

Tesis de Posgrado

Estudio sistemático de las especies sudamericanas del género *Ganoderma* (Aphyllophorales) : Un enfoque multidisciplinario

Gottlieb, Alexandra Marina

1997

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Gottlieb, Alexandra Marina. (1997). Estudio sistemático de las especies sudamericanas del género *Ganoderma* (Aphyllophorales) : Un enfoque multidisciplinario. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2959_Gottlieb.pdf

Cita tipo Chicago:

Gottlieb, Alexandra Marina. "Estudio sistemático de las especies sudamericanas del género *Ganoderma* (Aphyllophorales) : Un enfoque multidisciplinario". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1997.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2959_Gottlieb.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

Universidad de Buenos Aires.
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Estudio sistemático de las especies sudamericanas del género *Ganoderma*
(Aphyllophorales).
Un enfoque multidisciplinario.

Lic. Alexandra Marina Gottlieb

Tesis para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires.

Directora: Dra. Beatriz O. Saidman.
Co-Director: Dr. Jorge E. Wright.

2959

Buenos Aires
1997

Resumen:

En el presente trabajo se estudiaron 134 aislamientos dicarióticos mediante la electroforesis horizontal en geles de poliacrilamida, para ocho actividades enzimáticas: AAT, ACP, AKP, EST, MDH, MNR, PRX y SOD. Se analizaron 94 bandas totales, y con el fin de discernir micelios individuales, se implementaron tests de incompatibilidad somática. Por otra parte, se examinaron los caracteres macro- y micromorfológicos, tanto al MO como al MEB, de ca. 200 especímenes, incluyendo 28 holotipos de los Herbarios BPI, H, L, PC, NY, FH, K, PH, SP, BAFC y LPS.

Analizando numéricamente los patrones de bandas isoenzimáticas y los caracteres morfológicos, se pudo establecer cierta correlación entre los datos moleculares y los morfológicos. Se observaron varios fenotipos alozímicos en cada sistema enzimático. No se encontraron bandas diagnóstico para especies determinadas morfológicamente. Sin embargo, se hallaron bandas diagnóstico a nivel de los dos subgéneros, *Ganoderma* y *Elfvingia*, corroborando los resultados proporcionados por los caracteres morfológicos.

En total, se detectó en el área bajo estudio, la presencia de nueve especies del subgénero *Ganoderma* y ocho especies del subgénero *Elfvingia*.

Palabras clave: Aphyllophorales, *Ganoderma*, PAGE, isoenzimas, morfología, análisis numérico.

Systematic study of South American species of the genus *Ganoderma* (Aphyllophorales). A multidisciplinary approach.

Abstract:

In the present work 134 dikaryotic isolates of *Ganoderma* were examined by horizontal polyacrylamide gel electrophoresis (PAGE) for eight enzymatic activities: AAT, ACP, AKP, EST, MDH, MNR, PRX and SOD. A total of 94 bands were analysed. In order to discern fungal individuals somatic incompatibility tests were used. On the other hand, both macro- and microscopic structures of ca. 200 specimens were examined and in the latter case both with LM and SEM, which involved the study of 28 holotypes from the Herbaria BPI, H, L, PC, NY, FH, K, PH, SP, BAFC and LPS.

By analysing numerically the isoenzymatic patterns and the morphological characters, a certain correlation between molecular and morphological data was established. The zymograms showed that within each enzyme system several allozyme phenotypes could be observed. The enzymatic systems analysed failed to yield diagnostic bands for each morphologically defined group. However, diagnostic bands for the two large subgenera, *Ganoderma* and *Elfvigia*, were encountered. Thus corroborating the results furnished by morphological characters.

In total, the presence of 9 species of the subgenus *Ganoderma* and 8 species of the subgenus *Elfvigia*, was recognized for the area under study.

Key words: Aphyllophorales, *Ganoderma*, PAGE, isoenzymes, morphology, numerical analysis.

Agradecimientos:

Extiendo mi más cálido agradecimiento a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la U. B. A., por albergarme durante todos estos años, y por ser parte de esa **mágica sensación** que me invade cada vez que atravieso la puerta de entrada.

Al CONICET, le agradezco las dos becas que me otorgara... y aquella que me negó.

A la Dra. B. O. Saidman, por su ayuda y sus consejos.

A Ud. DOCTOR, por absolutamente TODO. Por cada minuto dedicado, por adoptarme, y por su infinita paciencia para tratar de “sacarme buena”. Gracias, de todo corazón.

Al Lic. Eduardo Blanchet, por su desinteresada ayuda y dedicación.

A mis amigos del alma: Marie, Pauli, Gaty, Luichi, Verito y Matías, por tantas pero tantas horas realmente vividas, entre confesiones, terapias alternativas, astrología, conos de silencio, y algo de ciencia.

A mi familia completa y extendida: Mamá, Graciana, Marcelo, Bernie, Simón, Andrea, Abue, Lilian y Alec.

A Vivi, Ceci, Sukita, por los momentos “muga” que supimos tener.

A Pepa, Andre, Ceci, la otra Ceci, Sebas, Godio, Papinuti, Marquitos, Pablo,

A mis múltiples “mamis”: Diani, Marce, Dra. Godeas, Bruna y Mercedes, por cuidarme, alimentarme y malcriarme como corresponde..!

A Silvia, María Delia y a Daniel, (que siempre se preocupó, entre otras cosas, por nuestro lamentable estado civil) gracias por su afecto!

A Mario, por alentarme continuamente, enviarme “no sé cuantos” cultivos patagónicos, y tener siempre un lugarcito disponible para mi.

A Laura, Alejandra, Vivi y al Dr. Bachman, por su gentil colaboración.

Finalmente quiero agradecer a todas, y a cada una de las personas que me dieron coraje para terminar esta “Odisea ganodérmica”, y para iniciar el nuevo capítulo que se avecina, allá en la Madre Patria y luego quién sabe dónde...

Buenos Aires, 2 de octubre de 1997.

Sres. Miembros del Jurado:

La Tesis elaborada por la Lic. A. M. Gottlieb, constituye un notable esfuerzo no sólo de investigación bibliográfica y metodológica, sino también un relevante aporte a la dilucidación de la complicada taxonomía de las especies del género *Ganoderma*.

En este trabajo se intentó amalgamar la información morfológica con datos biológicos, fisiológicos y moleculares, tendientes a lograr una mejor caracterización de las especies sudamericanas de dicho género.

Para lograr este fin, fue menester estudiar el mayor número posible de materiales tipo de todas aquellos taxones susceptibles de encontrarse en el área de estudio, tarea que no fue fácil debido a la inexistencia de algunos de ellos, o del mal estado de otros. Ello involucró el estudio exhaustivo de 28 holotipos procedentes de los Herbarios BPl, H, L, PC, NY, FH, K, PH, SP, BAFC y LPS, examinando sus estructuras tanto macro- como microscópicamente, y en este caso tanto con MO como con MEB.

Por otra parte, se obtuvieron durante la realización de varios viajes de campaña, cultivos de numerosos ejemplares, que junto con los existentes en la Micoteca BAFC, totalizaron ca. 135. Con ellos se efectuaron algunos cruzamientos somáticos críticos, así como estudios de cultivo y ensayos de temperatura óptima. Dichos cultivos se utilizaron también, para analizar los patrones de bandas isoenzimáticas de los sistemas AAT, ACP, AKP, EST, MNR, MDH, PRX y SOD. Se obtuvieron así 94 bandas, entre las cuales se detectaron algunas diagnósticas, permitieron establecer una cierta correlación entre los caracteres moleculares y la morfología. A la vez, indicaron la existencia de identificaciones erróneas.

Todo ello, no obstante, sólo permitió establecer caracteres confiables para los dos subgéneros, *Ganoderma* y *Elfvigia*, corroborando así la información proporcionada por los caracteres morfológicos.

En total se dilucidó la presencia en el área en estudio de 9 especies del subgénero *Ganoderma* y 8 especies del subgénero *Elfvigia*.

Este resultado, empero, es susceptible de corrección, ya que otros métodos coadyuvantes -que no se han incluido en este trabajo-, podrían permitir una mayor precisión en la caracterización que se pretende.

Además, es posible que algunas de las especies críticas cuyo estudio parcial sí se incluye, puedan encontrar cabida en la micobiota del área cuando sea factible el estudio de holotipos no vistos y otras colecciones.

El trabajo ha sido realizado, a pesar de algunos inconvenientes en la interpretación de especies antiguas, con laboriosidad, dedicación, entusiasmo e idoneidad, que apuntan hacia una investigadora con excelentes perspectivas de sobresalir en su campo.



Dr. Jorge E. Wright

INDICE.

Introducción.

Historia del género.	1
Morfología y taxonomía: antecedentes históricos.	4
La problemática de las dimensiones esporales.	5
Estructura de la superficie pilear.	7
<i>Ganoderma</i> como patógeno.	10
Mitología y folclore.	11
Valor terapéutico de <i>Ganoderma</i> sp.	12
Introducción a la Metodología.	14
Fundamentos y principios básicos de la electroforesis de isoenzimas.	14
Taxonomía Numérica.	18

Objetivos.

Materiales & Métodos.

Abreviaturas más utilizadas.	21
Material biológico utilizado.	22
Muestreo.	26
Obtención de micelio vegetativo.	28
Análisis de caracteres fisiológicos.	28
Temperatura óptima.	28
Caracteres de cultivo.	28
Compatibilidad vegetativa.	28
Electroforesis horizontal de isoenzimas.	29
Preparación de inóculos.	29
Preparación de extractos crudos.	30
Armado de cubas y cubetas.	31
Preparación de geles.	32
I. Geles de almidón.	32
II. Geles de poliacrilamida.	32
Soluciones tamponadas utilizadas.	33
Sistemas isoenzimáticos.	35
Recetario de tinción.	37
AAT: aspartato aminotransferasa.	37
ACP: fosfatasa ácida.	37
AKP o ALP: fosfatasa alcalina.	38
EST: esterasa.	38
MDH: malato deshidrogenasa.	38
MNR: menadione reductasa.	39
PRX o PER: peroxidasa.	39
SOD: superóxido dismutasa.	39
Cálculo de la movilidad relativa de las bandas.	40
Morfología.	41
Colecciones estudiadas.	41
Metodología.	42

Análisis de datos.	43
i. Análisis de los datos isoenzimáticos.	43
ii. Análisis de los datos morfológicos.	45
Observación de esporas con microscopía de barrido (MEB).	47
Tratamiento de esporas.	47
Resultados.	
Resultados del estudio de la biología de los cultivos.	49
Temperatura óptima.	49
Caracteres de cultivo según el método de Nobles.	49
Compatibilidad vegetativa.	50
Electroforesis horizontal de isoenzimas.	51
Puesta a punto de la técnica.	51
Sistemas isoenzimáticos.	51
AAT	51
ACP	53
AKP	54
EST	55
MDH	56
MNR	57
PRX	58
SOD	59
A) Subgénero <i>Ganoderma</i> (= complejo <i>G. lucidum</i>).	62
Análisis de las isoenzimas.	64
Análisis de los datos morfológicos.	66
Estudio de los caracteres morfológicos de los basidiomas con cultivo.	66
Integración de los caracteres isoenzimáticos y morfológicos.	68
Estudio de la morfología de los holotipos.	71
Análisis morfológico completo.	73
Clave parcial para los taxones de <i>Ganoderma</i> .	77
B) Subgénero <i>Elfvigia</i> (= complejo <i>G. applanatum</i>).	80
Análisis de las isoenzimas.	80
Análisis de los caracteres morfológicos.	84
Estudio de la morfología de los holotipos.	90
Análisis morfológico completo.	90
Clave parcial para la determinación de las especies del complejo <i>G. applanatum</i> .	95
Taxonomía.	97
Descripción de las especies sudamericanas estudiadas.	97
A) Subgénero <i>Ganoderma</i> (= complejo <i>G. lucidum</i>).	97
B) Subgénero <i>Elfvigia</i> (= complejo <i>G. applanatum</i>).	109
Descripción de holotipos de especies de presencia controvertida.	120
A) Subgénero <i>Ganoderma</i> (= complejo <i>G. lucidum</i>).	120
B) Subgénero <i>Elfvigia</i> (= complejo <i>G. applanatum</i>).	124
Taxones críticos.	127
Listado de otras especies no estudiadas y referidas alguna vez al género <i>Ganoderma</i> .	130

Conclusiones. 138

 A) Subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*) 138

 B) Subgénero *Elfvigia* (= complejo *G. applanatum*) 141

 C) Conclusiones generales. 144

Discusión. 147

Bibliografía. 148

A vertical dotted line runs down the left side of the page.

Introducción.

Historia del género.

En los días antiguos (1719) todos los hongos con poros pequeños fueron llamados *Boletus* Dillenius. Diez años más tarde, Micheli (1729) erigió el género *Polyporus*, no obstante lo cual Linneo (1753) continuó utilizando el epíteto genérico *Boletus*.

A principios del siglo XIX, Persoon dividió a los políporos en dos secciones en su obra **Synopsis Methodica Fungorum** (1801). La primera, incluía las especies carnosas con poros fácilmente separables del píleo, y que constituyen el género *Boletus* como se lo conoce actualmente. La segunda, incluía aquellas especies con poros continuos con el contexto del píleo y fue llamada *Polyporus*.

En 1821, Fries validó el género *Polyporus* para incluir las formas poroides leñosas. Posteriormente, en su **Novae Symbolae** (1851), propuso la separación en cuatro géneros: *Polyporus*, que incluía las especies carnosas anuales; *Fomes*, constituido por especies perennes, con poros en estratos; *Polysticus*, conformado por las especies coriáceas anuales y *Poria*, que reunía a las especies de políporos resupinados.

Cooke incorporó tal división en su obra **Praecursores** (1885), lo mismo que Saccardo (**Sylloge Fungorum**, 1888-1931). Desde la aparición de la obra de Saccardo los cuatro géneros gozaron de amplia aceptación.

Cuando Karsten, en 1881, llevó a cabo el ordenamiento sistemático de las poliporáceas de Finlandia, estableció *Ganoderma* como un género nuevo. La concepción de Karsten sobre el nuevo género, abarcando únicamente a *Polyporus lucidus*, fue la siguiente: “contexto blanco, a veces amarillo oro o raramente rosado o color de arcilla. Esporas blancas. Píleo flexible, corchoso, coriáceo o leñoso. Píleo estipitado. *Ganoderma* n. gen. Píleo y estípito lacado”. Karsten atribuyó a von Leysser el basiónimo *Boletus lucidus*, publicado en 1783 en **Flora Halensis**, por lo que la especie fue citada como *G. lucidum* (Leyss.: Fr.) Karst. Sin embargo, y como indica Steyaert (1961 b), W. Curtis había descrito e ilustrado el taxón, bajo *Boletus lucidus*, dos años antes que von Leysser, en su obra **Flora Londinensis** (1781), por lo que la cita correcta del tipo del taxón genérico sería *Ganoderma lucidum* (Curt.: Fr.) Karst.

Poco tiempo después, en su obra **Finlands Basidsvampar** (Revisión crítica de los Basidiomycetos de Finlandia) publicada en 1889, Karsten continúa reconociendo el

género *Ganoderma*, pero por primera vez cita los sinónimos “*Polyporus* de otros autores en parte” y “*Placodes* Quelét en parte”, y caracteriza nuevamente al género, basando ahora su descripción en caracteres esporales, aunque sin mencionar la laca del píleo y del estípite. En esta misma obra, Karsten segrega a *Polyporus applanatus* (Pers.) Wallr. bajo el género *Elfvigia* Karst., en un intento por separar las especies no lacadas, postura que fue respetada sólo por ciertos autores.

A diferencia de Karsten, quien confinó sus estudios a la zona templada de Europa, Patouillard se interesó también en las colecciones tropicales, y en 1889 publicó una monografía parcial del género *Ganoderma* en la que estudió colecciones de las zonas templadas de Europa, así como de zonas tropicales. En ella, se enfatiza la importancia de los caracteres esporales, citando 48 especies dispuestas en dos subgrupos según las características de la ornamentación de las esporas (lisas vs. verrucosas o asperuladas). En consecuencia, fue Patouillard el primero en hacer la distinción respecto de la ornamentación esporal; dicha tesitura fue luego adoptada por varios autores, v. g.: Haddow (1931), Steyaert (1962, 1972), Bazzalo & Wright (1982). De esta manera, Patouillard extendió los límites de *Ganoderma* más allá de la concepción original del género.

Cuando el famoso micólogo inglés Berkeley murió en 1889, había descrito no menos de 560 políporos, muchos de los cuales provenían de Norteamérica. Fue así como Murrill vio la necesidad de un trabajo global para las especies norteamericanas, y fue pionero con una larga serie de **The Polyporaceae of North America** (1902-1905) y su **North American Flora** (1908). Restrospectivamente puede verse que la negación de los caracteres microscópicos, llevará a este autor norteamericano, a describir demasiadas nuevas especies, muchas de las cuales fueron luego sinonimizadas.

Las especies del mundo entero fueron tratadas por el controvertido C. G. Lloyd, en sus trabajos **Synopsis of the genus *Fomes*, division *Ganodermus*** (1915), que incluía las formas sésiles y estipitadas, carentes de una ‘costra’ lacada, y persistentes; y **Synopsis of the Stipitate Polyporoids, Section *Ganodermus*** (1915), en el que se incluyeron las formas estipitadas o sésiles, de contexto castaño y esporas coloreadas, truncadas. Entre los autores norteamericanos, vale recordar además, las contribuciones de Atkinson (1908), y de Ames (1913). Esta última, siguió el tratamiento propuesto por Patouillard, pero con un concepto aún más amplio del género, considerando como un

carácter esencial la microscopía de la superficie pilear. Luego, cabe mencionar el aporte hecho por Humphrey & Leus (1931 y 1932), quienes publicaron una revisión parcial sobre las especies con píleo no lacado (en realidad, lacado mate) reunidas en lo que se conoció como grupo o complejo *G. applanatum*, provenientes principalmente de las Filipinas, pero incluyendo también colecciones de otras regiones.

Contribuyendo al conocimiento del género, el abate G. Bresadola, en su **Iconographia Mycologica** (1932), describió e ilustró 14 especies, provenientes de distintas regiones, de las cuales, por lo menos cuatro, corresponderían actualmente al género *Amauroderma* (cfr. Furtado, 1981).

Las especies europeas de *Ganoderma* fueron registradas principalmente por Pilát (1936), Boudier (1895) y Bourdot & Galzin (1925) para Francia; Ryvar den (1976) para Europa septentrional; Intini (1987) y Bernicchia (1990) para Italia; Petersen (1987) para el Reino Unido; Melo (1986) para Portugal; Jahn et al. (1980) para Alemania; Bondartsev (1953) para la parte europea de Rusia y los Cáucacos, Tortic (1971, 1985) para la ex Yugoslavia; Ryvar den & Gilbertson (1993) y Kotlaba & Pouzar (1983) para el viejo continente en general. Las especies asiáticas fueron estudiadas por Aoshima (1958) para Japón, Bakshi (1971) para la India, aunque sin reconocer el género *Ganoderma*, y por Chang & Chen (1984) quienes proporcionaron información sobre las especies de Taiwan. En su obra póstuma, **Fungi of China** (1963), Teng propone una clave para las 19 especies que cita. Luego, Cunningham (1965) describió colecciones de Australia y Nueva Zelandia bajo los nombres genéricos *Fomes* Fr. y *Elfvigia* Karst.

A la fecha, no se cuenta con ningún estudio comprensivo del género *Ganoderma* para Sud America, salvo el trabajo preliminar de Bazzalo & Wright (1982) sobre las especies argentinas de píleo lacado brillante que conforman el complejo *G. lucidum*, y las contribuciones de Torrend (1920), Weir (1926), Kalchbrenner (1878), Furtado (1962, 1965 y 1967), y Rick (1938 y 1953), que comprenden especies del área en estudio.

Morfología y taxonomía: antecedentes históricos.

Murrill (1902, 1908 y 1915), en sus estudios sobre la micoflora norteamericana consideró como caracteres taxonómicos primarios la especificidad del hospedante, la distribución geográfica y la macromorfología del basidioma.

Posteriormente, Haddow (1931), Steyaert (1980) y Bazzalo & Wright (1982) basaron la mayor parte de su taxonomía, ya sea sobre los caracteres esporales, sobre la morfología de los elementos hifales del cutis, o sobre ambos.

La obra magna de Overholts, sobre la taxonomía de los políporos de Norteamérica, Canadá y Alaska, publicada en 1953 varios años después de su muerte, se basó en los rasgos mencionados, además de considerar la distribución geográfica. En ella, el autor no reconoció el género *Ganoderma*, e incluyó los taxones, ahora asignados a dicho género, en *Polyporus*.

Steyaert (1961 a y b, 1962, 1967 a y b, 1972, 1975 y 1980), investigó los taxones mundiales, evaluando el valor de los rasgos macro- y micromorfológicos, y describiendo varios taxones nuevos, la mayoría de los cuales redujo más tarde a sinonimia.

Por su lado, Corner (1983) al resumir la taxonomía de las Ganodermataceae, revisó el esquema propuesto por Steyaert para la disposición subgenérica de los taxones. Allí, Corner hizo un llamado de atención sobre la gradación de cada uno de los rasgos empleados para describir especies, y realzó la urgente necesidad de estudios ontogenéticos sobre el tema.

En su monografía sobre las **Ganodermataceae de China**, Zhao (1989), donde publica 35 nuevas especies, cuestiona la utilidad del color del contexto como carácter distintivo, ya que sostiene que éste puede cambiar, sobre todo cuando los especímenes están secos; sin embargo lo considera de cierta utilidad. Agrega que el tipo de adhesión del estípite, su grosor y longitud, tendrían cierto valor taxonómico, pero reconoce que otros micólogos le han restado importancia a ese carácter. Respecto de los caracteres hifales y los basidios, Zhao no cree en su utilidad para la identificación específica.

Por otra parte, varios autores han intentado utilizar los caracteres de cultivo como elemento adicional en la delimitación de especies, como lo hicieron Nobles (1948, 1956); Stalpers (1978), Davidson et al. (1942) y Bazzalo & Wright (1982). Sin embargo, los resultados no han sido lo suficientemente esclarecedores, debido a que se han basado

en unos pocos aislamientos de ejemplares, algunos de los cuales eran de dudosa ubicación taxonómica. También, Adaskaveg & Gilbertson (1986, 1989) publicaron estudios sobre la sexualidad y los caracteres de cultivo de ciertas especies del complejo *G. lucidum*.

La problemática de las dimensiones esporales:

Las esporas del género *Ganoderma* son tan particulares que Donk (1948) removi6 a la tribu Ganodermatoideae (creada por 6l mismo en 1933) de la familia Polyporaceae para establecer la nueva familia Ganodermataceae. Las esporas son en general casta6as, ovoides, con la base redondeada y el 6pice c6nico cuando inmaduras, a truncado cuando maduras. La pared esporal es compleja y compuesta por varias capas; Atkinson (1908), fue el primero en demostrar la existencia de una pared externa hialina cubriendo la ornamentaci6n; sin embargo consider6 err6neamente que las espinas o equinulaciones eran prolongaciones del contenido casta6o de las esporas. Heim (1962), intent6 estandarizar la terminolog6a de las m6ltiples capas, indicando que los pilares (“exosporeal outgrowths”) son cubiertos por un perisporio persistente. Pegler & Young (1973) y Perreau (1973), utilizando microscop6a de transmisi6n y de barrido, junto a otras t6cnicas, dilucidaron la composici6n de la pared esporal, llamando endosporio a la capa m6s interna que rodea al esporoplasma, de apariencia delgada y uniforme; episporio a la capa uniformemente gruesa siguiente; exosporio a la capa electr6nicamente densa, que forma las ornamentaciones, m6s o menos anastomosadas, que en vista tangencial dan a la superficie esporal un aspecto verrugoso, reticulado o puntuado; perisporio al mucilago que llena los espacios entre las ornamentaciones (Perreau, 1973); ectosporio o perisporio externo a la capa m6s externa, delgada, que rodea a toda la basidiospora.

Uno de los grandes problemas que afectan la clara delimitaci6n espec6fica, es la superposici6n de las dimensiones esporales en las distintas ‘especies’. Muchas veces, no se observa coincidencia dentro de una especie seg6n las mediciones de los distintos autores. Tal situaci6n aumenta la confusi6n de quien intenta determinar los ejemplares. A modo de ejemplo, a continuaci6n se citan las medidas tomadas por diversos autores para *G. resinaceum* Boud. apud Pat.

Medidas de las basidioesporas de *Ganoderma resinaceum* tomadas de la bibliografía:

Autor:	Largo (en μm).	Ancho (en μm).
Bazzalo & Wright (1982)	9 - 13	5 - 8
Bourdot & Galzin (1925)	9.5 - 10 - 12	5 - 7.5
Melo (1986)	(9.6) 10.6 - 12.7 (14)	(6.5) 7 - 8 (8.3)
Patouillard (1889)	10 - 12	6 - 7
Petersen (1987)	9 - 11.5	5 - 7.5
Ryvarden (1976)	9 - 11.5	4.5 - 7
Steyaert (1972)	8 - 13	6.5 - 9.5
" "	8.6 - 12 *	6 - 7 *
Steyaert (1980)	8 - 14	5.5 - 9.5
" "	8.5 - 10.5 *	6 - 7.5 *
Teng (1963)	8 - 10	6 - 7.
Zhao (1989)	7.8 - 10.4	5.2 - 6.9

* : medidas tomadas del holotipo.

En el caso de *G. lucidum* la situación se complica aún más, ya que el ejemplar tipo de la especie ya no existe:

Medidas de las basidiosporas de *Ganoderma lucidum* tomadas de la bibliografía:

Autor:	Largo (en μm).	Ancho (en μm).
Adaskaveg & Gilbertson (1988)	10 - 11.8	6.8 - 7.9
Atkinson (1908)	9 - 11	5 - 8
Bazzalo & Wright (1982)	9 - 13	5 - 6.9
Bernicchia (1990)	(8) 9 - 12	6 - 9
Bourdot & Galzin (1925)	7 - 11 - 15	6 - 7.5 - 9
Comer (1983)	9 - 13	6.8 - 8
Intini (1987)	9 - 12	6 - 9
Patouillard (1889)	10 - 12	6 - 8
Pegler y Young (1973)	9 - 13	6 - 8
Pilát (1936)	7 - 12 (15)	6 - 8 (9)
Ryvarden (1972)	7 - 12	6 - 8
Steyaert (1972)	8.5 - 10.8 - 13	5.5 - 7 - 8.5
Teng (1963)	8.5 - 11.5	5 - 6.5
Zhao (1989)	9 - 11	6 - 7

Steyaert (1980) expresa que habiendo estudiado, particularmente el problema de *G. tornatum* (en 1975), tomó conocimiento de que los tamaños de las basidiosporas no pueden considerarse como un carácter distintivo consistente entre variedades y aún especies. Según este autor, las condiciones climatológicas influenciarían el tamaño de las esporas, no obstante, la morfología esporal sí tendría utilidad para distinguir al nivel específico y varietal cuando se las vincula con otras características. Como consecuencia

de su trabajo, Steyaert (1975) amplía el concepto de *G. tornatum* para incluir a *G. australe*, *G. oroflavum*, *G. brownii* y *G. applanatum*.

Estructura de la superficie pilear:

El uso de las características de la superficie del pileo en sistemática, ha sido enfatizado por varios autores, muchos de los cuales propusieron una terminología para representar los distintos tipos de estructuras. A pesar de que Haddow (1931) fue el primero en utilizar la estructura del cutis para la identificación de algunas especies de *Ganoderma*, no propuso ninguna terminología, lo que sí fue hecho por otros autores posteriores. La pluralidad de términos generados por estos autores, más o menos similares y generalmente con significado diferente, ha traído confusión a los taxónomos que intentaron usar este carácter para la clasificación.

Así, Steyaert (1961) definió distintos tipos de dermis, utilizando algunos términos de Lohwag (1940): a) himeniodermis: con los elementos del cutis semejando un himenio, es decir, dispuestos paralelamente en empalizada; la “cera”, o sustancia melanoide (mezcla de azúcares y proteínas, según Steyaert, 1967 a) se deposita por fuera de los extremos hifales provocando su hipertrofia; b) anamixodermis: cuando la dermis está formada por elementos micelianos (filamentos) que se entrecruzan desordenadamente. Para Steyaert (op. cit.) el término tricodermis, estaría mal aplicado a la representación del cutis de *G. pfeifferi* Bres., de la figura 5 de Lohwag (op. cit.), ya que las extremidades de los elementos hialinos se aglomeran en una capa cerácea, y no están libres como en la figura 30, donde se ilustran las dermis de *Trametes gibbosa*, *Lenzites betulina* y *Coriolus versicolor*, y que representarían la tricodermis en sentido propio. En consecuencia, propone el término caracodermis (del gr. empalizada) para la estructura de la figura 5 de Lohwag, la cual no es más que una variedad de la himeniodermis en la cual las extremidades hifales son filiformes en lugar de ser hinchadas, claviformes o cilíndricas.

Paralelamente, Furtado (1965, 1981) propuso varios términos nuevos para denominar las dermis, complicando aún más el panorama. Por ejemplo, la caracodermis de Steyaert, era en algunos casos una ‘palisadodermis’ y en otros casos

una 'paradermis', y definió a la anamixodermis como una 'dermis indeterminada' en la mayoría de los casos, y como 'palisadodermis' en otros.

En su trabajo de 1980, Steyaert redefinió los términos arriba mencionados y, sobre la base de estos caracteres, dividió al género en cuatro subgéneros y secciones:

Subgénero *Ganoderma*:

Sección *Ganoderma*: con el cutis compuesto por elementos cilíndricos hinchados, cada uno 4 a 5 veces el diámetro de la hifa subyacente (himeniodermis). Especie típica: *G. lucidum*.

Sección *Caracoderma*: con el cutis compuesto por elementos himeniodérmicos no inflados, a veces unos pocos o la mayoría con unos esferoides pedunculados terminales, siendo cada uno de los elementos dérmicos de diámetro ligeramente mayor que la hifa subyacente (caracodermis). Especie típica: *G. cupreolaccatum* (Kalchbr.) Imagy (= *G. pfeifferi* Bres.).

Subgénero *Elfvigia* (Karst.) Imazeki: con tricodermis en el sentido de Lohwag, es decir, con la capa de sustancias melanoides por debajo de las ramificaciones de las terminaciones hifales originadas en el contexto; especie típica: *G. applanatum* (Pers.) Pat.

Subgénero *Anamixoderma* Steyaert: cutis compuesto por hifas hialinas y castañas, laxamente entremezcladas, todo inmerso en sustancia melanoide (anamixodermis). Especie típica: *G. adpersum* (Schulz.) Donk.

Subgénero *Plecoderma* Steyaert: cutis de hifas hialinas densamente entremezcladas e impregnadas de sustancias melanoides formando una capa netamente distinguible del contexto (plecodermis); especie típica: *G. philippii* (Bres. et Henn.) Bres.

En 1983, Corner modificó ciertas definiciones de Steyaert, aunque aceptó la división del género en los cuatro subgéneros propuestos. Así, en el subgénero *Ganoderma* sección *Ganoderma*, el cutis estaría formado por una empalizada de células claviformes con paredes muy gruesas, algunas de las cuales pueden llevar los esferoides pedunculados. Para Corner (op. cit.) algunas especies de la sección *Caracoderma* desarrollan gradualmente una himeniodermis incipiente a partir de una caracodermis inmadura; sería una empalizada de células claviformes incrustadas e irregularmente lobuladas. Especie típica propuesta: *G. pfeifferi*. Sin embargo, la idea de una

caracodermis en el sentido de Steyaert no se ajusta a la detallada descripción del cutis de *G. pfeifferi* hecha por Hansen (1958), y que Corner corroboró. Esta sería una empalizada de células claviformes e irregularmente lobuladas derivadas de hifas generativas. Por lo tanto, sería un tipo intermedio entre una himeniodermis y una plecodermis, reforzada por terminaciones esferoide-pedunculadas o capitadas. En consecuencia, Corner (op. cit.) propone que debería llamarse caracodermis a la estructura que exhibe *G. pfeifferi* y no a lo que dice Steyaert. Su definición del subgénero *Plecoderma*, abarca especímenes con superficie levigada (lisa) por sobrecrecimiento de una capa de hifas generativas sobre la capa más externa de contexto, y más o menos incrustada con ella. La especie típica sería: *G. philippi* (Bres. et Henn.) Bres.

Con el fin de no introducir nuevos términos, Corner (op. cit.) llamó ‘veloso’ ó ‘velutinado’ a la tricodermis y ‘mata’ a la anamixodermis. Respecto del subgénero *Elfvigia*, Corner (op. cit.) observa la existencia de una himeniodermis degenerada, y que en ciertas circunstancias las hifas generativas crecen formando una tricodermis por encima de una empalizada rudimentaria. Si quedan apresadas y entremezcladas, formarían la superficie de la plecodermis. Agrega luego, que una construcción tan incierta raramente pueda contribuir a la distinción subgenérica entre por ej. *G. applanatum* y *G. adpersum*. Además, encontró en ciertas zonas del pileo en desarrollo de *G. tropicum*, el cutis semejando un tipo intermedio entre caracodermis y anamixodermis, mientras que en las zonas viejas (maduras) del pileo observó una himeniodermis. De lo antedicho, surge su llamamiento para realizar estudios sobre la ontogenia de los carpóforos.

Adaskaveg y Gilbertson (1988), estudiando la dermis de seis especies del complejo *G. lucidum* con microscopía electrónica de barrido observaron diferentes morfologías relacionadas con la longitud, diámetro y ramificaciones de los elementos dérmicos, la presencia ó ausencia de proyecciones y engrosamientos de la pared; no obstante, los autores evitaron hacer referencia a las definiciones existentes o de adaptarlas para describir sus propias observaciones.

Sin embargo, Zhao (1989) considera a la estructura pilear como un buen carácter para la taxonomía, pero aclara que, si bien puede variar en las distintas edades y en distintos especímenes de una única especie, continúa siendo útil para la identificación de un gran número de especies.

El estado caótico en la delimitación de las especies del género, del que se disponen ya unos 250 nombres, mencionado por Corner (1983:111) y Ryvarden (1991:151) entre otros, nos ha impulsado a emprender un estudio detallado de los taxones registrados para el cono sur de Sud América.

La taxonomía del género *Ganoderma*, como hemos explicado, es controvertida y problemática, ya que los caracteres morfológicos utilizados como única herramienta para la sistemática, han resultado insuficientes para distinguir entre las diferentes especies. Por esta razón, y en la búsqueda de nuevos criterios que permitan la detección de la variación interespecífica e intraespecífica, iniciamos la revisión sistemática de los representantes Sudamericanos del género, utilizando la técnica de electroforesis horizontal de isoenzimas.

Ganoderma como patógeno.

En los bosques húmedos de Chile (selva Valdiviana) ocurre un proceso de deslignificación natural conocido como “huelmo” o ‘palo podrido’. Los grandes troncos deslignificados han sido tradicionalmente usados por los granjeros para la alimentación del ganado. El vocablo araucano “huelmo” con el que se lo denomina, sugiere que las comunidades primitivas conocían el fenómeno y hacían uso de él.

Según Martínez et al. (1995), la madera usada para alimento del ganado corresponde a un estadio de deslignificación intermedio, alcanzado luego de la remoción parcial de la lignina. En la mayoría de los estudios referidos a la formación del ‘huelmo’, el agente causante ha sido identificado como *G. australe*. Durante el proceso ocurren varios cambios en las características macroscópicas de la madera atacada, por ej.: en el color, en la textura, en el contenido acuoso y en la acumulación de coloides. La degradación está caracterizada por la remoción preferencial de lignina, xilanos y arabinanos; la conservación de la celulosa (97 % según indican Adaskaveg & Gilbertson, 1995); la degradación de extractivos; el aumento del contenido de agua hasta 8-10 %, debido a la solubilización de los componentes de la madera; el aumento hasta 10 veces del contenido de nitrógeno. La batería enzimática para la degradación lignocelulósica no

diferiría de la existente en otros hongos causantes de pudrición blanca; sin embargo existiría alguna diferencia cuantitativa. Esta degradación tan particular no estaría causada por un único factor, sino que sería el resultado de la acción conjunta de enzimas lignolíticas y mediadores (v. g.: Mn⁺³), de un tipo particular de sustrato (entre los más frecuentes se encuentran *Eucryphia cordifolia* Cav., *Nothofagus dombeyi* (Merb.) Oerst., etc.), y de condiciones climáticas especiales (alta humedad relativa). Aparentemente, este patrón de degradación no se ha repetido en los ensayos *in vitro*, apoyando la postura de un origen multifactorial del fenómeno.

Mitología y Folclore.

Algunas especies del género *Ganoderma* figuran en los anales artísticos, farmacológicos y medicinales desde tiempos remotos. Así, por ejemplo, *Ganoderma lucidum* ha sido utilizado con fines medicinales por diversos pueblos durante centurias.

Los japoneses lo conocen como “Reishi” o “Mannentake” (Hongo de los 10.000 años), mientras que los chinos y coreanos lo llaman “Ling Chi”, “Ling Chih”, o “Ling Zhi” (Hongo Divino de la Inmortalidad o Hierba de potencial espiritual).

Por más de 2000 años el “Ling Zhi” ha sido reconocido por los profesionales médicos chinos como la Medicina de los Reyes. El famoso médico chino Shi-Jean Lee de la Dinastía Ming, en su obra **Ban Chao Gang Moo** (Gran Pharmacopaea) sostenía que la toma prolongada de “Ling Zhi” ‘produce un cuerpo fuerte y saludable, y asegura una larga vida’. Reconocido por sus propiedades estimuladoras de la salud, este hongo es también un símbolo de buen augurio, buena fortuna, longevidad y de ‘vida con los inmortales’.

La primera mención del “Ling Zhi”, como un ‘hongo sobrenatural con poderes milagrosos’, fue en la Dinastía Ch’in (221-207 aC.) bajo el gran Emperador Shih-huang, quien asumió el título de Primer Emperador, unificó a China por primera vez, y mandó construir la Gran Muralla. De aquí en adelante, los Taoístas capturaron el concepto de un ‘hongo divino de la inmortalidad’, y lo explotaron fantásticamente en sus escritos, pinturas, esculturas en jade, botellas de perfumes, diseños de alfombras y muebles,

joyería, peines de dama, etc. Ha sido representado en tapices destinados a los nobles, y generalmente, ha sido retratado acompañando a reconocidos monjes de la era (figura 1). Durante un tiempo, los chinos creyeron que una tintura específicamente preparada a partir de este hongo era capaz de revivir a un muerto cuando se la colocaba sobre el pecho.

Con la extensión de la cultura china, la idea del “Ling Zhi” se expandió a Corea y a Japón, donde tendió a confinarse particularmente en la literatura.

R. G. Wasson, en su libro “Soma. Divine Mushroom of Immortality” (1969), relata varias leyendas relacionadas con el origen y descubrimiento del “Ling Zhi”.

Valor terapéutico de *Ganoderma* sp.

El *Ganoderma lucidum* ha sido tradicionalmente reconocido por los herboristas chinos y japoneses, para combatir el insomnio. Actualmente, se prescribe para numerosas afecciones psiquiátricas y neurológicas, incluyendo enfermedades musculares, anorexia y debilidad, ya que no posee propiedades narcóticas ni hipnóticas.

Según Teow (1995), en Japón se han patentado polisacáridos obtenidos de varias especies de *Ganoderma*, para ser utilizados como inmunopotenciadores en el tratamiento del cáncer, ya que acelera la producción de IL2 y la inducción de células antitumorales, como los “natural killers” y los macrófagos citotóxicos. Se han extraído de los basidiocarpos y de matas micelianas de *Ganoderma lucidum* más de cien triterpenos cuyas configuraciones químicas ya han sido confirmadas. También se ha visto que los extractos liofilizados son efectivos en el tratamiento de la hepatitis B, por lograr una reducción de las transaminasas hasta niveles normales. Los extractos probaron ser, además, hepatoprotectores, promoviendo la regeneración hepática en ratones, con algún tipo de actividad leucogénica y estimulante de la hematopoyesis, eficaces en la reducción de los niveles de azúcar en sangre por un aumento del nivel de la insulina en plasma y la aceleración del metabolismo de la glucosa.



Figura 1: Tapíz chino hecho en seda (pre-1940). Se representa a un anciano inmortal, a una princesa y a un ciervo, cada uno llevando plantas de “Ling-Zhi”. Ver el extremo del bastón, la canasta de la princesa y la boca del ciervo. Reproducción de Willard (1990).

Kim et al. (1995) examinaron los componentes de extractos acuosos y alcohólicos para actividad antiHIV en células humanas y encontraron una fuerte actividad antiviral.

Los basidiocarpos de *Ganoderma* sp. se han convertido en un auxiliar medicinal de amplia distribución en, por ej. Taiwan, donde la población es de ca. 20 millones. Allí, su comercialización fue, en 1996, de aproximadamente 1.540 millones de dolares y se espera que continúe creciendo con una tasa del 28 % para 1997 (figura 2).

El auge de la 'medicina alternativa' y 'natural', que se vive en la actualidad, ha llegado a la INTERNET. Allí, el usuario puede ordenar la compra de, por ej. 100 cápsulas de GANODERMA ESSENCE TM por 41,35 US\$, y enterarse de sus múltiples propiedades y principios activos (figura 3).

Introducción a la Metodología:

Fundamentos y principios básicos de la electroforesis horizontal de isoenzimas.

El principio básico de la electroforesis sostiene que bajo la influencia de un campo eléctrico las moléculas cargadas negativamente (aniones) migrarán hacia el electrodo positivo (ánodo) y las moléculas cargadas positivamente (cationes) migrarán hacia el electrodo negativo (cátodo) (Harris & Hopkinson, 1976).

Las enzimas, como todas las proteínas, están formadas por aminoácidos unidos covalentemente para formar un polipéptido. Como consecuencia de la naturaleza química de las cadenas laterales de los aminoácidos, las proteínas en general son anfóteras, pudiendo llevar una carga neta positiva o negativa, dependiendo de la ionización de los grupos amino y carboxilo libres, y de la de los residuos imidazol. Dicha ionización estará relacionada con la solución tamponada en la que se hallen inmersas las moléculas proteicas, y es la responsable de la migración de las proteínas a través de una matriz durante la electroforesis.

El término 'isoenzimas', fue introducido en 1959 por Markert y Möller, para designar las diferentes formas moleculares de una enzima que ocurren en un único individuo o en distintos miembros de la misma especie. Numerosos estudios han



Figura 2: puesto de mercaderías de un Mercado de Artesanías en Pekín, China (foto: M. Cafaro).

Figura 3: Reproducción de una página de Internet, en la que se publicitan y ofrecen para la venta las cápsulas de *Ganoderma*.

ESSENCE of Nature™
Is the Essence of Health

Immune Toning

**Ganoderma
Essence**

Nature's Nutraceuticals
Contains Concentrated Extract
of Reishi (Ling Zhi) Mushroom
100 CAPSULES • 250 MGEACH

\$41.35
100 capsules

Trial size (24 capsules) and
larger bottle (250 capsules) available

<http://www.combe.com/esh/ganoderma.htm>

The main ingredient of the Ganoderma Essence is ganoderma lucidum, the best of the reishi mushrooms.

Ganoderma Essence is a high-potency concentrated extract of Ganoderma lucidum, the best of the reishi (ling zhi) mushrooms. Ganoderma Essence is a natural dietary supplement produced by using state-of-the-art technology to extract and retain the essential ingredients from the mushroom, and spray-dry the concentrated extract into powder form. Each capsule contains powdered extract that is equivalent to 5 grams of reishi (ling zhi) mushroom. The powdered extract contains greater than: 12% polysaccharides, 0.15% specific triterpenes, 4% total triterpenes, and 9% proteins.

Ganoderma lucidum (Chinese name "Ling Zhi"; Japanese name "Reishi") has remarkable properties, and for many years the fruit bodies have been used in traditional medicine in oriental countries such as China, Japan and Korea for the treatment of various human diseases. Since 1981, more than 100 papers have been published reporting the isolation of chemical constituents from G. lucidum and their biological activities.

The biochemical and pharmacological effects of G. lucidum include anti-inflammatory, anti-hypertension, hypoglycemic effect, thrombocyte aggregation inhibition, liver function restoration, anti-tumor effect, central nervous system effect, immuno-modulation effect, and treatment of muscular dystrophy and myotonia. The alcoholic extracts of G. lucidum show protective effects against liver damage induced by chemicals.

demostrado las tres causas principales de formación de las isoenzimas. Estas son: a) presencia de más de un locus génico codificante para la enzima, b) presencia de más de un alelo en un mismo locus génico y c) modificaciones post-traduccionales de los polipéptidos, resultando en la formación de isoenzimas secundarias. Usualmente, el término 'isoenzima' (= isozima) es usado para denotar las formas derivadas de diferentes loci génicos, mientras que el término 'alóenzima' (= alozima) se emplea para denotar las múltiples formas que derivan de distintos alelos del mismo locus genético.

Las matrices soporte más utilizadas son el almidón y la poliacrilamida, cuyos tamaños de poro son aproximadamente del mismo orden de magnitud que el tamaño de las moléculas de proteína. El tamizado molecular resultante permite la separación electroforética de proteínas con carga similar y que difieren en tamaño y forma. Usando distintas concentraciones de poliacrilamida o almidón (con lo cual varía el tamaño del poro del soporte) y distintas soluciones tamponadas (con lo que se influye en la carga neta de las proteínas), se obtienen zonas discretas en los geles, que denominamos 'bandas', para casi cada tipo proteico. La consideración básica de la técnica, es que los cambios en la movilidad de las enzimas en un campo eléctrico reflejan cambios en la secuencia codificante del ADN. En consecuencia, si el patrón de bandas de dos individuos difiere, se asume que estas diferencias tienen base genética y, por lo tanto, son heredables; también se asume que su expresión es codominante (ambos alelos del locus se expresan).

Existen varios principios para la visualización de enzimas en los geles. Aquí se tratarán, únicamente, aquellos basados en reacciones cromogénicas, las que incluyen cualquier reacción o conjunto de reacciones que revelen bandas de actividad enzimática a la luz del día (en contraposición con las que requieren luz UV). En la mayoría de los casos el/los producto/s primarios de una reacción enzimática no es/son rápidamente detectable/s, por lo que se agregan reactivos suplementarios que originan un producto secundario visible. El zimograma resultante estará teñido positivamente (bandas coloreadas en un fondo acromático) si el color se forma por la reacción con el producto. Se obtendrá un zimograma teñido negativamente (bandas acromáticas en un fondo coloreado) cuando el color se forme por una reacción del sustrato.

Desde el advenimiento de la metodología y el descubrimiento de las isoenzimas, la electroforesis de isoenzimas se ha utilizado para proveer información en un amplio

rango de campos biológicos y bioquímicos. Su uso como marcadores genéticos contribuyó notablemente al avance del conocimiento en áreas como la genética poblacional y evolutiva; son ampliamente utilizadas en la resolución de numerosos problemas de sistemática, así como para la reconstrucción de relaciones filogenéticas.

La electroforesis de isoenzimas ha sido utilizada en otros géneros fúngicos como: *Fomes* (Harris et al., 1974), *Endothia*, *Cryphonectria* (Micales et al., 1987); *Agaricus bisporus* (Kerrigan & Ross, 1989); *Acremonium* (Christensen et al., 1993); *Phomopsis* (Meijer et al., 1994); *Pleurotus* (Zervakis et al., 1994); *Ceratocystis coerulescens* (Harrington et al., 1996) y en el orden Harpellales (Grigg & Lichtwardt, 1996), para citar sólo algunos trabajos que la implementan.

Particularmente en *Ganoderma*, se conocen los trabajos de Miller et al. (1995) donde se estudian las especies asiáticas que atacan a las palmeras aceiteras, con el fin de caracterizarlas. Se suman a éste, el estudio preliminar sobre la caracterización isoenzimática de las especies sudamericanas de *Ganoderma* (Gottlieb et al., 1995), y un Atlas de cultivos de *Ganoderma* desarrollado por Wang & Hua (1991), utilizando la técnica de electroforesis, junto a caracteres de cultivo.

Taxonomía numérica.

La taxonomía numérica ha sido definida por Sneath & Sokal (1963) como la evaluación numérica de la afinidad o similitud entre unidades taxonómicas y el agrupamiento de éstas unidades en taxones basándose en el estado de sus caracteres. El enfoque planteado por la taxonomía numérica comprende un aspecto filosófico basado en la teoría clasificatoria denominada feneticismo, y en las técnicas numéricas, que son el camino operativo para aplicar dicha teoría (Crisci & López Armengol, 1983).

