la Plata a la altura del puerto de La Plata en cada fecha de muestreo.

FECHA	HORA	ALTURA
22/03/2006	09:28	1,08
	16:59	0,5
28/06/2006	07:00	1,29
	15:02	0,55
18/10/2006	10:10	0,84
	16:53	1,41
28/02/2007	08:38	0,73
	14:58	1,19

En cada sitio de muestreo (M) se colocó un flotador de poliestireno expandido (45 x 20 cm), en el cual se dispusieron bolsas (7 x 6 cm) de malla plástica de 1 mm de diámetro de abertura (Fig. 2), las cuales permanecieron durante 10 días sumergidas en el agua a 15 cm de profundidad. En cada bolsa se colocaron 50 discos (5 mm diám.) de una composición determinada: (i) celulósica: hojas de *Zea mays* (chala de maíz); (ii) queratínica: mudas de serpiente; y (iii) quitínica: escamas de *Odonthestes bonariensis* (pejerrey bonaerense). Se colocaron dos réplicas (bolsas) por cada tipo de sustrato en cada flotador.

Las muestras de agua y materia orgánica fueron procesadas según la “técnica de cebado”, incubándolas con: (i) chala de maíz; (ii) mudas de serpientes; (iii) escamas de pejerrey; y (iv) semillas de *Sesamum indicum* (sésamo) (Sparrow, 1960; Stevens, 1974; Müller *et al.*, 2004). A excepción de las semillas de sésamo, los demás sustratos fueron cortados mediante sacabocados en unidades de 5 mm de diámetro. Este tamaño fue seleccionado por ser semejante al diámetro promedio de una semilla de sésamo (Marano & Steciow, 2006b).



Fig. 2. Flotador de poliestireno expandido empleado para la colocación *in situ* de sustratos de distinta composición.

Muestras de agua: las dos submuestras recolectadas en cada R fueron homogeneizadas en el laboratorio. Se tomaron alícuotas de muestras de agua (30 ml) que fueron colocadas en cápsulas de Petri de vidrio estériles. En la superficie de cada cápsula se colocaron discos de goma eva de 7,5 cm de diámetro con cinco orificios de 1,5 cm de diámetro cada uno (Fig. 3), conteniendo una unidad de sustrato de acuerdo con lo anteriormente mencionado. Se realizaron dos réplicas por cada tipo de sustrato (celulosa, queratina, quitina y semillas de sésamo).



Fig. 3. Detalle de las cápsulas de Petri con los discos de goma eva empleados para la separación de las unidades de sustrato.

Muestras de materia orgánica: las dos submuestras recolectadas en cada R fueron homogeneizadas en el laboratorio. Se colocaron 7 g de materia orgánica en cápsulas de Petri de vidrio a las que se le adicionaron 30 ml de agua destilada estéril, empleándose la misma metodología que para las muestras de agua y los sustratos anteriormente mencionados. Se realizaron dos réplicas por cada tipo de sustrato (celulosa, queratina, quitina y semillas de sésamo).

Muestras de sustratos *in situ*: las dos bolsas (réplicas) de cada tipo de sustrato colocadas por flotador fueron homogeneizadas en laboratorio (un total de 100 discos). Los discos fueron lavados para retirar el sedimento depositado sobre los mismos mediante sucesivos cambios de agua, y procesados por observación directa, colocando cinco unidades de cada tipo de sustrato (seleccionados al azar) en un portaobjetos con agua destilada. Los restantes discos de sustrato fueron colocados de a cinco unidades, en cápsulas de Petri con 30 ml de agua destilada y cinco nuevas unidades de sustrato (5 mm de diám.). Se realizaron dos réplicas de cada tipo de sustrato (celulósico, quitínico, queratínico).

Una unidad muestral consistió en una cápsula de Petri conteniendo cinco unidades de sustrato. Se analizaron un total de 960 unidades muestrales (240 unidades muestrales en



cada estación del año) y 4800 unidades de sustrato (1200 en cada estación del año). De las 240 unidades muestrales (Tabla 1, Anexo), 60 unidades muestrales fueron analizadas para cada tipo de sustrato (celulosa, queratina, quitina y semillas de sésamo). De estas 60 unidades muestrales, 12 correspondieron a las muestras *in situ*, 24 a las de materia orgánica y 24 a las de agua.

Al cabo de 4-42 días, se identificaron los taxa presentes y se registró su frecuencia y abundancia por tipo de sustrato (celulósico, queratínico, quitínico y semillas de sésamo) y tipo de muestra (agua, materia orgánica, sustratos *in situ*). Todos los taxa registrados fueron conservados como preparados semipermanentes e incorporados al Herbario del Instituto de Botánica Spegazzini (LPS). Las especies de organismos zoospóricos identificadas se hallan descritas en el Capítulo 1 (ver Resultados, Descripción de las especies).

Se registró la presencia de un taxón en una unidad muestral o en una unidad de sustrato (aislamiento). La frecuencia y abundancia de los taxa registrados fue calculada como: (i) Frecuencia de colonización (FC %): (número de unidades muestrales en donde se registró un taxón/ número de unidades muestrales examinadas) \times 100; y (ii) Abundancia (A %): (número de unidades de sustrato colonizadas por un taxón/ número de unidades de sustrato empleadas) \times 100. La frecuencia de colonización total (FC total) fue calculada como: número total de unidades muestrales en donde se registró un taxón/ número total de unidades muestrales examinadas) \times 100. La abundancia total (A total) fue calculada como: [número total de unidades de sustrato colonizadas por un taxón (considerando todas las estaciones del año y todos los tipos de sustrato colonizados)/ número total de unidades de sustrato empleadas] \times 100.

Los taxa fueron asignados a grupos de frecuencia de acuerdo con la escala de Braun-Blanquet: ubicuos: 100-80,1 %; comunes: 80-60,1 %; usualmente presentes: 60-40,1 %; escasos: 40-20,1 % y raros: 20-0,1 % de colonización (Kershaw, 1973; Letcher & Powell, 2001; 2002b).

Los taxa fueron clasificados según el número de estaciones del año en las que se encontraron presentes (constancia) en: constantes: 100 %; acompañantes: 75-50 % y ocasionales: 25 % de presencia a lo largo del año.



La estructura de la comunidad fue analizada mediante: (i) la riqueza específica (S); (ii) el índice de diversidad de Shannon $H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2(p_i)$, en donde p_i es la abundancia de la especie i , que contribuye a la diversidad total; (iii) la equitabilidad $E = H'/H'_{\max}$, donde H'_{\max} es el máximo valor de diversidad posible para el total de especies presentes (Magurran, 1988); (iv) el índice de dominancia de Simpson $D = 1/\sum_{i=1}^S (p_i)^2$, fue calculado para cada estación basado en la abundancia de especies; y (v) el índice de similitud de Sorensen $SI = 2j/(a+b)$, donde j es el número de especies comunes a ambas estaciones/muestras y a es el número de especies en la estación/ muestra A, b es el número de especies en la estación/muestra B (este índice es igual a 1 en casos de completa similitud y a 0 si no hay ninguna especie en común).

Análisis estadísticos

Los promedios estacionales de los parámetros físico-químicos fueron evaluados mediante el test de Kruskal-Wallis y con el test de Tukey *a posteriori*.

Asimismo, se analizaron las diferencias en la composición específica, frecuencia, abundancia y diversidad, de la comunidad de organismos zoospóricos, relacionada a: (i) las variaciones estacionales; (ii) los distintos tipos de sustratos empleados (celulosa, queratina, quitina y semillas de sésamo); y (iii) los distintos tipos de muestras recolectadas (agua, materia orgánica, sustratos *in situ*).

El test de Kruskal-Wallis fue empleado para explorar la riqueza de especies, la frecuencia y la abundancia: (i) estacional; y (ii) en los diferentes sustratos. Los resultados fueron analizados con el test de Dunns (Dunn, 1961).

Las variaciones estacionales observadas en los índices de diversidad fueron testeadas mediante un H-t test.

Un análisis de componentes principales (ACP) (Legendre & Legendre, 1998) fue desarrollado para explorar: (i) las tendencias estacionales en la composición y abundancia de las especies en celulosa; y (ii) la composición y abundancia de las especies en los sustratos analizados.



Un análisis de correspondencia canónica (ACC) (Ter Braak, 1986) fue realizado para explorar la relación entre la abundancia de los taxa en celulosa y las variables ambientales en las cuatro estaciones analizadas.



RESULTADOS

(i) *Caracterización del hábitat y parámetros físico-químicos*—El flujo del agua y la concentración de OD aumentaron y la DBO y la DQO disminuyeron hacia la desembocadura, mientras que las concentraciones de nutrientes presentaron variaciones sin un patrón definido (Tabla 2). Se observaron diferencias estacionales ($p < 0,05$) en la mayoría de los parámetros analizados excepto en las concentraciones de OD, cuyos valores no fueron significativamente diferentes entre estaciones ($p > 0,05$). La DBO disminuyó en otoño, mientras que la DQO disminuyó en invierno y primavera. Las concentraciones de nitrato disminuyeron en invierno y aumentaron en primavera y verano; las de nitrito aumentaron en primavera; las de amonio fueron mayores en invierno y primavera que en otoño y verano; las de sulfato aumentaron en primavera, mientras que las de FRS disminuyeron en invierno y primavera (Fig. 4). El pH aumentó significativamente en primavera y la temperatura presentó los menores valores en invierno y fue aumentando significativamente en primavera y verano ($p > 0,05$; Tabla 3).

Tabla 2. Características del hábitat en los sitios de muestreo (valores promedio de las cuatro estaciones del año). OD (oxígeno disuelto); DBO (demanda biológica de oxígeno); DQO (demanda química de oxígeno); FRS (fósforo reactivo soluble); LL: *Ligustrum lucidum*; PS: *Pouteria salicifolia*; AE: *Allophylus edulis*; LN: *Lonchocarpus nitidus*; SS: *Sebastiania brasiliensis*; OA: *Ocotea acutifolia*; CI: “Caña de la India”. * corregido empleando el coeficiente k .

	M1	M2	M3	M4	M5	M6
Ancho (m)	5,3 ± 1,5	9,4 ± 0,5	7,5 ± 2	7,3 ± 1,1	7,4 ± 2,7	8,5 ± 2
Profundidad (m)	38,3 ± 8,5	32,8 ± 22,4	46,4 ± 35	58,5 ± 43,9	66,5 ± 18,2	41,2 ± 39,1
Flujo* (m/s)	0,02 ± 0,02	0,04 ± 0,01	0,03 ± 0,01	0,04 ± 0,03	0,03 ± 0,02	0,06 ± 0,04
Temperatura (° C)	17,7 ± 5,8	17,5 ± 6	17 ± 5,5	17 ± 5,6	17,5 ± 6	17,7 ± 5,8
pH (rango)	6,7-7,6	6,7-8,2	6,8-8	6,7-8	6,8-8,1	6,7-8,3
OD (mg/l)	2,4 ± 1,9	2,8 ± 1,6	4 ± 1,7	4,6 ± 1,3	4,3 ± 2	4,2 ± 1,9
DBO (mg/l)	8,1 ± 3,9	6,5 ± 3,4	6,7 ± 2,6	5,2 ± 3,1	6,2 ± 4,1	6,2 ± 3,1
DQO (mg/l)	41,7 ± 13,1	41 ± 15,3	31 ± 12	34,7 ± 21,5	27,2 ± 15,8	27,5 ± 16,5
Nitrato (mg/l)	8,1 ± 3,9	6,5 ± 3,4	6,7 ± 2,6	5,2 ± 3,1	6,2 ± 4,1	6,2 ± 3,1
Nitrito (mg/l)	0,03 ± 0,04	0,03 ± 0,04	0,03 ± 0,05	0,03 ± 0,05	0,05 ± 0,05	0,04 ± 0,05
Amonio (mg/l)	0,6 ± 0,5	0,4 ± 0,3	0,2 ± 0,2	0,4 ± 0,3	0,2 ± 0,3	0,7 ± 0,6
Sulfato (mg/l)	11,9 ± 9,3	8 ± 8,3	7,3 ± 8,7	8 ± 9,1	8,3 ± 8,3	8,1 ± 9,2
FRS (mg/l)	0,4 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,4 ± 0,3	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1
Número de barreras	> 5	4	2	0	1	2
Vegetación dominante	LL PS	LL PS AE	LL PS AE	LL PS AE LN	LL PS AE	LL PS LN
	SS CI	SS	OA			

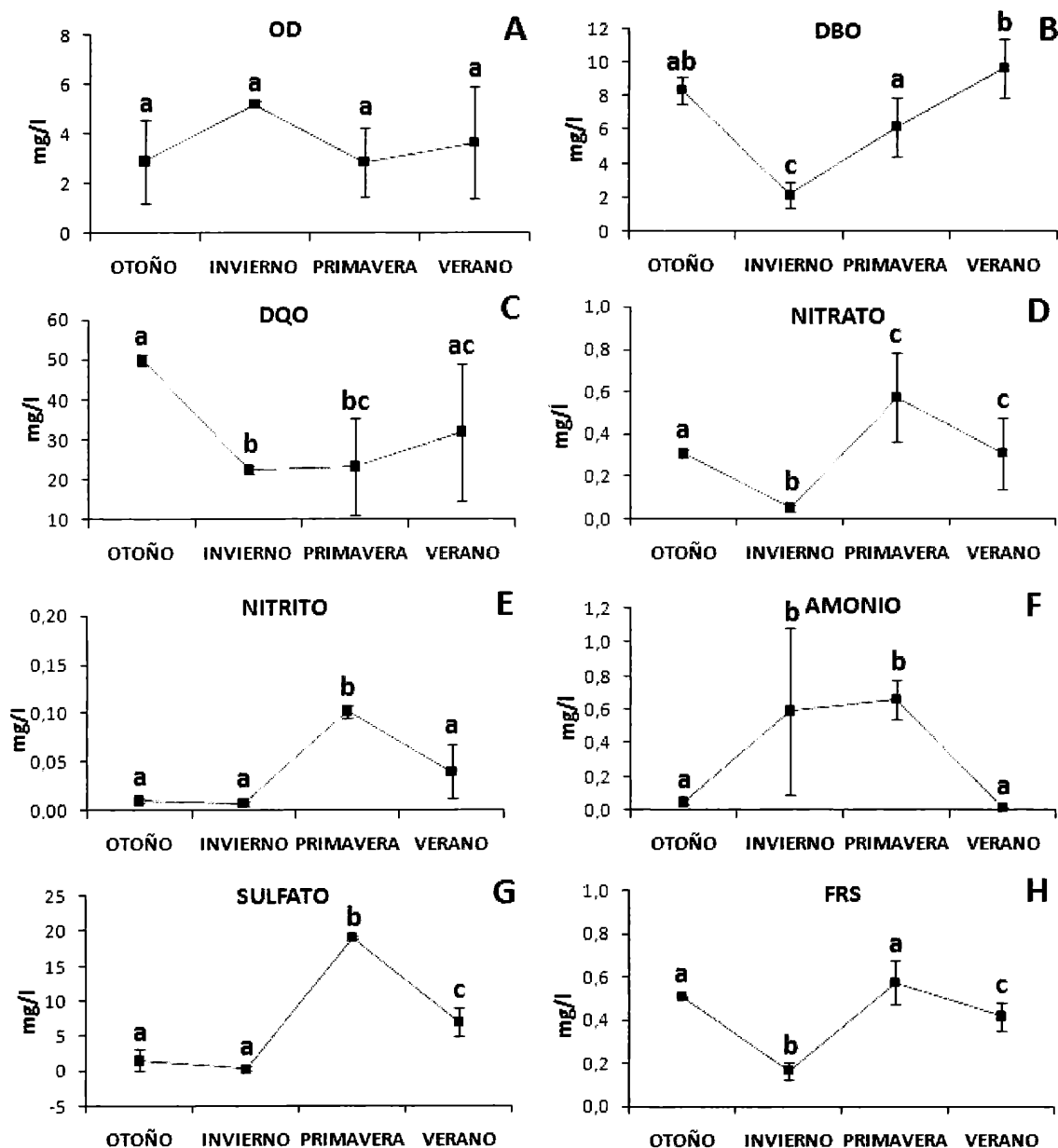


Fig. 4. Valores medios en las concentraciones de los parámetros químicos del agua analizados en cada estación del año. A. Oxígeno disuelto (OD). B. Demanda biológica de oxígeno (DBO). C. Demanda química de oxígeno (DQO). D. Nitrato. E. Nitrito. F. Amonio. G. Sulfato. H. Fósforo reactivo soluble (FRS). Barras de error: DS. Las letras iguales indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).



Tabla 3. Valores medios de algunas de las variables ambientales medidas en cada estación del año. Referencias: N/D (no disponible). * corregido empleando el coeficiente *k*. Las letras iguales indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).

	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO
Ancho (m)	6,82 ± 1,71	6,63 ± 1,31	7,27 ± 2,09	9,57 ± 1,77
Profundidad (m)	0,34 ± 0,13	0,34 ± 0,15	0,34 ± 0,16	0,88 ± 0,27
Flujo* (m/s)	N/D	0,02 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0,05 ± 0,01
Temperatura (°C)	20,33 ± 1,51 ab	9,17 ± 0,41 c	18,50 ± 1,22 a	21,67 ± 1,63 b
pH	6,91 a	7,09 a	8,04 b	7 a

(ii) *Análisis de la comunidad de organismos zoospóricos*—Se registraron 34 taxa: 16 pertenecientes al phylum Peronosporomycota, 15 a Chytridiomycota y tres a Blastocladiomycota (Tabla 4). La frecuencia de colonización fue 69,6 % (668 unidades muestrales positivas), por lo que éstos organismos fueron comunes de acuerdo con la escala de Braun-Blanquet. La abundancia (A) total fue 61,7 % ($N\alpha$: 2962). La diversidad (H') fue 3,7 y la equitabilidad (E) 0,7.

Dictyuchus sp. fue dominante en cuanto a su frecuencia y abundancia. Otros taxa frecuentes fueron *Pythium* sp., *Aphanomyces* sp. y *Catenophlyctis variabilis*. Sin embargo, sólo *Dictyuchus* sp. presentó una FC > 20 %; el resto de los taxa fueron raros (FC < 20 %) de acuerdo con la escala de Braun-Blanquet y muy poco abundantes (A < 10 %) (Tablas 5 y 6).

Tabla 4. Composición de especies en cada estación de año. (*) Indica los taxa presentes en más de una estación y (•) los exclusivos de una estación del año. S: riqueza específica.

	S	Referencia	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO
Phylum BLASTOCLADIOMYCOTA	3					
Orden Blastocladales						
Familia Blastocladiaceae						
<i>Allomyces arbuscula</i>		ALLOAR		•		
<i>Allomyces macrogynous</i>		ALLOMA		•		
Familia Catenariaceae						
<i>Catenophlyctis variabilis</i>		CATVAR	*	*	*	*



Phylum CHYTRIDIOMYCOTA	15				
Orden Chytridiales					
Familia Chytridiaceae					
<i>Chytriomyces</i> sp.	CHYSP			●	
<i>Chytriomyces hyalinus</i>	CHYHYA			●	
<i>Chytriomyces hyalinus</i> var. <i>granulatus</i>	CHYHYV	*		*	
<i>Cylindrochytridium johnstonii</i>	CYLJOH			*	*
<i>Karlingiomyces lobatus</i>	KARLOB	●			
Quitridio sp.# 1	QUISP1	*	*	*	*
Orden Cladochytriales					
Familia Cladochytriaceae					
<i>Cladochytrium replicatum</i>	CLAREP		*	*	*
<i>Nowakowskiella</i> sp.	NOWSP			*	*
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	NOWSP1	*	*	*	*
<i>Nowakowskiella elegans</i>	NOWELE	*	*	*	*
<i>Nowakowskiella hemisphaerospora</i>	NOWHEM	*	*		
<i>Nowakowskiella multispora</i>	NOWMUL			*	*
<i>Nowakowskiella ramosa</i>	NOWRAM		*	*	*
<i>Septochytrium variabile</i>	SEPVAR		*	*	*
Orden Rhizophlyctidales					
Familia Rhizophlyctidaceae					
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	RHIROS	*	*	*	*
Phylum PERONOSPOROMYCOTA	16				
Orden Saprolegniales					
Familia Saprolegniaceae					
<i>Achlya</i> sp.	ACHSP	*		*	*
<i>Achlya</i> sp.# 1	ACHSP1	●			
<i>Achlya</i> sp.# 2	ACHSP2	●			
<i>Aphanomyces</i> sp.	APHSP	*	*	*	*
<i>Aphanomyces laevis</i>	APHLAE			●	
<i>Dictyuchus</i> sp.	DICSP	*	*	*	*
<i>Dictyuchus</i> sp.# 1	DICSP1	●			
<i>Dictyuchus monosporus</i>	DICMON	*	*	*	*
<i>Protoachlya paradoxa</i>	PROTPA	*	*	*	
<i>Saprolegnia</i> sp.	SAPSP	*	*	*	
Orden Leptomitales					
Familia Leptolegniellaceae					
<i>Aphanomyopsis punctata</i>	APHPUN		*	*	*
<i>Aphanomyopsis saprophytica</i>	APHSAP		*	*	*
<i>Leptolegniella keratinophila</i>	LEPKER				●
Familia Leptomitaceae					



<i>Apodachlya</i> sp.	APOSP	*	*	*	
Orden Peronosporales					
Familia Pythiaceae					
<i>Pythium</i> sp.	PYTSP	*	*	*	*
Familia Peronosporaceae					
<i>Phytophthora</i> sp.	PHYSP	*		*	*
TOTAL	34				

Análisis de la composición específica, frecuencia, abundancia y diversidad estacional

Nueve taxa se encontraron presentes en todas las estaciones y 10 fueron exclusivos de una estación del año (Tabla 4). El otoño fue la estación que más difirió de las demás (IS: 0,6) en relación a la composición de especies y presentó el mayor número de taxa exclusivos (4). Las estaciones más semejantes fueron: primavera-verano y primavera-invierno (IS: 0,8) y verano-invierno (0,7).

En todas las estaciones del año *Dictyuchus* sp. fue el más abundante y frecuente, acompañado por *Aphanomyces* sp. y *Pythium* sp. en otoño; *Pythium* sp. y *Catenophlyctis variabilis* en invierno; *Saprolegnia* sp., *C. variabilis* y *Nowakowskiella elegans* en primavera según su abundancia y *Saprolegnia* sp. según su frecuencia y en verano, *Achlya* sp. y *Dictyuchus monosporus* según su abundancia y *Achlya* sp. según su frecuencia (Tablas 5 y 6).

Tabla 5. Frecuencia de colonización de los taxa en cada estación de año y frecuencia de colonización total (FC total).

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	FC TOTAL
<i>Dictyuchus</i> sp.	32,9	27,9	26,7	26,3	28,4
<i>Pythium</i> sp.	20	15,4	13,3	5	13,4
<i>Aphanomyces</i> sp.	20,8	5,8	11,3	10	12
<i>Catenophlyctis variabilis</i>	9,6	10,8	10,8	11,3	10,6
<i>Dictyuchus monosporus</i>	6,7	3,8	2,1	9,2	5,4
<i>Nowakowskiella elegans</i>	1,3	3,8	10,8	2,1	4,5
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	2,9	7,1	5	1,3	4,1
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	2,5	4,2	0,8	0,8	2,1
Quitridio sp.# 1	2,1	2,5	0,4	0,8	1,5
<i>Achlya</i> sp.	15	0	7,1	17,1	9,8
<i>Saprolegnia</i> sp.	7,5	10,8	15,8	0	8,5
<i>Apodachlya</i> sp.	4,2	4,2	1,7	0	2,5



<i>Aphanomyces saprophytica</i>	0	1,7	2,5	5	2,3
<i>Cladochytrium replicatum</i>	0	3,3	2,5	2,1	2
<i>Nowakowskiella hemisphaerophora</i>	3,3	0,4	1,7	0	1,4
<i>Septochytrium variabile</i>	0	1,3	0,4	2,9	1,1
<i>Protoachlya paradoxa</i>	0,4	0,4	2,9	0	0,9
<i>Nowakowskiella ramosa</i>	0	1,3	0,4	0,4	0,5
<i>Nowakowskiella sp.</i>	0	0	4,2	8,3	3,1
<i>Phytophthora sp.</i>	0,8	0	3,3	0,8	1,3
<i>Cylindrochytridium johnstonii</i>	0	0	3,3	0,8	1
<i>Aphanomyces punctata</i>	0	0,8	2,5	0	0,8
<i>Chytrium hyalinus var. granulatus</i>	0	0,4	0,4	0	0,2
<i>Nowakowskiella multispora</i>	0	0	0,4	0,4	0,2
<i>Aphanomyces laevis</i>	0	0	1,3	0	0,3
<i>Chytrium sp.</i>	0	0	0,8	0	0,2
<i>Chytrium hyalinus</i>	0	0	0,8	0	0,2
<i>Achlya sp.# 1</i>	0,4	0	0	0	0,1
<i>Achlya sp.# 2</i>	0,4	0	0	0	0,1
<i>Allomyces arbuscula</i>	0	0,4	0	0	0,1
<i>Allomyces macrogynous</i>	0	0,4	0	0	0,1
<i>Dictyuchus sp.# 1</i>	0,4	0	0	0	0,1
<i>Karlingomyces lobatus</i>	0,4	0	0	0	0,1
<i>Leptolegniella keratinophila</i>	0	0	0	0,4	0,1

Tabla 6. Abundancia de los taxa en cada estación de año y abundancia total (A total).

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	A TOTAL
<i>Dictyuchus sp.</i>	95,6	88,2	61,8	68	14,9
<i>Aphanomyces sp.</i>	74,1	15,4	28,1	28,5	6,9
<i>Catenophlyctis variabilis</i>	33,3	31,6	38,6	25,4	6,1
<i>Pythium sp.</i>	47,8	34,6	26,3	10,5	5,7
<i>Dictyuchus monosporus</i>	16,7	14,5	6,1	35,1	3,4
<i>Nowakowskiella elegans</i>	1,8	10,1	34,2	4,8	2,4
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	8,3	11,8	12,7	2,6	1,7
<i>Nowakowskiella sp.# 1</i>	5,3	7	2,2	1,8	0,8
<i>Quitridio sp.# 1</i>	3,9	5,3	0,4	0,9	0,5
<i>Saprolegnia sp.</i>	21,5	22,8	42,1	0	4,1
<i>Achlya sp.</i>	36,4	0	15,4	26,8	3,7
<i>Aphanomyces saprophytica</i>	0	26,8	3,9	44,3	3,6
<i>Apodachlya sp.</i>	9,2	21,5	3,5	0	1,6
<i>Cladochytrium replicatum</i>	0	5,7	5,3	3,1	0,7
<i>Septochytrium variabile</i>	0	2,6	1,8	7	0,5
<i>Aphanomyces punctata</i>	0	2,6	5,3	0,4	0,4
<i>Phytophthora sp.</i>	0,9	0	5,3	1,3	0,3
<i>Protoachlya paradoxa</i>	0,9	0,4	4,8	0	0,3
<i>Nowakowskiella ramosa</i>	0	3,5	0,9	0,9	0,2
<i>Nowakowskiella sp.</i>	0	0	10,5	25,9	1,7
<i>Cylindrochytridium johnstonii</i>	0	0	8,8	1,3	0,5
<i>Nowakowskiella hemisphaerophora</i>	6,6	0,9	0	0	0,3
<i>Nowakowskiella multispora</i>	0	0	2,2	2,2	0,2
<i>Chytrium hyalinus var. granulatus</i>	0	1,8	0,4	0	0,1
<i>Aphanomyces laevis</i>	0	0	6,6	0	0,3
<i>Achlya sp.# 1</i>	3,5	0	0	0	0,2



<i>Allomyces arbuscula</i>	0	2,2	0	0	0,1
<i>Chytriumyces hyalinus</i>	0	0	1,3	0	0,1
<i>Dictyuchus sp.# 1</i>	1,3	0	0	0	0,1
<i>Leptolegniella keratinophila</i>	0	0	0	1,3	0,1
<i>Allomyces macrogynous</i>	0	0,9	0	0	0,1
<i>Achlya sp.# 2</i>	0,4	0	0	0	0,1
<i>Chytriumyces sp.</i>	0	0	0,4	0	0,1
<i>Karlingiomyces lobatus</i>	0,4	0	0	0	0,1

No se registraron diferencias significativas en la riqueza de especies, frecuencia, abundancia y diversidad entre estaciones ($p > 0,05$). Sin embargo, la frecuencia y la abundancia fueron mayores en otoño, mientras que la riqueza y diversidad fueron máximas en primavera (Tabla 7).

Tabla 7. Riqueza específica (S), frecuencia de colonización (FC), abundancia (A), diversidad (H') y equitabilidad (E) de organismos zoospóricos en cada estación del año.

	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO
S	19	21	26	20
FC	78,5	76,7	73,6	63,1
A	73,6	62,1	65,8	58,4
H'	3,1	3,5	3,8	3,3
E	0,7	0,8	0,8	0,8

Análisis de la composición específica, frecuencia, abundancia y diversidad en distintos tipos de sustratos

El phylum Peronosporomycota fue dominante en la mayoría de los sustratos (queratina: 63,4 %; quitina: 99,6 % y semillas: 99,4 % de abundancia), excepto en celulosa donde predominaron los Chytridiomycota (56,4 %). El phylum Blastocladiomycota sólo se encontró bien representado en queratina (33 %), mientras que los Chytridiomycota se hallaron ausentes en quitina y semilla. En celulosa, la familia Cladochytriaceae fue dominante, mientras que en los restantes sustratos lo fue la familia Saprolegniaceae (Fig. 5).

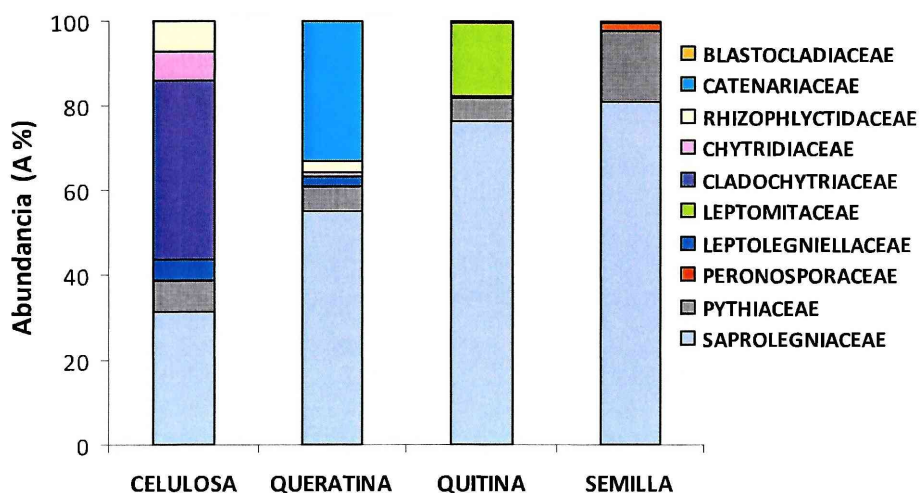


Fig. 5. Abundancia (A %) acumulada para cada familia en cada sustrato analizado.

La frecuencia de colonización y la abundancia no presentaron diferencias significativas entre los sustratos ($p > 0,05$), mientras que la riqueza de especies y diversidad fueron mayores en celulosa ($p < 0,05$; Tabla 8).

Tabla 8. Riqueza de especies (S), frecuencia de colonización (FC), abundancia (A), diversidad (H') y equitabilidad, para cada tipo de muestra. Las letras iguales indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).

	CELULOSA	QUERATINA	QUITINA	SEMILLA
S	21 a	10 b	10 b	9 b
FC	77,1 a	80 a	58,3 a	79,6 a
A	63,1 a	73,8 a	37,4 a	70,1 a
H'	3,6 b	2,7 a	2,5 a	2,5 a
E	0,8	0,8	0,7	0,8

Seis taxa colonizaron todos los sustratos (*Achlya* sp., *Aphanomyces* sp., *Dictyuchus* sp., *Dictyuchus monosporus*, *Pythium* sp. y *Saprolegnia* sp.) y 25 fueron exclusivos de un sustrato: 14 de celulosa, seis de queratina, dos de quitina y tres de semillas de sésamo. *Dictyuchus* sp., *Nowakowskiella* sp., *Pythium* sp., *Nowakowskiella elegans*, *Rhizophlyctis rosea*, *Aphanomyopsis saprophytica*, *Cladochytrium replicatum*, *Quitridio* sp.# 1 y *Septochytrium variable* fueron los más frecuentes (FC > 10 %) en celulosa; *Catenophlyctis variabilis* y *Aphanomyces* sp. en queratina; *Dictyuchus* sp. en quitina, mientras que *Achlya* sp.,



Dictyuchus sp., *Pythium* sp. y *Saprolegnia* sp. en semilla. *Dictyuchus* sp., fue el más abundante (A > 10 %) en celulosa; *C. variabilis*, *Aphanomyces* sp. y *Dictyuchus* sp. en queratina; *Dictyuchus* sp. en quitina y *Achlya* sp., *Saprolegnia* sp., *Dictyuchus* sp. y *Pythium* sp. en semilla. (Tabla 9).

Tabla 9. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) para cada tipo de sustrato. Referencias: C (celulosa), QE (queratina), QI (quitina), S (semilla). Los valores > 10 % se indican en negrita.

Taxa	FC C	A C	FC QE	A QE	FC QI	A QI	FC S	A S
<i>Dictyuchus</i> sp.	75,7	15,8	27,1	14,5	28,3	15	27,1	12,7
<i>Pythium</i> sp.	31	4,5	12,9	4,3	6,3	2,2	26,3	11,8
<i>Aphanomyces</i> sp.	3,8	0,9	33,3	20,1	9,2	4,2	6,7	3,8
<i>Achlya</i> sp.	6,7	0,9	3,3	2,1	9,2	4,8	29,6	18,1
<i>Saprolegnia</i> sp.	4,4	0,3	4,2	1	4,6	1,1	26,3	14
<i>Dictyuchus monosporus</i>	8,9	1,8	2,9	1,8	5	3,5	1	6,6
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	23,5	4,7	4,6	2,1	0	0	0	0
<i>Phytophthora</i> sp.	0	0	0,4	0,2	0	0	4,2	1,3
<i>Aphanomycopsis punctata</i>	0	0	2,9	1,5	0,4	0,1	0	0
<i>Catenophlyctis variabilis</i>	0	0	43,8	24,5	0	0	0	0
<i>Nowakowskiella</i> sp.	48,6	8,5	0	0	0	0	0	0
<i>Nowakowskiella elegans</i>	28,9	8,6	0	0	0	0	0	0
<i>Aphanomycopsis saprophytica</i>	22,5	3,3	0	0	0	0	0	0
<i>Cladochytrium replicatum</i>	17,4	2,8	0	0	0	0	0	0
<i>Apodachlya</i> sp.	0	0	0	0	9,6	6,5	0	0
Quitridio sp.# 1	12,6	2	0	0	0	0	0	0
<i>Septochytrium variabile</i>	10,4	2,2	0	0	0	0	0	0
<i>Cylindrochytridium johnstonii</i>	4,7	1,8	0	0	0	0	0	0
<i>Nowakowskiella ramosa</i>	4,9	1	0	0	0	0	0	0
<i>Protoachlya paradoxa</i>	0	0	0	0	0	0	4,2	1,2
<i>Nowakowskiella hemisphaerophora</i>	1	2,2	0	0	0	0	0	0
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	1,9	0,8	0	0	0	0	0	0
<i>Chytriumyces hyalinus</i> var. <i>granulatus</i>	0	0	2,1	0,4	0	0	0	0
<i>Achlya</i> sp.# 1	0	0	1,7	0,7	0	0	0	0
<i>Nowakowskiella multispora</i>	1,5	0,8	0	0	0	0	0	0
<i>Karlingomyces lobatus</i>	1,1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Aphanomyces laevis</i>	0	0	0,8	0,3	0	0	0	0
<i>Chytriumyces</i> sp.	0,8	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Allomyces arbuscula</i>	0	0	0	0	0	0	0,4	0,4
<i>Chytriumyces hyalinus</i>	0,4	0,3	0	0	0	0	0	0
<i>Dictyuchus</i> sp.# 1	0	0	0	0	0	0	0,4	0,3
<i>Leptolegniella keratinophila</i>	0	0	0,4	0,3	0	0	0	0
<i>Allomyces macrogynous</i>	0	0	0	0	0,4	0,2	0	0
<i>Achlya</i> sp.# 2	0	0	0,4	0,1	0	0	0	0



La riqueza fue mayor para las muestras de celulosa en primavera y verano y mínima para las de quitina en primavera (Fig. 6). La mayor diversidad fue obtenida para las muestras de celulosa en invierno y la menor para las de quitina en primavera (Fig. 7).

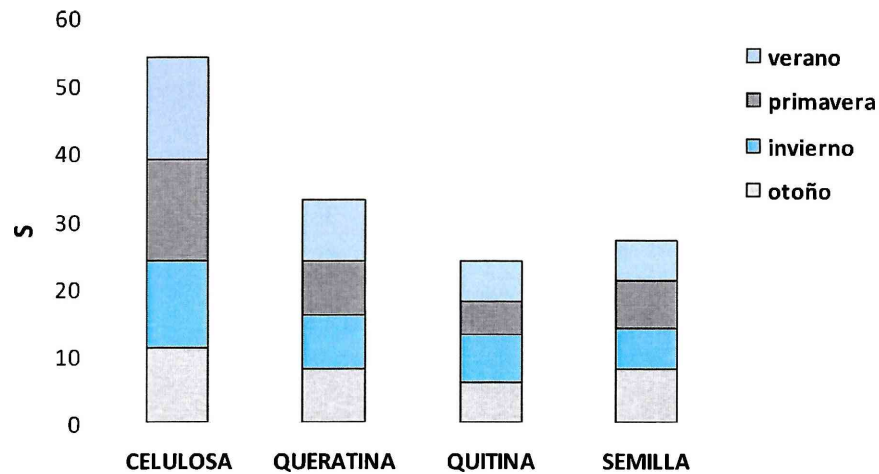


Fig. 6. Riqueza específica (S) acumulada para cada tipo de muestra en cada estación del año.

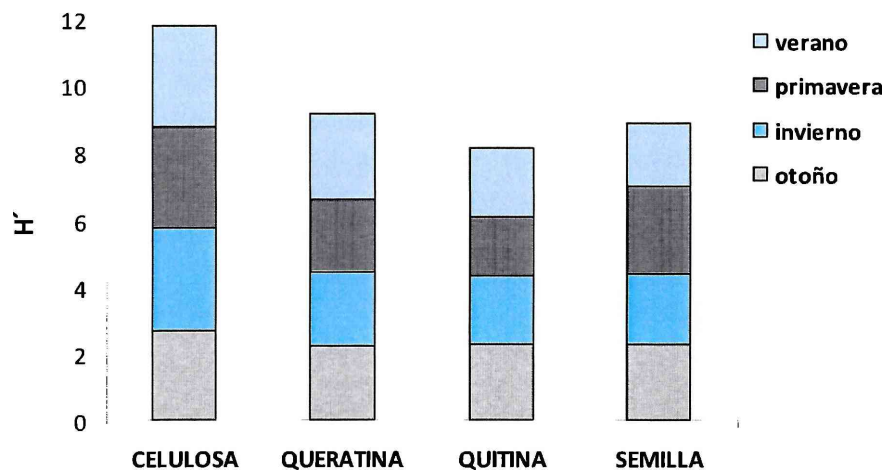


Fig. 7. Índice de diversidad de Shannon (H') acumulado para cada tipo de muestra en cada estación del año.

El ACP realizado de acuerdo a la abundancia estacional de los taxa en los distintos sustratos empleados, registró para el eje 1 y el 2 el 66,4 % de la varianza total observada (Fig. 8). Las muestras se agruparon en celulosa-quitina, queratina y semilla. El eje 1 separó a las muestras de celulosa-quitina-semilla de las de queratina, mientras que el eje 2,



contribuyó a la separación de las muestras de celulosa-quitina de las de semilla. La muestra que más contribuyó a la separación a largo del eje 1 fue la de otoño queratina (0,58), mientras que a lo largo del eje 2 fue primavera semilla (0,42).

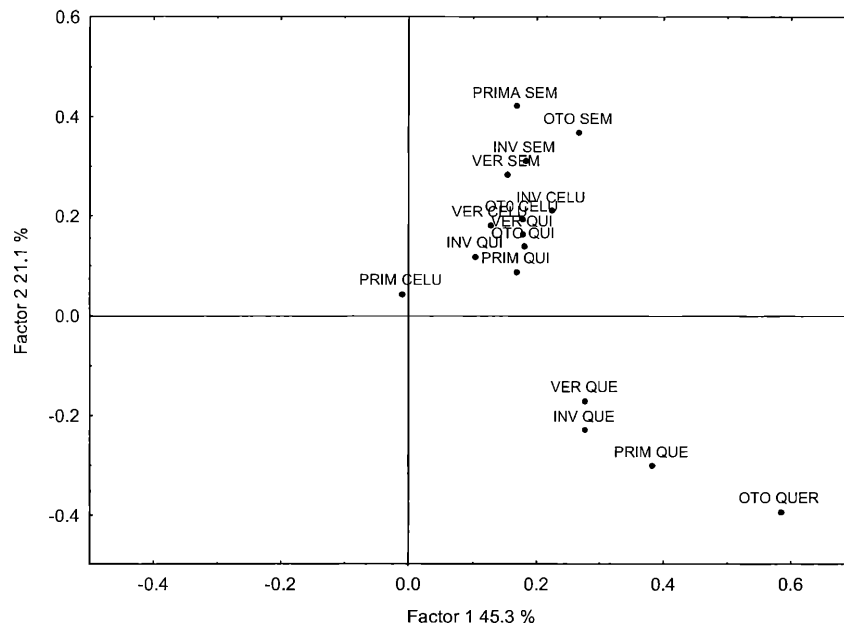


Fig. 8. Gráfico de ordenación (ACP) de acuerdo a la abundancia estacional en los distintos sustratos. OTO: otoño; INV: invierno; PRIM: primavera; VER: verano; CELU: celulosa; QUER: queratina; QUI: quitina; SEM: semilla.

Celulosa: Se identificaron un total de 21 taxa (Tabla 10), 14 pertenecientes a Chytridiomycota y siete a Peronosporomycota. De los Chytridiomycota, ocho fueron Cladochytridiales (57 %) y cinco Chytridiales (36 %). Sólo *Rhizophlyctis rosea* fue registrada en el orden Rhizophlyctidales. De los Peronosporomycota, cinco fueron Saprolegniales (72 %), mientras que un único taxa fue registrado para Leptomitales y Peronosporales (14 % cada uno, respectivamente).

La frecuencia de colonización fue 75 %, por lo que estos organismos son comunes en celulosa de acuerdo con la escala de Braun-Blanquet. La abundancia (A) total fue 63 % (Na: 758), siendo un 58 % correspondiente a Chytridiomycota (Na: 439) y un 42 % a Peronosporomycota (Na: 319). *Dictyuchus* sp. fue dominante en este sustrato (según su frecuencia y abundancia total), otros taxa frecuentes y abundantes fueron *Nowakowskiella*



elegans, *Pythium* sp. y *Rhizophlyctis rosea*. *Nowakowskiella* sp.# 1 fue muy frecuente, sin embargo, al igual que los restantes taxa fue raramente hallada, registrando una A < 10 % (< 30 aislamientos). Pocos taxa presentaron valores de A > 10 % (Tablas 11 y 12). La diversidad fue 3,6 y la equitabilidad 0,8. El índice de similitud (IS) mostró los mayores valores para las muestras de verano-primavera, invierno-primavera e invierno-verano (IS: 0,8), seguido por las de invierno-otoño (0,7), verano-otoño (0,6) y primavera-otoño (0,5).

Tabla 10. Composición de especies en celulosa en cada tipo de muestra. (●) Indica los taxa exclusivos de un tipo de muestra.

Taxa	Agua	Materia orgánica	In situ
<i>Aphanomyces saprophytica</i>	*	*	*
<i>Cladochytrium replicatum</i>	*	*	*
<i>Cylindrochytridium johnstonii</i>	*	*	*
<i>Dictyuchus</i> sp.	*	*	*
<i>Dictyuchus monosporus</i>	*	*	*
<i>Nowakowskiella</i> sp.	*	*	*
<i>Nowakowskiella elegans</i>	*	*	*
<i>Nowakowskiella hemisphaerospora</i>	*	*	*
<i>Pythium</i> sp.	*	*	*
Quitridio sp.# 1	*	*	*
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	*	*	*
<i>Saprolegnia</i> sp.	*	*	*
<i>Septochytrium variabile</i>	*	*	*
<i>Achlya</i> sp.		*	*
<i>Aphanomyces</i> sp.		*	*
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	*		*
<i>Nowakowskiella multispora</i>	*	*	
<i>Nowakowskiella ramosa</i>	*		*
<i>Chytrium</i> sp.			●
<i>Chytrium hyalinus</i>			●
<i>Karlingomyces lobatus</i>	●		

Si bien las diferencias estacionales en los valores de frecuencia y abundancia no fueron significativas ($p > 0,05$), los mayores valores de frecuencia fueron obtenidos en primavera y los de abundancia en invierno (Fig. 9).

La riqueza específica (S) presentó una disminución en otoño (S: 11) respecto de las restantes estaciones (S: 15-17 taxa). La menor diversidad fue registrada en otoño ($p < 0,05$; Fig. 10). Los valores de E fueron los mismos para otoño, verano y primavera (0,8), mientras



que en otoño se registró la menor riqueza de especies (S: 11), lo que determinó que el valor del índice de Simpson (D) fuera el máximo obtenido (D: 0,2).

