

DIVERSIDAD, ECOLOGÍA E IMPORTANCIA POTENCIAL DE LOS HONGOS ENDÓFITOS SEPTADOS OSCUROS EN MÉXICO

CRISTINA HEREDIA-ACUÑA¹, ALEJANDRO ALARCÓN^{1,3}, LAURA VERÓNICA HERNÁNDEZ-CUEVAS²,
RONALD FERRERA-CERRATO¹ Y JUAN JOSÉ ALMARAZ-SUAREZ¹

¹Área de Microbiología. Postgrado de Edafología. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, México

²Centro de Investigación en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México

³Autor para la correspondencia: aalarconcp@gmail.com

Resumen: Como parte de los microorganismos endófitos de la raíz se encuentra un grupo de hongos que por sus características morfológicas son denominados hongos endófitos septados oscuros. Estos hongos están presentes en la mayoría de los ecosistemas terrestres y pueden cohabitar o no con los hongos micorrízicos. El conocimiento de las funciones biológicas y ecológicas de este grupo de hongos endófitos representa un nuevo reto para quienes estudian las relaciones simbióticas. En México, a pesar de ser reconocido como uno de los países con mayor diversidad vegetal a nivel mundial, la información sobre la ecología y particularmente, sobre los beneficios de los endófitos mencionados en las plantas es casi nula. Lo anterior resalta la necesidad de abordar áreas de investigación emergentes relacionadas con el aislamiento, identificación y evaluación de los hongos endófitos septados oscuros, para comprender mejor su biología, diversidad y sinergismo con otros microorganismos benéficos, con la finalidad de poder utilizar estos endófitos como una herramienta biotecnológica para el desarrollo agrícola y forestal en México.

Palabras clave: aplicación potencial, endófitos septados oscuros, fósforo, micorriza, mutualismo, nitrógeno, raíz, simbiosis.

Abstract: There is a group of fungi which belongs to the root endophytic microorganisms that due to their morphological characteristics are called dark septate endophytes. These fungi are present in most terrestrial ecosystems and can live together or not with mycorrhizal fungi. The understanding of the biology and ecological functions of this group of endophytes represents a new challenge for those researchers focused on the symbiotic relationships. Mexico, despite being recognized as one of the countries with the highest plant diversity worldwide, lacks of information concerning on the ecology and particularly, on the benefits of such fungal endophytes. The later highlights the need for studying emerging research areas related to the isolation, identification and evaluation of dark septate endophytes and thus, to understand their biology, diversity and synergy with other beneficial microorganisms. Such fundamental knowledge will allow the potential use of those fungal endophytes as a biotechnological tool for agriculture and forestry in Mexico.

Key words: dark septate endophytes, mutualism, mycorrhiza, nitrogen, phosphorus, potential application, root, symbiosis.

La simbiosis representa una estrategia clave para el éxito de muchos grupos de organismos; de hecho, es un proceso ubicuo que ha favorecido la expresión y diversificación de la vida en la Tierra y contribuye en la dinámica de los nutrientes en la biosfera (Lane y Archibald, 2008). Evolutivamente, las plantas requieren de la asociación con organismos especializados que favorecen su adaptación a ciertos nichos ecológicos, y a la vez, mantienen un crecimiento y desarrollo adecuado (Yuan *et al.*, 2010a). Muchas especies fúngicas forman relaciones simbióticas con las raíces de las plantas y ocupan diferentes posiciones en el “continuo

mutualismo-parasitismo” en función de las condiciones ambientales y edáficas (Jumpponen y Trappe, 1998). Distintas asociaciones no patogénicas de hongos en las raíces se han registrado desde hace más de 450 millones de años (Bonfante y Anca, 2009). Este tipo de asociaciones pueden encontrarse en la mayoría de los ecosistemas, donde influyen en la distribución y en la abundancia vegetal (Bagyalakshmi *et al.*, 2010). Si bien es cierto que para algunos de estos grupos de hongos se conocen con bastante certeza sus funciones, mayormente beneficiosas para las plantas, en otros hongos no se han establecido e incluso explorado, tal es el

caso de los endófitos septados oscuros (DSE por sus siglas en inglés, *Dark Septate Endophytes*). Jumpponen y Trappe (1998) indican que Merlin en el año 1922, observó hongos pigmentados de color café o negro asociados a las raíces de las plantas, a los cuales denominó como *Mycelium radicus astrovirens* (MRA), los cuales coexistían con hongos micorrízicos, por lo que fueron referidos como hongos “pseudomicorrízicos”. Actualmente estos hongos reciben el nombre de endófitos septados oscuros (Rodríguez *et al.*, 2009).

Poco se conoce de la ecología y efectos de los DSE en las plantas que colonizan. Algunos autores los han denominado “semi-micorrízicos” (Lingfei *et al.*, 2005), pues al parecer no ejercen efectos adversos en la salud de las plantas, por el contrario, algunos DSE como *Phialocephala fortinii* C.J.K.Wang & H.E.Wilcox y *Cadophora finlandica* (C.J.K.Wang & H.E.Wilcox) T.C.Harr. & McNew incrementan las concentraciones de fósforo y nitrógeno en hojas (Saito *et al.*, 2006; Green *et al.*, 2008; Upson *et al.*, 2009a). Sin embargo, los efectos positivos, neutrales o negativos hacia la planta, al parecer dependen del genotipo vegetal y fúngico que se asocian y de la fertilidad del suelo (Schadt *et al.*, 2001; Kernaghan y Patrinquin, 2011; Mandyam *et al.*, 2012; Mayerhofer *et al.*, 2013). Por otra parte, las interacciones de los DSE con otros microorganismos, como los hongos micorrízicos, han sido poco estudiadas. Por ejemplo, Scervino *et al.* (2009) reportan que el DSE *Dreschlera* sp., produjo incrementos en la longitud de las hifas derivadas de la germinación de esporas del hongo micorrízico arbuscular (HMA) *Gigaspora rosea* T.H.Nicolson & N.C.Schenck, efecto que puede estar atribuido a la producción de metabolitos secundarios no identificados por parte del DSE. Por otra parte, Reininger y Sieber (2012) establecieron que el uso de hongos ectomicorrízicos como *Laccaria bicolor* (Maire) P.D.Orton puede disminuir los efectos negativos generados por cepas pertenecientes al complejo *Phialocephala fortinii sensu lato-Acephala applanata* en el crecimiento de *Picea abies* (L.) H.Karst. y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. De igual manera, el hongo ectomicorrízico *Suillus granulatus* (L.) Roussel inhibe los efectos patogénicos que los DSE puedan ejercer en *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb. (Richard *et al.*, 1971).

México es considerado el cuarto país con mayor diversidad, consecuencia de su historia geológica, ubicación biogeográfica (confluencia de las regiones Neotropical y Neártica) y accidentada topografía que han generado una riqueza de especies vegetales que representa alrededor del 10-12% de la flora del mundo (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008), en donde habitan cerca de 22 mil especies de plantas con flores, 11 mil (50%) de las cuales son endémicas (Villaseñor y Ortiz, 2014). De manera análoga, la diversidad de hongos no es una excepción, pues México podría albergar 200,000 especies, de las cuales sólo se conoce el 5% (Aguirre-Acosta *et al.*, 2014). Los DSE forman parte de esta diversidad y, si bien se han reportado algunas especies de

este grupo de hongos para México (Allen *et al.*, 1993; Medina-Roldán *et al.*, 2008), es altamente probable que existan muchas más especies de DSE, lo que sugiere la importancia de realizar estudios para conocer su presencia y diversidad en los ecosistemas, las especies vegetales con las que se encuentran asociados y las funciones que desempeñan, así como su posible interacción con otros microorganismos como los hongos micorrízicos. Lo anterior representa una nueva línea de investigación dirigida potencialmente a la aplicación biotecnológica de los DSE en aspectos agrícolas y forestales.

Identidad taxonómica y aislamiento

El término endófito se utiliza para definir aquel microorganismo que habita dentro del tejido vegetal sin causar ningún daño aparente (Kageyama *et al.*, 2008; Knapp *et al.*, 2012); este es el caso de los DSE que han sido encontrados dentro de raíces de diversas especies vegetales (Kageyama *et al.*, 2008) pertenecientes tanto a gimnospermas como a angiospermas (Jumpponen y Trappe, 1998). Algunos DSE se han identificado como los anamorfos de hongos ascomycetos, que en dicho estado producen conidios o son estériles y colonizan las raíces vivas de algunas plantas sin causarles un daño aparente o un desorden tisular (Jumpponen y Trappe, 1998; Jumpponen, 2001). La identidad y número de especies existentes de DSE aún se desconoce (Jumpponen y Trappe, 1998); no obstante, se considera que comprenden un grupo polifilético (Alberton *et al.*, 2010), por lo que su clasificación es compleja. Aparentemente no forman estructuras reproductivas sexuales que ayuden a su identificación; sin embargo, sí existen criterios morfológicos que son útiles para definir su identidad taxonómica, éstos se relacionan con la descripción de las hifas septadas oscuras y los microesclerocios, en su caso, y en algunas ocasiones los escasos conidios que producen (Rodríguez *et al.*, 2009). La conidiogénesis y la esporulación son características necesarias para su identificación, pero es poco frecuente observarlas. Las cepas de algunas especies sólo esporulan después de ser sometidas a bajas temperaturas, como es el caso de *Phialocephala fortinii*, cuya esporulación se presentó después de un año de incubación a 4 °C (Ahlich y Sieber, 1996).