Actualmente, se utilizan dichas técnicas numéricas para establecer relaciones entre agrupamientos de objetos en general, lo que no implica la necesaria aceptación de todos los principios del feneticismo. Las técnicas numéricas tratan a todos los caracteres, elegidos *a priori*, asignándoles el mismo peso. Sin embargo, el peso de un carácter está expresado por el número de caracteres que se utilizan para describirlo (Sneath & Sokal, 1973).

Este tipo de estudios pretende actuar en forma objetiva, pero la influencia subjetiva que introduce el investigador no se puede descartar por completo, aunque sí reducir. El conocimiento del grupo en estudio puede generar un cierto prejuicio en la elección de los caracteres, que puede minimizarse aumentando el número de caracteres.

Es ampliamente conocido que hoy en día la tendencia es hacia enfoques cladísticos que reflejen la historia evolutiva (filogenia) de los grupos naturales (monofiléticos) para poder construir un sistema clasificatorio basado en esa historia común. Sin embargo para poder aplicar las técnicas del 'cladismo' se debe tener previamente una clara delimitación de las especies. La taxonomía numérica ha resultado de gran ayuda en esa delimitación.

Dadas las dificultades existentes para poder separar taxones, según se desprende de lo antedicho, se diseñó este trabajo con los objetivos de:

- reconocer los principales grupos de especies de *Ganoderma* presentes en el Cono Sur de América;
- caracterizar dichos grupos desde el punto de vista morfológico y molecular;
- realizar un análisis comparativo entre los estudios morfológico y molecular;
- adoptar las decisiones taxonómicas que permitan proponer una delimitación más adecuada de las especies.

El presente trabajo no pretende ser una monografía completa del género *Ganoderma*, sino el comienzo de un estudio exhaustivo y actualizado, tendiente a vislumbrar una posible sistemática del género.

Objetivos.



Materiales & Métodos.

Abreviaturas más utilizadas:

AEM = agar extracto de malta.

FBBB = “fast blue BB”.

FBK = “Fast black K salt”.

FBRR = ‘Fast blue RR”.

IE = índice esporal.

MBD = matriz básica de datos.

MEB = microscopía electrónica de barrido.

MO = microscopía óptica.

MS = matriz de similitud.

MTT = metil tiazolil tetrazolio.

NAD = nicotidamina adenina dinucleótido (oxidado).

NADH = nicotidamina adenina dinucleótido (reducido).

NBT = azul de nitrotetrazolio.

r_{cc} = coeficiente de correlación entre matrices cofenéticas.

r_{sc} = coeficiente de correlación entre una matriz de similitud y la matriz cofenética derivada.

SI = similitud isoenzimática.

SM = similitud morfológica.

TRIS = Tris (hidroximetil) aminometano.

UTO = unidad taxonómica operativa.

Material biológico utilizado:

Para el desarrollo de esta Tesis se utilizó el material rotulado bajo *Ganoderma*, existente en el Cepario de Micología (BAFC) y en el Herbario Micológico del Departamento de Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires.

Con el fin de ampliar el número de muestras a estudiar, y de esta forma abarcar un mayor rango de variabilidad morfológica y genética, se realizó un viaje de colección a las provincias de Catamarca y Tucumán, recorriéndose distintas localidades, por ej.: Balcosna, Las Lajas, El Rodeo, La Viña, El Durazno, en Catamarca; y La Sala, Tafi, San Javier y Cochuna, en Tucumán. También se realizaron varias salidas de campo por los alrededores de la Capital Federal, entre los que podemos citar la reserva de Santa Catalina (Llavallol), el Parque Pereyra Iraola (Berazategui) y la reserva de Punta Lara (Ensenada). Asimismo, se incluyeron en el estudio todos los materiales gentilmente coleccionados y cedidos por terceros.

En las tablas 1, 2 y 5 se cita el material estudiado. En el mapa de la figura 4 se indican las zonas de colección de materiales.

Tabla 1: Número de cultivo (BAFC), número de herbario, fecha y lugar de colección y sustrato hospedante del material perteneciente al complejo *G. lucidum*.

BAFC	Herbario	Fecha	Lugar de colección	Sustrato
ARGENTINA				
Capital Federal				
384	33.576	05/02/94	Capital Federal.	<i>Platanus acerifolia</i> .
658	24.412	27/04/78	"	Leguminosae.
725	34.127	14/02/96	" , Floresta	<i>Platanus acerifolia</i> .
2378	33.575	02/94	"	<i>Platanus acerifolia</i> .
2508	34.043	09/06/95	"	<i>Platanus acerifolia</i> muerto.
2775	24.440	16/02/78	" , Villa Pueyrredón.	<i>Platanus acerifolia</i> .
---	24.408	7/4/1978	" , Jardín Botánico.	asociado a raíces.
Buenos Aires				
178	24.415	13/04/68	Gral. Alvear	---
218	24.410	"	"	<i>Pinus</i> sp
301**	-----	23/03/69	Martinez.	<i>Robinia pseudoacacia</i>
2221	24.460	04/02/73	Llavallol, Sta Catalina.	<i>Ulmus procera</i> .
Catamarca				
2488	33.599	20/03/95	Paclín, La Viña	tronco muerto.
2493	33.631	"	Paclín, El Durazno	asociado a raíces.,
2494	33.632	"	"	asociado a raíces.
2495	33.604	"	"	"

Chaco				
---	33.284	02/94	Charata.	---
2376	34.493	"	"	---
Corrientes				
---	34.460	6/4/76	El perichón	----
---	34.461	21/1/87	Capital, Av. Independencia 5000.	base de poste de <i>Schinopsis</i> sp.
---	34.462	21/2/92	Capital, Fac. Cs. Agrarias	tocón podrido
---	34.459	23/9/74	Dpto. Sto. Tomé, Ayo. Chimiray y Ruta 40	---
---	24.416	5/4/57	Dpto. Cosme. Paso de la Patria.	madera enterrada.
---	24.414	29/3/77	Mbucuruyá, Estación Sta. Teresa	<i>Tipuana tipu</i> .
Entre Ríos				
113	24.434	31/12/71	Concordia, Parque Nac. Rivadavia.	tronco podrido.
228	24.435	29/12/71	Colón, Palacio San José.	<i>Quercus suber</i> muerto.
277	25.530	25/11/68	Guauguay, Parque Urquiza	---
445	24.430	11/04/71	Palmar de Colón, La Calera	<i>Allophylus edulis</i> .
1009	24.438	17/01/51	orillas de río Guauguay.	<i>Salix</i> sp.
2159	34.495	12/93	Concepción Uruguay	---
2288	25.533	15/02/72	Colón, Palacio San José.	<i>Quercus suber</i>
2372	33.286	14/01/94	Concordia, Pq. Rivadavia.	sobre angiosperma
2373	34.496	"	"	"
2374	34.497	"	"	"
2815	33.945	8/8/95	C. Uruguay, A° El Curro.	sobre <i>Eucalyptus</i> .
---	24.449	25/2/79	Palmar de Colón	sobre tronco de palmera
Salta				
---	Lill.5381	25/05/46	Piquete Quemado.	---
Tucumán				
2414	33.615	30/03/95	Valle La Sala, Km 13	<i>Salix</i> sp.
2419	33.621	29/03/95	Jardín Inst. M. Lillo.	asociado a raíces.
2426	33.630	"	"	"
---	34.390	15/3/70	Capital.	sobre tronco
---	Lill.54.14	12/10/61	Estación biológica.	---
---	4			
---	Lill.8846	4/47.	Depto. La Cocha, Monte Grande.	<i>Acacia</i> af. <i>riparia</i> Kunth. ("garabato")
BRASIL				
2580	33.701	20/04/93	Sta. Catarina, Florianopolis	<i>Cassia multijuga</i>
2581	33.706	06/07/93	"	angiosperma cortada
---	34.464	18/1/1989	Parana, Curitiba	raíces de dicot.
---	34.352	26/3/78	Porto Alegre, Pq. Farronpilha	---
---	33.705	20/10/94	Videira	dicotiledonea muerta

***: cultivo de basidioma inmaduro.

Tabla 2: Número de cultivo (BAFC), número de herbario, fecha y lugar de colección y sustrato hospedante del material perteneciente al complejo *G. applanatum*.

BAFC	Herbario	Fecha	Lugar de colección	Sustrato
ARGENTINA				
Capital Federal				
1543	34.128	28/04/94	Parque Saavedra.	<i>Gleditsia triacanthos</i> .
1544	33.946	14/4/94	Golf Municipal	<i>Casuarina</i> .
Buenos Aires				
671,	33.094	05/05/93	Llavallol, Sta. Catalina.	---
672,	34.483	"	"	---
674	34.484	"	"	---
1146	33.512	13/04/94	"	<i>Ulmus</i> sp.
1527	33.573	23/04/94	"	tronco muerto en pie
1528	33.515	"	"	---
1529	33.522	"	"	---
1530	33.505	"	"	árbol vivo.
1531	33.504	"	"	tronco muerto.
1532	33.520	"	"	<i>Laurus</i> sp.
1533	33.521	"	"	<i>Prosopis</i> sp.
1534	33.503	"	"	árbol vivo
1535	33.501	"	"	árbol vivo.
1536	33.506	"	"	---
1537	33.517	"	"	árbol vivo.
1538	33.525	"	"	asociado a raíces.
1539	33.502	"	"	árbol vivo.
1542	34.040	26/08/94	"	árbol vivo.
2188	33.509	04/04/94	"	---
2189	33.510	"	"	---
2501	33.574	23/12/93	"	árbol vivo.
2513	33.948	26/05/95	"	---
2520	33.949	"	"	---
2626	33.952	"	"	árbol muerto.
2628	33.951	"	"	árbol muerto.
2629	33.944	"	"	tronco en pie.
2747	33.214	29/05/93	"	---
—	34.539	05/05/93	"	---
—	33.528	19/04/93	"	---
—	33.941	26/05/95	"	---
—	33.943	14/06/95	"	árbol muerto.
—	33.947	"	"	<i>Ligustrum lucidum</i> .
—	33.950	26/05/95	"	---
728	33.365	12/10/78	25 de Mayo.	<i>Pinus taeda</i> .
1139	33.508	30/04/94	Berazategui, Parque Pereyra	---
			Iraola.	
1141	33.511	"	"	<i>Ligustrum lucidum</i> .
1525	33.518	"	"	---
1526	33.519	"	"	<i>Pinus</i> sp. muerto
1540	33.516	"	"	---
2364	34.034	03/09/93	"	tronco quemado.
2365	34.038	"	"	angiosperma.
2368	34.035	"	"	<i>Quercus</i> sp.
2764	33.224	03/09/93	"	---
—	34.036	06/10/95	"	tronco muerto.
1140	33.526	30/04/94	Ensenada, Punta Lara.	tronco podrido.
1520	33.571	"	"	<i>Erythrina cristagalli</i>

1521	33.500	"	"	muerto.
1522	33.516	"	"	tronco podrido.
1523	33.514	"	"	árbol muerto.
2105	33.082	24/04/93	Avellaneda.	---
2163	33.076	22/04/93	Quilmes.	árbol vivo.
2625	33.942	24/6/95	Tortuguitas	tronco podrido.
Catamarca				
2370	33.629	24/03/95	Paclín, Las Lajas.	<i>Acacia</i> sp.
2390	33.606	24/03/95	Paclín, Balcosna.	<i>Podocarpus</i> sp.
2391	33.607	24/03/95	"	---
2393	33.608	"	Paclín, Villa Balcosna,	<i>Salix</i> sp.
2395	33.603	23/03/95	Paclín, El Rodeo.	<i>Salix</i> sp.
2396	33.601	"	"	<i>Cydonia oblonga</i> .
2397	33.605	23/03/95	"	<i>Salix</i> sp.
2398	33.633	"	Paclín, Las Juntas.	<i>Morus</i> sp.
2421	33.600	24/03/95	entre Las Lajas y Balcosna.	bosque de <i>Podocarpus</i> .
2422	33.610	"	Paclín, Las Lajas	tronco muerto.
2423	33.609	"	Paclín, cerca de Balcosna	árbol vivo.
Chubut				
1163	34.057	13/11/95	Parque Nac. Lago Puelo,	<i>Salix</i> sp.
			Cerro Bayo	<i>Nothofagus</i> sp.
323**	----	24/1/71	Parque Nac. Los Alerces.	<i>Nothofagus dombeyi</i> .
2571**	----	12/90	Parque Nac. Los Alerces	"
---	33.620	13/9/95	Parque Nac. Lago Puelo.	" "
Entre Ríos				
376	22.836	09/04/71	Colón, Palacio San José.	<i>Acacia caven</i> .
1147	33.570	14/06/94	Concepción del Uruguay.	<i>Prunus</i> sp.
2160	33.285	12/93	C. Uruguay, La Tigra.	angiosperma podrida.
2353	34.057	22/10/95	Concordia, Parque Rivadavia.	tronco de <i>Eucalyptus</i> sp.
Misiones				
1172	34.223	14/1/93	camino a Santa Ana.	tronco podrido.
---	34.224	16/08/93	Santa Ana.	<i>Enterolobium</i> sp.
---	33.112	17/05/93	Iguazú	---
Neuquén				
2075	33.369	27/04/94	Parque Nacional Lanín, Lago	bosque de <i>Nothofagus</i>
			Lacar	
2076	33.368	"	Parque Nac. Lanín, Cerro	"
			Rago Oireñi	
2552	33.058	10/04/92	Parque Nacional Lanín, Lago	<i>Nothofagus alpina</i>
			Lacar, Cachin.	
2557	33.057	"	"	"
2563	33.056	13/04/92	Lago Lolog margen N.	<i>Nothofagus dombeyi</i>
Río Negro				
2355	34.041	31/10/95	Pqe. Nac. Nahuel Huapi.	muerto.
Tucumán				
2408	33.619	30/03/95	Valle La Sala, Km 12.	tronco caído.
2410, 2411	33.613	"	"	<i>Salix</i> sp.
2412	33.612	"	"	<i>Salix</i> sp.
2413	33.614	"	"	<i>Salix</i> sp. podrido
2416	33.616	"	Valle La Sala, Km 13	<i>Salix</i> sp.
2417	33.617	"	"	árbol muerto.
2424	33.602	27/03/95	Tafi del Valle.	<i>Salix</i> sp.
---	33.611	27/03/95	Jardín del Instit. M. Lillo	bosque de <i>Podocarpus</i> .
2407	33.628	28/03/95	Cochuna.	tronco muerto.
2427	33.622	"	"	tronco caído.
				tronco muerto.

2430	33.623	"	"	tronco caído
2435	34.486	"	"	"
2438	34.487	"	"	"
2440	34.488	"	"	"
2442	34.489	"	"	"
2444	34.039	"	"	tocón podrido.
2449	33.626	"	"	tronco muerto.
2450	34.490	"	"	" "
2453	33.625	"	"	tronco caído.
2454, 2505	33.627	"	"	tronco muerto.
2458	34.491	"	"	" "
2799	32.909	09/08/92	"	---
2800	34.492	"	"	---
---	34.485	28/03/95	Cochuna.	tronco caído.
---	34.540	"	"	" "
---	34.391	02/11/46	Alpachiri. Piedra Grande.	---
BRASIL				
2582	33.704	02/06/94	Sta. Catarina, Florianopolis	conifera.
---	33.700	30/05/94	Morro da Lagoa da Conceicao, Floreanopolis.	dicotiledónea .
---	33.703	29/03/94	"	dicotiledónea muerta.
---	34.349	07/78	Manaus	---
---	34.351	09/12/89	Itaimbaziulo, Cambarra, RS	---
---	34.541	1928	Parcey Novo, Rio Gde. Sul	---
CHILE				
327	32.007	09/87	Osorno, Bahía Mansa	angiosperma muerta.
304	34.212	09/87	"	dicot. muerta.
382	32.003	1987	Viña del Mar.	---
651	34.220	06/03/96	Palena, Chaiten.	tronco muerto.
2529	33.953	9/04/95	Chiloe, El Amilar.	Angiospermae.
2530	33.954	"	"	Angiospermae caída.
2531	33.955	12/04/95	Osorno, Aguas Calientes, Parque Nacional Puyehue.	tronco caído.
2532	33.956	"	"	<i>Amornyrthus luma.</i>
---	34.219	6/04/96	Provincia Palena	---
---	34.221	"	" , Chaitén.	sobre troncos.

** : cultivos de basidiomas inmaduros.

Muestreo:

La recolección de los carpóforos se realizó siguiendo dos estrategias diferentes:

A) se coleccionó solamente un basidiocarpo por árbol, y B) se recolectaron varios basidiomas por árbol.



Figura 4: Mapa de la región mostrando la distribución de las colecciones estudiadas de *Ganoderma*. **Referencias:** 1- Capital Federal; 2- Llavallol; 3- Berazategui; 4- Ensenada; 5- Avellaneda; 6- Tortuguitas; 7- 25 de Mayo; 8- Paclín; 9- Charata; 10- Parque Nacional Lago Puelo; 11- Colón; 12- Concepción del Uruguay; 13- Concordia; 14- Gualeguay; 15- Parque Nacional Iguazú; 16 y 17- Parque Nacional Lanín; 18- Parque Nacional Nahuel-Huapi; 19- Valle La Sala; 20- Cochuna; 21- Florianopolis; 22- Osomo; 23- Viña del Mar; 24- Chiloe.

Obtención de micelio vegetativo:

A partir de los basidiocarpos frescos, se procedió al aislamiento del micelio dicariótico ($n + n$), a utilizarse en el estudio isoenzimático. Para ello, se extrajeron estérilmente, pequeños fragmentos del contexto o de la zona de los tubos, y se colocaron en tubos en pico de flauta con agar-extracto de malta (AEM). Se procede a la incubación a 25° C hasta la aparición de micelio, luego de lo cual pueden repicarse a medio de cultivo fresco. los aislamientos se mantienen en tubos pico de flauta o en cajas de Petri con AEM, a 4° C hasta su uso, siendo repicados en caso de contaminación o de secado del medio.

Análisis de los caracteres fisiológicos.

Temperatura óptima:

Con el fin de estudiar el comportamiento de los cultivos con respecto a la temperatura de incubación, los mismos fueron inoculados en cajas de Petri conteniendo AEM y se incubaron durante dos semanas a las siguientes temperaturas: 15, 20, 25, 30 y 37° C. Al término de los 14 días se registró el crecimiento miceliano desde el centro del inóculo hasta el borde del cultivo. Las mediciones se hicieron por duplicado.

Caracteres de cultivo:

El estudio de los caracteres de cultivo se realizó por duplicado, siguiendo el protocolo propuesto por Nobles (1948, 1958 y 1965), Davidson et al. (1938), y Boidin (1954). El objetivo fue verificar si el código de Nobles brinda algún carácter extra para la delimitación específica.

Compatibilidad vegetativa:

Se confrontaron entre sí, los aislamientos coleccionados del mismo sustrato hospedante, con el fin de obtener mayor información acerca de su relación y verificar los

resultados obtenidos a través de las isoenzimas. Luego, para comparar las zonas de interacción, se confrontaron en todas las combinaciones, cuatro aislamientos obtenidos de basidiocarpos coleccionados de zonas distantes. Los aislamientos fúngicos fueron apareados en cajas de Petri conteniendo AEM y dejando 1-2 cm de distancia entre los inóculos de agar micelio. Cada confrontación se hizo por duplicado; las cajas fueron incubadas a temperatura ambiente y en oscuridad durante dos semanas. La línea de interacción y las zonas aledañas fueron observadas al microscopio óptico (MO).

Se utiliza el término 'individuo' para referirse a los aislamientos obtenidos a partir de basidiocarpos coleccionados de sustratos separados físicamente. El término 'cepa' se utiliza para hacer referencia a cultivos obtenidos del mismo o de distintos basidiocarpos coleccionados de un único sustrato, que sean compatibles somáticamente.

Electroforesis horizontal de isoenzimas:

Todas las drogas y reactivos utilizados en la realización de esta Tesis fueron adquiridos a la Compañía Química Sigma (St. Louis, EE. UU.), en caso contrario se aclara su procedencia.

Preparación de inóculos:

Se probaron los medios de cultivo, que se presentan a continuación, para lograr la optimización en la producción de micelio (cualitativamente), la obtención del mayor número de bandas proteicas, y la mejor resolución de éstas. Los dos últimos items, se evaluaron en el sistema isoenzimático esterasas (EST).

1. agar- extracto de malta:

Bacto agar Difco 2%;
extracto de malta Melrico 12.6 g/l.

2. agar- aserrín:

Bacto agar Difco 2%;
aserrín tindalizado 500 g/l, pH 6.5.

3. malta líquida:

extracto de malta 12.6 g;

agua destilada 1 litro.

4. medio completo para *Ganoderma* (Choi et al., 1987) (GCM):

sacarosa 20 g/l (Biochem);

dextrosa 30 g/l (Merck);

MgSO₄ · 7 H₂O 0.5 g/l;

K₂HPO₄ 1 g/l (Anedra);

KH₂PO₄ 0.46 g/l (Anedra);

extracto de levadura 10 g/l (Difco);

peptona 4 g/l (Difco);

casaaminoácidos 5 g/l (Oxoid).

Todos los medios de cultivo fueron esterilizados en autoclave a 1-1.5 atm de presión durante 20 min. De los medios líquidos se utilizó un volumen de 25 ml colocados en Erlenmeyers de 150 o 125 ml de capacidad. Los distintos medios de cultivo se inocularon con 1 cubito (ca. 4 x 6 mm) de agar-micelio proveniente de los aislamientos originales. La incubación se realizó a temperatura ambiente, en oscuridad y sin agitación, durante 7 y 14 días.

Preparación de extractos crudos:

Consiste en homogeneizar el material con una solución tamponada adecuada, llamada tampón de extracción, a fin de solubilizar las enzimas que se separarán luego en la electroforesis.

En la preparación de los extractos crudos a partir de micelio crecido en los medios agarizados, se ensayó tomar muestras del centro de la colonia y del borde para evidenciar posibles diferencias metabólicas. Se procedió a la homogeneización manual de los cubos de agar-micelio con la adición de 2 a 3 gotas del tampón de extracción. Mientras que para la preparación de los extractos crudos a partir de micelio crecido en medio líquido, requiere la cosecha previa del micelio. Esta se realizó por filtración al

vacío. Se colocó el filtrado en tubos Eppendorf limpios, agregando 2 o 3 gotas del tampón de extracción apropiado. Las muestras se homogeneizan manualmente con un mortero de plástico o una varilla de vidrio, que debe limpiarse con agua destilada antes de cada uso, para evitar la contaminación. Durante el procesamiento de las muestras, las mismas deben mantenerse en hielo para evitar la inactivación de las enzimas. Con el fin de facilitar el manejo de los extractos, se guardan alicuotas en el freezer (-20 °C) hasta su uso (Kephart, 1990).

Con el objetivo de mejorar la resolución de las bandas proteicas en los geles, se probaron los siguientes tampones de extracción:

- a) tampón fosfato 0.2 M pH 7,7;
- b) tris HCl 0.1 M pH 7.1;
- c) tampón complejo (Soltis et al., 1983):

tris HCl 0.1 M pH 7.1;
PVP 40000 4 al 20 % P/V;
MgCl₂.6H₂O 0.01 M;
CIK 0.01 M (Mallinckrodt);
EDTA 0.001 M;
β- mercaptoetanol 0.1 % V/V.

Armado de cubas y cubetas:

Las cubas para la electroforesis horizontal se realizaron en acrílico transparente de 0.5 cm de espesor, con las siguientes dimensiones: 42 cm de largo, 21.5 cm de ancho y 8 cm de alto. Los electrodos se eligieron de acero inoxidable de 1 cm de ancho. Las cubetas para los geles fueron armadas en vidrio de 0.2 cm de espesor, y de 18 cm x 20 cm. De esta manera, cada cuba para electroforesis puede contener dos cubetas para geles.

Preparación de geles:

I. Geles de almidón:

Se preparan al 11.5 % según la técnica descrita por Micales et al. (1986, y 1992). Para ello se requieren:

13.8 g de almidón de papa hidrolizado para electroforesis;

120 ml de solución tamponada apropiada.

Se disuelve el almidón en la solución tamponada revolviendo enérgicamente para evitar la formación de grumos. Se coloca el Erlenmeyer en baño de María durante 15 min., luego se procede a eliminar las burbujas de aire formadas durante la cocción por succión al vacío. Se vuelca el almidón sobre la cubeta, emparejando rápidamente la superficie con una regla de acrílico. Se deja enfriar unos minutos y se cubre con film transparente de cocina, para evitar su desecación. Este paso debe realizarse suavemente a fin de impedir la formación de arrugas en el plástico, que generarán sobre la superficie del gel una depresión afectando la homogeneidad de la matriz y en consecuencia la resolución de las bandas.

II. Geles de poliacrilamida:

Este medio soporte se forma por la polimerización de los monómeros de acrilamida y el ligamiento cruzado de las cadenas largas de poliacrilamida. Tal reacción es favorecida por la presencia del co-monomero bis-acrilamida, y de ciertas sustancias catalíticas como PSA y TEMED, en condiciones anaeróbicas.

Para la preparación de geles al 7 % de poliacrilamida se requieren:

7.15 g de poliacrilamida;

0.2 g de N, N'- metilen-bis-acrilamida;

140 λ N,N,N',N'-tetrametiletildiamina (TEMED);

punta de espátula de persulfato de amonio (PSA);

105 ml del tampón apropiado.

Se disuelven la poliacrilamida y bis-acrilamida en la solución tampón elegida, luego se agregan los agentes gelificantes TEMED y PSA. Inmediatamente se vuelca el líquido sobre la cubeta, y se coloca la tapa de la misma evitando la formación de burbujas de aire. Es importante destacar que, dada la alta toxicidad de estas sustancias, durante el

pesado de las drogas y el armado de los geles deben utilizarse guantes, barbijo, guardapolvo y anteojos protectores.

Para la siembra, se perforan los geles a 3 a 4 cm del borde con un peine *ad hoc*. Se embeben pequeños trozos de papel de filtro Whatman nº 3 de 0.5 x 0.2 cm, en los homogenatos mantenidos en frío para evitar la inactivación enzimática, y se colocan los papelitos en las ranuras que se realizaron en el gel.

Se colocan las cubetas con los geles sembrados dentro de las cubas para electroforesis y se cubren los extremos de los geles con las mechas (porciones de paño esponja absorbente) embebidas en la solución tamponada elegido para la corrida. De esta manera, se forma un puente entre ambos electrodos que permite el pasaje de corriente eléctrica a través de la matriz soporte. Se someten los geles a voltaje constante, entre 115 a 120 v durante 3 a 4 horas en una cámara refrigerada a 4 °C, o dentro de una heladera (Saidman, 1985).

Soluciones tamponadas utilizadas:

Algunas de las funciones que cumplen las soluciones tamponadas son: evitar el cambio del pH durante la electroforesis, formar una conexión entre la fuente eléctrica (electrodo) y el medio soporte (gel), reducir la interacción de los grupos cargados en la proteína con cualquier grupo cargado presente en la matriz que podría modificar la carga neta de las proteínas, llevar estabilizadores y/o catalizadores, etc. Durante la puesta a punto de la técnica se probaron las siguientes soluciones tamponadas:

- C: Tampón de corrida y del gel según Clayton & Tretiak, como figura en Micales et al. (1986):

ácido cítrico monohidratado 40 mM;

llevar a pH 6.1 con N-3 (3-aminopropil) morfolina (aprox. 10 ml).

En la preparación de los geles se utiliza una dilución 1: 9 H₂O. En la corrida electroforética se utiliza la solución sin diluir.

- 4: Tampón de corrida y del gel según Selander et al. (1971):

Tris 323 mM;
ácido cítrico anhidro 94 mM;
NaOH 2 g;
H₂O dest. 1000 ml;
pH 6.3 -6.7.

En la preparación de los geles se utiliza una dilución 1 :27 H₂O. En la corrida electroforética se utiliza la solución sin diluir.

- **HC**: según receta de Fildes & Harris, como figura en Murphy et al. (1990):

Tampón del gel: L-histidina 5 mM ajustada a pH 8 con NaOH.

Tampón de corrida: ácido cítrico 410 mM ajustada a pH 7 con NaOH.

- **M**: Tampón de corrida y del gel según Markert & Faulhaber, como figura en Wendel & Weeden (1990):

Tris 180 mM;
ácido bórico 100 mM;
EDTA 4 mM;
pH 8 - 8.6.

Para los geles se utiliza una dilución 1: 3 H₂O.

- **R**: modificación de la receta de Scandalios hecha por Ridgway et al. (1970):

Sc A: LiOH . H₂O 30 mM;
ácido bórico 200 mM;
H₂O dest. 1000 ml;
pH 8.2 -8.3.

Sc B: Tris 50 mM;
ácido cítrico anhidro 8.3 mM;
H₂O dest. 1000 ml;
pH 8.2 -8.3.

En la preparación de los geles se utiliza una dilución 9 B: 1 A. En la corrida electroforética se utiliza sólo la Sc A.

- **TBE:** Tampón de corrida y del gel según Shaw & Prasad (1970):

Tris 500 mM 1000ml;

ácido bórico 647 mM;

EDTA 16 mM;

pH 8.

Para los geles se utiliza una dilución 1: 9 H₂O.

- **TCB:** según receta de Pasteur & Pasteur (1988):

Tampón del gel: Tris 76 mM;

ácido cítrico 5 mM;

pH 8.7.

Tampón de corrida: ácido bórico 300 mM;

NaOH 60 mM;

pH 8.2.

Sistemas isoenzimáticos:

Con el objetivo de encontrar las combinaciones más adecuadas para la mejora de la resolución y migración de las bandas proteicas, se ensayaron los 18 sistemas isoenzimáticos y las soluciones tamponadas que se indican en la tabla 3. Los mismos fueron ensayados en geles de almidón y en geles de poliacrilamida.

Tabla 3: Nombre del sistema isoenzimático, abreviatura, número correspondiente dado por la Comisión de Enzimas y soluciones tampón ensayadas.

Isoenzimas.	Abrev.	E. C. n°	Tampones ensayados
Alcohol deshidrogenasa	ADH	1.1.1.1	R, M, 4, TC, HC, TBE
Aldehído oxidasa	AO	1.2.3.1	R, 4, HC
Aspartato amino transferasa	AAT	2.6.1.1	R, 4, HC, C
Catalasa	CAT	1.11.1.6	R
Esterasas	EST	3.1.1.1	R
Fosfatasa ácida	ACP	3.1.3.2	R, 4
Fosfatasa alcalina	AKP	3.1.3.1	R, 4
Glutámico deshidrogenasa	GDH	1.4.1.3	R, HC, 4

Isocitrato deshidrogenasa	IDH	1.1.1.42	R, 4, M
Lacasas/Fenoloxidasas	TRE	1.10.3.2	R, 4
Lactato deshidrogenasa	LDH	1.1.1.27	R, TC, TCB
Leucina amino peptidasa	LAP	3.4.11.1	R, 4, TCB
Malato deshidrogenasa	MDH	1.1.1.37	C
Menadione reductasa	MNR	1.6.99.2	TC, HC, 4, C
Peroxidasa	PRX	1.11.17	R
6 Fosfogluconato deshidrogenasa	6PGD	1.1.1.44	R, 4, TC, TBE
Shikimico deshidrogenasa	SKDH	1.1.1.25	R, 4, HC
Superoxido dismutasa	SOD	1.15.11	R, 4, M, TC, TBE, TBE

Cada uno de los sistemas isoenzimáticos fue ensayado siguiendo diferentes protocolos de tinción, con el fin de hallar los más adecuados.

Tabla 4: Sistemas isoenzimáticos y las citas de los protocolos de tinción ensayados.

Isoenzimas.	Abrev.	Citas de los protocolos.
Alcohol deshidrogenasa	ADH	Shaw & Prasad (1970); Soltis et al. (1983); Murphy et al. (1990)
Aldehído oxidasa	AO	
Aspartato amino transferasa	AAT	Micales (1986), Wendell & Weeden (1990), Pasteur & Pasteur (1988), Vallejos (1983)
Catalasa	CAT	Scandalios (1971), Soltis et al. (1983)
Esterasas	EST	Saidman (1985).
Fosfatasa ácida	ACP	Wendell & Weeden (1990).
Fosfatasa alcalina	AKP	Shaw & Prasad (1970), Pasteur & Pasteur (1988)
Glutámico deshidrogenasa	GDH	Shaw & Prasad (1970).
Glucosa fosfato isomerasa	GPI	Vallejos (1983), Wendell & Weeden (1990)
Hexoquinasa	HK	Soltis et al. (1983), Wendell & Weeden (1990), Vallejos (1983).
Isocitrato deshidrogenasa	IDH	Shaw & Prasad (1970), Henderson (19xx), Soltis et al. (1983), Wendell & Weeden (1990),
Lacasas/Fenoloxidasas	TRE	Hseu (1989)
Lactato deshidrogenasa	LDH	Micales (1986).
Leucina amino peptidasa	LAP	Soltis et al. (1983), Pasteur & Pasteur (1988), Zervakis (1994).
Malato deshidrogenasa	MDH	Wendell & Weeden (1990), Soltis et al. (1983),
Menadione reductasa	MNR	Wendell & Weeden (1990).
Peroxidasa	PRX	Saidman (1985).
6-Fosfogluconato deshidrogenasa	6PGD	Micales (1986), Harris & Hopkinson (1976)
Shikimico deshidrogenasa	SKDH	Soltis et al. (1983),
Superoxido dismutasa	SOD	Saidman (1985).

Recetario de tinción:

Se analizaron los patrones de bandas de los sistemas isoenzimáticos cuyos protocolos de tinción se detallan a continuación; los mismos dieron un patrón de bandas suficientemente claro y legible en, por lo menos, una solución tamponada.

Las enzimas deshidrogenasas son productoras de dadores de electrones (NADH o NADPH), que se utilizarán durante el revelado, para la reducción de las sales de tetrazolio (NBT o MTT), resultando en la formación de un precipitado insoluble coloreado (formazán). Las enzimas hidrolíticas se detectan usando sustratos artificiales que son derivados de naftol o naftilamidas. Cuando éstos son liberados enzimáticamente, se acoplan inmediatamente con sales de diazonio (FBBB, FGGBC, FBK, etc) para formar un precipitado coloreado en las zonas de actividad.

En otros casos se utilizan colorantes redox, como por ejemplo la benzidina, que al oxidarse por acción enzimática, cambian de color y solubilidad. Ciertos sustratos cromogénicos son incoloros; sin embargo al ser clivados producen color y así es como pueden detectarse.

1. AAT: Se siguió el protocolo de tinción propuesto por Vallejos (1983):

Sc A: Tris-HCL 0.1 M pH 8.5 50 ml;

α -cetoglutarico 50 mg;

ácido aspártico 100 mg;

Sc B: Piridoxal 5 fosfato 10 mg;

Fast Blue BB 75 mg.

Se mezclan los ingredientes justo antes de la tinción, se vuelcan sobre el recipiente que contiene al gel y se incuba a 37 °C hasta la aparición de bandas azules. Luego se sumerge el gel en solución fijadora 5: 5: 1 (etanol: agua: acético). Solución tampón del gel y de corrida utilizada: **R**.

2. ACP: Para su visualización se siguió la tinción propuesta por Wendel & Weeden (1990):

Solución tamponada: 50 mM acetato de sodio pH 5 50 ml;

Se pesan por separado:

A) α -naftil fosfato ácido monosódico 50 mg;

Mg Cl₂ 50 mg;

B) Fast Garnet GBG salt 50 mg;

Se disuelven los ingredientes en la solución tamponada y se vuelca sobre el gel. Se incuba a 37° C hasta lograr la intensidad de la tinción deseada. Luego se sumerge el gel en solución fijadora. Solución tampón del gel y de corrida utilizada: **4**.

3. AKP o ALP: La tinción histoquímica se realizó según la receta de Shaw & Prasad (1970):

β -naftil fosfato de sodio 25 mg;

FBRR 25 mg;

Mg SO₄ · 7 H₂O 62 mg;

H₂O dest. 50 ml.

Se disuelven los ingredientes en el agua y se vuelcan sobre el gel, que se incuba a 37° C hasta la aparición de las bandas. Luego se sumerge el gel en solución fijadora. Solución tampón del gel y de corrida utilizada: **4**.

4. EST: La tinción se realizó siguiendo el protocolo utilizado por Saidman (1985):

Se pesan por separado:

A) α -naftil acetato 30 mg;

B) β -naftil acetato 30 mg;

C) FBRR salt 30 mg.

Se disuelve el colorante (C) en 50 ml de solución tamponada Tris- HCl 0.1 M pH 6, y justo antes de la tinción, se disuelven los sustratos (A y B) en 1 ml de acetona. Se mezclan todos los ingredientes y se vuelcan sobre el gel que se incuba a 37° C hasta lograr la intensidad deseada. Luego se sumerge el gel en solución fijadora. Solución tampón del gel y de corrida utilizada: **R**.

5. MDH: Para su detección se siguió el protocolo propuesto por Soltis et al. (1983), levemente modificado:

Solución tamponada: 0.2 M Tris-HCl pH 8 45 ml;

NAD 5 mg;

MTT 5 mg;
NBT 5 mg;
PMS 1 mg;
málico 2 M, pH 8 5 ml.

Se pesan los ingredientes en un frasco oscuro, se disuelven en la solución tampón de tinción, cuidando de no exponer a la luz, y se vuelcan sobre el gel. Este se incuba a 37° C en oscuridad hasta la aparición de bandas azules. Luego se sumerge el gel en solución fijadora. Solución tampón del gel y de corrida utilizada: C.

6. MNR: El protocolo de tinción es el propuesto por Wendel & Weeden (1990):

50 mM Tris-HCl pH 7 50 ml;
NADH 10 mg;
menadione 25 mg;
NBT o MTT 10 mg.

Disolver los ingredientes, volcar sobre el gel e incubar en oscuridad hasta la aparición de bandas azules. Luego se sumerge el gel en solución fijadora. Solución tampón del gel y de corrida utilizada: C.

7. PRX o PER: Para la detección se siguió el protocolo usado por Saidman (1985).

En un frasco de vidrio se agregan:

benzidina HCl 80 mg;
ácido acético 0.75 ml;
H₂O dest 3 ml.

Para lograr la disolución completa del sustrato, se calienta la solución en baño de María evitando que hierva. Paralelamente, se prepara una dilución 1: 304 de H₂O₂ : H₂O. De ésta, se toman 3 ml que se agregan a la solución con benzidina. Se vuelca sobre el gel con mucho cuidado debido a su alta toxicidad. Se deja incubando a temperatura ambiente hasta la aparición de las bandas marrones. Luego se sumerge el gel en solución fijadora. Solución tampón del gel y de corrida utilizada: R.

8. SOD: El protocolo de tinción es el utilizado por Saidman (1985):

NBT / MTT 10 mg;

NAD 12.5 mg;
PMS 2 mg;
EDTA pta. de espátula;
Tris-HCl 0.1 M pH 8.5 50 ml.

Se mezclan los ingredientes obteniéndose una solución de color amarillo pálido. Se vuelca sobre el gel y se lo incuba bajo la luz de una lámpara hasta la aparición de bandas acromáticas sobre un fondo azul (tinción negativa). Luego se sumerge el gel en solución fijadora. Solución tampón del gel y de corrida utilizada: **R**.

Cálculo de la movilidad relativa de las bandas:

Cada corrida electroforética se repitió por lo menos tres veces, registrándose únicamente aquellas bandas legibles y repetibles. Aquellas consideradas como artefactos de la técnica fueron descartados.

Se calculó la movilidad relativa (R_f) de cada una de las bandas obtenidas en los ocho sistemas isoenzimáticos, para todos los aislamientos ensayados. Para ello, se midió la distancia recorrida por cada banda desde la siembra (d) y la distancia recorrida por el frente de azul de bromofenol (f). Aplicando la siguiente fórmula, se obtuvieron las movilidades relativas en porcentaje:

$$R_f = (d / f) \cdot 100$$

Luego, se homologaron y promediaron los $R_f \cdot 100$ obtenidos de las distintas corridas electroforéticas. Estos valores se utilizaron para designar las diferentes bandas. Ciertas bandas obtenidas en el sistema isoenzimático AAT se designaron según sus límites superior e inferior debido a su anchura.

Morfología:

Colecciones estudiadas:

Se estudiaron los caracteres macro- y micromorfológicos que se detallan a continuación, en los materiales indicados en las tablas 1 y 2. Se incorporaron al estudio los especímenes de los holotipos registrados para Sudamérica o susceptibles de ser encontrados en esta región, los mismos se detallan en la tabla 5.

Tabla 5: Holotipos, lectotipos, neotipos y materiales auténticos estudiados.

Materiales	Herbario	Origen	Leg.	Sustrato	Fecha
<i>G. amazonense</i> Weir	BPI	Brasil, Amazonas.	J. R. Weir.	<i>Hevea brasiliensis</i>	8/1923
<i>G. applanatum</i> (Pers.) Pat. **	L	?	Persoon.	?	?
<i>G. argillaceum</i> Murr.	NY	Cuba, Stgo. de las Vegas.	F. S. Earle.	tronco de mango	5/7/1904.
<i>G. bibadiostratum</i> Stey.	SP	Brasil, Río de Janeiro, Mesa do Emperador.	O. Fidalgo & K. Fidalgo.	---	1955.
<i>G. brownii</i> (Murr.) Gilb.	NY	EE. UU., Berkeley.	V. S. Brown.	<i>Umbellularia</i> sp. muerta	9/1913.
<i>G. capense</i> (Lloyd) Teng	BPI	Durban, Natal, Sudáfrica	P. van der Bijl.	sobre latifoliadas	1916
<i>G. chaffangeonii</i> Pat.	FH.	Venezuela, reg. Orinocense.	J. Chaffangeon.	sobre troncos	1885
<i>G. dorsale</i> (Lloyd) Torr.	BPI	Brasil, Rio Grande.	J. Rick.	madera enterrada	---
<i>G. lobatoideum</i> Stey.	K	Guayana Británica.	Martyn.	tronco caído	10/1929.
<i>G. lobatum</i> (Schw.) Atk.	PH	EE. UU., N. C., Salem.	---	---	---
<i>G. lucidum</i> (Curt.:Fr.) Karst.*	H	Finlandia.	P. A. Karsten.	?	1858
<i>G. multiplicatum</i> (Mont.) Pat.	PC	Guyana Francesa.	R. Leprieur.	sobre troncos.	?
<i>G. oerstedii</i> (Fr.) Bres.	UPS	San Juan, Indias Occidentales.	Oersted.	sobre troncos.	?
<i>G. philippi</i> (Bres. et Henn.) Bres.	BPI	Burma, Mergui.	Th. Philippi.	sobre troncos	1846.
<i>G. platense</i> Speg.	LPS	Argentina, Bs. As.	C. Spegazzini.	variado	4/1924.
<i>G. polyzonus</i> (Lloyd) Torr.	BPI	Java.	C. B. Usher.	?	?
<i>G. praelongum</i> Murr.	NY	Cuba, Alto Cedro.	F. Earle & W. A. Murrill.	madera muerta	19/3/1905.
<i>G. pulverulentum</i> Murr.	NY	Grenada, Indias Occidentales.	W. E. Broadway.	sobre "manchineel"	4/9/1905.
<i>G. resinaceum</i> Boud. apud Pat.	PC	Francia, Blois, Blesiacum.	J. L. Boudier	sobre <i>Quercus</i> sp.	?
<i>G. resinaceum</i> Boud. apud Pat. ***	PC	Ain	J. L. Boudier	tronco "chene liege".	9/1890?
<i>G. sessile</i> Murr. **	NY	EE. UU., NY, Bedford Park.	---	tocón de roble.	?

<i>G. sessiliforme</i> Murr.	NY	México, Cuernavaca.	E. & A. Murrill.	madera muerta	12/1909.
<i>G. subamboinense</i> Henn.	BAFC	Arg., Bs. As., Tigre.	C. Connon.	<i>Platanus</i> sp.	15/5/1980.
var. <i>laevisporum</i> Bazzalo & Wright					
<i>G. subincrustatum</i> Murr.	NY	Jamaica, Hope Gardens.	F. S. Earle.	sobre tocón.	20/10/1926
<i>G. sulcatum</i> Murr.	NY	EE. UU., Florida.	C. G. Lloyd.	estipite blando de palma	1897.
<i>G. testaceum</i> (Lév.) Pat.	PC	Brasil.	Dupré.	---	---
<i>G. tropicum</i> (Jungh.) Bres.**	BPI	Java.	?	?	?
<i>G. tuberculosum</i> Murr.	NY	Honduras Británicas.	M. E. Peck.	sobre madera muerta.	1906.
<i>G. zonatum</i> Murr.	NY	EE. UU., Florida.	Underwood.	tocón muerto	1914.

BPI: National Fungus Collection, Beltsville, Md. EE. UU.

FH: Farlow Herbarium, Harvard University, Cambridge, Mass., EE. UU.

H: Herbarium, Botanical Museum, University of Helsinki, Helsinki, Finlandia.

K: Royal Botanical Gardens, Kew, Reino Unido.

L: Rijksherbarium, Leiden, Países Bajos.

LPS: Instituto de Botánica "C. Spegazzini", La Plata, Argentina.

NY: New York Botanical Garden, New York, EE. UU.

PC: Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia.

PH: Philadelphia Academy of Sciences, Filadelfia, EE. UU.

SP: Instituto de Botánica de Sao Paulo, San Pablo, Brasil.

UPS: Institute of Systematic Botany, University of Upsala, Upsala, Suecia.

*: neotipo; **: lectotipo; ***: material auténtico.

Metodología:

Para los estudios morfológicos se realizaron cortes a mano alzada con una navaja de las distintas partes del basidioma, montándose en una gota de floxina con una gota de KOH al 10%, y en una gota de reactivo de Melzer (Singer, 1975).

Para el estudio de la macro- y micromorfología de los basidiomas, se consideraron los siguientes caracteres: tamaño del basidioma; tipo de adhesión del basidioma al sustrato; color, grosor y consistencia del píleo (se considera una consistencia del píleo blanda o quebradiza, si éste se hunde fácilmente ante la presión de una uña); color, grosor y número de capas de contexto; presencia de sustancia melanoide (laca) contextual; forma de deposición de la laca contextual y dimensiones de las hifas de la trama. También se evaluó la presencia de clamidosporas en la trama; el color, grosor y número de capas de tubos; color de la superficie himenial; número de poros por milímetro; diámetro de los poros y separación de los disepimientos medidos al

microscopio como distancia entre la mitad de cada tabique limitante. Se registró el tipo de margen que exhiben los especímenes; el tipo de cutis o cutícula, grosor, número de capas, distinguibles y la existencia de almidones o dextrinas evidenciadas por reacción con el reactivo de Melzer de los elementos de la cutícula; el tipo de ornamentación esporal al microscopio óptico (400x). De cada material examinado se midieron aproximadamente 20 esporas con el microscopio óptico a 1000x, y se obtuvieron los valores medios de longitud y de ancho. Como la forma de la basidiospora puede variar considerablemente desde casi esférica hasta largamente elipsoide, se encontró conveniente expresarla en números obtenidos a partir de dividir la longitud media por el ancho medio. Todos los colores se tomaron siguiendo la Tabla de colores de Munsell (1954).

Hasta tanto no se realicen estudios sobre la ontogenia y desarrollo de los carpóforos y la influencia de las condiciones ambientales sobre la morfología, los caracteres que aquí se proponen, si bien algunos de ellos son los más utilizados por los distintos autores, deben ser tomados con cierta cautela.

Análisis de datos:

Para facilitar el manejo de los datos, se evaluaron ambos complejos (*G. applanatum* y *G. lucidum*) por separado, pero sufriendo idéntico tratamiento.

Se intentaron dos tipos de análisis: a) de los datos isoenzimáticos y morfológicos en forma independiente, y b) análisis combinado de los datos obtenidos por las diferentes fuentes.

i. Análisis de los datos isoenzimáticos:

Para la construcción de la MBD se tomó como carácter el Rf.100 de cada una de las bandas analizadas. Se consideraron dos estados: la presencia o la ausencia de esa

banda, codificándose como 1 ó 0 respectivamente. Por lo tanto, los datos no fueron analizados como frecuencias alélicas debido a que, hasta el momento, no se ha podido realizar el cruzamiento controlado de las especies.

Las columnas de la MBD representan las bandas consideradas en cada uno de los sistemas isoenzimáticos, y las filas son las unidades taxonómicas operativas (UTOs), en este caso los aislamientos. De esta manera, se construyó para el complejo *G. lucidum* una MBD que incluyera las bandas de los 8 sistemas isoenzimáticos, y otra MBD que reuniera únicamente las bandas de los sistemas ACP, AKP, MNR y SOD.