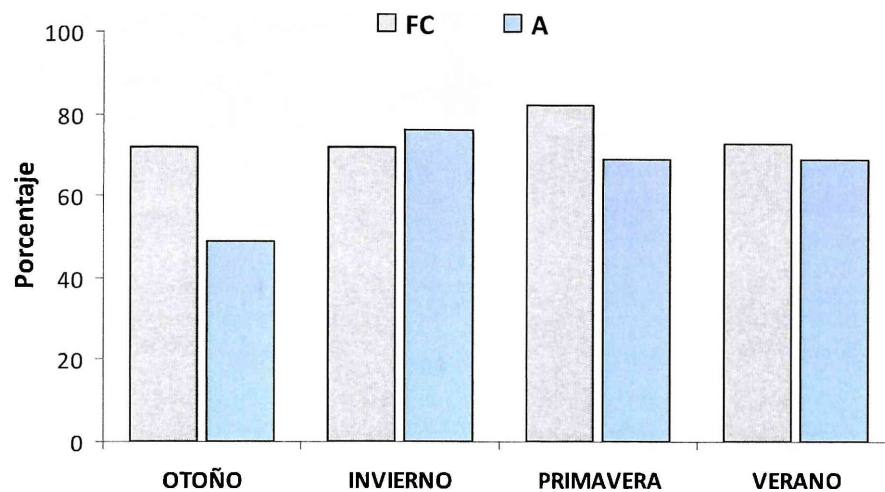


Fig. 9. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) porcentual en celulosa para cada estación del año.

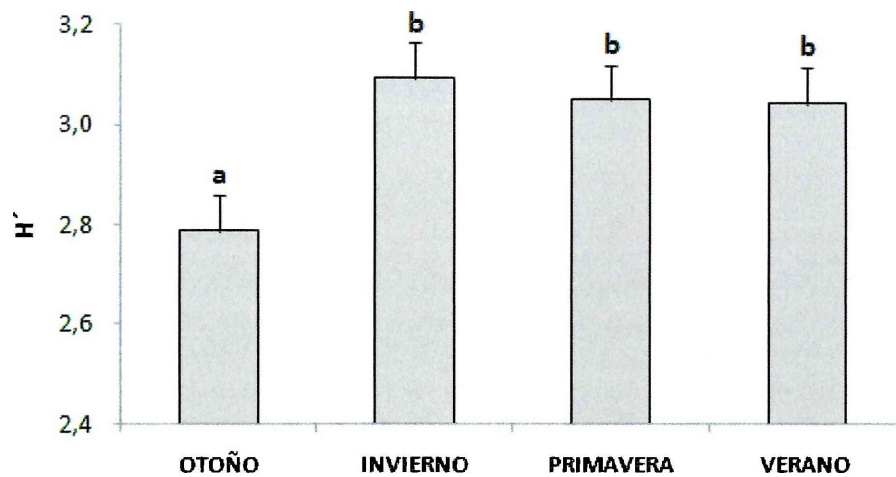
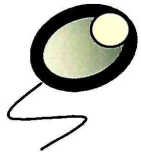


Fig. 10. Índice de diversidad de Shannon (H') en celulosa para cada estación del año. Barras de error: ES. Las letras iguales en las barras indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).

El ACP realizado de acuerdo a la abundancia estacional de los taxa en celulosa mostró que el eje 1 y el eje 2 acumularon el 78 % de la variación total observada (Fig. 11). A lo largo del eje 1, la primavera y el otoño se dispusieron en extremos opuestos. Los taxa que se



correlacionaron positivamente con las muestras de primavera son: *Chytrium hyalinus*, *Cladochytrium replicatum*, *Cylindrochytridium johnstonii* y *Nowakowskiella elegans* mientras que *Dictyuchus* sp., *Karlingiomyces lobatus* y *Saprolegnia* sp. se hallaron negativamente asociados al eje 1 (asociados a las muestras de otoño). El eje 2, separó a las muestras de invierno de las de verano: *Nowakowskiella ramosa*, *Rhizohlyctis rosea* y *Aphanomyces* sp. se asociaron al invierno, mientras que *Aphanomyopsis saprophytica*, *Nowakowskiella* sp. y *Septochytrium variable* al verano. Otros taxa mostraron mayor abundancia en las muestras de otoño-invierno (*Pythium* sp. y *Quitridio* sp.# 1), verano-otoño (*Achlya* sp. y *Dictyuchus monosporus*) y primavera-verano (*Nowakowskiella* sp.# 1 y *Nowakowskiella multispora*).

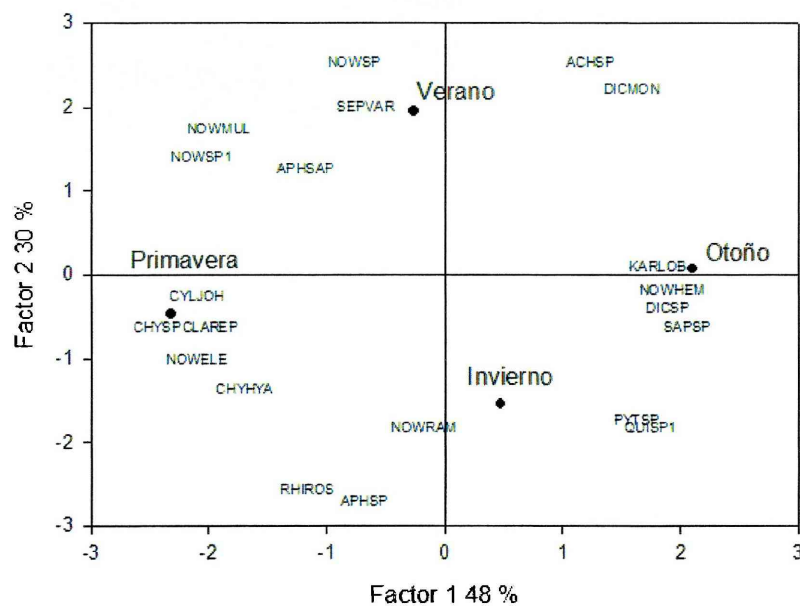


Fig. 11. Gráfico de ordenación (ACP) de acuerdo a la abundancia estacional de los taxa en celulosa. Ver referencias en la Tabla 4.

Algunos taxa se encontraron presentes durante todo el año, mientras que otros sólo fueron registrados en otoño (*Karlingiomyces lobatus*) o primavera (*Chytrium* sp. y *Chytrium hyalinus*). Los taxa constantes mostraron una frecuencia y/o abundancia diferencial en determinadas estaciones: *Dictyuchus* sp. presentó valores levemente mayores en invierno y mínimos en primavera, *Nowakowskiella elegans* en primavera, *Nowakowskiella* sp.# 1 en verano y *Pythium* sp. en invierno (frecuencia) y *Rhizophlyctis rosea* en invierno y



primavera (frecuencia). En otoño e invierno *Dictyuchus* sp. fue el taxón dominante, *Nowakowskiella elegans* en primavera y *Nowakowskiella* sp.# 1 y *Dictyuchus* sp. en verano. La mayor parte de los taxa mostraron una abundancia < 10 % en todas las estaciones, con valores mínimos en otoño (Tablas 11 y 12). La composición de especies en relación con los tipos de muestras fue semejante: *in situ*-materia orgánica (IS: 0,8), *in situ*-agua y agua-materia orgánica (0,7). *Chytrium* sp. y *Chytrium hyalinus* se registraron exclusivamente en las muestras *in situ*, mientras que *Karlingiomyces lobatus* sólo se halló en agua (Tabla 10). La riqueza específica, equitabilidad y el índice de diversidad fueron mayores para las muestras *in situ* (S: 19; E: 0,8; H': 3,4) que para las de agua (S: 17; E: 0,7; H': 2,9) y materia orgánica (S: 16; E: 0,7; H': 2,7), mientras que el *Na* fue mayor para las muestras *in situ* (336 aislamientos) que para las de materia orgánica (261) y agua (205).

Tabla 11. Frecuencia de colonización en cada estación del año y frecuencia de colonización total (FC total) de los taxa registrados en celulosa.

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	FC TOTAL
<i>Dictyuchus</i> sp.	35	36,7	18,3	35	75,7
<i>Nowakowskiella</i> sp.	11,7	15	16,7	40	48,6
<i>Pythium</i> sp.	15	25	8,3	3,3	31
<i>Nowakowskiella elegans</i>	5	16,7	40	6,7	28,9
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	6,7	20	18,3	1,7	23,5
Quitridio sp.# 1	6,7	10	1,7	1,7	12,6
<i>Aphanomyces saprophytica</i>	0	10	10	20	22,5
<i>Cladochytrium replicatum</i>	0	13,3	11,7	8,3	17,4
<i>Septochytrium variabile</i>	0	5,0	1,7	10	10,4
<i>Dictyuchus monosporus</i>	6,7	1,7	0	5	8,9
<i>Nowakowskiella ramosa</i>	0	5	1,7	1,7	4,9
<i>Aphanomyces</i> sp.	1,7	3,3	1,7	0	3,8
<i>Nowakowskiella hemisphaerospora</i>	13,3	1,7	0	0	10
<i>Achlya</i> sp.	5	0	0	5,0	6,7
<i>Cylindrochytridium johnstonii</i>	0	0	10	3,3	4,7
<i>Saprolegnia</i> sp.	5	1,7	0	0	4,4
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	0	0	3,3	1,7	1,9
<i>Nowakowskiella multispora</i>	0	0	1,7	1,7	1,5
<i>Chytrium hyalinus</i>	0	0	3,3	0	0,8
<i>Karlingiomyces lobatus</i>	1,7	0	0	0	1,1
<i>Chytrium</i> sp.	0	0	1,7	0	0



Tabla 12. Abundancia en cada estación del año y abundancia total (A total) de los taxa registrados en celulosa.

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	TOTAL
<i>Dictyuchus</i> sp.	20,7	26,3	4,3	18,3	79,2
<i>Nowakowskiella elegans</i>	1,3	7,7	26	3,7	42,9
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	2,7	7,3	8,3	0,3	23,3
<i>Pythium</i> sp.	5,7	8,7	1	2,3	22,5
Quitridio sp.# 1	3	4	0,3	0,7	10
<i>Nowakowskiella</i> sp.	4	5,3	8	19,7	3,8
<i>Aphanomyces</i> sp.	0	3,7	3	6	16,3
<i>Cladochytrium replicatum</i>	0	4,3	4	2,3	13,8
<i>Septochytrium variabile</i>	0	2	1,3	5,3	10,8
<i>Dictyuchus monosporus</i>	3,3	0,7	0	3,3	8,8
<i>Nowakowskiella ramosa</i>	0	2,7	0,7	0,7	5
<i>Achlya</i> sp.	2	0	0	2,3	4,6
<i>Aphanomyces</i> sp.	0,3	2	1,3	0	4,6
<i>Nowakowskiella hemisphaerophora</i>	5	0,7	0	0	10,8
<i>Cylindrochytridium johnstonii</i>	0	0	6,7	1	8,8
<i>Nowakowskiella multispora</i>	0	0	1,7	1,7	4,2
<i>Saprolegnia</i> sp.	1	0,3	0	0	1,7
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	0	0	1,7	1,3	0,8
<i>Chytriumyces hyalinus</i>	0	0	1	0	1,3
<i>Chytriumyces</i> sp.	0	0	0,3	0	0,4
<i>Karlingomyces lobatus</i>	0,3	0	0	0	0,4

Queratina: Se identificaron un total de 15 taxa (Tabla 13), 12 pertenecientes a Peronosporomycota (80 %), dos a Chytridiomycota (13 %) y uno a Blastocladiomycota (7 %). De los Peronosporomycota, ocho pertenecieron al orden Saprolegniales (67 %) y dos a Leptomitales (17 %), mientras que Peronosporales y Pythiales se encontraron representados por un solo taxón (8 % cada uno). Entre los Chytridiomycota, *Chytriumyces hyalinus* var. *granulatus* fue registrado para el orden Chytridiales y *Rhizophlyctis rosea* para el orden Rhizophlyctidales.

La frecuencia de colonización fue 77,1 %, por lo que estos organismos son comunes en queratina de acuerdo con la escala de Braun-Blanquet. La abundancia total (A) fue 73,8 % (Na: 885), siendo 63,4 % correspondiente a Peronosporomycota (Na: 561), 33,2 % a Blastocladiomycota (Na: 294) y 3,4 % a Chytridiomycota (Na: 30). *Catenophlyctis variabilis* fue el más frecuente y abundante, seguido por *Aphanomyces* sp. y *Dictyuchus* sp. Sólo estos taxa presentaron valores de A > 10 %; el resto fueron raros (FC < 20 %) y registraron una A < 5 % (< 60 aislamientos) (Tablas 14 y 15). La diversidad fue 2,5 y la equitabilidad 0,8. La



riqueza fue la misma en todas las estaciones (S: 9). El índice de similitud fue mayor para las muestras de invierno-primavera (IS: 0,9), seguido por las de invierno-otoño, invierno-verano, verano-otoño y primavera-otoño (0,7); las muestras que menos especies compartieron fueron las de verano-primavera (0,5).

Tabla 13. Composición de especies en queratina en cada tipo de muestra. (●) Indica los taxa exclusivos de un tipo de muestra.

Taxa	Agua	Materia orgánica	In situ
<i>Aphanomyces</i> sp.	*	*	*
<i>Aphanomyces</i> sp. <i>punctata</i>	*	*	*
<i>Catenophlyctis</i> <i>variabilis</i>	*	*	*
<i>Pythium</i> sp.	*	*	*
<i>Saprolegnia</i> sp.	*	*	*
<i>Achlya</i> sp.		*	*
<i>Dictyuchus</i> sp.		*	*
<i>Rhizophlyctis</i> <i>rosea</i>	*	*	
<i>Achlya</i> sp.# 1			●
<i>Achlya</i> sp.# 2			●
<i>Aphanomyces</i> <i>laevis</i>	●		
<i>Chytrium</i> <i>hyalinus</i> var. <i>granulatus</i>	●		
<i>Dictyuchus</i> <i>monosporus</i>		●	
<i>Leptolegniella</i> <i>keratinophila</i>			●
<i>Phytophthora</i> sp.		●	

Algunos taxa fueron constantes, mientras que *Achlya* sp.# 1 y *Achlya* sp.# 2 sólo fueron registradas en otoño, *Aphanomyces laevis* en primavera y *Phytophthora* sp. y *Leptolegniella keratinophila* en verano (Tablas 14 y 15).

Los valores de frecuencia y abundancia no presentaron diferencias significativas entre estaciones ($p > 0,05$), si bien los mayores valores de frecuencia y abundancia se registraron en otoño y primavera (Fig. 12). *Aphanomyces* sp. y *Pythium* sp. mostraron la mayor frecuencia y abundancia en otoño; *Catenophlyctis variabilis* presentó valores de frecuencia mayores en invierno, mientras que su abundancia fue semejante en otoño, invierno y primavera y disminuyó levemente en verano; *Dictyuchus* sp. mostró valores semejantes de frecuencia y abundancia en todas las estaciones excepto en invierno (mínima frecuencia) y verano (mínima abundancia) (Tablas 14 y 15).



Tabla 14. Frecuencia de colonización en cada estación del año y frecuencia de colonización total (FC total) de los taxa registrados en queratina.

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	FC TOTAL
<i>Catenophlyctis variabilis</i>	36,7	60	43,3	35	43,8
<i>Aphanomyces</i> sp.	51,7	25	28,3	28,3	33,3
<i>Dictyuchus</i> sp.	38,3	16,7	30	23,3	27,1
<i>Pythium</i> sp.	30	10	5	6,7	12,9
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	5	8,3	1,7	3,3	4,6
<i>Saprolegnia</i> sp.	5	5	6,7	0	4,2
<i>Achlya</i> sp.	3,3	0	0	10	3,3
<i>Aphanomyopsis punctata</i>	0	3,3	8,3	0	2,9
<i>Dictyuchus monosporus</i>	0	3,3	0	8,3	2,9
<i>Chytriomycetes hyalinus</i> var. <i>granulatus</i>	0	6,7	1,7	0	2,1
<i>Achlya</i> sp.# 1	6,7	0	0	0	1,7
<i>Achlya</i> sp.# 2	1,7	0	0	0	0,4
<i>Aphanomyces laevis</i>	0	0	3,3	0	0,8
<i>Phytophthora</i> sp.	0	0	0	1,7	0,4
<i>Leptolegniella keratinophila</i>	0	0	0	1,7	0,4

Tabla 15. Abundancia en cada estación del año y abundancia total (A total) de los taxa registrados en queratina.

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	A TOTAL
<i>Catenophlyctis variabilis</i>	25,3	24	29,3	19,3	24,5
<i>Aphanomyces</i> sp.	42,7	9	15	13,7	20,1
<i>Dictyuchus</i> sp.	20,3	11,3	17	9,3	14,5
<i>Pythium</i> sp.	11,3	2,3	2	1,3	4,2
<i>Rhizophlyctis rosea</i>	3,7	1,7	1,3	1,7	2,1
<i>Saprolegnia</i> sp.	1,7	1	1,3	0	1
<i>Aphanomyopsis punctata</i>	0	2	4	0	1,5
<i>Achlya</i> sp.	0,7	0	0	7,7	2,1
<i>Dictyuchus monosporus</i>	0	1,7	0	5,7	1,8
<i>Chytriomycetes hyalinus</i> var. <i>granulatus</i>	0	1,3	0,3	0	0,4
<i>Achlya</i> sp.# 1	2,7	0	0	0	0,7
<i>Aphanomyces laevis</i>	0	0	1,3	0	0,3
<i>Leptolegniella keratinophila</i>	0	0	0	1	0,2
<i>Phytophthora</i> sp.	0	0	0	0,7	0,2
<i>Achlya</i> sp.# 2	0,3	0	0	0	0,1

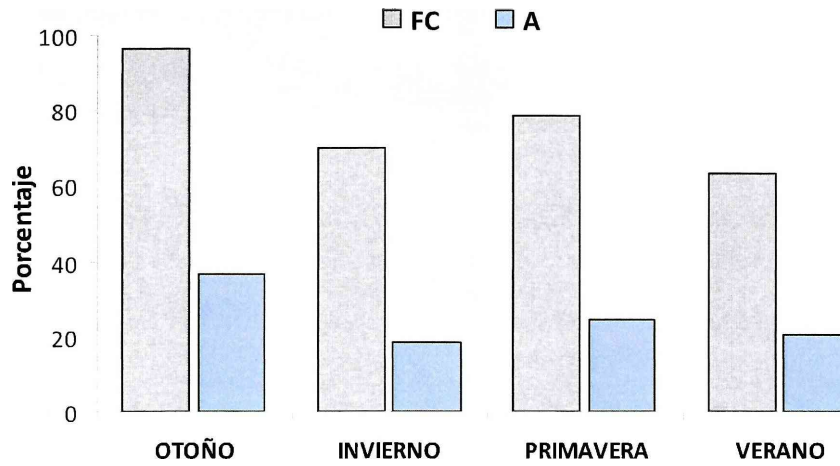


Fig. 12. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) porcentual en queratina para cada estación del año.

El índice H' fue significativamente diferente entre verano-otoño y verano-primavera ($p < 0,05$; Fig. 13). Valores semejantes de E y D fueron obtenidos para primavera e invierno (E: 0,7; D: 0,3), otoño (E: 0,7; D: 0,2) y verano (E: 0,8; D: 0,2).

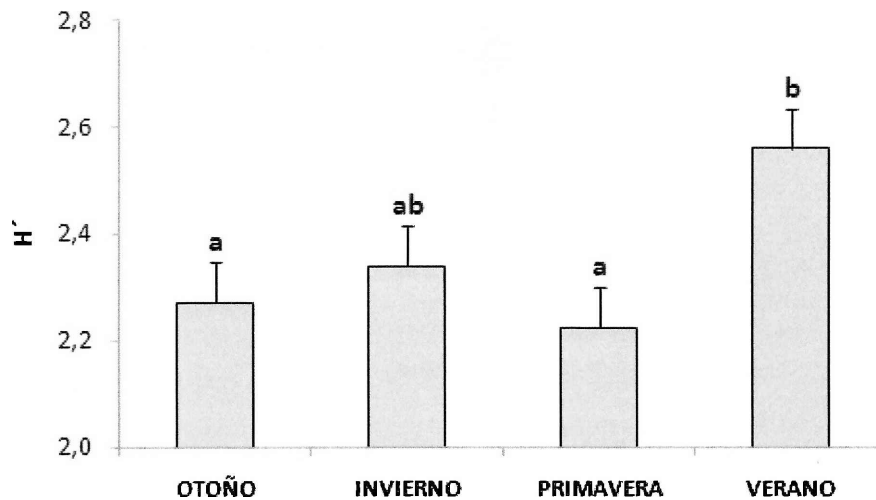


Fig. 13. Índice de diversidad de Shannon (H') en queratina para cada estación del año. Barras de error: ES. Las letras iguales en las barras indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).



La composición de especies en relación con los tipos de muestras fue semejante: *in situ*-materia orgánica e *in situ*-agua (IS: 0,7) y agua-materia orgánica (0,5). *Achlya* sp.# 1, *Achlya* sp.# 2 y *Leptolegniella keratinophila* se observaron exclusivamente en las muestras *in situ*, *Chytriumyces hyalinus* var. *granulatus* y *Aphanomyces laevis* sólo se hallaron en agua y *Dictyuchus monosporus* y *Phytophthora* sp. únicamente en materia orgánica (Tabla 13). La riqueza específica fue levemente mayor para las muestras *in situ* y de materia orgánica (S: 10) que para las de agua (S: 8), mientras que el número de aislamientos (N_a), E y H' fueron mayores para las muestras de materia orgánica (N_a : 418; E: 0,7; H': 2,4) que para las de agua (N_a : 239; E: 0,7; H': 2) y las de *in situ* (N_a : 228; E: 0,6; H': 1,9).

Quitina: Se identificaron un total de nueve taxa (Tabla 16), ocho pertenecientes al phylum Peronosporomycota (89 %), de los cuales cinco corresponden al orden Saprolegniales (63 %), dos a Leptomitales (25 %) y un sólo taxón a Pythiales (12 %). El phylum Blastocladiomycota sólo se halló representado por *Allomyces macrogynous*, con un escaso desarrollo sobre este sustrato. No se registraron taxa pertenecientes al phylum Chytridiomycota.

Tabla 16. Composición de especies en quitina en cada tipo de muestra. (●) Indica los taxa exclusivos de un tipo de muestra.

	Agua	Materia orgánica	<i>In situ</i>
<i>Achlya</i> sp.	*	*	*
<i>Dictyuchus</i> sp.	*	*	*
<i>Pythium</i> sp.	*	*	*
<i>Saprolegnia</i> sp.	*	*	*
<i>Aphanomyces</i> sp.	*	*	
<i>Aphanomycesopsis punctata</i>		●	
<i>Allomyces macrogynous</i>	●		
<i>Apodachlya</i> sp.			●
<i>Dictyuchus monosporus</i>		●	

La frecuencia de colonización fue 54,6 %, por lo que estos organismos se encuentran usualmente presentes en quitina de acuerdo con la escala de Braun-Blanquet. La abundancia total fue 37,4 % (N_a : 449), siendo el 99,5 % correspondiente a Peronosporomycota (N_a : 447) y sólo el 0,5 % a Blastocladiomycota (N_a : 2). El taxón más abundante y frecuente fue *Dictyuchus* sp. Los restantes taxa presentaron FC y A < 10 %. La diversidad fue 2,5 y la



equitabilidad 0,7. El índice de similitud mostró los mayores valores para las muestras de otoño-invierno, otoño-primavera e invierno-primavera (IS: 0,9), seguido por las de verano-otoño (0,8) y las de invierno-verano y verano-primavera (0,7).

La riqueza específica fue levemente mayor en invierno (8 taxa) que en otoño (7), verano y primavera (6). Algunos taxa fueron constantes, mientras que *Allomyces macrogynous* sólo fue hallado en invierno y *Aphanomyces punctata* sólo en verano (Tablas 17 y 18). Los valores de frecuencia y abundancia no presentaron diferencias significativas entre estaciones ($p > 0,05$), si bien los mayores valores de frecuencia se registraron en otoño y los de abundancia en otoño e invierno (Fig. 14).

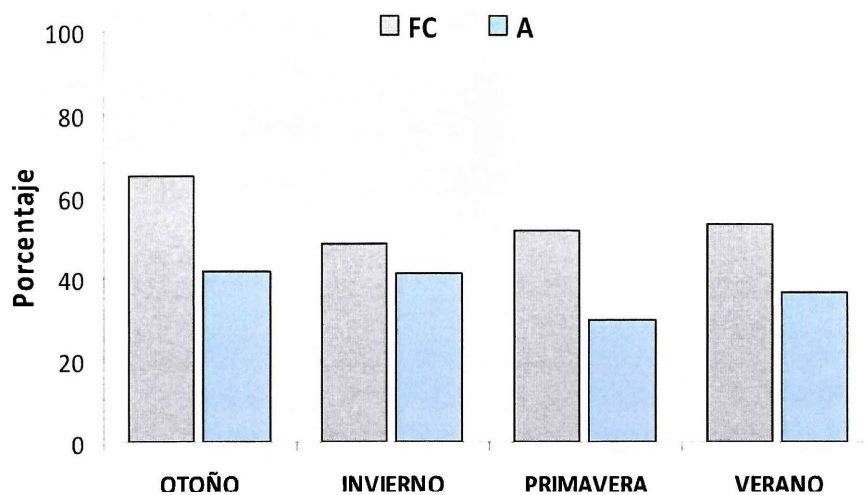


Fig. 14. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) porcentual en quitina para cada estación del año.

Dictyuchus sp. fue el taxón más frecuente y abundante en todas las estaciones, excepto en invierno en donde *Apodachlya* sp. presentó la mayor abundancia. *Dictyuchus* sp. y *Pythium* sp. presentaron valores de abundancia semejantes en todas las estaciones, *Achlya* sp. mostró la mayor frecuencia y abundancia en verano y *Aphanomyces* sp. disminuyó su abundancia en invierno (Tablas 17 y 18).



Tabla 17. Frecuencia de colonización en cada estación del año y frecuencia de colonización total (FC total) de los taxa registrados en quitina.

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	FC TOTAL
<i>Dictyuchus</i> sp.	33,3	21,7	25	33,3	28,3
<i>Achlya</i> sp.	6,7	8,3	1,7	20	9,2
<i>Aphanomyces</i> sp.	13,3	3,3	11,7	8,3	9,2
<i>Pythium</i> sp.	8,3	5	8,3	3,3	6,2
<i>Apodachlya</i> sp.	16,7	16,7	5	0	9,6
<i>Dictyuchus monosporus</i>	10	3,3	0	6,7	5
<i>Saprolegnia</i> sp.	1,7	6,7	10	0	4,6
<i>Allomyces macrogynous</i>	0	1,7	0	0	0,4
<i>Aphanomycopsis punctata</i>	0	0	0	1,7	0,4

Tabla 18. Abundancia en cada estación del año y abundancia total (A total) de los taxa registrados en quitina.

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	A TOTAL
<i>Dictyuchus</i> sp.	17,	13	14,7	15,3	15
<i>Achlya</i> sp.	3,3	5	0,3	10,3	4,8
<i>Aphanomyces</i> sp.	5	0,7	6,3	4,7	4,2
<i>Pythium</i> sp.	2,3	1,3	3,3	1,7	2,2
<i>Apodachlya</i> sp.	7	16,3	2,7	0	6,5
<i>Dictyuchus monosporus</i>	7	2,7	0	4,3	3,5
<i>Saprolegnia</i> sp.	0,3	1,3	2,7	0	1,1
<i>Allomyces macrogynous</i>	0	0,7	0	0	0,2
<i>Aphanomycopsis punctata</i>	0	0	0	0,3	0,1

El mayor valor de H' fue registrado para las muestras de otoño y el menor para las de verano y primavera, siendo significativamente diferente entre otoño-primavera y otoño-verano ($p < 0,05$; Fig. 15). Los valores de E fueron aproximadamente los mismos excepto para las muestras de otoño, en donde fueron levemente mayores. El índice de Simpson fue levemente mayor en primavera, en verano e invierno (0,3) que en otoño (0,2).

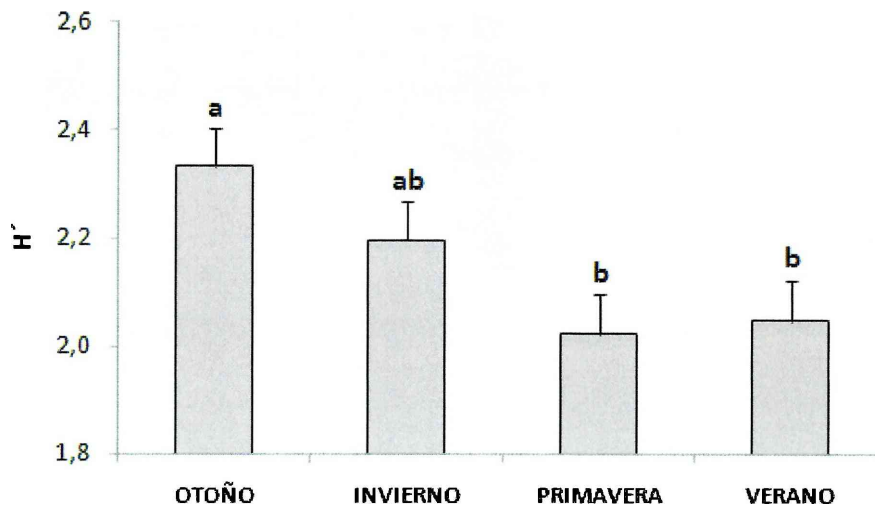


Fig. 15. Índice de diversidad de Shannon (H') en quitina para cada estación del año. Barras de error: ES. Las letras iguales en las barras indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).

La composición de especies en relación con los tipos de muestras fue semejante: agua-materia orgánica (IS: 0,8), *in situ*-agua e *in situ*-materia orgánica (0,7). *Allomyces macrogynous* se encontró exclusivamente en las muestras de agua, *Aphanomyopsis punctata* en las de materia orgánica y *Apodachlya* sp. en las muestras *in situ* (Tabla 16).

La riqueza, N_a y H' fueron mayores para las muestras de materia orgánica ($S: 7$; $N_a: 218$; $H': 2$), que para las de agua ($S: 6$; $H': 1,9$) o *in situ* ($S: 5$; $H': 1,6$), excepto en el caso del N_a que fue mayor para las de *in situ* (172) que para las de agua (59). La equitabilidad fue la misma para los tres tipos de muestras (0,7).

Semillas de sésamo: Se identificaron 13 taxa (Tabla 19), 11 pertenecientes al phylum Peronosporomycota (85 %), de los cuales nueve correspondieron al orden Saprolegniales (82 %), uno al orden Pythiales (9 %) y uno a Peronosporales (9 %). El phylum Blastocladiomycota sólo se encontró representado por *Allomyces arbuscula* y el phylum Hyphochytridiomycota por *Rhizidiomyces hirsutus*. No se registraron taxa pertenecientes al phylum Chytridiomycota. Sin embargo, tres especies (*Achlya radiosa*, *Rhizidiomyces hirsutus* y *Thraustotheca recurva*) no fueron considerados en el análisis (las zoosporas se hallaban enquistadas en la superficie de los otros sustratos y al agregar semillas las especies se manifestaron secundariamente sobre éste sustrato).



Tabla 19. Composición de especies en semillas de sésamo en cada tipo de muestra. ¹No consideradas en el análisis. (•) Indica los taxa exclusivos de un tipo de muestra.

Taxa	Agua	Materia Orgánica
<i>Achlya</i> sp.	*	*
<i>Aphanomyces</i> sp.	*	*
<i>Dictyuchus</i> sp.	*	*
<i>Pythium</i> sp.	*	*
<i>Saprolegnia</i> sp.	*	*
<i>Achlya radiosa</i> ¹	•	
<i>Allomyces arbuscula</i>	•	
<i>Dictyuchus</i> sp.# 1		•
<i>Dictyuchus monosporus</i>		•
<i>Phytophthora</i> sp.	•	
<i>Protoachlya paradoxa</i>	•	
<i>Rhizidiomyces hirsutus</i> ¹	•	
<i>Thraustoteca recurva</i> ¹	•	

La frecuencia de colonización (FC) fue 77,6 %, por lo que estos organismos son comunes en semilla, de acuerdo con la escala de Braun-Blanquet. La abundancia (A) total fue 87,5 % (Na: 841), siendo el 99,8 % correspondiente a Peronosporomycota (Na: 840) y sólo el 0,2 % a Blastocladiomycota (Na: 1). La diversidad fue 2,7 y la equitabilidad 0,8. Todos los taxa mostraron una FC < 10 %. El taxón más frecuente y abundante fue *Achlya* sp., seguido por *Dictyuchus* sp., *Pythium* sp. y *Saprolegnia* sp. Los restantes taxa registraron FC y A < 10 (Tablas 20 y 21).

La riqueza específica varió entre 6 (verano) y 9 taxa (otoño). El índice de similitud mostró los mayores valores para las muestras de primavera-otoño (IS: 0,9), seguido por las de invierno-primavera y primavera-verano (0,8), invierno-otoño, invierno-verano y verano-otoño (0,7). Algunos taxa fueron constantes, mientras que *Allomyces arbuscula* sólo fue hallado en invierno y *Dictyuchus* sp.# 1 en otoño (Tablas 19 y 20). Los valores de frecuencia y abundancia no presentaron diferencias significativas entre estaciones ($p > 0,05$), si bien los mayores valores de abundancia y frecuencia se registraron en primavera y otoño (Fig. 16).

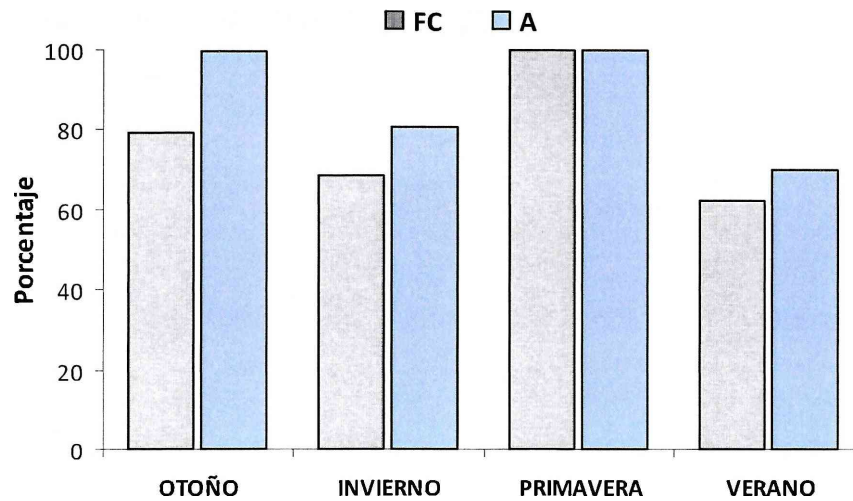


Fig. 16. Frecuencia de colonización (FC) y abundancia (A) porcentual en semillas de sésamo para cada estación del año.

Achlya sp. mostró la mayor frecuencia en otoño y la mayor abundancia en verano; *Pythium* sp. presentó la mayor frecuencia en primavera y la mayor abundancia en otoño; *Saprolegnia* sp. en primavera, mientras que *Dictyuchus* sp. fue más frecuente en primavera e igualmente abundante en todas las estaciones (Tablas 20 y 21).

Tabla 20. Frecuencia de colonización en cada estación del año y frecuencia de colonización total (FC total) de los taxa registrados en semillas de sésamo.

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	FC TOTAL
<i>Achlya</i> sp.	43,8	27,1	35,4	41,7	7,4
<i>Pythium</i> sp.	43,8	25,0	54,2	8,3	6,6
<i>Dictyuchus</i> sp.	37,5	37,5	43,8	16,7	6,8
<i>Dictyuchus monosporus</i>	4,2	10,4	0,0	25,0	2,0
<i>Saprolegnia</i> sp.	29,2	37,5	64,6	0,0	6,6
<i>Aphanomyces</i> sp.	16,7	0,0	10,4	6,3	1,7
<i>Protoachlya paradoxa</i>	2,1	2,1	16,7	0,0	1,0
<i>Phytophthora</i> sp.	4,2	0,0	14,6	2,1	1,0
<i>Dictyuchus</i> sp.# 1	2,1	0,0	10,4	0,0	0,6
<i>Allomyces arbuscula</i>	0,0	2,1	0,0	0,0	0,1



Tabla 21. Abundancia en cada estación del año y abundancia total (A total) de los taxa registrados en semillas de sésamo.

Taxa	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	A TOTAL
<i>Achlya</i> sp.	27,1	14,6	14,2	34,6	22,6
<i>Dictyuchus</i> sp.	18,3	20,4	13,8	10,8	15,8
<i>Pythium</i> sp.	21,3	17,5	17,1	3,3	14,8
<i>Dictyuchus monosporus</i>	2,9	7,5	5,8	16,7	8,2
<i>Saprolegnia</i> sp.	16,7	18,3	35,0	0,0	17,5
<i>Aphanomyces</i> sp.	10,4	0,0	4,6	4,2	4,8
<i>Phytophthora</i> sp.	0,8	0,0	5,0	0,4	1,6
<i>Protoachlya paradoxa</i>	0,8	0,4	4,6	0,0	1,5
<i>Allomyces arbuscula</i>	0,0	2,1	0,0	0,0	0,5
<i>Dictyuchus</i> sp.# 1	1,3	0,0	0,0	0,0	0,3

El mayor valor de H' fue registrado en primavera y el menor en verano, siendo significativamente diferentes entre otoño-verano, invierno-primavera, invierno-verano y primavera-verano ($p < 0,05$; Fig. 17). Los valores de E fueron aproximadamente los mismos excepto para las muestras de verano, en donde fueron levemente mayores. El valor del índice de Simpson fue levemente mayor para el verano ($D: 0,3$), que para el invierno, la primavera y el otoño ($0,2$).

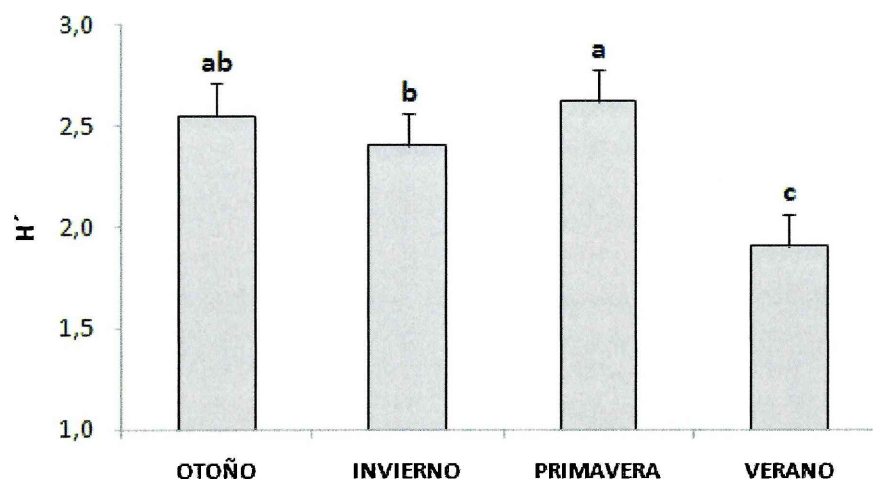
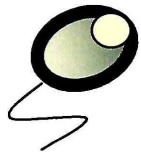


Fig. 17. Indices de diversidad (H') en semillas de sésamo para cada estación del año. Barras de error: ES. Las letras iguales en las barras indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$).

La composición de especies en relación con los tipos de muestras fue semejante ($IS: 0,7$). *Allomyces arbuscula*, *Phytophthora* sp. y *Protoachlya paradoxa* fueron registradas sólo en las muestras de agua, mientras que *Dictyuchus* sp.# 1 y *Dictyuchus monosporus* en las de



materia orgánica. El Na fue mayor para las muestras de materia orgánica (556) que para las de agua (285), mientras que S fue la misma para las ambos tipos de muestras (S : 8). Los valores de H' y E fueron mayores para las muestras de agua (H' : 2,7; E : 0,9) que para las de materia orgánica (H' : 1; E : 0,3).

(iii) Análisis de la abundancia estacional de los taxa y su relación con variables ambientales

El análisis de correspondencia canónica (ACC) de los sitios de muestreo de acuerdo con la abundancia de los taxa en celulosa y las variables ambientales analizadas, registró para el eje 1 y 2 el 56 % de la varianza total observada (Fig. 18). A lo largo del eje 1, los sitios se agruparon en primavera, invierno-verano y otoño. El eje 1 se correlacionó positivamente con las concentraciones de nitrito (0,80), sulfato (0,60), nitrato (0,37) y amonio (0,35) y con el pH (0,76) y negativamente con la DQO (-0,37). El eje 2 se correlacionó positivamente con las concentraciones de FRS (0,57) y negativamente con el OD (-0,55).

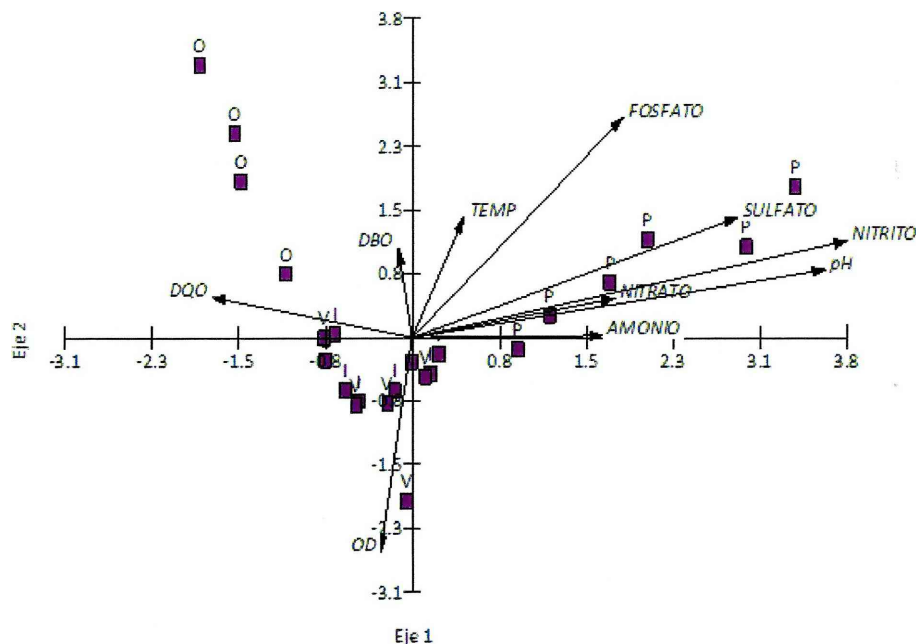


Fig. 18. Análisis de correspondencia canónica (ACC) de los sitios de muestreo de acuerdo con la abundancia de los taxa en celulosa y las variables ambientales en las cuatro estaciones analizadas. O: otoño; I: invierno; P: primavera; V: verano.



DISCUSIÓN

Los organismos zoospóricos fueron comunes y abundantes en este ambiente. La riqueza de especies de Peronosporomycota y Chytridiomycota fue mayor que la de Blastocladiomycota. Similares observaciones han sido registradas para ambientes acuáticos por Gupta & Mehrotra (1989) en la India, El-Hissy *et al.* (1991) en Egipto, Rocha & Zottarelli (2002) en Brasil, y Czczuga *et al.* (2004a,b) y Czczuga *et al.* (2007) en Polonia.

Dictyuchus sp., *Pythium* sp., *Aphanomyces* sp. y *Catenophlyctis variabilis* caracterizaron la estructura de la comunidad, ya que fueron constantes y presentaron los mayores valores de frecuencia y de abundancia. *Dictyuchus* sp. fue el único taxón dominante en cuanto a frecuencia y abundancia. *Dictyuchus monosporus*, *Nowakowskiella elegans*, *Rhizophlyctis rosea*, *Nowakowskiella* sp.# 1 y Quitridio sp.# 1, fueron también constantes pero sus valores de frecuencia y abundancia fueron bajos. El resto de los taxa fueron acompañantes a ocasionales, raros y poco abundantes. Al igual que lo registrado por Letcher & Powell (2001), los resultados obtenidos mostraron que las comunidades de organismos zoospóricos poseen una estructura característica, que consiste en pocos taxa frecuentes y abundantes y un gran número que son poco comunes. En la mayoría de los ambientes pocas especies de quitridios son frecuentes y abundantes (por ejemplo, *Chytriomycetes hyalinus* en agua dulce y *Rhizophlyctis rosea* en suelos agrícolas), mientras que la mayoría son infrecuentes o escasas a raras (Letcher & Powell, 2001; Letcher *et al.*, 2004a).

Composición de específica, frecuencia, abundancia y diversidad estacional

La composición de especies entre estaciones fue semejante, siendo primavera-otoño y verano-otoño las estaciones más disímiles. Czczuga *et al.* (2003b) de la misma forma, registraron una composición de especies diferente para las muestras de primavera y otoño. Algunos taxa se encontraron presentes en todas las estaciones del año (constantes) mientras que otros fueron ocasionales. *Achlya* sp.# 1, *Achlya* sp.# 2, *Dictyuchus* sp.# 1 y *Karlingiomyces lobatus* se encontraron exclusivamente en otoño, *Allomyces arbuscula* y *A. macrogynous* en invierno, *Chytriomycetes* sp., *Chytriomycetes hyalinus* y *Aphanomyces laevis* en



primavera y *Leptolegniella keratinophila* en verano. *Aphanomyces* sp. y *Pythium* sp. fueron más frecuentes y abundantes en otoño, *Nowakowskiella elegans* en primavera y *Aphanomyces saprophytica* en verano. *Pythium* sp., *Aphanomyces* sp. y *Catenophlyctis variabilis* junto con *Dictyuchus* sp., fueron los taxa con mayores frecuencias de colonización en todas las estaciones; el resto de los taxa presentaron baja a rara frecuencia a lo largo de las estaciones.

Si bien no se registraron diferencias estacionales significativas en la riqueza específica y en la diversidad, en primavera se registró un leve aumento en ambos índices, al igual que lo registrado por Petersen (1910), Alabi (1971) y Steciow (1996b; 1997c). Esto podría asociarse a los mayores ingresos de materia orgánica de origen alóctono debido a la caída de hojarasca (Dascanio *et al.*, 1994) y por lo tanto, a la presencia de una mayor cantidad de sustratos disponibles. Misra (1982), El-Hissy *et al.* (1994) y Hissy *et al.* (2001) señalaron que el contenido de materia orgánica influye en la distribución de los organismos zoospóricos, observándose una estrecha relación entre la riqueza de especies y el contenido de materia orgánica.