Además de la taxonomía tradicional, la biología molecular es una herramienta que ha resultado eficiente en la identificación de DSE, a partir de secuencias del espacio transcrito interno (ITS) del ADNr, lo que ha permitido clasificar a estos hongos como anamórficos, pero su relación con taxa teleomórficos aún se desconoce (Hou y Gou, 2009). Un claro ejemplo de la complejidad de la identificación de estos organismos está representado por *Phialocephala fortinii*. En esta especie, circunscrita con base en caracteres morfológicos, los estudios genéticos han demostrado que está conformada por al menos ocho especies crípticas indistinguibles morfológicamente (Grünig *et al.*, 2002; Grünig *et al.*,

2004; Piercey *et al.*, 2004; Queloz *et al.*, 2005; Grünig *et al.*, 2009). A su vez, especies como *Acephala applanata* Grünig & T.N.Sieber (Grünig y Sieber, 2005) y *A. macrosclerotium* Münzenberger & Bubner (Münzenberger *et al.*, 2009) tienen relación cercana con *P. fortinii*, diferenciándose morfológicamente de ésta por la ausencia de micelio aéreo y de esporulación, además de tener crecimiento más lento. Lo anterior permite apreciar que el entendimiento taxonómico de estos organismos es aún incipiente.

El método para aislar DSE dependerá de la especie vegetal a partir de la cual se quiera llevar a cabo. En especies arbóreas y herbáceas el proceso consiste en desinfectar superficialmente la raíz utilizando etanol, hipoclorito de sodio (NaOCl) o peróxido de hidrógeno (H₂O₂), en concentraciones que varían de acuerdo con el tipo de raíz. Posteriormente, se realizan lavados con agua destilada estéril (Yuan *et al.*, 2010b). Los medios de cultivo utilizados para el aislamiento son variados; por ejemplo, se ha utilizado el medio Czapek enriquecido con sacarosa, agar extracto de malta (AEM), medio de malta-levadura (MML), medio Melin-Norkrans (MMN), agar papa-dextrosa (APD), agar soya-tríptica (AST; Kernaghan *et al.*, 2003; Kernaghan y Patriquin, 2011). En estos medios de cultivo se recomienda aplicar antibióticos (estreptomycin, ampicilina, tetraciclina, oxitetraciclina, pe-

nicilina y cloranfenicol) que eviten el crecimiento de bacterias (Yuan *et al.*, 2010b), o bien, usar fungicidas como el benomil (Kernaghan *et al.*, 2003; Kernaghan y Patriquin, 2011). Las muestras se incuban en oscuridad bajo un intervalo de temperatura de 20-25 °C. Una vez que se presenta el crecimiento fúngico, las cepas son purificadas mediante el método de punta de hifa, que consiste en la transferencia de una hifa a una placa con el medio de aislamiento (Figura 1D). Posteriormente se procede a su identificación mediante la caracterización morfológica (taxonomía clásica), o bien, con la aplicación de técnicas de biología molecular (Zhang *et al.*, 2012). Silvani *et al.* (2008) propusieron un método simple para el aislamiento de microorganismos endófitos presentes en raíces utilizando como medio de cultivo Gelgro™, del cual se colocan gotas en la superficie de la caja de Petri, y en cada gota se siembra una raíz de la planta previamente desinfectada, cuando se comienza a ver crecimiento del hongo dentro de las gotas, las hifas son reaisladas en alguno de los medios de cultivo mencionados.

No obstante que se han comprobado algunos efectos benéficos en planta por los DSE, en la literatura aún no se reporta el uso de inoculantes a base de éstos, además de que su propagación se ha realizado a escala mínima (Schadt *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2008). Algunas cepas de DSE (*Lepto-*

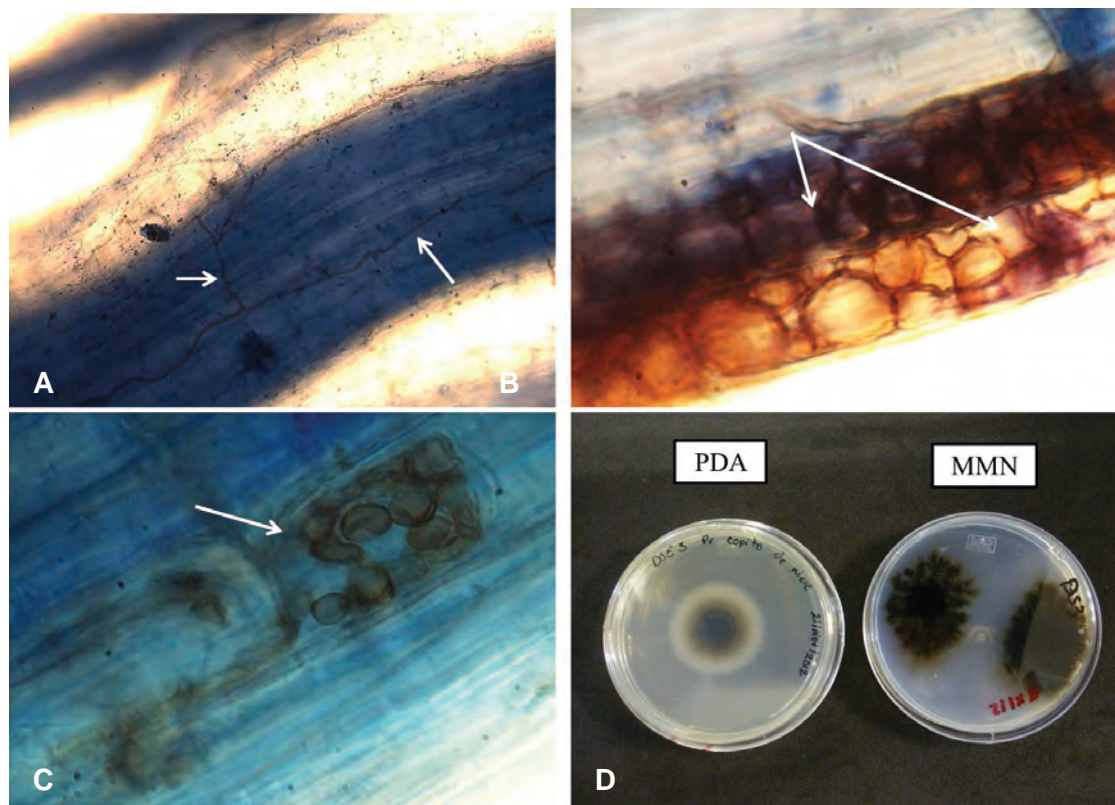


Figura 1. Estructuras fúngicas típicas de hongos endófitos septados oscuros (DSE) en raíces de plantas. A) Hifas extrarradicales e internas (flechas) en raíces de *Trisetum spicatum* (L.) Richt. B, C) Microesclerocios (flechas) en raíz de *Trisetum spicatum*. D) Cultivo de DSE aislado del pasto *Trisetum spicatum* en medio agar-papa-dextrosa (APD) y medio Melin-Norkrans (MMN) modificado, a los 12 días de crecimiento (Heredia-Acuña, Cristina, inédito).

dontidium orchidicola Sigler & Currah, *Paraphoma chrysanthemicola* (Hollós) Gruyter, Aveskamp & Verkley y *Lepidotontidium* sp.) actúan como promotoras de crecimiento de especies hortícolas como el tomate (*Solanum lycopersicum* L.), en la planta medicinal *Lycium barbarum* L. y en la orquídea *Dendrobium nobile* Lindl. (Hou y Guo, 2009; Andrade-Linares *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2012). Dichas pruebas se han realizado a nivel de laboratorio, sin encontrarse hasta el momento información sobre su aplicación extensiva.

Estructuras funcionales

Las estructuras observadas en las raíces colonizadas por DSE se caracterizan por la formación de apresorios con los que se inicia la colonización de la raíz (Uma *et al.*, 2012). Las hifas son septadas y hialinas en su desarrollo temprano (Figura 1A), pero cuando maduran presentan melanina; penetran los espacios intercelulares de la raíz formando en algunos casos estructuras poco diferenciadas denominadas microesclerocios (Figura 1B, C; Jumpponen, 2001). Estos microesclerocios han sido descritos como estructuras de almacenamiento y contienen sustancias de reserva que son utilizadas durante su germinación, además contienen proteínas y gránulos de polifosfato, y son resistentes a condiciones extremas como la sequía, el congelamiento y el descongelamiento (Yu *et al.*, 2001; Brenn *et al.*, 2008). Los microesclerocios formados por *Phialocephala fortinii* presentan reservas energéticas similares a las de los esclerocios formados por los hongos ectomicorrízicos *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. (Moore *et al.*, 1991) y *Sclerotinia minor* Jagger (Young *et al.*, 1993). Desde el punto de vista fisiológico, los microesclerocios podrían actuar como estructuras de intercambio nutricional entre el hongo y la planta; sin embargo, no se sabe si todas las especies de DSE forman dichas estructuras (Upson *et al.*, 2009a). La ausencia de microesclerocios y la reducida superficie de contacto de los mismos, en comparación con estructuras como los arbuscúlos formados por los HMA, o los enrollamientos hifales que se presentan en la micorriza ericoide, los hacen poco aptos para dicha función nutricional (Wu y Guo, 2008). Por otra parte, la pared gruesa y dura (Chet y Henis, 1975) y la melanina presentes en los microesclerocios representan factores limitantes para dicho intercambio nutricional. La melanina es producto de la polimerización de sustancias insolubles de alto peso molecular como la tirosina y los compuestos dihidroxifenólicos, que hacen que la permeabilidad de los microesclerocios sea muy baja (Abo, 1999).