Se transformó la MBD correspondiente, en una matriz de similitud mediante la aplicación del Coeficiente de Similitud de Gower (CSG) (1971a, según Sneath & Sokal, 1973) del programa estadístico MVSP (Kovach, 1993), según la siguiente fórmula:

$$CSG_{ij} = \sum_k W_{ijk} \cdot S_{ijk} / \sum_k W_{ijk} ,$$

donde

j, k = individuos;

W_{ijk} = peso del carácter i;

= 1, cuando la comparación se considera válida para el carácter i,

= 0, cuando el valor del estado para el carácter 'i' es desconocido para uno o dos UTOs, y en caracteres binarios cuando dos UTOs coinciden para el estado negativo de ese carácter;

S_{ij} = 1, para coincidencias de datos binarios o de datos multiestado,

= 0, en otros casos.

El coeficiente de similitud de Gower, no considera el número de estados de un carácter multiestado, y permite además, trabajar con datos cuantitativos, en ese caso:

S_{ij} = 1, cuando los estados del carácter en comparación, son idénticos;

= 0, cuando los dos estados del carácter en comparación, en las UTOs j y k, abarcan los extremos del rango del carácter.

Sobre la base de cada matriz de similitud, se construyeron los dendrogramas correspondientes por el método de agrupamiento SAHN (secuencial aglomerativo jerárquico y anidado) utilizando el UPGMA (método de ligamiento promedio por medias no ponderadas) para la visualización de las relaciones existentes. El análisis de agrupamiento permite formar grupos de UTOs que se asocian por su grado de similitud.

El coeficiente de correlación es una medida de la distorsión interna producida por la técnica de agrupamiento. Para su cálculo se construyó, a partir del dendrograma una matriz cofenética, utilizando la rutina CPH del programa NTSYS -PC versión 1.8 (Rolf, 1993). Mediante la rutina MXCOMP del mismo programa, se obtuvieron las correlaciones entre la matriz de similitud original y la matriz cofenética del dendrograma derivado (r_{sc}), y entre matrices cofenéticas (r_{cc}).

ii. Análisis de los datos morfológicos:

El estudio morfológico de más de 160 especímenes, permitió definir 30 caracteres que fueron codificados en caracteres de tipo cualitativo (multiestado y binarios) y cuantitativos (tabla 6).

Para el complejo *G. lucidum*, se construyeron varias MBDs, a saber: a) comprende los mismos materiales que fueron analizados isoenzimáticamente; b) incluye los datos anteriores y los isoenzimáticos; y c) reúne los caracteres morfológicos de todos los materiales estudiados incluyendo los holotipos.

Para el complejo *G. applanatum*, también se construyeron varias MBDs: a') comprende los mismos materiales que fueron analizados isoenzimáticamente; b') reúne los especímenes con cutis en anamixodermis, incluyendo los holotipos; c') reúne los especímenes con cutis en tricodermis, incluyendo los holotipos.

Además se construyó una matriz integrada únicamente por los caracteres morfológicos de los materiales que figuran en la tabla 5.

Dichas matrices fueron procesadas con el mismo programa estadístico y el mismo índice de similitud que se utilizó para los datos enzimáticos.

Tabla 6: codificación de los caracteres cualitativos macro y micromorfológicos utilizados para el análisis numérico.

Carácter	Código	Estados
1) Adhesión al sustrato:	1. 1.5. 2.	sésil. pseudostipitado. estipitado.

2) Superficie del píleo:	1. 1.5. 2.	mate, semimate, brillante.
3) Color del píleo:	0.5. 1. 1.5. 2.	tonos castaño grisáceos (10YR 6/2, 7/2; 10 YR), tonos castaños (HUE 5YR 4/4, 5/4, 4/3, 5/3; 2.5YR 4/4, 5/4), tonos anaranjados hasta rojizos (10YR 7/6, 7/8; 7.5YR 6/6; 2.5YR 4/8; 2.5Y 8/4; 10R 4/6; 5Y 8/3), tonos borravino hasta negruzco (2.5YR 3/2, 2/2, 3/6; 10R 2/2, 3/6, 3/4).
4) Consistencia del píleo:	1. 1.5. 2.	blanda o quebradiza, intermedia, dura.
5) Grosor del píleo:	1. 1.5. 2.	hasta 0.5 mm , 0.5-0.9 mm, mayor a 0.9 mm.
6) Margen del basidioma:	1. 2.	rombo, cuadrangular.
7) Cutis en anamixodermis:	0. 1.	ausente, presente.
8) Cutis en tricondromis:	0. 1.	ausente, presente.
9) Cutis en plecodermis:	0. 1.	ausente, presente.
10) Cutis en himenodermis <i>vera</i> :	0. 1.	ausente, presente.
11) Cutis en himenodermis con <u>protuberancias capitadas</u> :	0. 1.	ausente, presente.
12) Cutis en himenodermis en <u>bastos</u> :	0. 1.	ausente, presente.
13) Reacción amiloide de los elementos del cutis:	0. 1.	ausente, presente.
14) Color del contexto:	1. 2 3.	crémeo (7.5YR 6/4; 10YR 8/4, 7/3, 6/3) homogéneamente castaño claro a oscuro (7.5YR 5/4, 5/6, 4/4, 4/2, 6/6; 5YR 3/4, 3/3, 4/4; 10R 3/6), castaño claro a oscuro, parcial o totalmente decolorado.
15) Estratificación del contexto:	0. 1.	no sí.
16) Sustancia melanoide depositada en el contexto como estrías:	0. 1.	ausente, presente.
17) Sustancia melanoide depositada en el contexto como una capa continua:	0. 1.	ausente, presente.
18) Grosor de la capa mayor de contexto:	1. 1.5. 2.	hasta 5 mm, 5-10 mm, mayor a 10 mm.
19) Clamidoporas en el contexto:	0. 1.	ausente, presente.
20) Estratificación de los tubos:	0. 1.	no sí.
21) Grosor de la mayor capa de	1.	hasta 5 mm,

tubos:	1.5. 2.	5-10 mm, mayor a 10 mm.
22) Color de los tubos:	1. 1.5 2.	crémeo, homogéneamente castaño claro a oscuro, castaño claro a oscuro, parcial o totalmente decolorado.
23) Número de poros/ mm:	1. 1.5. 2.	hasta 4, 4-6, mayor a 6.
24) Color de la superficie himenial:	1. 1.5. 2. 2.5.	tonos blanquecinos a grisáceos (10YR 7/2, 6/2; 10YR), tonos crémeos, hasta castaño claro (10YR 7/3, 6/3; 7.5YR 6/4; 10YR 8/4; 7.5YR 7/2, 6/2), blanca (2.5Y 8/2; 10YR 8/2). castaño oscuro u ocráceos.
25) Superficie himenial con zonas amarillentas (10YR 8/6; 5Y 7/3; 2.5Y 7/4):	0. 1.	ausente, presente.
26) Longitud media de la espora :		(cuantitativo)
27) Forma de la espora (long ./ ancho):		(cuantitativo)
28) Espora de tipo lisa (a 400x):	0. 1.	ausente, presente.
29) Espora de tipo semirugosa (a 400x):	0. 1.	ausente, presente.
30) Espora de tipo rugosa (a 400x):	0. 1.	ausente, presente.

Observación de esporas con microscopia electrónica de barrido (MEB):

Tratamiento de esporas:

Para la observación de esporas al MEB se realizan cortes delgados a mano alzada de la porción de los tubos, algunos de los cuales fueron sometidos a un tratamiento para producir roturas en el perisporeo. La metodología seguida es una modificación de la descrita por Pegler & Young (1973). Se cubren las porciones de los tubos con la solución de ácido crómico (100%) durante 20 min. Se detiene la acción del ácido mediante el agregado de agua, en una cantidad 10 veces el volumen del ácido. Se filtra, recogiendo las esporas raspando el papel de filtro utilizado.

Los cortes tratados y no tratados fueron depositados sobre delgadas láminas cortadas de hojas de papel de España o de aluminio, con una gota de alcohol 70 %, y desecadas al aire a temperatura ambiente. Estas fueron luego tratadas en un metalizador y, cubiertas con una delgada capa de oro-paladio y observadas con un microscopio electrónica de barrido mod. Phillips 515 en CITEFA.

Resultados.

Resultados del estudio de la biología de los cultivos:

Temperatura óptima:

De las distintas temperaturas ensayadas, 25 °C es la mejor para el crecimiento. Al no encontrarse variación entre los materiales probados, no fue considerado como carácter informativo, para ser incorporado al análisis numérico.

Caracteres de cultivo según el método de Nobles:

Aplicando la metodología de Nobles (1948, 1965), se obtuvieron los siguientes códigos para los cultivos estudiados, a saber:

Cultivo BAFC	Código de cultivo:
323*:	2.3.8.10.26.32.36.38.43.53.54.58
671:	2.3.8.10.26.32.38.43?.53.54.58
672:	2.3.8.10.26.32.39?.43.53.58
677**:	2.3.8.10.26.32.36.39?.42.53.58
728:	2.3.8.10.26.32.37.39?.42.53.55.58
2105:	2.3.8.10.26.32.36.38.43.53.58
2160:	2.3.8.10.26.32.36.(37).38.43.58
2552:	2.3.8.10.26.32.36.37.38.43.53.54.58
2557:	2.3.8.10.26.32.36.38.43.53.54.58
2563:	2.3.8.10.26.32.36.38.43.53.54.58
2571*:	2.3.8.10.26.32.36.(37).38?.43.53.54.58
2799:	2.3.8.10.26.32.36.38.43.53.58
2800:	2.3.8.10.26.32.(37).38.43.53.58
228:	2.3.8.(10).26?.34.(37).43.53.58
277:	2pp.3.8.10.26.34.37.42.53.54.58
301*:	2.3.8.(10).26.34.36.38.43.53.54.58
445:	2.3.8.10.26?.34.37.42.53.54.58
658:	2.3.8.10.26.34.36.38.42.53.54.58
1009:	2pp.3.8.(10).26.34.37.38.42.53.54.58.

*: cultivos de basidiomas inmaduros; **: cultivo perdido, correspondiente al Herb. BAFC 33112.

De lo anterior se deduce que todos los cultivos estudiados pertenecientes al complejo *G. applanatum* dieron aproximadamente los mismos resultados a juzgar por la semejanza de los códigos; la misma situación se observa en los aislamientos del complejo *G. lucidum* (en negrita). El carácter 34, correspondiente a la formación de clamidosporas en cultivo, discrimina los cultivos pertenecientes a ambos complejos. No se observaron

diferencias entre cultivos de un mismo complejo. Por tal razón, no se utilizó la técnica para el análisis numérico.

Compatibilidad somática:

La compatibilidad (o incompatibilidad) somática o vegetativa, es un sistema genético que provoca que distintos heterocariontes produzcan respuestas antagónicas al interactuar. Con el fin de responder a la pregunta de si distintos micelios dicariontes constituyen individuos discretos, se implementó el estudio de la incompatibilidad somática con aquellos aislamientos obtenidos de basidiocarpos coleccionados del mismo sustrato hospedante.

Macroscópicamente, el antagonismo entre pares de dicariontes incompatibles somáticamente, se caracterizó por la presencia, entre las colonias, de una zona más o menos pigmentada - generalmente una línea delgada-, y de una zona más clara a uno o ambos lados de dicha línea. Microscópicamente, esta zona pigmentada está compuesta por la combinación de células cuticulares e hifas esqueléticas melanizadas.

Estos resultados se compararon con aquellos obtenidos del análisis isoenzimático, y serán discutidos más adelante.

A fin de comparar las zonas de interacción, se confrontaron en todas las combinaciones posibles, cuatro aislamientos obtenidos de basidiocarpos coleccionados de zonas distantes. No se halló ninguna diferencia entre dichas reacciones antagonistas (tabla 7).

Tabla 7: Interacciones entre aislamientos del complejo *G. applanatum* geográficamente separados.

	1528	2557	2355	2353
1528	N. T.	I	I	I
2557		N. T.	I	I
2355			N. T.	I
2353				N. T.

I: incompatible vegetativamente.

N. T = sin testear.

Electroforesis horizontal de isoenzimas:

Puesta a punto de la técnica:

Dado que el medio GCM permitió un rápido y abundante crecimiento del micelio, y dado que ese micelio produjo la mayor cantidad de bandas de EST, se eligió dicho medio de cultivo para el crecimiento de los inóculos. Se lograron los mejores resultados cuando los cultivos se incubaron durante 14 días, ya que se obtuvo mayor número de bandas enzimáticas y de mayor intensidad.

En los ensayos preliminares tendientes a la puesta a punto de la técnica, no se observaron diferencias significativas en cuanto al número de bandas reveladas en los geles respecto de la zona de la colonia utilizada en la preparación de los homogenatos.

La mejor resolución de las bandas se obtuvo utilizando la solución tamponada de extracción de Soltis et al. (1983).

Se observó que los homogenatos fraccionados en alícuotas, mantuvieron actividad enzimática luego de dos o tres meses de almacenamiento en freezer a -20 °C, y entre dos o tres etapas de descongelamiento-congelamiento.

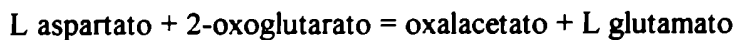
Sistemas isoenzimáticos:

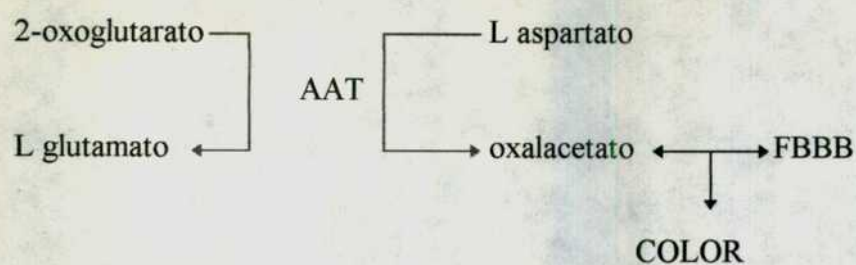
De los 18 sistemas isoenzimáticos ensayados se analizaron, por su alta repetibilidad y legibilidad, los ocho sistemas que se detallan a continuación.

AAT:

E.C. n°: 2.6.1.1; Aspartato aminotransferasa o Glutámico-oxalacetato transaminasa.

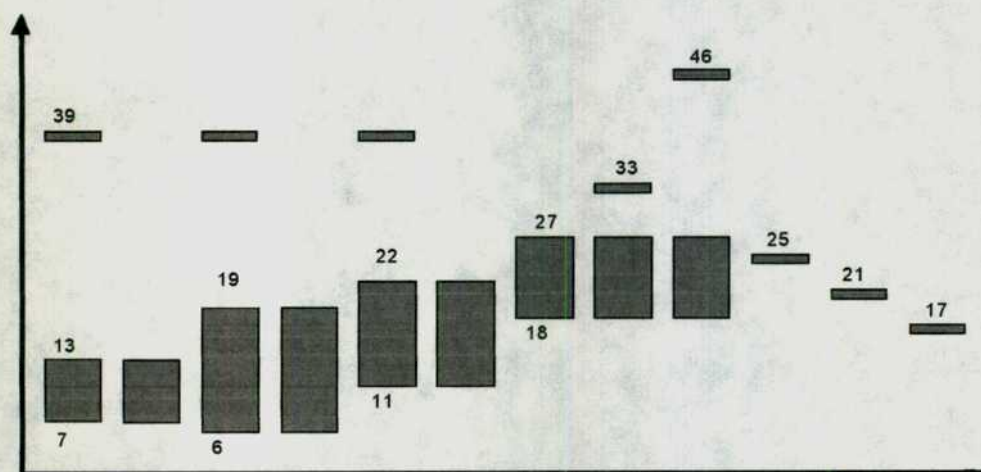
Las enzimas de este sistema intervienen en una transaminación citoplasmática y también en el metabolismo mitocondrial de aminoácidos. Catalizan la siguiente reacción (Manchenko 1994):





El número total de bandas analizadas fue de 20. Se distinguieron dos tipos de bandas (figuras 5 y 13 a): unas nítidas, bien delimitadas y otras con límites difusos, pero con patrones repetibles en las sucesivas corridas electroforéticas. Se registraron once bandas sólo para los aislamientos del complejo *G. applanatum*, siendo éstas con $R_f = 39$, 0-16, 0-19, 6-19, 7-13, 13-19, 11-22, 11-16, 13-26, 17-22 y 0-26, y ocho bandas con $R_f = 21$, 25, 33, 46, 18-27, 21-30, 24-27 y 27-30, para los aislamientos del complejo *G. lucidum*. En consecuencia, podrían considerarse como bandas diagnóstico (presentes en un grupo y no en otro) a fin de distinguir entre aislamientos de ambos complejos. Sólo una banda ($R_f = 17$) fue compartida por ambos complejos de especies, pero en una baja proporción (4.5%).

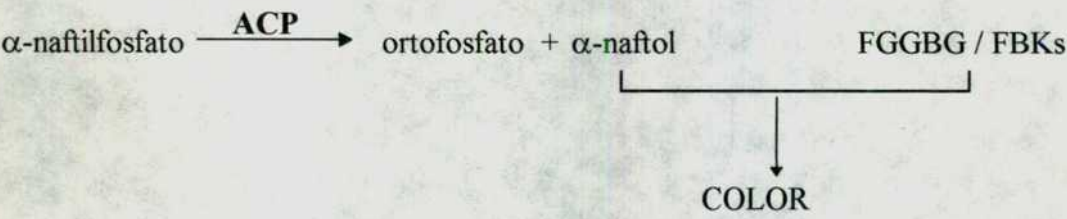
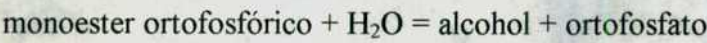
Figura 5: Zimograma de algunos los patrones obtenidos en AAT. Los números indican los R_f .



ACP:

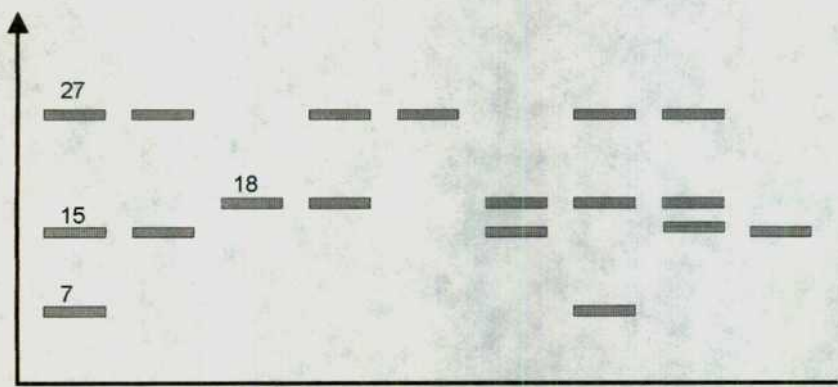
E. C. nº: 3.1.3.2; Fosfatasa ácida.

Este sistema enzimático cataliza la hidrólisis de ésteres de fosfato según la siguiente reacción (Manchenko, 1994):



Para el sistema enzimático ACP, se consideraron cuatro bandas (figuras 6 y 13 b). A pesar de ser compartidas por todos los aislamientos estudiados, es interesante resaltar que sólo un aislamiento (BAFC 2426) de todos los pertenecientes al complejo *G. lucidum* exhibió la banda Rf = 7, mientras que el 14% de los aislamientos del complejo *applanatum* la mostraron. Una situación similar se observó para la banda Rf = 15, encontrada únicamente en el cultivo 2488, y en el 69% de los cultivos del otro complejo. No obstante la falta de bandas diagnóstico, el 60 % de los aislamientos del grupo *G. lucidum* exhibió solamente la banda Rf = 27; el 20 % exhibió únicamente la banda Rf = 18, y el 17 %, tuvo como patrón ambas bandas (Rf = 27 y 18).

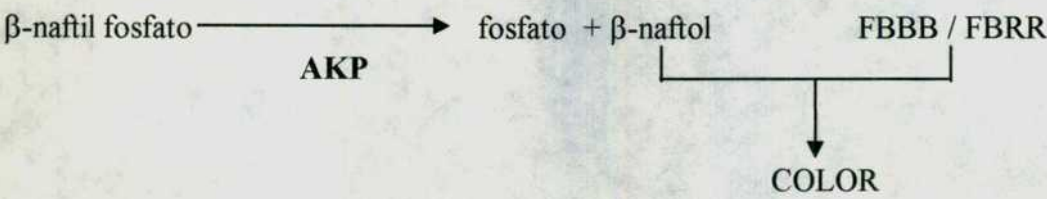
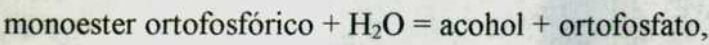
Figura 6: Zimograma de algunos patrones obtenidos en ACP. Los números indican los Rf.



AKP:

E. C. nº: 3.1.3.1. Fosfatasa alcalina.

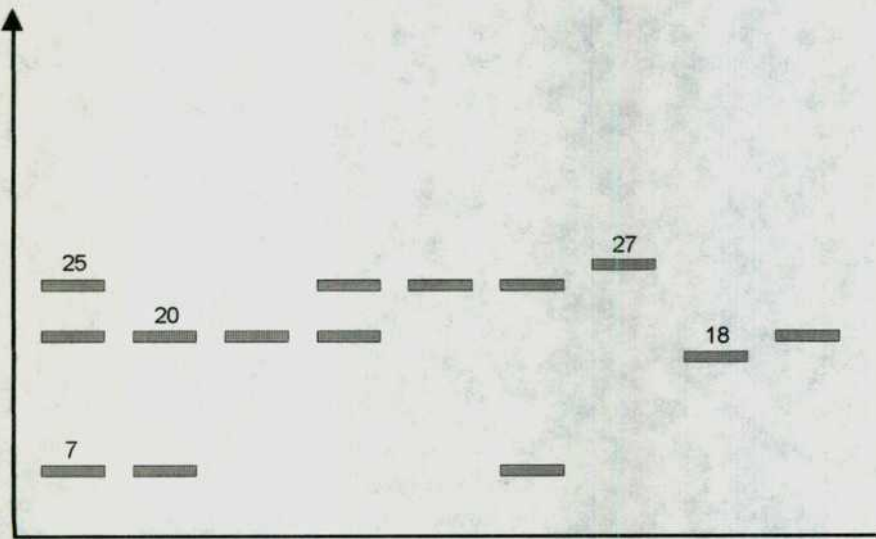
Este sistema isoenzimático cataliza la siguiente reacción (Harris y Hopkinson, 1984).



El número total de bandas analizadas en este sistema fue de 5 (figuras 7 y 13 c). El 80 % de los aislamientos del complejo *G. lucidum* estudiados exhibieron una única banda (Rf = 27) altamente repetible; el 20 % restante mostró las bandas Rf = 18 ó 20.

Por otra parte, las bandas Rf = 7 y 25 fueron características del complejo *G. applanatum*, compartiendo únicamente con los integrantes del complejo lacado la banda Rf = 20.

Figura 7: Zimograma de algunos patrones obtenidos en AKP. Los números indican los Rf.

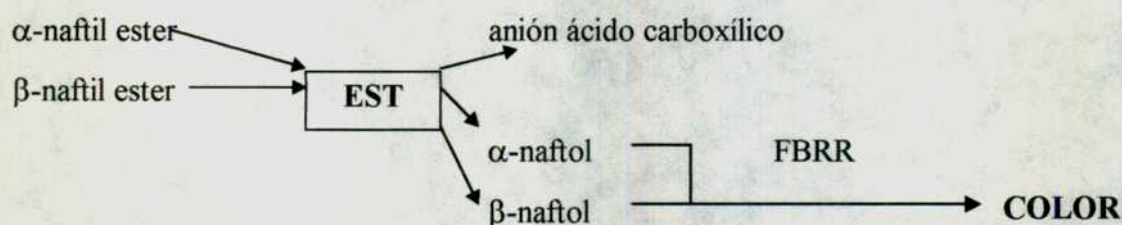


EST:

E. C. nº: 3. 1. 1. 1.; Esterasas.

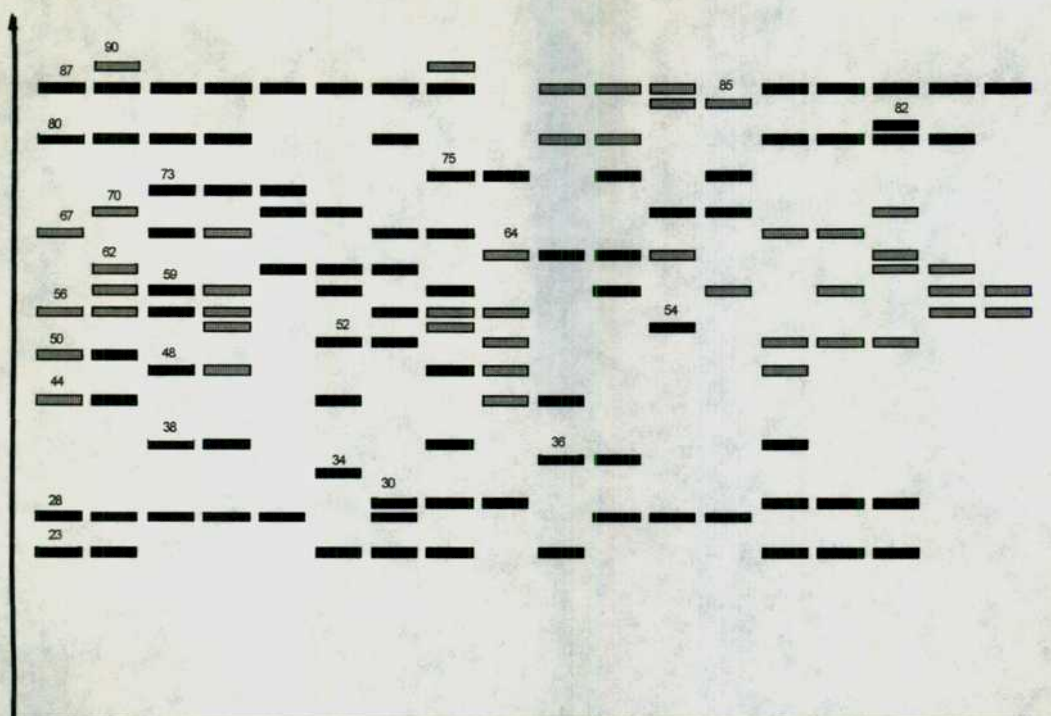
Las esterasas conforman un complejo enzimático del metabolismo intermedio, capaz de hidrolizar uniones ester. Presentan una gran heterogeneidad de formas isoenzimáticas y una gran especificidad por sustratos artificiales. Los métodos que se utilizan para su detección son inespecíficos y pueden resultar en la visualización superpuesta de numerosos loci génicos.

La reacción de hidrólisis podría esquematizarse de la siguiente manera (Manchenko, 1994):



Este sistema exhibió la mayor variación isoenzimática (figuras 8 y 13 e), evidenciada por el enorme número de bandas reveladas. Como consecuencia de la superposición observada, sólo se consideraron las bandas cuya aparición en las sucesivas corridas electroforéticas fue constante y clara, en total 24. De ellas, solamente la banda $R_f = 50$ fue diagnóstico para el complejo *G. applanatum*, las restantes fueron compartidas, en distintas frecuencias, por ambos grupos por ej., la banda $R_f = 87$, estuvo presente en el 93 % de los aislamientos del complejo *G. applanatum* y en el 50 % de los del complejo *G. lucidum*. Los aislamientos de ambos complejos son fácilmente distinguibles por la reacción específica de las enzimas más anódicas. Produciendo bandas rápidas, negras para el grupo *G. applanatum*, y bandas rápidas, rojizas para el grupo *G. lucidum*.

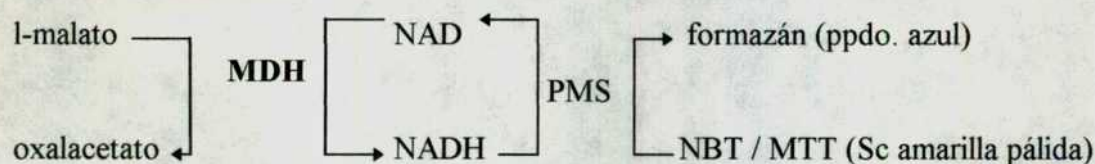
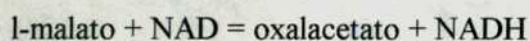
Figura 8: Zimograma de algunos patrones obtenidos en EST. Los números indican los R_f .



MDH:

E. C. nº 1. 1. 1. 37, Malato deshidrogenasa.

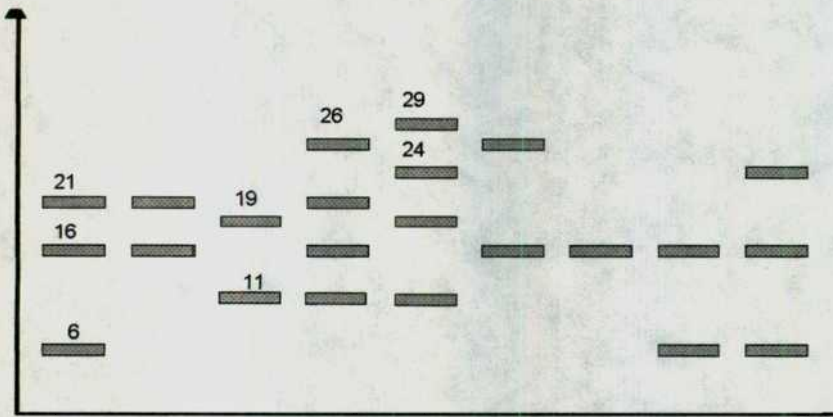
El sistema isoenzimático interviene en el Ciclo del Acido Cítrico, su ubicación puede ser citoplasmática o mitocondrial. *In vitro* cataliza la siguiente reacción (Manchenko, 1994):



De un total de ocho bandas registradas para el sistema MDH (figuras 9 y 13 f) sólo la banda $R_f = 29$, fue diagnóstico para el complejo *G. lucidum*. Los aislamientos del complejo *G. applanatum* presentaron un patrón producto de la combinación de las bandas restantes. De ellas, las bandas $R_f = 11$ y 19 , aparecieron en el 77 % y 73 % (respectivamente) de los integrantes del complejo *G. lucidum*, mientras que se registraron en el 4 % y 7 % en el otro grupo. Una situación similar se observó para otras bandas, por ej. $R_f = 16$, que estando presente en el 100 % de los miembros del complejo

G. applanatum, apareció en el 12.5 % del otro grupo. Dentro de éste último, los aislamientos 218 y 178, exhibieron un patrón exclusivo conformado por las bandas $R_f = 16$ y 26.

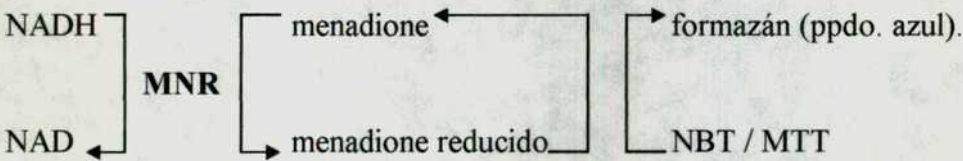
Figura 9: Zimograma de algunos patrones obtenidos en MDH. Los números indican los R_f .



MNR:

E. C. n°: 1.6.99.2. Menadione reductasa o NAD(P)H deshidrogenasa.

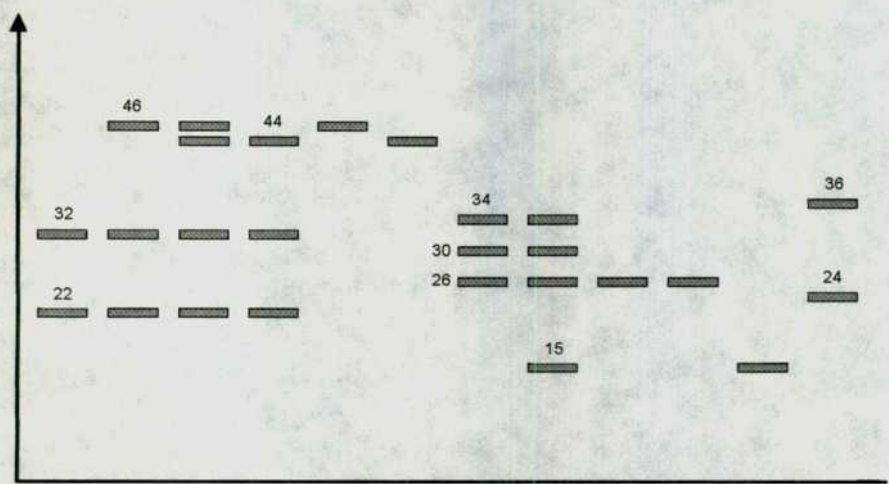
Cataliza la siguiente reacción (Manchenko, 1994):



Se detectaron 10 bandas MNR (figuras 10 y 13 d), de las cuales las bandas $R_f = 24, 26, 30, 34$ y 36 , se consideran diagnóstico para el complejo *G. lucidum*. Si bien las bandas $R_f = 24$ y 36 , se encontraron exclusivamente en los aislamientos 218 y 178, se cree conveniente considerarlas como bandas diagnóstico del grupo *G. lucidum*, hasta tanto se pueda estudiar más material.

Por otra parte, las bandas $R_f = 44$ y 46 sólo se presentaron en el complejo *G. applanatum*.

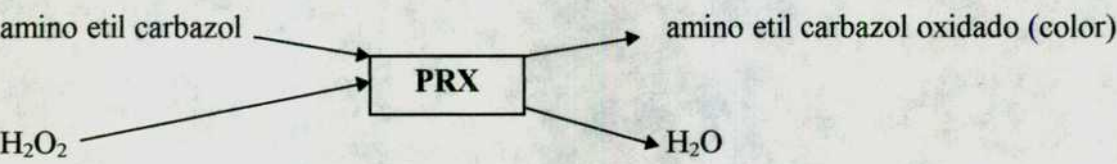
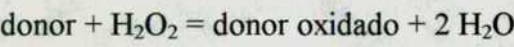
Figura 10: Zimograma de algunos patrones obtenidos en MNR. Los números indican los R_f .



PRX:

E. C. nº: 1.11.1.7. Peroxidasa

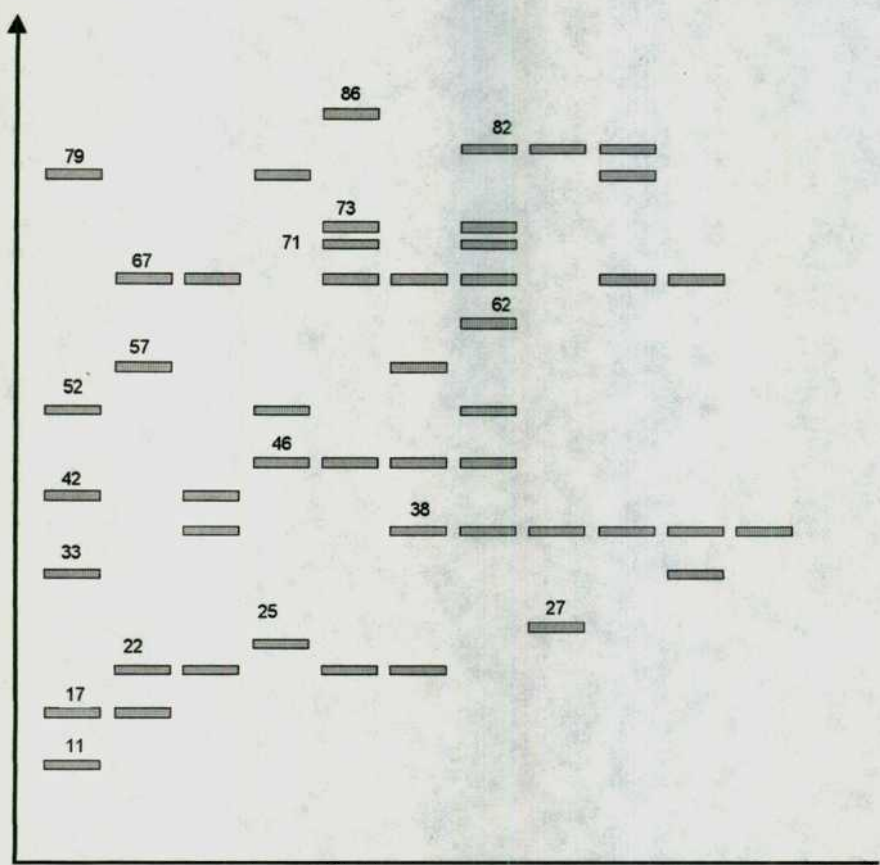
El sistema isoenzimático cataliza la siguiente reacción (Manchenko, 1994):



Sistema altamente variable, del cual se registraron dieciocho bandas constantes y repetibles (figuras 11 y 13 g). De ellas, dos se exhibieron exclusivamente en aislamientos del grupo *G. lucidum* ($R_f = 27$ y 82), otras dos se registraron en el complejo *G.*

applanatum (Rf = 22 y 25), y las restantes fueron compartidas por ambos complejos con valores variables.

Figura 11: Zimograma de algunos patrones obtenidos en PRX. Los números indican los Rf.

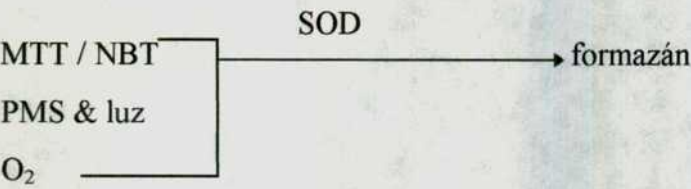
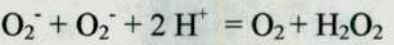


SOD:

E. C. nº: 1.15.1.1. Superoxido dismutasa.

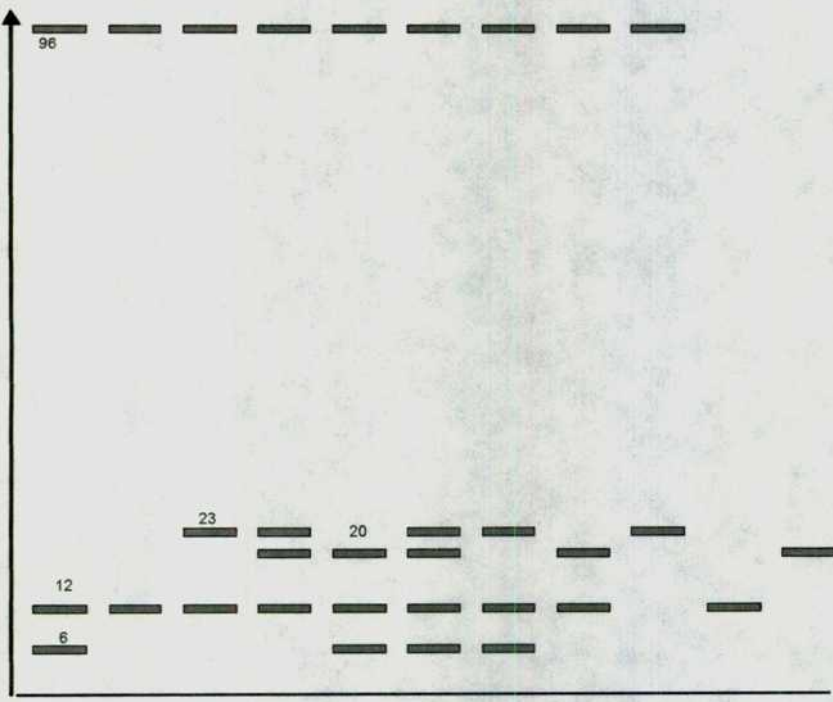
Estas enzimas han sido detectadas en una amplia serie de organismos, estando implicadas en el sistema detoxificante del oxígeno molecular. Comprende una clase de metaloproteínas (con Mn^{+2} , Cu^{+2} , o Zn^{+2}) que catalizan la formación de H_2O_2 . Estas enzimas se encuentran en concentraciones elevadas y son muy activas, sugiriendo la continua eliminación de los radicales superóxido (O_2^-) producto del metabolismo

(Lehninger, 1988). La reacción que cataliza podría esquematizarse de la siguiente manera (Manchenko, 1994):



Se pudieron distinguir, por lo menos, dos zonas de actividad enzimática SOD en los geles (figuras 12 y 13 h). En la zona de bandas más lentas (catiónicas), una banda altamente conservada (Rf = 12) estuvo presente en casi todo el material estudiado. La otra zona se compone de sólo una banda que corre con el marcador del frente de corrida (azul de bromofenol) (Rf = 96). Estas bandas pueden considerarse como conservadas ya que se comparten en 99 % y 98 %, mientras que las bandas restantes se comparten entre todos los especímenes en distintas proporciones.

Figura 12: Zimograma de algunos patrones obtenidos en SOD. Los números indican los Rf.



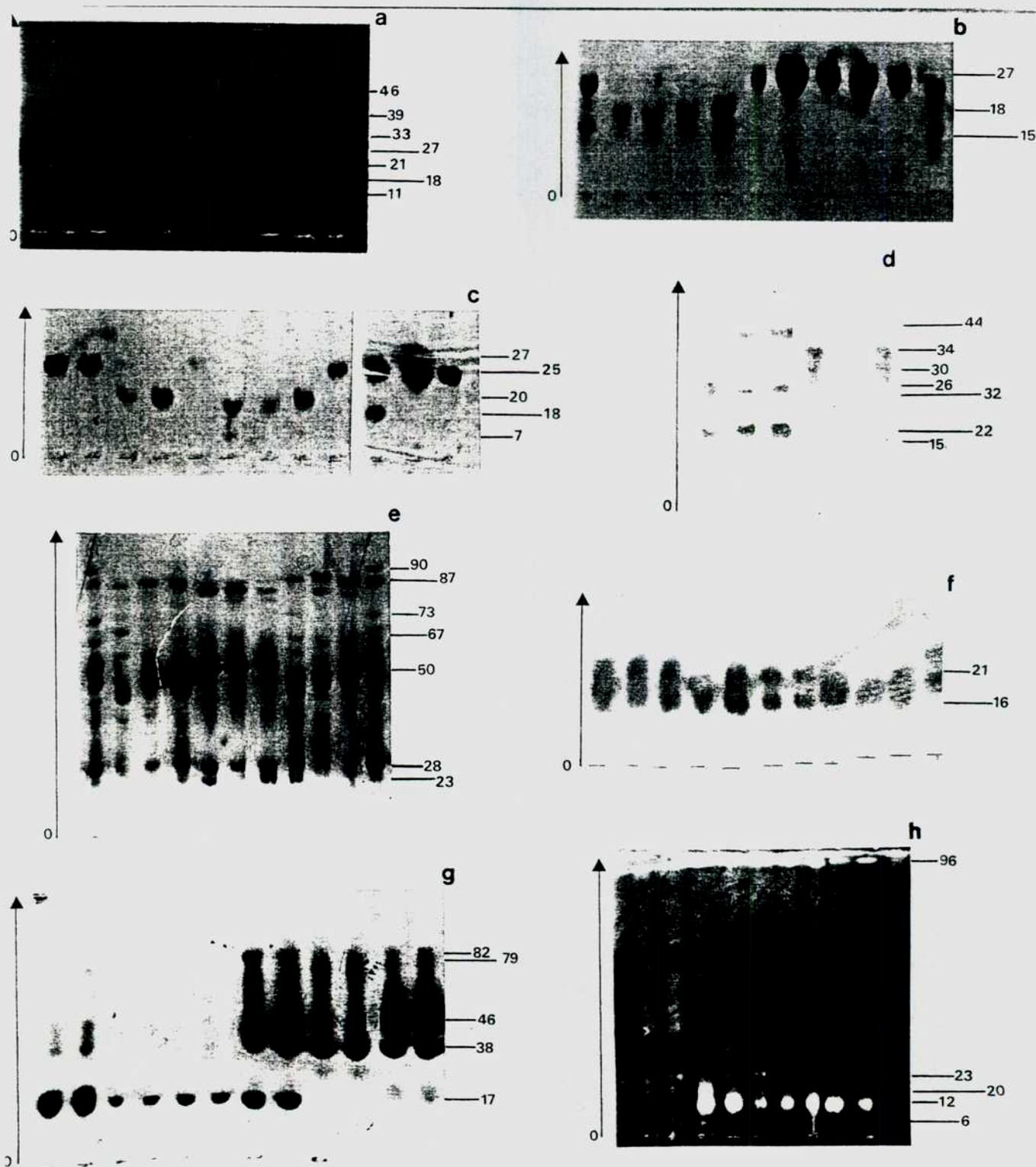


Figura 13: Porciones de geles de los sistemas enzimáticos ensayados, mostrando algunas bandas carcterísticas. Los números indican los Rf. a) AAT; b) AKP; c) ACP; d) MNR; e) EST; f) MDH; g) PRX y h) SOD.

A) Subgénero *Ganoderma* (= complejo *Ganoderma lucidum*):

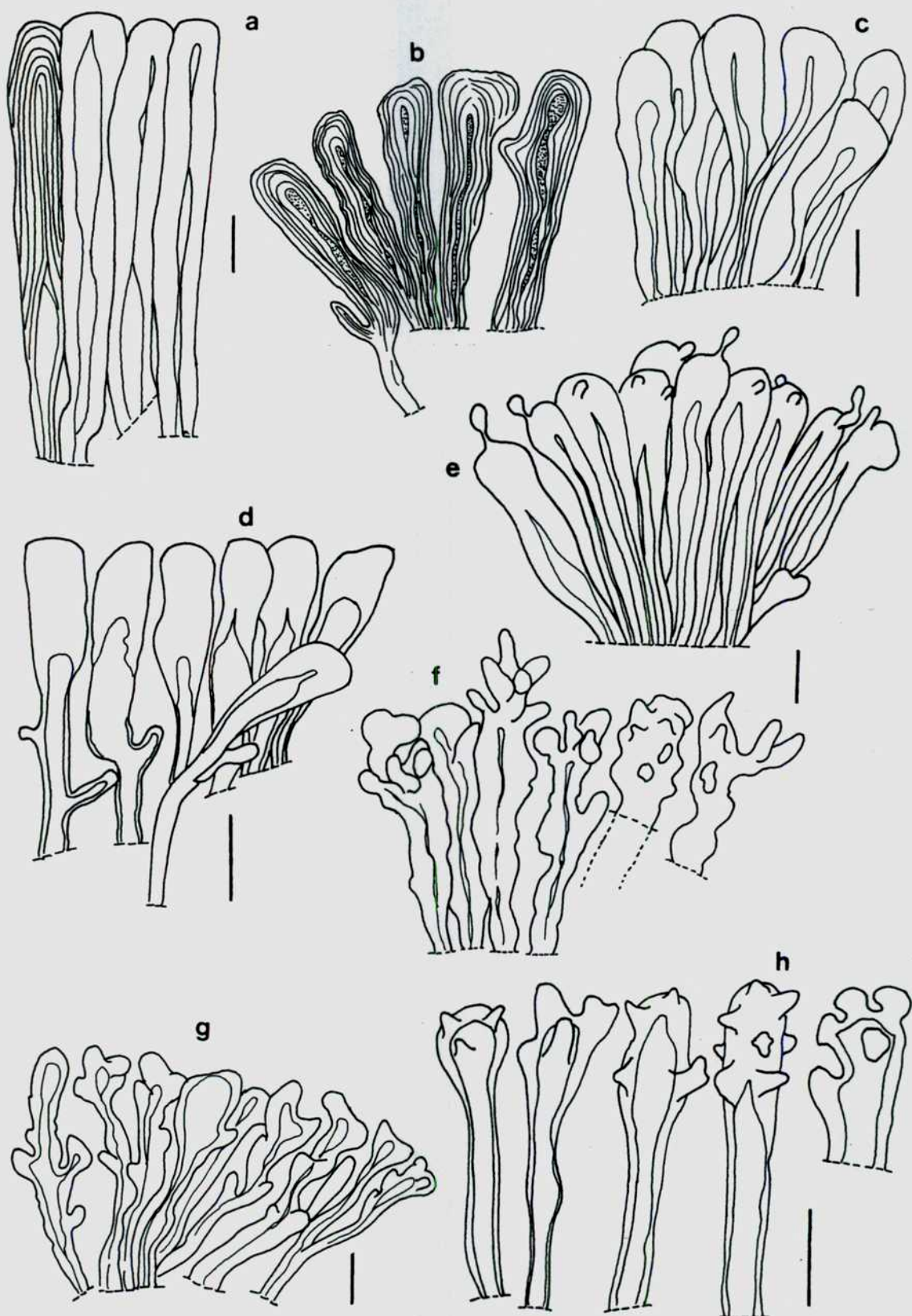
Para la confección de la MBD se han tomado en cuenta nuestras definiciones de los tipos de cutis (himeniodermis, tricodermis, anamixodermis y plecodermis), que se basan en la disposición de los elementos, considerando las variaciones de la naturaleza de cada uno de ellos.