El-Hissy & Khallil (1991) observaron que los organismos zoospóricos exhiben un aumento en el número de aislamientos hasta un máximo en el invierno y luego una disminución gradual hacia el verano. Sin embargo, en el ambiente analizado las diferencias estacionales en la abundancia de organismos zoospóricos no fueron significativas. Lefèvre *et al.* (2008) observaron que los Chytridiomycota presentan un gran diversidad y una marcada estacionalidad, siendo más diversos en primavera-verano. Por otro lado, Steciow (1997b) documentó las mayores frecuencias de Peronosporomycota en primavera y otoño para el área del Río Santiago, con valores medios en verano y mínimos en invierno.

Composición de específica, frecuencia, abundancia y diversidad relacionadas con los distintos tipos de sustratos

La composición específica de organismos zoospóricos fue sustrato-dependiente, ya que la mayor parte de los taxa colonizaron un único sustrato, particularmente en el caso de los Chytridiomycota. La capacidad quimiotáctica de las zoosporas les permite enquistarse



diferencialmente en la superficie de sustratos propicios para su crecimiento, de acuerdo con su capacidad enzimática (Mitchell & Deacon, 1986).

El mayor número de taxa fue registrado en celulosa. Lee (1997), observó que los organismos zoospóricos son comúnmente registrados en la naturaleza colonizando granos de polen y materiales celulósicos y como ha sido mencionado por Nascimento (2007), esto puede relacionarse con la disponibilidad de sustratos presentes en el ambiente. Los Chytridiomycota exhibieron un mayor número de taxa y abundancia en celulosa (particularmente la familia Cladochytriaceae), mientras que los Peronosporomycota (Saprolegniaceae) en queratina, quitina y semillas de sésamo. Sin embargo, Czczuga & Muszyńska (2005) y Czczuga *et al.* (2007) registraron un mayor número de especies de Peronosporomycota (Saprolegniaceae y Pythiaceae, respectivamente) en sustratos celulósicos (fragmentos de plantas y pétalos de flores), mientras que Czczuga *et al.* (2003b) si bien registraron un mayor número de especies de Peronosporomycota en sustratos queratínicos (plumas de aves), observaron que las Saprolegniaceae se hallaron igualmente representadas que las Pythiaceae. Algunas especies de *Achlya*, *Saprolegnia* y *Dictyuchus* son capaces de producir enzimas degradadoras de pectinas, celulosa, almidón, lignina y hemicelulosas (Steciow, 1992; 1993c) y proteínas (Khulbe, 1981). Gleason *et al.* (1970) observaron que las Saprolegniales presentan actividad amilolítica, siendo capaces de utilizar hidratos de carbono más simples como glucosa, maltosa y sucrosa. Por otra parte, los Chytridiomycota pueden degradar compuestos tales como celulosa, quitina y queratina (Whiffen, 1941; Ajello, 1948; Karling, 1947b; Czczuga *et al.*, 2003b), los cuales son compuestos resistentes a la degradación por la mayoría de los microorganismos (Powell, 1993). Sin embargo, no se registraron representantes del phylum Chytridiomycota en quitina y semillas de sésamo. La estructura y composición química del sustrato afectaron el número de taxa registrados, al igual que lo observado por Czczuga & Muszyńska (2001a,b), siendo la falta de pre-tratamiento de los sustratos quitínicos en este caso, un posible inconveniente para su colonización. Si bien las semillas son particularmente favorables para las formas miceliales de Peronosporomycota (Saprolegniales) y ciertos Blastocladiomycota (por ejemplo, *Allomyces*) (Whisler, 1987), algunos de los representantes de Chytridiomycota



encontrados en el presente estudio como *Rhizophlyctis rosea*, *Nowakowskiella elegans* y *Septochytrium variable* han sido registrados colonizando estos sustratos (Kiziewicz, 2004).

Los organismos zoospóricos fueron comunes en celulosa, queratina y semillas de sésamo mientras que usualmente presentes en quitina. Estos resultados concuerdan con Nascimento (2007), quien registró una mayor frecuencia de hongos zoospóricos (Chytridiomycota y Blastocladiomycota) en sustratos celulósicos y queratínicos. La mayor abundancia fue registrada en queratina y la menor en quitina, mientras que la mayor diversidad fue observada en celulosa y la menor en semillas de sésamo. *Dictyuchus* sp. fue dominante en todos los sustratos excepto en queratina, en donde *Catenophlyctis variabilis* exhibió mayores valores de frecuencia y abundancia. *Nowakowskiella elegans*, *Pythium* sp. y *Rhizophlyctis rosea* fueron también dominantes en celulosa, mientras que *Aphanomyces* sp., *Catenophlyctis variabilis* y *Dictyuchus* sp., lo fueron en queratina. En semillas de sésamo, los taxa exhibieron bajos valores de frecuencia y abundancia. *Catenophlyctis variabilis* y *Leptolegniella keratinophila* fueron registrados exclusivamente en sustratos queratínicos (Sparrow, 1960; Karling, 1965; Czczuga & Muszyńska, 2001b; Rocha & Pires-Zottarelli, 2002; Czczuga *et al.*, 2003b; Gouleba & Stephenson, 2003), *Cylindrochytrium johnstonii*, *Nowakowskiella elegans*, *N. multispora*, *Septochytrium variable*, *Cladochytrium replicatum* en sustratos celulósicos (Rocha & Pires-Zottarelli, 2002), mientras que si bien *Rhizophlyctis rosea* fue más común en sustratos celulósicos (Willoughby, 1998; Rocha & Pires-Zottarelli, 2002), ha sido registrada también en queratina y es capaz de desarrollarse en quitina (Marano *et al.*, 2006). Si bien *Chytriomycetes hyalinus* hasta el presente ha sido aislado exclusivamente a partir de sustratos queratínicos y quitínicos (Rocha & Pires-Zottarelli, 2002; Pires-Zottarelli & Rocha, 2007), en el presente estudio ha sido registrado sólo en celulosa.

La diversidad en semillas fue mayor en primavera, coincidiendo con los mayores ingresos de hojas al arroyo (Dascanio *et al.*, 1994). Steciow (1992) para la zona de Río Santiago (Ensenada), observó que las Saprolegniales fueron predominantes en otoño y primavera sobre semillas de sésamo y cáñamo. Similares observaciones fueron registradas por Cooke (1954), Dick & Newby (1961) y Roberts (1963) para zonas templadas. En las restantes estaciones, la diversidad fue mayor en queratina (verano) o en quitina (invierno), lo que podría relacionarse con la mayor disponibilidad de otro tipo de sustratos (exoesqueletos de



artrópodos, escamas de peces, pelos y plumas), los cuales son colonizados en la naturaleza debido al quimiotaxismo positivo y enquistamiento de las zoosporas en éstos sustratos (Sparrow, 1968).

Abundancia estacional de los taxa y su relación con las variables ambientales

Los parámetros físicos y químicos presentaron diferencias estacionales significativas (excepto las concentraciones de OD) en el ambiente analizado. Algunas características estructurales se asociaron a esas diferencias en los parámetros ambientales. La microbiota desarrollada en los sustratos *in situ* se encontró más expuesta a estos cambios estacionales. La abundancia estacional de los taxa celulofílicos se encontró asociada al pH, DQO y a las concentraciones de nitrito, nitrato, amonio, sulfato, FRS y OD. Si bien las diferencias estacionales en la concentración de OD no fueron significativas, pequeñas variaciones en estos niveles podrían estar determinando la presencia y abundancia de algunos taxa, como ha sido mencionado por Rocha (2004). Asimismo Petersen (1910), señaló que el verano es una estación poco propicia para estos organismos debido a las bajas concentraciones de OD. Por el contrario, Okane (1967) encontró un mayor número de zoosporas en muestras de agua que presentaban una mayor demanda química de oxígeno (DQO), mientras que Rattan *et al.* (1980) y Alabi (1971) concluyeron que las concentraciones de oxígeno no influyen en la presencia y abundancia de estos organismos ya que la anaerobiosis facultativa se halla ampliamente difundida entre los Chytridiomycetes y Peronosporomycetes en ambientes contaminados (Emerson & Natvig, 1981). Sin embargo, Lund (1934) observó que la familia Saprolegniaceae y algunas especies de *Pythium* requieren altas concentraciones de oxígeno disuelto para su crecimiento. Asimismo, Steciow (1997b) observó que un aumento en el contenido de OD en el otoño generó un aumento en la frecuencia de organismos zoospóricos (particularmente de Saprolegniales) y Lund (1934), registró un mayor número de especies en sustratos cercanos a la superficie del cuerpo de agua (flotantes) que en sustratos sumergidos en profundidad, donde las concentraciones de oxígeno disuelto son generalmente menores.



En el ACC, las muestras de otoño y primavera se encontraron en extremos opuestos a lo largo del eje 1 según la abundancia de los taxa celulofílicos. La abundancia en otoño se asoció con bajos valores de pH, bajas DQO y bajas concentraciones de nitrito, nitrato, amonio, sulfato y OD y altas concentraciones de FRS, mientras que en primavera, se asoció con altos valores de pH, altas DQO, altas concentraciones de nitrito, nitrato, amonio, sulfato y FRS y bajas concentraciones de OD. Las variaciones en estos parámetros fueron acompañados de cambios en la composición de especies a lo largo de las estaciones. *Achlya* sp., *Aphanomyces* sp., *Dictyuchus* sp., *Nowakowskiella hemisphaerosphora* y *Pythium* sp. fueron los más abundantes en otoño; *Achlya* sp.# 1, *Achlya* sp.# 2, *Dictyuchus* sp.# 1 y *Karlingiomyces lobatus* fueron exclusivos en otoño, mientras que *Aphanomyopsis saprophytica*, *A. punctata*, *Cladochytrium replicatum*, *Nowakowskiella ramosa* y *Septochytrium variabile* se encontraron ausentes en esta estación. *Apodachlya* sp. y *Cladochytrium replicatum* fueron más abundantes en invierno; *Aphanomyopsis punctata*, *Catenophlyctis variabilis*, *Cylindrochytridium johnstonii*, *Nowakowskiella elegans*, *Phytophthora* sp., *Protoachlya paradoxa*, *Rhizophlyctis rosea* y *Saprolegnia* sp. presentaron la mayor abundancia en primavera, mientras que *Aphanomyopsis saprophytica*, *Dictyuchus monosporus*, *Nowakowskiella* sp.# 1 y *Septochytrium variabile* caracterizaron las muestras de verano.

Las condiciones registradas en el agua en primavera son similares a las obtenidas en ambientes eutróficos (con elevados niveles de nutrientes y de pH y bajas concentraciones de oxígeno), principalmente en el sitio más cercano a la cabecera del arroyo (M1), en donde estas condiciones pudieron relacionarse con el estancamiento del agua (menor velocidad de flujo) y la acumulación de materia orgánica (debido al mayor número de barreras existentes, que favorecen su retención y a la presencia de un cañaveral de “caña de la India” en sus márgenes). Si bien los valores de riqueza y diversidad no presentaron diferencias significativas entre estaciones, los mayores valores fueron registrados en esta estación, relacionados a altas concentraciones de nitrato, nitrito, amonio y sulfato. Estos resultados difieren de los registrados por algunos autores: Czczuga & Muszyńska (2001a) documentaron el mayor número de organismos zoospóricos en muestras donde el nitrato fue bajo; El-Hissy *et al.* (2001) obtuvieron la mayor riqueza de especies en ambientes acuáticos



con baja concentración de nitrato y Park *et al.* (1978) hallaron mayor número de aislamientos en sitios con alto contenido de amonio. La influencia del contenido de nitrógeno del agua, puede ser relacionada con la utilización de nitrógeno inorgánico (por ejemplo, nitrato y amonio) por estos organismos (Cantino & Turian, 1959; Schoenlein-Crusius *et al.*, 1998a). *Nowakowskiella elegans* y *Nowakowskiella ramosa* son capaces de metabolizar nitrógeno inorgánico como fuente de nutrientes (Goldstein, 1961). Al igual que Czczuga & Muszyńska (2004) y Steciow (1998a), los resultados sugirieron que la concentración de sulfato podría influir en el número de taxa registrados. Algunos quitridios tienen la habilidad de reducir sulfatos, como fuente de azufre para su nutrición y algunas Saprolegniales dependen de la presencia de fuentes de sulfato orgánico para su crecimiento (Cantino & Turian, 1959). Bhargava (1945) observó que los sulfatos pueden ser asimilados una vez que han sido reducidos a sulfuro por otros microorganismos. Algunas especies en los órdenes Chytridiales y Peronosporales son capaces de utilizar el azufre a partir de los sulfatos y el nitrógeno a partir de los nitratos (Sparrow, 1968). Whiffen (1945) señaló que los fosfatos son esenciales para el crecimiento de los organismos zoospóricos y que existen concentraciones mínimas que favorecen su crecimiento, si bien cada especie presenta un umbral de tolerancia por encima del cual la concentración de fosfato resulta tóxica. Pires-Zottarelli (1999) estudiando áreas con diferentes niveles de contaminación orgánica, observó que las altas concentraciones de nutrientes no influyeron negativamente en la presencia de los organismos zoospóricos, ya que registró una gran diversidad en áreas contaminadas. Susuki (1962; 1964) y Susuki & Tasuno (1965) hallaron una menor abundancia de Saprolegniales en cuerpos de agua no contaminados que en aquéllos contaminados. Steciow (1998a) observó una disminución en la frecuencia de los organismos zoospóricos cuando las concentraciones de FRS aumentaron. Khulbe (1977) encontró que aquéllas aguas con bajas concentraciones de nitrato y sulfato presentaron una mayor frecuencia de organismos zoospóricos. Dayal & Tandon (1963) observaron que las altas concentraciones de nitrato, nitrito y amonio en solución, no son factores limitantes para el crecimiento de los organismos zoospóricos. Asimismo, Maestres (1977) sostuvo que las variaciones en la concentración de iones sulfato no afectaron la frecuencia de estos organismos. Khulbe & Bhargava (1983) observaron que la



distribución de Peronosporomycota se correlacionó positivamente con la concentración de fosfato y negativamente con la concentración de nitrato y sulfato.

Otro factor determinante de la distribución estacional de los organismos zoospóricos es la temperatura (Rattan *et al.*, 1980; Misra, 1982; Smith *et al.*, 1984). La estacionalidad en la distribución de los organismos zoospóricos debida principalmente a las altas temperaturas que se registran en verano en los ambientes lóticos o en los arroyos sin bosques de ribera (Waterhouse, 1942; Perrot, 1960), no ha sido observada en el presente estudio, ya que la selva marginal ribereña mantiene sombreado el arroyo durante todo el año y no permite que las temperaturas estivales del agua sobrepasen los 25 °C. Recién a partir de 23-25 °C, la temperatura es limitante para el crecimiento de muchas especies acuáticas (Longcore, 1993; Johnson *et al.*, 2003). Esta pudo ser una de las razones por las cuales no se registraron diferencias significativas en los valores de frecuencia, abundancia, riqueza y diversidad entre estaciones. Sin embargo, se registraron valores levemente mayores en estos parámetros en primavera, en donde las temperaturas fueron moderadas (18-19 °C) y disminuyeron en otoño-verano cuando la temperatura del agua fue mayor (20-24 °C). De la misma forma, Gupta & Mehrotra (1989) y El-Hissy & Khallil (1991) observaron que las muestras con mayor riqueza fueron aquéllas con baja a moderada temperatura del agua (14-20 °C), y por el contrario, aquéllas con mayores valores (21-27 °C) fueron las más pobres. Khulbe & Bhargava (1976) y Paliwali & Sati (2009) observaron que las temperaturas bajas (10-15 °C) o altas (24-29 °C) son desfavorables para estos organismos. Dayal & Tandon (1962), Roberts (1963) y Khulbe (1991) registraron el mayor número de especies en primavera, probablemente debido a las temperaturas moderadas del agua y a las altas concentraciones de materia orgánica. Similares observaciones fueron registradas por El-Hissy *et al.* (1983) y El-Hissy *et al.* (2001). Los estudios realizados en laboratorio demostraron que las altas temperaturas pueden limitar el crecimiento de los Chytridiomycota y Blastocladiomycota, ya que algunas especies acuáticas no pudieron desarrollarse a temperaturas mayores a 23-25 °C (Longcore, 1993; Boyle *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2003). Gupta & Mehrotra (1989) concluyeron que cada especie tiene distintos requerimientos térmicos y presenta un patrón de periodicidad determinado. Gupta & Mehrotra (1989) registraron a *Dictyuchus monosporus* a temperaturas entre 14-18 °C. Alabi (1971) consideró que *Aphanomyces laevis*



como una especie de otoño e invierno, mientras que Srivastava (1966; 1967), Khulbe & Bhargava (1976) y Gupta & Mehrotra (1989) como una especie constante (10-34 °C).

El pH del ambiente influye en los organismos de forma directa e indirecta a través de complejas interacciones con otros factores (Cooke & Whipps, 1993), entre ellas la disponibilidad de ciertos nutrientes (Zak & Wildman, 2004). Lund (1934) distinguió cinco tipos de hábitats en relación al pH: fuertemente ácidos (pH: 3,5-4,5), levemente ácidos (pH: 5,5-6,8), ácido-neutros (pH: 5,3-7,5), neutro-alcalinos (6,5-7,7) y alcalino-constantemente (pH: 7-8,4), y observó que muchas especies de organismos zoospóricos son comunes a varios de estos hábitats, mientras que otras se hallan restringidas a un rango de pH estrecho. Si bien el pH no mostró una variación estacional con un patrón definido, de acuerdo con esta clasificación, el ambiente estudiado presentó condiciones neutro-alcalinas excepto en la primavera donde fueron alcalino-constantemente. Si bien la riqueza específica no presentó diferencias significativas entre estaciones, el mayor número de taxa fue registrado en condiciones alcalino-constantemente (primavera). Dayal & Tandon (1963) observaron el máximo número de especies a valores de pH de 6,9-7 y destacaron, al igual que Suzuki (1960) y Khulbe (1980), que muchas especies no son frecuentes en aguas fuertemente ácidas. Al producirse cortos períodos de pH extremo en los arroyos, aquéllos taxa que toleran valores de pH extremo retoman su crecimiento cuando el pH vuelve a valores neutros, ya que poseen mecanismos para sobrevivir cortos períodos de tiempo en condiciones de muy bajo o muy alto pH (Gleason *et al.*, 2009). Por el contrario, Perrot (1960) señaló que existe un mayor número de especies en agua ácido-neutras que en agua alcalino-constantemente.



CONCLUSIONES

☒ Todos los parámetros físicos y químicos del agua presentaron diferencias significativas entre estaciones, excepto las concentraciones de oxígeno disuelto. En otoño y verano, se observaron bajas concentraciones de amonio y altos valores de DQO. En invierno, se registraron bajas temperaturas, bajas concentraciones de nitrato y FRS y bajos valores de DBO. En primavera, se observó un aumento del pH y altas concentraciones de nitrito y sulfato.

Los organismos zoospóricos fueron comunes y abundantes en este ambiente. La comunidad de organismos zoospóricos se encontró representada por 34 taxa, siendo el mayor número correspondiente a Peronosporomycota y Chytridiomycota.

Dictyuchus sp. fue un taxón constante y dominante en esta comunidad. Otros taxa constantes y que exhibieron los mayores valores de frecuencia fueron: *Pythium* sp., *Aphanomyces* sp. y *Catenophlyctis variabilis*. Sin embargo, a excepción de *Dictyuchus* sp., todos los taxa fueron raros y poco abundantes.

El otoño fue la estación que más difirió de las restantes en cuanto a la composición de especies. Nueve taxa fueron constantes y 10 ocasionales: *Achlya* sp.# 1, *Achlya* sp.# 2, *Dictyuchus* sp.# 1 y *Karlingiomyces lobatus* fueron registrados sólo en otoño; *Allomyces arbuscula* y *A. macrogynous* en invierno; *Aphanomyces laevis*, *Chytriomycetes* sp. y *Chytriomycetes hyalinus* en primavera y *Leptolegniella keratinophila* en verano.

☒ No se registraron diferencias significativas en la riqueza específica, frecuencia, abundancia y diversidad entre las estaciones, por lo tanto se rechaza la hipótesis planteada. Si bien los mayores valores de frecuencia y abundancia fueron registrados en otoño y los de riqueza y diversidad en primavera, la comunidad de organismos zoospóricos en el ambiente estudiado, parece estar más influenciada por los tipos de sustratos disponibles que por la estacionalidad ambiental.



* No se registraron diferencias significativas en los valores de frecuencia y abundancia entre sustratos, sin embargo, la comunidad presentó un mayor número y diversidad de taxa celulofílicos.

* La familia Saprolegniaceae (Peronosporomycota) tuvo una clara dominancia en todos los sustratos excepto en celulosa, en donde la familia Cladochytriaceae (Chytridiomycota) presentó mayor abundancia. Los representantes del phylum Chytridiomycota se encontraron ausentes en quitina y semillas, mientras que los Blastocladiomycota sólo fueron abundantes en queratina.

La mayor parte de las especies de Chytridiomycota restringieron su crecimiento a un único tipo de sustrato, mientras que especies de Peronosporomycota fueron capaces de colonizar una mayor variedad de sustratos.

Seis taxa fueron registrados en todos los sustratos (*Achlya* sp., *Aphanomyces* sp., *Dictyuchus* sp., *Dictyuchus monosporus*, *Pythium* sp. y *Saprolegnia* sp.), mientras que 25 taxa crecieron en un solo sustrato: 14 fueron exclusivos de celulosa, seis de queratina, dos de quitina y tres de semillas de sésamo.

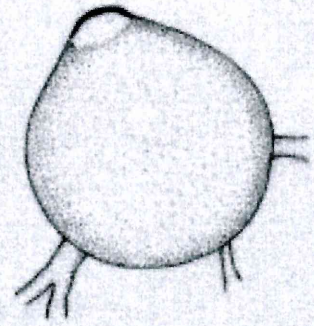
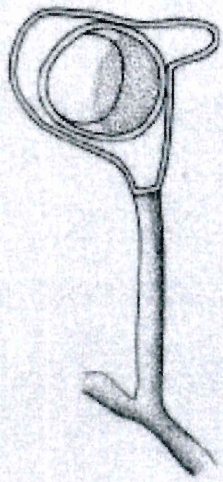
* En relación con su frecuencia y abundancia, *Dictyuchus* sp. fue dominante en celulosa y quitina, *Catenophlyctis variabilis* en queratina y *Achlya* sp., *Dictyuchus* sp., *Pythium* sp. y *Saprolegnia* sp. en semillas.

* En todos los sustratos analizados la composición específica obtenida a partir de los tres tipos de muestras fue semejante, si bien 16 taxa fueron exclusivos: seis fueron obtenidos únicamente a partir de muestras de sustratos *in situ*, seis a partir de muestras de agua y cuatro a partir de muestras de materia orgánica.

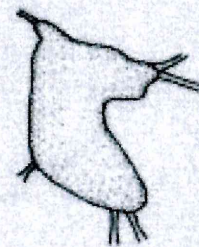
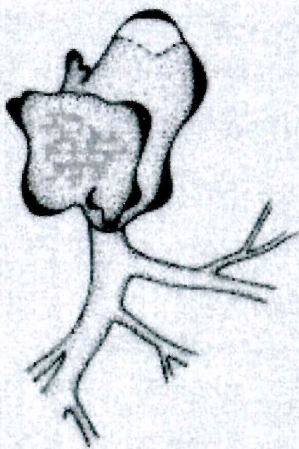
* La abundancia estacional de los taxa se asoció con las concentraciones de nitrito, nitrato, amonio, DQO y OD. Si bien las diferencias en la riqueza de especies y diversidad de



organismos zoospóricos no fueron significativas entre estaciones, en primavera donde la temperatura del agua fue moderada, los valores de pH fueron levemente mayores (condiciones alcalino-constantas) y la DQO y las concentraciones de nitrito y sulfato fueron significativamente más altas, los valores de riqueza y diversidad fueron mayores.



Capítulo 3





CAPÍTULO 3: Diversidad de organismos zoospóricos durante el proceso de descomposición foliar de *Ligustrun lucidum* Ait. (Oleaceae) y *Pouteria salicifolia* (Spreng.) Ralck (Sapotaceae) en el arroyo Las Cañas (Partido de Ensenada)

INTRODUCCIÓN

La materia orgánica en los ambientes acuáticos representa un recurso energético vital para el funcionamiento de las redes alimentarias (Gulis *et al.*, 2009). En los ambientes de agua dulce, la materia orgánica proviene de dos fuentes principales: autóctona (generada dentro del sistema) y alóctona (generada fuera del sistema, es decir, aportada por la vegetación ribereña). Según Gulis *et al.* (2008), los arroyos forestados en sus cabeceras reciben el 90 % de los ingresos de carbono en forma de restos vegetales (hojas y troncos) desde la zona ribeñera, mientras que en los ríos o arroyos de mayor superficie y sin bosques de ribera, los productores primarios (algas y macrófitas) desempeñan un papel más importante. Sin embargo, la mayoría de los ambientes acuáticos continentales se encuentran circundados por vegetación, en contacto directo con el ambiente terrestre a través de la zona ribereña. La diversidad de la vegetación ribereña ejerce un efecto directo en las comunidades fúngicas ya que afecta la variedad de recursos disponibles para los hongos (Gulis *et al.*, 2008), principalmente en las nacientes de los cuerpos de agua, en donde la materia orgánica alóctona representa entre un 50 y 90% del total de la energía (Fisher & Likens, 1973; Reice, 1974; Post & Cruz, 1977). Los ambientes lóticos reciben periódicamente elevadas cantidades de material alóctono en forma de materia orgánica particulada (MOP) y disuelta (MOD), desde la vegetación ribereña y por escorrentía desde los márgenes (Gessner *et al.*, 1999). Muchos ambientes lóticos dependen de los ingresos de materia orgánica (carbono) desde el sistema terrestre, proveniente de la hojarasca de árboles deciduos (Cummins, 1974; Wallace *et al.*, 1997). De esta forma, la descomposición foliar es considerada un proceso fundamental en el metabolismo de los arroyos (Webster *et al.*, 1995) ya que éstos son sistemas basados en la vía detrítica (Wetzel, 1995). Los restos vegetales provenientes de los árboles de la ribera constituyen tanto el hábitat como la fuente principal de recursos para varios grupos de microorganismos como hongos, bacterias e invertebrados detritívoros (Wallace *et al.*, 1999). Los sistemas lóticos pampeanos,



presentan escasa pendiente, elevada turbidez y gran cantidad de sólidos suspendidos. El sedimento del fondo generalmente es de tipo limo-arcilloso, no presentan bosques de ribera en el sector más alto de sus cuencas y es habitual la existencia de abundante vegetación sumergida y flotante, la cual constituye una de las principales fuentes de energía en estos ambientes (Tangorra, 2005). Una excepción a los sistemas pampeanos lo constituye el arroyo Las Cañas, ya que en sus márgenes se desarrolla una selva marginal subclimáxica dominada por asociaciones de *Ocotea acutifolia* (Ness) Mez, *Pouteria salicifolia* (Spreng.) Radlk., *Allophyllus edulis* (St. Hil.) Radlk. y *Sebastiana brasiliensis* Spreng. (Cabrera & Dawson, 1944). Dascanio *et al.* (1994) compararon la dinámica de la hojarasca de la especie exótica e invasora *L. lucidum* con la de la hojarasca de especies nativas (compuestas principalmente por *P. salicifolia*, *O. acutifolia* y *Lonchocarpus nitidus*) en el suelo de la selva marginal y observaron que las hojas de *L. lucidum* se descomponen más rápidamente que las de las especies nativas.

La cantidad y diversidad de la materia orgánica que se acumula en un arroyo, dependen del tipo de vegetación ribereña y de la retención de su lecho (Benfield, 1997; Pozo *et al.*, 1997). Las hojas acumuladas en el lecho, son degradadas por una combinación de procesos físicos y biológicos (Gessner *et al.*, 1997) e integradas a las redes alimentarias (Haapala *et al.*, 2001). El proceso de descomposición foliar es semejante en ambientes terrestres y acuáticos, sólo que varía la magnitud de la tasa, siendo menor en los ambientes terrestres (Wegener *et al.*, 1998). En los ambientes acuáticos, las hojas pierden peso como resultado de procesos de transformación físicos (solubilización, abrasión y fragmentación) y biológicos, que conducen a la generación de dióxido de carbono y otros compuestos inorgánicos, MOD, materia orgánica particulada fina (MOPF) y biomasa de descomponedores (Webster & Benfield, 1986; Suberkropp, 1998; Gessner *et al.*, 1999). Una pequeña parte de la MOP que entra en los ambientes acuáticos es utilizada rápidamente por los detritívoros, siendo necesaria una previa colonización por otros microorganismos, principalmente hongos (Witkamp & van der Drift, 1961; Kaushik & Hynes, 1968; Bärlocher & Kendrick, 1973, 1974; Bärlocher, 1992a). La colonización fúngica aumenta la calidad de las hojas como recurso alimenticio para los detritívoros (Suberkropp, 1992) y es el origen de la red trófica en los ambientes acuáticos (Bärlocher, 1992b). En el proceso de descomposición foliar se han reconocido tres fases: (a)



solubilización (*leaching*); (b) inmovilización; y (c) mineralización. Por otra parte, Petersen & Cummins (1974) dividieron el proceso en: (a) lixiviación (de los compuestos solubles en agua); (b) colonización microbiana (de microorganismos acuáticos tales como hongos y bacterias); y (c) fragmentación por actividad mecánica (alimentación de los invertebrados). La primera etapa ocurre en las primeras 24 horas, cuando se pierden gran parte de la MOD, entre ella lípidos y sustancias solubles en agua (carbohidratos, polifenoles, nitrógeno, carbono, fósforo y potasio) (Robertson, 1988), lo que resulta en una pérdida de peso distinta según la especie vegetal considerada (Gessner, 1991; Magalhães, 2002; Moulton & Magalhães, 2003). Blackburn & Petr (1979) observaron que hasta el 25 % del peso inicial puede perderse por solubilización en las primeras 24 hs. Algunos estudios sugieren que la cantidad de peso perdido varía según la especie vegetal (Robinson *et al.*, 1998) y la temperatura del agua (Robinson & Gessner, 2000). La segunda etapa, se caracteriza por la colonización y crecimiento microbiano, responsable de las modificaciones químicas y físicas de las hojas. En esta fase, la pérdida de peso ocurre a menor velocidad que en la lixiviación, produciéndose el enriquecimiento del sustrato con nitrógeno, como resultado de la colonización fúngica (Kaushik & Hynes, 1968; Bärlocher & Kendrick, 1973; Gessner & Chauvet, 1994). La tercera fase se caracteriza por la fragmentación mecánica debida a la actividad de los invertebrados, ayudada por la previa colonización microbiana y por la acción abrasiva del agua sobre las hojas, lo cual acelera significativamente la descomposición (Petersen & Cummins, 1974).

Diversos estudios sugieren que la descomposición foliar en los arroyos se halla controlada por factores tales como la temperatura del agua, la actividad de macroinvertebrados y la concentración nutrientes disueltos (Webster & Benfield, 1986; Boulton & Boon, 1991). En general, las altas concentraciones de nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo) aceleran el proceso de descomposición (Kaushik & Hynes, 1971; Elwood *et al.*, 1981; Meyer & Johnson, 1983). La descomposición a su vez, ocurre más rápido en aguas duras que en aguas blandas (Suberkropp & Chauvet, 1995), probablemente debido a la gran cantidad de macro y micronutrientes disueltos en los sistemas de aguas duras. Sumado a esto, las diferencias en las tasas de descomposición entre especies vegetales se atribuyen a factores intrínsecos de las hojas (Webster & Benfield, 1986; Boulton & Boon, 1991). La concentración absoluta de nitrógeno y la relación C/N, han sido consideradas de gran importancia. Otros



trabajos, sin embargo, muestran que la concentración de lignina es el principal factor que limita la tasa de descomposición en las hojas caducas (Melillo *et al.*, 1984; Gessner & Chauvet, 1994). La lignina es un componente estructural altamente resistente a la degradación enzimática. Es posible que los organismos que se desarrollan en sustratos que contienen lignina, experimenten dificultad para obtener el carbono, debido al enmascaramiento de la celulosa por parte de la lignina (Gessner & Chauvet, 1994). Royer & Minshall (1997) estudiando ríos de climas templados, ricos en nutrientes, observaron que la descomposición de las hojas se halla más limitada por la disponibilidad de carbono que por la disponibilidad de nutrientes disueltos. Otras variables, como la estabilidad del hábitat y las interacciones competitivas, afectan la descomposición (Robinson *et al.*, 1998; Robinson & Gessner, 2000). A nivel de bioma o ecoregión, factores tales como geología, clima y elevación generan diferencias en las tasas de descomposición a través de su influencia sobre la vegetación ribereña, los regímenes de temperatura, la velocidad del agua y la actividad de microorganismos e invertebrados. Las características químicas y estructurales de la hojarasca varían drásticamente de acuerdo con las especies vegetales que la componen y a su interacción con factores bióticos y abióticos (por ejemplo: temperatura y velocidad del agua). En los ambientes lóticos, el flujo del agua puede alterar la tasa de descomposición de forma impredecible (Webster & Benfield, 1986).

Los microconsumidores (invertebrados pequeños, hongos y bacterias) son atraídos por la composición química y por la estructura física de la hoja, mientras que los macroconsumidores (macroinvertebrados y peces) por la composición química y por los microorganismos e invertebrados presentes en ellas (Rosemond *et al.*, 1998; 2001). Los hongos pueden degradar residuos compuestos por C y N tales como azúcares simples, celulosa, hemicelulosa, lignina, pectinas, proteínas y ácidos húmicos, entre otras sustancias (Kjøller & Struwe, 1992; Moore-Landecker, 1996). En la descomposición foliar, los hongos han sido considerados los microorganismos con mayor actividad saprótropa, siendo incluso más activos que las bacterias durante los primeros estadios del proceso (Bärlocher & Kendrick, 1974). Suberkropp & Klug (1976) observaron que la biomasa y la productividad bacteriana son bajas durante las fases iniciales de la descomposición, las cuales son dominadas por hongos. Nikolcheva & Bärlocher (2004) observaron que la descomposición de



la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) es llevada a cabo principalmente por hongos, mientras que las bacterias asumen un papel más importante en la descomposición de la MOPF. El crecimiento fúngico es acompañado por un incremento en el contenido de N de las hojas (Kaushik & Hynes, 1971), lo que las vuelve más palatables y nutritivas para los invertebrados. De esta forma, los hongos actúan como intermediarios tróficos entre las hojas caídas y los invertebrados que se alimentan de ellas (Bärlocher, 1992a), ya que proveen una fuente de aminoácidos no disponibles en las hojas sin colonizar (Cummins & Klug, 1979). Entre los “hongos” involucrados en la descomposición foliar en los ambientes acuáticos continentales, encontramos a los Ascomycetes, los hongos anamórficos (hongos mitospóricos o Hyphomycetes), los organismos zoospóricos (Chytridiomycota y Peronosporomycota) y algunos representantes de Zygomycota y Basidiomycota (Dix & Webster, 1995). Filogenéticamente, los Hyphomycetes acuáticos constituyen un grupo heterogéneo de hongos anamórficos pertenecientes a los Ascomycetes y Basidiomycetes (Bärlocher, 1992a) y han sido considerados por varios autores como el grupo dominante en la descomposición foliar en los arroyos (Bärlocher, 1992a; Suberkropp, 1992; Baldy *et al.*, 1995; Nikolcheva & Bärlocher, 2004; Gulis *et al.*, 2009; Seena *et al.*, 2008). Sin embargo, dentro de los grupos fúngicos considerados “indígenas o nativos” por Park (1972a) (debido a que dependen del agua para su reproducción y poseen adaptaciones morfológicas especiales para el medio acuático) se encuentran los organismos zoospóricos, los Hyphomycetes acuáticos y algunas levaduras (Dix & Webster, 1995), los cuales desempeñan un papel importante en la descomposición de la materia orgánica en los sistemas acuáticos (Bärlocher & Kendrick, 1973). Los organismos zoospóricos son ubicuos (Alexopoulos *et al.*, 1996) y muestran gran abundancia y diversidad en los restos vegetales (entre ellos, hojas) en descomposición (Willoughby, 1974a), presentando una menor complejidad nutricional que los Hyphomycetes acuáticos (Schoenlein-Crusius *et al.*, 1998a; Pires-Zottarelli, 1999). La diferenciación de nichos entre los grupos que constituyen las comunidades fúngicas en los sistemas lóticos, es debida a la utilización diferencial de los recursos provistos por las hojas. Las alteraciones que surgen sucesivamente en las mismas durante el proceso de descomposición, resultan en el establecimiento de diversas comunidades de hongos a lo largo del tiempo (Ingold, 1942; Pugh, 1958; Bärlocher & Kendrick, 1974; Bärlocher & Oertli,



1978; Bärlocher & Schweizer, 1983; Schoenlein-Crusius *et al.*, 1990; 1998a,b; Bärlocher, 1991; Nickolcheva *et al.*, 2003; Nicolcheva & Bärlocher, 2005). Los organismos zoospóricos pueden seleccionar los sustratos adecuados para su crecimiento, gracias a la movilidad y quimiotaxismo que poseen sus zoosporas (Dick, 1976). La composición química de las hojas influye en el crecimiento de muchos hongos y otros microorganismos (Gessner & Chauvet, 1994). Las hojas que presentan bajo contenido de compuestos estructurales (celulosa, hemicelulosa y lignina) y de defensa (compuestos fenólicos), se descomponen más rápidamente (Stout, 1989; Gessner & Chauvet, 1994), siendo la colonización microbiana también mayor (Hättenschwiler *et al.*, 2005).

En la descomposición foliar, se han observado tendencias estacionales (Chamier & Dixon, 1982b) que podrían deberse a cambios en la temperatura (Bärlocher, 1980) o a la colonización tardía del sustrato por parte de las especies raras (Suberkropp, 1984). Los organismos zoospóricos muestran un comportamiento estacional (Hughes, 1962; Klick & Tiffany, 1985), el cual parece responder a las variaciones físicas y químicas que experimenta el sustrato o el ambiente. Muchos Oomycota son colonizadores tempranos de los restos vegetales, lo que sugiere que su presencia se halla principalmente determinada por el estadio fenológico de la hoja y no por la estacionalidad del ambiente (Bärlocher, 1992 b). Sin embargo, Dayal & Tandon (1963) observaron una estación estival de dormancia y un pico en la abundancia de especies en otoño y primavera debido a una mayor disponibilidad de materia orgánica animal y vegetal (Dayal & Tandon, 1963), mientras que Waterhouse (1942) y Bärlocher (1992 b) observaron un aumento en el número de especies de Chytridiales (Chytridiomycota) en invierno. De la misma forma, la colonización de las hojas resulta menor en verano que en invierno debido a la mayor actividad de los hongos terrestres o a la inhibición del crecimiento por parte de las bacterias (Bärlocher & Schweizer, 1983).

Los Chytridiomycota (Fungi) y Peronosporomycota (Straminipila) desempeñan un papel importante como descomponedores de compuestos recalcitrantes (entre ellos, celulosa, quitina y esporopolenina) en varios ecosistemas (Powell, 1993; Kiziewicz, 2004), sin embargo, han sido tradicionalmente ignorados en los estudios ecológicos realizados en ambientes acuáticos (Alexopoulos *et al.*, 1996). Pocos trabajos han documentado la presencia de Chytridiomycota, Basidiomycota (Schoenlein-Crusius & Milanez, 1989;



Schoenlein-Crusius *et al.*, 1990; Nikolcheva & Bärlocher, 2004; Seena *et al.*, 2008), Peronosporomycota y Zygomycota (Bärlocher & Kendrick, 1974; Nikolcheva & Bärlocher, 2004; Nechwatal *et al.*, 2008); la mayor parte de los estudios realizados hasta el momento han analizado fundamentalmente las comunidades de hongos mitospóricos (Ingold, 1942; Shearer & Webster, 1991; Shearer, 1993; Laitung & Chauvet, 2005, entre otros). La biomasa fúngica, usualmente estimada para hongos mitospóricos mediante la cuantificación del contenido de ergosterol (Gessner *et al.*, 2003), se halla subestimada debido a la ausencia de este compuesto en los Chytridiomycota y Peronosporomycota. Los estudios relacionados con las comunidades de organismos zoospóricos durante el proceso de descomposición foliar en ambientes acuáticos son muy escasos (Schoenlein-Crusius & Milanez, 1989; 1998a, b; Schoenlein-Crusius *et al.*, 1990; 1992; 1999). Sin embargo, la colonización de numerosos sustratos celulósicos (Willoughby & Redhead, 1973) y de materia orgánica flotante (hojas) por *Pythium* spp. y otras especies de organismos zoospóricos es bien conocida (Rossi *et al.*, 1983). Asimismo, Schoenlein-Crusius *et al.* (1990), registraron un mayor número de organismos zoospóricos que Hyphomycetes en las hojas sumergidas de *Ficus macrocarpa*, *Quercus robur* y *Alchornea triplinervia*, mientras que Moreira (2006) estudiando la microbiota asociada a las hojas de *Tibouchina pulchra* (Cham.) Cogn. en ambientes lénticos, observó que existe un predominio de hongos de origen terrestre, seguido por los organismos zoospóricos y los Hifomycetes acuáticos. Recientemente, Nechwatal *et al.* (2008) estudiaron la diversidad de las comunidades de Oomycetes de *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. en un lago de Alemania, registrando únicamente a *Pythium* spp. y *Phytophthora* spp., si bien otros trabajos documentan la presencia de *Saprolegnia* y *Achlya* spp. en hojas de *Quercus* sp. (Schoenlein-Crusius & Milanez, 1989; 1998a; Newell & Fell, 1996; Nechwatal & Osswald, 2001, 2003; Nechwatal & Mendgen, 2006).

El presente estudio fue desarrollado considerando la diversidad de organismos zoospóricos existente en los ambientes acuáticos y la escasez de trabajos que documentan la presencia y el papel de estos organismos en el proceso de descomposición foliar. El arroyo Las Cañas por encontrarse rodeado por selva en galería constituye un ambiente propicio para este tipo de estudio.



HIPÓTESIS

*Los hongos mitospóricos presentarán una clara dominancia (mayor riqueza específica, frecuencia, abundancia y/o diversidad) en relación con los organismos zoospóricos, en el proceso de descomposición foliar de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*.*

OBJETIVO GENERAL

Describir el proceso de descomposición, los cambios químicos y las comunidades de organismos zoospóricos (Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Hyphochytridiomycota y Peronosporomycota) y de otros grupos fúngicos en hojas de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia* en el arroyo Las Cañas, Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estimar la tasa de descomposición foliar (k) de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*.
2. Analizar el contenido de fósforo, nitrógeno, carbono orgánico, lignina, fibra detergente ácida y ácido tánico, en las hojas de ambas especies vegetales en los tiempos de exposición considerados.
3. Determinar la composición específica de organismos zoospóricos (Chytridiomycota y Peronosporomycota) y de otros grupos fúngicos presentes (principalmente hongos mitospóricos) en las hojas de ambas especies vegetales en los tiempos de exposición considerados.
4. Estimar la frecuencia, abundancia y diversidad de organismos zoospóricos en las hojas de ambas especies vegetales durante el proceso de descomposición.



5. Analizar la relación entre la colonización de organismos zoospóricos y el contenido de fósforo, nitrógeno, carbono orgánico, lignina, fibra detergente ácida y ácido tánico en las hojas de ambas especies vegetales en los tiempos de exposición considerados.



MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio fue realizado en la Reserva Natural Integral Mixta Selva Marginal Punta Lara del Pdo. de Ensenada (Buenos Aires, Argentina). En la reserva, el 82 % de la biomasa de la selva se halla constituida por especies nativas: *Blephalocalix tweedii* (Hook. & Arn.) Berg., *O. acutifolia* y *P. salicifolia*, mientras que el 18 % restante por *L. lucidum*, siendo ésta la segunda especie en orden de importancia en relación con su biomasa (Dascanio *et al.*, 1994). *L. lucidum* (Fig. 1 A) es una especie perennifolia perteneciente a la familia Oleaceae, originaria de China, de 6-8 m de altura. *P. salicifolia* (Fig. 1 B) pertenece a la familia Sapotaceae y es una especie nativa perennifolia, de 8-15 m de altura (Cabrera & Dawson, 1944).



Fig. 1. Detalle de las hojas de las especies vegetales estudiadas. **A.** *Ligustrum lucidum*. **B.** *Pouteria salicifolia*.

(i) Estimación de la tasa de descomposición—Las especies arbóreas fueron seleccionadas teniendo en cuenta su valor de importancia (Dascanio & Ricci, 1988) y su presencia a lo largo de toda la ribera del arroyo Las Cañas.

Se recolectaron hojas senescentes de varios individuos de *L. lucidum* y *P. salicifolia* ubicados en la ribera del arroyo el 26 de agosto de 2007. Las hojas fueron transportadas al laboratorio, donde se airearon a temperatura ambiente durante 96 horas (Moreira, 2006). Se confeccionaron bolsas de 25 x 20 cm, de malla plástica de 1 mm diám., en las cuales se colocaron 15 g de peso fresco para *L. lucidum* y 10 g para *P. salicifolia*. Las bolsas fueron



dispuestas de forma equidistante en flotadores de poliestireno expandido de 45 x 20 cm (tres bolsas de cada especie) según un diseño de bloques al azar. Los flotadores fueron colocados en el arroyo el 30 de Agosto de 2007 y distribuídos en el arroyo desde las nacientes hasta la desembocadura. Los flotadores fueron sujetos desde arriba a la vegetación con tanza de nylon (1 mm de espesor) y al fondo con recipientes de peso considerable (Fig. 2). Las bolsas permanecieron sumergidas a 15 cm de profundidad.