Un ejemplo de cómo se lleva a cabo la colonización por DSE fue observado por Cameron (1998), quien observó que las hifas de *Phialocephala fortinii* entran por los pelos radiculares y forman microesclerocios en las células de la epidermis. Ocasionalmente las hifas penetran también el tejido vascular en especies como *Populus tremuloides* Michx. (Yu *et al.*, 2001).

Diversidad y distribución

Es difícil definir la diversidad de los DSE y de las especies vegetales que colonizan, para ello se necesita del estudio intenso de las asociaciones planta-DSE en los diferentes ecosistemas (Rodríguez *et al.*, 2009). Se han encontrado DSE asociados a 320 géneros y 114 familias botánicas (Cuadro 1; Ahlich y Sieber, 1996; Jumpponen y Trape, 1998), en las que se han identificado como especies de DSE a *Chloridium paucisporum* C.J.K.Wang & H.E.Wilcox, *Leptodontidium orchidicola*, *Phialocephala dimorphospora* W.B.Kendr., *P. fortinii* y *Phialophora finlandia* C.J.K.Wang & H.E.Wilcox (= *P. finlandica* (C.J.K. Wang & H.E. Wilcox) T.C. Harrington & McNew (Wang y Wilcox, 1985). De estas especies, actualmente se sabe que *P. fortinii* es un complejo de especies crípticas; en un estudio reciente se identificaron al menos 249 cepas de *P. fortinii* mediante las técnicas de RFLP e ISSR-PCR (Brenn *et al.*, 2008). Esta especie de DSE se ha reportado como dominante en las raíces de los miembros de la familia Pinaceae, aunque también se ha encontrado asociada con dicotiledóneas arbóreas y arbustivas y plantas herbáceas (Jumpponen y Trappe, 1998), en las que pueden cohabitar con otros simbiontes (Read y Haselwandter, 1981; Mandyam y Jumpponen, 2005; Alberton *et al.*, 2010). Por ejemplo, las raíces de *Salix humboldtiana* Willd. están colonizadas por el DSE *P. fortinii*, por especies no identificadas de HMA y por hongos ectomicorrízicos (HECM) como *Tomentella* sp. e *Inocybe* sp. (Wagg *et al.*, 2008; Becerra *et al.*, 2009).

Upson *et al.* (2009b) investigaron las afinidades filogenéticas de los DSE que colonizan las raíces de *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. y *Deschampsia antarctica* E.Dev. a partir de la secuenciación de genes ribosomales; obtuvieron diez grupos, nueve de ellos ubicados en los Helotiales, mientras que el último grupo mostró homología con un amplio número de secuencias indeterminadas de ascomicetes anamórficos. Por su parte, Yuan *et al.* (2010b) analizaron raíces de *Oryza granulata* Nees & Arn. ex Watt en China, e identificaron nuevas especies de DSE morfológicamente similares a las especies del género *Harpophora*.

Las especies de DSE reportadas con mayor frecuencia en la literatura pertenecen a la división Ascomycota, orden Helotiales, aunque algunas corresponden a los órdenes Magnaporthales, Chaetosphaeriales y Capnodiales (Cuadro 2). No obstante, la clasificación taxonómica de estos hongos aún no está bien definida.

Los primeros estudios relacionados con la distribución geográfica de los DSE fueron realizados por Read y Haselwandter (1981), en los que se encontró que en especies vegetales de hábitos alpinos donde hay DSE también están asociados HMA. Al parecer, la colonización por DSE está correlacionada con la altitud, ya que fue más intensa en altitudes de 3,100 a 3,200 m, mientras que la colonización por HMA disminuye al incrementar la altitud (Currah y van

Dyk, 1986; Treu *et al.*, 1996). En contraste, Ruotsalainen *et al.* (2004) no observaron diferencias en la colonización por DSE en raíces de plantas muestreadas a lo largo de un gradiente altitudinal que iba de 0 a 1,400 m. Por su parte, Schmidt *et al.* (2008) encontraron que la colonización por DSE a los 5,300 m fue 79% en promedio en plantas de la familia Asteraceae, y Pan *et al.* (2013) reportaron plantas de *Melandrium apetalum* (L.) Fenzl y *Poa litwinowiana* Ovcz. colonizadas por DSE a 5,500 m en un glaciar en China. Lo anterior sugiere que los DSE tienen un papel importante para las plantas que habitan a grandes altitudes, aunque su importancia ecológica e identidad taxonómica son desconocidas. Con respecto a la latitud y las condiciones climáticas no se ha reportado una relación, se registran colonizaciones por DSE de 32 y 27%, en *Colobanthus quitensis* y *Deschampsia antarctica*, respectivamente (Upton *et al.*, 2008).

En hábitats árticos, los HMA están completamente ausentes o bien, su presencia es esporádica, por lo que los DSE pueden actuar como microorganismos mutualistas para las plantas establecidas en esos ambientes (Newsham *et al.*, 2009). Väre *et al.* (1992) evaluaron la colonización por DSE en 76 especies vegetales de 19 familias botánicas en zonas árticas de Noruega, encontrando que los DSE son colonizadores predominantes, mientras que los HECM y los hongos micorrízicos ericoides (HMEric) se detectaron en un número restringido de plantas, y los HMA no estuvieron presentes en ninguna de las especies vegetales analizadas. En el caso de bosques templados, Kovács y Szigetvári (2002) encontraron que el 67% de las plantas estudiadas estaban colonizadas por HMA y DSE, y de manera más específica, 18 especies de plantas consideradas como no micorrízicas, presentaron hifas septadas o microesclerocios intra- e intercelulares característicos de los DSE. Barrow y Aaltonen (2001) observaron raíces de *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt en ecosistemas semiáridos en Nuevo México y descubrieron que su sistema radical estaba colonizado exclusivamente por DSE. En ecosistemas tropicales, Rains *et al.* (2003) evaluaron la presencia de HMA y HMEric en especies de plantas epífitas y terrestres de bosque lluvioso neotropical de Costa Rica, encontraron colonización por microesclerocios e hifas melanizadas de DSE. La presencia de asociaciones simbióticas en los ecosistemas mencionados es importante debido a la constante limitante de nutrientes en los suelos, principalmente de N y P, escasez que puede ser compensada por efecto de dichas asociaciones.

Efecto de los hongos endófitos septados oscuros en la nutrición vegetal

Poco se conoce de los efectos que los DSE tienen en las plantas, aunque se ha reportado que estos organismos pueden funcionar como patógenos, saprófitos, o bien como mutualistas semejantes a los hongos micorrízicos (Lingfei *et al.*, 2005). Dentro de las funciones ecológicas de estos

hongos se encuentra la mineralización de compuestos orgánicos ricos en P y N (Saito *et al.*, 2006; Green *et al.*, 2008; Upton *et al.*, 2009a), lo que confiere una función saprofítica semejante al resto de los hongos filamentosos. De acuerdo con Jumpponen (2001), el efecto ejercido por el DSE en la planta que resulta de la traslocación mineral, por ejemplo del nitrógeno, puede ser positivo, negativo o neutral. Sin embargo, debido al limitado número de estudios realizados sobre este aspecto, aún no se puede generalizar, pues el efecto puede variar, como sucede en las asociaciones micorrízicas (Johnson *et al.*, 1997; Karst *et al.*, 2008). Por ejemplo, *Phialocephala fortinii* presentó un efecto neutral en el crecimiento de *Pinus contorta* Douglas, cuando los niveles de N fueron bajos; en contraste, ante niveles altos de N se observó la promoción del crecimiento (Jumpponen *et al.*, 1998). *Phialocephala fortinii* se encuentra comúnmente en viveros donde se suministran altos niveles de N; en cambio, los hongos *Cadophora finlandica* y *Scytalidium vaccinii* Dalpé, Litten & Sigler son más comunes en viveros donde el suministro de N es bajo (Kernaghan *et al.*, 2003). En contraste, Mandyam y Jumpponen (2008) encontraron que la fertilización con N no afectaba de manera significativa la colonización por DSE en pastos como *Andropogon gerardii* Vitman, *Sorghastrum nutans* (L.) Nash., *Shizachyrium scoparium* (Michx.) Nash. y *Panicum virgatum* L. En tanto que en plántulas del pasto antártico *Deschampsia antarctica* (Poaceae) inoculadas con los DSE *Oculimacula yallundae* (Wallwork & Spooner) Crous & W.Gams, *Topeisia* sp., *Mollisia* sp. y una especie de ascomiceto anamórfico, se encontró que la concentración de N en brotes y raíz incrementó al aplicar fuentes orgánicas de N; dada la falta de estructuras reconocidas de intercambio nutricional, el aumento de la concentración de N en la planta se atribuye a la mineralización del N orgánico por parte de los DSE (Upton *et al.*, 2009a).

En el caso del fósforo, los estudios realizados por Saito *et al.* (2006) demostraron que las hifas de *Phialocephala fortinii* presentan estructuras vacuolares que almacenan polifosfatos; sin embargo, se desconoce si estas vacuolas están involucradas en el transporte de fósforo. El comportamiento del sistema vacuolar encontrado en *P. fortinii* es similar al conocido en la simbiosis micorrízica, en donde el P está presente en las hifas del hongo, desde donde es transportado como gránulos de polifosfatos hacia las estructuras micorrízicas de intercambio nutricional (Ashford y Allaway, 2002). El DSE identificado como *Aspergillus ustus* (Bainier) Thom & Church fue aislado e inoculado en plántulas de *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt., dicho hongo es capaz de solubilizar fósforo a partir de fuentes inorgánicas como la roca fosfórica y fosfato tricálcico, lo que facilita la adquisición de fósforo por la planta (Barrow y Osuna, 2002).