Hemos podido observar una variación sustancial en la forma de algunos de estos elementos, particularmente de las terminaciones hifales que conforman las himeniodermis: a) terminaciones cilíndrico claviformes, lisas, o sea sin divertículo, que denominamos himeniodermis *vera* (figura 14 a-d); b) terminaciones similares, aunque muchas veces más ensanchadas hacia el ápice, que suele ser romo, pero con divertículos laterales que pueden llegar a constituir ramificaciones tipo acantofisas; a este tipo lo denominamos himeniodermis con bastos (figura 14 f-h); y c) filamentos claviformes, con o sin divertículos laterales, pero en cuyo ápice suele emerger un esferoide capitado-pedunculado, al que llamamos himeniodermis con protuberancias (figura 14 e).

Reconocemos que estos tres tipos de himeniodermis no son estrictos, no obstante lo cual pueden resultar útiles en una definición más precisa de los tipos de cutícula. Su estudio ontogenético, como bien lo reconoce Corner (1982), permitiría precisar aun más su utilidad.

Otro rasgo vinculado con este tipo de células terminales es el que se refiere a su reacción química, en particular con el reactivo de Melzer, y que no ha sido suficientemente investigado. Hemos observado que existe en el complejo *G. lucidum* una variación de la reacción que va desde una reacción azul violeta franca a una gris celeste. Ignoramos el real significado de esta variación.

Figura 14: Anatomía de los cutis (subgénero *Ganoderma*). Himeniodermis vera: a) *G. sessile* (holotipo); b) *G. resinaceum* (holotipo); c) *G. lucidum* var. *capense* (holotipo); d) *G. lucidum* s. lato (Lil5381). Himeniodermis con protuberancias capitadas: e) *G. platense* (BAFC 725). Himeniodermis en bastos: f) *G. multiplicatum* (holotipo); g) *G. sulcatum* (holotipo); h) *G. aff. multiplicatum* (BAFC 34461). Barras = 10 μ m.



Análisis de las isoenzimas:

Como resultado de la aplicación del índice de Similitud de Gower, a la matriz básica de datos (MBD) (30 UTOs x 73 caracteres), se obtuvo el dendrograma de la figura 15.

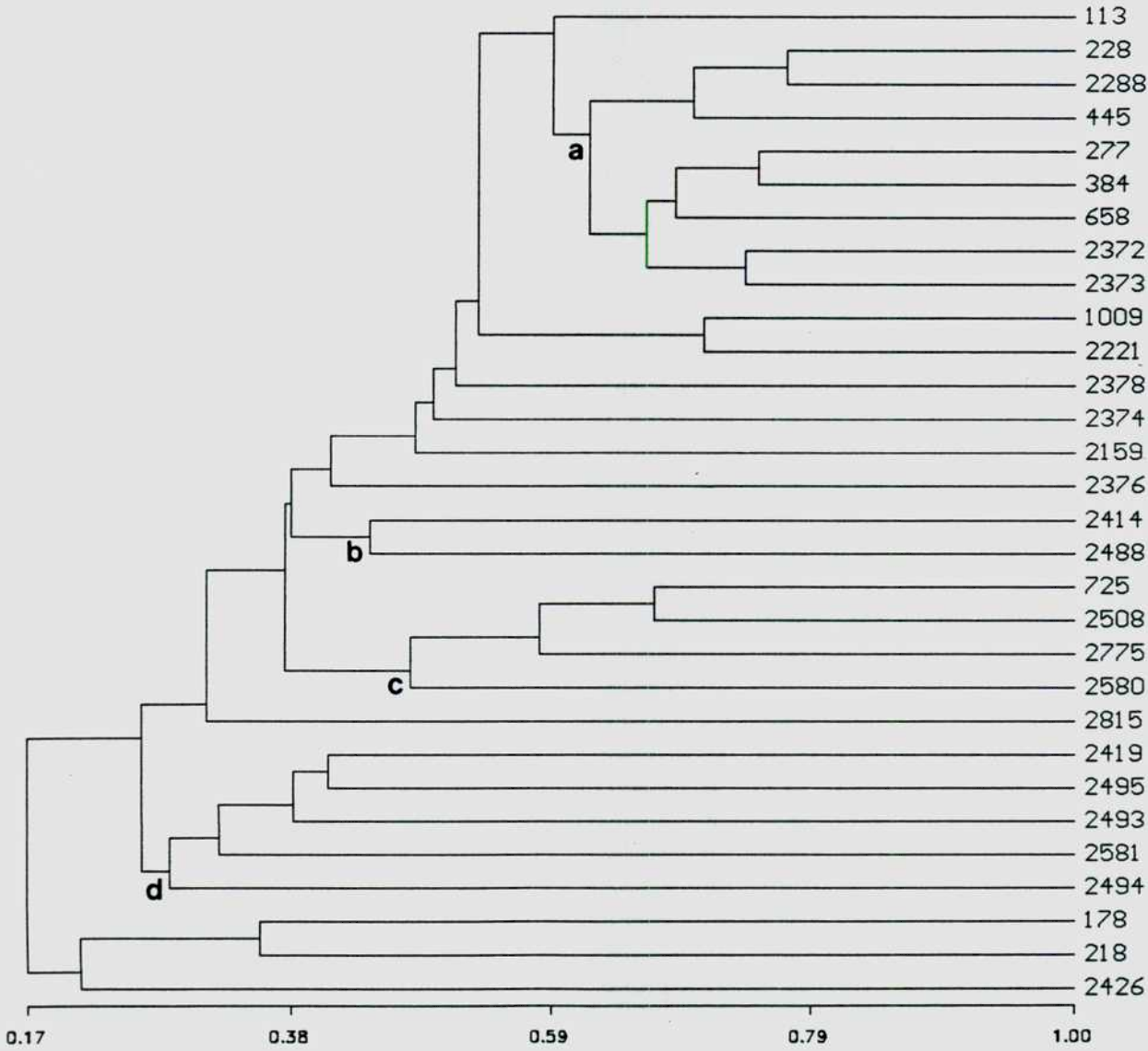
En cuanto a las relaciones que establece entre las UTOs, el dendrograma es poco resolutivo. La forma escalonada en que se conectan las UTOs, nos impide delimitar claramente las asociaciones. No obstante, el índice de correlación entre la matriz de similitud y el dendrograma ($r_{sc} = 0.92$), indica que existe un muy buen ajuste de los datos.

En la figura 15, se observa que los 30 aislamientos utilizados para el análisis isoenzimático comparten, en las condiciones del estudio, solamente 17 % de SI.

Se distinguen varios subgrupos; el subgrupo [a], formado por los aislamientos 228 hasta 2373, tiene 61% de SI; de éstos 6 provienen de la provincia de Entre Ríos, mientras que los dos restantes fueron coleccionados en la provincia de Buenos Aires; muy asociado a ellos (59% de SI) se encuentra otro material de Entre Ríos (113), y con 53% se les une el par 1009-2221, originados en las provincias mencionadas. Los pares de aislamientos 228-2288, 277-384, 2372-2373 y 1009-2221, tienen los mayores índices de SI observados, siendo 77%, 75%, 74% y 71%, respectivamente.

Luego se incorporan escalonadamente, de acuerdo con el grado de similitud enzimática decreciente, varios cultivos que no llegan a formar un grupo bien delimitado. Sin embargo, la dupla 2414-2488 (subgrupo [b]), ubicada en la base de la primera gran bifurcación del dendrograma, comparten 44% de semejanza en sus patrones enzimáticos. La bifurcación siguiente (subgrupo [c]), abarca 4 cultivos con 47% de similitud, 3 de los cuales son de Capital Federal y el restante de Brasil. Uniéndose, a todos los cultivos ya mencionados, con 31% de SI el BAFC 2815 cierra la segunda gran bifurcación. De esta manera, queda delimitado el subgrupo [d], formado por materiales de Catamarca, Tucumán y Brasil, exhibiendo 28% de SI. En el último subgrupo ([e]), se vinculan 3 especímenes recolectados en Buenos Aires y Tucumán. Cabe considerar que el valor al cual aparecen asociados (21%) dichos materiales es cercano al valor observado para el conjunto de los aislamientos (17%), indicando una baja similitud entre los ellos y entre el resto de los cultivos.

Figura 15: Subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*). Fenograma obtenido a partir de los datos isoenzimáticos (para referencias ver tabla 1, M. & M.).



Análisis de los datos morfológicos:

Estudio de los caracteres morfológicos de los basidiomas con cultivo:

La MBD consta de 30 UTOs y 26 caracteres (18 binarios, 6 multiestado y 2 cuantitativos). Los caracteres morfológicos considerados para la construcción de la MBD fueron: 1-6, 10-24 y 26-30, que se presentan en la tabla 6 (M. & M.). La aplicación del Índice de Gower arrojó un dendrograma (figura 16) más bifurcado y, por lo tanto, más resolutivo que en el caso de las isoenzimas. Sin embargo, el ajuste de los datos no fue tan bueno como en el caso anterior ($r_{sc} = 0.74$).

El conjunto de las UTOs tiene 54 % de similitud morfológica (SM), indicando gran similitud global entre los basidiomas. Por otra parte, el mayor valor de similitud morfológica fue 93%, para el par 2426-2495, provenientes de Tucumán y Catamarca, respectivamente.

El grupo [A], exhibe 63% de SM, abarcando los BAFC 113 hasta 2221; de sus 16 integrantes, sólo uno (445) posee esporas cuya ornamentación al MO es semirugosa. Los restantes poseen esporas lisas. En un subgrupo más inclusivo (a_1) que se extiende desde 228 hasta 2815, se reúnen con 81% de semejanza, materiales cuyos cutis son una himeniodermis *vera*, la longitud esporal media varía entre 10-12, y el índice esporal (IE) entre 1.6-1.7. De la comparación visual con el grupo (a) de la figura 15, se observa que por ej., el par 2372-2373, se repite en ambos (SM = 91%) indicando una estrecha relación independientemente del nombre que reciban. Por otra parte, los pares 228-2288 y 277-384, si bien no se asocian directamente en la figura 16, lo hacen con altos valores de similitud (81% y 70%, respectivamente).

El grupo [B], con 60% de SM, está limitado por los especímenes 178 y 2581. Todos sus integrantes poseen esporas semirugosas al MO. Si se compara con el diagrama de la figura 15, se tiene que el par 218-178, se asocian como en aquella pero con un mayor valor (81% de SM) y en otro entorno. A éstos se une otro material, con el cual comparten el mismo tipo de dermis (himeniodermis *vera*) y exactamente la misma longitud media de las esporas. Resulta evidente que los ejemplares 2159 y 2376, están de alguna manera relacionados, aunque no estrechamente. Un caso similar sería el de 2775-2580, a pesar de no concordar en un carácter importante como lo sería la dermis.

El grupo [B] se vincula al [C] en 56%. Este último, abarca a materiales estipitados con esporas rugosas, que se vinculan con 81% de similitud. Se incluye aquí,

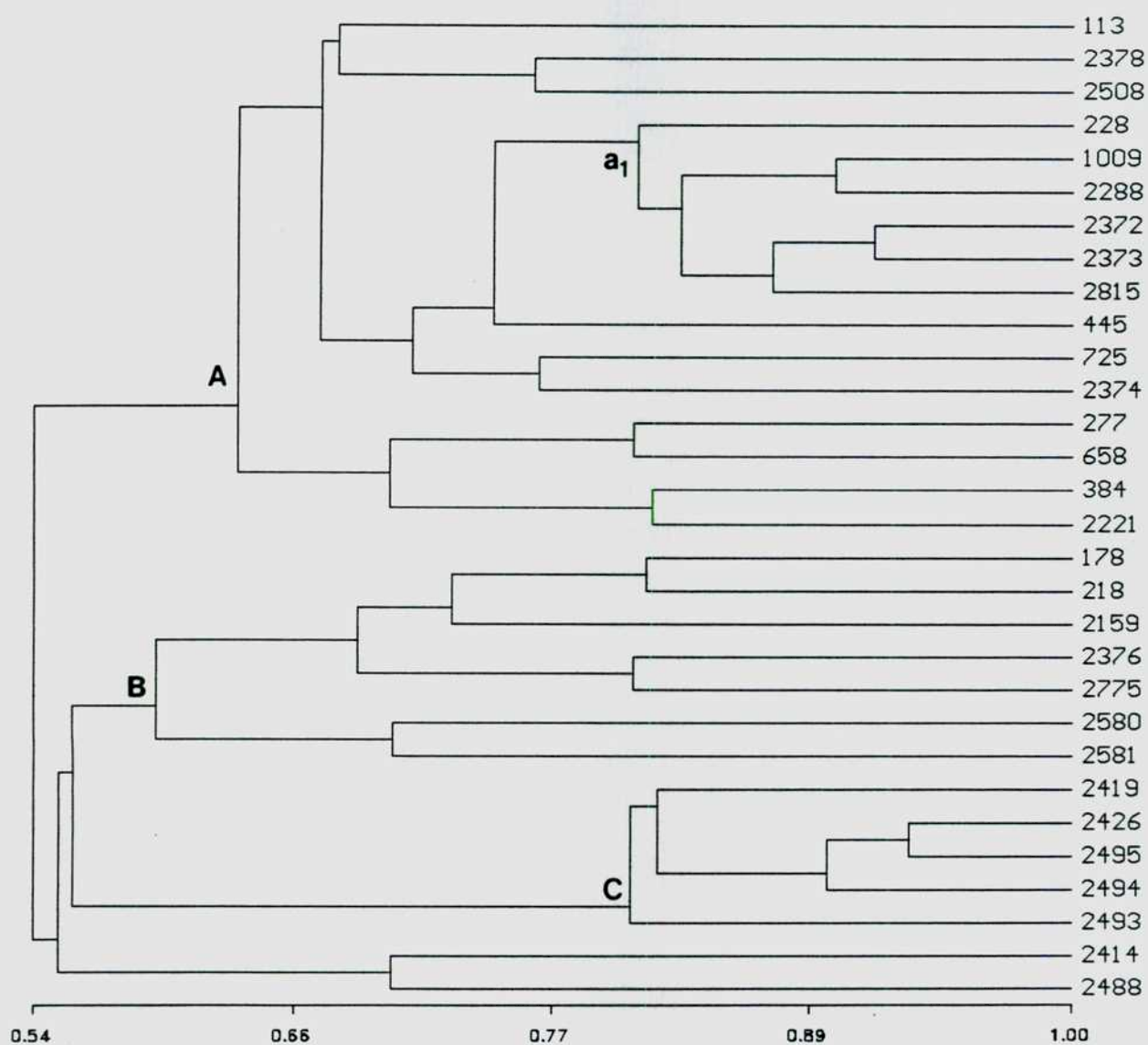


Figura 16: Subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*). Fenograma obtenido a partir de los datos morfológicos (para referencias ver tabla 1, M. & M.).

la dupla con el mayor valor de SM (2426-2495, 93%). En este caso no hay concordancia con las isoenzimas, ya que en la figura 15 aparecen relacionados indirectamente y con el menor (17%). Por otra parte, el par 2414-2488, también de esporas rugosas, se vincula a los dos grupos mencionados en ca. 55%. En este par hay concordancia entre las enzimas y la morfología (70% de SM), indicando la existencia de algún tipo de relación entre dichos materiales.

La correlación entre los fenogramas de las figuras 15 y 16, es de $r_{15\ 16} = 0.42$.

Integración de los caracteres isoenzimáticos y morfológicos:

Cuando se agrupan en una única MBD los caracteres morfológicos e isoenzimáticos, suman en total 99 (92 fueron tratados como binarios, 5 como multiestado y 2 como cuantitativos), obteniéndose el dendrograma de la figura 17. El ajuste de los datos resultó muy bueno ($r_{sc} = 0.89$).

Dada la diferencia numérica entre los caracteres enzimáticos y los morfológicos, dicho diagrama resulta visualmente semejante al de la figura 15. Sin embargo, ciertas asociaciones son idénticas a las encontradas con los datos morfológicos, v. g.: 2580-2581 y 2419-2426. Tal situación puede cuantificarse calculando la correlación entre los dendrogramas, así entre el árbol de la figura 15 y el de la figura 17, la correlación es $r_{15\ 17} = 0.92$; mientras que entre el fenograma de la figura 16 y el de la figura 17, es $r_{16\ 17} = 0.56$.

De la lectura de los geles, surge que EST y PRX son los sistemas que exhiben mayor variación dado el alto número de bandas y patrones hallados. Por el contrario, los sistemas restantes (MDH, MNR, SOD, ACP, AKP y AAT), producen agrupamientos con 100% de SI (no se muestran los dendrogramas).

Cuando se aplica el coeficiente de similitud de Gower, a una MBD construida a partir de los caracteres isoenzimáticos de los sistemas MNR, ACP, AKP y SOD, se obtiene el fenograma de la figura 18. Este, tiene un muy buen ajuste de los datos ($r_{sc} = 0.96$). El grupo I, con 100% de SI, está formado por 8 individuos; de éstos el 75% tiene esporas lisas y el 25% esporas semirugosas; el 63% posee una himenodermis *vera* y el

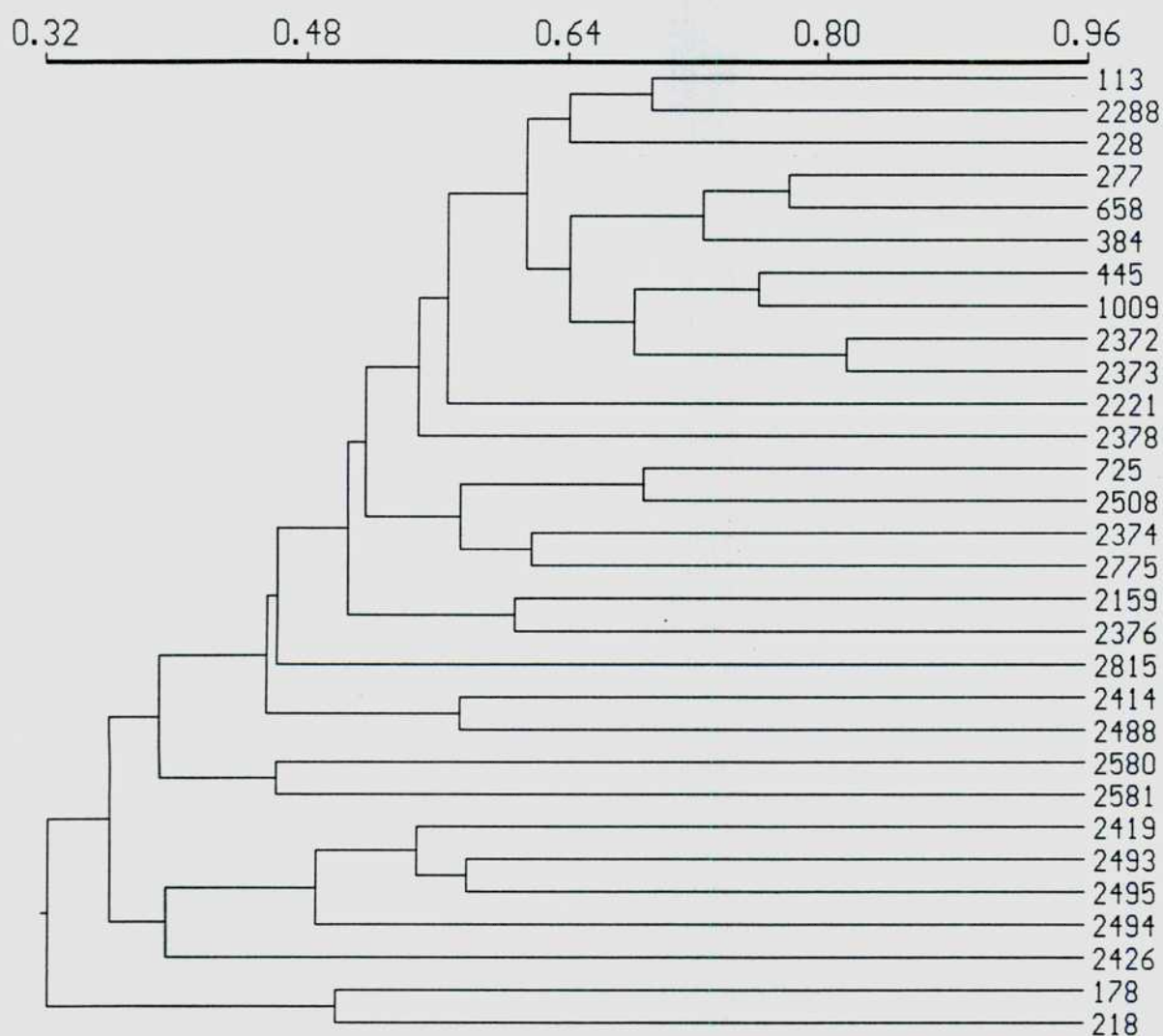


Figura 17: Subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*). Fenograma obtenido de la combinación de los datos isoenzimáticos y los datos morfológicos (para referencias ver tabla 1, M. & M.).

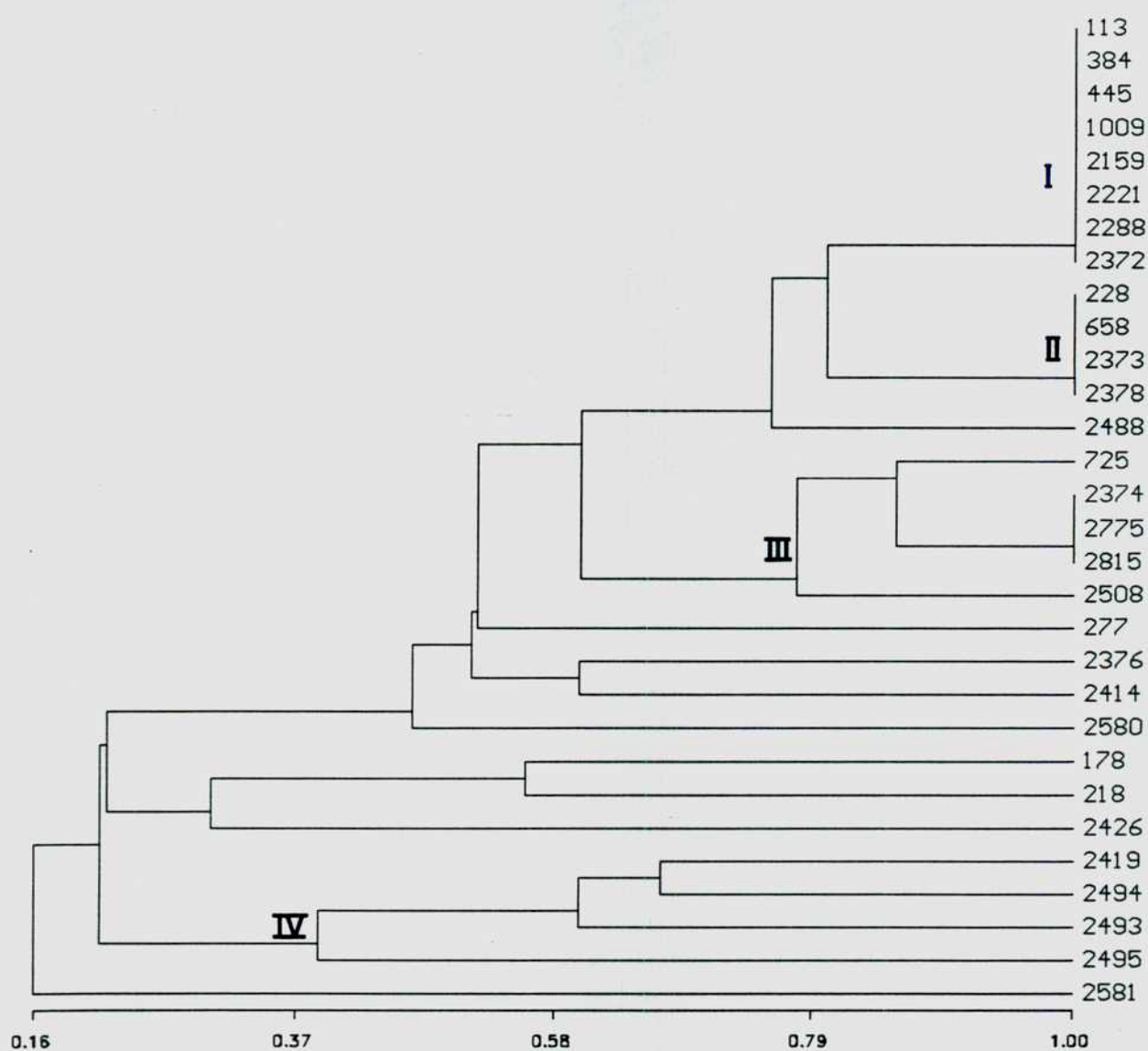


Figura 18: Fenograma obtenido a partir de datos isoenzimáticos de los sistemas ACP, AKP, MNR y SOD.

37% protuberancias capitadas. El grupo II, también con 100% de SI, comprende 4 aislamientos cuyos basidiomas tienen esporas lisas de igual forma ($IE = 1.7$) y el mismo tipo de cutis. Los grupos I y II, exhiben 80% de SI. En el grupo III, con 78 % de SI, se reúnen materiales con ambos tipos de ornamentación, aunque mayoritariamente lisas, e índice esporal de 1.6 ó 1.7. A continuación se van integrando los materiales restantes, en forma escalonada y sin definir grupos que posean correlación con las características morfológicas ya mencionadas, salvo el par 218-178, aquí con 55% de SI. El cuarto grupo, es 100 % de esporas rugosas, el índice esporal oscila entre 1.4-1.5, y exhibe una semejanza enzimática del 39 %.

Estudio de la morfología de los holotipos:

Se construyó una MBD considerando los 30 caracteres morfológicos que se presentan en la tabla 6 (M. & M.) (19 binarios, 9 multiestado y 2 cuantitativos) y 27 UTOs, que en este caso corresponden a los holotipos y materiales auténticos, estudiados para los dos complejos de especies, *G. lucidum* y *G. applanatum*. El dendrograma obtenido se muestra en la figura 19; el coeficiente de correlación indica un buen ajuste de los datos ($r_{sc} = 0.78$).

Los holotipos pertenecientes al complejo *G. lucidum*, comparten en conjunto 50% de similitud; el mayor valor de similitud obtenido fue de 91.5% para el par *G. dorsale*- *G. lucidum* (neotipo).

Como en los casos anteriores, se delimitaron subgrupos para el análisis del dendrograma. El subgrupo (a), con 64% de SM, está formado por cuatro holotipos (*G. argillaceum*, *G. subamboinense* var. *laevisporum*, *G. subincrustatum* y *G. bihadiostratum*) cuyos basidiomas estipitados producen esporas de tipo liso (salvo en el caso de *G. subincrustatum* que son semirugosas), el contexto posee laca depositada en forma de capa continua, y el cutis es del tipo *vera* con reacción amiloide.

El subgrupo (b), está constituido por cinco ejemplares; tres de esporas característicamente rugosas - *G. capense*, *G. dorsale* y *G. lucidum*-, y dos de esporas lisas, *G. chaffangeonii* y *G. sessile*. Aquí se halla el par con mayor valor de SM, seguido por el par de esporas lisas (89%).

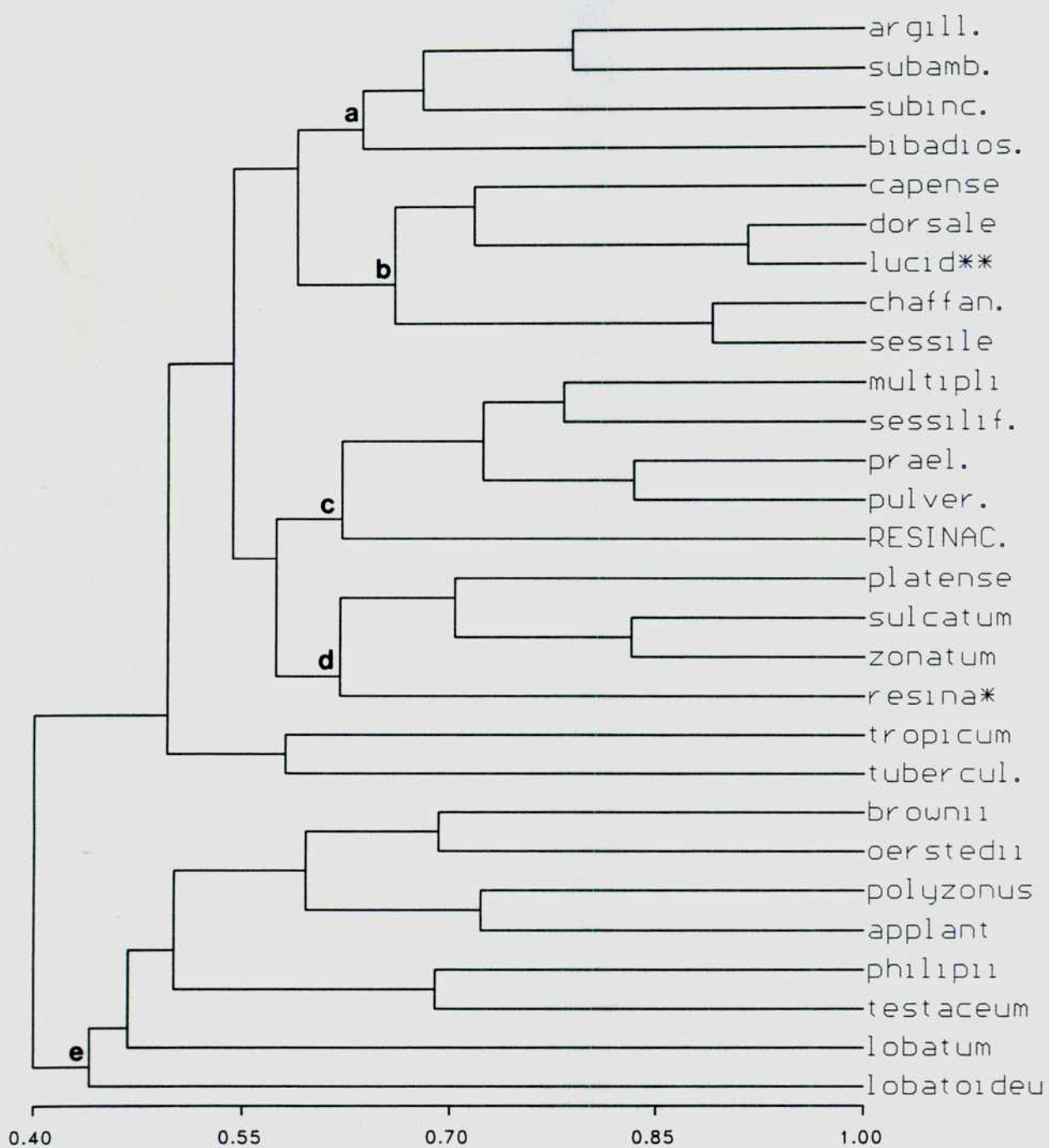


Figura 19: Fenograma derivado de los caracteres morfológicos de los holotipos, lectotipos, neotipos y materiales auténticos (para referencias ver tabla 5, M. & M.). (RESINAC. = holotipo; resinac. = material auténtico).*

Los cinco holotipos poseen el cutis formado por una himeniodermis *vera*, y en conjunto comparten 66% de similitud.

El subgrupo (c) (*G. multiplicatum*-*G. resinaceum*), reúne con 62%, a los holotipos de esporas semirugosas, entre ellos se encuentra la dupla *G. pulverulentum*-*G. praelongum* que comparte 83% de SM.

En el subgrupo (d), también con 62%, se vinculan tres holotipos de esporas lisas, y un material auténtico que representa el concepto aceptado por Steyaert (op. cit.) y por Bazzalo & Wright (1982) de *G. resinaceum*. En este subgrupo está presente el par *G. sulcatum*-*G. zonatum* (83% de SM), dichos holotipos concuerdan en los caracteres principales. Cerrando el “cluster” del complejo *G. lucidum*, están los holotipos de *G. tuberculosum* y de *G. tropicum*, cuyas esporas son rugosas, compartiendo 58% de SM.

Análisis morfológico completo:

Se reunieron en una única MBD, 65 UTOs correspondientes a los materiales previamente analizados isoenzimáticamente, a colecciones carentes de cultivo (tabla 1, M. & M.) y a los holotipos estudiados del complejo *G. lucidum*. De los 26 caracteres considerados, 18 fueron tratados como binarios, 6 como multiestado y 2 como cuantitativos. De la aplicación del coeficiente de similitud de Gower, y posterior UPGMA, se obtuvo el dendrograma de la figura 20. El coeficiente de correlación entre la matriz de similitud y el fenograma, es $r_{sc} = 0.67$.

Se delimitaron varios subgrupos, indicados mediante letras en la figura 20. Conforman el grupo [A], con 64% los ejemplares BAFC 113 hasta 2508, los cuales producen esporas de tipo liso. El subgrupo (a₁), con 73% de semejanza, incluye a los holotipos *G. sessile*-*G. chaffangeonii*, que repiten la asociación de la figura 19 a pesar de confrontarse con nuevos materiales. Por lo general, sus integrantes carecen de laca contextual, poseen una himeniodermis *vera*, la longitud media esporal es variable (entre 10 hasta 14), y salvo *G. chaffangeonii* todos tienen reacción IK+.

Con 71% de similitud morfológica, el subgrupo (a₂), involucra a los especímenes 277- *G. zonatum*. Si bien todos poseen esporas lisas, no hay coincidencia completa respecto a las dermis (protuberancias capitadas vs. bastos, figura 14 e) y g-h). Resulta

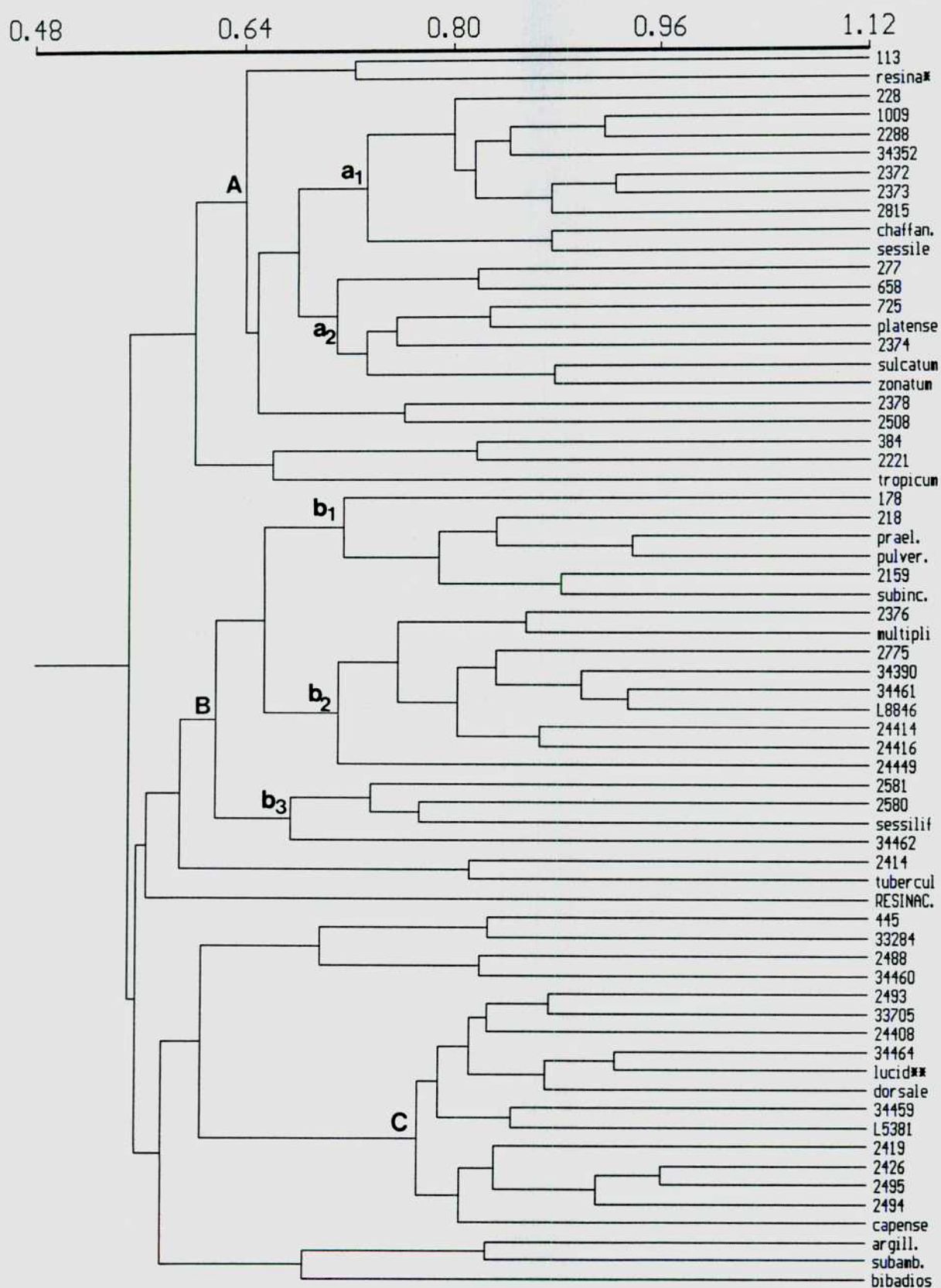


Figura 20: Subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*). Fenograma obtenido a partir de caracteres morfológicos, incluyendo materiales de herbario y holotipos (para referencias ver tablas 1 y 5, M. & M.).
(RESINAC. = holotipo; resinac. = material auténtico).

que, entre los holotipos existe cierta superposición en las dimensiones esporales, y que se diferencian básicamente por la anatomía del cutis y la morfología esporal al MEB. Así, por ej., el BAFC 725 posee un cutis como el de *G. platense* y sus dimensiones esporales más parecidas a las de *G. zonatum*-*G. sulcatum*; por el contrario el BAFC 2374, posee el cutis como en *G. zonatum*-*G. sulcatum*, y las dimensiones como en *G. platense*. Otro ejemplo discordante es el BAFC 658, que posee una himeniodrermis *vera*.

Los subgrupos (a_2) y (a_3), se vinculan con 68% de semejanza. Luego se incorporan, con menor valor los pares 2378-2508 (76% de SM), y 113- *G. resinaceum* (72% de SM). Los primeros, comparten la misma longitud media, el IE y la presencia de clamidosporas en el contexto; mientras que difieren en el cutis. Por su parte, el BAFC 113, aparece en las figuras 15, 16 y 20, levemente apartado y es el único asociado al material auténtico de *G. resinaceum*, el cual difiere macro y micromorfológicamente del holotipo.

Se unen al grupo [A], dos materiales de esporas lisas (384-2221), a los cuales se adosó el holotipo de *G. tropicum*, cuyas esporas son típicamente rugosas y con el cual carecen de concordancia en los caracteres más importantes, exceptuando en la anatomía del cutis.

El grupo [B], está conformado por materiales de esporas semirugosas, los cuales comparten 62% de SM. El subgrupo (b_1), consta de tres colecciones y tres holotipos. Por una parte, se asocian con 88% *G. subincrustatum* y 2159, y por otra, se unen a éstos los holotipos de *G. praelongum*-*G. pulverulentum* con 79% de SM, que al igual que los anteriores, poseen una dermis de tipo *vera*, con la diferencia de que carecen de laca contextual y varían en el IE. El subgrupo (b_2) exhibe 71% de SM, e incluye al holotipo de *G. multiplicatum*, todos los miembros poseen una dermis tipo bastos; no obstante, falta concordancia plena en cuanto a las características de las esporas. Además, resulta que los ejemplares 2775 y 24449 carecen de laca contextual, y el 34390 no tiene reacción de los elementos cuticulares con IK. El subgrupo (b_3), comparte 68% de SM, sus integrantes poseen el contexto crémeo con deposiciones de laca, pero varían los caracteres esporales y en el cutis. Al grupo [B], se une en 59%, la dupla 2414- *G. tuberculosum*, los cuales coinciden en los caracteres más importantes, compartiendo 81% de semejanza. Luego, con menor valor, se incorpora a todos los mencionados el

holotipo de *G. resinaceum*, éste no se vincula con ningún material coleccionado de la región.

El “cluster” [C], con 77% de SM, comprende basidiomas (2419-Lil5381), con esporas rugosas, incluye a los representantes de *G. capense*, *G. dorsale* y *G. lucidum*. En general, son estipitados, sin laca contextual, con una himeniodermis tipo *vera*, con IK +, y el IE = 1.4-1.5. Se unen al grupo [C], dos materiales de esporas semirugosas y dos de esporas rugosas. Estos últimos, comparten con el holotipo de *G. tuberculosum*, la ornamentación y dimensiones esporales, el cutis en bastos, la laca contextual, y la coloración amarillenta de la superficie himenoforal. Por último, se incorporan los tres holotipos de esporas lisas asociados como en la figura 19, *G. bibadiostratum*, *G. argillaceum* y *G. subamboinense* var. *laevisporum*. Ningún material coleccionado se asocia con éstos en forma directa.

En la tabla subsiguiente, figuran las determinaciones de los materiales estudiados.

Tabla 8: Determinación de los materiales del complejo *G. lucidum*.

Determinación.	Materiales (para referencia ver tabla 1, M. & M.).
<i>lucidum s. str.</i>	2493, 2495, 2426, 34459, 34464, 24408, 33705, 2419, 2494
<i>lucidum s. l.</i>	Lil5381
aff. <i>multiplicatum</i>	2376, 34390, 34461, L8846, 24414, 24416, 33284
<i>platense</i>	725, 277, 2374, 384, 2508.
aff. <i>platense</i>	113, 658, 2775
<i>praelongum</i>	218, 178.
<i>sessile</i>	228, 1009, 2288, 2372, 2373, 2815, 2378.
aff. <i>sessile</i>	445, 2221, 34352.
<i>sessiliforme</i>	2581,
aff. <i>sessiliforme</i>	2580, 34462
<i>subincrustatum</i>	2159.
<i>tuberculosum</i>	2488, 2414, 34460.
<i>zonatum</i>	2374, 24449 (aff.).

Clave parcial para los taxones de *Ganoderma*:

A) Subgénero *Ganoderma*: especies con pileo generalmente lacado brillante; cutis una himeniodermis página 77

B) Subgénero *Elfvigia*: especies generalmente sin pileo lacado brillante; sin himeniodermis; estructura cuticular diversa página 95

1) Esporas francamente rugosas (a 400 x) (figura 21 c) 2

1') Esporas con otro tipo de ornamentación 5

2) Basidiocarpos generalmente estipitados, himeniodermis *vera*, generalmente IK + 3

2') Basidiocarpo sésil, demediado reniforme a flabeliforme; himeniodermis con elementos claviformes tipo bastos con pared patentemente multiestratificada (en KOH), 45-70 x 6-11 µm, IK+ a +++ (gris suave a azulado negruzco); esporas 10-12 x 6-9 µm, IE (índice esporal) = 1.3-2 *G. tuberculosum*.

3) Índice esporal mayor que 1 (IE > 1) 4

3') IE = 1, esporas globosas, 8-11 x 8-9 µm; basidiocarpo estipitado de inserción dorsal; IK + a - (variable) *G. lucidum* var. *dorsale**.

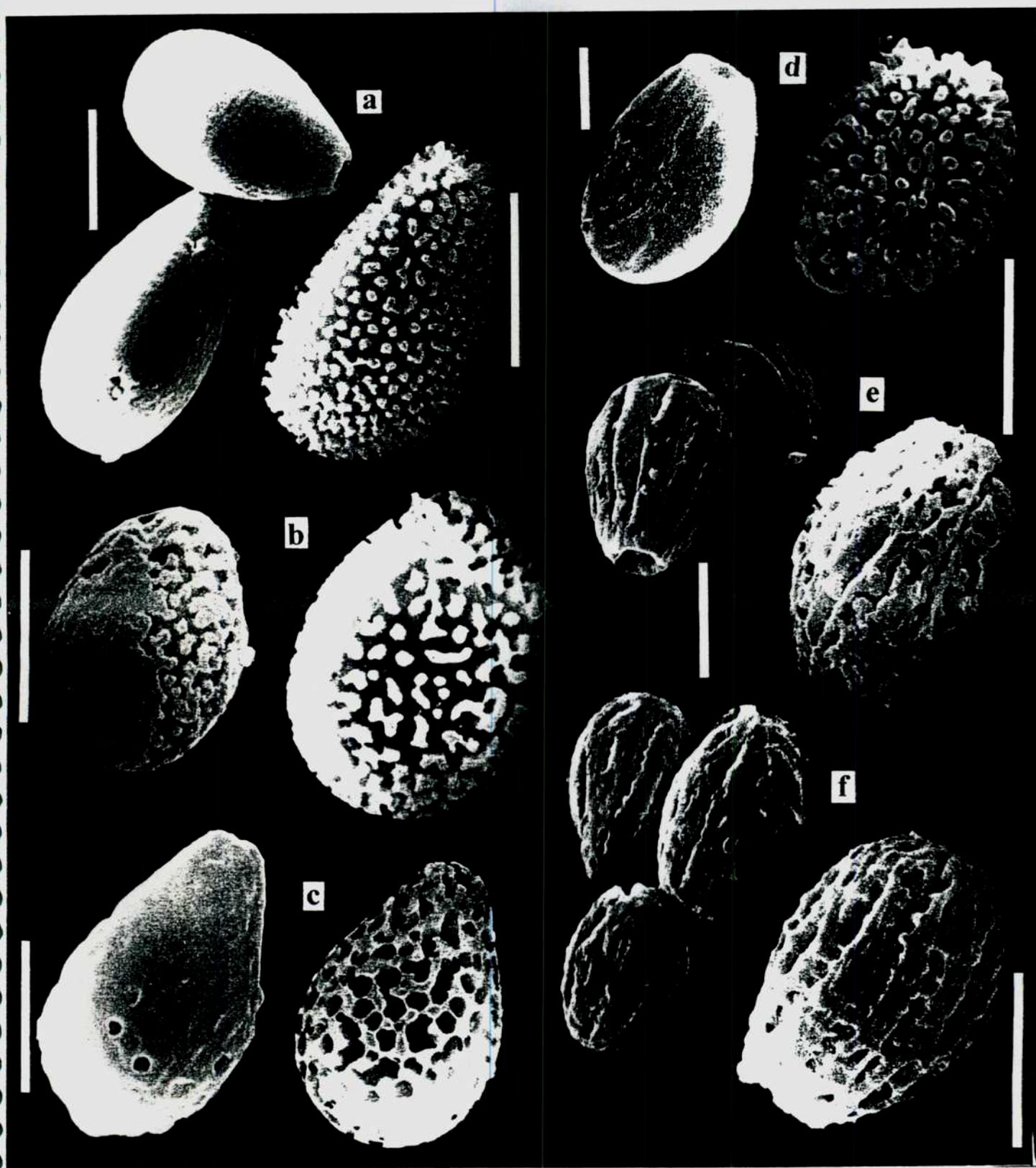
4) Basidiocarpo estipitado, inserción excéntrica; contexto crémeo a castaño claro; esporas (8) 9-12 (13) x 6-9 µm, IE = 1.4-1.5; himeniodermis IK +++ (violáceo oscuro), 63-85 x 10 µm *G. lucidum* var. *lucidum*.

4') Basidiocarpo subsésil; esporas 9-11 x 6-7 µm, IE > 1.6; himeniodermis IK ++ (gris oscuro), con elementos claviformes, 40-45 x 9-10 µm, algunos elementos diverticulados, mayoritariamente de tipo *vera* *G. lucidum* var. *capense**.

5) Esporas semirugosas (figura 21 b) 6

5') Esporas lisas (figura 21 a) 9





- 6) Himeniodermis *vera*, con reacción amiloide 7
- 6') Himeniodermis con elementos claviformes melanizados tipo bastos; generalmente IK+ (grisácea); esporas 7-9 x 5-6 μm ; IE = 1.4-1.5; contexto castaño con laca (incrustaciones o en capa) *G. multiplicatum*.
- 7) Contexto crémeo, con deposiciones de laca (incrustaciones o en capa); esporas 9-10 (11) x 6-8 μm , IE = 1.3; himeniodermis IK +++ (azul negruzco) *G. sessiliforme*.
- 7') Contexto castaño 8
- 8) Sin deposición de laca; esporas 9-12 x 6-8.5 μm , IE = 1.5; IK + a ++ (grisáceo a azul oscuro) *G. praelongum*.
- 8') Laca contextual en capa/s; esporas 10-12 x 5-7 μm , IE = 1.7; himeniodermis mayoritariamente de tipo *vera*, pero con algunos divertículos en la base, IK + (grisácea) *G. subincrustatum*.
- 9) Con evidente deposición de laca contextual, generalmente como capas en un contexto crémeo; clamidosporas contextuales dextrinoides; himeniodermis *vera*, IK +++ (azulado oscuro), 55-60 x 7-10 μm ; hifas subcuticulares subyacentes generalmente amiloides; esporas 8-10 x 6-7 (8) μm , IE = 1.4; basidiocarpo estipitado coplanar *G. subamboinense* var. *laevisporum*. *
- 9') Basidiocarpos sin deposición de laca contextual; contexto castaño oscuro a claro, pero nunca crémeo 10
- 10) Himeniodermis con elementos claviformes con protuberancias capitadas, IK + (grisácea), 50-60 x 8-9 μm ; esporas 9-13 x (5) 6-7 (8) μm , IE = 1.6 *G. platense*.
- 10') Himeniodermis diferente, IE > 1.6 11
- 11) Himeniodermis claviforme con divertículos laterales tipo bastos, más o menos desarrollados, 35-40 x 12 μm , IK + (grisácea); esporas (10) 11-14 x 5-7 (8) μm , IE = 1.8-2 *G. zonatum*.