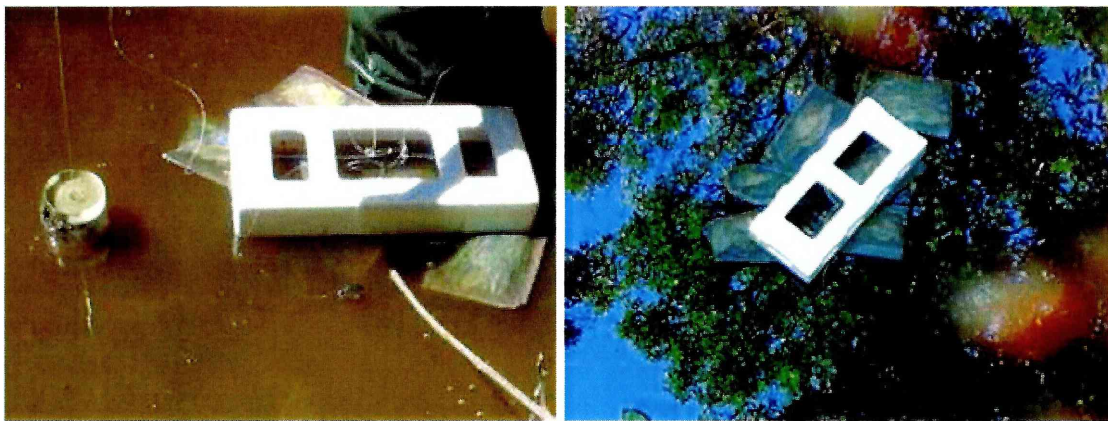


Fig. 2. Flotadores de poliestireno expandido empleados para la experiencia de descomposición foliar.

De cada especie vegetal se retiraron seis réplicas a los 5 (T1), 10 (T2), 14 (T3), 20 (T4), 30 (T5), 42 (T6), 57 (T7), 72 (T8), 90 (T9) y 120 (T10) días para *L. lucidum* y a los 5 (T1), 14 (T2), 30 (T3), 42 (T4), 72 (T5), 120 (T6), 180 (T7), 240 (T8) y 300 (T9) días para *P. salicifolia*. Un ensayo preliminar realizado en el año 2006 con iguales condiciones de material y tipos de bolsas, permitió estimar los tiempos de exposición para obtener adecuadamente las tasas de descomposición. De las seis réplicas extraídas, tres fueron utilizadas para calcular las tasas de descomposición y para el posterior análisis químico y las tres restantes, para analizar la composición de organismos zoospóricos.

Todas las bolsas fueron transportadas al laboratorio y procesadas dentro de la hora posterior a su recolección. En el laboratorio, el material de cada bolsa (Fig. 3) fue colocado en un tamiz plástico de 1000 μ (malla n° 18), lavándolo reiteradas veces para eliminar el sedimento depositado y en caso de ser posible fue limpiado con un pincel mojado (de acuerdo con la consistencia de las hojas). Posteriormente, las mismas fueron secadas en



estufa a 60-80 °C hasta peso constante y pesadas en una balanza de precisión (Mettler Toledo PB 302, Max: 310 g, Min: 0,2 g).

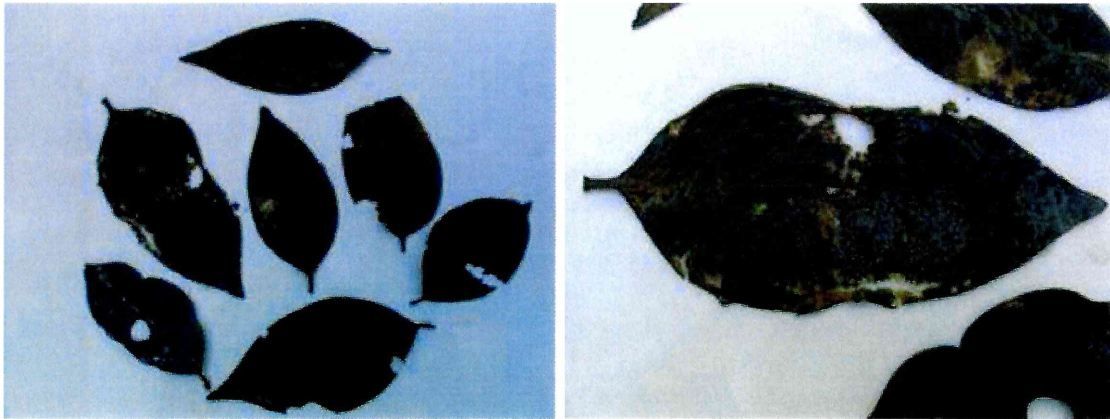


Fig. 3. Aspecto general de las hojas de *Ligustrum lucidum* (42 días de exposición) al ser extraídas de las bolsas para su procesamiento en el laboratorio.

Se tomaron tres réplicas en el tiempo 0 (T₀) de cada especie vegetal, las cuales recibieron el mismo tratamiento que las anteriores con el objetivo de estimar el peso seco original.

La tasa de descomposición foliar de cada especie fue estimada calculando el porcentaje de peso remanente en cada tiempo de exposición y mediante el ajuste a un modelo exponencial negativo (Olson, 1963; Petersen & Cummins, 1974). La ecuación para el modelo es:

$$P_t: P_o \cdot e^{-kt}$$

donde **P_o** es el Peso seco inicial, **P_t** es el peso seco remanente al tiempo t y **k** es la tasa de descomposición.

(ii) Análisis químicos—Luego de ser secadas, las hojas fueron molidas con un molinillo de café, rotuladas y conservadas para su análisis químico. Se realizaron análisis químicos para todos los tiempos de exposición hasta T₉ en el caso de *L. lucidum* y hasta T₇ para *P. salicifolia*, debido a la escasez de material para realizar los análisis.



Para analizar el contenido de fósforo (P), nitrógeno (N) y carbono (C) se realizó una digestión húmeda con mezcla de ácido nítrico/ácido perclórico (relación 2:1) en caliente (235 °C) a reflujo durante 3 horas (Johnson & Ulrich, 1959). Las determinaciones fueron efectuadas según Norma EPA 200.7, con un espectrómetro de Emisión Atómica por Plasma de Acoplamiento Inductivo (ICP-AES) (Shimadzu Secuencial 1000 modelo III, con nebulización convencional) en el Laboratorio LANAQUI-CERZOS (Universidad Nacional del Sur). La concentración de lignina detergente ácida (LDA) se estimó según el método de determinación en vasos de precipitado y la concentración de fibra detergente ácida (FDA) mediante la técnica de las bolsas filtrantes (Komarek, 1993), utilizando en ambos casos bolsas filtrantes de porosidad estandarizada (F57) en un equipo ANKOM® modelo AK 8/05 y modelo 200, respectivamente (ANKOM Tech. Corp., Fairport, New York). El material fue pre-tratado con una solución ácida y diluída de detergente, seguido por una extracción con acetona, para remover la fracción de la pared celular detergente ácida (PCDA). Esta fracción consiste en los componentes más lábiles, incluyendo carbohidratos solubles, proteínas solubles, ácidos orgánicos, nitrógeno no asociado a proteínas, hemicelulosa y otros materiales orgánicos solubles. El componente restante representa los residuos lignocelulósicos, por lo que la celulosa fue hidrolizada mediante un tratamiento con ácido sulfúrico al 72 %, para obtener el residuo de lignina, el cual se colocó a 500 °C por 4 horas para corregir el contenido de cenizas (ANKOM Technology, 2005). Los análisis de LDA y FDA fueron realizados en Laboratorio del INTA Bordenave.

La extracción de fenoles para evaluar la concentración de equivalentes de ácido tánico se realizó siguiendo el protocolo de Slinkard & Singleton (1977) y de Osono & Takeda (2001). Las hojas fueron pulverizadas en mortero con el agregado de un volumen de metanol al 50 %. La mezcla fue incubada a 75 °C durante un hora en agitación y luego centrifugada. El extracto soluble obtenido fue empleado para la determinación, mediante la técnica de Folin-Ciocalteu. La extracción de compuestos metanólicos fue realizada siguiendo el protocolo de Wildenradt & Singleton (1974) en el Instituto de Fisiología Vegetal-INFIVE (UNLP).

(iii) Análisis de la comunidad de organismos zoospóricos en las hojas en descomposición—

Para analizar la composición de especies presentes en el filoplano, se cortaron con



sacabocados discos de hojas de 5 mm diám. (Moreira, 2006), los cuales fueron procesados mediante la técnica de cebado, colocándolos de a cinco en cápsulas de Petri con agua destilada estéril (30 ml) y chala de maíz (*Zea mays* L.) o semillas de sésamo (*Sesamum indicum* L.) como cebo. Se realizaron cinco réplicas de cada tipo de sustrato (25 discos) por especie vegetal. Asimismo, en cada tiempo de exposición se cortaron 50 discos de cada especie vegetal, colocándolos en cápsulas de Petri con agua destilada estéril (sin el agregado de sustratos), para analizar la composición de especies por observación directa. En T10 (120 días) para *L. lucidum*, no pudieron extraerse los discos con el sacabocados debido al estado del material, por lo que se realizó únicamente un análisis cualitativo de los taxa presentes.

Las muestras fueron incubadas a temperatura ambiente, realizándose observaciones a los 4, 7, 10, 14, 21, 30, 42 y 60 días de incubación, montando los discos de hojas y las unidades de sustrato en un portaobjetos con agua destilada. Para el caso de los hongos mitospóricos el montaje se realizó en azul de algodón con lactofenol.

En cada extracción, se caracterizó la composición de especies de organismos zoospóricos (Blastocladiomycota, Chytridiomycota y Peronosporomycota) y su micobiota asociada (hongos mitospóricos y Zygomycota). Las identificaciones taxonómicas se realizaron con un microscopio Olympus BX 40 (Olympus Optical Co. Ltd., Tokyo, Japón), según los trabajos de Coker (1923), Sparrow (1960), Karling (1977), Rocha & Pires-Zottarelli (2002), para organismos zoospóricos y Ellis, (1971; 1976) y Matsushima (1975), para hongos mitospóricos. Todos los taxa registrados fueron conservados como preparados semipermanentes e incorporados al Herbario del Instituto de Botánica Spegazzini (LPS). Las especies de organismos zoospóricos identificadas se hallan descriptas en el Capítulo 1 (ver Resultados, Descripción de las especies).

Se analizaron un total de 210 cápsulas de Petri y 1050 unidades de sustrato. Un taxón fue registrado como presente en cada unidad muestral, si se observó en alguno de los tiempos de incubación (4-60 días). Asimismo, se contabilizó su presencia en los 50 discos procesados por observación directa. La frecuencia y abundancia fue calculada según Marano & Steciow (2006b), asignándolas a cinco grupos de frecuencia según la escala de Braun-Blanquet:



ubicuas: 100-80,1 %; comunes: 80-60,1 %; usualmente presentes: 60-40,1 %; escasas: 40-20,1 % y raras: 20-0,1 % (Kershaw, 1973; Letcher & Powell, 2001; 2002b).

La estructura de la comunidad fue analizada mediante: (i) riqueza específica (S); (ii) índice de diversidad de Shannon $H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2(p_i)$, donde p_i es la abundancia de la especie i , que contribuye a la diversidad total; y (iii) equitabilidad $E = H'/H'_{\max}$, donde H'_{\max} es el máximo valor de diversidad posible para el total de especies presentes (Magurran, 1988); (iv) índice de dominancia de Simpson $D = 1/\sum_{i=1}^S (p_i)^2$, calculado para cada tiempo de exposición y cada especie vegetal basándose en la abundancia de los taxa; e (v) índice de similitud de Sorensen $IS = 2j/(a+b)$, donde j es el número de especies comunes a ambas especies vegetales y a es el número de especies para *L. lucidum*, b es el número de especies para *P. salicifolia* (este índice es igual a 1 en casos de completa similitud y a 0 si no poseen especies en común).

Análisis estadísticos

Tasas de descomposición—La comparación de las tasas de descomposición (k) entre especies vegetales fue realizada mediante un análisis de covarianza de una vía (ANCOVA) considerando el tiempo como covariante (Zar, 1996). Para evaluar la significación de las ecuaciones de regresión se utilizó la prueba F para r^2 (Sokal & Rohlf, 1981).

Composición química—La comparación de las concentraciones en T0 de cada compuesto químico entre especies vegetales fue realizada mediante un análisis de la varianza de una vía (ANOVA) y las diferencias evaluadas mediante el test de Tukey.

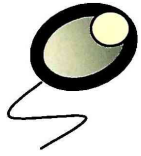
Análisis biótico—La comparación de valores de riqueza específica: (i) total y (ii) de organismos zoospóricos/microbiota asociada, entre especies vegetales fue realizada mediante el test de Student (t) (datos normales). La comparación del número de aislamientos (Na) de organismos zoospóricos entre especies vegetales fue realizada mediante el test de Mann-Whitney (datos no normales). La comparación de: (i) el Na total entre especies vegetales; (ii) el Na de organismos zoospóricos/ microbiota asociada en cada



especie vegetal; y (iii) los valores de frecuencia y abundancia entre tiempos de exposición en cada especie vegetal, fue realizada mediante el test de Kruskal-Wallis (datos no normales) y las diferencias evaluadas mediante el test de Dunns.

Para evaluar la significación de los índices de diversidad (H') se empleó el H-t test.

Con los datos de abundancia de los taxa en los diferentes tiempos de exposición se realizó: (i) un análisis de agrupamiento mediante UPGMA, utilizando el índice de Morisita-Horn (Müller *et al.*, 2004) y (ii) un análisis de TWINSpan (Hill, 1979), el cual se realizó con el propósito de destacar las especies diferenciales.



RESULTADOS

(i) *Tasas de descomposición*—La tasa de descomposición anual de las hojas de *L. lucidum* fue estadísticamente mayor que la de *P. salicifolia* (k : 4,094 año⁻¹ y k : 0,934 año⁻¹, respectivamente; $p < 0,01$). La tasa de descomposición diaria fue de k : 0,0112 d⁻¹ para *L. lucidum* y de k : 0,0026 d⁻¹ para *P. salicifolia*. Las pendientes de las curvas de regresión para ambas especies vegetales fueron significativamente diferentes ($p < 0,01$; F : 63,76).

El porcentaje de peso remanente de las hojas a cada tiempo de exposición se muestra en la Fig. 4.

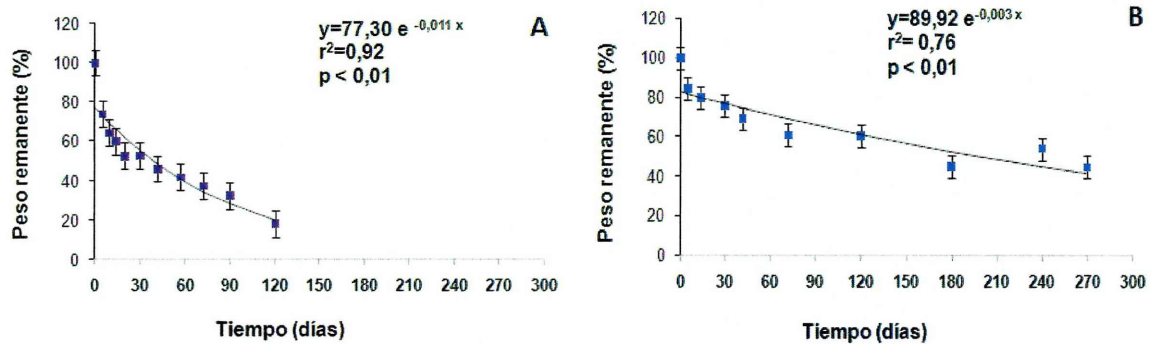


Fig. 4. Peso remanente (%) en los tiempos de exposición de A. *Ligustrum lucidum* y B. *Pouteria salicifolia*. Barras de error: ES.

Composición química—Las concentraciones iniciales fueron en general mayores para *P. salicifolia*, excepto en el caso de las relaciones C/N y C/L que fueron más altas para *L. lucidum*. Las concentraciones de P, C, lignina, FDA y ácido tánico fueron significativamente mayores para *P. salicifolia* ($p < 0,01$), mientras que la concentración de N inicial no presentó diferencias significativas entre especies vegetales ($p > 0,01$; Tabla 1). Las relaciones C/L y L/N fueron diferentes entre las especies vegetales ($p < 0,01$), mientras que las relaciones C/N, C/P y N/P no fueron significativas ($p > 0,01$). El P en ambas en ambas hojas mostró el mismo patrón con una rápida disminución hasta los 14 para *L. lucidum* y hasta los 42 días *P. salicifolia* para luego aumentar; las concentraciones de C se mantuvieron aproximadamente constantes en ambas hojas, mientras que las concentraciones de N, FDA y lignina tendieron a aumentar a lo largo de la descomposición y la concentración de ácido tánico a disminuir



rápidamente hasta los 15 días para luego mantenerse casi constante (Fig. 5). Las relaciones C/N y C/L disminuyeron (Fig. 6). El porcentaje remanente de cada compuesto químico para las especies vegetales analizadas se muestra en la Fig. 7.

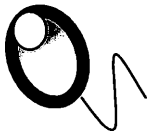
*Diversidad de organismos zoospóricos (Fungi y Straminipila) ...*

Tabla 1. Contenido porcentual inicial (T0) de P (fósforo), C (carbono), N (nitrógeno), lignina, FDA (fibra detergente ácida) y taninos (ácido tánico) y relación C/N, C/P, N/P, C/L y L/N en las hojas de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Las letras iguales indican que los valores no difieren significativamente ($p > 0,05$). * disponible.

	P total* (%)	C total* (%)	N total* (%)	Lignina (%)	FDA (%)	Taninos (%)	C/N	C/P	N/P	C/L	L/N
<i>L. lucidum</i>	0,1 ($\pm 0,006$) a	42,7 ($\pm 0,3$) a	1,3 ($\pm 0,1$) a	10,2 ($\pm 0,1$) a	27,6 ($\pm 5,1$) a	4,3 ($\pm 0,05$) a	33,3 ($\pm 2,3$) a	278,4 ($\pm 8,9$) a	8,4 ($\pm 0,3$) a	4,2 ($\pm 0,3$) a	7,9 (0,9) a
<i>P. salicifolia</i>	0,2 ($\pm 0,000$) b	46,8 ($\pm 0,5$) b	1,6 ($\pm 0,3$) a	16,7 ($\pm 1,9$) b	34 ($\pm 3,9$) b	5,8 ($\pm 0,04$) b	28,8 ($\pm 5,5$) a	257,1 ($\pm 2,7$) a	8,9 ($\pm 1,8$) a	2,8 ($\pm 0,003$) b	10,3 (0,6) b

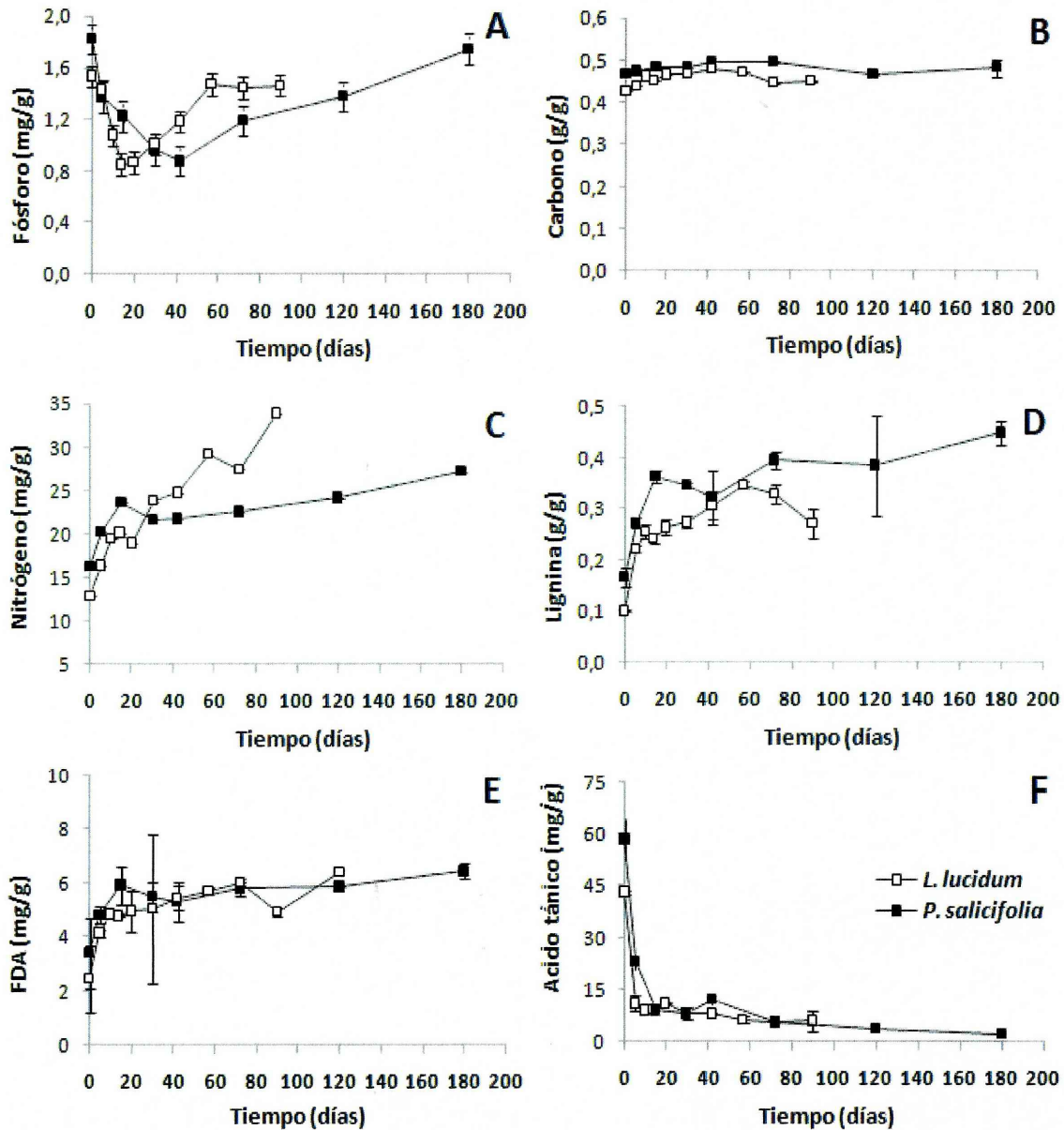


Fig. 5. Concentración de los compuestos químicos analizados. A. Fósforo (P), B. Carbono (C), C. Nitrógeno (N), D. Lignina, E. Fibra detergente ácida (FDA) y F. Ácido tánico, en los tiempos de exposición de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Barras de error: DS. Las concentraciones se hallan expresadas en mg/g (A, C, E y F) y en g/g (B y D).

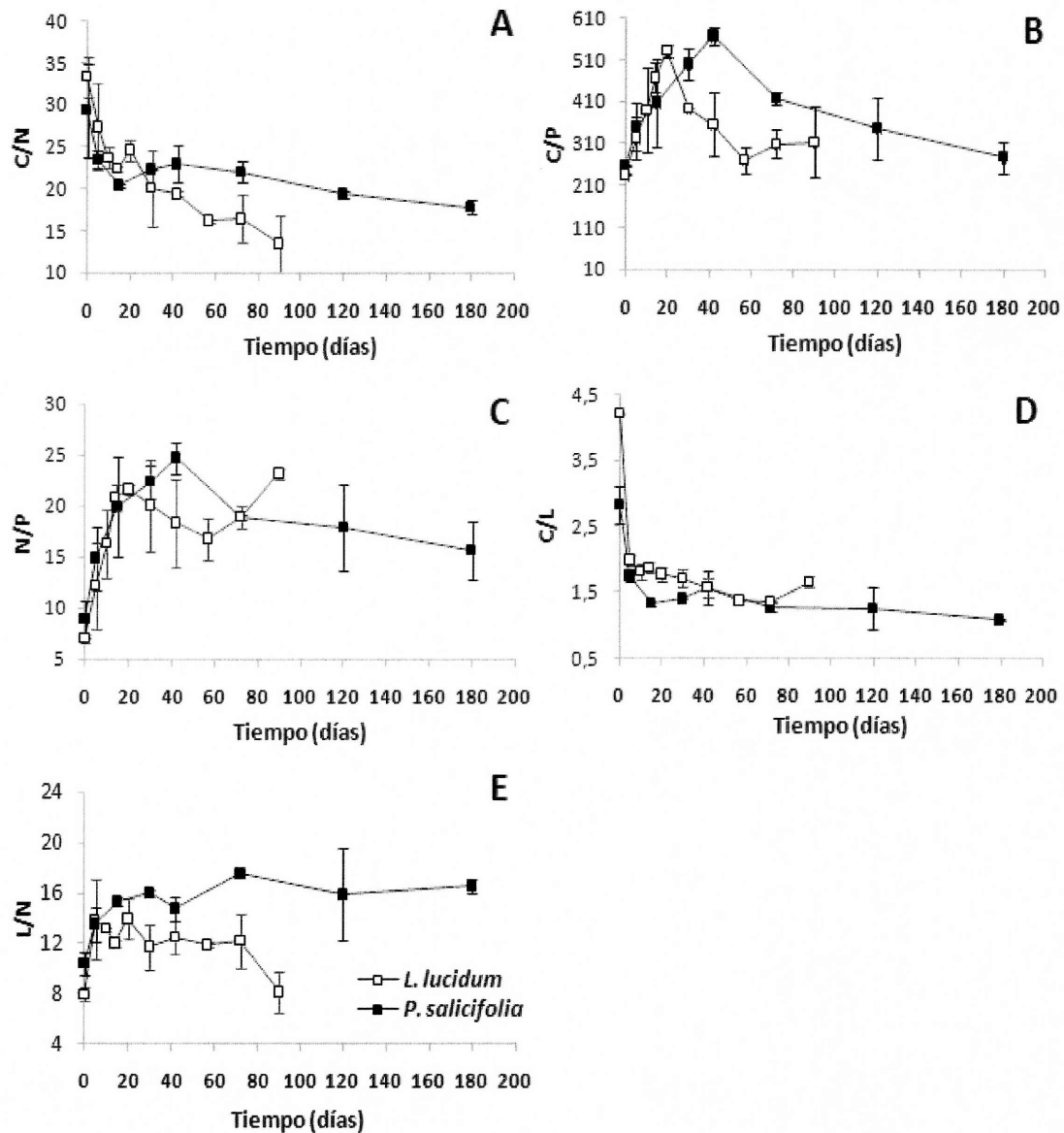


Fig. 6. Relación entre los compuestos químicos analizados. A. C/N, B. C/P, C. N/P, D. C/L y E. L/N, en los tiempos de exposición de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Barras de error: DS.

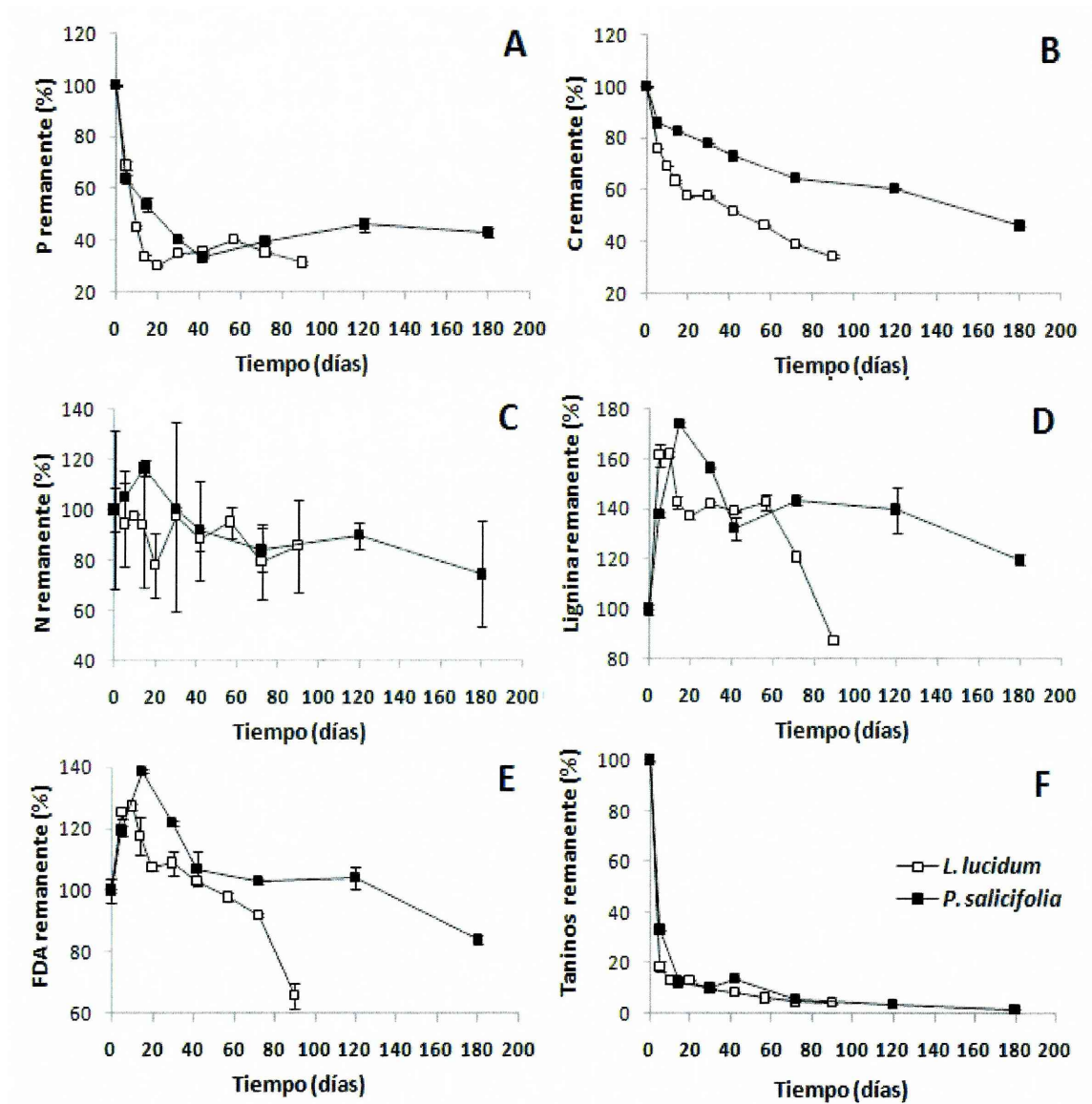


Fig. 7. Porcentaje remanente (%) a lo largo del tiempo de los compuestos químicos analizados. A. Fósforo (P), B. Carbono (C), C. Nitrógeno (N), D. Lignina, E. Fibra detergente ácida (FDA) y F. Ácido tánico, en los tiempos de exposición de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Barras de error: DS.

(iii) *Composición específica y riqueza*—En *L. lucidum* y *P. salicifolia* se registraron 81 taxa, 17 organismos zoospóricos (21 %) y 64 representantes de otros grupos fúngicos: 62 hongos mitospóricos (76 %) y dos Zygomycota (3 %). De los 32 taxa identificados a nivel específico, ocho son registrados por primera vez para nuestro país (•): dos zoospóricos (phylum Chytridiomycota) y seis mitospóricos (Tabla 2).



Se identificaron 59 taxa para *L. lucidum*: 42 mitosporicos, 15 zoospóricos y dos Zygomycota, mientras que para *P. salicifolia* se registraron 63 taxa: 51 mitosporicos, 10 zoospóricos y dos Zygomycota. De los 82 taxa, 18 fueron exclusivos de la comunidad de *L. lucidum* y 24 de *P. salicifolia*, mientras que 40 se hallaron presentes en ambas especies vegetales (Tabla 2), siendo el índice de similitud de 0,63. La riqueza de especies no fue diferente entre ambas hojas ($p > 0,05$). Para ambas especies vegetales, la riqueza de organismos zoospóricos (S_L : 15 y S_P : 10) fue significativamente menor ($p < 0,05$) que la riqueza de los otros grupos fúngicos registrados (S_L : 44 y S_P : 53).

Tabla 2. Taxa registrados en las hojas en descomposición de *Ligustrum lucidum* (120 días) y *Pouteria salicifolia* (300 días). (•) Indica los taxa exclusivos de una de las especies vegetales.

Taxa	<i>Ligustrum lucidum</i>	<i>Pouteria salicifolia</i>
<i>Achlya</i> aff. <i>rodrigueziana</i>		•
<i>Alternaria</i> sp.	*	*
<i>Aphanomyces</i> <i>saprophytica</i> Karling	•	
<i>Arthrinium</i> sp.	•	
<i>Beverwykella pulmonaria</i> (Beverw.) Tubaki	*	*
<i>Bipolaris</i> sp.# 1	•	
<i>Bipolaris</i> sp.# 2		•
<i>Blastocladiella</i> sp.	•	
<i>Catenochytridium</i> sp.	*	*
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze		•
<i>Cladochytrium replicatum</i> Karling	*	*
<i>Cladosporium</i> sp.	*	*
<i>Clavospora stellata</i> (Ingold & V. J. Cox) Sv. Nilsson (•)	*	*
<i>Clonostachys</i> sp.		•
Coelomycete sp.# 1		•
Coelomycete sp.# 2		•
Coelomycete sp.# 3		•
<i>Cylindrocarpon</i> sp.	*	*
<i>Cylindrochytridium johnstonii</i> Karling	*	*
<i>Cylindrocladium</i> sp.	*	*
<i>Dactylaria</i> aff. <i>chysosperma</i>	*	*
<i>Dactylaria</i> aff. <i>mitrata</i>		•
<i>Dactylaria</i> aff. <i>mucronulata</i>		•
<i>Dactylaria</i> sp.# 1	*	*
<i>Dactylaria</i> sp.# 2	*	*
<i>Dactylaria</i> sp.# 3	*	*



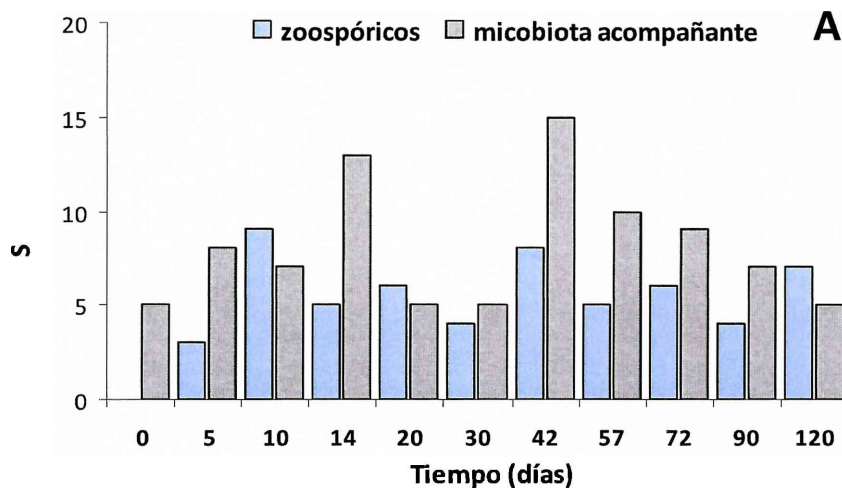
<i>Dactylella lysipaga</i> Drechsler (•)	•	
<i>Dactylella</i> sp.# 1	*	*
<i>Dactylella</i> sp.# 2	*	*
<i>Dactylella</i> sp.# 3	•	
<i>Dactylella</i> sp.# 4	•	
<i>Dictiochaeta</i> sp.		•
<i>Dictyuchus monosporus</i> Leitgeb	•	
<i>Dictyuchus</i> sp.	*	*
<i>Dimorphospora foliicola</i> Tubaki (•)	*	*
<i>Doratomyces stemonitis</i> (Pers.) Morton & Sm.		•
<i>Endophragmia boewei</i> J. L. Crane	*	*
<i>Endophragmiella socia</i> (M. B. Ellis) S. Hughes		•
<i>Epiccocum nigrum</i> Link	*	*
<i>Exophiala</i> sp.	•	
<i>Fusarium oxysporum</i> E. F. Sm. & Swingle	*	*
<i>Fusarium</i> sp.# 1	*	*
<i>Fusarium</i> sp.# 2	*	*
<i>Fusarium</i> sp.# 3		•
<i>Fusarium</i> sp.# 4		•
<i>Helicosporium</i> sp.	•	
<i>Heliscus submersus</i> Hudson	*	*
<i>Humicola</i> sp.	*	*
<i>Idriella</i> sp.	*	*
Imperfecto sp.# 1	*	*
<i>Isthmologispora minima</i> Matsush. (•)		•
<i>Monacrosporium bembicodes</i> (Drechsler) Subram.	•	
<i>Monoblepharella</i> sp.		•
<i>Monoblepharis hypogyna</i> Perrot (•)	•	
<i>Monoblepharis polymorpha</i> Cornu (•)	•	
<i>Mortierella</i> sp.	*	*
<i>Mucor</i> sp.	*	*
<i>Myrothecium verrucaria</i> (Alb. & Schwein.) Ditmar	•	
<i>Nowakowskiella elegans</i> (Nowak.) J. Schröt.	*	*
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	*	*
<i>Paecilomyces</i> sp.	*	*
<i>Penicillium rubrum</i> Sopp.		•
<i>Penicillium</i> sp.		•
<i>Pestalotiopsis guepinii</i> (Desm.) Steyaert		•
<i>Phaeoisaria clematidis</i> (Fuckel) S. Hughes		•
<i>Phialophora</i> sp.	•	
<i>Phytophthora</i> sp.	*	*
<i>Pithomyces</i> aff. <i>artro-olivaceus</i>	•	
<i>Pithomyces chartarum</i> (Berk & Curtis) Ellis	*	*
<i>Porospora</i> sp.		•



<i>Pythium</i> sp.	*	*
<i>Ramichloridium</i> sp.	*	*
<i>Rhizidiomyces hirsutus</i> Karling	•	
<i>Septochytrium variabile</i> Berdan	•	
<i>Tetracladium setigerum</i> (Grove) Ingold	*	*
<i>Torula herbarum</i> (Pers.) Link	*	*
<i>Trichoderma</i> sp.	•	
<i>Tricladium anomalum</i> Ingold (•)	*	*
<i>Triramulispora gracilis</i> Matsush. (•)	*	*
<i>Volutella ciliata</i> (Alb. & Schwein.) Fr.		•
<i>Zalerion</i> sp.	*	*

El mayor número de taxa para *L. lucidum* fue registrado a los 42 días (T6) y el menor a los 30 días (T5). La mayor riqueza de organismos zoospóricos se obtuvo a los 10 días (T2) con nueve taxa presentes y la mínima a los 5 días (T1) con sólo tres taxa. El número de taxa de hongos mitospóricos fue mayor a los 42 días (T6) con 16 taxa y menor a los 21-30 días (T4-T5) con sólo cinco (Fig. 8 A).

La mayor riqueza de especies en *P. salicifolia* fue registrada a los 10 y 72 días y la menor a los 5 días; para los organismos zoospóricos, la mayor riqueza fue a los 42 días (Fig. 8 B). El número de taxa de hongos mitospóricos fue mayor a los 42 días (T6) y 72 días (T8) con 20 taxa y menor a los 0-5 días (T0-T1) con sólo seis.



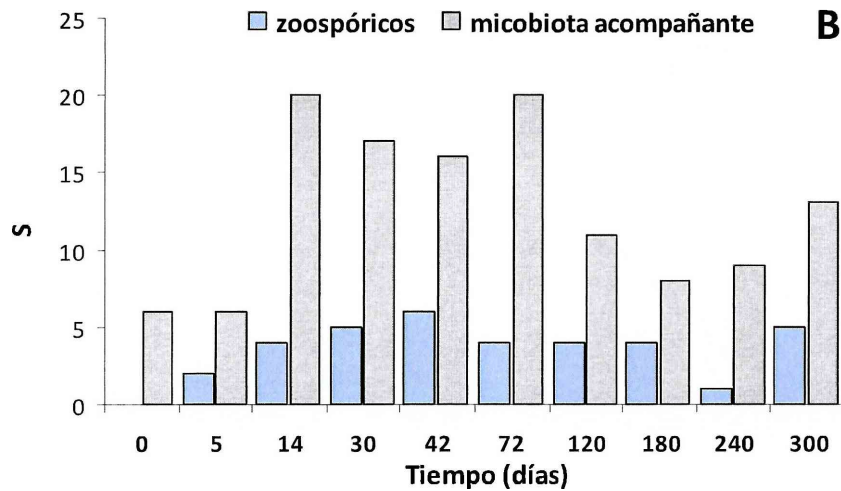


Fig. 8. Riqueza de especies (S) de organismos zoospóricos y de los otros grupos fúngicos registrados, en los tiempos de exposición considerados. A. *Ligustrum lucidum*. B. *Pouteria salicifolia*.

Para *L. lucidum* y *P. salicifolia*, los índices de similitud (IS) entre los tiempos de exposición fueron bajos (Tabla 3), indicando un reemplazo de especies a lo largo de la descomposición. En el caso de *L. lucidum*, la comunidad del filoplano (hongos terrestres) persistió hasta los 5 días (T1) (mayor IS observado respecto de T0), entre los 10 (T2) y los 42 días (T6) estas taxa se encontraron ausentes, mientras que a los 57 días (T7) algunos de ellos volvieron a colonizar las hojas en descomposición. Se registraron hongos de origen terrestre (*Bipolaris* sp., *Cladosporium* sp., *Fusarium* sp., *Paecilomyces* sp., *Penicillium* sp., *Pestalotiopsis guepinii* y *Trichoderma* sp., además de algunos hongos dematiáceos) esporulando activamente an ambas hojas, lo cual demuestra la capacidad de estos de descomponer sustratos sumergidos junto con los hongos acuáticos típicos. Sin embargo, los valores de IS entre T0 y T1 de *L. lucidum* y *P. salicifolia*, mostraron que muy pocos hongos terrestres resisten la inmersión (IS: 0,25 y IS: 0,14, respectivamente). Para *L. lucidum*, los tiempos de exposición más semejantes en relación a su composición de especies fueron: T1-T2, T4-T5, T6-T8 y T8-T9, mientras que T2-T5, T3-T5, T6-T8, T6-T9 y T7-T9 para *P. salicifolia* (Tabla 4).



Tabla 3. Índices de similitud de Sorensen (IS) entre los tiempos de exposición de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Los mayores valores obtenidos se indican en negrita.

<i>Ligustrum lucidum</i>	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
T0		0,25	0,20	0	0	0	0	0,19	0,12	0
T1			0,61	0,43	0,43	0,43	0,21	0,44	0,43	0,26
T2				0,37	0,43	0,43	0,30	0,45	0,37	0,30
T3					0,40	0,32	0,34	0,36	0,28	0,28
T4						0,50	0,46	0,42	0,40	0,30
T5							0,38	0,42	0,40	0,40
T6								0,41	0,53	0,40
T7									0,43	0,37
T8										0,50
T9										

<i>Pouteria salicifolia</i>	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
T0		0,14	0,15	0,07	0,08	0,24	0,10	0	0,35	0,17
T1			0,33	0,27	0,27	0,27	0	0,17	0,09	0,15
T2				0,48	0,39	0,54	0,17	0,29	0,42	0,36
T3					0,34	0,54	0,33	0,29	0,42	0,31
T4						0,5	0,17	0,35	0,44	0,42
T5							0,29	0,35	0,50	0,47
T6								0,41	0,23	0,50
T7									0,40	0,71
T8										0,53
T9										

(iii) *Número de aislamientos*—Se registraron 1060 aislamientos (*Na*) en las hojas en descomposición, 585 correspondientes a organismos zoospóricos, 469 a hongos mitospóricos y seis a Zygomycota. Del total, 491 fueron registrados para *L. lucidum* (347 organismos zoospóricos, 140 hongos mitospóricos y cuatro Zygomycota) y 569 para *P. salicifolia* (238 organismos zoospóricos, 329 hongos mitospóricos y dos Zygomycota). No se registraron aislamientos de organismos zoospóricos en T0, mientras que el número de aislamientos de hongos mitospóricos presentes en el filoplano fue mayor para *P. salicifolia* (36) que para *L. lucidum* (16). En T1-T9 se registraron 1002 aislamientos, 471 para *L. lucidum* y 531 para *P. salicifolia*. El *Na* total (organismos zoospóricos, hongos mitospóricos y Zygomycota) para ambas especies vegetales no presentó diferencias estadísticamente significativas ($p > 0,05$), sin embargo, las hojas de *L. lucidum* presentaron un mayor *Na* de organismos zoospóricos que las de *P. salicifolia* ($p < 0,05$).



L. lucidum presentó un mayor *Na* de organismos zoospóricos que de hongos mitospóricos ($p < 0,05$), mientras que para *P. salicifolia*, las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($p > 0,05$).

Sin considerar el T0, el mayor número de aislamientos totales para *L. lucidum* (*Na*: 88) se registró a los 14 días (T3) y el menor (*Na*: 38) a los 5 días (T1), siendo el mismo patrón observado para el número de aislamientos de organismos zoospóricos. En el caso de los hongos mitospóricos, el menor *Na* fue registrado a los 20 días (T4), mientras que a los demás tiempos osciló entre 10-20 aislamientos (Fig. 9 A). En el caso de *P. salicifolia*, el mayor número de aislamientos totales (*Na*: 100) se registró a los 30 días (T3) y el menor (*Na*: 11) a los 5 días (T1), siendo el mismo patrón observado para el *Na* de organismos zoospóricos y mitospóricos (Fig. 9 B).