Debido al poco entendimiento de la biología de estos hongos, no se sabe si considerar a los DSE como hongos análogos a los hongos micorrízicos, pues no se ha demos-

Cuadro 1. Especies de hongos septados oscuros y sus plantas hospedantes (Basado en Jumpponen y Trappe, 1998).

Especie del endófito septado oscuro	Especie hospedante	Referencia
<i>Aspergillus ustus</i> (Bainier) Thom & Church.	<i>Atriplex canescens</i> (Pursh) Nutt.	Barrow (2003)
<i>Chloridium paucisporum</i> C.J.K.Wang & H.E.Wilcox	<i>Betula alleghansensis alleghaniensis</i> Britton <i>Picea rubens</i> Sarg. <i>Pinus resinosa</i> Aiton	Wilcox y Wang (1987) Wilcox y Wang (1987) Wang y Wilcox (1985)
<i>Cryptosporiopsis ericae</i> Sigler / <i>C. radicularadicicola</i> Kowalski & C.Bartnik	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	Wang et al.(2007)
<i>Harpophora oryzae</i> Z.L.Yuan, C.L.Zhang & F.C.Lin	<i>Oryza granulata</i> Nees & Arn. ex Watt. <i>Oryza sativa</i> L.	Yuan et al.(2010b) Yuan et al.(2010b)
<i>Heteroconium chaetospira</i> (Grove) M.B.Ellis	<i>Brassica campestris</i> L. <i>Rhododendron obtusum</i> var. <i>kaempferi</i> (Planch.) E. H.Wilson <i>Aralia nudicaulis</i> L. <i>Amelanchier alnifolia</i> (Nutt.) Nutt. ex M.Roem.	Yonezawa et al., (2004) Usuki y Narisawa (2005) Wilson et al.(2004) Wilson et al.(2004)
<i>Leptodontidium orchidicola</i> Sigler & Currah	<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill. <i>Achillea</i> sp. <i>Artemisia norvegica</i> Fr. <i>Betula alleghaniensis</i> Britton <i>Betula pumila</i> L. <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes <i>Carex</i> sp. <i>Castilleja</i> sp. <i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm. <i>Corallorhiza maculata</i> (Raf.) Raf. <i>C. trifida</i> Châtel. <i>Dryas octopetala</i> L. <i>Erigeron</i> sp. <i>Heracleum lanatum</i> Michx. <i>Listera borealis</i> Morong <i>Pedicularis bracteosa</i> Benth. <i>Picea glauca</i> (Moench) Voss <i>Piperia unalascensis</i> (Spreng.) Rydb <i>Platanthera hyperborea</i> (L.) Lindl. <i>Potentilla fruticosa</i> L. <i>Rubus</i> sp. <i>Salix glauca</i> L. <i>Spiranthes lacera</i> (Raf.) Raf. <i>Trollius albiflorus</i> (A.Gray) Rydb.	Fernando y Currah (1996) Fernando y Currah (1996) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1995) Currah y Sherburne (1992) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1995) Currah y Sherburne (1992) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1996) Fernando y Currah (1996) Fernando y Currah (1996) Currah et al.(1990) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1996) Fernando y Currah (1996) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1996) Fernando y Currah (1995) Fernando y Currah (1996)
<i>Microdochium</i> sp.	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	Mandyam et al. (2013)
<i>Periconia macrospinosus</i> Lefebvre & Aar.G.Johnson	<i>Andropogon gerardii</i> Vitman. <i>Elymus canadensis</i> L. <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	Kageyama et al.(2008) Kageyama et al.(2008) Mandyam et al.(2013)
<i>Phialocephala dimorphospora</i> Kendrick	<i>Picea mariana</i> (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb. <i>P. rubens</i> Sarg. <i>Pinus resinosa</i> Aiton	Richard y Fortin (1973, 1974) Wilcox y Wang (1987) Wilcox y Wang (1987)
<i>Phialocephala fortinii</i> s.l	<i>Abies alba</i> Mill. <i>Alnus rubra</i> Bong. <i>Amerorchis rotundifolia</i> (Banks ex Pursh) Hultén <i>Andromeda polifolia</i> L. <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	Ahlich y Sieber (1996) Ahlich y Sieber (1996) Currah et al.(1987) Hambleton y Currah (1997) Ahlich y Sieber (1996) Currah et al.(1987)

Cuadro 1. Continuación.

Especie del endófito septado oscuro	Especie hospedante	Referencia
<i>Phialocephala fortinii</i> s.l.	<i>Cassiope mertensiana</i> (Bong.) G.Don.	Currah y Tsuneda (1993)
	<i>C. tetragona</i> (L.) D.Don	Hambleton y Currah (1997)
	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>Dryas octopetala</i> L.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>Empetrum nigrum</i> L.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>Fagus sylvatica</i> L.	Ahlich y Sieber (1996)
	<i>Gaultheria humifusa</i> (Graham) Rydb.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>G. shallon</i> Pursh.	Ahlich y Sieber (1996)
	<i>Kalmia microphylla</i> (Hook.) A.Heller	Currah y Tsuneda (1993)
	<i>K. polifolia</i> Wangenh.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>Luetkea pectinata</i> (Pursh) Kuntze	Currah y Tsuneda (1993)
	<i>Lupinus latifolius</i> J.Agardh	O'Dell <i>et al.</i> (1993)
	<i>Menziesia ferruginea</i> Sm.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst.	Ahlich y Sieber (1996)
	<i>Pinus contorta</i> Douglas ex Loudon	Jumpponen <i>et al.</i> (1998)
	<i>P. resinosa</i> Aiton	Wilcox y Wang (1987)
	<i>P. sylvestris</i> L.	Ahlich y Sieber (1996)
	<i>Potentilla fruticosa</i> L.	Fernando y Currah (1996)
	<i>Phyllodoce empetriformis</i> (Sm.) D.Don.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>P. glanduliflora</i> (Hook.) Coville	Hambleton y Currah (1997)
	<i>Rhododendron albiflorum</i> Hook	Hambleton y Currah (1997)
	<i>R. brachycarpum</i> Auct.	Currah <i>et al.</i> (1993)
	<i>R. obtusum</i> (Lindl.) Planch.	Currah y Tsuneda (1993)
	<i>Salix glauca</i> L.	Fernando y Currah (1996)
	<i>Vaccinium membranaceum</i> Douglas ex Hook.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>V. myrtilloides</i> Michx.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>V. myrtillus</i> L.	Ahlich y Sieber (1996)
	<i>V. scoparium</i> Leiberg ex Coville	Hambleton y Currah (1997)
	<i>V. uliginosum</i> L.	Hambleton y Currah (1997)
	<i>V. vitis-idaea</i> L.	Hambleton y Currah (1997)
<i>Phialophora finlandia</i> / <i>Phialophora finlandica</i> C.J.K.Wang & H.E.Wilcox	<i>Betula alleghansensis</i> Britton.	Wilcox y Wang (1987)
	<i>Picea rubens</i> Sarg.	Wilcox y Wang (1987)
	<i>Pinus resinosa</i> Aiton.	Wilcox y Wang (1987)
	<i>P. sylvestris</i> L.	Wang y Wilcox (1985)

trado que exista una traslocación de nutrientes a través de las hifas fúngicas como sucede en la simbiosis micorrízica (Siddiqui y Pichtel, 2008; Smith y Read, 2008); aparentemente, los DSE no forman estructuras con dicha capacidad (Peterson *et al.*, 2008). Upson *et al.* (2009a) postulan que es probable que la mayoría de los DSE utilicen enzimas proteolíticas para mineralizar el N orgánico y con ello hacerlo disponible para la planta (Caldwell *et al.*, 2000). Existen evidencias de que el DSE *Heteroconium chaetospora* (Grove) M.B.Ellis transfiere N proveniente de aminoácidos, como la leucina, a la planta *Brassica capestris* L. a cambio de fuentes de carbono (Usuki y Narisawa, 2007). Asimismo, otros estudios proponen que los DSE promueven el uso eficiente de los nutrientes cuando existen elevadas concentraciones de CO₂ (Alberton *et al.*, 2010), lo cual sugiere que los DSE pueden regular la respuesta de la planta a los cambios bióticos y abióticos del ecosistema (Zhang *et al.*, 2013).

En plántulas de abeto rojo inoculadas con *Hebeloma bryogenes* Vesterh (HECM), *Phialocephala fortinii* (DSE) y *Cadophora finlandica* (HMEric) se evaluó la nutrición y la composición de las acículas; con la inoculación de *P. fortinii* aumentó la concentración de cera, aunque el contenido de carotenoides disminuyó (Mrnka *et al.*, 2009). La inoculación del DSE *Leptodontidium orchidicola* Single & Currah en *Solanum lycopersicum* incrementó el contenido de glucosa, así como la biomasa del fruto; además, redujo la incidencia del patógeno *Verticillium dahliae* Kleb. (Andrade-Linares *et al.*, 2011).