11') Himenodermis *vera*, 60-70 x 7-10 μm , IK ++ (gris oscuro); esporas 12-16 x 6-8 μm , IE = 1.9*G. sessile*.

* : especie plausible de ser encontrada en la región.

B) Subgénero *Elfvigia* (= complejo *Ganoderma applanatum*):

Análisis de las isoenzimas:

La MBD consta de 103 UTOs y 77 caracteres binarios (M. & M.). Se aplicó a dicha matriz el índice de similitud de Jaccard (1908, cfr. Sneath & Sokal, 1973) del programa estadístico NTSYS-Pc, debido a la mayor capacidad del mismo. Cabe señalar que cuando los datos son binarios, el índice de Jaccard resulta equivalente al índice de Gower, de manera tal que los resultados siguen siendo comparativos. El UPGMA arrojó el dendrograma de la figura 22, cuyo índice de correlación es $r_{sc} = 0.68$. El mínimo valor de similitud isoenzimática (SI) observado es 24%; mientras que el mayor valor es de 82%.

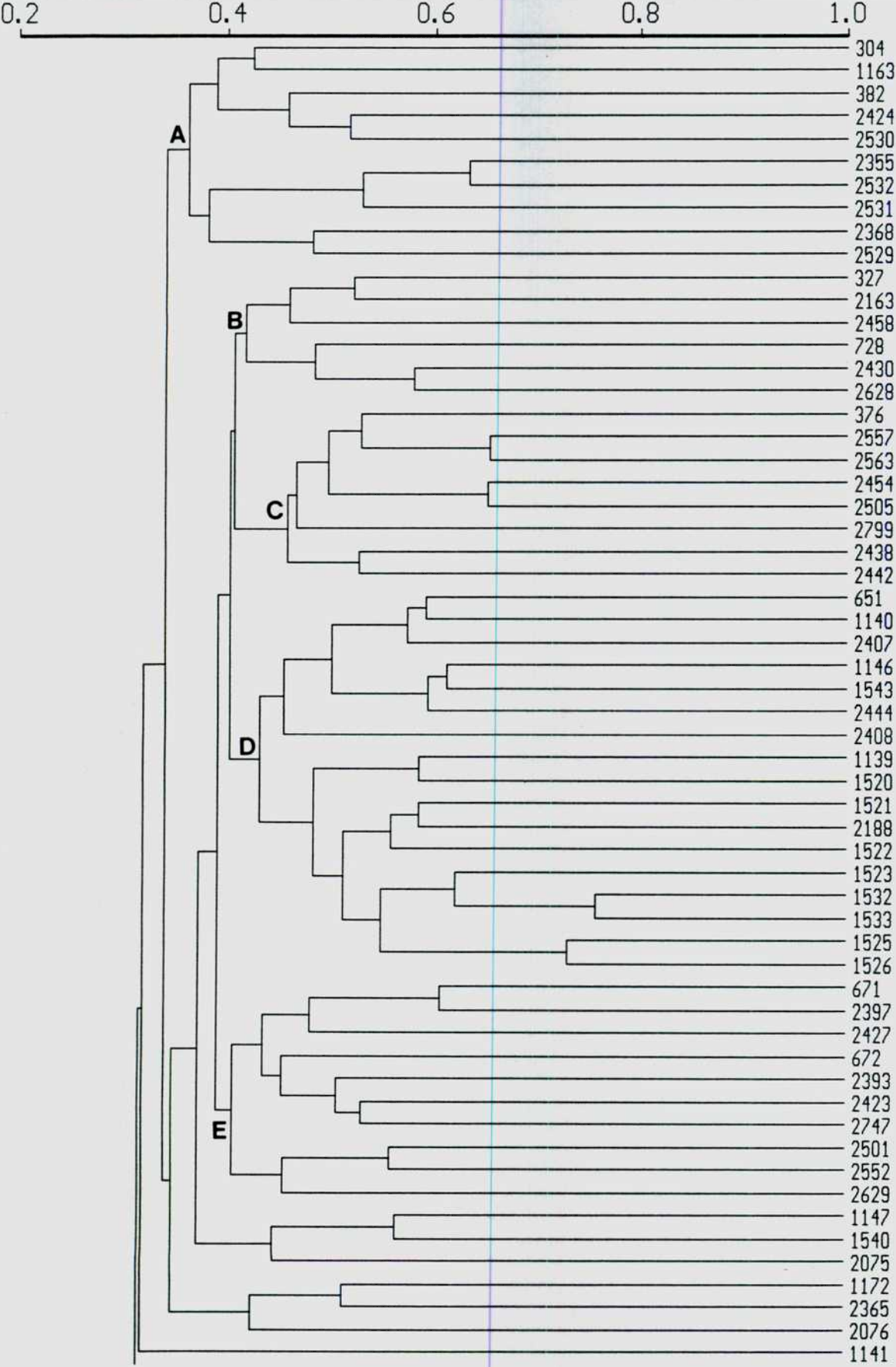
Los aislamientos de los complejos *G. lucidum* y *G. applanatum*, bajo las condiciones del estudio, exhibieron 16% de SI (no se muestra el dendrograma).

Para facilitar el análisis del dendrograma se lo subdividió en grupos, identificados mediante letras en la figura 22. El grupo [A], consta de 10 aislamientos que poseen 36% de SI, abarcando desde el BAFC 304 hasta el 2531. Seis cultivos, provenientes de basidiomas coleccionados en el sur de Chile, se asocian con materiales del sur de la Argentina (Chubut y Río Negro), y con materiales de Tucumán y de Buenos Aires. El par 2355-2532, exhibe el mayor valor de SI del grupo (63%).

El grupo [B], que abarca desde el BAFC 327 hasta el 2628, reúne materiales principalmente de Buenos Aires y Tucumán, aunque incluye también un espécimen del sur de Chile, los cuales en conjunto comparten 42% de SI.

El grupo [C], (376-2442), consta de ocho aislamientos vinculados en 46% de SI. Estos provienen, uno de Entre Ríos, dos de Neuquén (asociados con 65% de SI), y los

Figura 22: Subgénero *Elfvigia* (= complejo *G. applanatum*). Fenograma obtenido a partir de los datos isoenzimáticos (para referencias ver tabla 2, M. & M.).



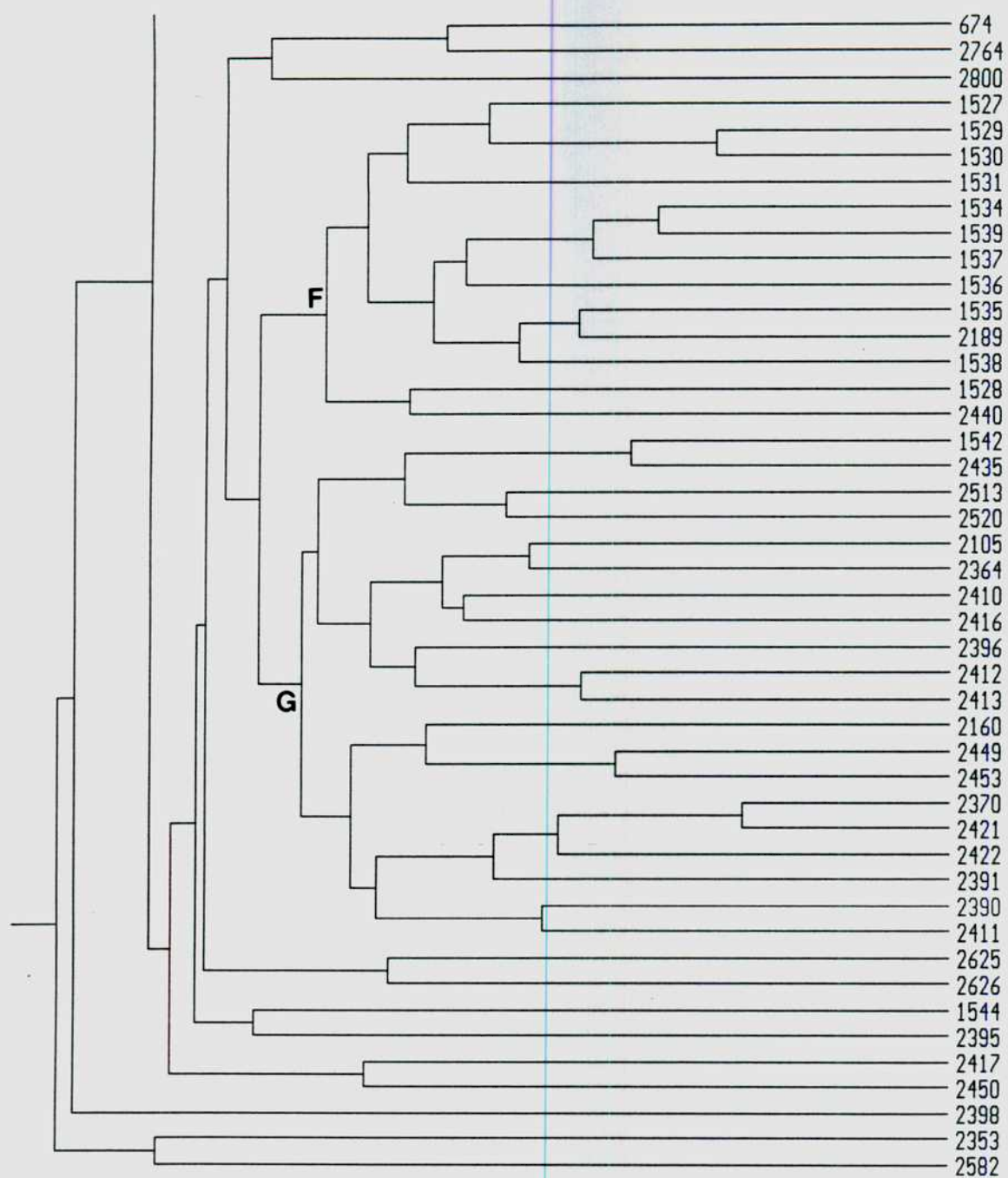


Figura 22: continuación.

restantes de la provincia de Tucumán. Entre los cultivos aislados de basidiomas coleccionados en la provincia de Tucumán, los BAFC 2454 y 2505, fueron obtenidos de carpóforos desarrollados en el mismo sustrato hospedante, y se vinculan con 65% de SI. Similarmente, los BAFC 2438-2442, también desarrollados sobre un único hospedante, poseen 53% de similitud isoenzimática.

El grupo [D], (651-1526), consta de 17 aislamientos que en conjunto tienen 43% de SI, fueron coleccionados en Chile (651), Tucumán (2407, 2408 y 2444) y mayoritariamente en Buenos Aires (Reserva Punta Lara y Parque Pereyra Iraola). Los cultivos 1532-1533 y 1525-1526 se asocian con 76% y 73% de SI, respectivamente, en concordancia con su localidad de origen.

El subgrupo [E], (671-2629), tiene 41% de SI, está formado por 10 aislamientos de basidiomas coleccionados en Tucumán, Catamarca, Buenos Aires (Sta. Catalina), Neuquén y Chile. Es interesante destacar que los materiales del sur se vinculan entre sí, al igual que los de las provincias nortenas. Sin embargo, los cultivos de Buenos Aires aparecen en ambos casos.

Compartiendo con los grupos [B], [C], [D] y [E], 37% de semejanza enzimática, se integran tres materiales de origen dispar. Luego con 35%, se unen otros tres materiales (1172-2076) también de origen diverso. Con un valor apenas menor (34%), se incorpora a todos los mencionados el subgrupo [A] ya descripto. Aún con menor valor (32%) se une el BAFC 1141.

El subgrupo [F] con 47% de SI, abarca desde 1527-2440, y consta de 13 aislamientos, de los cuales sólo uno proviene de Tucumán (2440), los restantes fueron obtenidos de materiales coleccionados en Buenos Aires (Sta. Catalina). Aquí se observa que los cultivos exhiben valores de similitud altos, así la dupla 1529-1530 tiene 80% de SI, los BAFC 1534-1539-1537, tienen 69% de semejanza enzimática.

Uniéndose al anterior con 41%, aparece el subgrupo [G], con 20 cultivos que comparten 45% de SI. Los mismos fueron coleccionados en Entre Ríos, Tucumán, Catamarca y Buenos Aires (1: 8: 6: 5, respectivamente). Entre los ejemplares catamarqueños, se encuentra el par (2370-2421) con el mayor valor de similitud hallado (82%), aunque morfológicamente poseen distintos tipos de dermis; luego se vinculan con todos los materiales del mismo origen en 61% de SI. Se observa también, la formación de pares entre materiales tucumanos, por ej. 2412-2413 (68%), 2410-2416 (58%).

Se asocian a los subgrupos [F] y [G], varios subgrupos pequeños, mayoritariamente formados por pares de cultivos. Así, por ej., se une el trio 674-2800, y las duplas 2625-2626, 1544-2395 y 2417-2450, que poseen 52%, 40% y 49% de SI, respectivamente. Los mencionados se vinculan con valores entre 36-33.5% con todos los otros subgrupos. Finalmente, con los menores valores encontrados en el fenograma, se relacionan tres cultivos, de Catamarca, Entre Rios y de Brasil.

Luego se analizaron las relaciones entre aislamientos obtenidos de basidiomas originarios de una misma localidad, y desarrollados en sustratos diferentes, considerando la distancia de recolección y los valores de SI obtenidos. Los datos se presentan en la tabla subsiguiente; siendo la 'distancia', la separación aproximada en metros, existente entre los basidiomas.

Localidad	BAFC	Distancia (m)	SI (%)
Buenos Aires			
Santa Catalina	1528-1536	20	47
"	1536-1527	100	50
"	1530-1531	200	53
"	1530-1537	100	50
"	1539-1529	300	50
"	1537-1539	80	69
Parque Pereya	2364-2365	150	32
Punta Lara	1520-1521	30	48
Catamarca			
Balcosna	2390- 2391	+100	51
"	2391-2393	+150	32
"	2395-2396	30	35.6
Tucumán			
La Sala	2412-2413	+16	68

De la comparación surge que se tienen pares de aislamientos de basidiomas coleccionados a corta distancia, cuyos valores de SI resultan mayores que los obtenidos entre pares de aislamientos coleccionados a distancias mayores (cfr. 1537-1539 vs. 1539-1529). Se observa, también, la situación inversa (cfr. 1528-1536 vs. 1537-1539).

Con el fin de recabar información sobre los basidiomas desarrollados en un único sustrato hospedante, se realizaron estudios de compatibilidad vegetativa. Los basidiomas de los aislamientos 2410 y 2411 fueron coleccionados del mismo *Salix* sp., y a pesar de no asociarse directamente en el dendrograma, comparten 45% de similitud enzimática

(subgrupo [G], figura 22), cuando se ensayó la compatibilidad vegetativa, no se formó la típica zona de interacción antagonista (figura 23 e).

Los aislamientos BAFC 2430, 2435, 2438, 2440 y 2442, también fueron obtenidos a partir de carpóforos desarrollados en el mismo sustrato. Sin embargo, sólo los BAFC 2438 y 2442, se asociaron directamente con 53% de SI (subgrupo [G], figura 22). Los restantes cultivos, se vinculan indirectamente con valores entre 32% ó 41% de SI, (subgrupos [B], [C], [F] y [G]). Al confrontar los cultivos en todas las combinaciones posibles, se obtuvo la zona de incompatibilidad en todos los casos (figura 23 a-c).

En el caso de los aislamientos 2449 y 2450, se obtuvo un bajo valor de similitud enzimática (33.5%), y reacción antagónica entre los cultivos (figura 23 d).

Por último, los BAFC 2454, 2505 y 2458, como en los casos anteriores provienen de basidiomas recolectados en el mismo sustrato, se asocian con 65% de SI entre 2454 y 2505; éstos se vinculan en 41% con el BAFC 2458. Los resultados de la compatibilidad vegetativa concuerda con lo antedicho, siendo la confrontación 2454-2505 la única compatible (figura 23 f).

En la figura 24, se muestran los resultados de los controles de las confrontaciones somáticas, que consisten en cruzamientos de aislamientos obtenidos de carpóforos geográficamente aislados. Las reacciones antagónicas fueron idénticas a las observadas entre micelios desarrollados sobre el mismo sustrato hospedante.

Análisis de los caracteres morfológicos:

En una primera instancia, se obtuvo un fenograma (no se muestra), a partir de una MBD integrada por 103 UTOs, y 21 caracteres, a saber: 1, 3 (transformado en dos caracteres binarios: presencia o ausencia de píleo con coloración castaña, y presencia o ausencia de píleo con coloración grisácea), 4-8, 14-18, 20-27 (para referencia ver tabla 6, M. & M.). En la evaluación no se consideró la ornamentación esporal al MO, por ser un carácter difícil de evaluar dentro del grupo; tampoco se pudieron incluir los datos de la ornamentación con MEB, dado que hasta la fecha no se tiene el registro completo de aquellos. El índice de correlación entre la MS y el dendrograma, fue $r_{sc} = 0.74$. En dicho dendrograma, los cultivos 2454 y 2505, que se consideran como derivados del mismo

micelio por ser somáticamente compatibles, exhibir un alto valor de SI (65%), y haber sido recolectados del mismo sustrato hospedante, poseían 64.3% de similitud, ubicándose en subgrupos apartados. Morfológicamente, los basidiomas mencionados se diferencian por la presencia de decoloración en el contexto, la estratificación de los tubos y el contexto, el grosor de estas capas, la consistencia y grosor del píleo y en que, a pesar de que las longitudes medias de las esporas son similares (10 vs. 11), los índices esporales varían (1.5 vs. 1.7). Por este motivo, se consideró que las variaciones morfológicas encontradas entre ambos carpóforos, serían aquellas que puede tolerar la especie a la cual pertenecen, y por lo tanto se eliminan del análisis con el fin de disminuir posibles interferencias.

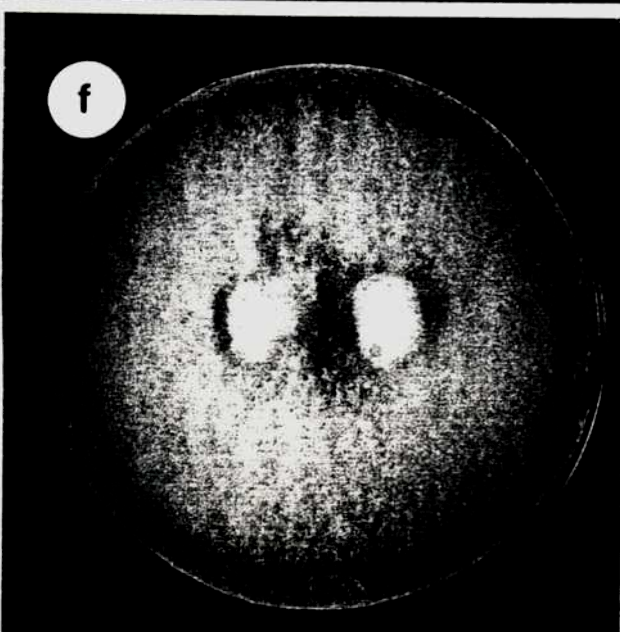
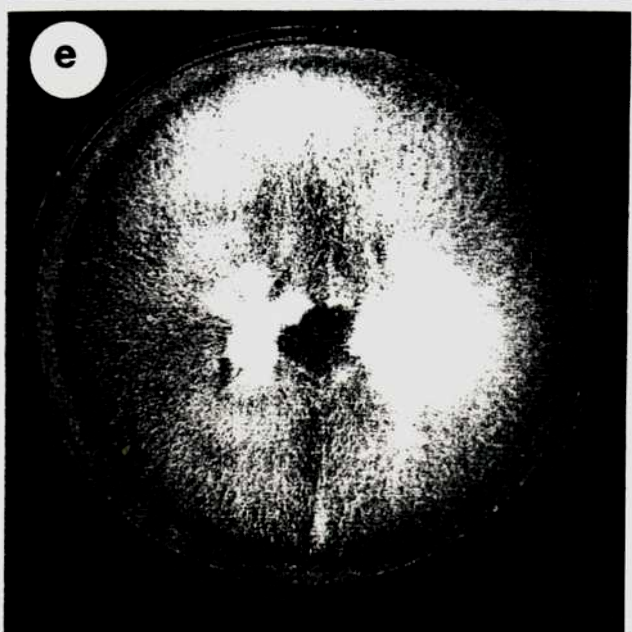
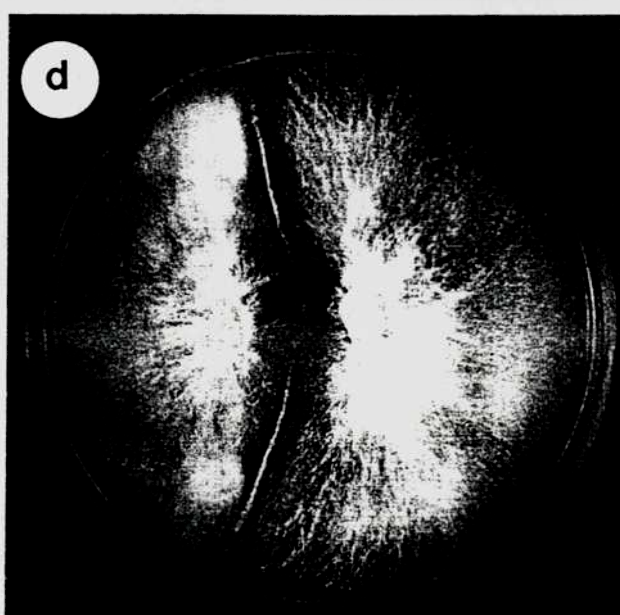
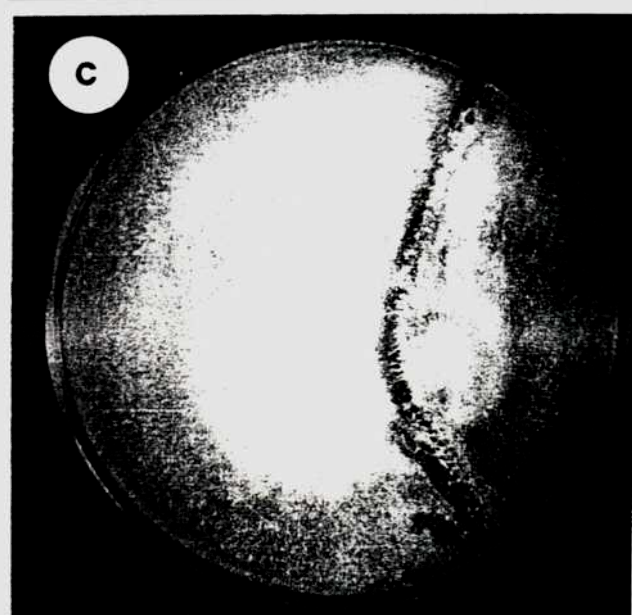
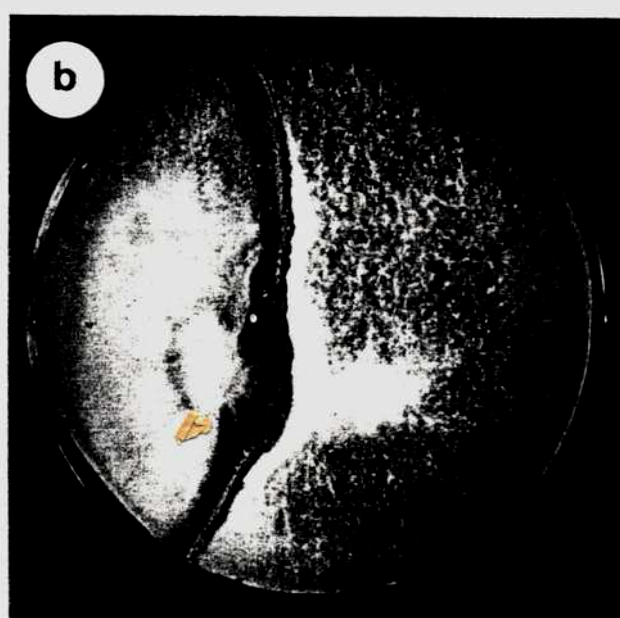
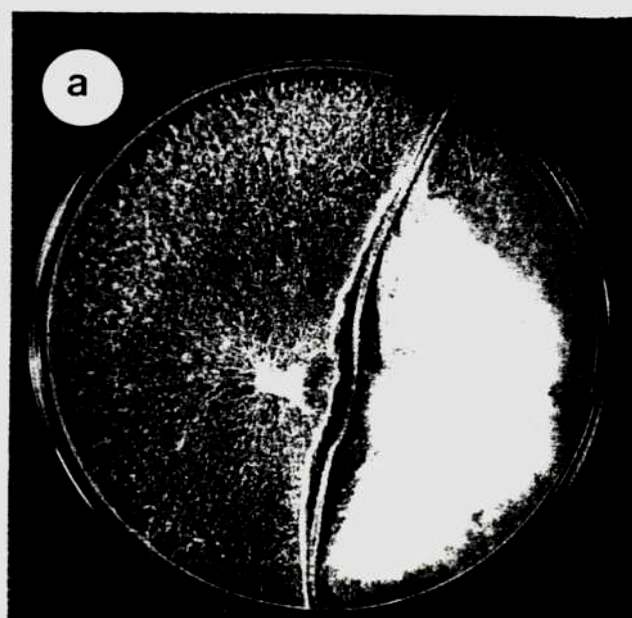
Como resultado, se construyó una MBD de 103 UTOs y 12 caracteres: 1, 3 (con la transformación arriba mencionada), 4, 6, 7, 8, 17, 18, 23, 24 y 26. El índice de correlación entre la nueva matriz y el fenograma derivado es $r_{sc} = 0.83$ (figura 25).

En conjunto, los 103 basidiomas estudiados, exhiben 48% de SM; pueden distinguirse tres “clusters” principales. El primero [A], abarca 7 carpóforos (304-2764), que comparten 67% de similitud; de éstos, cuatro aparecen reunidos en el grupo [A] de la figura 22, mientras que el 100% tiene el píleo con tonalidades grisáceas, y el cutis se observa como una tricolormis.

El segundo “cluster” [B], es el mayor de los tres, ya que incluye 75 basidiomas, los cuales se vinculan con 63% de SM. El 100% de los materiales exhibe un cutis anamixodermoide y el 76% posee deposiciones de sustancia melanoide en su contexto. En el subgrupo [b₁], que abarca los BAFC 376 hasta 2391 se caracterizan por poseer el píleo castaño-rojizo. Aquí, se hallan con 100% de SM, los basidiomas cuyos aislamientos (2410 y 2411), resultaron somáticamente compatibles. También se reúnen aquí, los carpóforos de los BAFC 2440, 2435, 2442 y 2438, con 76% de SM, mientras que el basidioma 2430, coleccionado del mismo tronco que los anteriores, aparece en el grupo [C], que se explica más adelante. Además, se encuentran, ahora con 98% de SM, los carpóforos 2505 y 2454, junto al otro basidioma coleccionado del mismo sustrato (2458). En [b₂] se agrupan ejemplares con píleo grisáceo y cutis anamixodermoide.

El tercer grupo [C] (382-2449), está conformado por 21 especímenes que comparten 67% de SM. El 100% de sus integrantes posee un cutis tricolormoide y el píleo con tonalidades castaño-rojizas.

Figura 23: Estudio de compatibilidad vegetativa entre aislamientos obtenidos de basidiomas coleccionados del mismo sustrato hospedante. Confrontaciones de cultivos incompatibles que exhiben la zona de interacción antagonista: a) BAFC 2430 x 2438; b) BAFC 2435 x 2438; c) BAFC 2442 x 2440; d) BAFC 2450 x 2449. Cultivos compatibles: e) BAFC 2411 x 2410; f) BAFC 2454 x 2505.



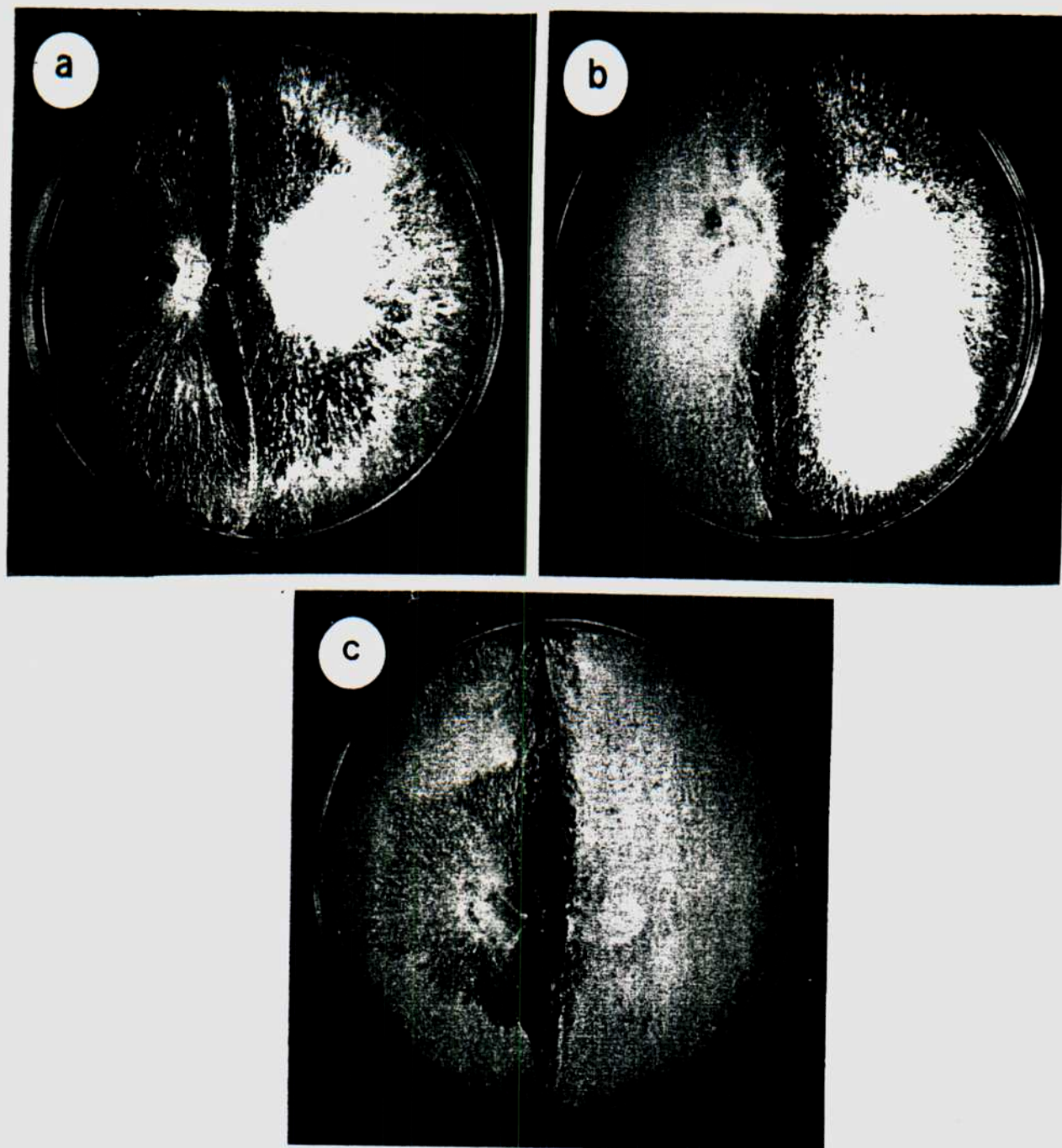


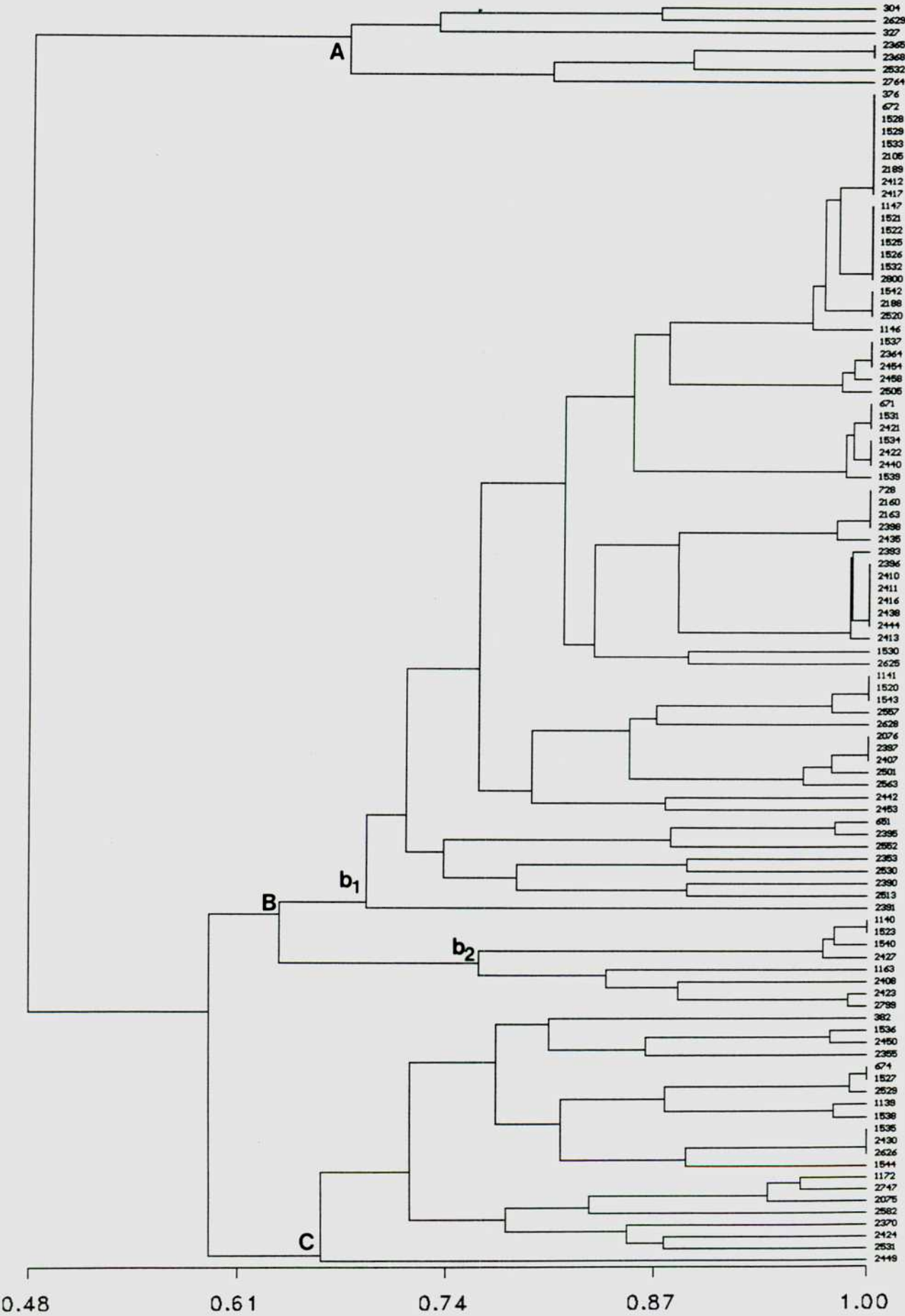
Figura 24: Estudio de compatibilidad vegetativa entre aislamientos obtenidos de basidiomas geográficamente aislados. Confrontaciones de cultivos incompatibles exhibiendo la zona de interacción antagonista: a) BAFC 1528 x 2355; b) BAFC 2557 x 2355; c) BAFC 2353 x 2355.

Dadas las grandes dimensiones de la MBD construida con datos de ambas fuentes (103 x 89), fue imposible introducirla en el programa estadístico MVSP y, debido a que el otro programa utilizado (NTSYS) carece del índice de Gower, no se pudieron analizar los datos integrados.

Se procedió a la comparación visual de los dendrogramas de las figuras 22 y 25; no se encontraron grandes agrupamientos coincidentes, lo que se confirmó al obtener el índice de correlación entre las respectivas matrices cofenéticas ($r_{cc} = 0.15$). Se observa que en el subgrupo [A] de la figura 22, todos los aislamientos, salvo dos (1163 y 2530), poseen el cutis tricondermoide. Los restantes ejemplares con tricondermis, aparecen distribuidos en el fenograma. Sólo concuerdan los pares 1172-2365 (51% de SI) y 674-2764 (57% de SI). Es importante señalar que, a veces, resulta difícil distinguir la naturaleza del cutis, dado que es posible encontrar en diferentes zonas del píleo de un mismo basidioma, estructuras diferentes, por lo que dicho carácter debe tratarse con cautela.

Si se toma como límite inferior al valor de SI entre 2410-2411 (45%), resulta que en el subgrupo [A] de la figura 22, se delimitan grupos reducidos que concuerdan perfectamente con respecto a la presencia o ausencia de laca contextual. No se halló tan exacta relación en ningún otro agrupamiento. En cambio, si se toman los grupos con SI mayor o igual a 65%, se nota que, morfológicamente, hay concordancia en los caracteres principales, y en ciertos casos, en la localidad de origen de los aislamientos. Llama la atención la existencia de pares de aislamientos discordantes para dichos rasgos; por ej., los BAFC 2449 y 2453, provienen de la misma localidad (Cochuna, Tucumán), pero no coinciden en la laca ni en el cutis; idéntica situación se halló para la dupla 2370-2421. Luego, se nota la formación de ciertos pares de aislamientos que exhiben una considerable similitud isoenzimática, y sus respectivos basidiomas muestran una alta semejanza morfológica, aunque aparecen inmersos en otro entorno; por ej.: 1529-1530, comparten directamente 80% de SI, e indirectamente 80% de SM; 1534-1539-1537, comparten directamente 69% de SI, y 86% de SM, dentro de otro entorno.

Figura 25: Subgénero *Elfvigia* (= complejo *G. applanatum*). Fenograma obtenido a partir de los datos morfológicos (para referencias ver tabla 2, M. & M.).



Estudio de la morfología de los holotipos:

Compartiendo 40% de SM con los holotipos del complejo *G. lucidum* (subgénero *Ganoderma*) (figura 19), se halla el subgrupo (e) que reúne a los representantes del complejo *G. applanatum* (subgénero *Elfvigia*). Con 60% de SM, se vinculan aquellos cuyos cutis es una tricodermis (figura 26 c); el único ejemplar con plecodermis se asocia con *G. testaceum*, que posee anamixodermis. Finalmente, se incorporan *G. lobatum* y *G. lobatoideum*, ambos con anamixodermis (figura 26 a y b). El holotipo de esta última especie guarda, en las condiciones del estudio, poca similitud tanto con los materiales del mismo complejo, como con los representantes con píleo lacado brillante (44% y 40%, respectivamente).

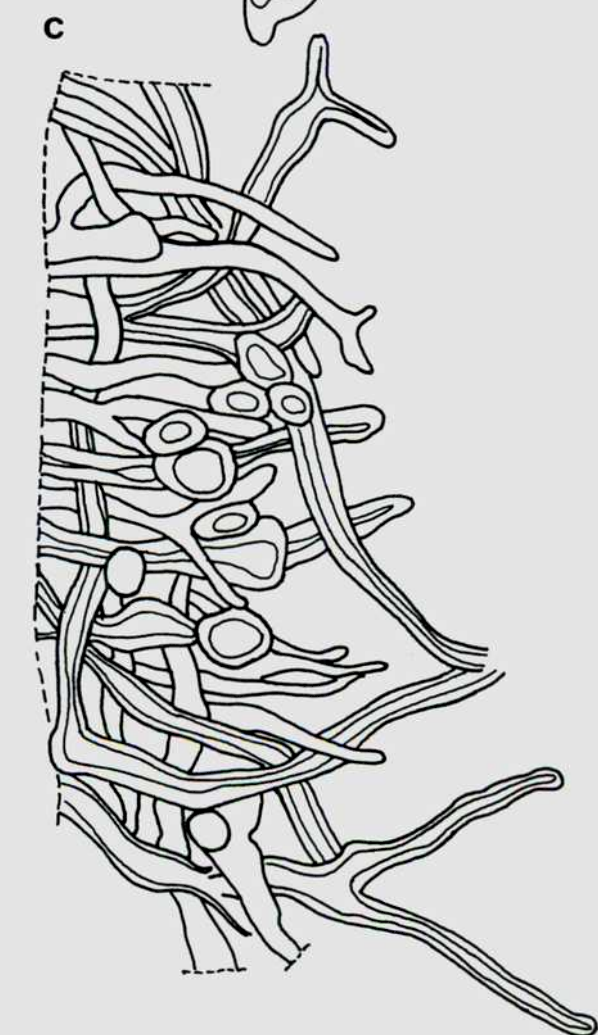
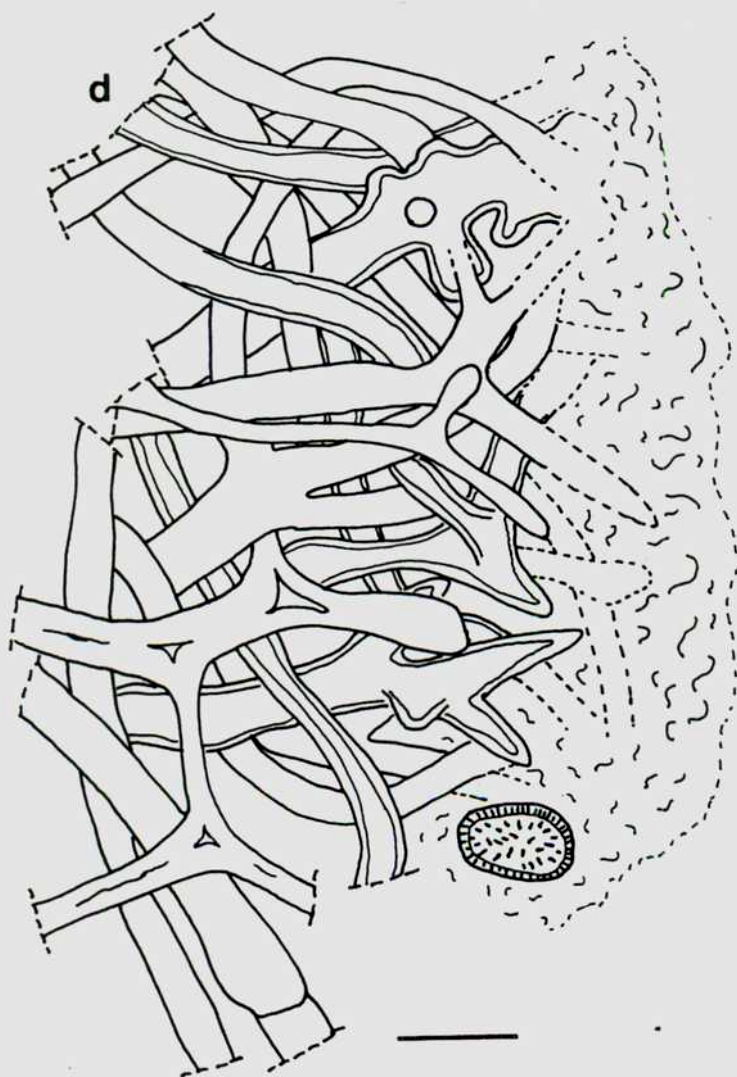
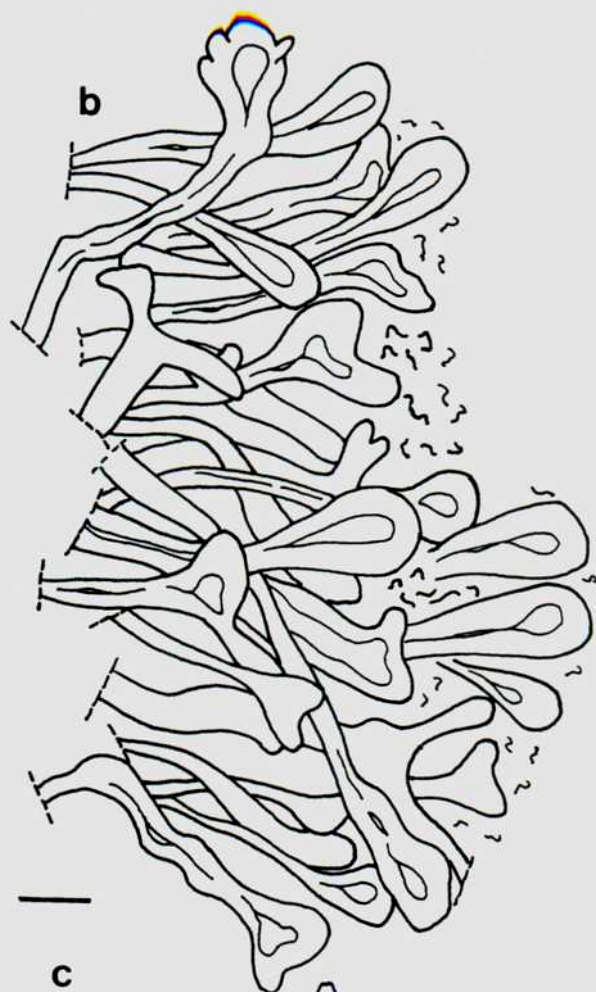
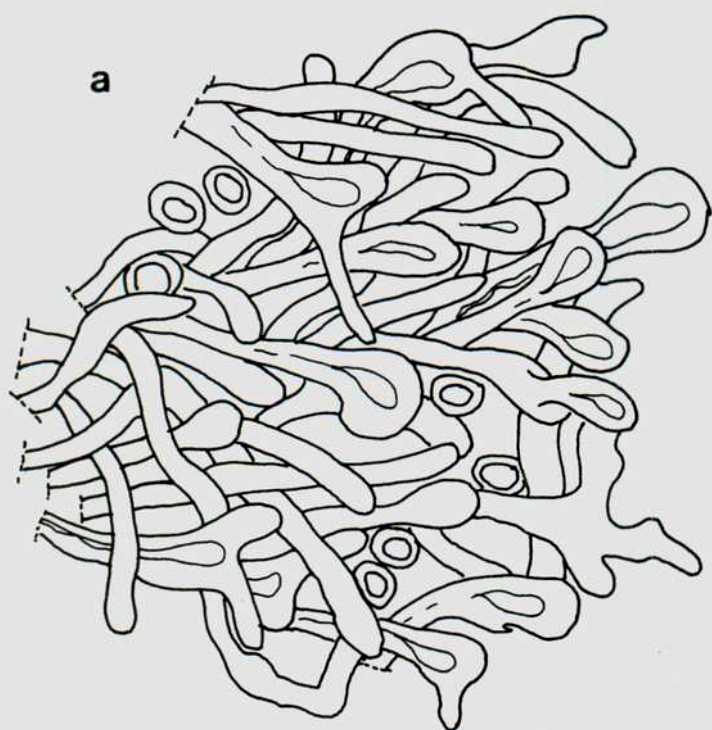
Análisis morfológico completo:

A la MBD morfológica se le incorporaron los holotipos del complejo *G. applanatum* y materiales de herbario (tabla 2, M. & M.), totalizando 131 UTOs. Dado el gran tamaño de la MBD, ésta fue dividida en dos, una conteniendo los basidiomas que exhiben el cutis en tricodermis, cuyo $r_{sc} = 0.80$ (42 x 10), y otra con aquellos cuyos cutis son una anamixodermis ($r_{sc} = 0.79$; 89 x 10). Dichas matrices fueron sometidas a los mismos tratamientos que en los casos anteriores, obteniéndose los dendrogramas de las figuras 27 y 28. Los 131 ejemplares exhiben, en conjunto 48% de SM (no se muestra el dendrograma).

En el dendrograma de la figura 27, derivado de la matriz que reúne a los especímenes con tricodermis, se obtuvieron dos “clusters” principales. El primero de éstos (304-2764), con 61% de SM, consta de 10 especímenes con píleo grisáceo. Allí, el holotipo de *G. polyzonium* se asocia en 88% de SM, con el lectotipo de *G. applanatum*, con el cual concuerda en las dimensiones esporales [(6) 7-9 x 4-5 μm vs. 7-9 x 5-6 μm], aunque no en el IE (1.6 vs. 1.4).

El segundo subgrupo importante (382-34219), con 31 integrantes y 69% de SM, reúne a todos los ejemplares con tricodermis y píleo castaño rojizo. Los basidiomas desde 1172 hasta el holotipo de *G. oerstedii*, exhiben 80% de SM y poseen el contexto





permeado por deposiciones de sustancia melanoide. Los carpóforos BAFC 1172, 2582, y 34540, coinciden además, con la descripción de *G. tornatum*. Sin embargo, se unen al holotipo de *G. oerstedii*, del cual se ignora el grosor de la capa contextual, y si ésta posee deposiciones de laca.