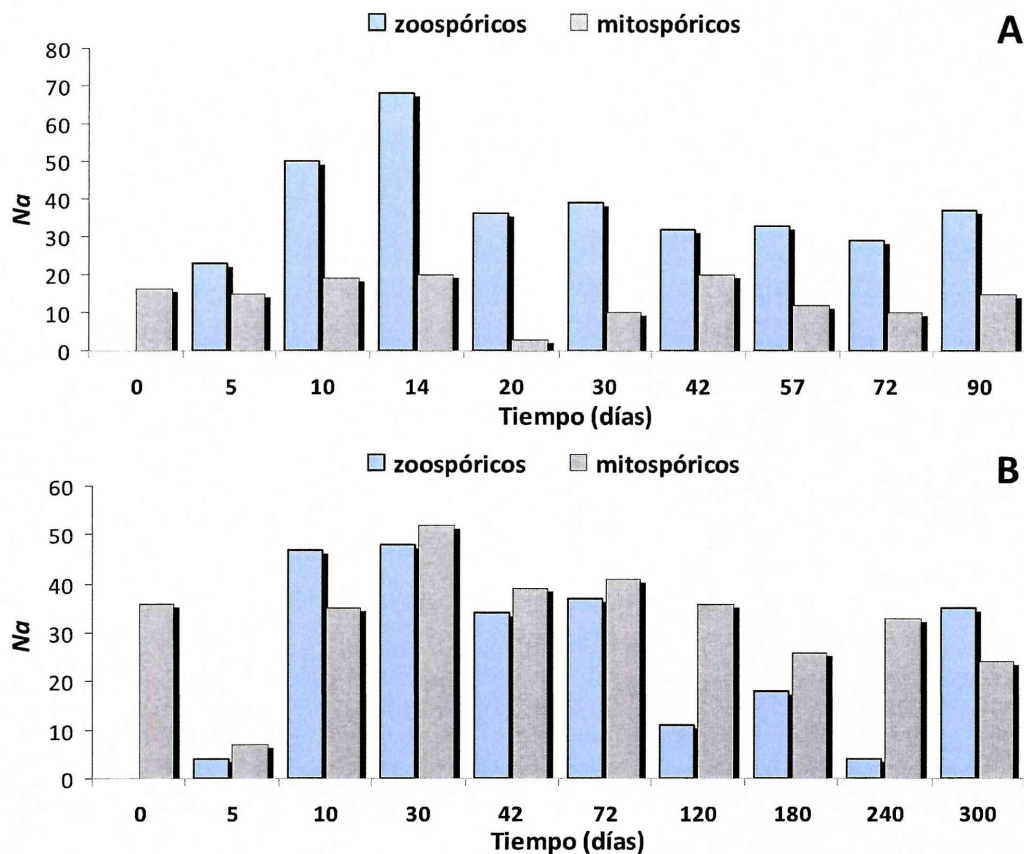


Fig. 9. Número de aislamientos (*Na*) registrados en los tiempos de exposición considerados. **A.** *Ligustrum lucidum*. **B.** *Pouteria salicifolia*.



(iv) Frecuencia y abundancia de los taxa registrados—La frecuencia (FC) de la comunidad fúngica (T1-T9) de *L. lucidum* fue 93,3 % y de *P. salicifolia* fue 90 %, mientras que la abundancia (A) fue 94,2 % y 96,5 %, respectivamente. La FC de organismos zoospóricos fue 91,1 % para *L. lucidum* y 60 % para *P. salicifolia*, mientras que la de los restantes grupos fúngicos fue 74,4 % para *L. lucidum* y 81,1 % para *P. salicifolia*. La FC y A porcentual de los taxa registrados a cada tiempo de exposición en ambas especies vegetales, se muestran en las Tablas 4 y 5, respectivamente. Se observaron diferencias en la abundancia y frecuencia de los taxa a los distintos tiempos de exposición para ambas especies vegetales ($p < 0,05$; Tabla 6). *Alternaria* sp. y *Cladosporium* sp. fueron comunes antes de la inmersión (T0), mientras que todos los taxa fueron raros o escasos hasta los 10 días de exposición excepto *Nowakowskiella elegans* que fue común en *L. lucidum*. *Phytophthora* sp. fue común a ubicua en ambas hojas entre los 10-72 días; *Pythium* sp. y *Fusarium* sp.# 1 se hallaron usualmente presentes a los 15 y 30 días en *L. lucidum* y *P. salicifolia*, respectivamente; *Dimorphospora foliicola* fue ubicua a los 42-72 días en *L. lucidum*; Imperfecto sp.# 1 se encontró usualmente presente a los 90 días en *L. lucidum* y fue común de los 120-180 días en *P. salicifolia*, mientras que *Dictyuchus* sp. se mostró usualmente presente a los 42-57 y 90 días en *L. lucidum*.

En las hojas en descomposición *Phytophthora* sp. (FC: 42,5 %; A: 27,4 %), *Nowakowskiella elegans* (FC: 35,5 %; A: 13,9 %) y *Pythium* sp. (FC: 19,5 %; A: 11,9 %) fueron dominantes y *Dimorphospora foliicola* (FC: 22,5 %; A: 9 %) y *Dictyuchus* sp. (FC: 12,5 %; A: 6,3 %) se encontraron bien representados. El resto de los taxa exhibieron una FC < 10 % y A < 5 %.



Tabla 4. Frecuencia de colonización porcentual de los taxa en los tiempos de exposición (T) y frecuencia total para las hojas de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Se mencionan sólo los taxa cuya FC total > 5 %, en orden decreciente de frecuencia.

<i>Ligustrum lucidum</i> –Taxa	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	TOTAL
<i>Nowakowskiella elegans</i>	0	70	30	80	40	30	60	20	60	60	50
<i>Phytophthora</i> sp.	0	40	70	60	90	90	20	20	30	0	46,7
<i>Pythium</i> sp.	0	20	40	60	20	30	30	30	30	30	32,2
<i>Dictyuchus</i> sp.	0	0	20	0	0	10	60	60	20	50	24,4
<i>Fusarium oxysporum</i>	0	10	40	40	10	10	0	10	0	0	13,3
<i>Alternaria</i> sp.	30	30	10	0	0	0	0	10	0	0	8,9
<i>Dactylaria</i> sp.# 1	0	20	30	20	0	0	0	0	0	0	7,8
<i>Dictyuchus monosporus</i>	0	0	0	30	30	0	10	0	0	0	7,8
Imperfecto sp.# 1	0	0	0	0	0	0	0	0	20	50	7,8
<i>Catenochytridium</i> sp.	0	0	0	10	0	0	30	0	10	10	6,7
<i>Dimorphospora foliicola</i>	0	0	0	10	0	20	20	0	10	0	6,7
<i>Tetracladium setigerum</i>	0	10	30	20	0	0	0	0	0	0	6,7
<i>Cladochytrium replicatum</i>	0	0	10	0	10	0	10	0	20	0	5,6

<i>Pouteria salicifolia</i> –Taxa	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	TOTAL
<i>Phytophthora</i> sp.	0	10	100	100	90	80	0	20	0	0	44,4
<i>Dimorphospora foliicola</i>	0	0	40	20	90	90	30	40	50	30	34,4
<i>Nowakowskiella elegans</i>	0	0	30	40	50	40	30	30	0	40	24,4
Imperfecto sp.# 1	0	0	0	0	10	30	70	70	0	10	20,0
<i>Fusarium</i> sp.# 1	0	0	20	60	30	40	0	0	20	10	16,7
<i>Alternaria</i> sp.	70	0	10	20	0	10	0	0	20	0	12,2
<i>Beverwykella pulmonaria</i>	0	10	10	40	0	30	0	0	0	0	10
<i>Cladosporium</i> sp.	70	0	10	0	10	0	0	0	0	0	10
<i>Cylindrocarpon</i> sp.	0	0	30	30	0	10	0	0	10	0	7,8
<i>Pythium</i> sp.	0	10	10	10	10	10	0	10	0	40	6,7
<i>Tricladium anomalum</i>	0	0	20	30	0	10	0	0	0	0	6,7
<i>Endophragmia boewei</i>	0	0	0	0	0	0	30	20	0	40	5,6
<i>Heliscus submersus</i>	0	0	0	40	0	0	10	0	0	0	5,6
<i>Idriella</i> sp.	0	0	0	0	0	20	0	30	0	0	5,6
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	0	0	0	10	0	0	10	30	0	20	5,6
<i>Pithomyces chartarum</i>	0	0	10	0	0	0	40	0	30	0	5,6



Tabla 5. Abundancia porcentual de los taxa en los tiempos de exposición (T) y abundancia total para las hojas de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Se mencionan sólo los taxa cuya A total > 1 %, en orden decreciente de abundancia.

<i>Ligustrum lucidum</i> –Taxa	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	TOTAL
<i>Phytophthora</i> sp.	0	12	42	46	48	46	4	12	10	0	24,4
<i>Pythium</i> sp.	0	16	26	52	4	22	8	18	8	18	19,1
<i>Nowakowskiella elegans</i>	0	18	8	22	12	6	20	4	38	24	16,9
<i>Dictyuchus</i> sp.	0	0	12	0	0	10	16	30	10	26	11,6
<i>Fusarium oxysporum</i>	0	8	12	12	2	2	0	2	0	0	4,2
<i>Dictyuchus monosporus</i>	0	0	0	18	6	0	2	0	0	0	2,9
<i>Alternaria</i> sp.	10	6	2	0	0	0	0	2	0	0	2,2
Imperfecto sp.# 1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	14	2
<i>Catenochytridium</i> sp.	0	0	0	2	0	0	6	0	2	6	1,8
<i>Dactylaria</i> sp.# 1	0	4	8	4	0	0	0	0	0	0	1,8
<i>Tetracladium setigerum</i>	0	4	8	4	0	0	0	0	0	0	1,8
<i>Cladochytrium replicatum</i>	0	0	4	0	2	0	2	0	4	0	1,3
<i>Cladosporium</i> sp.	8	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1,3
<i>Dimorphospora foliicola</i>	0	0	0	2	0	4	4	0	2	0	1,3
<i>Fusarium</i> sp.# 1	6	2	0	0	0	0	0	0	2	0	1,1
<i>Torula herbarum</i>	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	1,1

<i>Pouteria salicifolia</i> –Taxa	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	TOTAL
<i>Phytophthora</i> sp.	0	6	80	80	44	44	0	12	8	0	30,4
<i>Dimorphospora foliicola</i>	0	0	12	4	42	20	8	10	44	10	16,7
<i>Nowakowskiella elegans</i>	0	0	10	12	18	22	16	8	0	12	10,9
Imperfecto sp.# 1	0	0	0	0	2	8	20	16	0	0	5,1
<i>Pythium</i> sp.	0	2	2	10	2	2	0	2	0	22	4,7
<i>Cladosporium</i> sp.	36	0	2	0	2	0	0	0	0	0	4,4
<i>Fusarium</i> sp.# 1	0	0	4	12	8	8	0	0	2	2	4
<i>Alternaria</i> sp.	16	0	2	8	0	2	0	0	4	0	3,6
<i>Beverwykella pulmonaria</i>	0	2	4	8	10	8	0	0	0	0	3,6
<i>Cylindrocarpon</i> sp.	0	0	6	14	0	2	0	0	6	0	3,1
<i>Achlya</i> aff. <i>rodrigueziana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	2,7
<i>Nowakowskiella</i> sp.# 1	0	0	0	2	0	0	2	14	0	6	2,7
<i>Endophragma boewei</i>	0	0	0	0	0	0	6	6	0	10	2,4
<i>Penicillium</i> sp.	0	0	2	0	0	0	0	8	2	4	1,8
<i>Idriella</i> sp.	0	0	0	0	0	4	0	6	0	4	1,6
<i>Pithomyces chartarum</i>	0	0	2	0	0	0	10	0	0	2	1,6
<i>Tricladium anomalum</i>	0	0	6	6	0	2	0	0	0	0	1,6
<i>Chaetomiium globosum</i>	0	0	0	0	0	0	8	2	2	0	1,3
<i>Dactylaria</i> sp.# 1	0	4	2	4	0	2	0	0	0	0	1,3
<i>Paecilomyces</i> sp.	2	0	0	0	0	2	4	0	2	2	1,3
<i>Dactyllela</i> sp.# 1	0	0	0	0	2	8	0	0	0	0	1,1
<i>Dictyuchus</i> sp.	0	0	2	0	0	8	0	0	0	0	1,1
<i>Fusarium oxysporum</i>	0	0	0	4	4	0	0	0	2	0	1,1
<i>Heliscus submersus</i>	0	0	0	8	0	0	2	0	0	0	1,1
<i>Pestalotiopsis guepinii</i>	8	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1,1
<i>Zalerion</i> sp.	0	0	0	0	4	0	0	2	2	2	1,1



<i>Pouteria salicifolia</i>	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
T0			S*	S*	S*	S*				S*
T1			S*	S*	S*	S*				
T2								S*	S*	
T3									S*	
T4									S*	
T5										
T6										
T7										
T8										
T9										

(v) *Diversidad*—La diversidad (H') de la comunidad de *L. lucidum* (H' : 3,92) fue menor que la de *P. salicifolia* (H' : 4,32; $p < 0,05$). La equitabilidad (E) fue 0,68 para *L. lucidum* y 0,74 para *P. salicifolia*, lo que coincide con los índices de dominancia de Simpson (D) obtenidos: 0,13 y 0,11, respectivamente.

En el caso de *L. lucidum*, H' fue baja en T0, aumentó y se mantuvo constante en los primeros días (T1, T2 y T3) para luego disminuir a los 20 (T4) y 30 días (T5) y aumentar significativamente a los 42 días (T6) ($p < 0,05$; Fig. 10 A y Tabla 7). Para *P. salicifolia*, H' en T0 fue diferente de los restantes tiempos de exposición ($p < 0,05$), mientras que entre los 5 y 14 días (T1 y T2) la diversidad no mostró diferencias (Fig. 11 A y Tabla 8).

El índice D (Tabla 8) para *L. lucidum* fue mayor a los 20 días (T4), coincidiendo con los menores valores de H' y E obtenidos, mientras que a los 30 (T5) y 42 días (T6) se observaron los menores valores, si bien la comunidad alcanza los mayores valores de H' en T6 y de E en T7 (Fig. 7). Para *P. salicifolia*, D fue mayor en las hojas recién caídas y a los 240 días (T0 y T8), coincidiendo con los menores valores de E obtenidos y el menor valor de H' en T8. El máximo valor de H' se alcanzó a los 300 días (T9), mientras que la E aumentó paulatinamente desde los 14 hasta los 180 días (T2 a T7)(Figs 10 y 11).

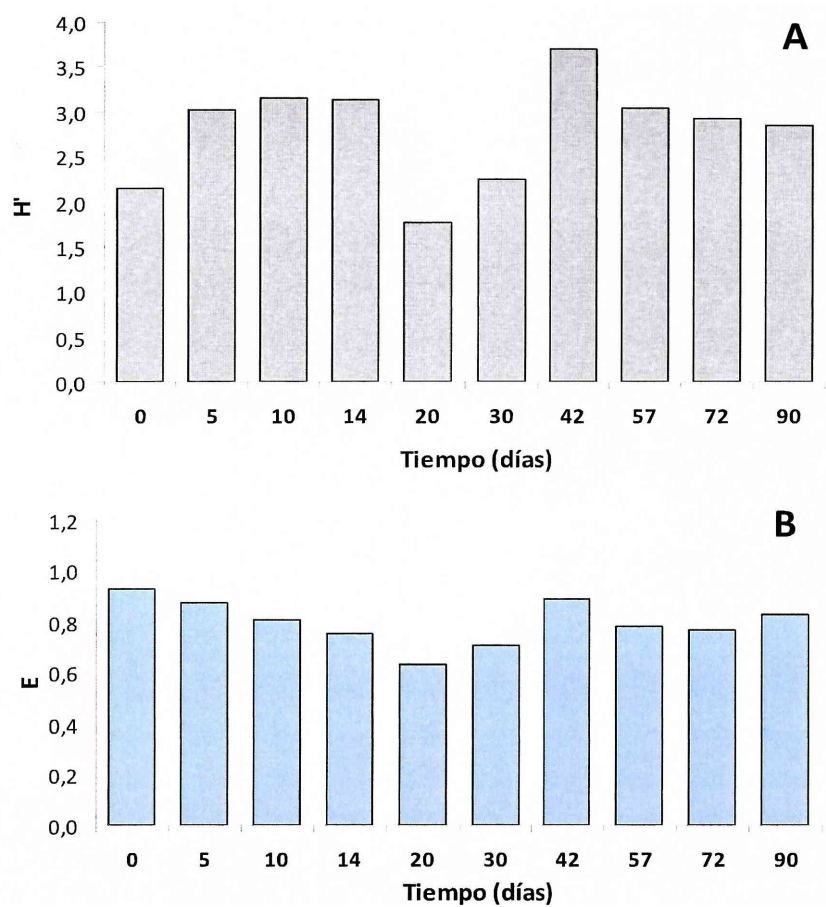


Fig. 10. A. Índices de diversidad de Shannon (H'). B. Equitabilidad (E), en los tiempos de exposición de *Ligustrum lucidum*.

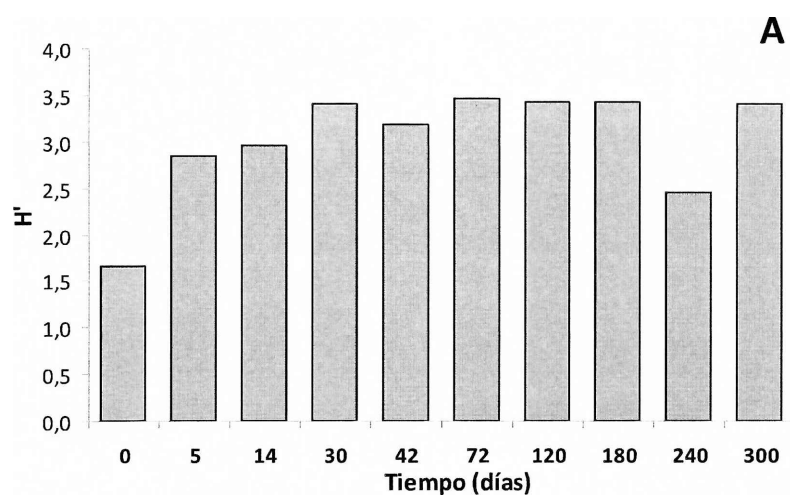




Tabla 8. Índices de dominancia de Simpson (D) en los tiempos de exposición de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*. Los mayores valores obtenidos se indican en negrita.

	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
<i>Ligustrum lucidum</i>	0,22	0,14	0,16	0,12	0,43	0,11	0,11	0,18	0,21	0,16
<i>Pouteria salicifolia</i>	0,39	0,13	0,28	0,18	0,17	0,13	0,12	0,10	0,37	0,11

Si comparamos los índices H' y E entre ambas hojas a los mismos días de exposición (0, 5, 14, 30, 42 y 72 días) observamos que ambos fueron mayores para *L. lucidum* excepto a los 14 y 42 días en el caso de H' y 5 y 42 días en el caso de E, donde los valores fueron mayores para *P. salicifolia* (Fig. 12).

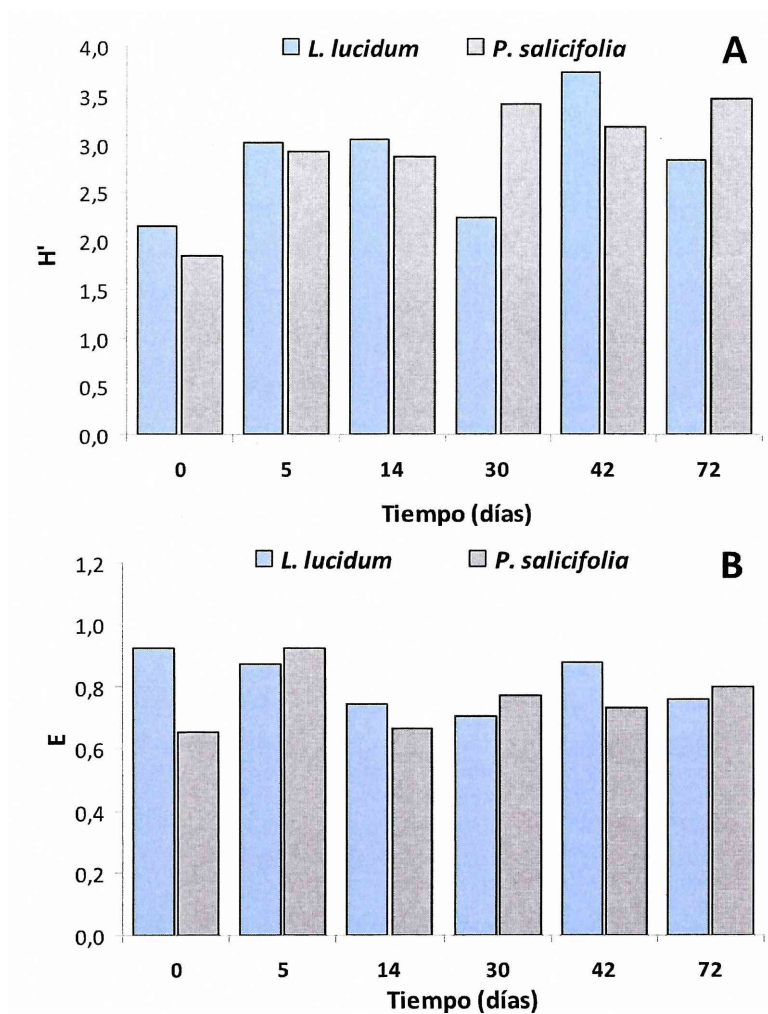


Fig. 12. A. Índices de diversidad de Shannon (H'). B. Equitabilidad (E) en las hojas de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia* a los mismos días de exposición.



De acuerdo con el análisis de agrupamiento (Fig. 13) basado en la abundancia de los taxa a los distintos tiempos de exposición, para ambas especies vegetales las hojas en el T0 (1) se diferenciaron claramente de los restantes tiempos de exposición (2). En el grupo 2 se distinguieron a su vez dos agrupamientos: (A) formado por los estadíos tempranos e intermedios del proceso de descomposición; y (B) formado por los últimos estadíos. La única excepción se presentó para T8, el cual se relacionó más con los estadíos iniciales e intermedios en el caso de *P. salicifolia*.

Dactylaria sp.# 1, *Tetracladium setigerum*, *Fusarium oxysporum*, *Pythium* sp. y *Phytophthora* sp., fueron colonizadores de estadíos tempranos a intermedios (especies pioneras), mientras que *Dictyuchus* sp., Imperfecto sp.# 1 y *Pythomyces chartarum* fueron colonizadores de los estadíos avanzados del proceso de descomposición (especies tardías) de *L. lucidum* (Fig. 14). *T. setigerum*, *Fusarium* sp.# 1, *Beverwykella pulmonaria* y *Phytophthora* sp., fueron colonizadores de estadíos tempranos a intermedios (especies pioneras), mientras que Imperfecto sp.# 1 y *Chaetomiun globosum* fueron colonizadores de los estadíos avanzados del proceso de descomposición (especies tardías) de *P. salicifolia* (Fig. 15).

Como resultado del análisis de TWINSPAN se observaron cuatro niveles de división para *L. lucidum* (Fig. 16): (i) Nivel 1: *Nowakowskiella* sp.# 1 separó a las hojas recién caídas (T0) de los restantes tiempos (T1 a T9); (ii) Nivel 2: *Fusarium* sp.# 1 separó a los tiempos tempranos e intermedios (T1-T5 y T7) de los estadíos avanzados del proceso (T6, T8 y T9); (iii) Nivel 3: *Dictyuchus* sp. separó a los estadíos intermedios (T3 y T4) de los estadíos tempranos e intermedios avanzados (T1, T2, T5 y T7); y (iv) Nivel 4: *Dactylaria* sp. separó a los primeros estadíos (T1 y T2) de los estadíos intermedios-avanzados (T5 y T7).

Para *P. salicifolia* (Fig. 17) se observaron dos niveles de división: (i) Nivel 1: *Nowakowskiella* sp.# 1, *Dimorphospora foliicola* e Imperfecto sp.# 1 separaron los estadíos iniciales (T0-T2 y T8) de los estadíos intermedios y avanzados del proceso (T4-T7 y T9) y (ii) Nivel 2: *Beverwykella pulmonaria* separó a los estadíos intermedios (T3-T5) de los avanzados (T6, T7 y T9).

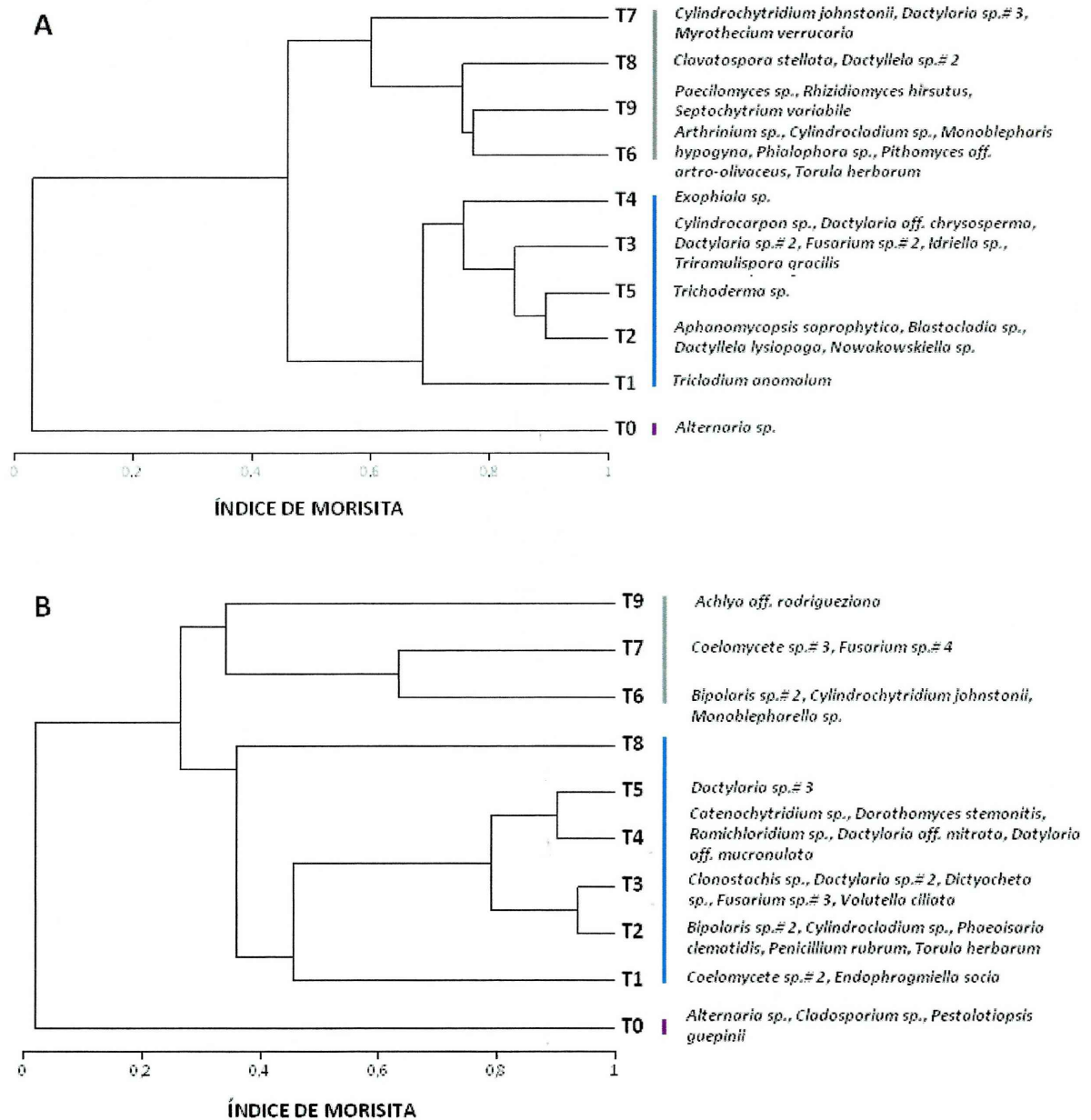


Fig. 13. Análisis de agrupamiento para los tiempos de exposición considerados. A. *Ligustrum lucidum*. B. *Pouteria salicifolia*. En el margen derecho se detallan los taxa exclusivos de cada tiempo de exposición.

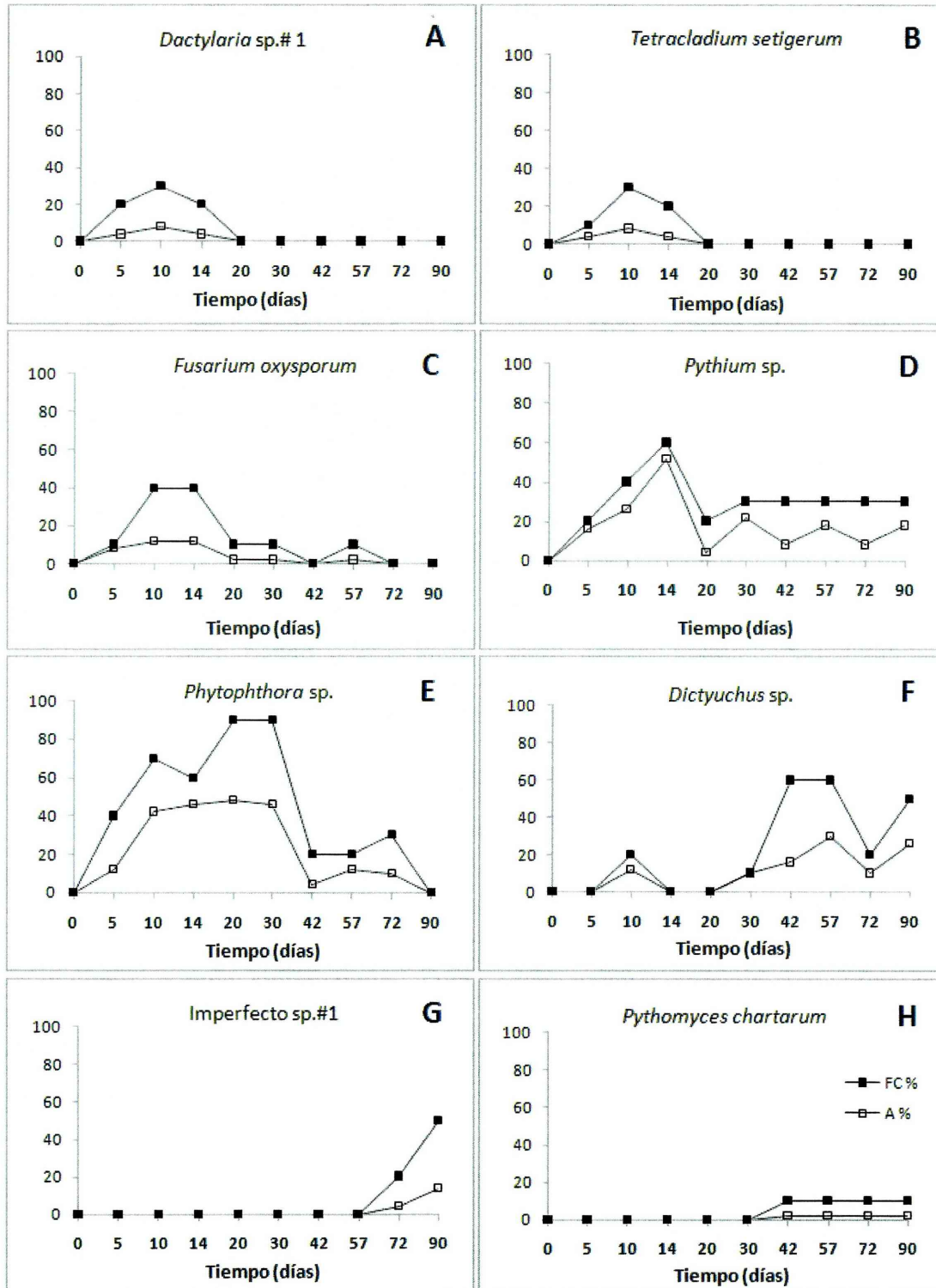


Fig. 14. Frecuencia (FC) y abundancia (A) porcentual de A-D. Colonizadores de los estadios iniciales (pioneros), E. Colonizador de los estadios intermedios, F-H. Colonizadores de los estadios finales (tardíos), en *Ligustrum lucidum*.

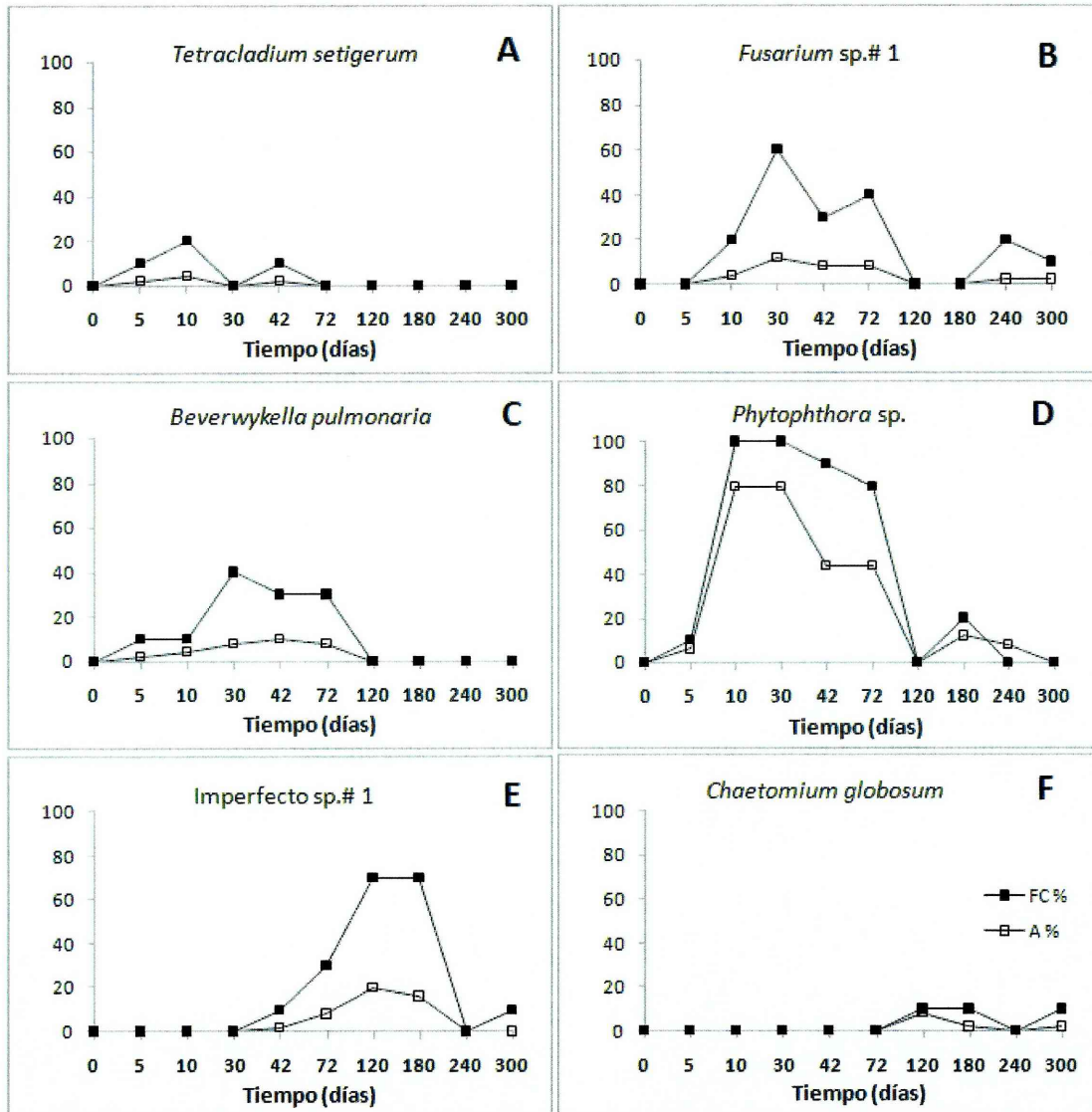


Fig. 15. Frecuencia (FC) y abundancia (A) porcentual de A. Colonizador de los estadios iniciales (pionero), B-D. Colonizadores de los estadios intermedios, E-F. Colonizadores de los estadios finales (tardíos), en *Pouteria salicifolia*.

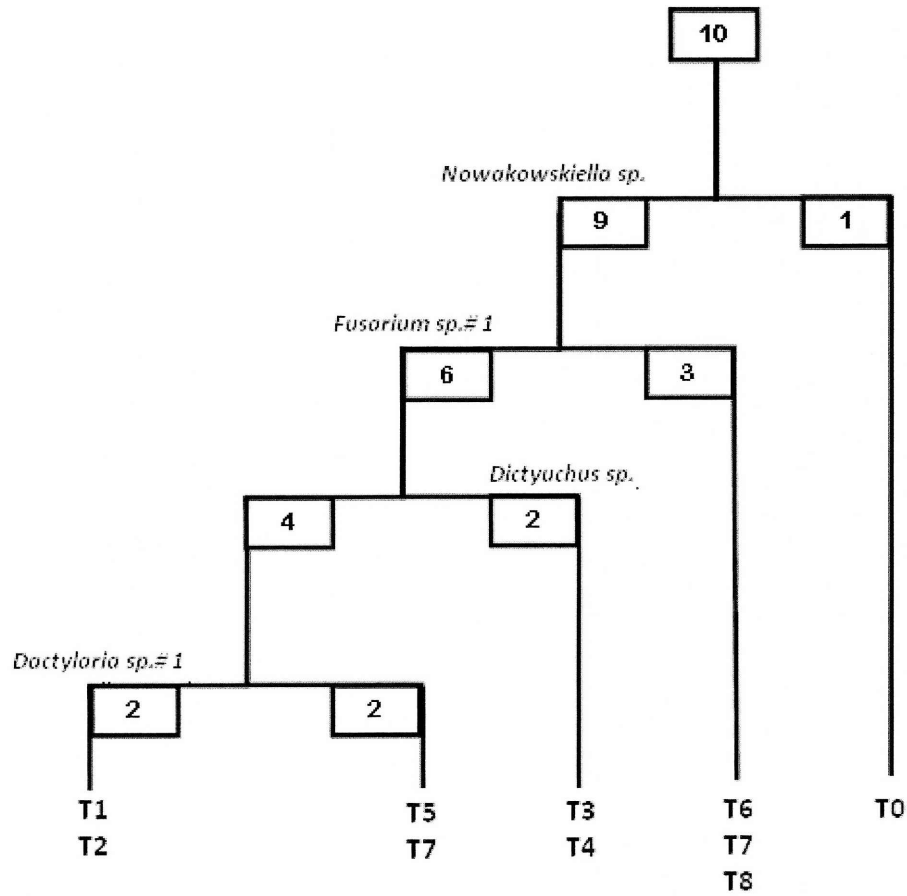


Fig. 16. Dendrograma cualitativo de TWINSpan para *L. lucidum*. Los números en los recuadros representan el total de muestras en cada nivel de división. T1-T8: tiempos de exposición de las hojas, agrupados según las divisiones del programa TWINSpan.

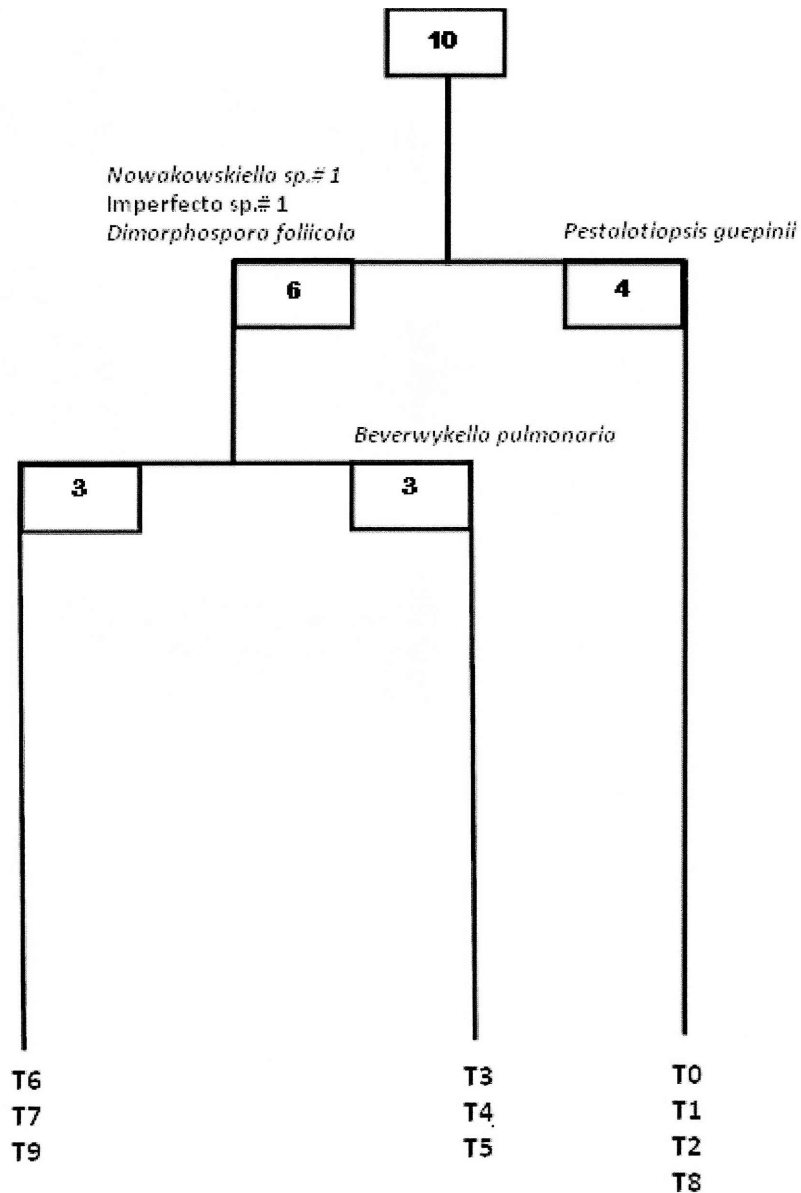


Fig. 17. Dendrograma cualitativo de TWINSpan para *P. salicifolia*. Los números en los recuadros representan el total de muestras en cada nivel de división. T1-T9: tiempos de exposición de las hojas, agrupados según las divisiones del programa TWINSpan.



DISCUSIÓN

Análisis de las tasas de descomposición y de la composición química de las hojas

Los procesos que rigen la cantidad de hojarasca presente en un determinado momento y lugar son el ingreso, la retención y la descomposición. El ingreso de hojarasca depende de la densidad, composición y productividad de la vegetación ribereña (Benfield, 1997) y del flujo lateral que distribuye el material en el arroyo desde el suelo del bosque (Webster *et al.*, 1995). En el arroyo Las Cañas, el mayor ingreso de hojarasca se produce en la primavera (Dascanio *et al.*, 1994). Al igual que lo descrito por Petersen & Cummins (1974), en el caso de las especies analizadas, luego que las hojas ingresaron al sistema acuático se produjo un rápido descenso de peso entre los 5-14, probablemente como consecuencia de la pérdida de materiales solubles (en este caso de P) y lábiles por solubilización y metabolismo microbiano (etapa de lixiviación). Posteriormente, la pérdida de peso fue más lenta debido a que el material remanente es resistente a la descomposición (etapa de colonización microbiana). El aumento en la concentración de nitrógeno a partir de los 5 días de exposición en ambas especies vegetales, sugirió que la colonización microbiana se produjo más tempranamente que lo descrito por Petersen & Cummins (1974). De acuerdo con estos autores, las hojas de *L. lucidum* pueden ser consideradas de descomposición rápida ($k > 0,010 \text{ día}^{-1}$), mientras que las de *P. salicifolia* de descomposición lenta ($k < 0,005 \text{ día}^{-1}$). Estas diferencias en las tasas de descomposición pudieron deberse a características químicas y estructurales (Webster & Benfield, 1986) tales como: (a) la abundancia de nutrientes esenciales en los tejidos foliares; (b) la presencia de inhibidores químicos; y (c) el contenido de fibras. El contenido de nutrientes en las hojas durante la descomposición provee información importante sobre la función de los microorganismos y especialmente sobre la actividad fúngica (Robinson & Gessner, 2000). Las concentraciones de N, lignina y compuestos secundarios de defensa (entre ellos taninos) y la rugosidad de la cutícula, afectan la actividad microbiana y por consiguiente, las tasas de descomposición (Webster & Benfield, 1986). Entre estos, el N es el que ejerce mayor influencia sobre la tasa de descomposición. La concentración inicial de N de la hojarasca se correlaciona positivamente con la tasa de descomposición, ya que las



hojas con alta concentración inicial de N se descomponen más rápidamente que aquéllas con baja concentración (Kaushik & Hynes, 1971). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre la concentración de N inicial en ambas especies vegetales.