Hamilton *et al.* (2012) sugieren que las relaciones endosimbióticas contribuyen a la actividad antioxidante de una planta, lo que genera una retroalimentación entre las células vegetales y fúngicas mediante la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS, por sus siglas en inglés). Así, las plantas inoculadas con DSE presentaron una acti-

Cuadro 2. Clasificación taxonómica de las especies de hongos endófitos septados oscuros (DSE) con mayor cantidad de reportes en la literatura

Clasificación taxonómica de los DSE						
Reino			Fungi			
Phylum			Ascomycota			
Clase		Leotiomycetes		Sordariomycetes		Dothideomycetes
Orden		Helotiales		Magnaporthales	Chaetosphaeriales	Capnodiales
Género	<i>Cadophora</i>	<i>Leptodontidium</i>	<i>Phialocephala</i>	<i>Harpophora</i>	<i>Chloridium</i>	<i>Heteroconium</i>
Especie	<i>Cadophora finlandica</i> / <i>Phialophora finlandica</i> <i>Phialophora verrucosa</i> <i>Phialophora gregata</i> <i>Phialophora radicola</i>	<i>Leptodontidium</i> <i>orchidicola</i> <i>Phialocephala</i> <i>dimorphospora</i>	<i>Phialocephala</i> <i>fortinii</i> .	<i>H. radicola</i> <i>H. maydis</i> <i>H. graminicola</i> <i>H. oryzae</i> <i>H. zeicola</i>	<i>Chloridium</i> <i>paucisporum</i>	<i>Heteroconium</i> <i>chaetospora</i>

Fuente: Wang y Wilcox (1985); De Hoog *et al.* (1999); Schadt *et al.* (2001); Jumpponen y Trappe (1998); Yuan *et al.* (2010a, b); Usuki y Narisawa (2005).

vidad incrementada de polifenol oxidasas como mecanismo para detoxificar la acumulación de ROS (Mandyam *et al.*, 2010). Algunas especies de *Phialocephala* son capaces de producir metabolitos que pueden impactar positivamente en la fisiología de la planta (Grünig *et al.*, 2003). Bartholdy *et al.* (2001) cuantificaron la producción de sideróforos de hidroxamato producidos por *P. fortinii* bajo diferentes condiciones de pH; los sideróforos de quelato de hierro ayudan a la absorción de hierro en suelos en donde existe limitación de este elemento, lo que sugiere un potencial en la traslocación de hierro en el mutualismo endófito-planta (Bartholdy *et al.*, 2001). Khashtini *et al.* (2012) determinaron que el DSE *Veronaeopsis simplex* (Papendorf) Arzanlou & Crous es capaz de producir sideróforos e incrementar el vigor y la biomasa de *Brassica campestris* L. De acuerdo con dichos autores, la producción de sideróforos por parte de *V. simplex*, en conjunción con la formación de una abundante red de hifas melanizadas, confieren a las plantas resistencia contra *Fusarium oxysporum* Schltdl. Tellenbach *et al.* (2013) probaron que *P. europaea* Grünig & T.N.Sieber inhibe el crecimiento de *Phytophthora citricola* Sawada por medio de la producción de metabolitos secundarios identificados como esclerotininas: esclerotinina A y esclerotinina B.

Interacciones de los hongos endófitos septados oscuros con hongos micorrízicos

Los primeros reportes sobre las interacciones entre hongos micorrízicos y los DSE datan de los años 1922 y 1924 (Read y Haselwandter, 1981). Además, se sugiere que ocasionalmente los DSE reemplazan a los HMA y a los HECM en ecosistemas árticos y alpinos debido a las condiciones ambientales extremas, ya que estos hongos se encuentran de manera constante (Redman *et al.*, 2002; Chaudhry *et al.*,

2009; Upson *et al.*, 2009b; Pan *et al.*, 2013).

Los DSE *Leptodontidium* sp., *L. orchidicola* y *Phialocephala fortinii* han sido registrados como colonizadores de orquídeas como *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Corallorhiza maculata* Raf. y *Dendrobium nobile* (Currah *et al.*, 1987; Currah y Sherburne, 1992; Fernando y Currah, 1996; Hou y Guo, 2009). Se han encontrado, asimismo asociados con las raíces de equisetos (*Equisetum* spp.) en interacción con HMA cuya colonización fue menos abundante con respecto a la producida por DSE (Hodson *et al.*, 2009).

La presencia de DSE en ambientes acuáticos se ha reportado en plantas hidrófilas, aunque su identificación taxonómica se desconoce. La colonización por estos hongos es similar a la causada por HMA (Kai y Zhiwei, 2006). Macrofitas acuáticas como *Limnobium variegatum* (H.B.K. ex. Willd) Heine y *Polygonum ferrugineum* Wedd. presentan colonización por HMA y DSE (Fraccaro de Marins *et al.*, 2009). La presencia constante de DSE en hábitats acuáticos sugiere que son importantes en este tipo de ambientes; sin embargo, existen pocas investigaciones de las interacciones entre éstos y los HMA en plantas acuáticas (Weishampel y Bedford, 2006).

Ruotsalainen *et al.* (2002) evaluaron la estacionalidad de la colonización por HMA y DSE en especies vegetales como *Alchemilla glomerulans* Buser, *Carex vaginata* Tausch, *Ranunculus acris* subsp. *pumilus* (Wahlenb.) Á.Löve & D.Löve y *Trollius europaeus* L. durante la época de crecimiento, observando que aunque la colonización por DSE fue variable en cada especie, ésta disminuyó al final de la estación de crecimiento (Ruotsalainen *et al.*, 2002). La presencia de hifas melanizadas y microesclerocios es afectada por la época del año, como sucede con los HMA; por ejemplo, en especies como *Mentha piperita* L. y *Equi-*

setum arvense L. la densidad de microesclerocios e hifas incrementaron al final de la temporada de lluvias, en comparación con la temporada de secas, donde no se observaron estas estructuras (Likar *et al.*, 2009).

En ecosistemas perturbados se han observado DSE en especies vegetales capaces de asociarse con hongos micorrízicos. Horton *et al.* (1998) encontraron que las raíces de plántulas de *Pinus muricata* D. Don estaban colonizadas simultáneamente por HECM, HMA y DSE después de un incendio natural; en el caso de los DSE se observó la abundancia de microesclerocios. En bosques de tierras bajas algunas especies vegetales monocotiledóneas y dicotiledóneas se asocian con DSE y HMA después de sufrir inundaciones, aunque la colonización por DSE estuvo negativamente correlacionada con la colonización de HMA (Weishampel y Bedford, 2006; Stevens *et al.*, 2010). La colonización por HMA se reduce dependiendo de la magnitud de la inundación a la que esté sometida la planta; mientras que los DSE, al parecer, se adaptan a condiciones de inundación severa por lo que pueden persistir en el hospedante (Miller, 2000).

En el caso de suelos contaminados por metales pesados (Cd y Pb), la colonización por DSE en *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl. aunque baja, fue constante, mientras que la colonización por HMA fue limitada; lo que indica una mayor tolerancia de los DSE con respecto a los HMA a estos contaminantes (Deram *et al.*, 2008). Además, los DSE no sólo confieren tolerancia hacia Pb en *Salix cuprea* L., sino que su colonización incrementó al aumentar la concentración de Pb de 7 a 51 mg kg⁻¹ (Regvar *et al.*, 2010). Los pastos *Carex fluvialis* Boott y *Arenaria serpyllifolia* L., y el arbusto *Buddleja officinalis* Maxim., que crecen en suelos contaminados por Pb, Zn y Cd se encuentran colonizados por especies de DSE de los géneros *Exophiala*, *Cadophora* (anamorfo de *Phialophora*), *Phialocephala* y *Leptodontidium* (Zhang *et al.*, 2013). Estas especies de DSE son comunes en suelos contaminados por metales pesados (Likar y Regvar, 2009; Regvar *et al.*, 2010; Likar, 2011). El uso de DSE en sistemas de biorremediación (incluyendo la fitorremediación) de suelos contaminados por metales pesados e hidrocarburos resulta un área atractiva en México, debido a la existencia de al menos 25,967 km² de suelo degradado como consecuencia de la actividad minera, industria química y petroquímica (Martínez-Prado *et al.* 2011).

Perspectivas y conclusiones

En México no se han realizado estudios enfocados a generar conocimientos acerca de DSE, no obstante la gran diversidad de plantas en las que pueden estar presentes y las funciones que sobre éstas y los ecosistemas puedan estar ejerciendo. El desarrollo de investigaciones que permitan conocer la riqueza, abundancia y diversidad de los DSE en las zonas áridas, semiáridas, bosques templados, bosques tropicales

secos y húmedos, pastizales y humedales de México, constituye por sí mismo un reto ineludible de abordar para mejorar y complementar el conocimiento de la biodiversidad del país. Lo anterior, sumado al potencial de aprovechamiento que ofrecen estos recursos, genera líneas de investigación muy atractivas para México.

Como se indicó a lo largo del manuscrito, plantas de los géneros *Pinus*, *Quercus* y *Salix*, y de grupos como bromelias, pastos, solanáceas y asteráceas, entre otros muchos, se asocian con DSE; por lo que en México, donde se encuentran 72 especies de *Pinus*, 150 de *Quercus* (Perry, 1991; Valencia-A., 2004), 342 de bromelias (Espejo-Serna *et al.*, 2004), entre las que se incluyen las del género *Tillandsia*, cuyas especies han sido también reportadas como hospedantes de DSE, (Lugo *et al.*, 2009) por mencionar algunos, es claro que existe una enorme cantidad de hospedantes potenciales. Sin embargo, sólo existen dos menciones acerca de la colonización por DSE en algunas plantas de territorio mexicano. La primera corresponde a un reporte acerca de la colonización por DSE en 15 especies de bromelias recolectadas en el estado de Jalisco (Allen *et al.*, 1993). En la segunda mención Medina-Roldán *et al.* (2008) estudiaron los niveles de colonización por DSE y HMA en *Bouteloua gracilis* H.B.K. Lag. ex Steud. en pastizales semiáridos sometidos a diferentes niveles de pastoreo en el centro de México. Los autores encontraron niveles de colonización cuatro veces más altos por DSE que por HMA, que asociaron con un efecto de competencia por C entre ambos grupos de simbiontes; no obstante, resaltan que el mantenimiento constante de ambas simbiosis fúngicas, por DSE y HMA, bajo todas las condiciones de pastoreo, puede constituir una estrategia de supervivencia adecuada para que *B. gracilis* resista dicha actividad. Sin embargo, también señalan la necesidad de realizar más investigaciones para dilucidar con claridad esta respuesta.