Por su parte, el holotipo de *G. brownii* comparte un 84% de semejanza con otros materiales, que al igual que el holotipo carecen de laca contextual. Como en la figura 25, el 2449, se vincula con 61.5% de semejanza.

El árbol de la figura 28, reúne a todos los ejemplares con anamixodermis. El menor valor de semejanza morfológica obtenido es alto (57%), indicando poca variación entre los ejemplares analizados como consecuencia de la reducción en el número de caracteres considerados. El grupo [A], exhibe en conjunto 82% de SM, y consta de tres subgrupos, cada uno de ellos con altos valores de SM. Así, por ej., el subgrupo (a_1) está integrado por los basidiomas 376-1146, los cuales poseen 95.5% de semejanza en los caracteres considerados; los BAFC 1141-2557, también exhiben mucha similitud (97%), pero a diferencia de los anteriores carecen de laca contextual; finalmente en (a_3) se agrupan los basidiomas 2454, 2505 y el holotipo de *G. lobatum*, entre otros.

En el grupo [B], el subgrupo (b_1) reúne materiales discordantes; el (b_2) al igual que el subgrupo (a_2) carece de laca contextual, y el (b_3) por el contrario, concuerda en todo con el holotipo de *G. testaceum*. En conjunto tienen 79% de semejanza.

Por su parte, el grupo [C], comparte 77% de SM, pero no se vincula con materiales de referencia, y a diferencia de los ya nombrados, se caracterizan por poseer un pileo blando o fácilmente quebradizo cuando se hace presión con la uña. Similarmente el grupo [D], con 75.6% de SM, tampoco puede vincularse con un holotipo. Sin embargo, el grupo [E] aparece asociado con el holotipo de *G. lobatoideum* en 79%; bastante más alejado, se incorpora un basidioma brasileño, que carece de laca pero cuyas esporas concuerdan perfectamente en tamaño con las del holotipo.

En un “cluster” aparte se agrupan los ejemplares con pileo de consistencia dura y castaño-grisáceo (1140-2799), los cuales exhiben 71% de similitud morfológica

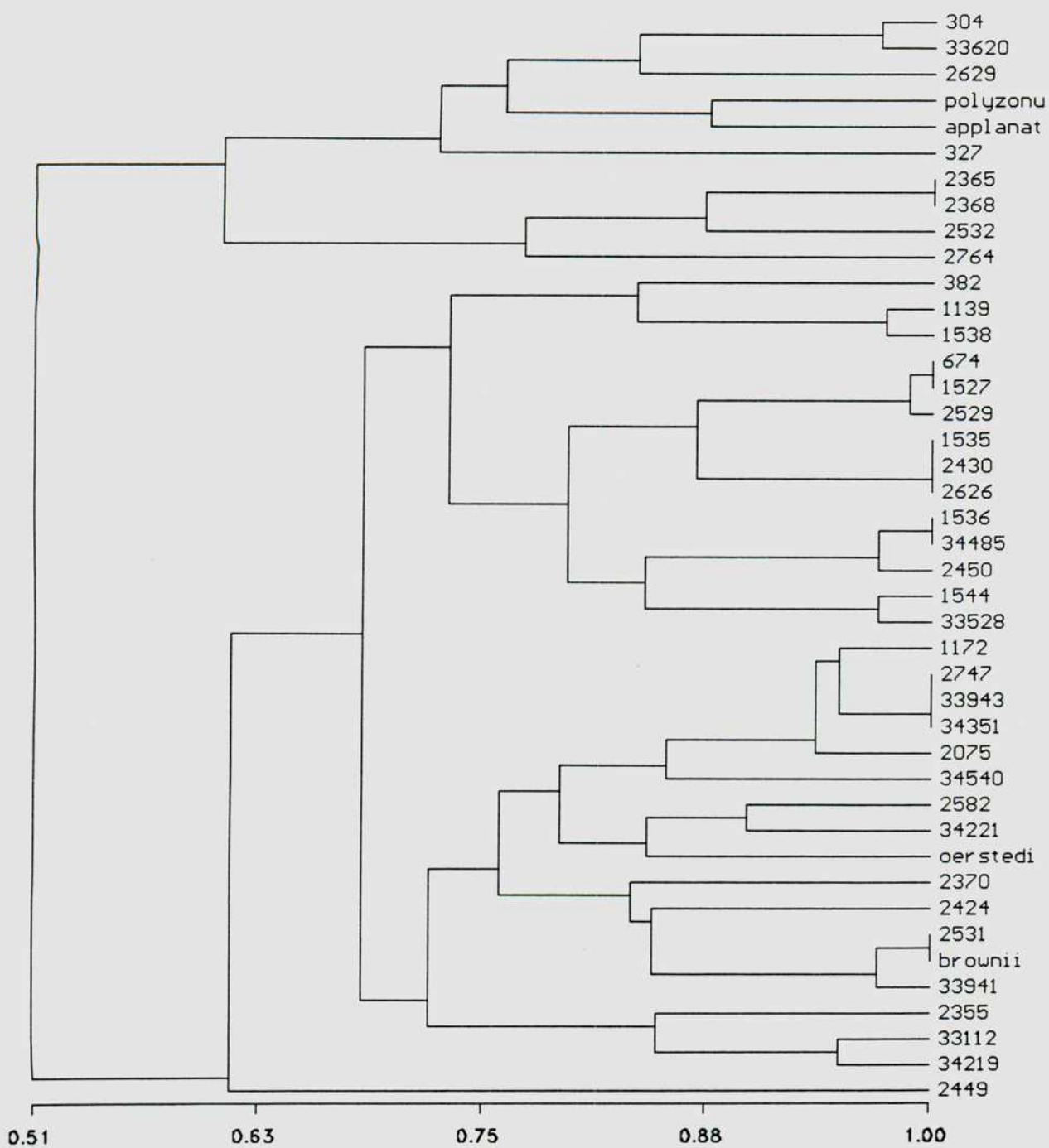
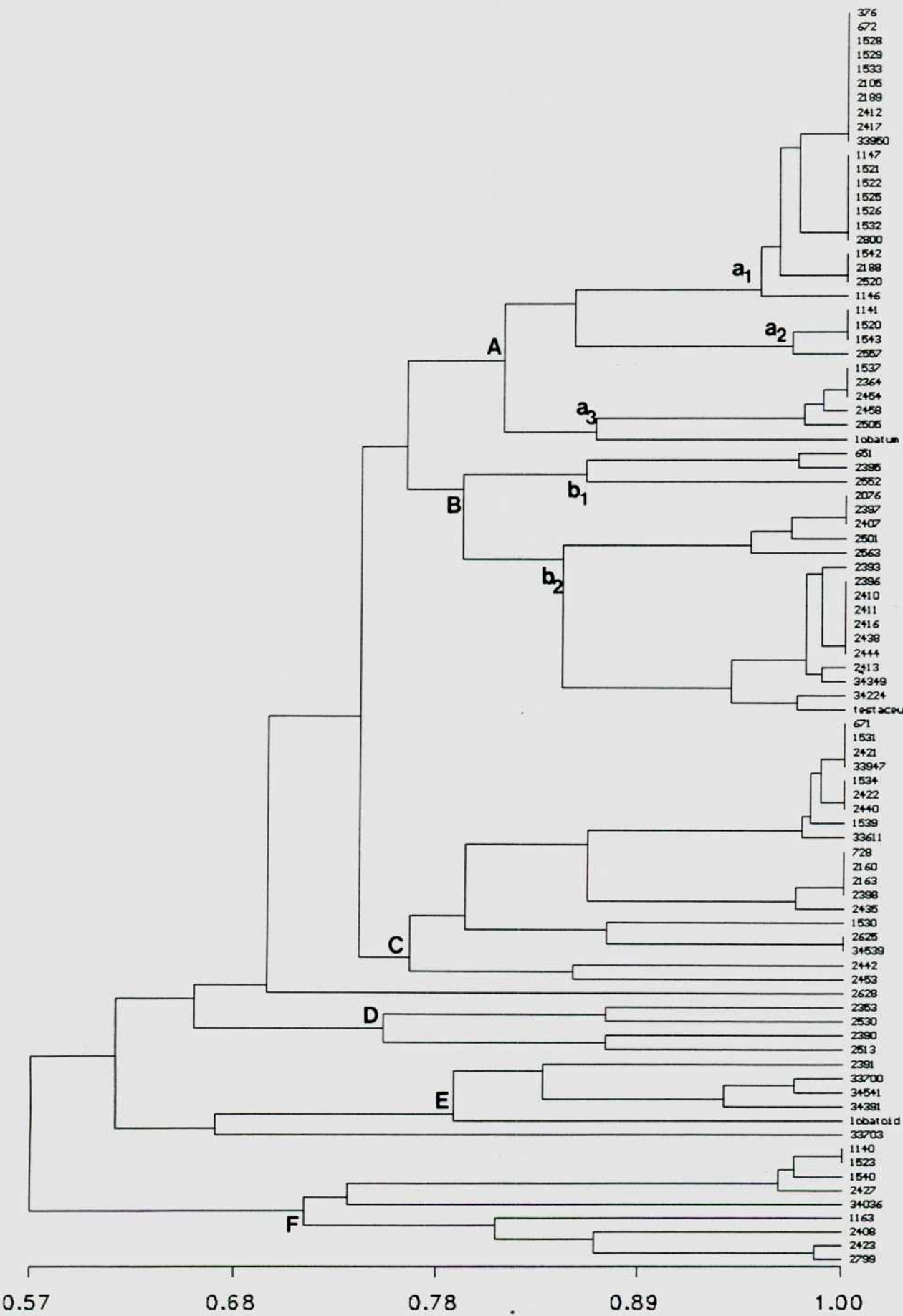


Figura 27: Subgénero *Elfvigia* (= complejo *G. applanatum*). Fenograma obtenido a partir de los datos morfológicos abarcando todos los ejemplares con tricodermis (para referencias ver tablas 2 y 5, M. & M.).

Figura 28: Subgénero *Elfvigia* (= complejo *G. applanatum*). Fenograma obtenido a partir de los datos morfológicos abarcando todos los ejemplares con anamixodermis (para referencias ver tablas 2 y 5, M. & M.).



En la tabla siguiente figuran las determinaciones de los materiales estudiados.

Tabla 9: determinación de los materiales del complejo *G. applanatum*.

Determinación	Materiales (para referencia ver tabla 2, M. & M.)
aff. <i>annulare</i>	382, 1139, 1538, 674, 1527, 2529.
aff. <i>brownii</i>	1536, 34485, 2450, 1544, 33528
<i>brownii</i>	2370, 2424, 2531, 33941, 2355
indeterminado	1141, 1520, 1543, 2557; 2076, 2397, 2407, 2501, 2563; 671, 1531, 2421, 33947, 1534, 2422, 2440, 1539, 33611, 728, 2160, 2163, 2398, 2435, 1530, 2625, 34539, 2442, 2453, 2628, 2353, 2530, 2390, 2513; 1140, 1523, 1540, 2427, 34036, 1163, 2408, 2423, 2799. 2449, 1535, 2430, 2626
aff. <i>lipsiense</i>	304, 2532, 33620.
aff. <i>lobatum</i>	376, 672, 1528, 1529, 1533, 2105, 2189, 2412, 2417, 33950, 1147, 1521, 1522, 1525, 1526, 1532, 2800, 1542, 2188, 2520, 1146, 1537, 2364, 2454, 2505, 2458,
<i>lobatoideum</i>	2391, 33700, 34541, 34391; 33703 (aff.)
aff. <i>oerstedii</i>	1172, 2747, 34351, 33943, 2075, 34540, 34221, 2582, 33112, 34219
aff. <i>polyzonum</i>	327, 2629, 2368, 2365, 2764.
<i>testaceum</i>	2393, 2396, 2410, 2411, 2416, 2438, 2444, 2413, 34349, 34224, 651, 2395
aff. <i>testaceum</i>	2076, 2397, 2407, 2501, 2563, 2552

Clave parcial para la determinación de las especies del complejo *G. applanatum* (subgénero *Elfvigia*):

- 1) Basidiomas con el píleo castaño-rojizo, cutis una anamixodermis o tricodermis 2
- 1') Basidiomas con el píleo grisáceo, cutis una anamixodermis, tricodermis o incierto 6

- 2) Cutis una anamixodermis (figura 26 a y b) 3
- 2') Cutis una tricodermis (figura 26c) 5
- 3) Esporas 10-12 x 6-9 μm , al MEB con disposición uniforme de los pilares; contexto hasta 10 mm de espesor, generalmente con conspicuas incrustaciones de sustancia melanoide; superficie himenoforal a veces con tonalidades amarillentas *G. lobatum*.
- 3') Esporas al MEB con disposición longitudinal de los pilares exospóricos, algunos fusionados de forma tal que delimitan surcos 4
- 4) Contexto incrustado, superficie himenoforal con tonos crémeos; más de 6 poros/mm; píleo de consistencia intermedia; esporas 7-9 (11) x 4-5 (6) μm *G. lobatoideum*.
- 4'') Contexto y superficie himenoforal como en la precedente; 4-6 poros/ mm; píleo de consistencia dura; esporas 7-12 x 5-8 μm *G. testaceum*.
- 5) Píleo duro, mayor de 0.5 mm de grosor; contexto homogéneamente castaño, mayor de 5 mm de espesor, sin incrustaciones de laca; margen ancho; superficie himenial amarillenta; esporas 9-12 x 6-8 μm *G. brownii*.
- 5') Píleo de consistencia variable, hasta 0.9 mm de grosor; contexto hasta 5 mm de espesor, con incrustaciones de laca; margen truncado; superficie himenial crémea a ocrácea; esporas 7-10 (11) x 5-7 μm *G. tornatum*
- *G. oerstedii*.*
- 6) Cutis una tricodermis; esporas 7-9 x 5-6 μm ; píleo duro; margen agudo a subagudo; contexto castaño oscuro sin laca *G. lipsiense*.
- 6') Píleo duro; contexto escaso; tubos largos; margen truncado, externamente escalonado; cutis incierto?; esporas 10-13 (14) x 6-9 μm cfr. *G. annulare*. **

*: ver descripción del taxón.

** : queda por verificar la naturaleza del cutis del holotipo.

Taxonomía:

GANODERMA Karst., Rev. Mycol. 3 (9) :17, 1881, emend Patouillard, Bull. Soc. Mycol. France 5 :64-65, 1889.

Basidiocarpo anual o bianual, raramente perenne, pileado. Píleo estipitado (dorsal, central o excéntricamente) o sésil, en ese caso demediado. Superficies lacadas, que pueden tener o no, el brillo del barniz. Contexto corchoso, fibroso, coriáceo, o algo leñoso, más o menos tomentoso, fibrilloso, con o sin deposiciones de sustancia melanoide, crémeo hasta castaño oscuro. Himenóforo tubular, en una o varias capas, separadas o no por una capa de contexto intercalar, poros pequeños, mayoritariamente circulares, blancos, crémeos hasta excepcionalmente amarillentos. Sistema hifal trimítico, hifas generativas fibuladas, hialinas, ramificadas; hifas esqueléticas afibuladas, pared gruesa, melanizadas, escasamente ramificadas, ocasionalmente con terminaciones dendríticas; hifas ligadoras escasas, muy ramificadas y tortuosas, pared delgada.

Basidios cortos, claviformes a napiformes, tetraesterigmados, tetraesporados. Esporas ovadas a elipsoidales, con un ápice truncado, generalmente castañas, lisas, rugosas o semirugosas, cuando se las observa al MO.

Descripción de las especies sudamericanas estudiadas:

A) Subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*):

Ganoderma lucidum (Curt.: Fr.) Karst. var. *lucidum*, Rev. Mycol. 3 (9) :16-18. 1881.

Figuras 32 a) y 29 h).

= *Boletus lucidus* Curt., Fl. londin. 2. pl. 224. 1781.

= *Polyporus lucidus* (Curt.) Fr., Syst. mycol. 1 :533. 1821.

Basidiocarpo estipitado, central, excéntrica o lateralmente. Píleo hasta 20 mm diám.; superficie superior radial y concéntricamente plegada, generalmente irregular, a veces verrugosa, usualmente lacada, brillante, a veces semimate, de color castaño rojizo borravino a negruzco, quebradizo; margen generalmente grueso, romo; amarillento anaranjado a castaño rojizo. Contexto casi del mismo grosor que la capa de tubos, 15-20

mm en la mitad del radio, más grueso en la base, ocráceo en las porciones superiores y mucho más claro, hasta casi blanco cuando fresco en la zona próxima a los tubos, sin sustancia melanoide; tubos ca. 10 mm de largo, ocráceos. Superficie himenial crémea tornándose ocrácea, poros 4-6 por mm, circulares a irregulares. Pie castaño negruzco, hasta 100 µm de largo, pleurópode o mesópode, o pleurovertical.

Cutis formando una himeniodermis de tipo *vera*, con elementos hasta 63-85 x 10 µm, cilíndrico-claviformes de pared muy gruesa y luz escasa, impregnados de sustancia melanoide soluble en KOH, IK⁺⁺⁺. Esporas rugosas, equinuladas, obovoides, color de gamuza, las equinulas esparcidas, largas y gruesas, (8) 9-12 (13) x 6-9 µm. Al MEB, exhiben pilares gruesos y anastomosados, sobresaliendo de la superficie esporal (figura 29 h). Clamidosporas ausentes. Poros 120-195-390 µm diám., disepimentos 10-65-390 µm de grosor.

Neotipo (seleccionado): Fungi Fennici Exicati 239; Finlandia, Aboa (Turku), Runsala; s. hosp.; P. A. Karsten (F. F. E. 239 en H!), 1858, (v. i.).

Material estudiado: ver tabla 8 (Resultados).

Obs.: Steyaert (1961), como consecuencia de la inexistencia del ejemplar tipo de la especie, designó la ilustración nº 224 de **Flora Londinensis**, como iconotipo, en concordancia con el artículo 10 del **Código Internacional de Nomenclatura Botánica**. Según Steyaert, von Leysser sólo tomó el nombre y lo citó publicándolo en **Flora Halensis** 2da. Ed. (1783, nº1245, :300), ya que no hace mención alguna al género en la primera edición (1761). Karsten ha dejado un material preservado en H, que hemos podido estudiar, y que posee esporas de tipo rugoso. Dice Steyaert (1972) que si este material se seleccionase como neotipo podría llegarse al *modus vivendi* satisfactorio para distinguir esta especie de las demás del complejo. Consideramos oportuna la medida y la adoptamos.

Según Steyaert (op. cit.), las medias esporales serían 8.5-10.8-13 x 5.5-8.5 µm.

Ganoderma lucidum var. *capense* Lloyd, Mycol. Writ. V, Lett. 63 :10. 1916. *comb. nov.*

Figuras 14 c), 29 g) y 32 c).

Basónimo: *Polyporus capensis* Lloyd, Mycol. Writ. V, Lett. 63 :10. 1916.

Ganoderma capense (Lloyd) Teng, Chung-kuo Ti chen-chun :760. 1963 (Fungi of China); Mycotaxon, Ithaca, NY, :327. 1996.

Basidiocarpo leñoso-corchoso, 7-12 x 11-19 x 1-1.5 cm, lateralmente con un corto estipite a subsésil, reniforme a flabeliforme, a veces adherido casi directamente al sustrato, superficie lacada brillante, radialmente rugosa, rojizo purpúreo oscuro, amarillenta en el margen, quebradiza, blanda; margen algo redondeado y romo. Contexto blanquecino a castaño pálido por arriba, y castaño próximo a los tubos, 9 mm de grosor, sin sustancia melanoide. Tubos acanelados, concoloros con el contexto, 2-9 mm de largo, dispuestos en una sola capa; superficie himenial blanca al principio, luego castaña y también al herirse; poros 5-6 por mm. Estipite, cuando presente, lateral, hasta 3 cm de largo y 4 cm de grosor, concoloro y lacado como el píleo.

Cutis en una himenodermis con elementos claviformes, tipo *vera*, de pared gruesa, algunos diverticulados en la base, IK ++ (gris oscuro), 40-45 µm de largo y 10 µm de ancho en el ápice. Esporas rugosas, 9-11 x 6-7 µm, castañas, al MEB exhiben pilares gruesos, anastomosados y sobresaliendo de la superficie esporal (figura 29 g). En preparados de tubos, se observan numerosos cristales que no se disuelven en KOH.

Holotipo: Africa del Sur, Durban; leg. P. van der Bijl (BPI!, Herb. Lloyd nº 14440); sobre latifoliadas; 1916.

Obs.: de acuerdo con Stevenson & Cash (1936), los materiales estudiados y determinados por Lloyd como *Polyporus capensis*, provienen principalmente de Africa (sur y este) y de Brasil. Lloyd (1916) considera que esta especie coincide en todo con *G. lucidum*, salvo en su adhesión al sustrato, siendo subsésil. Más tarde, Teng propuso la combinación bajo *Ganoderma*, aunque sin estudiar el holotipo, y amplió la distribución de la especie a China. Zhao (1989) estudió el holotipo y dio como medidas esporales 8.3-12 x 5.3-6.7 µm. Siguiendo el pensamiento de Lloyd, consideramos a *capense* como una variedad de *G. lucidum* y no como una especie autónoma.

Ganoderma lucidum var. *dorsale* Lloyd, Mycol. Writ. V, L. 69, Note nº 799 :14. 1919. *comb. nov.*

Figuras 29 f) y 32 b)

Basiónimo: *Polyporus dorsalis* Lloyd, Mycol. Writ. V, Note nº 47 :657-658, fig. 939. 1917.

= *Ganoderma dorsale* (Lloyd) Torr., Broteria, ser. Bot. 18 :32. 1920.

Basidiocarpo estipitado con inserción dorsal del pie, liviano. El pie posee ramificaciones, y parece estar adherido a madera enterrada, o proviene de un rizoma. Píleo borravino, brillante, casi negro, con superficie quebradiza, blanda; margen agudo y romo, bien delimitado de la superficie himenial. Contexto castaño claro, sin líneas de sustancia melanoide, 1.5-2 mm de grosor; el del pie igual, con una zona central más oscura rodeada por anillos de sustancia melanoide. Tubos 3-7 mm en el margen, homogéneos, castaño claros, poros 5 por mm, con la superficie ocráceo-amarillenta.

Cutis formado por elementos claviformes tipo *vera* con algunos divertículos en la base, ca. 60 µm de largo, IK⁺ ó ⁻. Esporas globosas, subglobosas a casi esféricas, ocráceas, muy rugosas, 8-11 x 8-9 µm, observadas al MEB evidencian pocos pilares, muy gruesos, la mayoría anastomosados, proyectándose considerablemente sobre la superficie esporal (figura 29 f).

Holotipo: Brasil, Rio Grande, leg. J. Rick (BPI! 0303197); sobre madera enterrada; s. dat.

Obs.: Según Lloyd (1917 y 1919), ésta sería una variante tropical de *P. lucidus* con esporas mucho más rugosas y estipite dorsalmente adherido y, a veces, ramificado. Stevenson & Cash (1936) sostienen que la adhesión dorsal del estipite, carácter en el cual se basa la especie, no es constante ya que los especímenes estudiados por Lloyd son heterogéneos para ese carácter, y que no debería reconocerse la especie. Además, citan como zonas de distribución de la especie a: Brasil, Nicaragua, Honduras, Florida (EE.UU.), Java, Singapur, Filipinas y el este africano. Según Steyaert (1967 a) sería igual a *P. perturbatus* Lloyd; y Ryvar den (1990) sinonimiza a *dorsale* con *G. lucidum* s. lato. En este estudio se adopta la postura de Lloyd, y no la propuesta de Ryvar den (op. cit.) debido a la grosera diferencia en la forma de las esporas.

Ganoderma multiplicatum (Mont.) Pat., Bull. Soc. Mycol. Fr. 5 :74. 1889.

Figuras 14 f), 29 a) y 32 f).

= *Polyporus multiplicatus* Mont., Crypt. Guyan., :357. 1854.

Basidiocarpo sésil, demediado, anchamente convexo, 14 x 10 x 2.5 cm; pileo con surcos concéntricos muy apretados, quebradizo, glabro, lacado, brillante, vinoso muy oscuro, casi negro; himenóforo ocráceo; contexto color de avellana, cerca de los tubos más oscuro, con incrustaciones de laca y de pequeños filamentos blanquecinos visibles a ojo desnudo, 3-7 mm de grosor; tubos acanelados, 13-16 mm de largo, bocas obtusas; margen redondeado pero escalonado. Poros 5-6 por mm.

Cutis en una himenodermis constituida por elementos melanizados, castaños, semejantes a bastos o acantofisas alargadas (figura 14 f), 50-55 x 10-15 μm , IK⁺ (suave). Esporas subglobosas, al MO semirugosas, 7-9 x 5-6 μm , castañas, la morfología de las esporas tratadas con ácido crómico y observadas al MEB, consiste en pilares muy cortos, relativamente gruesos, y libres (figura 29 a). Clamidosporas ausentes. Poros 20-25 μm diám.

Holotipo: Guayana Francesa, leg. R. Leprieur, 867 (PC!). Sobre troncos; s. dat.

Material estudiado: ver tabla 8 (resultados).

Obs.: según Steyaert (1980), esta especie cambiaría su morfología como resultado de las condiciones ambientales. Sostiene que su distribución es afroamericana, desde Honduras y Amazonas, hasta las Islas Seychelles, y presupone su existencia en Indonesia e India, lo cual cerraría el círculo periglobal de distribución. En dicho trabajo da las siguientes dimensiones esporales, 7-12 x 5-7.5 μm .

Ganoderma platense Speg., Obs. Adic. Micol. Arg., Bol. Acad. Nac. Cien. Córdoba 28 :363. 1926. Figuras 30 b).

Basidiocarpo grande, liviano, demediado, semiorbicular, 15-25 cm diám. x 10-14 cm de ancho x 15-40 mm de espesor, siempre sésil, solitarios o en pequeños grupos, por arriba convexo a plano, plurisurcado concéntricamente, opaco a interrumpidamente brillante, superficie isabelina a castaña rojiza oscura a purpúrea oscura, con pequeñas líneas oblicuas, a menudo rómbico-clatradas, quebradiza; margen redondeado sinuoso, cuadrangular, ca. 1 cm., estéril Contexto subfomentario, algodonoso, flequeado, pero algo compacto, isabelino con zonas oscuras concéntricas, sin deposición de sustancia melanoide, 10 mm de grosor; superficie himenial al principio blanca, luego isabelina, finalmente sublaterítica, liso o algo irregularmente ondulado; tubos substratificados, 4-5

mm de largo; poros diminutos, circulares, disepimentos tenues, cuando jóvenes obturados por una pubescencia algodonosa blanca, con la edad desnudos y abiertos.

Cutis formado por una himeniodermis de elementos claviformes con protuberancias esferoide-pedunculadas (figura 14 e), IK⁺ (grisácea), 50-60 x 8-10 µm. Esporas obovadas, lisas, isabelinas pálidas, 9-13 x (5) 6-7 (8) µm, al MEB consisten en numerosísimos pilares, muy cortos, delgados, sin anastomosis evidente (figura 30 b). Clamidosporas a veces presentes. Poros 300 µm diám.

Holotipo: Argentina, Buenos Aires, Conchitas, Reserva Herrera; leg. C. Spegazzini; 6.IV.1924; (LPS! n° 24873); sobre raigones vivos de varias clases de árboles, en los bosques ribereños de la provincia de Buenos Aires.

Material estudiado: ver tabla 8 (Resultados).

Obs.: Spegazzini, en su descripción original dice: “Especie jamás observada antes, que apareció de improviso en 1923, y desde entonces parece no rara, aunque esporádica no abundante...” Rajchenberg & Wright (1987), la consideran como un sinónimo de *G. resinaceum*.

Ganoderma praelongum Murrill, North American Flora 9, (2) :121. 1908.

Figuras 30 i-j) y 32 d-e).

= *Ganoderma pulverulentum* Murrill, North American Flora 9, (2) :121. 1908.

Basidiocarpo corchoso, orbicular, demediado a flabeliforme, plano por arriba, notoriamente umbonado a estipitado; 4-20 x 5-30 x 1.5-3 cm; superficie del píleo glabra, quebradiza, surcada, lacada, lustrosa, azonada, leonado a castaña borravino; margen crémeo a ocráceo, a veces pulverulento, agudo a subagudo, raramente romo, delgado, estéril, liso, a veces proliferante, a veces lobulado a ondulado; contexto blando, homogéneo o zonado, isabelino, 5-10 mm de grosor, sin laca contextual; tubos 3-10 mm de largo, color de avellana; bocas angulares, 3-4 por mm, bordes delgados, desparejos, blancos a color de avellana, tornándose oscuros al rozarlos. Estipite corto lateral, ascendente o excéntrico, cilíndrico a subcilíndrico, ensanchado hacia arriba, 2-15 x 1-3 cm, glabro, lacado, borravino a casi negro; contexto blanduzco, castaño claro.

Cutis en una himeniodermis *vera*, con elementos predominantemente cilíndrico-claviformes con pared moderadamente gruesa, pero notoriamente ensanchada

apicalmente, algunos pueden tener divertículos de pared gruesa multiestratificada, IK''' (azulado negruzco) hasta IK' (gris suave), hasta 60 µm de altura. Esporas ovoides, castaño oscuras, semirugosas, 9-11 x 6-8.5 µm, con pilares pequeños y numerosos; observadas al MEB exhiben pilares relativamente gruesos, largos, en parte anastomosados, formando en ciertas zonas de la superficie esporal, un tramado semejante a una red.

Holotipo: Cuba, Alto Cedro, sobre madera muerta debajo de un tocón; leg. F. S. Earle & W. A. Murrill 536; 19.III.1905 (NY!).

Material estudiado: holotipo de *Ganoderma pulverulentum*, Indias Occidentales, Grenada; leg. W. E. Broadway; 4 IX. 1905; sobre "machineel", *Hippomane mancinella* (Euphorbiaceae) (NY!); ver tabla 8 (Resultados).

Obs.: Steyaert (1972 y 1980), coloca *G. praelongum* como sinónimo de *G. resinaceum*; Bazzalo & Wright (1982) incorporan *G. pulverulentum* como sinónimo.

Nuestras medidas esporales son mayores que las registradas por Murrill (8 x 5 µm); tampoco coinciden con las dadas por Steyaert (1980): 11-12.5 x 6.9-8.5 µm. Murrill describió ambas especies en el mismo trabajo y hemos optado por considerar la primera como válida.

Ganoderma sessile Murrill, Bull. Torr. Bot. Club 29 :604. 1902.

Figuras 14 a) y 30 g).

Basidiocarpo variable con un pileo arrugado, corchoso a leñoso, demediado, sésil [a estipitado (Murrill, 1908)], a veces imbricado, conchado a flabeliforme, más grueso por detrás, delgado en el margen, 5-15 x 7-25 x 1-3 cm; superficie glabra, lacada, mate a semimate, radiado-rugosa, concéntricamente surcada, amarilla a castaño rojiza, finalmente castaño oscura, generalmente marcada hacia el margen con zonas bayas y ocráceas alternadas; margen generalmente muy delgado y agudo, con frecuencia recurvado hacia abajo, raramente truncado, blando, finalmente concoloro; contexto delgado 2-5 mm, corchoso blando o leñoso, radialmente fibroso, concéntricamente zonado, ocráceo; tubos 8-10 mm de largo, concoloros con el contexto. Poros 4-5 por mm, castaños por dentro, bocas circulares o angulares, blancas o castaño grisáceas, disepimientos enteros.

Cutis formado por una empalizada tipo *vera* de elementos casi cilíndricos, lisos (figura 14 a), 60-75 x 7-10 μm , IK + (grisácea). Esporas ovoides, apicalmente obtusas, atenuadas y truncadas en la base (como piñones), lisas, pálidas, 9-13 (16) x 6-8 μm , al MEB exhiben pilares muy cortos, que apenas sobresalen de la superficie esporal (figura 30 g). Clamidoporas a veces presentes.

Lectotipo seleccionado: EE. UU., Nueva York, Bedford Park; sobre tocón de roble; leg.?, fecha ? (cfr. Murrill, 1908) (NY!).

Material estudiado: ver tabla 8 (Resultados).

Obs.: En la descripción original de la especie Murrill (op. cit.) no indicó la localidad del holotipo, sino una lista de especímenes que le fueron enviados para su estudio, ninguno de los cuales, según Steyaert (1972), llevan indicación que pudiera conformar el holotipo. Murrill publicó su elección recién en 1908, indicando como localidad del tipo a Nueva York, pero sin dar la fecha de recolección, ni datos del colector. Haddow (1931) estudió los materiales originales, y dio cuenta de los cambios hechos por Murrill, al incluir las formas estipitadas (1908 y 1914). En 1985, Ryvarden seleccionó como lectotipo el material precitado.

Desde que Steyaert (1972) sinonimizó a *G. sessile* Murr. con *G. resinaceum* Boud. apud Pat., dicha postura fue seguida por otros autores. Luego, en 1980, sostuvo que el nombre *sessile* representaría falsamente la descripción, por la posible presencia de un estípite.

Steyaert estudió el lectotipo en 1969, según consta en la etiqueta, publicándolo recién en 1980. Al respecto, nuestras medidas no coinciden con las dadas por el último autor, 9.5-11.5 x 6-7 μm . El material precedente coincide con la diagnosis de Murrill y se diferencia del holotipo de *G. resinaceum* por la ornamentación de sus esporas observadas al MO. Sin embargo, las esporas de *G. sessile*, observadas al MEB, resultan semejantes a las de *G. resinaceum*, en cuanto a la abundancia de pilares, y grosor de los mismos. Mientras que difieren, aparentemente, en la altura de los pilares. Dicha diferencia no ha sido aún cuantificada. Siguiendo la postura de Murrill, se consideran como especies autónomas.

Ganoderma sessiliforme Murrill, Bull. N. Y. Bot. Garden 8 :149. 1912. Tropical Polypores, :101. 1915. Figuras 29 b) y 32 g).

Basidiocarpo corchoso a leñoso, 3-5 x 6-9 x 1.5-2 cm; demediado, sésil o muy ligeramente estipitado, algo conchado a flabeliforme, más grueso por detrás, delgado en el margen; superficie del pileo de color borravino oscuro, quebradiza, muy delgada, rugosa, ligeramente concéntricamente surcada, lacada, en parte cubierta por una esporada castaña; contexto de color crémeo a isabelino, 3-6 mm de grosor, con incrustaciones de sustancia melanoide, no estratificado, corchoso, radiado, fibroso; tubos color de avellana, ca. 5 mm de grosor; superficie himenial amarillento ocrácea, poros 5 por mm.

Cutis con hifas claviformes más anchas en el ápice, de pared engrosada, formando una densa himeniodermis de tipo *vera*, 35-50 x 7-10 μm , IK +++ (negro azulado). Esporas semirugosas, globosas, oblongas a ovoides, 9-10 (11) x 6-8 μm , observadas al MEB exhiben abundantes pilares gruesos, relativamente cortos y con zonas fusionadas (figura 29 b). Clamidosporas ausentes.

Holotipo: México, Cuernavaca; leg. E. & A. Murrill. Sobre madera descompuesta; XII-1909 (NY!).

Material estudiado: ver tabla 8 (Resultados).

Obs.: nuestras medidas coinciden con las dadas por Haddow (1931). Ryvarden (1985) en su estudio sobre los tipos de Murrill, lo ubica simplemente como *G. lucidum* s. lato.

Ganoderma subamboinense Henn. var. *laevisporum* Bazzalo & Wright, Mycotaxon 26 :302. 1982. Figura 31 a)

Basidiocarpo demediado o más frecuentemente estipitado, flabeliforme, con pileo aislado, a veces concrecentes, 3.5-13 x 2.5-10.5 x 0.2-1.5 cm. Superficie del pileo lacada brillante, radialmente rugosa, concéntricamente sulcada, ondulada, borravino a bordó oscuro aclarándose hacia el margen, fácilmente quebradizo, delgado; margen estéril, derecho, blanco amarillento, delgado y agudo. Estípite coplanar, tortuoso, rojizo oscuro a casi negro, brillante. Contexto delgado, hasta 1 cm de grosor, crémeo casi blanco, con dos o más capas de sustancia melanoide, hifas esqueletales subyacentes al cutis

generalmente amiloides; tubos 1-4 mm long., concoloros. Superficie himenial concolora con el margen, poros circulares, 4-7 por mm.

Cutis formado por hifas claviformes dispuestas en una himeniodermis *vera* con algunos divertículos en la base, nunca en el ápice, IK +++ (gris oscuro a azulado oscuro), 50-60 x 5-10 µm. Basidiosporas anchamente elipsoidales, lisas, castañas, 8-10 x 6-7 (8) µm, índice esporal = 1.4; al MEB exhiben escasos pilares exospóricos, cortos y sin anastomosis (figura 31 a). Clamidosporas dextrinoides en el contexto, lisas, 10-11 x 10-13 µm.

Holotipo: Argentina, Buenos Aires, Tigre; leg. Connon; 15.V.1980; en *Platanus* sp. vivo. (BAFC 25525!)

Ganoderma subincrustatum Murrill, North American Flora 9 (2) : 122. 1908.

Figuras 29 c) y 33 e-f)

Basidiocarpio corchoso, circular a flabelado, plano por arriba, estipitado, infundibiliforme, 4-8 x 6-8 x 1-2 cm; superficie del píleo glabra, lacada, lustrosa, rojo amarillenta a leonada a castaño oscura; margen crémeo, estéril, finamente tomentoso, obtuso a subagudo, ondulado a lobado; contexto blando a corchoso, ligeramente zonado, homogéneo, isabelino, algo más oscuro hacia los tubos, hasta 1 cm de grosor, con una capa continua de sustancia melanoide; tubos anuales, 3-5 mm de largo, color de avellana por dentro, bocas circulares a ligeramente angulares, rellenas de sustancia blanca, 4-6 por mm, bordes obtusos, enteros, pajizos, torciéndose más delgados y más pálidos; pie central a lateral, cilíndrico, subigual, 1-5 cm de largo, 1-2 cm de grosor, semejante al píleo en superficie y contexto, pero casi negro.

Cutis formado mayoritariamente por hifas claviformes tipo *vera*, algunas con divertículos laterales basales, IK' (grisácea), 33-45 x 8-10 µm. Esporas elipsoidales, castañas, 10-12 x 5-7 µm, semirugosas, al MEB se observan pilares abundantes, relativamente gruesos, no muy largos y con cierta anastomosis (figura 29 c). Clamidosporas a veces presentes.

Holotipo: Jamaica, Hope Gardens; leg. F. S. Earle 176; 26.X.1926. Sobre tocón. (NY!).

Material estudiado: ver tabla 8 (Resultados).

Obs.: Las esporas medidas por Haddow (1931) son levemente más anchas que las observadas por nosotros, (9.7-11.2 x 6.7-7.4 μm). Según Ryvarden (1985) sería *G. lucidum* s. lato; sin embargo la morfología de las esporas y del basidioma, no permiten mantener tal postura.

Ganoderma tuberculosum Murrill, North American Flora 9 (2) : 123. 1908.

Figuras 29 e) y 33 a)

= *G. oerstedii* (Fr.) Torr., Broteria 17 : 37. 1920. [Sensu Steyaert, 1980].

Basidiocarpio rígido, demediado a reniforme, aplanado, 7-15 x 12-30 x 2-4 cm; superficie del píleo glabra, lacada, semimate, delgada y quebradiza, con varios surcos playos, radialmente rugosa, toscamente tuberculosa, usualmente umbonados por detrás, leonada a castaña con la edad; margen cuadrangular de 1 cm de altura, crémeo a amarillento hacia abajo, castaño con la edad, homogéneo; contexto de 5-10 mm de grosor, castaño más oscuro cerca de los tubos, con incrustaciones de laca inconspicuas; tubos no estratificados, 1-2.5 cm de largo, color de avellana por dentro, ligeramente más oscuros con la edad; bocas circulares, 5-6 por mm, no rellenos cuando jóvenes, bordes obtusos, crémeo amarillentos, finalmente delgados y más oscuros.

Cutis formado por hifas claviformes de pared muy gruesa y estratificada, con luz escasa, con divertículos laterales tipo bastos, IK ⁺ muy leve, 45-60 x 6-11 μm . Esporas ovoides a elipsoidales, castañas, 10-12 x 6-9 μm , rugosas, el tratamiento con ácido crómico evidencia la existencia de gruesos pilares separados, que en ciertas zonas se anastomosan para formar una red (figura 29 e). Hifas esqueléticas castañas, 6 μm diám. Clamidosporas ausentes.

Holotipo: Honduras Británica (Belice); leg. M. E. Peck; 1906; sobre madera muerta (NY!).

Material estudiado: ver tabla 8 (Resultados).

Obs.: Esta especie ha sido considerada por varios autores como un sinónimo de *oerstedii*. Como se explica más adelante, este último nombre no debe ser utilizado para el complejo *lucidum*, por lo tanto *G. tuberculosum* sería el nombre válido para el taxón.

Nuestras medidas coinciden con las de Haddow (1931), 9.7-11.2 x 7.4-8.2 μm .

Ganoderma zonatum Murrill, Bull. Torr. Bot. Club 29 :606. 1902.

Figuras 14 g), 30 f y h) y 33 d).

Ganoderma sulcatum Murrill, Bull. Torr. Bot. Club 29 :607. 1902.

Basidiocarpio 5-8 x 7-11 x 1.5-2 cm, demediado, sésil, aplanado a convexo por arriba y cóncavo por debajo; superficie del píleo castaño clara a anaranjada, surcada, zonada, lacada, semimate a mate, quebradiza, muy delgada; margen redondeado, glabro a aterciopelado, tornándose obtuso y concoloro, u ocráceo blanquecino; contexto castaño oscuro, muy blando, flequeado, radiado fibroso, concéntricamente zonado, hasta 10 mm de grosor, uniestratificado, sin sustancia melanoide; tubos castaño oscuro, 6 mm de largo, uniestratificado; superficie himenial amarillenta a ocráceo oscura, poros (3)-4-5 por mm, regulares, poligonales, al principio rellenos con material blanquecino, recubiertos por unos 0.5 cm en el margen con laca amarillenta o rojiza, bordes enteros, obtusos a agudos.

Cutis formado por hifas claviformes de pared gruesa dispuestas en una himeniodermis, con algunos divertículos laterales tipo bastos, hasta 30-40 μm de largo, IK⁺; esporas lisas, estrechamente elipsoidales, (10) 11-14 x 5-7 (8) μm ; al MEB muestran numerosos pilares delgados, cortos, más o menos anastomosados (figura 30 f y h). Clamidosporas ausentes.

Holotipo: EE. UU., Florida; leg. Underwood; 1914. Sobre madera podrida. (NY!).

Material examinado: holotipo de *G. sulcatum* de Murrill, EE. UU., Florida; leg. C. G. Lloyd; 1897; sobre troncos blandos de palma y también sobre troncos muertos en pie (NY!); ver tabla 8 (Resultados).

Obs.: Las medidas esporales dadas por Murrill para *G. sulcatum* son algo menores (8-10 x 4-6 μm), y según este autor se encuentra en el S.E. de EE. UU. Lloyd (1915, :271) propone la sinonimia anotada, luego seguida por varios autores, entre ellos Overholts (1953) y Steyaert (1967). Las dimensiones esporales dadas por éste último, son algo mayores que las nuestras (9-16 x 5.5-9 μm).

Bazzalo & Wright (1982) describen la especie con esporas de tipo semirugoso, hecho que no se desprende del estudio de los holotipos. Entre los materiales analizados por estos autores, se encuentran unos que efectivamente poseen esporas con ornamentación semirugosa.

B) Subgénero *Elfvigia* (= complejo *G. applanatum*):

Ganoderma brownii (Murr.) Gilber., Mycologia 53 :505. 1961.

Figuras 31 c) y 34 a).

= *Elfvigia brownii* Murrill, Western Polypores, :29. 1915.

= *Fomes brownii* (Murr.) Sacc. & Trott., Sylloge Fungorum 23 :394. 1926.

Basidiocarpo muy duro, demediado, aplanado, anchamente adherido, subimbricado, 8-10 x 15-25 x 3-4 cm; superficie del píleo castaño grisácea, glabra, concéntricamente surcada, despareja; margen muy obtuso anchamente estéril, amarillento, subentero; contexto por debajo de una gruesa cutícula de hasta 1 mm de grosor, casi leñoso, zonado, achocolatado, sin deposiciones de laca, ca. 3 cm de grosor; tubos 5 -11 mm de largo, color de avellana oscuro; bocas pequeñas, circulares, ca. 5 poros por mm, crémeo amarillenta (color de huevo), bordes obtusos, enteros.

Superficie del píleo formada por hifas dispuestas en una tricodermis, IK⁺. Esporas 9-12 x 6-8 µm, anchamente elipsoidales, al MO con ornamentación muy suave; al MEB (figura 31 c) son rugosas con distribución uniforme de los pilares exospóricos; al ser tratadas no exhiben anastomosis.

Holotipo: EE. UU., California, Berkeley, Campus de la Universidad de California, Strawberry Canyon, leg. V. S. Brown, n° 307, 27/IX/1913, sobre troncos podridos de *Umbellularia*.(NY!).

Material estudiado: ver tabla 9 (Resultados).

Obs.: según Lloyd (1924) sería lo mismo que *G. brownii*. Según Humprey & Leus (1931) *E. brownii* Murr., sería una variedad de *applanatum*, diferente de cualquier otra forma o variedad estudiada por ellos. Overholts (1953) coloca a *G. applanatum* como sinónimo de esta especie.

Por otra parte, para Gilbertson & Ryvarden (1986), la zona de distribución de la especie se restringiría a California, y la presencia de una superficie himenial amarillenta junto a las dimensiones esporales serían fundamentales para diferenciarla de *G. applanatum*.

Es probable que *G. oroflavum* (Lloyd) Teng, sea la misma especie, pero hasta tanto se puedan estudiar comparativamente se mantendrán como especies autónomas.

Ganoderma lipsiense (Batsch) Atk., Ann. Mycol. 6 :189. 1908.

Figuras 31 h) y 34 f).

= *Boletus lipsiensis* Batsch, Elench. Fung. Contin. Prima, :183-187, fig. 130. 1786.

= *Boletus applanatus* Persoon, Obs. Mycol. 2 :2. 1799.

Ganoderma applanatum (Pers.) Pat., Bull. Soc. Myc. France 5 :67. 1889.

Basidiocarpo demediado, grande, mayor a 20 cm de ancho, y del lugar de adherencia hasta el margen 10-12 cm de largo, leñoso, castaño pardusco; pileo ceniciento-rojizo, acanelado grisáceo, apenas zonado, pulverulento, glabro, tuberoso, rugoso, zonado, a veces imbricado, la mayor parte de las veces realmente solitario, cubierto de esporas; cutícula crustácea rígida, finalmente frágil [consistencia dura a intermedia]; margen duro, acanelado comprimido, tumefacto, obtuso, brevemente ancho y lobado, blanco ceniciento; contexto castaño rojizo, pálido-fusco, subferrugíneo, corchoso y tenáz, delgado, 0.5 cm de grosor; tubos en una capa, castaño claro, casi concoloros con el pileo, 10-13 mm de long.; poros al principio blancos luego concoloros con el pileo, finalmente ferrugíneos, bocas blancas, 5-6 por mm, cuando manoseado se tornan castañas; margen sin poros en toda la circunferencia, obtuso.

Cutis tricolorado. Esporas 7-9 (10) x 5-7 mm; ovoides, tratadas y observadas con MEB, exhiben abundantes pilares distribuidos uniformemente sobre la superficie esporal, sin anastomosis.

Lectotipo seleccionado: Herbario Persoon, como *P. fomentarius* β *applanatus*. Persoon n° 393, leg. C. H. Persoon; dat. ? (Donk, 1933) (L #910-263-520!).

Material estudiado: ver tabla 9 (Resultados).

Obs.: Persoon (op. cit.) dio como habitat: sobre troncos de *Fagus*. Fries (1836 :465, n° 157), describe a *P. applanatus*, sobre troncos de *Fagus*, *Quercus* y *Populus tremulus*. Lamentablemente, tampoco Fries da indicios sobre el origen del material. Luego, en 1874, repite la descripción, considerando entre los sinónimos a *B. lipsiensis* Batsch. La descripción que antecede se basa en las realizadas por Batsch, Fries y Persoon y el estudio del lectotipo seleccionado por Donk (1933), cuyos caracteres

coinciden con las descripciones de los autores mencionados, excepto en la estratificación del contexto.