Al igual que lo observado por Kaushik & Hynes (1968; 1971), las concentraciones de nitrógeno aumentaron con la pérdida de peso en las especies vegetales analizadas. *L. lucidum* mostró una relación C/N > 30, lo que de acuerdo con Stevenson (1986), produce una reducción de las reservas de N mineral a causa de la inmovilización neta por microorganismos; por otro lado, la relación C/N para *P. salicifolia* fue < 30. Varios estudios sugieren que los materiales vegetales con N > 1,7 %, lignina < 15 %, polifenoles < 3 % y una relación C/N < 20 generalmente mineralizan el N mientras que si exceden estos límites, lo inmovilizan (Oglesby & Fownes, 1992; Constantinides & Fownes, 1994; Myers *et al.*, 1994; Palm, 1995). La baja concentración de N y la alta relación C/N, favorecen el comportamiento microbiano de inmovilización (Barrera *et al.*, 2004). La capacidad de retener N puede basarse en tres posibles procesos: (a) inmovilización: como resultado de la colonización del sustrato, el N puede ser incorporado en las proteínas fúngicas y de otros microorganismos (Kaushik & Hynes, 1968; Gessner & Chauvet, 1994; Howard & Fisher, 1976; Suberkropp *et al.*, 1976; Bärlocher *et al.*, 1978; Triska & Buckley, 1978, Roset *et al.*, 1982) a medida que el C es mineralizado, lo que genera que se contrarresten y excedan las pérdidas por solubilización (Brinson *et al.*, 1981). De esta forma, al mineralizarse el N, su concentración aumenta; (b) incorporación desde el agua; (c) fijación de N molecular por parte de los organismos que se desarrollan en el biofilm de las hojas (Triska *et al.*, 1975); y (d) depósito de minerales que contienen N, en pequeñas fisuras de las hojas. Kaushik & Hynes (1971) han observado que el crecimiento fúngico es acompañado por un incremento en el contenido de N de las hojas. De esta forma, la inmovilización de nitrógeno ha sido comúnmente atribuida al aumento en las proteínas microbianas, si bien Odum *et al.* (1979) observaron que el N no proteínico constituye más del 27 % del nitrógeno total en las hojas en descomposición en los ambientes dulceacuícolas. Por otra parte, Nelson *et al.* (1990) y Wrubleski *et al.* (1997) observaron que el contenido de N decrece durante la descomposición, debido a la misma disminución del peso de la hoja y a la pérdida por solubilización. La relación de C/P inicial (Schlesinger & Hasey, 1981) y el contenido de P (Kwabiah *et al.*, 2001) han sido también considerados de



importancia. Sin embargo, en el intervalo de analizado no se observó un cambio neto en el contenido de P de las hojas durante la descomposición. Elwood *et al.* (1981) observaron que al adicionar nutrientes en los arroyos para estimular la actividad fúngica, el P aceleró la descomposición y la actividad microbiana. Algunos Hyphomycetes acuáticos producen enzimas que descomponen las formas orgánicas de P, lo cual pudo explicar el aumento en su contenido en algunas hojas durante la descomposición (Suberkropp & Jones, 1991).

Otros factores correlacionados negativamente con la tasa de descomposición son la concentración de compuestos fenólicos (Anderson, 1991) y la dureza de la hoja, ya que la cutina forma parte de la fracción lignina y es uno de los constituyentes más recalcitrantes que confiere resistencia a la degradación microbiana (Gallardo & Merino, 1993). Los inhibidores químicos pueden ser de tres tipos: (a) ceras y cutinas que proveen de una barrera física para los descomponedores; (b) taninos que forman complejos con las proteínas; y (c) compuestos químicos con efecto inhibitorio directo. Bärlocher *et al.* (1978) demostraron que la cutícula de las acículas en las coníferas, es en parte responsable de la lenta colonización fúngica y descomposición de las mismas. Las diferencias observadas en las tasas de descomposición pudieron deberse de esta forma, a que *P. salicifolia* presentó un mayor contenido inicial de lignina y de ácido tánico que *L. lucidum*, lo cual limitó la disponibilidad de carbono para los descomponedores (Gessner & Chauvet, 1994) o impidió que las hojas sean consumidas por los invertebrados (Cameron & LaPoint, 1978). Las altas concentraciones de compuestos fenólicos como la lignina, retrasan la descomposición ya que inhiben el crecimiento fúngico (Bärlocher & Oertli, 1978; Gessner & Chauvet, 1994) al formar complejos resistentes con las proteínas o al interactuar con las enzimas (Benoit *et al.*, 1968).

Suberkropp & Klug (1976) observaron que durante la descomposición, generalmente la celulosa y la hemicelulosa disminuyen y aumenta el contenido de lignina. Varios Hyphomycetes producen exoenzimas que hidrolizan polisacáridos incluyendo pectinasas (Chamier & Dixon, 1982a,b), hemicelulasas (Chamier *et al.*, 1984) y celulasas (Chamier *et al.*, 1984; Suberkropp & Klug, 1980). Sin embargo, los polisacáridos estructurales (celulosa y hemicelulosa) de las paredes celulares se asocian química y físicamente a la lignina, formando lignocelulosa, un compuesto muy resistente que provoca que la celulosa y la



hemicelulosa sean menos accesibles a las enzimas (Kirk *et al.*, 1977; Sarkanen & Ludwig, 1971). La degradación de estos polímeros estructurales es relativamente lenta, en relación con la degradación de compuestos solubles. En general, la hemicelulosa y la celulosa disminuyen en proporción a la pérdida de peso. Esto indica que ambos constituyentes se degradan gradualmente a lo largo de la descomposición, mientras que la lignina aumenta (Triska *et al.*, 1975; Suberkropp *et al.*, 1976; Goldshalk & Wetzel, 1978; Polunin, 1982; Rosset *et al.*, 1982). El incremento en el contenido de lignina probablemente refleja la formación de artefactos de lignina (Suberkropp *et al.*, 1976). Suberkropp *et al.* (1976) propusieron que los compuestos de N se combinan con los fenoles de la hoja para formar complejos que se extraen junto con la lignina; Rosset *et al.* (1982) sugirieron que ciertos taninos pueden acetilar polisacáridos formando complejos resistentes que son detectados como lignina, mientras que Gessner (1991), propuso que como resultado de la síntesis de complejos enzimáticos involucrados en la descomposición que se combinan con los fenoles, se generan artefactos de lignina. En las hojas de *Alnus glutinosa*, se ha documentado la presencia de artefactos de lignina luego de las dos semanas de inmersión (Gessner, 1991).

Análisis de las comunidades fúngicas en las hojas en descomposición

Nikolcheva & Bärlocher (2004), observaron que la actividad fúngica (aumento en la biomasa o en la esporulación) asociada a la hojarasca en los arroyos se correlaciona positivamente con las tasas de descomposición, indicando que los hongos presentan un importante papel en la dinámica de la MOPG. En las hojas en descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia*, los organismos zoospóricos y los hongos mitospóricos fueron muy abundantes y frecuentes. *Nowakowskiella elegans*, *Phytophthora* sp. y *Pythium* sp., fueron dominantes en relación con su frecuencia y abundancia en ambas especies vegetales. Por el contrario a lo observado por Das *et al.* (2008), en las hojas de las especies vegetales analizadas se desarrollaron comunidades fúngicas con una composición y riqueza de especies semejante, si bien las propiedades físicas y químicas iniciales de ambas hojas fueron distintas. Las hojas de *L. lucidum* presentaron un mayor número de aislamientos de organismos zoospóricos que de hongos mitospóricos, mientras que para las de *P. salicifolia* no se registraron diferencias.



Asimismo, los organismos zoospóricos fueron más frecuentes y abundantes en *L. lucidum* que en *P. salicifolia*. Los organismos zoospóricos pueden seleccionar los sustratos adecuados, gracias a la movilidad y quimiotaxismo que poseen sus zoosporas (Dick, 1976), por lo que el enquistamiento, fijación y germinación de las mismas se relaciona con los compuestos orgánicos presentes en las hojas (principalmente hemicelulosa, celulosa y lignina) y con las sustancias inhibitoras del crecimiento como por ejemplo, compuestos fenólicos (Carrol & Wicklow, 1992). Se ha observado que los hongos muestran distinto grado de susceptibilidad a las sustancias solubles presentes en las hojas verdes (Bärlocher & Oertli, 1978), por lo que su crecimiento parece estar directamente relacionado con la composición química de las hojas (Gessner & Chauvet, 1994). La presencia de los organismos zoospóricos ha sido correlacionada positivamente con la concentración de P y N en las hojas (Schoenlein-Crusius *et al.*, 1999). La mayor frecuencia y abundancia de los organismos zoospóricos en las hojas de *L. lucidum* puede vincularse de esta forma, con la menor concentración de lignina y de ácido tánico, mientras que no con la concentración de nutrientes en estas hojas.

Los cambios físicos y químicos que ocurren en las hojas durante el proceso de descomposición, pueden afectar la estructura de la comunidad microbiana, la tasa de descomposición y la disponibilidad de nutrientes en los niveles tróficos más altos (Das *et al.*, 2008). Estos cambios resultan en el establecimiento de diversas comunidades de hongos a lo largo del tiempo (Ingold, 1942; Pugh, 1958; Bärlocher & Kendrick, 1974). De acuerdo con Dix & Webster (1995), la estructura de la comunidad fúngica varía tanto cuantitativa como cualitativamente durante la descomposición, observándose una gran diversidad en los primeros estadios de colonización, sin una clara dominancia, seguida por un estadio de estabilidad con la aparición de especies dominantes y finalmente una disminución de la diversidad. Por el contrario de Newell (1976) y Frankland (1981), se observó que no existe una sucesión de grupos fúngicos característica, si bien se pueden reconocer ciertas tendencias a partir de los resultados obtenidos: (i) la presencia de hongos mitospóricos típicamente terrestres (*Alternaria* sp., *Cladosporium* sp. y *Pestalotiopsis guepinii*), se relacionó con los primeros estadios de la descomposición de las hojas, al encontrarse presentes hasta los 14 días de exposición; (ii) los organismos zoospóricos y los Hyphomycetes acuáticos mostraron una tendencia a encontrarse en los estadios



intermedios; y (iii) los representantes del phylum Zygomycota (*Mortierella* sp. y *Mucor* sp.), se vincularon a los primeros y últimos estadíos. Los resultados obtenidos concuerdan con los de Kaushik & Hynes (1971), Bärlocher & Kendrick (1974) y Ananda *et al.* (2008), ya que algunos hongos anamórficos terrestres (Hyphomycetes) tales como *Alternaria* y *Cladosporium* (y en este caso también *Pestalotiopsis guepinii*), fueron comunes en las hojas senescentes y recién sumergidas. El número de taxa terrestres presentes en las hojas disminuyó luego de la inmersión (Bärlocher & Kendrick, 1974; Suberkropp & Klug, 1980), persistiendo hasta los 5-14 días cuando fueron reemplazados por los Hyphomycetes acuáticos. Bärlocher & Kendrick (1974) y Chergui & Pattee (1988) observaron que los hongos terrestres son normalmente reemplazados por los Hyphomycetes acuáticos dentro de las 24 horas de inmersión de las hojas. Por otra parte, Schoenlein-Crusius & Milanez (1998a) observaron que la microbiota terrestre presente en las hojas senescentes de *Quercus robur* se mantuvo durante cuatro a seis meses luego de la inmersión, siendo *Fusarium*, *Trichoderma*, *Penicillium*, *Cladosporium* y *Mucor*, los géneros más comunes. De acuerdo con Willoughby (1974b), los Hyphomycetes acuáticos y los organismos zoospóricos son considerados colonizadores tempranos, con alto potencial enzimático para degradar celulosa y lignina. Sin embargo, ambos grupos fueron registrados con escasa abundancia a los 5 días de inmersión, mientras que a partir de los 10 días su abundancia aumentó, probablemente debido a las interacciones competitivas con la microbiota autóctona. Luego de un período de inmersión, las condiciones de las hojas se modificaron permitiendo el establecimiento de una comunidad más diversa (Schoenlein-Crusius & Milanez, 1998a). Al igual que lo registrado por Moreira (2006), *Pythium* sp. y *Phytophthora* sp. fueron observados en los estadíos iniciales a intermedios como componentes de la comunidad pionera mientras que a diferencia de este autor, *Dictyuchus* sp. fue registrado con mayor frecuencia y abundancia en los últimos estadíos de la descomposición. Entre los hongos mitospóricos *Dactylaria* sp.# 1, *Tetracladium setigerum* y *Fusarium oxysporum* fueron característicos de los estadíos tempranos, mientras que *Fusarium* sp.# 1 y *Beverwykella pulmonaria* caracterizaron los estadíos intermedios e Imperfecto sp.# 1, *Chaetomiium globosum* y *Pythomyces chartarum* los tardíos. *Alternaria* sp. y *Cladosporium* sp. volvieron a colonizar las hojas, observándose junto con *Arthrinium* sp., *Cylindrocladium* sp. *Paecilomyces* sp. y *Pithomyces chartarum* en



los estadíos avanzados, lo que concuerda con varios estudios que mencionan la presencia de hongos de origen terrestre en los estadíos finales de la descomposición (Schoenlein-Crusius & Milanez, 1989; Schoenlein-Crusius *et al.*, 1990; Schoenlein-Crusius & Milanez, 1998a; Moreira, 2002).

La mayor parte de los taxa de Peronosporomycota registrados en este estudio (*Dictyuchus* sp., *Pythium* sp. y *Phytophthora* sp.), se hallaron presentes a lo largo de todo el proceso de descomposición, con la excepción de *Achlya* aff. *rodrigueziana*, la cual fue registrada únicamente a los 300 días de exposición de las hojas de *P. salicifolia*. Sin embargo, *Achlya* ha sido considerada por Park (1972b) como un género capaz de colonizar el sustrato tempranamente. La presencia de ciertas especies de Peronosporomycota en estadíos más avanzados de la sucesión pudo deberse a la incapacidad para competir con los Hyphomycetes al inicio del proceso de descomposición, apareciendo posteriormente en el sustrato, cuando existen azúcares disponibles producto de la degradación de la celulosa y hemicelulosa (Carrol & Wicklow, 1992). Newton (1971) y Bärlocher & Kendrick (1974) observaron que los Peronosporomycota son colonizadores tempranos de la materia orgánica y que su abundancia disminuye rápidamente a lo largo del tiempo, mientras que estudios más recientes (Schoenlein-Crusius & Milanez 1998a; Moreira, 2002) demostraron que éstos colonizan el sustrato luego de los hongos terrestres y los Hyphomycetes acuáticos. Lee (1997) observó que los Chytridiomycota son colonizadores en las etapas iniciales de la descomposición de los granos de polen, escapando de la competencia o compitiendo como ruderales (Pugh, 1980).

La sustitución de especies durante la descomposición de las hojas, se produce según su habilidad saprofítica competitiva, la cual se manifiesta por el rápido crecimiento, la producción de enzimas, la tolerancia a compuestos antibióticos, la eficiencia de sus estructuras reproductivas y los mecanismos para dispersarse en el ambiente (Frankland, 1981; Schoenlein-Crusius, 1998b). El establecimiento de las especies pioneras o tempranas, caracterizadas por la rápida germinación y crecimiento, se conoce como efecto pionero de colonización. Los sustratos más fácilmente metabolizados son utilizados por los colonizadores tempranos, transformándolos en sustancias más simples y produciendo asimismo toxinas y/o alterando las condiciones físicas (Park, 1972a; Steciow, 1992). Luego



del establecimiento de las especies pioneras, la diversidad disminuye, desarrollándose sólo las especies adaptadas. Esta disminución de la diversidad puede ser explicada por la baja tolerancia a metabolitos utilizados por otras especies, tales como inhibidores del crecimiento, toxinas y antibióticos. Por otra parte, Schoenlein-Crusius & Milanez (1998a) observaron que las modificaciones en las condiciones físicas y químicas que se producen en las hojas, permiten el establecimiento de una comunidad fúngica más diversa. En el caso de *L. lucidum*, la diversidad fue baja en T0 y aumentó en los estadíos tempranos (5-15 días) en donde se mantuvo aproximadamente constante, disminuyó en estadíos tempranos-intermedios (20-30 días) y alcanzó su máximo valor a los 42 días. En estadíos más avanzados de la sucesión surgen las denominadas especies de estrés, caracterizadas por su capacidad para adaptarse a la disminución de nutrientes y por poseer complejos enzimáticos capaces de descomponer sustancias de difícil degradación, como la lignina (Frankland, 1981). Al igual que Moreira (2006) en las hojas de *Tibouchina pulchra*, *Pythium* fue registrado en todos los tiempos de exposición de ambas hojas. Entre los Chytridiomycota, *Nowakowskiella elegans* se encontró presente en ambas hojas en todos los tiempos de exposición, mientras que *Nowakowskiella* sp.# 1 fue característica de los estadíos avanzados en *P. salicifolia*. *Catenochytridium* sp., *Cladochytrium replicatum* y *Cylindrochytridium johnstonii* colonizaron las hojas a partir de los 10 días de exposición (T2), con apariciones esporádicas de baja abundancia (< 10 %). Esto concuerda con Bärlocher (*datos no publicados*) quien observó sólo ocasionalmente zoosporangios de Chytridiomycota al colocar hojas senescentes en contacto directo con medios de cultivo agarizados. Newell *et al.* (1987) y Raghukumar *et al.* (1995a) sostienen que los Chytridiomycota presentan una baja diversidad en las hojas en descomposición de *Rhizophora mucronata* Lam. y *R. mangle* L., siendo los Oomycota (*Halophytophthora* spp.) dominantes. De esta forma, las halophytophthoras tienen una activa contribución en la descomposición foliar de los manglares, siendo capaces de degradar celulosa y compuestos fenólicos (Raghukumar *et al.*, 1995b). Sin embargo, Karling (1931) y Sparrow (1960) han observado frecuentemente a *Cladochytrium replicatum* en partes sumergidas de fanerógamas como hojas de *Elodea canadensis*, *Eriocaulon septangulare*, *Myriophyllum verticillatum*, *Allium cepa* y *Typha* sp., tallos de *Panicum variegatum* L. y otros restos vegetales. Recientemente, Seená *et al.* (2008) estudiaron la



diversidad fúngica mediante librerías génicas en las hojas en descomposición de *Quercus alba* L., *Acer rubrum* L. y *Tilia cordata* Mill y registraron 15 secuencias génicas pertenecientes a *Nowakowskiella* sp., una a *Nowakowskiella hemisphaerophora* y dos a una especie no identificada del orden Chytridiales. En lo referente a los Zygomycota, *Mucor* sp. y *Mortierella* sp. fueron registrados en las hojas senescentes de ambas especies vegetales y en últimos estadios de la descomposición de *P. salicifolia*. Basándose en el análisis de intensidad de las bandas mediante DGGE, Nikolcheva & Bärlocher (2004), observaron que las comunidades fúngicas de las hojas en descomposición, se hallan dominadas por Ascomycota y Basidiomycota. Sin embargo, estos autores documentaron una alta diversidad de Chytridiomycota, los cuales fueron muy comunes en invierno. Los Oomycota sólo se encontraron presentes en verano y su contribución fue menor que la de los Basidiomycota, mientras que los Zygomycota contribuyeron al menor porcentaje de la intensidad total de las bandas. La abundancia de Mucorales (Zygomycota) usualmente se encuentra relacionada directamente con las cantidad y frecuencia de efluentes cloacales (Cooke, 1976), mientras que el número de especies de Chytridiales (Chytridiomycota) aumenta hacia el invierno (Waterhouse, 1942; Bärlocher, 1992b). En el presente estudio la riqueza de Zygomycota fue baja, reforzando la hipótesis de que son organismos transitorios (Park, 1972a) y su participación en la descomposición de sustratos celulósicos es dudosa (Cooke, 1976).

Para las hojas de *Alchornea triplinervia*, la distribución de organismos zoospóricos se correlacionó positivamente con el contenido total P, N y S (Schoenlein-Crusius *et al.*, 1999). La influencia del contenido total de nitrógeno en las hojas puede relacionarse con el hecho de que los organismos zoospóricos son considerados un grupo primitivo, capaz de utilizar fuentes inorgánicas de nitrógeno como el nitrato y el amonio (Cantino & Turian, 1959). *Nowakowskiella elegans* y *N. ramosa* pueden metabolizar nitrógeno inorgánico, colonizando de esta forma sustratos con alto contenido de nitrógeno (Goldstein, 1961). La relación existente entre los organismos zoospóricos y el contenido de fósforo de un sustrato resulta difícil de interpretar, debido a los resultados conflictivos encontrados en la literatura. Se ha documentado que la presencia de *Karlingia asterocysta* depende de la ausencia de fosfato (Murray & Lovett, 1966). Por otra parte, concentraciones de fosfato de 0,01 M promueven el



crecimiento de colonias de *Cladochytrium replicatum*, mientras que la presencia de 0,1 M de este compuesto son tóxicas para esta especie (Willoughby, 1962).



CONCLUSIONES

Las hojas de *Ligustrum lucidum* se descompusieron más rápidamente que las de *Pouteria salicifolia*. Las diferencias en las tasas de descomposición podrían relacionarse con una menor concentración de compuestos fenólicos (lignina y ácido tánico) en *L. lucidum*.

L. lucidum presentó una menor concentración inicial de P y C total, lignina, FDA y ácido tánico, mientras la concentración de N total no fue diferente entre las especies vegetales.

Las masas remanentes de P y C no mostraron un patrón definido, mientras que las de N total, FDA y lignina aumentaron y la de ácido tánico disminuyó con la pérdida de masa seca de las hojas de *L. lucidum* y *P. salicifolia*. El aumento en el contenido de N podría deberse a la inmovilización por parte de los microorganismos, la incorporación de N desde el agua, la fijación de N y/o el depósito de minerales que contienen N en pequeñas fisuras de las hojas. El incremento en el contenido de lignina probablemente reflejó la formación de complejos que se extrajeron junto con la lignina (artefactos de lignina) generados ya sea por la combinación de compuestos de N con fenoles, la acetilación de polisacáridos por parte de los taninos y/o la síntesis de complejos enzimáticos involucrados en la descomposición que se combinaron con los fenoles.

Existe una comunidad fúngica característica de las hojas en descomposición, dominada por *Nowakowskiella elegans*, *Phytophthora* sp. y *Pythium* sp., los cuales exhibieron los mayores valores de frecuencia y abundancia. Otras especies frecuentes fueron *Dictyuchus* sp., *Dimorphospora foliicola* e Imperfecto sp.# 1.

La composición de especies de *L. lucidum* fue semejante a la de *P. salicifolia*, con 40 taxa comunes a ambas especies vegetales y 42 especies exclusivas.



✿ La frecuencia de colonización, abundancia, diversidad y equitabilidad de la comunidad de *L. lucidum* fue significativamente menor que la de *P. salicifolia*. Sin embargo, los organismos zoospóricos fueron más frecuentes y abundantes en *L. lucidum*.

✿ Los organismos zoospóricos fueron ubicuos en las hojas en descomposición, mientras que los hongos mitospóricos fueron comunes y menos abundantes, si bien se hallaron representados por un mayor número de taxa (mayor riqueza específica). De esta forma, se rechaza la hipótesis planteada.

✿ Se observó un reemplazo de especies y una variación cuantitativa en la estructura de la comunidad fúngica a lo largo de la descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia*. En ambas especies vegetales, los estadios tempranos a intermedios presentaron mayor riqueza, número de aislamientos y diversidad que los estadios finales. En las hojas senescentes se observó la presencia de hongos mitospóricos típicamente terrestres, que permanecieron hasta los 5-15 días luego de la inmersión, siendo reemplazados por los Hyphomycetes acuáticos en los estadios tempranos-intermedios. Los representantes del phylum Zygomycota, se observaron vinculados a los primeros y últimos estadios, como asimismo ciertos taxa terrestres que volvieron a colonizar las hojas en los estadios avanzados. Los organismos zoospóricos, presentaron diferencias en la frecuencia y abundancia en los tiempos de exposición, mostrando una tendencia a encontrarse en los estadios tempranos-intermedios.

✿ La mayor frecuencia y abundancia de organismos zoospóricos en *L. lucidum* se relacionó con una menor concentración inicial de nutrientes (P, C y N) y un menor contenido de compuestos estructurales (FDA y lignina) y de defensa (ácido tánico) que *P. salicifolia*. Asimismo, la menor colonización de las hojas de *P. salicifolia* podría relacionarse con la formación de compuestos resistentes (al asociarse química y físicamente la lignina y el ácido tánico a la celulosa y a la hemicelulosa de las paredes celulares), haciendo que el C sea menos accesible a las enzimas fúngicas.



DISCUSIÓN GENERAL

Los organismos zoospóricos fueron comunes y abundantes en el arroyo Las Cañas, siendo los Peronosporomycota y Chytriomycota dominantes en relación a los restantes grupos. Sin embargo, pocas taxa presentaron altos valores de frecuencia y abundancia: *Dictyuchus* sp., *Pythium* sp., *Aphanomyces* sp. y *Catenophlyctis variabilis*. Entre éstos, sólo *Dictyuchus* sp., fue dominante.

Entre los factores que determinaron la distribución de las comunidades de organismos zoospóricos se encuentran la disponibilidad y los tipos de sustratos presentes, las condiciones ambientales y de microhábitat. Si bien las diferencias en los valores de riqueza, frecuencia, abundancia y diversidad no fueron significativas entre estaciones, los organismos zoospóricos exhibieron una mayor riqueza de especies y diversidad en primavera, asociadas a una mayor disponibilidad de sustratos celulósicos (Dascanio *et al.*, 1994) y en general, a una mayor concentración de nutrientes en el agua, principalmente nitrógeno (nitrito, nitrato y amonio). En otoño, se registraron los mayores valores de frecuencia y abundancia, asociados a altas concentraciones de FRS. Si bien muchas veces los patrones estacionales entre ambientes no son comparables ya que las comunidades de organismos zoospóricos se hallan sujetas a diferentes condiciones ambientales (condiciones climáticas, parámetros físicos y químicos del agua, características de microhábitat y periodicidad de sustratos, entre otros), numerosos autores han registrado resultados similares a los obtenidos en el presente estudio. Steciow (1996b; 1997c) para el área de Río Santiago, registró asimismo un predominio de organismos zoospóricos en primavera y otoño.

Estos organismos presentan una amplia actividad degradadora de numerosos tipos de sustratos (Sparrow, 1968), siendo registrados en el presente estudio a partir de sustratos celulósicos (chala de maíz, frutos diversos y hojas de *L. lucidum* y *P. salicifolia*), queratínicos (mudas de serpiente) y quitínicos (escamas de peces). Se registró un mayor número de taxa celulo-fílicos, si bien la mayor frecuencia y abundancia fue obtenida en sustratos queratínicos. La zoospora, al ser un propágulo asexual altamente móvil y bien adaptado a la dispersión en agua por cortas distancias (Sparrow, 1960), puede colonizar rápidamente un sustrato capaz de ser degradado, proporcionándoles una ventaja en los ambientes de agua



dulce frente a aquéllos hongos con esporas no móviles (por ejemplo los hongos mitospóricos, cuyas esporas colonizan un sustrato por azar). Sin embargo, las zoosporas pueden nadar sólo cortas distancias y por poco tiempo antes de enquistarse (Piotrowski *et al.*, 2004), por lo que la disponibilidad de sustratos en su ambiente inmediato resulta vital. Al ser ruderales (Dix & Webster, 1995), cuando las condiciones son favorables para su crecimiento y hay disponibilidad de sustratos, completan su ciclo asexual rápidamente. De esta forma, la periodicidad de las especies puede relacionarse con los requerimientos ambientales óptimos para la producción de zoosporas (Steciow, 1997c), entre ellos las condiciones de temperatura, la cantidad de nutrientes y las concentraciones de oxígeno disuelto (Salvin, 1941). La disponibilidad estacional de distintos tipos de sustratos es otro de los factores que determina la distribución de las especies (Johnson *et al.*, 2002). La diversidad en sustratos celulósicos y semillas fue mayor en primavera, coincidiendo con los mayores ingresos de hojarasca al arroyo (Dascanio *et al.*, 1994), mientras que en las restantes estaciones, la diversidad fue mayor en queratina o quitina, lo cual podría relacionarse con la mayor disponibilidad de otro tipo de sustratos, tales como exoesqueletos de artrópodos, escamas de peces, pelos y plumas. Mientras que las Saprolegniales (Peronosporomycota) fueron polífagas, presentando diferencias cuantitativas en la frecuencia o abundancia en ciertos sustratos, muchas especies de Chytridiomycota restringieron su crecimiento en único sustrato, mostrando cierta selectividad. Los sustratos son colonizados según la capacidad enzimática de cada especie y en virtud del quimiotaxismo positivo de las zoosporas hacia aquéllos sustratos favorables para su crecimiento (Steciow, 1996b). Algunas Saprolegniales son capaces de producir enzimas degradadoras de pectinas, celulosa, lignina, hemicelulosas y proteínas (Steciow 1992; 1993c)

En el presente estudio, se registraron algunas especies con una amplia distribución estacional (especies constantes) como *Dictyuchus* sp., *D. monosporus*, *Nowakowskiella* sp.#1, *N. elegans*, *Quitridio* sp.#1 y *Rhizophlyctis rosea*, mientras que la mayor parte fueron acompañantes a ocasionales. En los restos vegetales, predominan las estructuras de reposo o vegetativas (yemas, micelio), mientras que las zoosporas y sus quistes son los principales propágulos presentes en el agua (Steciow, 1997c). Los cambios en las condiciones físicas y químicas del medio influyen principalmente en las zoosporas, ya que la ausencia de pared



celular las vuelve más susceptibles a las condiciones externas. De esta forma, los taxa capaces de producir distintos tipos de propágulos, podrían sobrevivir en la materia orgánica cuando las condiciones son desfavorables en forma de estructuras de resistencia, lo cual podría explicar su presencia a lo largo de todo el año. Bajo condiciones estables del ambiente, predomina la forma asexual del ciclo de vida, es decir la producción de zoosporas y sus quistes (Steciow, 1996b). De los taxa constantes, sólo *Dictyuchus* sp. fue dominante, registrándose en todos los sustratos y tipos de muestras analizadas, con la mayor frecuencia y abundancia. Para la zona de Río Santiago y afluentes (Ensenada), *Dictyuchus* se encontró asimismo presente durante todo el año con la mayor frecuencia y abundancia (Steciow, 1996b). Sin embargo, algunos taxa fueron exclusivos de un tipo de muestras, por lo que los tres tipos de muestras recolectadas fueron complementarias para analizar la composición de especies.

La distribución de los organismos zoospóricos se encontró determinada por la interacción de varias variables ambientales, pero en mayor medida, por la disponibilidad de sustratos presentes en el ambiente (ya que la riqueza y diversidad presentaron diferencias significativas entre los sustratos, registrándose mayores valores en celulosa). Los patrones estacionales son el resultado de interacciones complejas en el ecosistema y por ello la relación de estos organismos con distintos factores físicos y químicos es difícil de establecer.

Los organismos zoospóricos fueron más frecuentes y abundantes en las hojas en descomposición de *L. lucidum* y *P. salicifolia* que los hongos mitospóricos, si bien éstos últimos se hallaron representados por un mayor número de especies. La mayor frecuencia y abundancia de organismos zoospóricos en *L. lucidum* se relacionó con una menor concentración inicial de nutrientes (fósforo, nitrógeno y carbono) y un menor contenido de compuestos estructurales (FDA y lignina) y de defensa (ácido tánico) que en *P. salicifolia*.

Se verificó un reemplazo de especies y variaciones en la frecuencia y abundancia de las mismas a lo largo de la descomposición (sucesión). En ambas especies vegetales, los estadíos tempranos a intermedios presentaron mayor riqueza, número de aislamientos y diversidad que los estadíos finales. Los organismos zoospóricos caracterizaron a las etapas tempranas a intermedias de la sucesión. *Nowakowskiella elegans*, *Phytophthora* sp. y *Pythium* sp. fueron dominantes, mientras que *Dictyuchus* sp. fue también frecuente en las hojas de ambas



especies vegetales. Sin embargo, *Phytophthora* sp. se observó escasamente representada a partir de otro tipo de muestras (sólo fue registrada a partir de muestras de agua), en relación con su frecuencia y abundancia sobre semillas de sésamo, probablemente debido a la ausencia de interacciones competitivas con las Saprolegniales, las cuales no se hallaron presentes en las hojas en descomposición. Dick (1976) sugirió que la especificidad por el sustrato no se relaciona directamente con su composición (ya que muchas especies pueden crecer en varios tipos de sustratos) sino a que ciertas especies de esta forma, evitan la competencia. Aunque las razones de la especificidad por un determinado sustrato no fueron establecidas, la adaptación a potenciales ambientes hostiles para otras especies (por ejemplo, las hojas que presentan altas concentraciones de compuestos fenólicos y lignina) puede ser una de ellas.



CONCLUSIONES GENERALES

Los organismos zoospóricos fueron frecuentes y abundantes en el arroyo Las Cañas, registrándose una mayor riqueza de Peronosporomycota y Chytridiomycota, mientras que los Blastocladiomycota e Hyphochytridiomycota se encontraron escasamente representados.

No se registraron diferencias estacionales en los valores de riqueza, frecuencia, abundancia y diversidad. Sin embargo, los mayores valores de riqueza y diversidad fueron observados en primavera, mientras que en otoño se obtuvieron los mayores valores de frecuencia y abundancia.

Dictyuchus sp. fue un taxón constante y dominante en la comunidad analizada ya que se encontró presente a lo largo del todo el año con la mayor frecuencia y abundancia, siendo obtenido a partir de todos los tipos de muestras y sustratos, incluso en las hojas en descomposición de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*.

La distribución de la mayoría de los taxa pertenecientes al phylum Chytridiomycota fue sustrato-dependiente, registrándose sobre un único tipo de sustrato, mientras que pocos taxa fueron polífagos, todos pertenecientes al orden Saprolegniales (Peronosporomycota).

Ciertos taxa se hallaron presentes sólo en determinados tipos de muestras, lo cual puede relacionarse con su capacidad diferencial en la producción de propágulos.

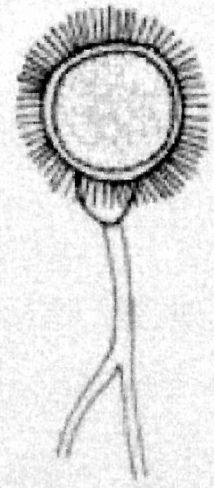
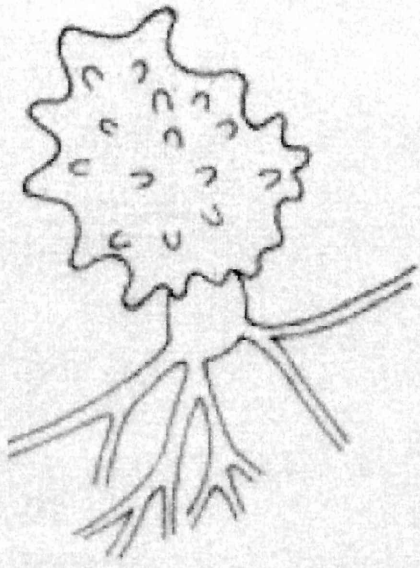
No se observó una relación directa entre la distribución de organismos zoospóricos con un determinado factor físico o químico del agua, ya que cada parámetro analizado de forma aislada no pudo demostrar las fluctuaciones estacionales observadas. Asimismo, la disponibilidad de sustratos en el ambiente estudiado parece ejercer mayor influencia en la distribución estacional de los organismos zoospóricos que los factores ambientales.



Si bien se registraron pocas especies de organismos zoospóricos, su alta frecuencia y abundancia (aún mayor que la de los hongos mitospóricos), sugiere un papel importante de estos organismos en la descomposición foliar, caracterizando las etapas tempranas-intermedias del proceso.

Nowakowskiella elegans, *Phytophthora* sp. y *Pythium* sp., fueron dominantes en las hojas de *Ligustrum lucidum* y *Pouteria salicifolia*, en relación con su frecuencia y abundancia.

Se registró una mayor frecuencia y abundancia de organismos zoospóricos en *L. lucidum* en donde la concentración inicial de nutrientes y el contenido de compuestos estructurales y de defensa fueron menores que en *P. salicifolia*.



Anexo

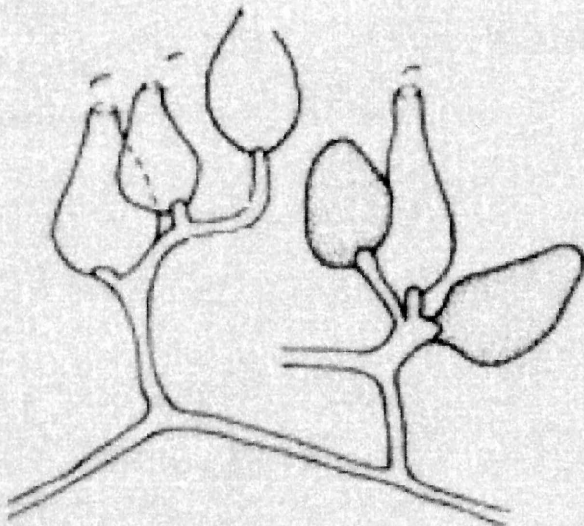
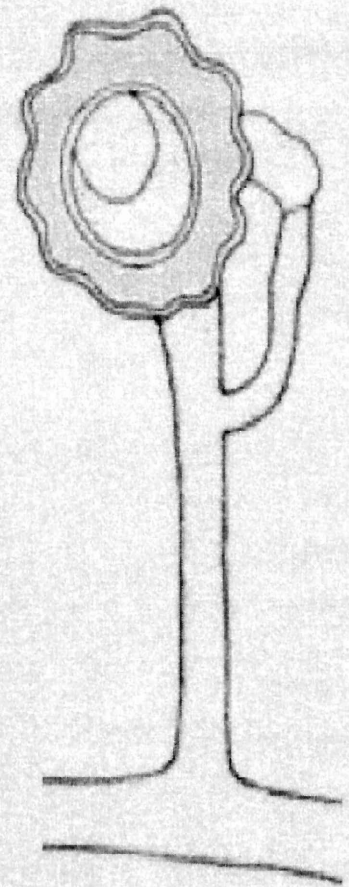
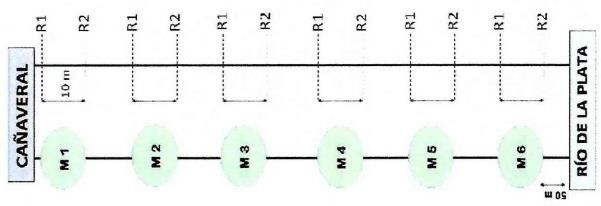


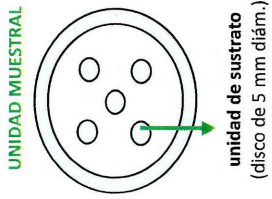
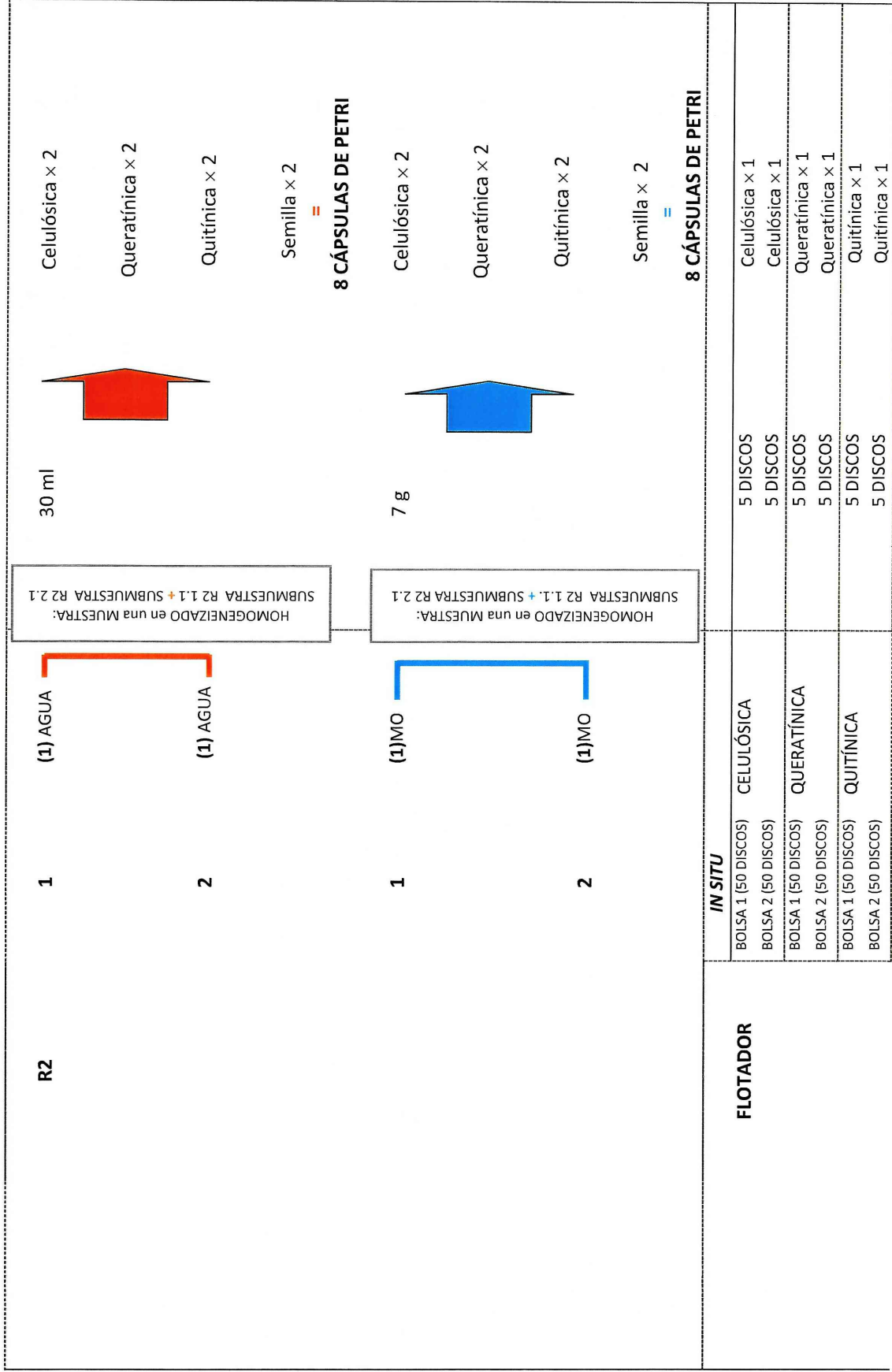


Tabla 1. Diseño experimental en campo y en laboratorio para la recolección y procesamiento de muestras.

EN EL CAMPO			EN EL LABORATORIO			
SITIO DE MUESTREO	PUNTO DE MUESTREO	SUBMUESTRAS	TIPO DE MUESTRA	RÉPLICA DE MUESTRA	RÉPLICAS POR TIPO DE SUSTRATO (réplica= cápsula de Petri = Unidad muestral)	
M1		R1				
		1	(1) AGUA	30 ml	Celulósica × 2 Queratínica × 2 Quitínica × 2 = 8 CÁPSULAS DE PETRI	
		2	(1) AGUA			
		1	(1) MO		HOMOGENEIZADO en una MUESTRA: SUBMUESTRA R1.1.1 + SUBMUESTRA R1.2.1	
		2	(1) MO	7 g		
					Celulósica × 2 Queratínica × 2 Quitínica × 2 = 8 CÁPSULAS DE PETRI	





BOLSA 1 (50 DISCOS)	SEMILLA	5 DISCOS	Semilla x 1
BOLSA 2 (50 DISCOS)		5 DISCOS	Semilla x 1
			=
			8 CÁPSULAS DE PETRI



40 cápsulas por cada M
M= 6 → 40 x 6= 240 cápsulas de Petri en
cada estación del año



BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Adl SM, Simpson AGB, Farmer MA, Andersen RA, Anderson OR, Barta JR, Bowser SS, Brugerolle G, Fensome RA, Fredericq S, James TY, Karpov S, Kugrens P, Krug J, Lane CE, Lewis LA, Lodge J, Lynn DH, Mann DG, Mccourt RM, Mendoza L, Moestrup Ø, Mozley-Standridge SE, Nerad TA, Shearer CA, Smirnov AV. 2005. The new higher level classification of Eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J Eukaryotic Microbiol* 52: 399-451.
- Ainsworth GC, Sparrow K, Sussman AS. (eds). 1973. *The fungi, an advanced treatise*. New York: Academic Press.
- Ajello L. 1948. A cytological and nutrition study of *Polychytrium aggregatum*. II. Nutrition. *Amer J Bot* 35: 135-140.
- Alabi RO. 1971. Factors affecting seasonal occurrence of Saprolegniaceae in Nigeria. *Trans Brit Mycol Soc* 56: 289-299.
- Alexopoulos CJ, Mims CW, Blackwell M. 1996. *Introductory Mycology*. 4th ed. New York: John Wiley & Sons Inc.
- Ananda K, Sridhar KR, Raviraja NS, Bärlocher F. 2008. Breakdown of fresh and dried *Rhizophora mucronata* leaves in a mangrove of Southwest India. *Wetlands Ecol Manage* 16: 1-9.
- Anderson JM. 1991. The effects of climate change on decomposition processes in grasslands and coniferous forests. *Ecol Appl* 1: 326-347.
- Andrews JH. 1992. Fungal life-history strategies. *En: The Fungal Community*. 2nd ed. Carroll CG, Wicklow DT eds. New York: Marcel Dekker, pp 119-145.
- ANKOM Technology. 2005. Method for Determining Acid Detergent Fiber. ANKOM Technology, New York. http://www.ankom.com/09_procedures/procedures1.shtml.
- APHA. 1998. *Standard Methods for the examination of Water and Wastewater*. Washington DC: American Public Health Association.
- Arcate JM, Karp MA, Nelson EB. 2006. Diversity of Peronosporomycete (Oomycete) communities associated with the rhizosphere of different plant species. *Microb Ecol* 51: 36-50.
- Arellano ML, Marano AV, Steciow MM. 2009. Diversity of zoosporic organisms from terrestrial habitats of the Reserva Natural Selva Marginal Punta Lara (Buenos Aires, Argentina). *Nova Hedwigia* 88: 145-156.
- Auge M, González N, Nagy MI. 1995. *Manejo del agua subterránea en la Plata*. Buenos Aires: Convenio UBA-International Development Research Centre, Tomo I – II.