Con respecto a especies de interés agrícola, en México se cultivan maíz, frijol, chile y jitomate, los cuales son alimentos básicos en la dieta de la población; sin embargo, los estudios enfocados a la evaluación de los DSE como microorganismos promotores de crecimiento vegetal en dichas plantas son escasos, aun cuando su presencia y algunos efectos benéficos en cultivos hortícolas han sido señalados (Muthukumar y Tamilselvi, 2010; Andrade-Linares *et al.*, 2011).

Lo anterior justifica la necesidad de realizar investigaciones para, en principio, conocer a los DSE que existen en el país y a las especies vegetales con las que están asociados, así como para comprender desde el punto de vista básico, los efectos directos e indirectos que potencialmente pueden tener los DSE en las plantas que colonizan (adquisición de nutrientes, liberación de metabolitos secundarios y resistencia a patógenos, etc.). De igual forma, las interacciones tripartitas (DSE-planta-hongos micorrízicos) representan fuentes de investigación emergentes encaminadas a enten-

der la función y beneficios que pueden tener cada uno de los organismos involucrados y el papel funcional del sinergismo establecido entre ellos.

Los DSE son un reto para los investigadores, pues esta innovadora línea de investigación, de ser bien explorada, puede generar cepas o consorcios que promuevan el crecimiento de especies de interés forestal y agrícola; así como de biotecnologías dirigidas a aspectos ambientales, ya que los datos recopilados aquí permiten vislumbrar el potencial de los DSE en procesos de remediación de zonas contaminadas por hidrocarburos, metales pesados o bien, de zonas perturbadas por desastres naturales en México.

Literatura citada

- Abo E.A.H.A. 1999. Sclerotial development, melanin production and lipid peroxidation by *Sclerotium rolfsii*. *Folia Microbiologica* **44**:181-186.
- Ahlich K. y Sieber T.N. 1996. The profusion of dark septate endophytic fungi in non-ectomycorrhizal fine roots of forest trees and shrubs. *New Phytologist* **132**:259-270.
- Aguirre-Acosta E., Ulloa M., Aguilar S., Cifuentes J. y Valenzuela R. 2014. Biodiversidad de hongos en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad Supl.* **85**:S76-S81.
- Alberton O., Kuyper T.W. y Summerbell R.C. 2010. Dark septate root endophytic fungi increase growth of Scots pine seedling under elevated CO₂ through enhanced nitrogen use efficiency. *Plant and Soil* **328**:459-470.
- Allen M.F., Rincon E., Allen E.B., Huante P. y Dunn J.J. 1993. Observations of canopy bromeliad roots compared with plants rooted in soils of seasonal tropical forest, Chamela, Jalisco, Mexico. *Mycorrhiza* **4**:27-28.
- Andrade-Linares D.R., Grosch R., Restrepo S., Krumbein A. y Franken P. 2011. Effects of dark septate endophytes on tomato plant performance. *Mycorrhiza* **21**:413-422.
- Ashford A.E. y Allaway W.G. 2002. The role of the motile tubular vacuole system in mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* **244**:177-187.
- Bagyalakshmi G., Muthukumar T., Sathiyadash K. y Muniappan V. 2010. Mycorrhizal and dark septate fungal associations in shola species of Western Ghats, Southern India. *Mycoscience* **51**:44-52.
- Barrow J.R. 2003. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands. *Mycorrhiza* **13**:239-247.
- Barrow J. y Aaltonen R. 2001. Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. roots by dark septate fungi and the influence of host physiological activity. *Mycorrhiza* **11**:199-205.
- Barrow J.R. y Osuna P. 2002. Phosphorus solubilization and uptake by dark septate fungi in fourwing saltbush, *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. *Journal of Arid Environments* **51**:449-459.
- Bartholdy B.A., Berreck M. y Haselwandter K. 2001. Hydroxamate siderophore synthesis by *Phialocephala fortinii*, a typical dark septate fungal root endophyte. *Biomaterials* **14**:33-42.
- Becerra A.G., Nouhra E.R., Silva M.P. y McKay D. 2009. Ectomycorrhizae, arbuscular mycorrhizae, and dark-septate fungi on *Salix humboldtiana* in two riparian populations from central Argentina. *Mycoscience* **50**:343-352.
- Bonfante P. y Anca I.A. 2009. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: A network of interactions. *Annual Review of Microbiology* **63**:363-383.
- Brenn N., Menkis A., Grünig C.R., Sieber T.N. y Holdenrieder O. 2008. Community structure of *Phialocephala fortinii* s. lat. in European tree nurseries, and assessment of the potential of the seedlings as dissemination vehicles. *Mycological Research* **112**:650-662.
- Caldwell B.A., Jumpponen A. y Trappe J.M. 2000. Utilization of mayor detrital substrates by dark-septate, root endophytes. *Mycologia* **92**:230-232.
- Cameron S.L. 1998. Colonization of *Populus tremuloides* seedlings by the fungus *Phialocephala fortinii* in the presence of the ectomycorrhizal fungus *Thelephora terrestris*. M.Sc. Thesis, The Faculty of Graduate Studies of The University of Guelph, Guelph. 61 pp.
- Chaudhry M.S. Rahman S.U., Ismaiel M.S., Sarwar G., Saeed B. y Nasim F.H. 2009. Coexistence of arbuscular mycorrhizae and dark septate endophytic fungi in an undisturbed and a disturbed site of an arid ecosystem. *Symbiosis* **49**:19-28.
- Chet I. y Henis Y. 1975. Sclerotial morphogenesis in fungi. *Annual Review of Phytopathology* **13**:169-192.
- Currah R.S. y Sherburne R. 1992. Septal ultrastructure of some fungal endophytes from boreal orchid mycorrhizas. *Mycological Research* **96**:583-587.
- Currah R.S. y Tsuneda A. 1993. Vegetative and reproductive morphology of *Phialocephala fortinii* (Hyphomycetes, *Mycelium radialis atrovirens*) in culture. *Transactions of the Mycological Society of Japan* **34**:345-356.
- Currah, R.S. y van Dyk M. 1986. A survey of some perennial vascular plant species native to Alberta for occurrence of mycorrhizal fungi. *Canadian Field Naturalist* **100**:330-342.
- Currah R.S., Sigler L. y Hambleton S. 1987. New records and new taxa of fungi from the mycorrhizae of terrestrial orchids of Alberta. *Canadian Journal of Botany* **65**:2473-2482.
- Currah R.S., Smreciu E.A. y Hambleton S. 1990. Mycorrhizae and mycorrhizal fungi of boreal species of *Platanthera* and *Coeloglossum* (Orchidaceae). *Canadian Journal of Botany* **68**:1171-1181.
- Currah R.S., Tsuneda A. y Murakami S. 1993. Morphology and ecology of *Phialocephala fortinii* in roots of *Rhododendron brachycarpum*. *Canadian Journal of Botany* **71**:1639-1644.
- De Hoog G.S., Weenink X.O. y Gerrits van den Ende A.H.G. 1999. Taxonomy of the *Phialophora verrucosa* complex with the description of two new species. *Studies of Mycology* **43**:107-122.
- Deram A., Languereau-Leman F., Howsam M., Petit D. y van Haluwyn C. 2008. Seasonal patterns of cadmium accumulation in *Arrhenatherum elatius* (Poaceae): influence of mycorrhizal and endophytic fungal colonization. *Soil Biology and Biochemistry* **40**:845-848.
- Espejo-Serna A., López-Ferrari A., Ramírez-Morillo I., Holst B.K., Luther H.E. y Till W. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* **25**:33-86.
- Fernando A.A. y Currah R.S. 1995. *Leptodontidium orchidicola* (*Mycelium radialis atrovirens* complex): aspects of its conidogenesis and ecology. *Mycotaxon* **54**:287-294.
- Fernando A.A. y Currah R.S. 1996. A comparative study of the effects of the root endophytes *Leptodontidium orchidicola* and *Phialocephala fortinii* (Fungi imperfecti) on the growth of