Si bien Fries reconoce a Batsch, el nombre propuesto por este último no fue ampliamente utilizado. Patouillard (1889) realizó la combinación *G. applanatum* (Pers.) Pat., y remarca la presencia de esporas verrugosas o equinuladas, (11-12 x 7-8 µm), y da como zona de distribución a Europa, EE. UU., Brasil, Chile (Masatierra) y Australia. Por otra parte, comete el error de creer que el concepto de Boudier era el mismo que el de Fries, y coloca a "*G. applanatum* Fr. (Hymen. Europ., :557) y muchos autores" como sinónimo de *G. resinaceum* Boud.

Bresadola (1890) sostiene que "el *P. applanatus* Pers. Obs. 2:2, [tiene] tejido castaño oscuro, duro y las esporas equinuladas, debe ser reunido en [con?] *Pol. australis* Fr. β [variedad] *applanatus*." Este autor creía que la especie de Fries, muy común en Europa, debía ser conservada con el nombre que le consagró Fries, y que el *Pol. applanatus* Pers., muy raro en Europa y más conocido en África, América, etc., debía ser considerado como una variedad de *Pol. australis* Fr., del cual sólo difiere por la espора más equinulada.

Murrill (1903) reconoce la sinonimia hecha por Fries, ya que sostiene que la especie fue descrita primero como *B. lipsiensis* por Batsch, y luego como *B. applanatus* por Persoon. Dos años más tarde, Murrill (1905) ubica como tipo del género *Elfvigia* Karst. a *E. lipsisense* (Batsch).

Para Atkinson (1908), las especies conocidas en Europa como *G. applanatum* (Pers.) Pat. y en los EE. UU. como *P. applanatus* o *Fomes applanatus* serían la misma especie. Fue este autor quien propuso como nombre correcto para la especie, *G. lipsiense* (Batsch) Atk., siguiendo la sugerencia de Murrill (op. cit.).

Humphrey & Leus (1931), también citan la especie de Batsch, aunque no la consideran, y sostienen que a pesar de que no encontraron estrias contextuales en todos los ejemplares, esta característica sería común en *G. applanatum*. Además, postulan que la presencia de zonas blancas en el contexto, sería bastante común. Steyaert (1972, :61) desconoce la descripción de Batsch, y mantiene la especie como *G. applanatum*; tampoco encuentra laca contextual en los materiales estudiados. En consecuencia, Humphrey & Leus (1931) y Steyaert (1972) tienen posturas opuestas respecto de la presencia de laca en el contexto de *G. applanatum*. Debido a que el lectotipo se

encuentra en mal estado de conservación, resultó imposible verificar la existencia de laca en el contexto. Por lo tanto, adoptamos la postura de Steyaert (op. cit.).

Según Donk (1969), Persoon basó su descripción en más de una colección, entre los que habría un espécimen de *G. adpersum*, y Bresadola malinterpretó la especie de Persoon.

Ganoderma lobatum (Schw.) Atk., Ann. Mycol. 6 :190.1908. Figuras 31 f) y 34 c).

= *Polyporus lobatus* Schweinitz, Trans. Amer. Phil. Soc., ser. nov. 4 :157. 1834.

= *Elfvigia lobata* (Schw.) Murr., North American Flora 9 :114. 1908.

= *Polyporus australis* Fries, Hym. Europaei :556. 1874.

Ganoderma australe (Fr.) Pat., Bull. Soc. Myc. France 5 :71. 1889.

Basidiocarpo lobulado, sésil, superficie del pileo castaño rojiza, a castaño muy oscura, con zonación poco conspicua, delgada y quebradiza pero consistente; contexto castaño rojizo, más claro debajo del cutis y oscuro en una zona contigua a los tubos, 10-12 mm de grosor, con sustancia melanoide abundante y radiada; tubos castaños rojizos con tinte grisáceo, 4 mm de largo; superficie himenial “beige” grisácea rosada en el margen y con tonalidad amarillenta en el resto de la superficie; poros 4 por mm; margen redondeado a subagudo, lobado, blanco a “beige” grisáceo.

Cutis formando una anamixodermis con elementos claviformes, 50 x 10-25 μm , flojamente entrelazados; hifas esqueléticas del contexto hasta 10 μm diám. Esporas al MO rugosas, ovoides, 10-12 x (6.6) 7-8 μm ; al MEB con el perisporio intacto, tienen la superficie lisa pero con suaves depresiones que no llegan a formar los surcos; con el perisporio tratado los pilares exospóricos no evidencian anastomosis (figura 31 f).

Holotipo: EE. UU., Carolina del Norte, Salem; “syn. 409”; s.d. (PH!).

Material estudiado: ver tabla 9 (Resultados).

Obs.: no resultaron evidentes las diferentes capas del cutis, citadas por Steyaert (1980); éste además da como medidas de las esporas 9-10.5 x 5-7 μm , con las cuales tampoco coincidimos. Atkinson (1908) únicamente hizo la combinación genérica.

Según Humphrey & Leus (1931), el holotipo sería un ejemplar abortivo y demasiado joven, sus medidas fueron, en promedio, 9.66 x 6.33 μm .

Preferimos llamar a estos materiales *G. lobatum*, por cuanto es imposible verificar los verdaderos caracteres básicos de *G. australe* -nombre que algunos autores podrían preferir-, en virtud de: 1) no existe el holotipo de *G. australe* (= *P. australis* Fries); 2) diversos autores lo han definido de diferentes maneras, incluso el mismo Fries (1821, 1836, 1851 y 1874); 3) Humphrey & Leus (1932), pudieron estudiar un fragmento de material auténtico de *G. australe*, determinando las dimensiones esporales que resultan similares a las de *G. lobatum*, [10.6-12 x 7.3-8 μm (promedio 11.1 x 7.7 μm)]; 4) el mal estado de conservación del material auténtico europeo, no permitió a Humphrey & Leus (1932), determinar la naturaleza de la dermis, ni el grosor del contexto; 5) ya que Steyaert (1967), señala que la descripción original de *P. australis* no contiene elementos que permitan elegir un neotipo entre los nombres de *Ganoderma* de las Islas del Pacífico. En la descripción original, Fries (1821) dio como localidad “in insulis Oceani Pacifici (V. S. a Nobil Wormskjold datum)”. En la primera página de su obra *Novae Symbolae* (1851), citó “Wormscholdii e Kamtschatka”, luego en la página 63, donde redescrive la especie, excluyendo una colección proveniente de Chile, dio como localidad “Oceani Indici, Nikobar”. Finalmente, en una descripción posterior (1874 :556), Fries amplió la distribución al sur de Europa, Italia (De Notaris) y sur de Austria (Haufler). De lo anterior resulta complicado establecer el real origen del holotipo.

Por otra parte, la descripción original, se ajusta a lo que Humphrey & Leus consideran como var. *tornatum* Pers., con excepción del margen lacado en la cara inferior y que Fries remarca. Resulta para estos autores, que Fries pudo haber confundido dos especies en la descripción original, ya que el margen lacado que se menciona, sería una novedad. Más tarde, Steyaert (1967) analiza el material auténtico y lo considera en todo idéntico a *G. europeum* Stey.; éste último posee píleo castaño negruzco, incrustaciones de laca en el contexto y el cutis en una anamixodermis; siendo estos caracteres compartidos con *G. lobatum*, lo que nos inclinó a su elección como posible sinónimo. Además, Steyaert no consideraba conveniente hacer la sinonimia entre *P. australis* y *G. tornatum*. Zhao (1989), por ejemplo, no estudió el material auténtico, pero sin embargo sinonimizó a *tornatum* y a *oro flavum* con *australe*; postula la presencia de laca contextual, tubos estratificados, superficie himenial amarillenta, y cutis en una subanamixodermis.

Por todo lo mencionado, consideramos aceptable la propuesta de Humphrey & Leus (1932) de eliminar el nombre de *G. australe* (Fr.) Pat., por ser *nomen confusum*.

En cuanto a *Ganoderma chilense* (Fr.) Pat. (= *Polyporus chilensis* Fries), la situación es aún peor, por cuanto: 1) no existe un holotipo, no obstante la aseveración de Lloyd (1915), de que se halla en UPS, y que sería un *Ganoderma* subresupinado, delgado, similar a lo generalmente llamado *australis* (sic); 2) tampoco existiría un material auténtico; 3) la diagnosis no permite elegir un neotipo; 4) se cuenta con muy insuficiente información sobre estos taxones, y por ello se lo ha considerado históricamente como un sinónimo de *australe*. Por todo lo expuesto, también resulta conveniente para la taxonomía del grupo, considerar a *G. chilense* como *nomen confusum*.

Ganoderma lobatoideum Steyaert, Bull. Jard. Bot. Nat. belg. 50 :168. 1980.

Figuras 26 a) y 31 d).

Basidioma flabeliforme subestipitado, hasta 20 cm de radio y 20 cm diám., a menudo irregular; superficie del píleo ligeramente tuberculosa a concéntricamente surcada, con diversos tonos de castaño, no quebradiza, menor de 0.5 mm de grosor; cutis color de sepia, lustroso; contexto castaño con estrías o bandas brillantes de laca oscura, 4-5 mm de grosor; capa de tubos concolora, 8-15 mm de largo; margen blanco cuando se encuentra en pleno crecimiento, romo, y con el borde amarillento. Superficie himenial blanca tornándose amarillenta, poros 7 por mm.

Cutis formando una anamixodermis; basidiosporas truncadas en la madurez, castañas, 7-8 (9) x 4-5 μ m; al MEB exhibieron abundantes pilares gruesos, proyectados fuera de la superficie esporal y con una leve fusión en sentido longitudinal. Esta forma particular de anastomosis, provocaría que las esporas intactas presenten surcos longitudinales, más o menos profundos (figura 31 d). Poros circulares, 90-130-210 μ m diám., con disepimentos 1-55-100 μ m, la distancia entre los ejes ca. 180 μ m.

Holotipo: Guyana, Essequibo River, Moraballi Creek, pr. Bartica; sobre la parte superior de un tronco caído; leg. Martyn 604 (K!).

Material estudiado: ver tabla 9 (Resultados).

Obs.: según las citas de materiales de Steyaert (op. cit.) se trataría de una especie típicamente neotropical (Guayana, Brasil, Bolivia, Cuba y EE. UU. (Louisiana y Mississippi). Dio como medidas esporales $6.5-9 \times 4-6.5 \mu\text{m}$.

Ganoderma oerstedii (Fr.) Bres., Iconographia Mycologica 21 :1015. 1932.

Figuras 26 d), 31 b) y 35.

= *Polyporus (Fomentarius) oerstedii* Fr., Novae Symb. Mycol. I :63. 1851.

Basidiocarpo corchoso, leñoso, grueso, aplanado en ambas superficies y dilatado, concéntricamente surcado, muy liso, tornándose tostado; margen truncado; poros circulares, pequeños, bocas ocráceo pálidas. Pileo reniforme, ungulado-aplanado, pero en la base giboso, de un pie de diámetro [según Murrill (1902)], córneo-incrustado, provisto de surcos poco profundos; margen muy obtuso, truncado, concéntricamente surcado, los diferentes anillos de crecimiento, de diámetro igual o decrecientes [los más jóvenes son más angostos]. Contexto achocolatado, flequeado, no pudo medirse el grosor, laca contextual incierta; tubos rellenos de micelio, 12 mm de largo, [pileo por dentro en su mayor parte formado por tubos contiguos]. Poros 5-6 por mm; superficie himenial amarillenta [según Lloyd (1915, :370)].

Cutis tipo tricodermis (figura 26 d), IK⁺, con hifas melanizadas de pared gruesa, muy entremezcladas. Esporas al MO levemente rugosas, (7) 8-10 (11) $\times$ 5-6 (7) μm , castañas, SI = 1.5; al MEB (figura 31 b) se observan con surcos dispuestos longitudinalmente; cuando se remueve el perisporio se evidencian los pilares fusionados que limitan dichos surcos.

Holotipo: Indias Occidentales, Isla de St. Jan (San Juan, Indias dinamarquesas); leg. Oersted; (UPS !).

Material estudiado: ver tabla 9 (Resultados).

Obs.: Fries (1851) en su diagnosis de la especie, ubica la localidad del material original en una isla del Caribe (San Jan); indica además, que sería una especie vecina a *P. australis* Fr., pero distinguible de ésta.

Murrill (1902: 606) traduce al inglés la descripción original de Fries, agregando - por su cuenta-, el color del pileo como “**shining** reddish chestnut becoming almost black”, carácter nunca mencionado por Fries. Unos años más tarde Murrill (1908), en su

descripción de *Elfvigia tornata*, incluye a *P. oerstedii* Fr., dentro de la sinonimia, junto a *P. tornatus* Pers., *P. australis* Fr.(1821), *F. australis* Cooke y *G. australe* (Fr.) Pat.. Aquí indica como lugar de origen de *P. oerstedii* a “St. John, West Indies”. Luego en 1932, Bresadola publica una descripción ilustrada del taxón, dando una localidad incorrecta: “Costarica, Indias Occidentales”.

Humphrey & Leus (1931) reconocen la pertenencia del taxón al complejo *G. applanatum*, ya que colocan a *P. oerstedii* en una lista dentro de este grupo. Steyaert (1962 y 1980), en cambio, lo ubica en el complejo *G. lucidum*, con una dermis de tipo caracodermis, es decir, una himeniodermis con protuberancias pedunculadas; para él, el tipo provenía de Costa Rica. Del mismo modo, Bazzalo y Wright (1982), confunden el material de Costa Rica, con el holotipo.

El estudio pormenorizado de los tipos nos permitió corroborar la postura de los autores que ubicaron a *G. oerstedii* en el grupo *applanatum*. El cutis que exhibe el material de San Juan, aunque difícil de observar, es una tricodermis. Las esporas observadas al MEB, también exhiben las características del grupo. La ilustración de Bresadola (figura 35) coincidiría con el aspecto externo de ciertos materiales del complejo *G. applanatum*. Por estos motivos, consideramos que el epíteto específico debe aplicarse a una especie del subgénero *Elfvigia*.

Ganoderma polyzonum (Lloyd) Torr., Broteria, ser. bot. 18 :41. 1920.

Figuras 31 e) y 34 d).

= *Fomes polyzonus* Lloyd, Mycol. Writ. IV :269. 1915.

Basidiocarpo mediano, sésil, demediado aplanado, 12.5 x 9.5 x 4 cm; pileo grisáceo, zonado, muy duro; contexto ligeramente castaño oscuro, más oscuro cerca de los tubos, 7-24 mm de grosor, permeado de 2 capas continuas gruesas y evidentes de sustancia melanoide; tubos 4-6 mm de largo, color de chocolate, castaño claro en la zona próxima a los poros; superficie himenial ocrácea, homogénea, con poros muy pequeños a simple vista, 6 por mm.

Cutis formando una tricodermis, con la capa más externa formada por hifas incoloras entremezcladas, muy compacta, 60 µm de grosor; por debajo existe una capa de hifas castañas, continuas, también entremezcladas. Esporas (6) 7-9 x 4-5 (6) µm,

ovoides, pálidas; aparentemente serían rugosas con disposición uniforme de los pilares, por cuanto no se pudieron observar esporas tratadas (figura 31 e).

Holotipo: Java, leg. C. B. Ussher (BPI!).

Material estudiado: ver tabla 9 (Resultados).

Obs.: Según Lloyd (op. cit.) "...al principio nos vimos inclinados a referirlo como *Fomes leucophaeus*, al cual es similar en la 'costra' [píleo] y en la apariencia. El contexto más angosto y más pálido, así como la capa de material resinoso en el contexto y los pequeños y duros poros, son caracteres que nunca se habían encontrado en *F. leucophaeus*."

Según Stevenson & Cash (1936), Cunningham (1927) redujo esta especie a sinonimia bajo *Fomes subtornatus* (Murr.) Lloyd. Sin embargo, Steyaert (1972) sostiene que, a pesar de que el epíteto específico sugiere la relación con *G. tornatum*, el material de Murrill no estaría emparentado al poseer un píleo lacado brillante.

Para Ryvarden (1989) sería *G. australe* (Fr.) Pat. No coincidimos con tal postura.

Ganoderma testaceum (Lév.) Pat., Bull. Soc. Myc. France 5 :67.1889.

Figura 34 b).

= *Polyporus testaceus* Lév., Champ. Mus. Paris, Ann. Sci. Nat. 3, sér. V. :126. 1846.

Basidiocarpo corchoso leñoso casi orbicular, 3-5 cm de ancho (en el holotipo), pero generalmente de mayor tamaño. Generalmente sésil, a veces con un falso pie posterior prolongado del píleo, apenas 2 cm de largo, horizontal. Superficie del píleo dura, tuberculosa, marcada por algunos escalones concéntricos, irregulares; corteza crustosa, castaño rojiza, con la edad casi negra; margen cuadrangular a obtuso, circunscribe exactamente los poros que son apenas visibles. Contexto castaño, 2-5 mm, con deposiciones de sustancia melanoide; tubos con cristales romboédricos, hasta 10 mm de largo. Superficie himenial al principio amarillenta, luego más oscura, poros castaños por dentro, como la sustancia del píleo, 4-6 por mm.

Cutis formado por una anamixodermis, con elementos claviformes sueltos, 55 x 13 µm, IK⁺. Esporas pálidas, ovoides levemente elipsoidales, con ornamentación muy suave, (7) 8-11 x 5-7.5 mm. Poros de 100-150 mm diám., disepimentos obtusos, 40-230 mm.

Holotipo: Brasil meridional; leg. Dupré; sobre troncos (PC !).

Material estudiado: ver tabla 9 (Resultados).

Obs: el tipo está conformado por cuatro basidiomas, de los cuales uno es estéril y no correspondería al género *Ganoderma*, ya que el contexto castaño-dorado tiene reacción xantocroica (KOH) permanente, y en él no se observan fibulas. Al respecto, Humphrey & Leus (1932), puntualizan que éste sería un esporóforo anormal de *Fomes marmoratus* Berk. Respecto de los restantes, consideran que se estaría frente a una variante de *G. applanatum* imposible de segregar con base en los caracteres estructurales, aunque exhiben esporas característicamente pequeñas ($7.8-9.2 \times 5.4-5.8 \mu\text{m}$) y un pseudoestípite. Es necesario destacar que de los cuatro especímenes que conforman el holotipo, sólo uno exhibe tal formación. Finalmente, la postura de los autores mencionados fue de mantenerla como variedad de *applanatum*, aunque con cierta cautela ya que sólo estudiaron el material precitado.

G. tornatum (Pers.) Bres., Ann. Mycol. 10 :502. 1912.

= *Polyporus tornatus* Pers. apud Gaudichaud, Freyc. Voy. Uranie, :173. 1826.

Basidiocarpo pequeño, 4.5 cm ancho x 3.2 cm longitud con un engrosamiento basal de 0.9 cm. Pileo demediado duro, seco, subaplanado, glabro, umbrino, zonación prominente, aproximadamente castaña-rojiza, algo ennegrecida en ciertos puntos por frotado, concéntricamente surcada. Contexto fibroso, hasta 3.5 mm de grosor atrás, “Mikado brown” (Rigdway) por arriba a castaño por abajo, concéntricamente zonado, con las estrías duras negras [laca contextual] características de la especie, hacia atrás. Los tubos son bastante largos sobretodo hacia atrás, hasta 6 mm longitud, en una capa, casi vináceo pardusco oscuro en sección longitudinal. Margen agudo a subagudo, concoloro. Superficie inferior, castaño rojiza, casi concolora con la superior, con un margen angosto ennegrecido y zonas ennegrecidas en la superficie himenial, particularmente en la periferia. Poros circulares a subangulares, 4.5 a 5 por mm, de pared delgada a gruesa; disepimentos enteros.

Cutis en tricolormis (Steyaert, 1972). Esporas amarillentas oliváceas, con estrías evidentes, $7-9.5 \times 5-7 \mu\text{m}$. Hifas del disepimento y contexto amarillentas oliváceas a

doradas, 4.2 μm diám. en promedio; hifas de pared delgada a moderadamente engrosadas, entremezcladas.

Holotipo: "In insula Rawak." Gaudichaud, sin fecha. Oceanía, Indonesia, Irian Occidental (Nueva Guinea occ.), Isla Lawak (Rawak); 1818-1819; C. Gaudichaud., sensu Steyaert (1967). En PC según Humphrey & Leus (1932).

Obs.: Persoon sostuvo que "el *P. tornatus* se asemeja mucho a *Boletus fomentarius* var. β *applanatus* Pers. (Syn. Fung.:506), pero siendo más regular, delgado y glabro. Las zonas son concéntricas, redondeadas, de dimensiones diferentes, aplanadas y más largas en la base. Pertenecen al pequeño grupo que forman *Pol. ignarius* y *fomentarius*, de quien ella podría ser solamente una modificación."

Bresadola (1912, :502) sostiene que habiendo inspeccionado el espécimen original, pudo concluir que *P. australis* Fr. es una especie diferente a *Pol. tornatus* Pers. y bastante rara, mientras que *P. australis* auct., por el contrario, pertenece a *P. tornatus* Pers., que sería común en los trópicos.

Según Humphrey & Leus (1931), parecería que la única forma lógica es considerar a *tornatum* el nombre correcto para las especies subtropicales y tropicales (orientales) anteriormente ubicadas en *australe* por la mayoría de los autores. Finalmente proponen la denominación: *G. applanatum* var. *tornatum* Pers. Más tarde, (1932) estudiaron un material auténtico, o quizás el holotipo, coleccionado por Gaudichaud en Rawak, y en cuya etiqueta figura como *Polyporus tornatus* β *applanatus*; las medidas dadas fueron 6.8-7.8 x 4.9-5.6 μm (promedio 7.1 x 5.3 μm).

Por su parte, Steyaert (1967, :485-487) también pudo estudiar el material de Gaudichaud, junto a especímenes provenientes de Malasia, Johone y Nueva Caledonia. En este trabajo, dio las siguientes medidas esporales: 6-7.1-[7.8]-8.6-10.5 x 4.5- 5.2-[5.6]- 6-7 μm . Steyaert no consideraba conveniente hacer la sinonimia entre *P. australis* y *G. tornatum*, ni que las dimensiones esporales permitirían definir si *G. tornatum* es una especie diferente de *G. applanatum* o una variedad; pero sostenía que *tornatum* tendría laca contextual y *applanatum* no la poseería. Más tarde, en 1972, re-examinó el material de Gaudichaud, determinó el cutis como una **tricodermis** y dio como dimensiones esporales 7.5-8.35-9.5 x 5-5.8-7 μm . Finalmente, en 1975, estudió 2700 ejemplares africanos y asiáticos, y concluyó sinonimizando a *tornatum* con *australe*, *brownii*, *oroflavum*, *applanatum* var. *philippi*, *applanatum* var. *macrosporum*, *applanatum* var.

laevisporum y *applanatum* var. *tornatum*. Sin embargo, vale recordar que *G. brownii* no posee deposiciones de laca en su contexto, y que las dimensiones esporales son diferentes, por lo que no correspondería como sinónimo.

Descripción de holotipos de especies de presencia controvertida:

A) Subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*):

Ganoderma argillaceum Murrill, North American Flora 9 :122. 1908.

Figuras 30 d) y 33 c).

Basidiocarpo corchoso, demediado a circular, plano por arriba, generalmente cóncavo por debajo, 5-10 x 8-12 x 2-4 cm; superficie del píleo glabra, rugosa, no conspicuamente marcada, lacada mate a semimate, color de avellana a castaño mate borravino; margen crémeo, ancho, subobtusado a agudo, entero; contexto blando, concéntricamente zonado, hacia arriba isabelino, amarillento hacia abajo, 5-10 mm de grosor, con sustancia melanoide en una capa delgada; tubos anuales, 3-10 mm de largo, color de avellana por dentro; bocas angulares, 4-5 por mm, bordes delgados, disepimientos muy delgados, subenteros, blancos a color de avellana, castaño rojizos cuando se los hierre. Pie central a lateral corto, a menudo ausente, liso, glabro, lacado, lustroso, bayo a negro, 1-2 cm de grosor.

Cutis formado por elementos claviformes, 30-40 x 7-11 μm , dispuestos en una himenodermis *vera*, algunos de los elementos con divertículos basales, IK⁺ (grisácea). Esporas lisas, ovoides, castaño oscuras, 9-11 x 6-8 μm ; al MEB muestran abundantes pilares delgados, con muy poca anastomosis entre ellos (figura 30 d). Clamidosporas ausentes.

Holotipo: Cuba, Santiago de las Vegas; sobre tronco de mango muerto; 5.VII.1904; leg. F. S. Earle 658 (NY!).

Obs.: para Steyaert (1972 y 1980), esta especie sería sinónimo de *G. resinaceum*.

Ganoderma hibadiostratum Steyaert, Bull. Jard. Bot. Etat (Bruxelles) 32 (1) :99. 1962.

Figura 30 a).

Basidiocarpio 2-3 cm diám., hasta 5 mm de long., estípito coplanar de 3 cm de largo y hasta 5 mm de grosor; superficie del píleo semimate, con surcos castaños negruzcos densos, que se tornan más densos hacia el margen, hasta 0.5 mm de grosor, duro; margen similar en consistencia y color a la superficie del píleo, lobado, subagudo. Contexto tenue, hasta 3 mm de grosor, acanelado, permeado por 2 capas paralelas de sustancia melanoide, castaño negruzcas; tubos hasta 5 mm de largo y algo menos coloreados que el contexto; superficie himenoforal al principio blanca, cuando seca castaña blancuzca, con bocas de 5-7 por mm.

Cutis formado principalmente por elementos hifales casi cilíndricos formando una himenodermis *vera*, 35-50 x 5-9 μm , de pared muy gruesa y luz escasa, IK⁺⁺⁺ (negruzco); hifas del contexto subanticlinales, hasta 3 μm diám., mezcladas con otras más tenues, hialinas, 1-2 μm diám., ramificadas. Esporas 9-11 x 6-8 μm , ovoides, lisas, castaño pálido; observadas al MEB muestran numerosos pilares delgados, libres, no anastomosados (figura 30 a). Clamidosporas ausentes. Poros circulares 130-220 μm diám., con disepimientos 30-70 μm de grosor, distantes de los ejes más o menos 170 μm . Holotipo: Brasil, Río de Janeiro, Meso do Emperador; leg. O. Fidalgo & Kauffman Fidalgo, OKF 00633b; sin hospedante; III.1955 (SP!).

Obs.: Steyaert (1980), considera que esta especie formaría parte, junto a *stipitatum* y *parvulum*, del 'complejo *parvulum*', aparentemente por la presencia de las dos líneas de laca en el contexto y por poseer el mismo tipo de esporas.

Ganoderma chaffangeonii Pat., Bull. Soc. Mycol. France 5 :74. 1889.

Figura 30 c).

Basidiocarpio leñoso, sésil, demediado, semiorbicular, convexo, superficie del píleo tuberculosa rugoso-rivulosa, semimate, glabra, con una cutícula frágil, resinacea, lacada, borravino; contexto ocráceo a castaño oscuro, hasta 5 mm de grosor, sin deposiciones de laca; margen agudo a subagudo; tubos castaños, hasta 10 mm de largo, dispuestos en 1-2 capas; superficie himenial plana, al principio recubierta de un polvo

amarillento pálido; poros pequeños, angulosos, enteros, 4-5 por mm, disepimentos delgados.

Cutis formado por hifas cilíndricas dispuestas en una himenodermis de tipo *vera*, 40-50 μm de grosor, IK⁺ a IK⁻. Esporas ovoides, truncadas distalmente, unigutuladas, lisas, castañas, 9.5-13 x 6.5-8.5 μm ; al MEB exhiben abundantes pilares cortos, con poca anastomosis (figura 30 c). Hifas esqueléticas de pared muy gruesa hasta 10 μm diám., las generativas hasta 4 μm y las ligadoras hasta 2 μm diám. Clamidosporas ausentes.

Holotipo: Venezuela, Orinoco; leg. J. Chaffangeon; sobre troncos; 1885; (FH ! Herb. Pat. 3297).

Obs.: para Steyaert (1972 y 1980), esta especie sería sinónimo de *G. resinaceum*. En su último trabajo dio como medidas esporales, 9.5-11 x 7-7.5 μm

Ganoderma resinaceum Boud. apud Pat., Bull. Soc. Mycol. France 5 :72. 1889.

Figuras 14 b), 30 e) y 33 b).

= *G. applanatum* Fr. Hym. Eur. :557, 1851, et auct. plurr. (fide Patouillard).

Basidiocarpo grande, 12 x 15 x 3 cm, semiorbicular, subaplanado, sésil, superficie del pileo concéntricamente surcada, los surcos primarios anchos, los siguientes de las proliferaciones vegetativas menos profundos y más próximos, con una costra barnizada borravino oscuro a casi negro, netamente brillante, delgada y quebradiza; margen redondeado, romo y concoloro; contexto castaño claro, la presencia de laca contextual es incierta por el mal estado de conservación del material, tampoco puede medirse el grosor de la capa contextual; tubos 10-15 mm de largo, achocolatados; poros 3-4 por mm, circulares, bocas blancas a fusco acaneladas.

Cutis formado por elementos hifales claviformes, dispuestos en una himenodermis tipo *vera*, pero que cuando se separan parecen bastos con divertículos o ramificaciones laterales; IK⁻. Esporas ovadas a obovadas, fuscas, semirugosas con episporio grueso, densamente ornamentadas, (9) 10 -12 (13) x 6 -9 μm ; al MEB exhiben abundantes pilares delgados, libres y sobresalientes de la superficie esporal (figura 30 e).

Holotipo: Francia, Blois (Blesiacum). “*Gallia centrali in sylvis antiquis ad caudice Quercus quotannis frequenter circa Blesiacum reperi*”; fide Patouillard (op. cit); leg. J. L. Boudier, s. dat. (PC!).

Obs.: junto al holotipo se ha podido estudiar un material auténtico de esta especie, que es macromorfológicamente diferente al holotipo, e incluso la ornamentación esporal al MO es distinta. Cuando se estudiaron las esporas del holotipo, al MEB tratadas con ácido crómico, se encontró que la morfología es similar a las de *G. sessile*. Aunque en *G. resinaceum*, los pilares son suficientemente largos como para sobresalir de la superficie esporal, no así los de *G. sessile*. Dicha diferencia no ha sido cuantificada aún. Steyaert (1980), dio como medidas esporales 8.5-10.5 x 6-7.5 µm, levemente menores a las obtenidas por nosotros.

Ganoderma tropicum (Jungh.) Bres. Ann. Mycol. 8 (6) :586. 1910.

Figura 29 d).

= *Polyporus tropicus* Jungh., Praemissae in floram cryptogamicam Java insulae (Batavia). Verh. Batav. Genootsch. 17 :1-86. 1838.

Basidiocarpo 7-8 x 12-13 x 1 cm, grande, corchoso, liso, demediado, aplanado, sésil, semicircular, leñoso, superficie semimate, lisa a ligeramente rugulosa, fusca, glabra, con una delgada capa lacada, castaño-rojiza-anaranjada en el margen, bayo oscuro a casi negro en la base, quebradiza; margen romo a ligeramente redondeado; contexto castaño claro, sin laca entremezclada, 6 mm de grosor; tubos 4 mm de largo, castaño claro; superficie himenial crème a ocrácea a sulfurina a oscura, fibrosa en dirección radial, poros 5-6 por mm.

Cutis formado por hifas claviformes dispuestas en himeniodermis, IK⁺, con abundante sustancia melanoide, de pared gruesa, sobre todo apicalmente, hasta 60 µm de largo y 8-22 µm de ancho, algunas con protuberancias y parcialmente lobadas, sobre todo apicalmente. Esporas rugosas, ovoides, pálidas, 11-13 x (7) 8-9 µm; al MEB exhiben pilares muy gruesos, poco abundantes, largos y con anastomosis (figura 29 d). Clamidoporas ausentes.

Lectotipo: Indonesia, Java pr. Batavia (BPI ! marcado por Bresadola como "Orig !").

Obs.: Steyaert (1972), estudiando materiales de Indonesia y Sumatra, da como medidas esporales para la especie 8.5-12 x 6-8 µm.

B) Subgénero *Elfvigia* (= complejo *G. applanatum*):

Ganoderma annulare (Lloyd) Boedjin, Bull. Jard. Bot. Buitenz. Ser. III, XVI, :391. 1940. Figura 34 e).

= *Fomes annularis* Lloyd. Synopsis of the genus *Fomes*, :268. 1915.

Basidiocarpo perenne, sésil, angostamente unguado, columnar, adherido por una base reducida. Superficie del píleo con costra dura y córnea, hasta 2 mm de grosor, castaña opaca a negruzca, lisa, no lacada, con angostos anillos concéntricos. Contexto escaso, presente entre los tubos y en el margen, hasta 5 mm, castaño oscuro, firme, fibroso; los tubos abarcan la mayor parte del basidioma, hasta 3 cm de long., alcanzando el píleo. Poros pequeños con tejido castaño y bocas blancas, 4-5 por mm, circulares, con disepimientos gruesos y enteros.

Cutis desconocido. Esporas 11-14 x 7-8 μm (12 x 7 μm según Lloyd, op. cit.), obovadas, truncadas y notablemente rugosas.

Holotipo: Ciudad del Cabo, Sud Africa, leg. W. T. Saxton. (BPI).

Obs.: La especie está basada en un único espécimen. Lloyd (fig. 604, 1915; reproducida aquí en la figura 34 e) remarca la forma unguada inusual y las esporas rugosas para no incluirlo en ninguna forma de *Fomes applanatus*. La descripción que antecede, resume la hecha por Lloyd (op. cit.) y por Gilbertson & Ryvarden (1986 :289), dado que aún no se ha podido estudiar el material precitado.

El taxón *G. annulare* (Fr.) Gilb. [Fries, :36, 1851], es un homónimo posterior (Index 3 :217), que se basó aparentemente en *Polyporus annulatus* Jungh. {Praemissa in Floram cryptogamicam Javae insulae (Batav. Genoostch. Verhand. XVII, 1838-9 :1-86) en holandés; Praemissa in Floram cryptogamicam Javae insulae (fungi) (Ann. Sci. Nat. 2 ser. XVI, 1841 :306-320) en francés} cuyo tipo está perdido (Ryvarden, 1987) y en *Fomes annularis* Lloyd. Gilbertson & Ryvarden (1986) sólo la citan, dentro de los EE. UU., para California, y remarcan que el cutis extremadamente grueso y el contexto delgado, caracterizan a la especie.

Stevenson & Cash (1936) dan el listado de materiales estudiados por Lloyd, provenientes de Java, Japón, Brasil, Africa, California y Australia.

Ganoderma oroflavum (Lloyd) Teng, Chung-kuo Ti chen-chun :760. 1963 (Fungi of China); Mycotaxon, Ithaca, NY, :327. 1996.

= *Fomes oroflavus* Lloyd, Synop. Fomes, Mycol. Writings IV, :265. 1915.

Basidiocarpo como en *G. applanatum* s. lato, sésil, demediado, subungulado a aplanado, 3-9 x 5-16 x 1.5-3 cm, glabro, concéntricamente surcado, “antique-brown” a “Mikado-brown” (Ridgway); superficie del píleo cubierta por una costra delgada pero rígida, no lacada, con la parte superficial a menudo rajada en forma reticulada, y exudando una sustancia más o menos resinosa; margen delgado a grueso, agudo a obtuso; contexto castaño rojizo a “Argus brown” 1.5-4 mm de grosor; no se tiene información sobre la presencia o la ausencia de laca contextual; tubos largos sin estratificación evidente, de pared gruesa; bocas amarillo de mostaza, castañas cuando se las hiere, circulares, 5 por mm.

No se tiene información sobre el tipo de cutis. Esporas ovoides, castañas, 10-14 x 7-9.5 µm.

Holotipo: Victoria, Australia; Rev. James Wilson; Oct. 1911; [primer material de la lista dada por Stevenson & Cash (1936)] (BPI).

Obs.: La primera mención de este hongo fue hecha por Lloyd (1913, L. 48 :8) sobre un material enviado por H. Perrier de la Bathie desde Madagascar. Lloyd (op. cit.) lo determinó interinamente como *Fomes australis*, hasta la revisión del grupo ‘*applanatus*’. Asimismo, consideró que la forma de bocas amarillas, probablemente tendría un nombre distinto, y lo llamó *Fomes oroflavus*. Más tarde, Lloyd (1915), señaló que el material sería la forma tropical de *F. applanatus* con poros amarillos, y citó ejemplares coleccionados en Australia y Hawaii, aunque no indicó cuál era el holotipo. En 1922, registró la especie para Filipinas, como una forma de ‘*applanatus*’. Finalmente Lloyd (1924) amplió la distribución a California (EE. UU.) sinonimizándola con *Fomes brownii*.

Cunningham (1927) la registró para Nueva Zelanda como una variedad de *F. australis*.

Humphrey & Leus (1931) sostienen que el carácter sobre el cual Lloyd basó la especie - color amarillo de la superficie himenial- es poco seguro. Consideran que es una condición común en los materiales secos; además, el hecho de que *oroflavum* hubiera sido registrado de lugares tan separados como Japón, Filipinas, Australia, Sudáfrica,

Nueva Zelanda, Madagascar, Hawaii y el oeste de EE. UU., los llevó a creer que tal carácter era sólo una condición del crecimiento, y a no aceptar la sinonimia propuesta por Lloyd. Ryvarden (1989) coloca como sinónimo a *G. annularis* (Fr.) Gilb., y propone como lectotipo un material de California, legado S. B. Parish (Lloyd nº 13958). Sin embargo, ambas especies no coincidirían en uno de los caracteres más importantes, según Gilbertson & Ryvarden (1986), como lo sería el grosor del pileo.

Hasta la fecha, no se ha podido estudiar el holotipo.

Ganoderma philippi (Bres. & Henn.) Bres., Iconographia Mycologica 21 :1014. 1932.
= *Fomes philippi* Bres. & Henn., Saccardo Syll. Fung. IX :180. 1891.

Basidiocarpo mediano, sésil, convexo, subaplanado, demediado, tuberculoso, atenuado hacia atrás, ligeramente surcado concéntricamente, glabro, cutícula delgada y quebradiza, mate; margen romo, lobado; contexto blando, atabacado-acanelado, 7-12 mm; tubos castaños, moderadamente largos, 4-9 mm; superficie himenial blanca, poros 4-5 por mm, subcirculares.

Cutícula lacada, formada por una maraña de elementos entretrejidos, de naturaleza hifal, donde se observa una zona hialina por encima de la maraña hifal y no se distingue ni una anamixodermis típica ni una tricodermis típica, y coincidiría con la descripción de plecodermis. Esporas lisas, ornamentación tenue, castañas, ovoides, (5) 6-(7) x 4-5 µm. No se pudieron observar esporas al MEB.

Holotipo: Birmania (Burma), Mergui, leg. Th. Philippi, 1846. (BPI!).

Obs.: Steyaert (1972), al estudiar el material completo, encontró laca contextual en incrustaciones; este autor en 1972, describe el cutis como una anamixodermis, y más tarde (1980), como una plecodermis. Bresadola (op. cit.) agrega en las observaciones que es una especie próxima a *Fomes australis* Fr. (= *Polyporus tornatus* Pers.) pero suficientemente separable de ésta; y ubica erróneamente a Mergui en Chile.

Corner (1983) sostiene la existencia de laca contextual, y coincide con Steyaert en la presencia de una plecodermis.

Taxones críticos:

Ganoderma adpersum (Schulz.) Donk, Proc. Ned. Akad. Wet. (c) 72 :273. 1969.

= *Polyporus adpersus* Schulzer, Flora 61 :11. 1878. In Linhart, Fungi Hung. 55. 1882.

Steyaert (1972, :67) estudió material auténtico de Yugoslavia y Hungría; en ellos observó el cutis en anamixodermis y registró las dimensiones esporales como 8.5-10.35-12 x 6.5-7-7.5 µm. Agrega que si bien Schulzer no publicó una diagnosis formal, dio numerosos caracteres morfológicos y anatómicos, entre ellos las medidas esporales (9-11 x 6 µm). Luego, Steyaert sostiene que *G. europaeum* Stey. (1961) sería idéntica. Es necesario destacar que en 1961, Steyaert estudió un material que llevaba el nombre de *P. australis* Fr., en una etiqueta manuscrita por Fries, y al que consideró en todo idéntico a *europaeum*, salvo en el cutis que no pudo ser estudiado. Tal vez sea esta la razón por la cual en 1972, Steyaert hace la sinonimia entre *adpersum*, especie europea, y *australe*.

Según Donk (1969) Patouillard (1889) habría confundido los conceptos de *adpersum* y *australe*.

Confrontar las descripciones de Kotlaba & Pouzar (1971) y de Tortic (1971).

Ganoderma punctisporum Furtado (inédito).

Figura 31 g).

Superficie del píleo oscura, semimate, con capa de esporas, quebradiza, delgada; contexto cráneo muy claro, 2-3 mm de grosor, con sustancia melanoide en dos capas en la zona central, no en el borde; tubos concoloros con el contexto, 9-12 mm de largo, uniestratificados; superficie himenial no llega al margen, crémea concolora con los tubos, 5 poros por mm, margen redondeado.

Cutis no dispuesto en himeniodermis, hifas de pared gruesa densamente entremezcladas inmersas en sustancia amorfa, más parecido a una tricodermis pero podría ser una plecodermis, muy difícil de observar, IK⁺. Esporas rugosas a semirugosas, 7-9 x 5-6 µm. Clamidosporas ausentes.

Paratipo: Panamá, Quebrada Bonita, Leg. Dodge & Allen, 20/XII/1934. (BPI!).

Obs.: La única cita que se tiene es la de Bazzalo & Wright (1982), quienes lo ubicaron dentro del complejo *G. lucidum*, pero la presencia de un cutis con las

características de las de este material nos hacen dudar de esa ubicación. Hasta la fecha no hemos tenido la oportunidad de estudiar el espécimen entero.

Ganoderma amazonense Weir, Bull. U. S. Dept. Agric. nº 1380, :84. 1926.

Figura 31 i).

Basidiocarpo delgado, duro, rígido, persistente, solo o imbricado, lateralmente concrecente, con desarrollo de pequeños píleos en la superficie o en el margen, 4-10 x 5-9 x 1-10 cm; superficie del pileo grisácea a castaña, incrustada, lisa, concéntricamente zonada; margen delgado a obtuso, lobado, blanco cuando se encuentra en pleno crecimiento; contexto corchoso, isabelino claro, ligeramente castaño claro cerca de los tubos, 2-10 mm de grosor; tubos estratificados en los ejemplares viejos, ca. 1 mm de largo cada temporada; bocas 3-4 por mm, blanquecinas, rellenas en algunos especímenes, regulares, blanco grisáceas, decolorándose al herirse, bordes obtusos, disepimentos gruesos, castaño claros; contexto de los disepimentos concoloro con el del pileo.

Cutis formado por una maraña de hifas entremezcladas con sustancia melanoide que se disuelve en KOH al 10 %. De esta manera se pueden observar hifas ensanchadas, algunas ramificadas, cilíndricas, tabicadas transversalmente, que en conjunto resultan más similares a una empalizada que a una anamixodermis o a una tricodermis, IK⁺. Hifas de la trama (esqueletales) raramente ramificadas, onduladas, 2.3 µm diám. como promedio; las del contexto más ramificadas, diám. promedio 2.8 µm. Esporas ovoides a elipsoidales, notoriamente punteadas, rugosas a semirugosas, castañas, 7-8 x 5-6 µm.

Holotipo: Brasil, Amazonas, Para; leg. J. R. Weir, # 62043 (BPI!) 20.VIII.1923; sobre madera de varios árboles en las junglas, especialmente *Hevea*, y muy común en las raíces.

Obs: Dado que los caracteres macro- y micromorfológicos que exhibe la porción del holotipo estudiada, no se ajustan a los encontrados en los demás, se considera conveniente mantenerla separada del resto, hasta tanto puedan estudiarse los materiales legados por Weir.

Furtado en su trabajo sobre las especies tropicales de *Ganoderma* con contexto pálido (1967), estudió dicha colección. Respecto al cutis, designó una dermis indeterminada y observó las esporas cortamente ovoides, 7-9 x 6-7 µm. Agrega Furtado que en los especímenes jóvenes, la superficie pilear es una tricodermis cuyos extremos

hifales están sueltos dando un aspecto velutinoso, y sostiene que en la maduración sufriría incrustaciones y entrelazamiento hifal. Sin embargo esta descripción no se ajusta a lo observado. Furtado aclara que la especie puede ser confundida con *Ganoderma coffeatum* (Berk.) Furt. (8-12 x 6-9 µm) donde existe poca diferencia entre el diámetro mayor y menor de la espora, y que poseerían el mismo tipo de cutis.

Steyaert (1980) estudió el holotipo de *G. amazonense*, y lo ubicó en el subgénero *Plecoderma* describiendo el cutis como extremos hifales muy entrelazados, formando una capa sólida impregnada con sustancia melanoide; con basidiosporas ovoides, cortamente equinuladas, 6-7.5 x 5-5.5 µm.

Finalmente, Corner (1983) estudió materiales de Malasia, describiendo hifas esqueléticas dextrinoides, y un cutis más o menos aglutinado pero incrustado, no observando una empalizada de células claviformes.

La estructura del pileo observada en nuestro estudio, no se ajusta a ninguna de las observaciones hechas por los otros autores, más bien recuerda los dibujos de Corner (fig. 7 :46 y fig. 17 :83, 1983) para dos especies de *Amauroderma*. Lamentablemente, este autor no acostumbraba estudiar los holotipos, así que sus aportes deben ser considerados con cierta precaución.

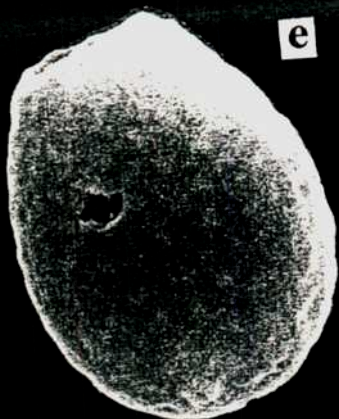
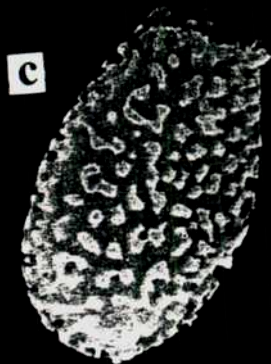
En contraposición con la postura de Steyaert, Corner sostuvo que *G. philippi* y *G. amazonense* Weir no poseerían el mismo tipo de dermis. Habiendo estudiado ambos materiales, apoyamos la posición de Corner.

Se ha tenido la oportunidad de estudiar el holotipo de *G. coffeatum* (Berk.) Furt., cuyas esporas [(10) 12-14 x 9-11 µm] corresponderían a las del género *Humphreya*, tal combinación fue previamente realizada por Steyaert (1972). Aparentemente Furtado (1981) ignoró dicha modificación. Por otra parte, Steyaert (1972) sinonimizó *G. opacum* (Berk. & Mont.) Pat., con *H. coffeatum* (Berk.) Stey. Sin embargo, luego de estudiar ambos holotipos no cabe ninguna duda del error cometido por Steyaert en este aspecto ya que ambas esporas son completamente diferentes. Por sus enormes esporas puntuadas [(12) 14-15 (16) x 12-15 (17) µm], el material de *G. opacum* correspondería al género *Magoderma* Stey.