- Baldauf SL, Roger AJ, Wenk-siefert I, Doolittle WF.** 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* 290: 972-977.
- Baldy V, Gessner MO, Chauvet E.** 1995. Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos* 74: 93-102.
- Bärlocher F, Kendrick B.** 1973. Fungi in the diet of *Grammarus pseudolimnaeus*. *Oikos* 24: 295-300.
- Bärlocher F, Kendrick B.** 1974. Dynamics of the fungal population on leaves in a stream. *J Ecol* 62: 761-791.
- Bärlocher F, Oertli JJ.** 1978. Colonization of conifer needles by aquatic hyphomycetes. *Can J Bot* 56: 57-62.
- Bärlocher F, Kendrick B, Michaelides J.** 1978. Colonization and conditioning of *Pinus resinosa* needles by aquatic hyphomycetes. *Arch Hydrobiol* 81: 462-474.
- Bärlocher F.** 1980. Leaf-eating invertebrates as competitors of aquatic hyphomycetes. *Oecologia* 47: 303-306.
- Bärlocher F, Schweizer M.** 1983. Effects of leaf size and decay rate on colonization by aquatic hyphomycetes. *Oikos* 41: 205-210.
- Bärlocher F.** 1991. Fungal colonization of fresh and dried alder leaves in the River Teign (Devon, England). *Nova Hedwigia* 52: 349-357.
- Bärlocher F.** 1992a. Community organization. *En: Bärlocher F (eds). The ecology of aquatic Hyphomycetes.* Berlin: Springer-Verlag, pp 38-76.
- Bärlocher F.** 1992b. Seasonal occurrence and movements of fungi in streams. *En: Khulbe RD (eds). Microbial activity in the Himalaya.* Himalaya: Shree Almora Book Depot, pp 3-29.
- Barr DJS.** 1981. The phylogenetic and taxonomic implications of flagellar rootlet morphology among zoosporic fungi. *BioSystems* 14: 359-370.
- Barr DJS.** 1983. The zoosporic groupings of plant pathogens. Entity or non-entity? *En: Buckzacki ST (eds). Zoosporic Plant Pathogens. A modern perspective.* London: Academic Press, pp 43-83.
- Barr DJS.** 1990. Phylum Chytridiomycota. *En: Margulis L, Corliss JO, Melkonian M, Chapman DJ (eds). Handbook of Protoctista.* Boston: Jones & Bartlett Publishers, pp 454-466.
- Barr DJS.** 1992. Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of a mycologist. *Mycologia* 84: 1-11.
- Barr DJS.** 2001. Chytridiomycota. *En: McLaughlin DJ, McLaughlin EG, Lemke PA (eds). The mycota, Vol VII. Part A. Systematics and Evolution.* New York: Springer-Verlag, pp 93-112.



- Barrera MD, Frangi JL, Ferrando JJ, Goya JF.** 2004. Descomposición del mantillo y liberación foliar neta de nutrientes de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri en el Bolsón, Río Negro. *Ecol Austral* 14: 99-112.
- Bartnicki-Garcia S.** 1970. Cell wall composition and other biochemical markers in fungal phylogeny. *En: Harborne JB (eds). Phytochemical Phylogeny. London: Academic Press, pp 81-103.*
- Beakes GW.** 1987. Oomycete phylogeny: ultrastructural perspectives. *En: Rayner ADM, Brasier CM, Moore D (eds). Evolutionary Biology of the Fungi. Cambridge: Cambridge University Press, pp 405-421.*
- Beneke ES, Rogers AL.** 1962. Aquatic Phycomycetes isolated in the states of Minas Gerais. São Paulo and Paraná, Brazil. *Rickia* 1: 181-193.
- Beneke ES, Rogers AL.** 1970. Aquatic fungi of Parque Nacional do Itatiaia in the state of Rio de Janeiro. *Rickia* 5: 51-64.
- Benfield EF.** 1997. Comparison of litterfall input to streams. *J N Am Benthol Soc* 16: 104-108.
- Benoit RE, Starkey RL, Basaraba J.** 1968. Effect of purified plant tannin on decomposition of some organic compounds and plant materials. *Soil Sci* 105: 153-158.
- Beroqui de Martínez ME.** 1969a. Dos especies nuevas del género *Achlya*. *Darwiniana* 15: 9-13.
- Beroqui de Martínez ME.** 1969b. Una nueva especie de *Achlya* (Saprolegniales, Phycomycetes). *Kurtziana* 5: 95-99.
- Beroqui de Martínez ME.** 1970. Contribución al estudio de los Phycomycetes acuáticos de la República Argentina. I. El género *Achlya* en aguas de la ciudad de Buenos Aires y alrededores. *Bol Soc Argent Bot* 13: 109-104.
- Bhargava KS.** 1945. Physiological studies on some members of the family Saprolegniaceae. II. Sulphur and phosphorous requirements. *Proc Indian Acad Sci* 21: 344-349.
- Blackburn WM, Petr T.** 1979. Forest litter decomposition and benthos in a mountain stream in Victoria, Australia. *Archiv Hydrobiol* 86: 53-498.
- Blackwell, Will H., Peter M. Letcher & Martha J. Powell.** 2004. Synopsis and systematic reconsideration of *Karlingiomyces* (Chytridiomycota). *Mycotaxon* 89: 259-276.
- Booth T.** 1971a. Distribution of certain soil inhabiting chytrid and chytridiaceous species related to some physical and chemical factors. *Can J Bot* 49: 1743-1755.
- Booth T.** 1971b. Occurrence and distribution of some zoosporic fungi from soils of Hibben and Moresby Islands, Queen Charlotte Islands. *Can J Bot* 49: 951-965.
- Booth T, Barrett P.** 1976. Taxonomic and ecological observations of zoosporic fungi in soils of a high-arctic ecosystem. *Can J Bot* 54: 533-538.



- Booth T.** 1979. Strategies for the study of fungi in marine and marine influenced ecosystems. *Rev Microbiol* 10: 123-138.
- Bosch J, Martínez-Solano I, García-París M.** 2001. Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. *Biol Conserv* 97: 331-337.
- Bosco SMG, Bagagli E, Araújo Jr JP, Candeias JMG, Franco MF, Marques MEA, Mendoza L, Camargo RP, Marques AS.** 2005. Human Pythiosis, Brazil. *Emerg Infec Dis* 11: 715-718.
- Boulton AJ, Boon PI.** 1991. A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: time to turn over an old leaf? *Aust J Mar Freshw Res* 42: 1-43.
- Boyle DG, Hyatt AD, Daszak P, Berger L, Longcore JE, Porter D, Hengstberger SG, Olsen V.** 2003. Cryo-archiving of *Batrachochytrium dendrobatidis* and other Chytridiomycetes. *DAO* 56: 59-64.
- Bracker CE.** 1967. Ultrastructure of fungi. *Ann Rev Phytopath* 5: 343-374.
- Brinson MM, Lugo AE, Brown S.** 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annu Rev Ecol Syst* 12: 123-161.
- Cabrera AL, Dawson G.** 1944. La selva marginal de Punta Lara en la ribera argentina del Río de La Plata. *Rev Museo La Plata* 5: 267-382.
- Cabrera AL.** 1960. La selva marginal de Punta Lara. *Ciencia e Investigación* 16: 439-446.
- Cabrera AL.** 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II. Fascículo 1.* Bs As: ACMÉ, pp 1-85.
- Cabrera AL, Zardini EM.** 1978. Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. Bs As: ACMÉ.
- Cameron GN, LaPoint TW.** 1978. Effects of tannins on the decomposition of Chinese tallow leaves by terrestrial and aquatic invertebrates. *Oecologia* 32: 349-366.
- Canter HM, Lund JWG.** 1969. The parasitism of planktonic desmids by Fungi. *Osterr Bot* 116: 351-77.
- Cantino EC.** 1955. Physiologie and phylogeny in the water molds, a reevaluation. *Quat Rev Biol* 30: 138-149.
- Cantino EC, Turian GF.** 1959. Physiology and development of lower fungi (Phycomycetes). *Ann Ver Microb* 13: 97-124.
- Cappannini DA, Mauriño VR.** 1966. Suelos de la zona litoral estuárica comprendida entre las ciudades de Buenos Aires al norte y La Plata al sur (Pcia de Buenos Aires). Colección suelos 2, Buenos Aires: INTA.
- Carnaval ACOQ, Toledo LF, Haddad CFB, Britto FB.** 2005. Chytrid fungus infects high-altitude stream-dwelling *Hylodes magalhaesi* (Leptodactylidae) in the Brazilian Atlântic rainforest. *Froglg* 70: 3.



- Caroll GC, Wicklow DT.** 1992. The fungal community: its organization and role in the ecosystem. 2 nd ed. New York: Marcel Dekker Inc.
- Carvalho PCT.** 1965. Microrganismos do solo associados às podridões dos toletes de cana-de-açúcar. Rev Agric 40: 83-94.
- Cavalier-Smith T.** 1981. Eukaryote kingdoms, seven or nine?. Biosystems 14: 461-481.
- Cavalier-Smith T.** 2001. What are fungi? En: McLaughlin DJ, McLaughlin EG, Lemke PA (eds). The Mycota, Vol 7A, Systematics and evolution. New York: Springer-Verlag, pp 3-37.
- Céspedes AE, Castillo J.** 1982. Algunos Oomycetes y Chytridiomycetes aislados de diez localidades en cuatro estados de la República Mexicana. Bol Soc Mexicana Micol 17: 27-210.
- Chamier A, Dixon PD.** 1982a. Pectinases in leaf degradation by aquatic Hyphomycetes: the enzymes and leaf maceration. J Gen Microb 128: 2469-2483.
- Chamier AC, Dixon PA.** 1982b. Pectinases in leaf degradation by aquatic Hyphomycetes. I. The field study. Oecologia 52: 109-115.
- Chamier AC, Dixon PA, Archer SA.** 1984. The spatial distribution of fungi on decomposing alder leaves in a freshwater stream. Oecologia 64: 92-103.
- Chen W, Schneider RW, Hoy JW.** 1992. Taxonomic and phylogenetic analyses of ten *Pythium* species using isozyme polymorphisms. Phytopathol 82: 1234-1244.
- Chen SF, Chien CY.** 1995. Some chytrids of Taiwan (I). Bot Bull Acad Sin 36: 235-241.
- Chen SF, Hsu ML, Chien CY.** 2000. Some chytrids of Taiwan (III). Bot Bull Acad Sin 40: 73-80.
- Chergui H, Pattee E.** 1988. The dynamics of hyphomycetes on decaying leaves in the network of the River Rhone (France). Arch Hydrobiol 114: 3-20.
- Chien CY.** 1974. Studies on Taiwanese aquatic fungi. *Blastocladia* and *Allomyces*. Trans Mycol Soc Japan 12: 178-185.
- Coker WC.** 1923. The Saprolegniaceae with notes on other water molds. Chapel Hill, North Carolina: University of North Carolina Press.
- Coker WC, Mathews VD.** 1937. Saprolegniales: Saprolegniaceae, Ectrogellaceae, Leptomitaceae. North American Flora, New York Botanical Garden 2: 15-76.
- Commandeur Z, Letcher PM, McGee PA.** 2005. Diversity of chytridiaceous fungi in a cropping soil. Austral Mycol 24: 1-6.
- Constantinides M, Fownes JH.** 1994. Nitrogen mineralization from leaves and litter of tropical plants: relationship to nitrogen, lignin and soluble polyphenol concentrations. Soil Biol Biochem 26: 49-55.



- Cooke WB.** 1954. Fungi in polluted water and sewage. III. Fungi in a small polluted stream. *Sewage and Industrial Wastes* 26: 790-794.
- Cooke WB, Barstch AF.** 1959. Aquatic fungi in water with high wasted loads. *Sewage and Industrial Wastes* 31: 1316-1322.
- Cooke WB.** 1976. Fungi in sewage. *En: Recent Advances in Aquatic Mycology*. Jones EBG ed. London: Elek Science, pp 389-434.
- Cook RC, Whipps JM.** 1993. *Ecophysiology of Fungi*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Couch JN.** 1926. Notes on the genus *Aphanomyces*, with a description of a new semiparasitic species. *J Elisha Mitchell Soc* 41: 213-226.
- Couch JN.** 1939. Technic for collection, isolation and culture of chytrids. *J Elisha Mitchell Soc* 55: 208-214.
- Crooks KM.** 1937. Studies on Australian aquatic phycomycetes. *Proc Roy Soc Victoria* 49: 206-233
- Cummins KW.** 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24: 631-641.
- Cummins KW, Klug MJ.** 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annu Rev Ecol Syst* 10: 147-172.
- Czczuga B, Próba D.** 1987. Mycoflora of the upper part of River Narew and its tributaries in a differentiated environment. *Nova Hedwigia* 44: 151-161.
- Czczuga B.** 1991a. The mycoflora of Lake Wigry and seven adjacent lakes. *Archiv für Hydrobiol* 120: 495-510.
- Czczuga B.** 1991b. Aquatic fungi in Lake Śniardwy and eighteen neighbouring lakes. *Internationale Revue gesamten Hydrobiol* 76: 121-135.
- Czczuga B, Godlewska A.** 1994. Aquatic fungi growing on substrates containing chitin. *Acta Mycol* 29: 189-200.
- Czczuga B, Muszyńska E.** 1994. Keratinophilic fungi in various types of water bodies. *Acta Mycol* 29: 201-209.
- Czczuga B, Muszyńska E.** 1999. Aquatic fungi growing on the eggs of various fish families. *Acta Hydrobiol* 41: 235-239.
- Czczuga B.** 2000. Zoosporic fungi growing on freshwater molluscs. *Pol J Envir Stud* 3: 151-156.
- Czczuga B, Muszyńska E.** 2001a. Zoosporic fungi growing on gymnosperm pollen in water of varied trophic state. *Pol J Envir Stud* 10: 89-94.
- Czczuga B, Muszyńska E.** 2001b. Aquatic fungi growing on the hair of wild and domestic animal species in diverse water bodies. *Pol J Envir Stud* 10: 313-323.



- Czczuga B, Kiziewicz B, Danilkiewicz Z.** 2002a. Zoosporic fungi growing on the specimens of certain fish species recently introduced to polish waters. *Ichthyol Piscat* 32: 117-125.
- Czczuga B, Kiziewicz B, Godlewska A, Orłowska M.** 2002b. Further studies on aquatic fungi in the River Narew within the Narew National Park. *Ann Acad Med Bialostocensis* 47: 58-69.
- Czczuga B, Kiziewicz B, Godlewska A.** 2003a. Zoosporic fungi growing on leeches (Hirudinea). *Pol J Envir Stud* 12: 361-369.
- Czczuga B, Kiziewicz B, Mazalska B.** 2003b. Further studies on aquatic fungi the River Biebrza within Biebrza National Park. *Pol J Envir Stud* 12: 531-543.
- Czczuga B, Muszyńska E.** 2004. Aquatic zoosporic fungi from baited spores of cryptogams. *Fungal Diversity* 16: 11-22.
- Czczuga B, Godlewska A, Kiziewicz B.** 2004a. Aquatic fungi growing on feathers of wild and domestic bird species in limnologically different water bodies. *Pol J Envir Stud* 13: 361-366.
- Czczuga B, Kiziewicz B, Gruszka P.** 2004b. *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars specimens as vectors of aquatic zoosporic fungi parasiting on fish. *Pol J Envir Stud* 13: 21-31.
- Czczuga B, Muszyńska E.** 2005. Aquatic fungi and fungus-like organisms involved in decomposition of fragments of floating-leaved plants. *Mycol Balcan* 2: 83-90.
- Czczuga B, Mazalska B, Godlewska A, Muszyńska E, Kuć K.** 2007. Fungi and fungus-like organisms (Straminipila) on fruit tree petals floating in water. *Biological Lett* 44: 41-50.
- Das M, Royer TD, Leff LG.** 2008. Fungal communities on decaying leaves in streams: a comparison of two leaf species. *Mycol Progress* 7: 267-275.
- Dascanio LM, Ricci SE.** 1988. Descripción florístico-estructural de las fisonomías dominadas por árboles en la Reserva Integral de Punta Lara (Pcia. de Buenos Aires, Argentina). *Rev Mus La Plata Bot* 14: 191-206.
- Dascanio LM, Barrera MD, Frangi JL.** 1994. Biomass structure and dry matter dynamics of subtropical alluvial and exotic *Ligustrum* forest at the Rio de La Plata, Argentina. *Vegetatio* 115: 61-76.
- Daugherty J, Evans TM, Skillom T, Watson LE, Money NP.** 1998. Evolution of the spore release mechanisms in the Saprolegniaceae (Oomycetes): evidence from a phylogenetic analysis of internal transcribed spacer sequences. *Fungal Genet Biol* 24: 354-363.
- Dayal R, Tandon RN.** 1962. Ecological studies of some aquatic Phycomycetes. *Hydrobiologia* 20: 121-127.
- Dayal R, Tandon RN.** 1963. Ecological studies of some aquatic phycomycetes. II- Fungi in relation to chemical factors of the water. *Hydrobiologia* 22: 324-330.



- Dick MW, Newby HV.** 1961. The occurrence and distribution of the Saprolegniaceae in certain soils of south-east England I. *J Ecol* 49: 403-419.
- Dick MW.** 1969. Morphology and taxonomy of the Oomycetes, with special reference to Saprolegniaceae, Leptomytaceae and Pythiaceae. I. Sexual reproduction. *New Phytol* 68: 751-775.
- Dick MW.** 1971. The ecology of Saprolegniaceae in lentic and littoral muds with a general theory of Fungi in the lake ecosystem. *J Gen Microbiol* 65: 325-337.
- Dick MW.** 1973. Saprolegniales. *En: Ainsworth GC, Sparrow FK, Sussman As (eds). The Fungi, an advanced treatise.* New York: Academic press, pp 109-114.
- Dick MW.** 1976. The ecology of aquatic Phycomycetes. *En: Gareth Jones EB (eds). Recent advances in aquatic mycology.* London: Elek Science, pp 513-542.
- Dick MW, Wong PTW, Clark G.** 1984. The identity of the Oomycete causing "Kikuyu Yellows", with a reclassification of the downy mildews. *Bot J Linn Soc* 89: 171-197.
- Dick MW.** 1988. Coevolution in the heterokont fungi (with emphasis on the downy mildews and their angiosperm host). *En: Hawksworth P (eds). Coevolution of Plants and Animals.* London: Academic Press, pp 31-62.
- Dick MW, Croft BJ, Magarey RC, de Cock A, Clark G.** 1989. A new genus of the Verrucalvaceae (Oomycetes). *Bot J Linn Soc* 99: 97-113.
- Dick MW.** 1990. Phylum Oomycota. *En: Margulis, Corliss, Melkonian, Chapman (eds). Handbook of the Protoctista.* Boston: Jones & Bartlet, pp 661-685.
- Dick MW.** 1995. Sexual reproduction in the *Peronosporomycetes* (chromistan fungi). *Can J Bot* 73: 712-724.
- Diéguez-Uribeondo J, Cereneus L, Söderhäll K.** 1994. Repeated zoospore emergence in *Saprolegnia parasitica*. *Mycol Res* 98: 810-815.
- Dix NJ, Webster J.** 1995. *Fungal ecology.* Cambridge: Chapman & Hall.
- Dogma IJ Jr.** 1974. Developmental and taxonomic studies on Rhizophlyctoid fungi, Chytridiales II. The *Karlingia (Rhizophlyctis) rosea*-complex. *Nova Hedwigia* 25: 1- 49.
- Dubey T, Stephenson SL, Edwards PJ.** 1994. Effect of pH on the distribution and occurrence of aquatic fungi in six west Virginia mountain streams. *J Environ Qual* 23: 1271-1279.
- Dunn OJ.** 1961. Multiple comparisons among means. *JASA* 56: 54-64.
- El-Hissy FT, Khallil MA, El-Nagdy MA.** 1990. Fungi associated with some aquatic plants collected from freshwater areas at Assiut (Upper Egypt). *J Islam Acad Sci* 3: 298-304.
- El-Hissy FT, Khallil ARM.** 1991. Distribution and seasonal occurrence of aquatic Phycomycetes in water and submerged mud in El-Ibrahimia canal (Upper Egypt). *J Islam Acad Sci* 4: 311-316.



- El-Hissy FT, Khallil MA, El-Nagdy MA.** 1991. Mycoflora of water pools in the vicinity of some ancient pharaonic temples in Upper Egypt. *J Islam Acad Sci* 4: 293-296.
- El-Hissy FT, Khallil MA, Abdel-Raheem AA.** 1992. Occurrence and distribution of zoosporic fungi and aquatic Hyphomycetes in Upper Egypt. *J Islam Acad Sci* 5: 173-179.
- El-Hissy FT, Khallil MA, Ali EH.** 1994. Aquatic phycomycetes from Egyptian soil. *Microbiol Res* 149: 271-282.
- El-Hissy FT, Nassar MSM, Khallil AM, Abdel-Motaal FF.** 2001. Aquatic fungi from water and submerged mud polluted with industrial effluents. *Online J Biol Sc* 1: 854-858.
- Elfades L, Steciow MM, Cano L.** 2002. Primer registro de *Olpidiopsis varians* y *O. vexans* (Lagenidiales, Oomycota) en limnobios de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Darwiniana* 40: 39-43.
- Ellis MB.** 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. Kew: Commonwealth Mycological Institute.
- Ellis MB.** 1976. More Dematiaceous Hyphomycetes. Kew: Commonwealth Mycological Institute.
- Elwood JW, Newbold JD, Trimble AF, Stark RW.** 1981. The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: effects of P enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology* 62: 146-158.
- Emerson R.** 1941. An experimental study of the life cycles and taxonomy of *Allomyces*. *Lloydia* 4: 77-144.
- Emerson R, Cantino EC.** 1948. The isolation, growth and metabolism of *Blastocladia* in pure culture. *Am J Bot* 35: 157-171.
- Emerson R, Natvig DO.** 1981. Adaptation of fungi to stagnat waters. *En: Wicklow DT, Caroll GC (eds). The fungal community: its organization and role in the ecosystem.* New York: Marcel Dekker Inc, pp 355-382.
- Fischer A.** 1892. Archimycetes (Chytridinae). *En: Rabenhorst L (eds). Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Phycomycetes.* Leipzig, pp 3-160.
- Fisher SG, Likens GE.** 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol Mon* 43: 421-439.
- Forbes ET.** 1935. Water moulds of the Manchester district. *Mem Proc Manchester Lit Phil Soc* 79: 1-11.
- Frankland J.** 1981. Mechanisms in fungal successions. *En: The fungal community: its organisms and the role in the ecosystems.* Wicklow DT, Carroll CG (eds). New York: Marcel Dekker, pp 403-423.
- Frezzi MJ.** 1947. Contribución al estudio del damping-off o enfermedad de los almácigos en la República Argentina. *Min Arg de la Nación (Rep Arg), Dirección general de Laboratorios e Investigaciones Instituto de Sanidad Vegetal, Año III, serie A, N 3.*



- Frezzi MJ.** 1956. Especies de *Pythium* fitopatógenas identificadas para la República Argentina. Rev Invest Agríc 10: 113-241.
- Fuller MS.** 1990. Phylum Hyphochytriomycota. En: Margulis L, McKhann HI, Olendzenski L (eds). Handbook of Protoctista. Boston: Jones & Bartlett Publishers, pp 380-387.
- Fuller MS, Jaworski A.** 1987. Zoosporic Fungi in teaching and research. Athens, Georgia: Southeastern Publishing.
- Furtado JS.** 1965. A new aquatic fungus, *Achlya benekei* sp. nov. Rickia 2: 121-127.
- Gallardo A, Merino J.** 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. Ecology 74: 152-161.
- Gessner MO.** 1991. Differences in processing dynamics of fresh and dried leaf litter in a stream ecosystem. Freshwater Biol 26: 387-398.
- Gessner MO, Chauvet E.** 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. Ecology 75: 1807-1817.
- Gessner MO, Suberkropp K, Chauvet E.** 1997. Decomposition of plant litter by fungi in marine and freshwater ecosystem. En: Wicklow DT, Söderström B (eds). The Mycota, Vol IV, Environmental and Microbial Relationships. Berlin: Springer-Verlag, pp 303-322.
- Gessner MO, Chauvet E, Dobson M.** 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. Oikos 85: 377-384.
- Gessner MO, Bärlocher F, Chauvet E.** 2003. Qualitative and quantitative analyses of aquatic Hyphomycetes in streams. En: Tsui CKM, Hyde KD (eds). Freshwater Mycology, Fungal Diversity Research Series, Vol 10, pp 127-157.
- Gilman GC.** 1963. Manual de los hongos de suelo. México: Ed Continental.
- Gleason FH.** 1968. Nutritional comparisons in the Leptomitales. Am J Bot 55: 1003-1010.
- Gleason FH, Rudolph CR, Price JS.** 1970. Growth of certain aquatic Oomycetes on amino acids I. *Saprolegnia, Achlya, Leptolegnia, and Dictyuchus*. Physiol Plantarum 23: 513-516.
- Gleason FH.** 1976. The physiology of the lower freshwater fungi. Chapter 21. En: Gareth Jones EB (eds). Recent Advances in Aquatic Mycology. London: Paul Elek Books Ltd, pp 543-572.
- Gleason FH, Letcher PM, McGee PA.** 2004. Some Chytridiomycota in soil recover from drying and high temperatures. Mycol Res 108: 583-589.
- Gleason FH, Letcher PM, Commandeur Z, Jeong CE, McGee PA.** 2005. The growth response of some Chytridiomycota to temperatures commonly observed in the soil. Mycol Res 109: 717-722.
- Gleason FH, Letcher PM, McGee PA.** 2007. Some aerobic Blastocladiomycota and Chytridiomycota can survive but cannot grow under anaerobic conditions. Austral Mycol 26: 57-64.



- Gleason FH, Kagami M, Lefevre E, Sime-Ngando T.** 2008a. The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics. *Fungal Biol Rev* 22: 17-25.
- Gleason FH, Letcher PM, McGee PA.** 2008b. Freeze tolerance of soil chytrids from temperate climates in Australia. *Mycol Res* 112: 976-82.
- Gleason FH, Daynes CN, McGee PA.** 2009. Some chytrids can survive and grow within a wide range of pH values. *Fungal Ecol* (*en prensa*).
- Glockling SL.** 1998. Isolation of a new species of rotifer-attacking *Olpidium*. *Mycol Res* 102: 206-208
- Godshalk GL, Wetzel RG.** 1978. Decomposition of aquatic angiosperms. II. Particulate components. *Aquat Bot* 5: 301-327.
- Goldstein S.** 1961. Physiology of aquatic fungi I. Nutrition of two monocentric chytrids. *J Bacteriol* 80: 701-707.
- Gomes AL, Pires-Zottarelli CLA, Rocha M, Milanez AI.** 2003. Saprolegniaceae de áreas de cerrado do estado de São Paulo, SP. *Hoehnea* 30: 95-110.
- Gomes AL.** 2006. Diversidade de Oomycota da Reserva Biológica de Paranapiacaba, Santo André, SP. Tesis de Maestría, Instituto de Botânica de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Gomes AL, Pires-Zottarelli CLA.** 2006. Diversidade de Oomycota da Reserva Biológica de Paranapiacaba, Santo André, SP: primeiras citações para o Brasil. *Rev Bras Bot* 29: 569-577.
- Golubeva OG, Stephenson SL.** 2003. Zoosporic fungi from subantarctic Campbell Island. *New Zealand J Bot* 41: 319-324.
- González BA.** 2007. Persistencia de *Phytophthora cactorum* en condiciones naturales en la zona norte de la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Gordon ND, McMahon TA, Finlayson BL.** 1992. Stream hydrology. An introduction for ecologists. Chichester: John Wiley & Sons.
- Greslebin AG, Hansen EM, Sutton W.** 2007. *Phytophthora austrocedrae* sp. nov., a new species associated with *Austrocedrus chilensis* mortality in Patagonia (Argentina). *Mycol Res* 111: 308-316.
- Gulis V, Suberkropp K, Rosemond AD.** 2008. Comparison of fungal activities on wood and leaf litter in unaltered and nutrient-enriched headwater streams. *Appl Environm Microbiol* 74: 1094-1101.
- Gulis V, Kuehn KA, Suberkropp K.** 2009. Fungi. *En: Likens GE* (ed). *Encyclopedia of Inland Waters*. Oxford: Elsevier Ltd, Vol 3, pp 233-243.
- Gupta AK, Mehrotra RS.** 1989. Seasonal periodicity of aquatic fungi in tanks at Kurukshetra, India. *Hydrobiologia* 173: 219-229.



- Haapala A, Muotka T, Markkola A.** 2001. Breakdown and macroinvertebrate and fungal colonization of alder, birch, and willow leaves in a boreal forest stream. *J N Am Benthol Soc* 20: 395-407.
- Harvey JV.** 1952. Relationship of aquatic fungi to water pollution. *Sewage and Industrial Wastes* 24: 1159-1154.
- Haskins RH, Weston WH.** 1950. Studies in the lower Chytridiales. I. Factors affecting pigmentation, growth and metabolism of a strain of *Karlingia (Rhizophlyctis) rosea*. *Amer J Bot* 37: 739-750.
- Hassan MW, Catapane EJ.** 2000. Physiology of two monocentric chytrids: comparative nutritional studies of *Entophlyctis* sp. and *Entophlyctis aureus* (Chytridiales). *Can J Bot* 78: 105-109.
- Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S.** 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 191-218.
- Hausner G, Belkhiri A, Klassen RG.** 2000. Phylogenetic analysis of the small subunit ribosomal RNA gene of the hyphochytrid *Rhizidiomyces apophysatus*. *Can J Bot* 78: 124-128.
- Hawksworth DL, Kirk PM, Sutton BC, Pegler DN.** 1995. *Dictionary of the Fungi*. 8th ed. Wallingford: International Mycological Institute.
- Häyrén E.** 1928. *Saprolegnia asterophora* de Bary. *Mem Soc pro Fauna et Flora Fennica* 4: 50.
- Hennings P.** 1896. Myxomycetes, Phycomycete, Ustilagineae and Uredineae. *Nova Hedwigia* 35:210-211.
- Herrera RA, Steciow MM, Natale GS.** 2005. Chytrid fungus parasitizing the wild amphibian *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae) in Argentina. *DAO* 64: 247-252.
- Hibbett DS, Binder M, Bischoff J, Blackwell M, Cannon PF, Eriksson OE, Huhndorf S, James T, Kirk PM, Lücking R, Lumbsch Thorsten H, Lutzoni F, Matheny PB, MaLaughlin DJ, Powell MJ, Redhead S, Schoch CL, Spatafora JW, Stalpers JA, Vilgalys R, Aime MC, Aprot A, Bauer R, Begerow D, Benny GL, Castlebury LA, Crous PW, Dai Y, Gams W, Geiser DM, Griffith GW, Gueidan C, Hawksworth DL, Hetsmark G, Hosaka K, Humber RA, Hyde KD, Ironside JE, Kõljalg U, Kurtzman CP, Larsson K, Lichtwardt R, Longcore J, Miądlikowska, Miller A, Moncalvo J, Mozley-Standridge S, Oberwinkler F, Parmasto E, Reeb V, Rogers JD, Roux C, Ryvarden L, Sampaio JP, Schüßler A, Sugiyama J, Thorn RG, Tibell L, Untereiner WA, Walker C, Wang Z, Weir A, Weiss M, White MM, Winka K, Yao Y, Zhang N.** 2007. A higher-level phylogenetic classification of the fungi. *Mycol Res*: 509-547.
- Hill MO.** 1979. TWINSpan. A fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ithaca: Cornell University.
- Hoch HC, Mitchell JE.** 1972. The ultrastructure of the zoospores of *Aphanomyces euteiches* and their encystment and subsequent germination. *Protoplasma* 75: 113-178.



- Howarth RW, Fisher SG.** 1976. Carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics during leaf decay in nutrient enriched stream microecosystems. *Freshwater Biol* 6: 221-28.
- Hughes GC.** 1962. Seasonal periodicity of the Saprolegniaceae in the south-eastern United States. *Trans Brit Mycol Soc* 45: 519-531.
- Humphrey JE.** 1893. The Saprolegniaceae of the United States, with special notes on other species. *Trans Am Phil Soc* 17: 63-148.
- Ibelings BW, De Bruin A, van Donk E.** 2003. Parasitic fungi of freshwater phytoplankton. *En: Tsui CKM, Hyde KD (eds). Freshwater Mycology: Fungal Diversity Research Series*, pp 11-50.
- Ibelings BW, de Bruin A, Kagami M, Rijkeboer M, Brehm M, van Donk E.** 2004. Host parasite interactions between freshwater phytoplankton and chytrid fungi (Chytridiomycota). *J Phycol* 40: 437-453.
- Indoh H.** 1940. Studies on Japanese aquatic fungi II. Blastocladiaceae. *Sci Rep Tokyo Bunrika Daigaku sec B* 76: 237-284.
- Ingold CT.** 1942. Aquatic hyphomycetes of decaying alder leaves. *Trans Br Mycol Soc* 25: 339-417.
- Ismail SA, Rattan SS, Muhsin TM.** 1979. Aquatic fungi of Iraq: Species of *Saprolegnia*. *Hydrobiologia* 65: 83-93.
- James TY, Porter D, Leander CA, Vilgalys R, Longcore JE.** 2000. Molecular phylogenetics of the Chytridiomycota supports the utility of ultrastructural data in chytrid systematics. *Can J Bot* 78: 336-350.
- James TY, Kauff F, Schoch CL, Matheny PB, Hofstetter V, C J. Cox, Celio G, Gueidan C, Fraker E, Miadlikowska J, Lumbsch HT, Rauhut A, Reeb V, Arnold AE, Amtoft A, Stajich JE, Hosaka K, Sung G, Johnson D, O'Rourke B, Crockett M, Binder M, Curtis JM, Slot JC, Wang Z, Wilson AW, Schußler A, Longcore JE, O'Donnell K, Mozley-Standridge S, Porter D, Letcher PM, Powell MJ, Taylor JW, White MM, Griffith GW, Davies DR, Humber RA, Morton JB, Sugiyama J, Rossman AY, Rogers JD, Pfister DH, Hewitt D, Hansen K, Hambleton S, Shoemaker RA, Kohlmeyer J, Volkmann-Kohlmeyer B, Spotts RA, Serdani M, Crous PW, Hughes KW, Matsuura K, Langer E, Langer G, Untereiner WA, Lucking R, Budel B, Geiser DM, Aptroot A, Diederich P, Schmitt I, Schultz M, Yahr R, Hibbett DS, Lutzoni F, McLaughlin DJ, Spatafora JW, Vilgalys R.** 2006. Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. *Nature* 443: 818-822.
- James TY, Letcher PM, Longcore JE, Mozley-Standridge SE, Powell MJ, Griffith GW, Vilgalys R.** 2007. A molecular phylogeny of the flagellated fungi (Chytridiomycota) and the description of a new phylum (Blastocladiomycota). *Mycologia* 98: 860-871.
- Joffily IM.** 1947. Alguns ficomicetos aquáticos e terrícolas do Brasil. *Bol Soc Brasil Agron* 10: 95-113.



- Johanson AE.** 1944. An endo-perculta chytridiaceous fungus: *Karlingia rosea*. Am J Bot 31: 397-404.
- Johnson JWH.** 1911. Fungi found in polluted West Riding streams and other places. Naturalist 659: 404-405.
- Johnson CM, Ulrich A.** 1959. Analytical methods for use in plant analysis. Certif Agric Exp St Bulletin 26-27: 766.
- Johnson TW Jr.** 1973. Aquatic fungi of Iceland: some polycentric species. Mycologia 65: 1337-1355.
- Johnson TW Jr, Rogers AL, Beneke ES.** 1975. Aquatic fungi of Iceland: comparative morphology of *Achlya radiosa*, *A. pseudoradiosa* and *A. stellata*. Mycologia 67: 108-199.
- Johnson Jr TW, Seymour RL, Padgett DE.** 2002. Biology and systematics of Saprolegniaceae. www.uncw.edu/people/padgett/book.
- Johnson ML, Berger L, Philips L, Speare R.** 2003. Fungicidal effects of chemical disinfectants, UV light, desiccation and heat on the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis*. DAO 57: 255-260.
- Kagami M, von Elert E, Ibelings BW, de Bruin A, van Donk E.** 2007a. The parasitic chytrid, *Zygorhizidium*, facilitates the growth of the cladoceran zooplankton, *Daphnia*, in cultures of the inedible alga, *Asterionella*. Proc Royal Soc B 274: 1561-1566.
- Kagami M, de Bruin A, Ibelings BW, van Donk E.** 2007b. Parasitic chytrids: their effects on phytoplankton communities and food-web dynamics. Hydrobiologia 578: 113-129.
- Kanouse BB.** 1927. A monographic study of special groups of the water molds. I. Blastocladiaceae. Amer J Bot 14: 287-306.
- Karling JS.** 1931. Studies in the Chytridiales VI. The occurrence and life history of a new species of *Cladochytrium* in cells of *Euriocaulon septangulare*. Am J Bot 18: 526-557.
- Karling JS.** 1935. A further study of *Cladochytrium replicatum* with special reference to its distribution, host range, and culture on artificial media. Am J Bot 22: 439-452.
- Karling JS.** 1941a. *Cylindrochytridium johnstonii* gen. nov. et sp. nov., and *Nowakowskiella profusum* sp. nov. Bull Torrey Bot Club 68: 381-337.
- Karling JS.** 1941b. Texas chytrids. Torreyia. 41: 105-108.
- Karling JS.** 1942. A new chytrid with giant zoospores: *Septochytrium macrosporum* sp. nov. Am J Bot 29: 616-622.
- Karling JS.** 1944a. Brazilian chytrids I. Species of *Nowakowskiella*. Bull Torrey Bot Club 71: 374-389.
- Karling JS.** 1944b. Brazilian chytrids II. New species of *Rhizidium*. Am J Bot 31: 254-261.
- Karling JS.** 1944c. Brazilian anisochytrids. Am J Bot 31: 391-397.
- Karling JS.** 1944d. Brazilian chytrids III. *Nephrochytrium amazonensis*. Mycologia 3: 350-367.
- Karling JS.** 1944e. Brazilian chytrids IV. Species of *Rozella*. Mycologia 36: 638-647.



- Karling JS.** 1945a. Brazilian chytrids. VI. *Rophalophlyctis* and *Chytriomycetes*, two new operculate genera. *Am J Bot* 32: 362-369.
- Karling JS.** 1945b. *Rhizidiomyces hirsutus* sp. nov., a hairy anisochytrids from Brazil. *Bull Torrey Bot Club* 72: 47-51.
- Karling JS.** 1945c. Brazilian chytrids. VII. Observations relative to sexuality in two new species of *Siphonaria*. *Am J Bot* 32: 580-587.
- Karling JS.** 1945d. Brazilian chytrids. V. *Nowakowskiella macrospora* n. sp. and other polycentric species. *Am J Bot* 32: 362-369.
- Karling JS.** 1946a. Brazilian chytrids. VIII. Additional parasites of rotifers and nematodes. *Lloydia* 9: 1-12.
- Karling JS.** 1946b. Brazilian chytrids. IX. Species of *Rhizophydium*. *Am J Bot* 33: 328-334.
- Karling JS.** 1947a. Brazilian chytrids. X. New species with sunken opercula. *Mycologia* 39: 56-70.
- Karling JS.** 1947b. Keratinophilic chytrids. II. *Phlyctorrhiza variabilis* n. sp. *Amer J Bot* 34: 27-32.
- Karling JS.** 1964. Indian chytrids. IV. *Nowakowskiella multispora* sp. nov. and other polycentric species. *Sydowia* 17: 314-319.
- Karling JS.** 1965. *Catenophlyctis* is a new genus of the Blastocladiaceae. *Am J Bot* 52: 133-138.
- Karling JS.** 1967. Some zoosporic fungi of New Zealand. VII. Additional monocentric operculate species. *Sydowia* 20: 119-128.
- Karling JS.** 1968. Zoosporic fungi of Oceanía. IV. Additional monocentric chytrids. *Mycopath et Mycologia Appl* 36: 165-178.
- Karling JS.** 1977. Chytridiomycetorum Iconographia. Vaduz: Lubrecht & Cramer.
- Karling JS.** 1981. Predominantly holocarpic and eucarpic simple biflagellate phycomycetes. Vaduz: Cramer J.
- Kaushik NK, Hynes HBN.** 1968. Experimental study on the role of autumn shed leaves in aquatic environments. *J Ecol* 56: 229-543.
- Kaushik NK, Hynes HBN.** 1971. The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch Hydrobiol* 68: 465-515.
- Kershaw KA.** 1973. Quantitative and dynamic plant ecology. New York: American Elsevier Pub Co.
- Khulbe RD, Bhargava KS.** 1976. Distribution and seasonal periodicity of water molds in some lakes in Nainital Hills, India. *Hydrobiologia* 54: 67-72.
- Khulbe RD.** 1977. Taxonomic and ecological studies of water molds in Nainital and its suburbs. Tesis Doctoral, University of India, Agra, India.



- Khulbe RD.** 1980. Occurrence of water mold in relation to hydrogen ion concentration in some lakes of Nainital, India. *Hydrobiologia* 69: 3-5.
- Khulbe RD.** 1981. Distribution of aquatic fungi in relation to some ecological factors. *Geobios* 8: 214-216.
- Khulbe RD, Bhargava KS.** 1983. Frequency of water molds in relation to nitrate, sulphate and phosphate in some lakes of Nainital, India. *Trop Ecol* 24: 180-187.
- Khulbe RD.** 1991. An ecological study of water molds of some rivers of Kumaun Himalayas. *Trop Ecol* 32: 127-135.
- Kiziewicz B.** 2004. Aquatic fungi and fungus-like organisms in the baiting sites of the river Supraśl in Podlasie Province of Poland. *Mycol Balcanica* 1: 77-83.
- Kirk TK, Connors WJ, Zeikus JG.** 1977. Advances in understanding the microbial degradation of lignin. *Recent Adv Phytochem* 11: 369-394.
- Kirk PM, Cannon PF, David JC, Stalpers JA.** 2001. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the fungi*. 9th ed. Wallingford, Oxon: CABI Publishing.
- Kiziewicz B.** 2004. Aquatic fungi and fungus-like organisms in the bathing sites of the river Supraśl in Podlasie Province of Poland. *Mycol Balcanica* 1: 77-83.
- Klick MA, Tiffany LH.** 1985. Distribution and seasonal occurrence of aquatic Saprolegniaceae in Northwest Iowa. *Mycologia* 77: 373-380.
- Kjøller A, Struwe S.** 1992. Functional groups of microfungi in decomposition. *En: Carroll GC, Wicklow DT (eds). The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. 2nd ed. New York: Marcel Dekker Inc, pp 619-630.
- Knox JS, Paterson RA.** 1973. The occurrence of some aquatic phycomyces on Ross island and the dry valley of Victoria Land, Antarctica. *Mycologia* 65: 373-387.
- Komarek AR.** 1993. An improved filtering technique for the analysis of neutral detergent fiber and acid detergent fiber utilizing the filter bag technique. *J Anim Sci* 71: 824-829.
- Kudoh S, Takahashi M.** 1990. Fungal control of population changes of the planktonic diatom *Asterionella formosa* in a shallow eutrophic lake. *J Phycol* 26: 239-44.
- Kudoh S, Takahashi M.** 1992. An experimental test of host population size control by fungal parasitism in the planktonic diatom *Asterionella formosa* using mesocosms in natural lake. *Arch Hydrobiol* 124: 293-307.
- Kwabiah AB, Stoskopf NC, Palm CA, Voroney RP, Rao MR, Gacheru E.** 2001. Phosphorus availability and maize response to organic and inorganic fertilizer inputs in a short term study in western Kenya Agriculture. *Ecosys Environ* 95: 49-59.



- Laitung B, Chauvet E.** 2005. Vegetation diversity increases species richness of leaf-decaying fungal communities in woodland streams. *Arch Hydrobiol* 164: 217-235.
- Lange L, Olson LW.** 1976. The zoospore of *Olpidium brassicae*. *Protoplasma* 90: 33-45.
- Lange L, Olson LW.** 1980. Germination of the resting sporangia of *Physoderma maydis*, the causal agent of *Physoderma* disease of maize. *Protoplasma* 102: 323-342.
- Lee EJ.** 1997. Importance of pollen rain in Boreal Manitoba, Canada. Tesis Doctoral, Faculty of Graduate Studies, University of Manitoba, Canadá.
- Lefèvre E, Roussel B, Amblard C, Sime-Ngando T.** 2008. The molecular diversity of freshwater picoeukaryotes reveals high occurrence of putative parasitoids in the plankton. *PLoS ONE* (doi: 10.1371/journal.pone.0002324).
- Legendre P, Legendre L.** 1998. Numerical ecology: developments in environmental modeling. Amsterdam: Elsevier Science.
- Letcher PM, Powell MJ.** 2001. Distribution of zoosporic fungi in forest soils of the Blue Ridge and Appalachian Mountains of Virginia. *Mycologia* 93: 1029-1041.
- Letcher PM, Powell MJ.** 2002a. A taxonomic summary of *Chytriomycetes* (Chytridiomycota). *Mycotaxon* 84: 447-487.
- Letcher PM, Powell MJ.** 2002b. Frequency and distribution patterns of zoosporic fungi from moss-covered and exposed forest soils. *Mycologia* 94: 761-771.
- Letcher PM, McGee PA, Powell MJ.** 2004a. Distribution and diversity of zoosporic fungi from soils of four vegetation types in New South Wales, Australia. *Can J Bot* 82: 1490-1500.
- Letcher PM, McGee PA, Powell MJ.** 2004b. Zoosporic fungi from soils of New South Wales. *Austral Mycol* 22: 99-115.
- Letcher PM, Powell MJ, Barr DJS, Churchill PF, Wakefield WS, Picard KT.** 2008a. Rhizophlyctidales-a new order in Chytridiomycota. *Mycol Res* 112: 1031-1048.
- Letcher PM, Powell MJ, Viusent MC.** 2008b. Rediscovery of an unusual chytridiaceous fungus new to the order Rhizophydiales. *Mycologia* 100: 325-334.
- Letcher PM, Vélez CG, Barrantes ME, Powell MJ, Churchill PF, Wakefield WS.** 2008c. Ultrastructural and molecular analyses of Rhizophydiales (Chytridiomycota) isolates from North America and Argentina. *Mycol Res* 112: 757-882.
- Longcore JE.** 1993. Morphology and zoospore ultrastructure of *Lacustromyces hiemalis* gen. et sp. nov. (Chytridiales). *Can J Bot* 71: 414-426.
- López SE, Mac Carthy S.** 1985. Presencia de "ficomicetes" parásitos en hongos y algas en la Argentina. *Darwiniana* 26: 61-70.