- some subalpine plants in culture. *Canadian Journal of Botany* **74**:1071-1078.
- Fraccaro de Marins J., Carrenho R. y Thomaz S.M. 2009. Occurrence and coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate fungi in aquatic macrophytes in a tropical river-floodplain system. *Aquatic Botany* **91**:13-19.
- Green L.E., Porras-Alfaro A. y Sinsabaugh R.L. 2008. Translocation of nitrogen and carbon integrates biotic crust and grass production in desert grassland. *Journal of Ecology* **96**:1076-1085.
- Grünig C.R. y Sieber T.N. 2005. Molecular and phenotypic description of the widespread root symbiont *Acephala aplana* gen. et sp. nov., formerly known as dark-septate endophyte Type 1. *Mycologia* **97**:628-640.
- Grünig C.R., Linde C.C., Sieber T.N. y Rogers S.O. 2003. Development of single-copy RFLP markers for population genetic studies of *Phialocephala fortinii* and closely related taxa. *Mycological Research* **107**:1332-1341.
- Grünig C.R., Queloz V., Duò A. y Sieber T.N. 2009. Phylogeny of *Phaeomollisia piceae* gen. sp. nov.: a dark, septate, conifer-needle endophyte and its relationships to *Phialocephala* and *Acephala*. *Mycological Research* **113**:207-221.
- Grünig C.R., Sieber T.N., Rogers S.O. y Holdenrieder O. 2002. Genetic variability among strains of *Phialocephala fortinii* and phylogenetic analysis of the genus *Phialocephala* based on rDNA ITS sequence comparisons. *Canadian Journal of Botany* **80**:1239-1249.
- Grünig C.R., McDonald B.A., Sieber T.N., Rogers S.O. y Holdenrieder O. 2004. Evidence for subdivision of the root-endophyte *Phialocephala fortinii* into cryptic species and recombination within species. *Fungal Genetics and Biology* **41**:676-687.
- Hambleton S. y Currah R.S. 1997. Fungal endophytes from the roots of alpine and boreal Ericaceae. *Canadian Journal of Botany* **75**:1570-1581.
- Hamilton C.E., Gundel P.E., Helander M. y Saikkonen K. 2012. Endophytic mediation of reactive oxygen species and antioxidant activity in plants: a review. *Fungal Diversity* **54**:1-10.
- Hodson E., Shahid F., Basinger J. y Kaminskyj S. 2009. Fungal endorhizal associates of *Equisetum* species from Western and Arctic Canada. *Mycological Progress* **8**:19-27.
- Horton T.R., Cázares E. y Bruns T.D. 1998. Ectomycorrhizal, vesicular-arbuscular and dark septate fungal colonization of bishop pine (*Pinus muricata*) seedlings in the first 5 months of growth after wildfire. *Mycorrhiza* **8**:11-18.
- Hou X.Q. y Guo S.X. 2009. Interaction between a dark septate endophytic isolate from *Dendrobium* sp. and roots of *D. nobile* seedlings. *Journal of Integrative Plant Biology* **51**:374-381.
- Johnson N.C., Graham J.H. y Smith F.A. 1997. Functioning of mycorrhizal association along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* **135**:575-585.
- Jumpponen A. 2001. Dark septate endophytes ? are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* **11**:207-211.
- Jumpponen A. y Trappe J.M. 1998. Dark septate root endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytologist* **140**:295-310.
- Jumpponen A., Mattson K.G. y Trappe J.M. 1998. Mycorrhizal functioning of *Phialocephala fortinii* with *Pinus contorta* on glacier forefront soil: interactions with soil nitrogen and organic matter. *Mycorrhiza* **7**:261-265.
- Kageyama S.A., Mandyam K.G. y Jumpponen A. 2008. Diversity, function and potential applications of the root-associated endophytes. In: Varma A. Ed. *Mycorrhiza*, 3th ed., pp. 29-57, Springer-Verlag, Germany.
- Kai W. y Zhiwei Z. 2006. Occurrence of arbuscular mycorrhizas and dark septate endophytes in hydrophytes from lakes and streams in Southwest China. *International Review Hydrobiology* **91**:29-37.
- Karst J., Marczak L., Jones M.D. y Turkington R. 2008. The mutualism-parasitism continuum in ectomycorrhizas: a quantitative assessment using meta-analysis. *Ecology* **89**:1032-1042.
- Kernaghan G. y Patriquin G. 2011. Host associations between fungal root endophytes and boreal trees. *Microbial Ecology* **62**:460-473.
- Kernaghan G., Sigler L. y Khasa D. 2003. Mycorrhizal and root endophytic fungi of containerized *Picea glauca* seedlings assessed by rDNA sequence analysis. *Microbial Ecology* **45**:128-136.
- Khastini R.O., Ohta H. y Narisawa K. 2012. The role of dark septate endophytic fungus, *Veronaopsis simplex* Y34, in Fusarium disease suppression in Chinese cabbage. *Journal of Microbiology* **50**:618-624.
- Knapp D.G., Pintye A. y Kovács G.M. 2012. The dark side is not fastidious - dark septate endophytic fungi of native and invasive plants of semiarid sandy areas. *PLoS ONE* **7**:e32570.
- Kovács G.M. y Szigetvári C. 2002. Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the great Hungarian plain. *Phyton* **42**: 211-223.
- Lane C.E. y Archibald J.M. 2008. The eukaryotic tree of life: endosymbiosis takes its TOL. *Trends in Ecology and Evolution* **23**:268-275.
- Likar M. 2011. Dark septate endophytes and mycorrhizal fungi of trees affected by pollution. In: Pirttilä, A.M. y Frank A.C. Eds. *Endophytes of Forest Trees. Biology and Applications*, pp. 189-201, Springer, Nueva York.
- Likar M. y Regvar M. 2009. Application of temporal temperature gradient gel electrophoresis for characterisation of fungal endophyte communities of *Salix caprea* L. in a heavy metal polluted soil. *Science of the Total Environment* **407**:6179-6187.
- Likar M., Regvar M., Mandić-Mulec I., Stres B. y Bothe H. 2009. Diversity and seasonal variations of mycorrhiza and rhizosphere bacteria in three common plant species at the Slovenian Ljubljana Marsh. *Biology and Fertility of Soils* **45**:573-583.
- Lingfei L., Anna Y. y Zhiwei Z. 2005. Seasonality of arbuscular mycorrhizal symbiosis and dark septate endophytes in a grassland site in Southwest China. *FEMS Microbiology Ecology* **54**:367-373.
- Lugo M.A., Molina M.G., y Crespo E.M. 2009. Arbuscular mycorrhizas and dark septate endophytes in bromeliads from South American arid environment. *Symbiosis* **47**:17-21.
- Llorente-Bousquets J. y Ocegueda S. 2008. Estado de conocimiento de la biota. En: Soberón J., Halffter G. y Llorente-Bousquets J. Eds., *Capital Natural de México, Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad*, pp. 283-322, México, D.F.
- Mandyam K. y Jumpponen A. 2005. Seeking the elusive function of the root-colonizing dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology* **53**:173-189.
- Mandyam K. y Jumpponen A. 2008. Seasonal and temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi in a tallgrass prairie ecosystems are minimally affected by nitrogen enrichment. *Mycorrhiza* **18**:145-155.
- Mandyam K., Fox C. y Jumpponen A. 2012. Septate endophyte

- colonization and host responses of grasses and forbs native to a tallgrass prairie. *Mycorrhiza* **22**:109-119.
- Mandyam K., Loughin T. y Jumpponen A. 2010. Isolation and morphological and metabolic characterization of common endophytes in annually burned tallgrass prairie. *Mycologia* **102**:813-821.
- Mandyam K.G., Roe J. y Jumpponen A. 2013. *Arabidopsis thaliana* model system reveals a continuum of responses to root endophyte colonization. *Fungal Biology* **117**:250-260.
- Martínez-Prado A., Pérez-López MaE., Pinto-Espinoza J., Gurrola-Nevárez B.A. y Osorio-Rodríguez A.L. 2011. Biorremediación de suelo contaminado con hidrocarburos empleando lodos residuales como fuente alterna de nutrientes. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* **27**:241-252.
- Mayerhofer M.S., Kernaghan G. y Harper K.A. 2013. The effects of fungal root endophytes on plant growth: a meta-analysis. *Mycorrhiza* **23**:119-128.
- Medina-Roldán E., Arredondo J.T., Huber-Sannwald E., Chapa-Vargas L. y Oldalde-Portugal V. 2008. Grazing effects on fungal root symbionts and carbon and nitrogen storage in a shortgrass steppe in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **72**:546-556.
- Miller S.P. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist* **145**:145-155.
- Moore A.E.P., Ashford A.E. y Peterson R.L. 1991. Reverse substances in *Paxillus involutus* sclerotia. Determination by histochemistry and X-ray microanalysis. *Protoplasma* **163**:67-81.
- Mrnka L., Tokárová H., Vosátka M. y Matějka P. 2009. Interaction of soil filamentous fungi affects needle composition and nutrition of Norway spruce seedlings. *Trees* **23**:887-897.
- Münzenberger B., Bubner B., Wöllecke J., Sieber T.N., Bauer R., Fladung M. y Hüttl R.F. 2009. The ectomycorrhizal morphotype *Pinirhiza sclerotia* is formed by *Acephala macrosclerotiorum* sp. nov., a close relative of *Phialocephala fortinii*. *Mycorrhiza* **19**:481-492.
- Muthukumar T. y Tamilselvi V. 2010. Occurrence and morphology of endorhizal fungi in crop species. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* **12**:593-604.
- Newsham K.K., Upson R. y Read D.J. 2009. Mycorrhizas and dark septate endophytes in Polar Regions. *Fungal Ecology* **2**:10-20.
- O'Dell T.E., Massicotte H.B. y Trappe J.M. 1993. Root colonization of *Lupinus latifolius* Agardh. and *Pinus contorta* Dougl. by *Phialocephala fortinii* Wang & Wilcox. *New Phytologist* **124**:93-100.
- Pan J., Liu Y., He X., Kang S., Hou Y., An L. y Feng H. 2013. Arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi at 5,500 m on a glacier forefront in the Qinghai-Tibet Plateau, China. *Symbiosis* **60**:101-105.
- Perry J.P.Jr. 1991. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland.
- Peterson R.L., Wagg C. y Pautler M. 2008. Associations between microfungi endophytes and root: do structural features indicate function? *Canadian Journal of Botany* **86**:445-456.
- Piercey M.M., Graham S.W. y Currah R.S. 2004. Patterns of genetic variation in *Phialocephala fortinii* across a broad latitudinal transect in Canada. *Mycological Research* **108**:955-964.
- Queloz V., Grünig C.R., Sieber T.N. y Holdenrieder O. 2005. Monitoring the spatial and temporal dynamics of a community of the tree-root endophyte *Phialocephala fortinii* s.l. *New Phytologist* **168**:651-660.
- Rains K.C., Nadkarni N.M. y Bledsoe C.S. 2003. Epiphytic and terrestrial mycorrhizas in a lower montane Costa Rican cloud forest. *Mycorrhiza* **13**:257-264.
- Read D.J. y Haselwandter K. 1981. Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytologist* **88**:341-352.
- Redman R.S., Sheehan K.B., Stout R.G., Rodríguez R.J. y Henson J.M. 2002. Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis. *Science* **298**:1581.
- Regvar M., Likar M., Piltaver A., Kugoni? N. y Smith J.E. 2010. Fungal community structure under goat willows (*Salix caprea* L.) growing at metal polluted site: the potential of screening in a model phytostabilisation study. *Plant and Soil* **330**:345-356.
- Reininger V. y Sieber T.N. 2012. Mycorrhiza reduces adverse effects of dark septate endophytes (DSE) on growth of conifers. *PLoS ONE* **7**:e42865.
- Richard C. y Fortin J.A. 1973. The identification of *Mycelium radialis atrovirens* (*Phialocephala dimorphospora*). *Canadian Journal of Botany* **51**:2247-2248.
- Richard C. y Fortin J.A. 1974. Distribution géographique, écologie, physiologie, pathogénicité et sporulation du *Mycelium radialis atrovirens*. *Phytoprotection* **55**:67-88.
- Richard C., Fortin J.A. y Fortin A. 1971. Protective effect of an ectomycorrhizal fungus against the root pathogen *Mycelium radialis atrovirens*. *Canadian Journal of Forest Research* **1**:246-251.
- Rodríguez R.J., White J.F.Jr., Arnold A.E., y Redman R.S. 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist* **182**:314-330.
- Ruotsalainen A., Väre H. y Vestberg M. 2002. Seasonality of root fungal colonization in low-alpine herbs. *Mycorrhiza* **12**:29-36.
- Ruotsalainen A.L., Väre H., Oksanen J. y Tuomi J. 2004. Root fungus colonization along an altitudinal gradient in North Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36**:239-243.
- Saito K., Kuga-Uetake Y., Saito M. y Peterson R.L. 2006. Vacuolar localization of phosphorus in hyphae of *Phialocephala fortinii*, a dark septate fungal root endophyte. *Canadian Journal of Microbiology* **52**:643-650.
- Scervino J.M., Gottlieb A., Silvani V.A., Pérgola M., Fernández L. y Godeas A.M. 2009. Exudates of dark septate endophyte (DSE) modulate the development of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Gigaspora rosea*. *Soil Biology and Biochemistry* **41**:1753-1756.
- Schadt C.W., Mullen R.B. y Schmidt S.K. 2001. Isolation and phylogenetic identification of a dark-septate fungus associated with the alpine plant *Ranunculus adoneus*. *New Phytologist* **150**:747-755.
- Schmidt S.K., Sobieniak-Wiseman L.C., Kageyama S.A., Halloy S.R.P. y Schadt C.W. 2008. Mycorrhizal and dark-septate fungi in plant roots above 4270 meters elevation in the Andes and Rocky Mountains. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **40**:576-583.
- Siddiqui Z.A., y Pichtel J. 2008. Mycorrhizae: an overview. In: Siddiqui Z.A., Akhtar M.S. y Futai K. Eds. *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*, pp.1-35, Springer, Berlín.
- Silvani V.A., Fracchia S., Fernández L., Pérgola M. y Godeas A. 2008. A simple method to obtain endophytic microorganisms from field-collected roots. *Soil Biology and Biochemistry* **40**:1259-1263.
- Smith S.E. y Read D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3ª ed, Academic Press, Londres.