- López Lastra CC, García JJ.** 1990. Primer registro de simúlidos (Diptera, Simuliidae neotropicales parasitados por *Coelomyxidium simuli* Debaisieux (Chytridiomycetes, Chytridiales) en la República Argentina. *Rev Soc Entomol Argent* 89: 91-96.
- López Lastra CC, García JJ.** 1997. Presencia del hongo *Coelomyces iliensis* var. *indus* (Chytridiomycetes, Blastocladales) como patógeno de larvas de mosquitos (Diptera: Culicidae) en la República Argentina. *Rev Iberoam Micol* 14: 69-71.
- López Lastra CC, Steciow MM, García JJ.** 1999. Registro más austral del hongo *Leptolegnia chapmanii* (Oomycetes: Saprolegniales) como patógeno de larvas de mosquito (Diptera: Culicidae). *Rev Iberoam Micol* 16: 143-145.
- Lozupone CA, Klein DA.** 2002. Molecular and cultural assessment of chytrid and *Spizellomyces* populations in grassland soils. *Mycologia* 94: 411-420.
- Lund A.** 1934. Studies on Danish freshwater phycomycetes and notes on their occurrence particularly relative to the hydrogen ion concentration of the water. *Mem Acad Sci Denmark* 6: 1-97
- Lyra NP, Milanez AI.** 1974. Notas para o levantamento dos ficomicetos aquáticos do estado de São Paulo. Instituto de Micologia da Universidade Federal de Pernambuco. Publicação 698, pp 1-27.
- Mackereth FJH, Heron J, Talling JF.** 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. Freshwater Biological Association, Scientific Publication No. 36.
- Maestres LE.** 1977. A quantitative ecological study of aquatic fungi from Broadcove River with emphasis on representatives of the genus *Saprolegnia*. Tesis de Maestría, University St. John's, Newfoundland, Canadá.
- Magurran AE.** 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton: Princeton University Press.
- Magalhães SAP.** 2002. Efeitos do impacto por esgoto doméstico na decomposição e fauna associada, em três rios do Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ. Tesis Doctoral, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.
- Malacalza L.** 1968. Hongos parásitos de algas dulceacuólicas. I. *Rhizophydium globosum* y *R. subangulosus*. *Rev Museo La Plata* 56: 79-87.
- Marano AV, Steciow MM.** 2006a. Frequency and abundance of zoosporic fungi in some lotic environments of Buenos Aires province (Argentina). *J Agricul Technol* 2: 17-28.
- Marano AV, Steciow MM.** 2006b. Metodología para el análisis cuali-cuantitativo de las comunidades de hongos zoospóricos. Actas del XX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo (CD-ROM).



- Marano AV, Steciow MM, González BA.** 2006. Primer registro para la Argentina de *Rhizophlyctis rosea* (Spizellomycetales, Chytridiomycota) y notas sobre su frecuencia y abundancia en suelos cultivados. *Bol Soc Arg Bot* 41: 183-191.
- Marano AV, Steciow MM, Arellano ML, Arambarri AM, Sierra MV.** 2007. El género *Nowakowskiella* Schroeter (Cladochytriaceae, Chytridiomycota) en ambientes de la Pcia. de Buenos Aires (Argentina): taxonomía, frecuencia y abundancia de las especies estudiadas. *Bol Soc Argent Bot* 42: 13-24.
- Marano AV, Barrera MD, Steciow MM, Donadelli JL, Saparrat MCN.** 2008. Frequency, abundance and distribution of zoosporic organisms from Las Cañas stream (Buenos Aires, Argentina). *Mycologia* 100: 691-700.
- Martínez OR, Hurtado MA, Giménez JE.** 2006. Caracterización ambiental de los humedales costeros del Río de la Plata. Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista UnG -Geociências* 5: 55-64.
- Matsushima T.** 1975. *Icones microfungorum a Matsushima lectorum*. Kobe: published by the author
- Maurizio A.** 1899. Beiträge Zur Biologie der Saprolenieen. *Z Fischerei und deren Hilfswiss, Mitt Detsch Fischerei-Vereins* 7: 1-66.
- Melillo JM, Naiman RJ, Aber JD, Linkins AE.** 1984. Factors controlling mass-loss and nitrogen dynamics of plant litter decaying in northern streams. *Bull Mar Sci* 35: 341-356.
- Mer GS, Sati SC, Khulbe RD.** 1980. Occurrence, distribution and seasonal periodicity of some aquatic fungi of Sat-Tal (Nainital), India. *Hydrobiologia* 76: 201-205.
- Meyer JL, Johnson C.** 1983. The influence of elevated nitrate concentration on rate of leaf decomposition in a stream. *Freshwater Biol* 13: 177-183.
- Middleton JT.** 1943. The taxonomy, host range and geographic distribution of genus *Pythium*. *Mem Torrey Bot Club* 20: 1-171.
- Midgley DJ, Letcher PM, McGee PA.** 2006. Access to organic and insoluble sources of phosphorus varies among soil Chytridiomycota. *Archiv Microbiol* 186: 211-217.
- Milanez AI.** 1968. Aquatic fungi of the "cerrado" region of São Paulo State. I. First results. *Rickia* 3: 97-109.
- Milanez AI.** 1970. Contributions to the knowledge of aquatic Phycomycetes of São Paulo State. I. Oomycetes from the west region. *Rickia* 5: 23-43.
- Milanez AI, Trufem SFB.** 1981. Fomicetos em frutos submersos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga. *Rickia* 9: 7-15.
- Milanez AI.** 1984. Distribuição geográfica de *Karlingia rosea* (De Bary & Woronin) Johanson no Brasil. *En: Anais do 4 Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*, pp 73-76.



- Milanez AI, Trufem SFB.** 1984. Fungos zoospóricos em frutos submersos no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga. *Rickia* 11: 77-84.
- Milanez AI, Pires-Zottarelli CLA, Schoenlein-Crusius IH.** 1994. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Fungos*, 1: Monoblepharidales. *Hoehnea* 21: 157-161.
- Milanez AI, Pires-Zottarelli CLA, Schoenlein-Crusius IH, Lohmann LG.** 2003. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Fungos*, 8: Blastocladiales. *Hoehnea* 30: 21-29.
- Milanez AI, Pires-Zottarelli CLA, Gómez Lenk A.** 2007. Brazilian zoosporic Fungi. São Paulo: WinnerGraph.
- Miller CE.** 1965. Annotated list of aquatic phycomycetes from Mountain Lake Biological Station, Virginia. *Virginia J Sci* 14: 219-228.
- Milovtsova MO.** 1935. Aquatic phycomycetes from Khrakov and its environs. *Trav Inst Bot Charkov* 1: 28-37.
- Minden M von.** 1902. Ueber Saprolegnieneen. *Centralbl Bakteril Abth* 8: 805-810.
- Miranda ML.** 2007. Diversidade de Oomycota do Parque Estadual da Serra da Cantareira, Estado de São Paulo, SP. Tesis de Maestría, Instituto de Botânica de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Misra JK.** 1982. Occurrence, distribution and seasonality of aquatic fungi as affected by chemical factors in six alkaline ponds of India. *Hydrobiologia* 97: 185-191.
- Mitchell RT, Deacon JW.** 1986. Selective accumulation of zoospores of Chytridiomycetes and Oomycetes on cellulose and chitin. *Trans Brit Mycol Soc* 86: 219-223.
- Money NP, Beakes GW, Webster J, Wakely G.** 1987. Rudimentary flagella in sporangiospores of *Achlya*. *Trans Brit Mycol Soc* 89: 108-114.
- Moore-Landecker E.** 1996. *Fundamental of the fungi*. 4th ed. New Jersey: Prentice-Hall.
- Moreira CG.** 2002. Sucessão de fungos (Hyphomycetes aquáticos e geofungos) associados à decomposição de folhas de *Tibouchina pulchra* Cogn. submersas em um riacho da Mata Atlântica. São Paulo. Monografía, Universidade de Santo Amaro, Brasil 48 p.
- Moreira CG.** 2006. Avaliação da diversidade e biomassa de fungos associados a folhas em decomposição de *Tibouchina pulchra* Cogn. submersas em reservatórios do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI), São Paulo, SP. Tesis de Maestría, Instituto de Botânica de São Paulo, São Paulo.
- Moulton TP, Magalhães SAP.** 2003. Response of leaf processing to impacts in streams in Atlantic rain forest, Rio de Janeiro, Brazil: a tested of biodiversity ecosystem functioning relationship? *Brazil J Biol* 63: 87-95.



- Mozley-Standridge S.** 2005. Taxonomic status of genera in the "*Nowakowskiella*" clade (Kingdom Fungi, Phylum Chytridiomycota): phylogenetic analysis of molecular characters with a review of described species. Tesis Doctoral, The University of Georgia, Athens.
- Mozley-Standridge S, Letcher PM, Longcore JE, Porter D, Simmons DR.** 2009. Cladochytriales, a new order in Chytridiomycota. *Mycol Res* 112: 1031-1048.
- Müeller GM, Bills GF, Foster MS.** 2004. Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods. Burlington: Elsevier Academic Press.
- Mullen SF, Janssens JA, Gorham E.** 2000. Acidity of and the concentration of major and minor metals in the surface waters of bryophyte assemblages from 29 North American bogs and fens. *Can J Bot* 78: 718-727.
- Müller-Navarra D, Brett MT, Liston AM, Goldman CR.** 2000. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers. *Nature* 403: 74-77.
- Murray CL, Lovett JS.** 1966. Nutritional requirements of the chytrid *Karlingia asterocysta*, an obligate chitinophile. *Am J Bot* 5: 469-476.
- Myers RJK, Palm CA, Cuevas E, Gumatilleke IUN, Brossard M.** 1994. The synchronization of nutrient mineralization and plant nutrient demand. *En: Woomer PL, Swift MJ (eds). The biological management of tropical soil fertility.* Susex: Wiley, pp 81-116.
- Nagy G, Martinez CM, Caffera MR, Pedrosa G, Forbes EA, Perdomo AC, López Laborde J.** 1997. The hydrological and climatic setting of the Río de La Plata. *En: Wells P, Daborn G (eds). The Río de La Plata. An environmental overview. An Ecoplata Project Background Report.* Dalhousie Univ, Halifax, Nova Scotia, Chapter 2, p 256.
- Nascimento AC.** 2007. Diversidade de Chytridiomycota do Parque Estadual da Serra da Cantareira, Estado de São Paulo. Tesis de Maestría, Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, Brasil.
- Natvig DO.** 1982. Comparative biochemistry of oxygen toxicity in lactic acid-forming aquatic Fungi. *Arch Microbiol* 132: 107-114.
- Nechwatal J, Osswald W.** 2001. Comparative studies on the fine root status of healthy and declining spruce and beech trees in the Bavarian Alps and occurrence of *Phytophthora* and *Pythium* species. *Forest Pathol* 31: 257-273.
- Nechwatal J, Osswald W.** 2003. *Pythium montanum* sp. nov., a new species from a spruce stand in the Bavarian Alps. *Mycol Prog* 2: 73-80.
- Nechwatal J, Mendgen K.** 2006. *Pythium litorale* sp. nov., a new species from the littoral of Lake Constance, Germany. *FEMS Microbiol Lett* 255: 96-101.



- Nechwatal J, Wielgoss A, Mendgen K.** 2008. Diversity, host, and habitat specificity of oomycete communities in declining reed stands (*Phragmites australis*) of a large freshwater lake. *Mycol Res* 112: 689-696.
- Nelson JW, Kadlec JA, Murkin HR.** 1990. Seasonal comparisons of weight loss for two types of *Typha glauca* Godr. leaf litter. *Aquat Bot* 37: 299-314.
- Nes WD.** 1987. Biosynthesis and requirement for sterols in the growth and reproduction of Oomycetes. *En: Fuller MS, Nes WR (eds). Ecology and Metabolism of Plants Lipids, ACS Symposium Series N 325. Washington: American Chemical Society, DC, pp 305-328.*
- Newell SY.** 1976. Mangrove fungi: The succession in the mycoflora of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) seedlings. *En: Recent Advances in aquatic Mycology, Jones EBG, (ed). London: Elek Science, pp 51-91.*
- Newell SY, Miller JD, Fell JW.** 1987. Rapid and pervasive occupation of fallen mangrove leaves by marine zoosporic fungus. *Appl Environ Microbiol* 53: 2464-2469.
- Newell SY, Fell JW.** 1994. Parallel testing of media for measuring frequencies of occurrence for *Halophytophthora* spp. (Oomycota) from decomposing mangrove leaves. *Can J Microbiol* 40: 250-256.
- Newell SY, Fell JW.** 1996. Cues for zoospore release by marine oomycetes in naturally decaying submerged leaves. *Mycologia* 88: 934-938.
- Newell SY, Fell JW.** 1997. Competition among mangrove oomycetes and between oomycetes and other microbes. *Aquat Microb Ecol* 12: 21-28.
- Newton JA.** 1971. A mycological study of decay in the leaves of deciduous trees on the bed of a river. Tesis Doctoral, University of Salford, Reino Unido.
- Nikolcheva LG, Cockshutt AM, Bärlocher F.** 2003. Determining diversity of freshwater fungi on decaying leaves: comparison of traditional and molecular approaches. *Appl Environ Microbiol* 69: 2548-2554.
- Nikolcheva LG, Bärlocher F.** 2004. Taxon-specific primers reveal unexpectedly high diversity during leaf decomposition in a stream. *Mycol Prog* 3: 41-49.
- Nikolcheva LG, Bärlocher F.** 2005. Seasonal and substrate preferences of fungi colonizing leaves in streams: traditional versus molecular evidence. *Environ Microbiol* 7: 270-280.
- Noga EJ.** 1993. Fungal diseases of freshwater fishes: Recent advances. *Ann Rev Fish Dis* 3: 291-304.
- Nolan RA.** 1970. The phycomycete *Catenaria anguillulae*: growth requirements. *J Gen Microbiol* 60: 167-180.



- Odum WE, Kirk PW, Zieman JC.** 1979. Non-protein nitrogen compounds associated with particles of vascular plant detritus. *Oikos* 32: 363-367.
- Oglesby KA, Fownes JH.** 1992. Effects of chemical composition on nitrogen mineralization of green manures of seven tropical leguminous trees. *Plant Soil* 143: 127-132.
- Okane K.** 1967. The distribution of aquatic Phycomycetes in the Shirako River. *Seibutsu Akita (Biology Akita)* 11: 1-3.
- Olson JS.** 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Osono T, Takeda H.** 2001. Effects of organic chemical quality and mineral nitrogen addition on lignin and holocellulose decomposition of beech leaf litter by *Xylaria* sp. *Eur J Soil Biol* 37: 17-23.
- Paliwali PC, Sati SC.** 2009. Distribution of aquatic Fungi in relation to physicochemical factors of Kosi River in Kumaun Himalaya (India). *Nat Sci* 7: 70-74.
- Palm CA.** 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agrofo Sys* 30: 105-124.
- Palmucci EH, Wolcan SM, Grijalba PE.** 2008. Status of the genera *Phytophthora* and *Pythium* in Argentina. 9 th International Congress of Plant Pathology ICPP, Torino, pp 41.
- Park D.** 1972a. On the ecology of heterotrophic micro-organisms in fresh water. *Trans Br Mycol Soc* 58: 291-299.
- Park D.** 1972b. Methods of detecting fungi in organic detritus in water. *Trans Br Mycol Soc* 58: 281-290.
- Park HC, Sorenson WG, Davis RJ.** 1978. Aquatic Oomycetes in farm ponds in Bryan County, Oklahoma. *Proc Okla Acad Sci* 58: 48-53.
- Patterson DJ.** 1989. Stramenopila: Cromophytes from a Protistan perspective. *En: The Cromophyte Algae: Problems and Perspectives*. Green JC, Leadbeater BSC, Diver WL (eds). New York: Oxford University Press, pp 357-379.
- Patterson DJ.** 1993. The current status of the free-living heterotrophic flagellates. *J Eukaryot Microbiol* 40: 606-609.
- Paul B.** 1984. Aquatic fungi of Algeria : *Achlya radios*a Maurizio. *Hydrobiologia* 108: 197-199.
- Paul B, Galland D, Bhatnagar T, Dulieu H.** 1998. A new species of *Pythium* isolated from the Burgundy region in France. *FEMS Microbiol Lett* 158: 207-213.
- Paul B, Galland D, Bhatnagar T, Masih I.** 1999. *Pythium prolatum* isolated from soil in the Burgundy region, a new record for Europe. *FEMS Microbiol Lett* 173: 69-75.



- Paul B.** 2001. ITS region of the rDNA of *Pythium longandrum*, a new species; its taxonomy and its comparison with related species. FEMS Microbiol Lett 202: 239-242.
- Paul B.** 2002. *Pythium segnitium* sp. nov., isolated from the Canary Islands- its taxonomy, ITS region of rDNA, and comparison with related species. FEMS Microbiol Lett 217: 207-212.
- Perrot PE.** 1960. The ecology of some aquatic Phycomycetes. Trans Brit Mycol Soc 43: 19-30.
- Petersen HE.** 1910. An account of Danish freshwater phycomycetes, with biological and systematical remarks. Ann Mycol Berl 8: 494-560.
- Petersen RC, Cummins KW.** 1974. Leaf pack processing in a woodland stream. Freshwater Biol 4: 343-368.
- Petersen AB, Rosendahl S.** 2000. Phylogeny of the Peronosporomycetes (Oomycota) based on partial sequences of the large ribosomal subunit (LSU rDNA). Mycol Res 104: 1295-1303.
- Piotrowski JS, Annis SL, Longcore JE.** 2004. Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. Mycologia 96: 9-15.
- Pires-Zottarelli CLA.** 1990. Levantamento dos Fungos zoospóricos (Mastigomycotina), da Represa do Lobo ("Broa"), São Carlos, SP. Tesis de Maestría, UNESP, Rio Claro, Brasil.
- Pires-Zottarelli CLA, Milanez AI.** 1993. Fungos zoospóricos da Represa do Lobo ("Broa"). Novas citações para o Brasil. Rev Brasil Bot 16: 205-220.
- Pires-Zottarelli CLA, Milanez AI, Schoenlein-Crusius IH, Lohmann LG.** 1996. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Fungos, 6: Chytridiales. Hoehnea 23: 77-90.
- Pires-Zottarelli CLA.** 1999. Fungos zoospóricos dos Vales dos Rios Moji e Pilões, Regiã de Cubatão São Paulo, SP. Tesis Doctoral, UNESP, Instituto de Biociências, Rio Claro, Brasil.
- Pires-Zottarelli CLA, Rocha M.** 2007. Novas citações de Chytridiomycota e Oomycota para o Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI), SP, Brasil. Acta Bot Brasil 2: 125-136.
- Polunin NV.** 1982. Processes contributing to the decay of reed (*Phragmites australis*) litter in freshwater. Arch Hydrobiol 94: 182-209.
- Post AH, Cruz AA.** 1977. Litterfall, litter decomposition and flux of particulate organic material in a coastal plain stream. Hydrobiologia 55: 201-207.
- Powell MJ.** 1993. A glimpse at Chytridiomycetes active in the environment. Mycologia 85: 1-20.
- Powell MJ, Blackwell WH.** 1995. Searching for homologous ultrastructural characters in zoosporic fungi. Can J Bot 69: 693-700.
- Powell MJ, Lehnen Jr LP, Bortnick RN.** 1985. Microbody-like organelles as taxonomic markers among Oomycetes. BioSystems 18: 321-334.



- Powell MJ.** 1993. Looking at mycology with a Janus face: a glimpse at chytridiomycetes active in the environment. *Mycologia* 85:1-20.
- Pozo J, González E, Díez JR, Molinero J, Elósegui A.** 1997. Inputs of particulate organic matter to streams with different riparian vegetation. *J N Am Benthol Soc* 16: 602-611.
- Prillinger H, Lopandica K, Schweigkoflera W, Deak R, Aartsc HJM, Bauerd R, Sterflingera K, Krausa GF, Marazb A.** 2002. Phylogeny and systematics of the Fungi with special reference to the Ascomycota and Basidiomycota. Breitenbach M, Cramer R, Lehrer SB (eds). *Fungal Allergy and Pathogenicity*. Chem Immunol. Karger: Basel, Vol 81, pp 207-295.
- Prowse GA.** 1954. *Aphanomyces daphniae* sp. nov., parasitic on *Daphnia hyalina*. *Trans Br Mycol Soc* 37: 22-28.
- Pugh GJF.** 1958. Leaf litter fungi found on *Carex paniculata* L. *Trans Brit Mycol Soc* 41: 185-195.
- Pugh GJF.** 1980. Strategies in fungal ecology. *Trans Brit Mycol Soc* 75: 1-15.
- Raghukumar S, Sathe-Pathak V, Sharma S, Raghukumar C.** 1995a. Thraustochytrid and fungal component of marine detritus III. Field studies on decomposition of leaves of the mangrove *Rhizophora apiculata*. *Aquat Microb Ecol* 9: 117-125.
- Raghukumar S, Sarma S, Raghukumar C, Sathe-Pathak V, Chandramohan D.** 1995b. Thraustochytrid and fungal component of marine detritus. IV. Laboratory studies on decomposition of leaves of mangrove *Rhizophora apiculata* Blume. *J Exp Mar Biol Ecol* 183: 113-131.
- Randolph LR, Powell MJ.** 1992. Ultrastructure of zoospores of the Oomycete *Apodachlya pyrifer*. *Mycologia* 84: 768-780.
- Rattan SS, Muhsin JM, Ismail ALS.** 1980. Notes on the occurrence and seasonal periodicity of Saprolegniaceae in Shatt Al-Arab, Iraq. *Kavaka* 8: 41-46.
- Ravikumar DR, Vittal BPR.** 1996. Fungal diversity on decomposing biomass of mangrove plant *Rhizophora* in Pichavaram estuary, east coast of India. *Ind J Mar Sci* 25: 142-144.
- Reice SR.** 1974. Environmental patchiness and the breakdown of leaf litter in a woodland stream. *Ecology* 55: 1271-1282.
- Roberts JM.** 1948. Development studies of two species of *Nowakowskiella* Schroeter: *N. ramosa* Butler and *N. profusa* Karling. *Mycologia* 40: 127-157.
- Roberts RE.** 1963. A study of the distribution of certain members of the Saprolegniaceae. *Trans Brit Mycol Soc* 46: 2 13-224.
- Robertson A.** 1988. Decomposition of mangrove leaf litter in Australia. *J Exp Mar Biol Ecol* 116: 235-247.



- Robinson CT, Gessner M, Ward JV.** 1998. Leaf breakdown and associated macroinvertebrates in alpine glacial streams. *Freshwater Biol* 40: 215-228.
- Robinson C, Gessner M.** 2000. Nutrient addition accelerates leaf breakdown in an alpine springbrook. *Oecologia* 122: 258-263.
- Rocha AA, Merighi Jr A.** 1986. Notas sobre o zooplâncton, bentos e fungos na Represa Billings, São Paulo. *Rev DAE* 46: 302-306.
- Rocha M, Pires-Zottarelli CLA.** 2002. Chytridiomycota e Oomycota da Represa do Guarapiranga, São Paulo. *Acta Bot Bras* 16: 287-309.
- Rocha M.** 2004. Micota zoospórica da lagos com diferentes trofias do parque Estadual dal Fontes do Ipiranga (PEFI). Tesis de Maestría, Instituto de Ciências Biomédicas, São Paulo, Brasil.
- Rogers AL, Milanez AI, Beneke ES.** 1970. Additional aquatic fungi from São Paulo state. *Rickia* 5: 93-110.
- Rosemond AD, Pringle CM, Ramírez A.** 1998. Macroconsumer effects on insects detritivores and detritus processing in a tropical stream. *Freshwater Biol* 39: 515-523.
- Rosemond AD, Pringle CM, Ramírez A, Paul J.** 2001. A rest of top-down and bottom-up control in a detritus-based food web. *Ecology* 8: 2279-2293.
- Rosset J, Bärlocher, F, Oertli JJ.** 1982. Decomposition of conifer needles and deciduous leaves in two Black Forest and two Swiss Jura streams. *Int Rev Ges Hydrobiol* 67: 695-711.
- Rossi L, Fano AE, Basset A, Fanelli C, Fabbri AA.** 1983. An experimental study of a microfungal community on plant detritus in a Mediterranean woodland stream. *Mycologia* 75: 887-896.
- Royer TV, Minshall GW.** 1997. Rapid breakdown of autochthonous and allochthonous plant material in a eutrophic river. *Hydrobiologia* 344: 81-86.
- Salvin SB.** 1941. Comparative studies on the primary and secondary zoospores of the Saprolegniaceae.1. Influence of temperature. *Mycologia* 33: 592-600.
- Sarkanen KV, Ludwig CH (eds).** 1971. Lignins: Occurrence, formation, structure and reactions. New York: Wiley Interscience.
- Schlesinger WH, Hasey MM.** 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology* 62: 762-774.
- Schoenlein-Crusius IH, Milanez AI.** 1989. Sucessão fúngica em folhas de *Ficus microcarpa* L. f. submersas no lago frontal situado no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Rev Microbiol* 20: 95-101.



- Schoenlein-Crusius IH, Pires-Zottarelli CLA, Milanez AI.** 1990. Sucessão fúngica em folhas de *Quercus robur* L. (Carvalho) submersas em um lago situado no município de Itapeceira da Serra, SP. Rev Microbiol 21: 61-67.
- Schoenlein-Crusius IH, Pires-Zottarelli CLA, Milanez AI.** 1992. Aquatic fungi in leaves submerged in a stream in the Atlantic rainforest. Rev Microbiol 23: 167-171.
- Schoenlein-Crusius IH, Milanez AI.** 1998a. Fungal succession on leaves of *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. Arg. submerged in a stream of an Atlantic Rainforest in the state of São Paulo, Brazil. Rev Brasil Bot 21: 253-259.
- Schoenlein-Crusius IH, Milanez AI.** 1998b. Fungos zoospóricos (Mastigomycotina) da mata Atlântica da Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, município de Santo André, SP. Rev Brasil Bot 2: 177-181.
- Schoenlein-Crusius IH, Pires-Zottarelli CLA, Milanez AI.** 1998a. Influence of nutrients concentration on the aquatic mycota of leaves submerged in a stream in the aquatic rainforest. Verhan Inter Verein Limnol 26: 1125-1128.
- Schoenlein-Crusius IH, Pires-Zottarelli CLA, Milanez AI.** 1998b. Fungos microscópicos da Mata Atlântica de Paranapiacaba, São Paulo, Brasil. Rev Brasil Bot 21: 73-79.
- Schoenlein-Crusius IH, Pires-Zottarelli CLA, Milanez AI, Humphreys RD.** 1999. Interaction between the mineral content and the occurrence number of aquatic fungi in leaves submerged in a stream in the Atlantic rainforest, São Paulo, Brazil. Rev Brasil Bot 22: 133-139.
- Schoenlein-Crusius IH, Milanez AI, Trufem SFB, Pires-Zottarelli CLA, Piccolo Grandi RA, Santos ML, Giustra KC.** 2006. Microscopic fungi in the Atlantic Rainforest in Cubatão, São Paulo, Brazil. Braz J Microbiol 37: 267-275.
- Scott WW.** 1961. A revision of the genus *Aphanomyces*. Tech Bull Virginia Agric Exp Station 151: 1-95.
- Seena S, Wynberg N, Bärlocher F.** 2008. Fungal diversity during decomposition of oak, maple and linden leaves assessed through clone libraries. Fungal Diversity 30: 1-14.
- Seymour RL.** 1970. The genus *Saprolegnia*. Nova Hedwigia 19: 1-124.
- Shanor L.** 1942. A new fungus belonging to the Cladochytriaceae. Am J Bot 29: 174-179.
- Shearer CA.** 1993. The freshwater ascomycetes. Nova Hedwigia 56: 1-33.
- Shearer CA, Webster J.** 1991. Aquatic hyphomycete communities in the River Teign. IV. Twig colonization. Mycol Res 95: 413-420.
- Shen SC, Siang WN.** 1948. Studies on the aquatic phycomycetes of China. Sci Repts Nat'l Tsing Hau Univ Series B: Biol and Psychol Sci 3: 176-206.



- Silva MIL.** 2002. Micobiota de água e solo das margens de Igarapés situados na área de mata do campus da Universidade do Amazonas, Manaus, AM, Brasil. Tesis Doctoral, Instituto de Biociências, São Paulo, Brasil.
- Slinkard K, Singleton VL.** 1977. Total phenol analysis: automation and comparison with manual methods. *Am J Enol Vitic* 28: 49-55.
- Smith SN, Armsrtong RA, Rimmer JJ.** 1984. Influence of environmental factors on zoospores of *Saprolegnia diclina*. *Trans Br Mycol Soc* 82: 413-421.
- Sokal RR, Rohlf FJ.** 1981. *Biometry*. (2nd ed). San Francisco: Freeman.
- Sparrow FK.** 1932. Observation on the aquatic fungi of Cold Spring Harbor. *Mycologia* 24: 268-303.
- Sparrow FK.** 1936. A contribution to our knowledge of the aquatic Phycomycetes of Great Britain. *J Linn Soc London* 50: 417-478.
- Sparrow FK.** 1943. *Aquatic Phycomycetes exclusive of the Saprolegniaceae and Pythium*. Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Sparrow FK Jr, Barr ME.** 1955. Additions to the Phycomycete flora of the Douglas Lake region. I. New taxa records. *Mycologia* 47: 546-556.
- Sparrow Jr FK.** 1960. *Aquatic Phycomycetes*. (2nd ed). Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Sparrow FK Jr.** 1965. The occurrence of *Physoderma* in Hawaii, with notes on other Hawaiian phycomycetes. *Mycopathol Mycol appl* 25: 119-143.
- Sparrow FK Jr.** 1966. A new bog chytrid. *Archiv Microbiol* 53: 178-180.
- Sparrow Jr FK.** 1968. Ecology of freshwater fungi. *En: Ainsworth GC, Sussman AS (eds). The Fungi: an advanced treatise*. New York: Academic Press Inc, pp 41-93.
- Sparrow FK Jr, Lange L.** 1977. Some bog chytrids. *Can J Bot* 55: 1879-1890.
- Spegazzini C.** 1887. Fungi patogenici. *Bol Acad Cienc Córdoba* 11: 1-62.
- Spegazzini C.** 1891. Phycomyceteae Argentinae. *Rev Argent Hist Nat* 1: 28-38.
- Spegazzini C.** 1925. Ficomiceteas Argentinas. Nuevas o críticas. *Rev Argent Bot* 1: 87-93.
- Srivastava GC.** 1966. Ecological studies on some aquatic Fungi of Gorakhpur, India. Tesis Doctoral, University of Gorakhpur, India.
- Srivastava GC.** 1967. Ecological studies on some aquatic fungi of Gorakhpur, India. *Hydrobiologia* 30: 385-404.
- Steciow MM.** 1988. Algunos Oomycetes de ambientes acuáticos de la provincia de Buenos Aires (Mastigomycotina). *Bol Soc Arg Bot* 25: 334-346.
- Steciow MM, Arambarri AM.** 1991. Utilización de hidrocarburos por Oomycetes. I. *Achlya polyandra*. *Bol Micol* 6: 33-35



- Steciow MM.** 1992. Estudio cuali-cuantitativo de los “hongos zoospóricos” (S. D. Mastigomycotina) de Río Santiago y afluentes. Tesis Doctoral, Instituto de Botánica Spegazzini, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Steciow MM.** 1993a. Presencia de Saprolegniales (Mastigomycotina) en Río Santiago y afluentes (Bs. As, Argentina). *Bol Soc Argent Bot* 29: 211-217.
- Steciow MM.** 1993b. Utilización de hidrocarburos por Oomycetes, II: *Achlya americana*, *A. prolifera* y *Dictyuchus monosporus*. *Bol Micol* 8: 67-70
- Steciow MM.** 1993c. Actividad enzimática de algunas Saprolegniales (Oomycetes). *Bol Micol* 8: 85-89.
- Steciow MM.** 1996a. Hongos acuáticos zoospóricos (Oomycetes, Mastigomycotina) en laguna Vitel y tributarios (Buenos Aires, Argentina). *Bol Soc Argent Bot* 32: 67-73.
- Steciow MM.** 1996b. Estudio cuantitativo de los Oomycetes del Río Santiago y afluentes (Buenos Aires, Argentina). *Rev Asoc Cienc Nat Litoral* 27: 119-126.
- Steciow MM.** 1997a. The occurrence of *Achlya recurva* (Saprolegniales, Oomycetes) in hydrocarbon-polluted soil from Argentina. *Rev Iberoam Micol* 14: 135-137.
- Steciow MM.** 1997b. Análisis cuali-cuantitativo de los hongos zoospóricos de Laguna Vitel y tributarios (Chascomús, Argentina). *Bol Micol* 12: 49-53.
- Steciow MM.** 1997c. Abundancia y frecuencia relativa de los Oomycetes en Río Santiago y afluentes (Buenos Aires, Argentina). *Gayana Bot* 54: 39-52.
- Steciow MM.** 1998a. Variación estacional de los Oomycetes en un ambiente contaminado: Río Santiago y afluentes (Buenos Aires, Argentina). *Rev Iberoam Micol* 15: 40-43.
- Steciow MM.** 1998b. Hongos acuáticos (Chytridiomycota, Oomycota) de la Laguna Vitel y tributarios (Buenos Aires, Argentina). *Darwiniana* 36: 101-106.
- Steciow MM.** 1999. Hallazgo de *Blastocladia globosa* y *B. pringsheimii* (Blastocladiales, Chytridiomycota) en el arroyo Vitel Sur (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Darwiniana* 37: 335-339.
- Steciow MM.** 2000. Southernmost occurrence of a tropical fungus: *Monoblepharella mexicana* (Monoblepharidales, Chytridiomycetes). *Nova Hedwigia* 70: 111-116.
- Steciow MM.** 2001a. *Achlya fuegiana*, a new species from Tierra del Fuego Province (Argentina). *Mycologia* 93: 1195-1199.
- Steciow MM.** 2001b. *Saprolegnia longicaulis* (Saprolegniales, Straminipila), a new species from an Argentine stream. *New Zealand J of Botany* 39: 483-488.



- Steciow MM.** 2001c. A new freshwater species of *Achlya* from Tierra del Fuego Province, Argentina. *New Zealand J of Botany* 39: 277-283.
- Steciow MM, Eliades LA.** 2001. Primer registro de *Allomyces neomoniliformis* (Chytridiomycota) y *Dictyuchus missouriensis* (Oomycota) aislados de un suelo agrícola (Buenos Aires, Argentina). *Darwiniana* 39: 15-18.
- Steciow MM, Eliades LA, Arambarri AM.** 2001a. El género *Gonapodya* (Monoblepharidales, Chytridiomycota) en ambientes contaminados de Ensenada (Buenos Aires, Argentina). *Bol Soc Argent Bot* 36: 203-208.
- Steciow MM, Eliades LA, Arambarri AM.** 2001b. Nuevas citas de Blastocladiales (Chytridiomycota) en ambientes contaminados de Ensenada (Buenos Aires, Argentina). *Darwiniana* 39: 15-21.
- Steciow MM.** 2002a. *Saprolegnia milnae* (Saprolegniales, Straminipila), a new species from an Argentine river (Tierra del Fuego province, Argentina). *New Zealand J of Botany* 40: 473-479.
- Steciow MM.** 2002b. A new species of *Saprolegnia* (Saprolegniales, Straminipila), from a polluted Argentine channel. *New Zealand J of Botany* 40: 679-685.
- Steciow MM, Eliades LA.** 2002a. Mohos acuáticos con metabolismo fermentativo en aguas contaminadas del Partido de Ensenada (Buenos Aires, Argentina). *Bol Soc Argent Bot* 37: 5-11.
- Steciow MM, Eliades LA.** 2002b. *A. robusta* sp. nov., a new species of *Achlya* (Saprolegniales, Straminipila) from a polluted Argentine channel. *Microbiol Res* 157: 177-182.
- Steciow MM, Eliades LA.** 2002c. *Thraustotheca terrestris* a new species from Argentine agricultural soil. *Nova Hedwigia* 75: 227-235.
- Steciow MM.** 2003a. *Saprolegnia oliviae* sp. nov. isolated from an Argentine river (Tierra del Fuego Province, Argentina). *FEMS Microbiol Letters* 219: 253-259.
- Steciow MM.** 2003b. A new species of *Brevilegnia* (Saprolegniales, Straminipila) from Buenos Aires Province, Argentina. *Mycologia* 95: 934-942.
- Steciow MM, Lopez Lastra CC, Dick M.** 2005. *Scoliolegnia hypogyna* (Saprolegniales, Oomycetes), a new species from Misiones Province, Argentina. *Mycotaxon* 91: 381-391.
- Steciow MM, Marano AV.** 2006. *Blastocladia bonaerensis* (Chytridiomycetes, Blastocladiales), a new species from Argentine polluted channel. *Mycotaxon* 97: 359-365.
- Steciow MM, Marano AV, González BA.** 2006. Primera cita de *Allomyces macrogynous* (Fungi) en un suelo agrícola del pdo. de Luján. *Actas del XX Congreso Argentino de Ciencias del Suelo*.
- Steciow MM, Paul B.** 2007. *Saprolegnia bulbosa*, a new species from an Argentine stream (Buenos Aires Province, Argentina), its taxonomy, ITS region of rDNA, and comparison with related species. *FEMS Microbiol Letters* 268: 225-230.



- Steciow MM, Marano AV.** 2008. *Achlya anomala* (Saprolegniales, Straminipila), a new species from an argentine stream. *Bot Lith* 14: 49-56.
- Stevens RB.** 1974. *Mycological Guidebook*. Seattle, Washington: University of Washington Press.
- Stevenson JK.** 1986. *Cycles of Soil. Carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients*. New York: Wiley & Sons.
- Stout RJ.** 1989. Effects of condensed tannins on leaf processing in mid-latitude and tropical streams: a theoretical approach. *Can J Fish Aquat Sci* 46: 1097-1106.
- Strickland JDH, Parsons TR.** 1972. *A practical handbook for seawater analysis*. 2nd ed. Bull Fish Res Bd, Ottawa, Canada.
- Suberkropp K, Klug MJ.** 1976. Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 707-719.
- Suberkropp K, Godshalk GL, Klug JM.** 1976. Changes in chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 720-727.
- Suberkropp K, Klug MJ.** 1980. The maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes. *Can J Bot* 58: 1025-1031.
- Suberkropp K.** 1984. Effect of temperature on seasonal occurrence of aquatic hyphomycetes. *Trans Br Mycol Soc* 82: 53-62.
- Suberkropp K, Jones EO.** 1991. Organic phosphorus nutrition of some aquatic Hyphomycetes. *Mycologia* 83: 665-668.
- Suberkropp KF.** 1992. Aquatic Hyphomycetes communities. *En: Carroll & Wicklow (eds). The fungal community: its organization and role in the ecosystem (2nd ed)*. New York: Marcel Dekker Inc, pp 729-747.
- Suberkropp K, Chauvet E.** 1995. Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry. *Ecology* 76: 1433-1445.
- Suberkropp KF.** 1998. Microorganisms and organic matter decomposition. *En: Naiman RJ, Bilby RE (eds). The ecology and management of streams and rivers of the Pacific Northwest*. New York: Springer-Verlag, pp 120-143.
- Suzuki S.** 1960. Seasonal variation of aquatic Phycomycetes in lake Nakanuma. *Jap J Ecol* 10: 215-218.
- Suzuki S.** 1962. Ecological studies on aquatic fungi in the Matsubara lake group. *J Jap Bot* 37: 60-64.
- Suzuki S.** 1964. Microbiological studies in a river system. *J Waterworks & Sewage Assoc (Tokyo)* 353: 54-57.



- Susuki S, Tasuno T.** 1965. A study concerning the pollution of rivers and their purification, with microorganisms as indicators. Part I. The current analysis of the river pollution. *J Hygenic Chem* 11: 6-33.
- Tanabe Y, Saikawa M, Watanabe MW, Sugiyama J.** 2004. Molecular phylogeny of Zygomycota based on EF-1 alpha and RPB1 sequences: limitations and utility of alternative markers to rDNA. *Mol Phylogenet Evol* 30: 438-449.
- Tangorra M.** 2005. Colonización y descomposición de especies vegetales por invertebrados en sistemas lóticos pampásicos. Tesis Doctoral, Instituto de Limnología Dr. Raul Ringuelet, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Ter Braak CJF.** 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenfactor technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Tell G.** 1982. Tres especies de *Harpochytrium* Lagerh. (Phycomycetes) registrados por primera vez para América del Sur. *Bol Soc Argent Bot* 21: 59-63.
- Triska FJ, Sedell JR, Buckley B.** 1975. The processing of conifer and hardwood leaves in two coniferous forest streams. II. Biochemical and nutrient changes. *Int Ver Theor Angew Limnol Verh* 19: 1628-39.
- Triska FJ, Buckley BM.** 1978. Patterns of nitrogen uptake and loss in relation to litter disappearance and associated invertebrate biomass in six streams of the Pacific Northwest, USA. *Int Ver Theor Angew Limnol Verh* 20: 1324-1332.
- van der Auwera G, de Baere R, van de Peer Y, de Rijk P, van den Broeck I, de Wachter R.** 1995. The phylogeny of the Hyphochytriomycota as deduced from ribosomal RNA sequences of *Hyphochytrium catenoides*. *Mol Biol Evol* 12: 671-678.
- van der Plaats-Niterink AJ.** 1981. Monograph of the genus *Pythium*. Studies in Mycology. Baarn: Centraalbureau voor Schimmelcultures.
- van Donk E, Ringelberg J.** 1983. The effect of fungal parasitism on the succession of diatoms in Lake Maarsseveen I (The Netherlands). *Freshwater Biol* 13: 241-251.
- Viégas AP, Teixeira AR.** 1943. Alguns fungos do Brasil (Phycomycetes). *Bragantia* 3: 223-269.
- Viégas AP.** 1961. Índice de fungos da America do sul. Campinas, Instituto Agronômico de Campinas.
- Wallace JB, Eggert SL, Meyer JL, Webster JR.** 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277: 102-104.
- Wallace JB, Eggert SL, Meyer JL, Webster JR.** 1999. Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecol Mon* 69: 409-442.
- Ward MW.** 1939. Observations on *Rhizophlyctis rosea*. *J Elisha Mitchell Sci Soc.* 55: 353-362.



- Waterhouse GM.** 1942. Some water moulds of the Hogsmill River collected from 1937-1939. *Trans Brit Mycol Soc* 25: 315-325.
- Waterhouse GM.** 1973. Peronosporales. *En: Ainsworth GC, Sparrow FK, Sussman AS (eds). The Fungi, an Advanced Treatise.* New York: Academic Press, pp 165-183.
- Webster JR, Benfield EF.** 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst* 17: 567-594.
- Webster JR, Wallace JB, Benfield EF.** 1995. Organic processes in streams of the eastern United States. *En: Cushing CE, Cummins KW, Minshall GW (eds). Ecosystems of the world. Vol 22: River and stream ecosystems.* Amsterdam: Elsevier, pp 117-187.
- Weete JD.** 1989. Structure and function of sterols in fungi. *Adv Lipid Res* 23: 115-162.
- Wegener SM, Oswood MW, Schimel JP.** 1998. Rivers and soils: parallels in carbon and nutrient processing. *BioScience* 48: 104-108.
- Wetzel RG.** 1995. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biol* 33: 83-89.
- Whiffen AJ.** 1941. Cellulose decomposition by the saprophytic chytrids. *J Elisha Mitchell Sci Soc* 57: 321-330.
- Whiffen AJ.** 1945. Nutritional studies of the representatives of five genera in the Saprolegniaceae. *J Elisha Mitchell Sci Soc* 61: 114-123.
- Whisler HC.** 1987. Isolation and culture of the water molds: the Blastocladiales and Monoblepharidales. *En: Fuller MS, Jaworski A (eds). Zoosporic fungi in teaching and research.* Athens, GA: Southeastern Publishing Corporation, pp 121-124.
- Whittaker RH.** 1959. On the broad classification of organisms. *Q Rev Biol* 34: 210-226.
- Wildenradt HL, Singleton VL.** 1974. The production of aldehydes as a result of oxidation of polyphenolic compounds and its relation to wine aging. *Am J Enol Vitic* 25: 119-126.
- Willoughby LG.** 1962. The fruiting behaviour and nutrition of *Cladochytrium replicatum* Karling. *Ann Bot* 26: 13-36.
- Willoughby LG.** 1965. A study of the Chytridiales from Victoria and other Australian soils. *Archiv Microbiol* 52: 101-131.
- Willoughby LG, Redhead K.** 1973. Observations on the utilization of soluble nitrogen by aquatic fungi in nature. *Trans Brit Mycol Soc* 60: 598-601.
- Willoughby LG.** 1974a. Decomposition of litter in freshwaters. *En: Dickinson CH, Pugh GTF. Biology of plant litter decomposition. Vol 10.* London: Academic Press, pp 659-681.
- Willoughby LG.** 1974b. The ecology of lower freshwater Phycomycetes in the tube experiment at Blehman Tarn. *Veröff Inst Meeresfors Bremerh* 41: 175-195.



- Willoughby LG.** 1998. A quantitative ecological study on the monocentric soil chytrid *Rhizophlyctis rosea*, in Provence. *Mycol Res* 102: 1338-1342.
- Witkamp M, van der Drift J.** 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant Soil* 15: 595-311.
- Wolf FT.** 1939. A study of some aquatic phycomyces isolated from Mexican soils. *Mycologia* 31: 376-387.
- Wolf FT.** 1941. A contribution to the history and geographic distribution of the genus *Allomyces*. *Mycologia* 33: 158-173.
- Wrubleski DA, Murkin HR, van der Valk AG, Nelson JW.** 1997. Decomposition of emergent macrophyte roots and rhizomes in a northern prairie marsh. *Aquatic Bot* 58: 121-134.
- Yacubson S.** 1963. Ficomícetos endobióticos en Desmidiáceas. *Com Mus Arg Cienc Nat Bs As. Hidrobiología* 1: 1-5.
- Zak JC, Wildman HG.** 2004. Fungi in stressful environments. *En: Mueller GM, Bills GF, Foster MS (eds). Biodiversity of Fungi. New York: Elsevier Press, pp 303-315.*
- Zar JH.** 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd ed. Englewood, Cliffs, NJ: Prentice-Hall.