- Stevens K.J., Wellner M.R. y Acevedo M.F. 2010. Dark septate endophyte and arbuscular mycorrhizal status of vegetation colonizing a bottomland hardwood forest after a 100 year flood. *Aquatic Botany* **92**:105-111.
- Tellenbach C., Sumarah M.W., Grünig C.R. y Miller J.D. 2013. Inhibition of *Phytophthora* species by secondary metabolites produced by the dark septate endophyte *Phialocephala europaea*. *Fungal Ecology* **6**:12-18.
- Treu R., Laursen G.A., Stephenson S.L., Landolt J.C. y Densmore R. 1996. Mycorrhizae from Denali National Park and Preserve, Alaska. *Mycorrhiza* **6**:21-29.
- Uma E., Sathiyadash K., Loganathan J. y Muthukumar T. 2012. Tree species as hosts for arbuscular mycorrhizal and dark septate endophyte fungi. *Journal of Forestry Research* **23**:641-649.
- Upton R., Newsham K.K. y Read D.J. 2008. Root-fungal associations of *Colobanthes quitensis* and *Deschampsia antarctica* in the maritime and subantarctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **40**:592-599.
- Upton R., Read D.J. y Newsham K.K. 2009a. Nitrogen form influences the response of *Deschampsia antarctica* to dark septate root endophytes. *Mycorrhiza* **20**:1-11.
- Upton R., Newsham K.K., Bridge P.D., Pearce D.A. y Read D.J. 2009b. Taxonomic affinities of dark septate root endophytes of *Colobanthes quitensis* and *Deschampsia antarctica*, the two native Antarctic vascular plant species. *Fungal Ecology* **2**:184-196.
- Usuki F. y Narisawa K. 2005. Formation of structures resembling ericoid mycorrhizas by the root endophytic fungus *Heteroconium chaetospora* within roots of *Rhododendron obtusum* var. *kaempferi*. *Mycorrhiza* **15**:61-64.
- Usuki F. y Narisawa K. 2007. A mutualistic symbiosis between a dark septate endophytic fungus, *Heteroconium chaetospora*, and nonmycorrhizal plant, Chinese cabbage. *Mycologia* **99**:175-184.
- Valencia-A. S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**:33-53.
- Väre H., Vestberg M. y Eurola S. 1992. Mycorrhiza and root-associated fungi in Spitsbergen. *Mycorrhiza* **1**:93-104.
- Villaseñor J.L. y Ortiz E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**(supl.):S134-S142.
- Wagg C., Pautler M., Massicotte H.B. y Peterson R.L. 2008. The co-occurrence of ectomycorrhizal, arbuscular mycorrhizal, and dark septate fungi in seedlings of four members of the Pinaceae. *Mycorrhiza* **18**:103-110.
- Wang C.J.K. y Wilcox H.E. 1985. New species of ectendomycorrhizal and pseudomycorrhizal fungi: *Phialophora finlandia*, *Chloridium paucisporum*, and *Phialocephala fortinii*. *Mycologia* **77**:951-958.
- Wang W., Tsuneda A., Gibas C.F. y Currah R.S. 2007. Cryptosporiosis species isolated from the roots of aspen in central Alberta: identification, morphology, and interactions with the host, in vitro. *Canadian Journal of Botany* **85**:1214-1226.
- Weishampel P.A. y Bedford B.L. 2006. Wetland dicots and monocots differ in colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. *Mycorrhiza* **16**:495-502.
- Wilcox H.E. y Wang C.J.K. 1987. Ectomycorrhizal and ectendomycorrhizal associations of *Phialophora finlandia* with *Pinus resinosa*, *Picea rubens*, and *Betula alleghaniensis*. *Canadian Journal of Forest Research* **17**:976-990.
- Wilson B.J., Addy H.D., Tsuneda A., Hambleton S. y Currah R.S. 2004. *Phialocephala sphaeroides*, sp. nov., a new species among the dark septate endophytes from a boreal wetland in Canada. *Canadian Journal of Botany* **82**:607-617.
- Wu L. y Guo S. 2008. Interaction between an isolate of dark-septate fungi and its host plant *Saussurea involucrata*. *Mycorrhiza* **18**:79-85.
- Yonezawa M., Takahashi J., Hashiba T., Usuki F. y Narisawa K. 2004. Anatomical study on the interaction between the root endophytic fungus *Heteroconium chaetospora* and Chinese cabbage. *Mycoscience* **45**:367-371.
- Young N., Bullock S., Orlovich D.A. y Ashford A.E. 1993. Association of polyphosphate with protein in freeze-substituted sclerotia of *Sclerotinia minor*. *Protoplasma* **174**:134-141.
- Yu T., Nassuth A. y Peterson R.L. 2001. Characterization of the interaction between the dark septate fungus *Phialocephala fortinii* and *Asparagus officinalis* roots. *Canadian Journal of Microbiology* **47**:741-753.
- Yuan Z.L., Zhang C.L. y Lin F.C. 2010a. Role of diverse non-systemic fungal endophytes in plant performance and response to stress: progress and approaches. *Journal of Plant Growth Regulation* **29**:116-126.
- Yuan Z.L., Lin F.C., Zhang C.L. y Kubicek C.P. 2010b. A new species of *Harpophora* (Magnaporthaceae) recovered from healthy wild rice (*Oryza granulata*) roots, representing a novel member of a beneficial dark septate endophyte. *FEMS Microbiology Letters* **307**:94-101.
- Zhang Y., Li T. y Zhao Z.W. 2013. Colonization characteristics and composition of dark septate endophytes (DSE) in a lead and zinc slag heap in Southwest China. *Soil and Sediment Contamination* **22**:532-545.
- Zhang H.H., Tang M., Che H. y Wang Y.J. 2012. Effects of dark-septate endophyte isolate LBF-2 on the medicinal plant *Lycium barbarum* L. *Journal of Microbiology* **50**:91-96.
- Zhang Y., Zhang Y., Liu M., Shi X. y Zhao Z. 2008. Dark septate endophyte (DSE) fungi isolated from metal polluted soils: Their taxonomic position, tolerance, and accumulation of heavy metals In Vitro. *Journal of Microbiology* **46**:624-634.

Recibido: 18 de octubre de 2013

Aceptado: 14 de febrero de 2014