Listado de otras especies no estudiadas y referidas alguna vez al género *Ganoderma*:

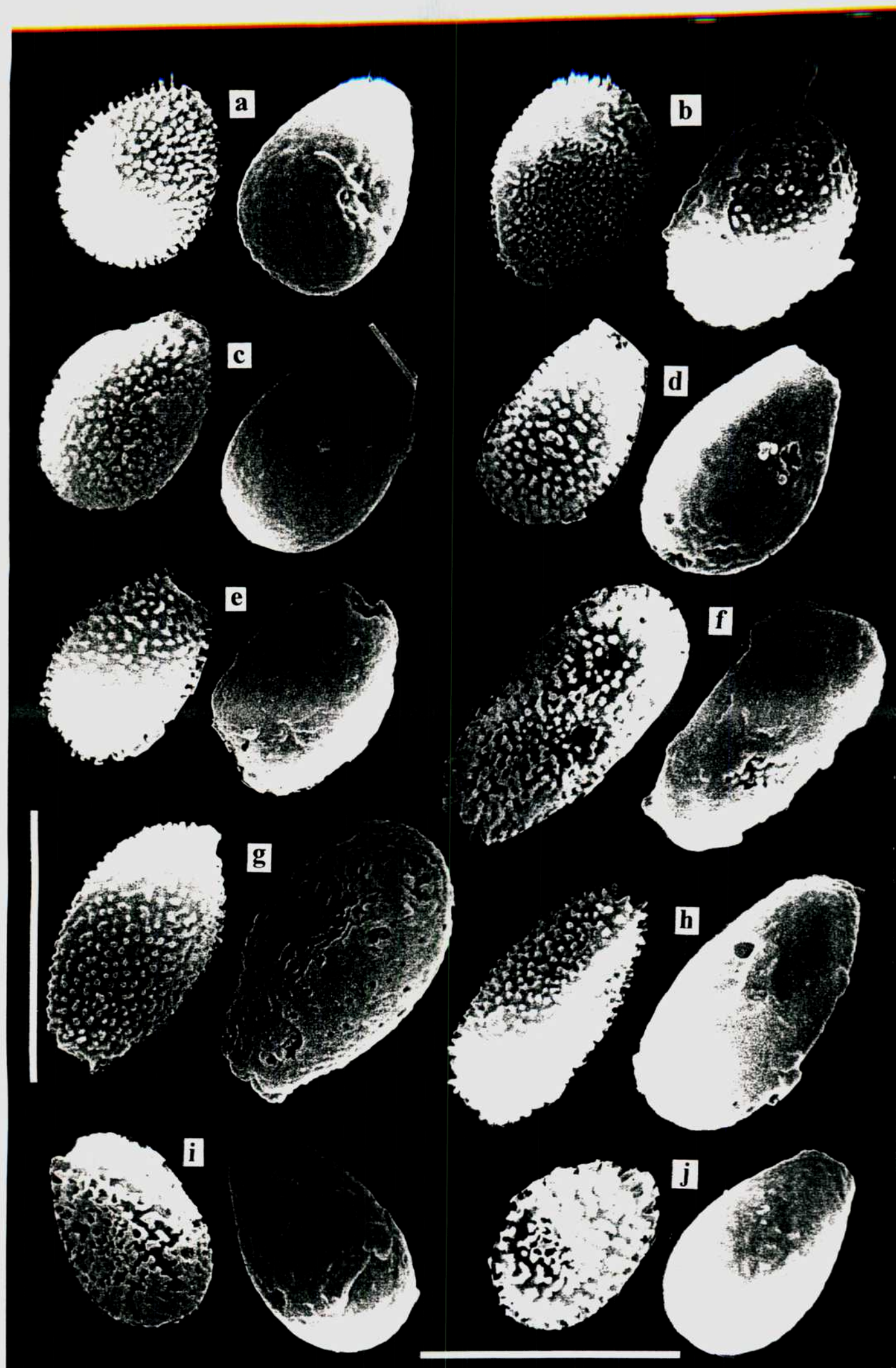
- Fomes cupreus* Fr.
- Fomes diabolicus* Berk.
- Fomes fornicatus* Fr.
- Polyporus lorentzianus* Kalchbr.
- Fomes loricatus* Pers.
- Fomes orbiformis* Fr.
- Fomes reniformis* Morgan

Figura 29: Esporas de holotipos del subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*) observadas con MEB. a) *G. multiplicatum*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; b) *G. sessiliforme*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; c) *G. subincrustatum*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; d) *G. tropicum*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; e) *G. tuberculosum*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; f) *G. lucidum* var. *dorsale*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; g) *G. lucidum* var. *capense*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; h) *G. lucidum* var. *lucidum*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x. Barra = 5 μ m.

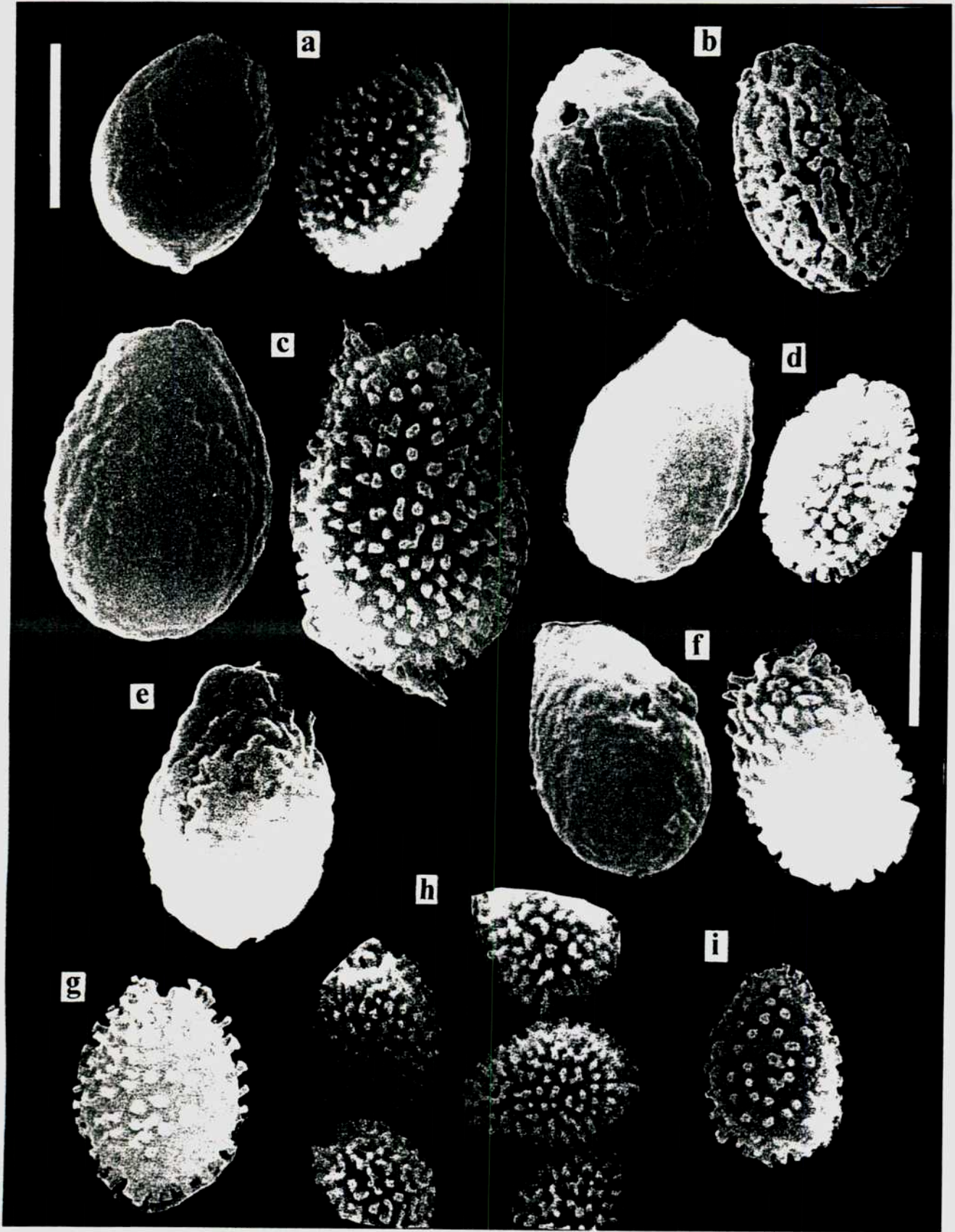


h









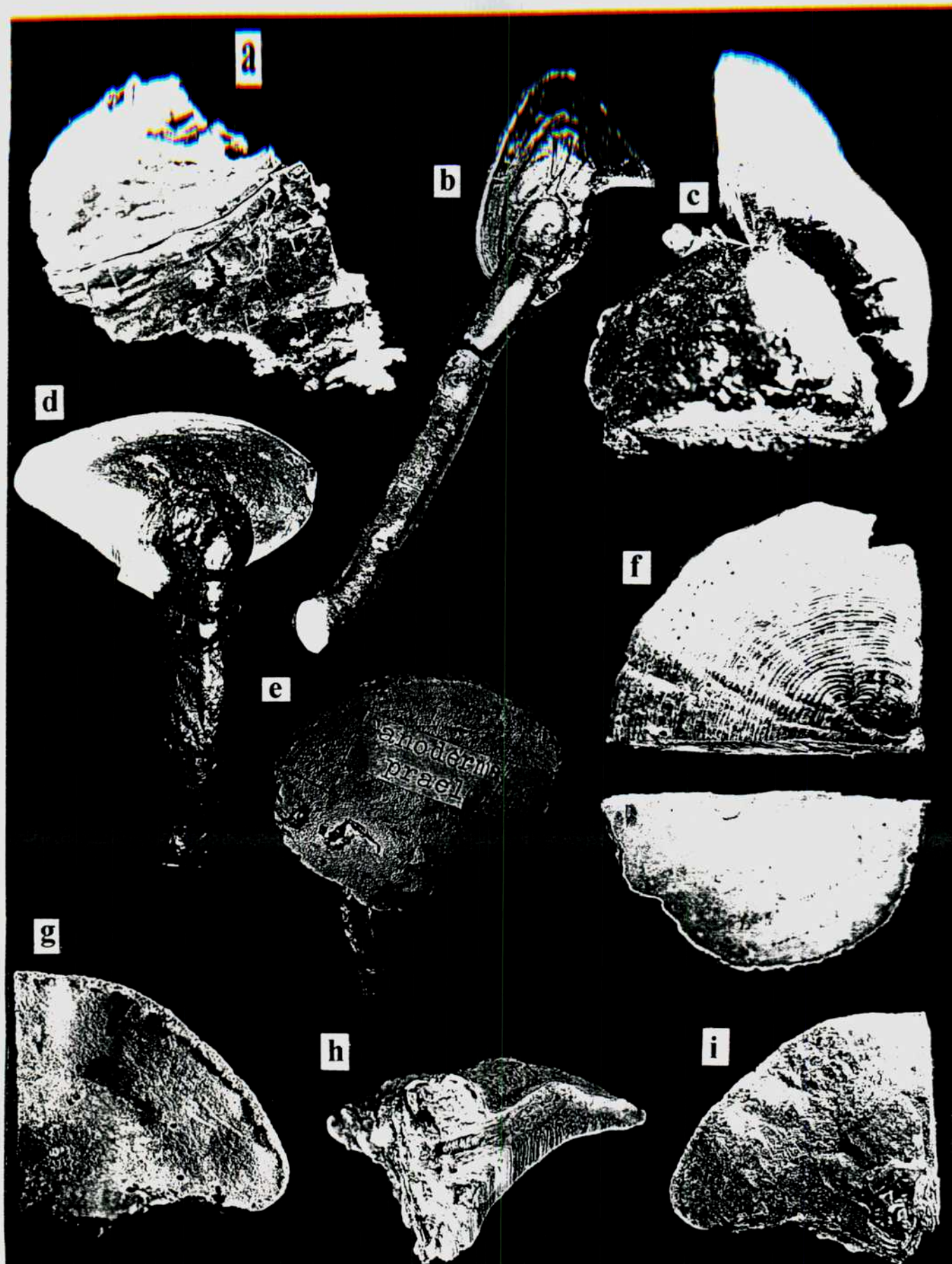


Figura 32: a) *G. lucidum* (neotipo H, 1.6x); b) *G. lucidum* var. *dorsale* (holotipo BPI, 1x); c) *G. lucidum* var. *capense* (holotipo BPI, 0.9x); d) *G. praelongum* (holotipo NY, 1.2x); e) idem, 1.25x; f) *G. multiplicatum* (holotipo PC, 0.75x); g) *G. sessiliforme* (holotipo NY, 1.25x); h) idem, contexto y tubos; i) idem, pileo.

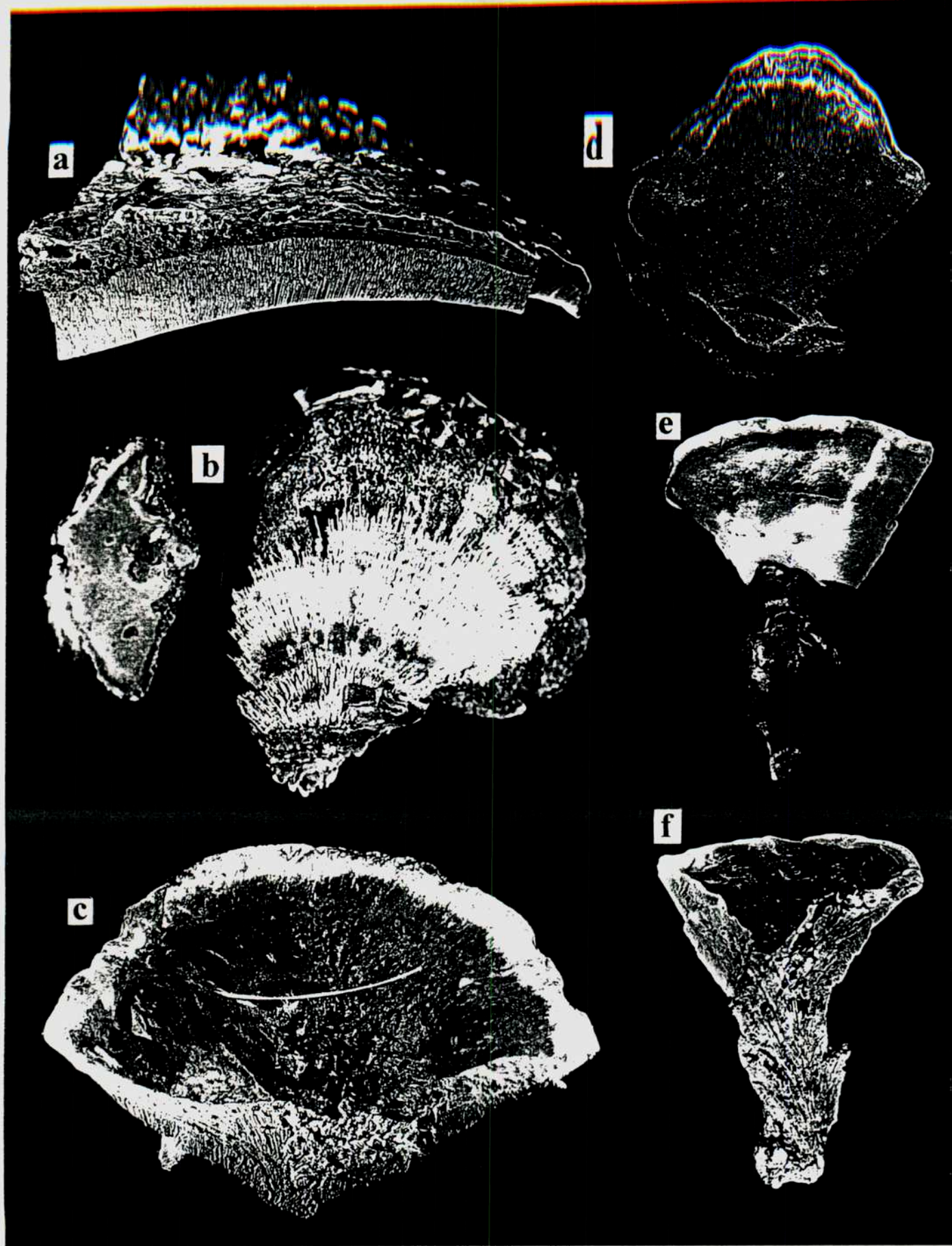


Figura 33: a) *G. tuberculosum* (holotipo NY, 0.5x); b) *G. resinaceum* (holotipo PC, 0.75x); c) *G. argillaceum* (holotipo NY, 1x); d) *G. zonatum* (holotipo NY, 1x); e) y f) *G. subincrustatum* (holotipo NY, 1x).

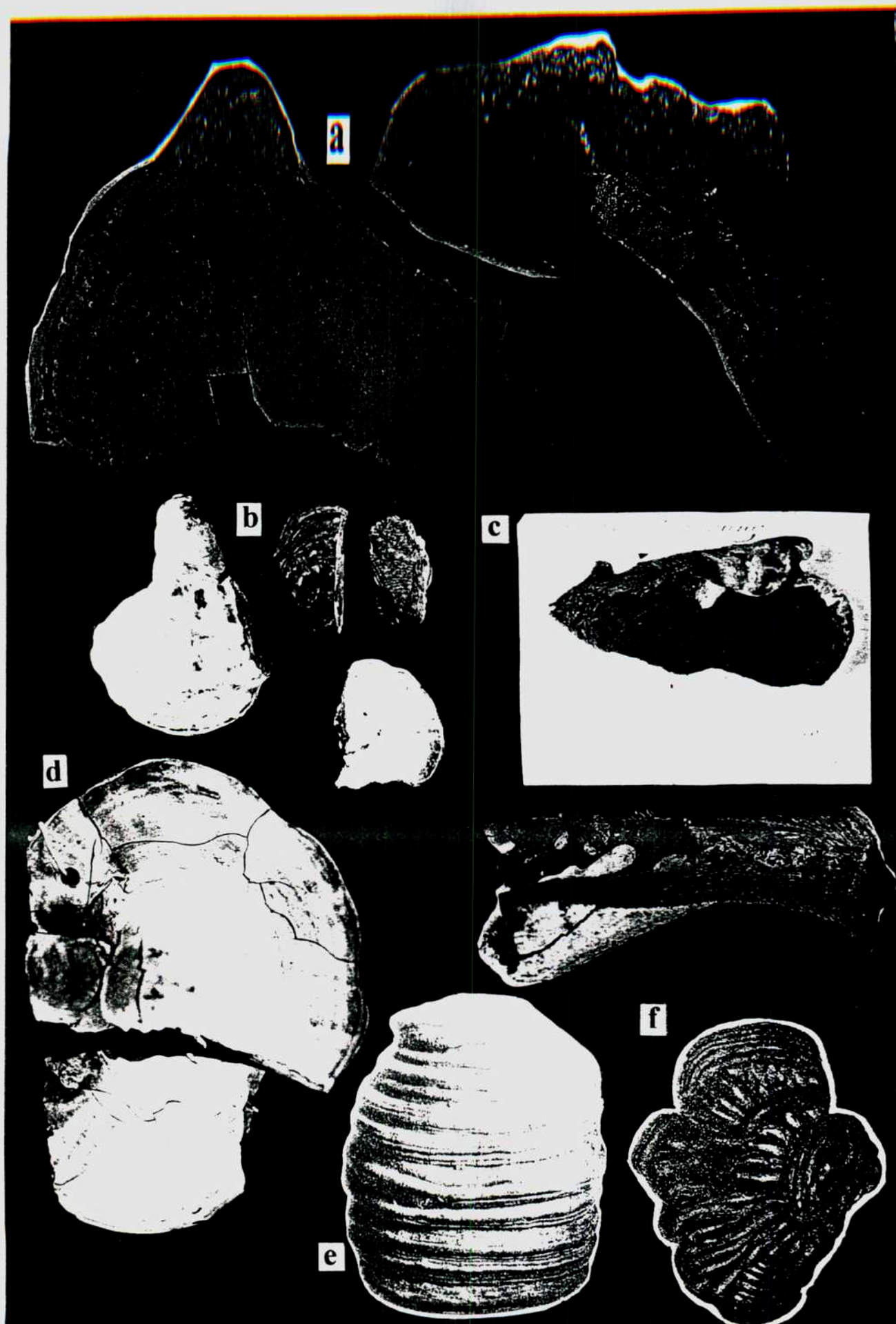
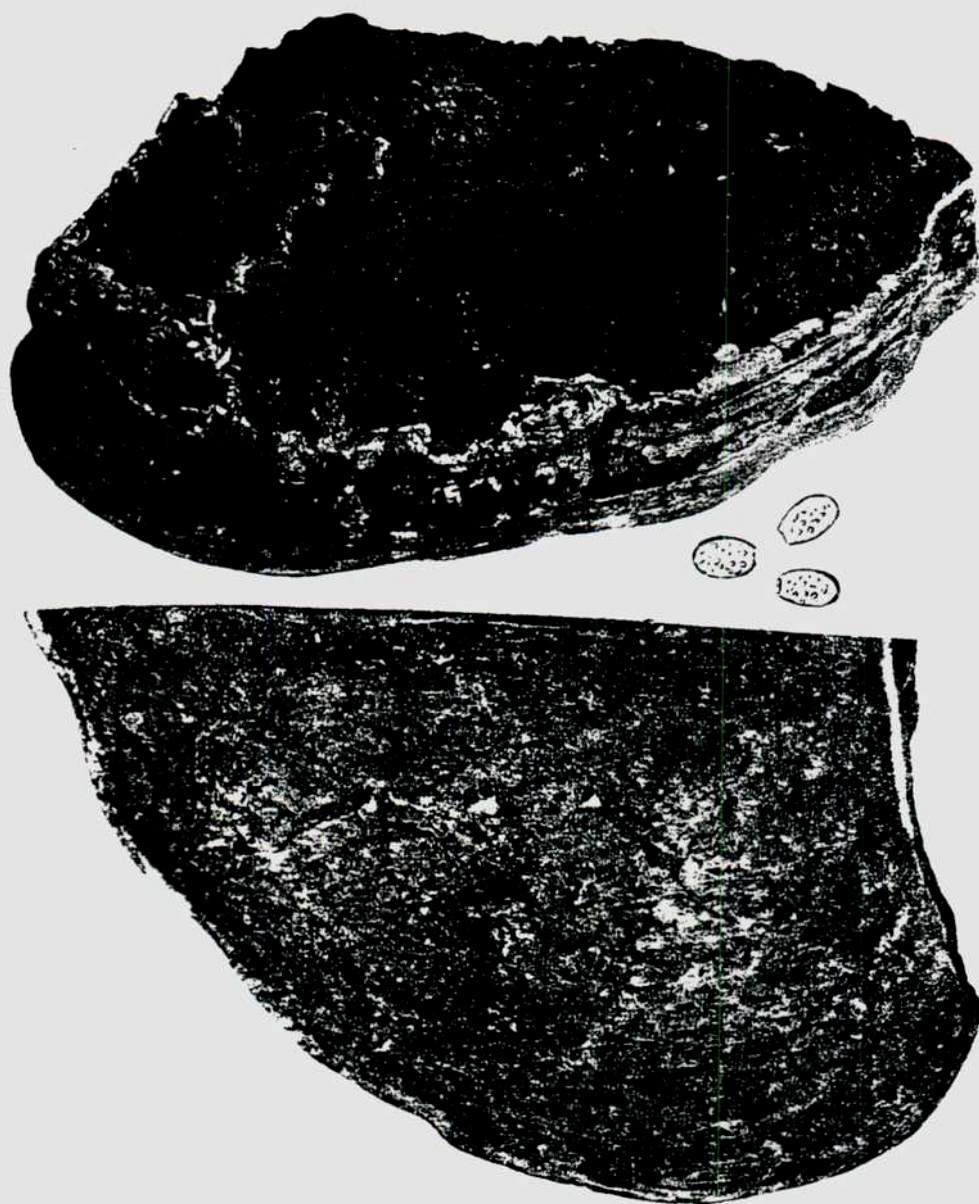


Figura 34: a) *G. brownii* (holotipo NY, 0.9x); b) *G. testaceum* (holotipo PC, 1x); c) *G. lobatum* (holotipo PH, 0.9x); d) *G. polyzomum* (holotipo BPI, 1.2x); e) *G. annulare* (reproducción del holotipo tomado de Lloyd, 1915); f) *G. lipsiense* (reproducción de la fig. 130 de Batsch, tomado de Atkinson, 1908).

Figura 35: reproducción de la figura de *G. oerstedii*, de Bresadola (1932).

J. BRESADOLA: *Iconographia Mycologica*

Tab. 1015



Ganoderma Oerstedii Fr.

Conclusiones.

A) Subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*).

Dado que la congruencia entre el fenograma derivado de datos enzimáticos y el derivado de datos morfológicos es baja, los agrupamientos obtenidos son, en general, diferentes. Los pares de especímenes con los mayores valores de SI, exhiben concordancia en algunos de los caracteres morfológicos de importancia, y siempre respecto al tipo de ornamentación esporal. Lo cual podría indicar que ejemplares con un alto valor de SI (v. g. mayor de 60%), obtenido con los sistemas aquí ensayados, tendrían el mismo tipo de esporas. Tal información resulta útil cuando se tienen basidiomas jóvenes e inmaduros. Es deseable verificar la propuesta con un mayor número de cultivos y sus respectivos basidiomas.

La unificación de los datos en una sola matriz, no aporta mayor resolución a los agrupamientos que la que puede deducirse comparando los dendrogramas por separado, ya que la diferencia numérica entre los caracteres considerados influye en la topología del diagrama. No obstante, y como ya se explicara, los caracteres morfológicos colaboraron en la determinación de ciertas relaciones.

Los sistemas MDH, MNR, SOD, ACP, AKP, y SOD, podrían considerarse evolutivamente más conservados, ya que cada uno de ellos genera agrupamientos con altísimos valores de SI (100%) entre los diferentes cultivos. En consecuencia, el dendrograma derivado de los sistemas MNR, ACP, AKP y SOD, evidencia ciertos agrupamientos entre UTOs, que reflejan adecuadamente los distintos tipos de ornamentaciones esporales observadas en los respectivos basidiomas. Tal situación, estaría corroborando el uso del carácter como herramienta para la sistemática de los especímenes del complejo *G. lucidum*. Dicha correspondencia estaría basada en la conservación de un carácter derivado de la reproducción sexual.

Considerando los caracteres morfológicos de *G. chaffangeonii* y *G. sessile*, se observa que varían en caracteres de importancia como la longitud media de las esporas (11 vs. 14), la forma esporal (IE = 1.4 vs. 1.9) y en la presencia de reacción IK+ de los elementos cuticulares; es por ello que se los mantiene como especies autónomas. Se sinonimizan *G. pulverulentum*-*G. praelongum*, ya que concuerdan en los caracteres principales, verificándose la propuesta de Bazzalo & Wright (1982).

Combinando los caracteres morfológicos del BAFC 2374, y su ubicación apartada del resto de los materiales en la figura 15, podría determinarse como *G. zonatum*. Respecto del BAFC 658, no obstante exhibir un cutis discordante con los de los demás materiales, en la figura 15 se vincula estrechamente con los BAFC 277 y 384, con los que concuerda en las dimensiones esporales. Por lo tanto, cabría revisar la anatomía del cutis y estudiar las esporas al MEB; hasta tanto, se propone su determinación tentativa como *G. platense*. El mismo razonamiento resulta válido para el BAFC 384, que en la figura 20 aparece distante del 277, con el cual hay concordancia de los caracteres morfológicos más importantes, por lo tanto correspondería asignarle el nombre de *G. platense*. Respecto al BAFC 2221, por la morfología cabría determinarlo como *G. platense*, pero por las enzimas, exhibe fuerte relación (73%) con otro material determinado como *G. sessile*. En este caso, el aporte de datos provenientes de las esporas observadas al MEB, junto a otros caracteres moleculares más resolutivos, se espera permitan aclarar la situación. Tentativamente se lo ubicará bajo *G. sessile*.

Del estudio preliminar de las ornamentaciones al MEB, cabe señalar que éstas podrían cuantificarse, por ej., considerando la densidad de los pilares, la cantidad de anastomosis y la longitud de los pilares. Tal tratamiento, probablemente arroje la existencia de más de tres tipos esporales diferentes.

A pesar del alto valor de similitud morfológica obtenido para el par 2378-2508, cabe recordar que en la figura 15, no se asocian directamente. Allí el BAFC 2378 exhibe 52% de SI con el par 2221-1009, con los que coincide en cutis, dimensiones esporales y forma esporal, por lo que podría ser incluido en *G. sessile*. Por su parte, el BAFC 2508, por su cutis y rango esporal, coincidiría con *G. platense*; comparando con la figura 15, aparece asociado a otro material determinado como *G. platense*; en consecuencia, cabría asignarle dicho nombre. Por los caracteres del cutis y rangos esporales, podría identificarse al BAFC 113 como *G. platense*.

El material auténtico de *G. resinaceum* responde al concepto histórico de la especie pero, lamentablemente, difiere por completo del holotipo. La ubicación discordante de *G. tropicum* probablemente se deba a la influencia de caracteres secundarios.

El espécimen 2775 se vincula en 76% con *G. multiplicatum* (figura 20) y con 60% de SI con materiales determinados como *G. platense* (figura 15), a pesar de no

concordar en el cutis y ornamentación esporal al MO. Cabría estudiar este caso al MEB y revisar el cutis; tentativamente se lo ubica como *G. platense* ya que carece de laca contextual, y por las peculiaridades del cutis de *G. multiplicatum* (figura 14 f). Una situación similar ocurre con 24449, cuyas dimensiones esporales, cutis y ausencia de laca contextual, son coincidentes con *G. zonatum*, discrepando en el tipo de esporas. Habría que estudiarlas al MEB para verificar las observaciones hechas al MO. Provisoriamente se lo ubica bajo *G. zonatum*, ya que *G. multiplicatum*, al cual se asocia con 76%, exhibe esporas muy pequeñas, y elementos cuticulares melanizados muy particulares. Coincidentemente, los materiales restantes que aparecen asociados a *G. multiplicatum* en la figura 20, también concuerdan con *G. zonatum* en los rangos esporales y en el cutis, pero no en la ornamentación de las esporas y en la deposición de laca contextual. En consecuencia se los ubica temporariamente bajo *G. multiplicatum*.

Los especímenes 218 y 178, que se vinculan tanto por datos morfológicos (figuras 16 y 20) como por datos enzimáticos (figura 15), corresponderían a *G. praelongum*. Los mismos fueron anteriormente determinados por Bazzalo & Wright (1982) y Gottlieb et al. (1997, en prensa) como *G. oerstedii*, hecho que no se verifica, ni aún su vinculación con el sinónimo de dicho taxón - *G. tuberculosum*. El BAFC 2581 sería *G. sessiliforme*, ya que exhibe los mismos caracteres morfológicos. Los ejemplares 2580 y 34462, deberían ser revisados, por lo que son tentativamente ubicados bajo dicha especie.

En el presente trabajo, se propone considerar a *G. capense* y a *G. dorsale* como variedades de *G. lucidum*, por las razones que se brindan en las respectivas descripciones. Los especímenes 2493 hasta 34464, 2495, 2419, serían *G. lucidum* s. str.; mientras que Lil 5381 sería *sensu lato*, por poseer esporas grandes y laca contextual.

Debido a los caracteres comunes con *G. tuberculosum*, y a la relación enzimática evidenciada entre 2488-2414 (figura 15), se considera que los BAFC 2488 y 34460, deberían llevar dicho nombre. Mientras que el BAFC 445, exhibe caracteres de *G. praelongum*, enzimáticamente se asocia con materiales determinados como *G. sessile*, por lo que lo ubicamos provisoriamente bajo *G. sessile* hasta tanto se tengan los datos del MEB.

Superponiendo las determinaciones realizadas, en el dendrograma de la figura 15, se observa que los taxones aparecen entremezclados. En la mayoría de los casos, las enzimas ensayadas no detectaron las diferencias entre los taxones.

No se observaron agrupamientos que se puedan relacionar con la localidad de origen de los aislamientos, salvo en el subgrupo [a] de la figura 15. Tampoco fue posible estudiar, en este complejo, la relación con los sustratos hospedantes, dado que sólo se poseen datos del 54% de los cultivos, y de éstos el 94% desarrolló sus basidiomas sobre angiospermas.

Cuando se analizan los holotipos independientemente, o se los confronta con otros materiales, los holotipos de *G. zonatum* y *G. sulcatum*, se asocian estrechamente (83%, figuras 19 y 20), verificándose la sinonimia planteada por Lloyd (1915). En cambio, no se verifican las sinonimias entre *G. argillaceum*, *G. sessiliforme*, *G. subincrustatum*, *G. sessile*, *G. praelongum*, *G. chaffangeonii* y *G. resinaceum*, propuestas por Steyaert (1972) y luego seguidas por Bazzalo & Wright (1982). Así como tampoco que *G. platense* sea sinónimo de *G. resinaceum*, como lo proponen Rajchenberg & Wright (1987). El holotipo de *G. resinaceum* no se asocia con ningún material, de allí que en las condiciones del estudio no se verifiquen las sinonimias propuestas por otros autores.

De un modo similar, no se verifican las determinaciones realizadas por Bazzalo & Wright (1982), como *G. resinaceum*.

Entre las colecciones estudiadas, no habría materiales que correspondan a *G. bibadiostratum*, *G. argillaceum*, *G. subamboinense* var. *laevisporum*, *G. tropicum* y *G. resinaceum*, salvo los holotipos.

B) Subgénero *Elfvigia* (= complejo *G. applanatum*):

En el dendrograma de la figura 22, se encontró cierta concordancia entre los agrupamientos y las localidades de origen de los aislamientos. Sin embargo, no se pudo establecer una relación entre el valor de similitud enzimática y la distancia de recolección de los carpóforos, que en otro caso podría dar información sobre la eficiencia de

dispersión de las esporas, o del propio micelio. Tampoco se pudo establecer una relación entre los valores de similitud isoenzimática y la compatibilidad vegetativa, ya que se obtuvieron altos valores de similitud enzimática entre micelios vegetativamente incompatibles, y simultáneamente se encontró la situación inversa (bajos niveles de semejanza enzimática entre cultivos compatibles). Con base en los resultados expuestos, los BAFC 2410 y 2411, así como los BAFC 2454 y 2505, se consideran como cepas de un mismo micelio dicariótico (individuo) capaz de producir fructificaciones múltiples. Similarmente, los aislamientos BAFC 2430, 2435, 2438, 2440 y 2442, al igual que el par BAFC 2449-2450, se consideran como individuos diferentes que comparten el mismo sustrato hospedante.

Los agrupamientos propuestos con base en los caracteres morfológicos (figuras 27 y 28) no resultaron suficientemente congruentes con aquellos propuestos con base en datos isoenzimáticos (figura 22). Es posible que las enzimas ensayadas, y evaluadas en las condiciones del presente estudio, no detecten las diferencias morfológicas observadas, así como tampoco deben descartarse errores en la apreciación de las dermis. Al respecto, llama la atención la presencia de ciertos pares de cultivos con altos valores de SI, y que sin embargo exhiben dermis diferentes ($2421-2370 = 82\%$; $1535-2189 = 68\%$). No obstante, se hallaron pequeños grupos (figura 22), concordantes en cuanto a la presencia o la ausencia de laca contextual y al tipo de cutis.

Dado que en el lectotipo seleccionado por Donk (1933) de *G. applanatum*, no se puede dirimir la existencia o no de laca contextual, se tiene en consideración las observaciones hechas por Steyaert (1972). Según este autor, el contexto carecería de tales deposiciones. En consecuencia, los BAFC 304, 33620 y 2532, corresponderían tentativamente a *G. lipsiense* (= *G. applanatum*), ya que poseen esporas más grandes que las del lectotipo. En cambio, los ejemplares con incrustaciones contextuales serían afines a *G. polyzomum*. Al igual que en el caso anterior, las esporas de los materiales autóctonos son algo mayores. Hasta la fecha no se ha podido estudiar materiales de referencia que posean pileo grisáceo, cutis en anamixodermis, esporas grandes (long. mayor a $9\ \mu\text{m}$ x ancho mayor a $6\ \mu\text{m}$); sin embargo entre las colecciones analizadas se encontraron ejemplares con tales rasgos que, en consecuencia, quedarán indeterminados.

Murrill (1908) propone, bajo el género *Elfvigia*, la sinonimia entre *G. oerstedii* y *G. tornatum*. Al respecto, restaría verificar la presencia de laca contextual en *G.*

oerstedii y, si fuera posible, la ornamentación al MEB de esporas de *G. tornatum*, considerando que los rangos esporales son coincidentes. Hasta tanto, se mantendrán como especies autónomas.

Los especímenes con píleo castaño-rojizo y tricolormis, que coinciden con la descripción de *G. annulare*, se ubican temporariamente como afines a ésta, hasta tanto pueda verificarse la anatomía del holotipo.

Como ya se mencionara, un mismo sustrato hospedante, v. g. un tronco caído, puede ser utilizado por más de un micelio dicariótico, o por un único micelio capaz de producir fructificaciones múltiples. Un ejemplo de éste último caso lo constituye la dupla 2505-2454. Las variaciones morfológicas halladas entre ambos, serían consecuencia de la plasticidad fenotípica de la especie a la cual pertenecen. Por tal motivo, deben tratarse con cautela aquellos rasgos en los que estos carpóforos varían.

La decoloración del contexto, cuyo origen se desconoce, se registró en basidiomas provenientes de distintos puntos del país (v. g.: 1527, Buenos Aires; 2370, Catamarca); además no se halla asociado a otro carácter morfológico.

Los especímenes del subgrupo (a_3) se consideran afines a *G. lobatum* por no concordar con el holotipo en cuanto a la morfología esporal con MEB. Se considera conveniente adoptar la misma postura para los ejemplares reunidos en el subgrupo (a_1), dado que no se tienen los datos completos sobre la disposición de los pilares exospóricos. Restan aún muchos materiales sin identificación, por falta de correspondencia en los caracteres y la falta de materiales de referencia con los cuales comparar.

Se ha observado una gran uniformidad en las dimensiones esporales, por lo que han resultado de escasa utilidad para diferenciar entre las especies estudiadas, salvo en el caso de las especies tropicales y subtropicales, que se caracterizan por sus esporas pequeñas.

Con base en el estudio de las morfologías esporales por medio del MEB, postulamos la existencia de por lo menos dos tipos esporales diferentes. En parte, esta postura coincidiría con lo expuesto por Buchanan & Wilkie (1995), donde describen las esporas correspondientes al basidiocarpo BAFC 2557, para ellos *G. australe*, poseyendo un perisporio encogido que forma surcos longitudinales. El tratamiento con ácido crómico reveló cierto grado de anastomosis en sentido longitudinal entre los pilares, la

cual delimita los surcos (figura 21 e y f). El otro tipo esporal no presentaría dichos surcos, y al ser tratadas, las esporas no muestran fusión entre los pilares, sino una distribución uniforme de éstos. Ambas formas, constan de abundantes pilares exospóricos que les otorga un aspecto rugoso al MO, semejante a las esporas rugosas del subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*). Lamentablemente, hasta la fecha no se pudieron completar las observaciones, pero consideramos que aportarán información valiosa.

Entre los materiales estudiados no habría ninguno concordante con las características de *G. philippii*.

Dado que sólo el 40% de las colecciones posee datos completos sobre el sustrato hospedante, ello nos imposibilita realizar un análisis más detallado.

C) Conclusiones generales:

En cuanto a los caracteres de cultivo, cuando se comparan las codificaciones de una misma especie, obtenidas por diferentes autores (Intini, 1987 y Bazzalo & Wright, 1982), no existe coincidencia entre ellas. Esto posiblemente se deba a los distintos conceptos utilizados para definir las especies y/o al escaso número de aislamientos ensayados. En nuestro caso, sólo permitió distinguir los cultivos de ambos complejos. En consecuencia, y dado que el código de Nobles no arrojó datos informativos, se descartó dicha técnica.

En general, las bandas isoenzimáticas analizadas fueron compartidas por todos los aislamientos estudiados. Se observa que los valores de similitud morfológica son mayores que los obtenidos para la similitud enzimática. Un **valor dado** de SI, no asegura la existencia de una fuerte coincidencia en los caracteres morfológicos. Esto podría deberse a la gran diferencia en el número de caracteres empleados en cada caso. Cabe recordar que en el análisis de los patrones de bandas isoenzimáticas, hay una subestimación de la variabilidad, al considerar solamente aquellas bandas que aparecen constantemente; y aquellas con idéntica movilidad que se contabilizan como una sola banda. Es posible también, que la existencia de especies crípticas, no detectables por la

macro- y micromorfología, influyan en los valores de similitud. Por lo tanto, no es recomendable utilizar los sistemas isoenzimáticos, aquí ensayados, para la identificación de cultivos cuando los basidiomas estén perdidos. Sin embargo, la técnica empleada permite distinguir rápidamente entre cultivos de ambos complejos, debido a que se hallaron bandas diagnósticas al nivel de los subgéneros.

Respecto a la subdivisión del género, seguimos en líneas generales la propuesta de Steyaert (1980), pero por el momento no consideramos la división en secciones.

El hecho de que el 56% de los materiales carecen de datos sobre su sustrato hospedante, nos impide elaborar conclusiones al respecto. Sólo resta comentar que el 90% de los especímenes con datos sobre el hospedante, aparecen sobre angiospermas.

Es interesante destacar que *G. punctisporum* y *G. amazonense*, de distribución sudamericana, tienen el mismo rango de dimensiones de las esporas, la misma ornamentación esporal observada al MO y al MEB [cfr. figura 31 g) e i)], contexto crémico y píleo opaco, el cutis al MO aparece como una maraña de hifas entremezcladas, y resultan idénticos si se comparan sin tratamiento con KOH. Si bien *G. punctisporum* exhibe laca contextual, tal carácter no puede ser descartado en la otra especie, ya que sólo se ha estudiado una pequeña porción del holotipo. Con base en lo anterior, se podrían sinonimizar ambas especies, pero se considera conveniente mantenerlas separadas hasta tanto se pueda estudiar el holotipo entero de *G. punctisporum*.

Se obtuvieron reacciones antagónicas entre aislamientos obtenidos a partir de basidiomas coleccionados del mismo sustrato hospedante -coincidiendo con lo expuesto por Adaskaveg & Gilbertson (1987) para una especie perteneciente al complejo *G. lucidum* (*G. tsugae*). Así como también se obtuvieron reacciones de compatibilidad entre aislamientos de basidiomas desarrollados sobre el mismo sustrato.

En el presente estudio, resulta evidente la diferencia entre las clasificaciones derivadas de los caracteres morfológicos y de los caracteres moleculares. Esto se manifiesta tanto en la comparación visual de los dendrogramas, como en el cálculo de los coeficientes de correlación. Si bien no se obtuvo una incongruencia total, ésta ha sido muy alta. Existirían varias causas que contribuirían a tal situación. Así, se pueden mencionar: la plasticidad fenotípica, por la cual un mismo genotipo se expresa en forma diferente en ambientes distintos; las mutaciones somáticas, que provocan la existencia de genotipos levemente diferentes dentro del mismo individuo; la diferente tasa evolutiva de

los distintos caracteres; las causas metodológicas, como la interdependencia de caracteres, la cantidad y calidad de los mismos, la codificación adoptada, etc.

Los mayores problemas encontrados durante el desarrollo del trabajo, conciernen a aquellos taxones descritos en el pasado, sin las sutilezas tecnológicas de la investigación moderna. Muchas veces las descripciones antiguas son pobres o redundantes, el espécimen **tipo** de la especie está perdido o se encuentra en pésimo estado de conservación, dificultando una nueva descripción. Es así como la obtención de una interpretación definitiva de un nombre antiguo, puede requerir mucho más tiempo que la descripción de 20 nuevas especies en un grupo no acorralado por viejas descripciones.

La congruencia taxonómica es el grado de correspondencia entre diferentes clasificaciones de un mismo conjunto de organismos. Dos clasificaciones son perfectamente congruentes si postulan los mismos agrupamientos (cfr. Crisci & L. Armengol, 1983).

Frecuentemente la evolución al nivel morfológico y al nivel molecular están desacopladas. En consecuencia, los estudios con proteínas generalmente revelan patrones discordantes entre los niveles de variación enzimática y los límites taxonómicos inferidos a partir de criterios morfológicos.

Endler (1986) señala que, si bien es fácil demostrar los efectos de la selección natural sobre los caracteres morfológicos, no lo es sin embargo, para las alozimas. La postura actualmente aceptada, sostiene que estarían poco influenciadas por la selección natural, aunque no se tienen datos concretos al respecto. Este punto, forma parte de uno de los más controvertidos debates de la biología evolutiva, tanto como los contrastes entre el seleccionismo y el neutralismo. Por su parte, Minelli (1993), sostiene que el comportamiento neutral de las macromoléculas es objeto de intensas investigaciones y vívidos debates. Davis & Gilmartin (1985) confeccionaron una lista con docenas de géneros animales y vegetales, donde por lo menos dos especies morfológicas no diferían más, respecto de sus patrones electroforéticos, que un par de poblaciones coespecíficas. A veces, la situación inversa también es cierta. Hewitt (1988), estudiando los híbridos de dos razas de saltamones *Podisma pedestris*, encontró que las dos formas diferían considerablemente en la proporción de los loci enzimáticos, a pesar de que eran muy similares morfológicamente.

Luego cabe preguntarse, en qué medida una o pocas muestras poblacionales analizadas electroforéticamente para cada especie, representan la variabilidad de esa especie.

Discusión.

Bibliografía.

- ADASKAVEG, J. E. & GILBERTSON, R. L. 1986. Cultural studies and genetics of sexuality of *Ganoderma lucidum* and *G. tsugae* in relation with the taxonomy of the *G. lucidum* complex. *Mycologia* 78: 694-705.
- , 1987. Vegetative incompatibility between intraspecific dikaryotic pairings of *Ganoderma lucidum* and *G. tsugae*. *Mycologia* 79 (4): 603-613.
- , 1989. Cultural studies of 4 North American species in the *Ganoderma lucidum* complex with the comparison to *G. lucidum* and *G. tsugae*. *Mycol. Res.* 92: 182-191.
- ; 1995. Wood decay caused by *Ganoderma* species in *G. lucidum* complex. Proceedings of Contributed Symposium 59A,B 5th International Mycological Congress, (ed. P. K. Buchanan, R. S. Hseu & J. M. Moncalvo) Taipei, 135 pp.
- AMES, A. 1913. A consideration of structure in relation to genera of Polyporaceae. *Ann. Mycol.* 11: 211-253.
- AOSHIMA, K. 1954. Germination of basidiospores of *Elfvigia applanata* (Pers.) Karst. (*Fomes applanatus*). Government Forest Experimental Station Bull. 67: 1-18.
- ATKINSON, G. F. 1908 a. Observations on *Polyporus lucidus* Leys. and some of its allies from Europe and North America. *Bot. Gazette* 16:321-338.
- , 1908 b. On the identity of *Polyporus applanatus* of Europe and North America. *Annales Mycologici* 6:179-191.
- BAKSHI, B. K. 1971. Indian Polyporaceae (on trees and timber). Indian Council of Agricultural Research New Delhi :246 pp.
- BAZZALO, M. E. & WRIGHT, J. E. 1982. Survey of the Argentine species of the *Ganoderma lucidum* complex. *Mycotaxon*, 16 (1): 295-325.
- BERNICCHIA, A. 1990. Funghi lignicoli: Polyporaceae s. l. in Italia. Editto a cura dell' Instituto di Patologia Vegetale, pp 594.
- BOIDIN, J. 1954. Essai biotaxonomique sur les Hydnés Resupinés et les Corticiés. Etude spéciale du comportement nucléaire et des mycéliums. :255.
- BONDARTSEV, A. S. 1953. Polyporaceous fungi of the European part of the U. S. S. R. and the Caucasus. Acad. of Sc. U. S. S. R. Moscow Leningrad.

- BOUDIER, E. 1895. Description de quelques nouvelles especés de champignons récoltées dans les régions élevées des Alpes du Valais, en aout 1894. Bull. Soc. Mycol. France. 11: 27-30.
- BOURDOT, H. & GALZIN, A. 1925. Hymenomycètes de France (XI Porés). Bull. Soc. Mycol. France. 41 :98-255.
- BRESADOLA, J. 1890. Champignons de la Hongrie, recoltés en 1886-89 par M. le professeur V. Greschik, études par l'abbé Bresadola. Rev. Mycologique, 12 : 101-117 & 179-186.
- , 1916. Synonymia et adnotanda mycologica. Ann. Mycol. 14, :221-240.
- , 1932. Iconographia Mycologica, 21. Soc. Bot. Ital., Museo Civico di Storia Naturale di Trento :1004-1016.
- CHANG, T. T. & CHEN, T. 1984. *Ganoderma formosanum* sp. nov. on Formosan Sweet Gum in Taiwan. Trans. Brit. Mycol. Soc. 82: 731-733.
- CHOI, S. H., KIM, B. K., KIM, H. W., KWAK, J. H., CHOI, E. C., KIM Y. C., YOO, Y. B. & PARK Y. H. 1987. Studies on protoplast formation and regeneration of *Ganoderma lucidum*. Arch. Pharm. Res. 10:158-164.
- CHRISTENSEN, M. J., LEUCHTMAN, A., ROWAN, D. D. & TAPPER, B. A. 1993. Taxonomy of *Acremonium* endophytes of tall fescue (*Festuca arundinaceae*) meadow fescue (*F. pratensis*) and perennial rye-grass (*Lolium perenne*). Mycol. Res. 97:1083-1092.
- COOKE, M. C. 1885. Praecursores ad monographiam Polypororum, Grevillea, p. 80-114.
- CORNER, E. J. H. 1983. Ad Polyporaceae I. *Amauroderma* and *Ganoderma* . Beihefte Zur Nova Hedwigia 75, J. Cramer, Vaduz. 182 pp.
- CRISCI, J. V. & LOPEZ ARMENGOL, M. F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secret. Gral. de la Org. de los estados Americanos. Monog. 26, 132pp.
- CURTIS, W. 1781. Flora Londinensis, or plates and descriptions of such plants as grow wild in the environs of London. London. 2 ed.
- DAVIDSON, R. W., CAMPBELL, W. A. & BLAISDELL, D. J. 1938. Differentiation of wood decaying fungi by their reactions on gallic or tannic acid medium. J. Agricul. Res. 57: 683-695.

- DAVIS, J. I. & GILMARTIN, A. J. 1985. Morphological variation and speciation. Syst. Bot. 10 : 417-425.
- DILLENIIUS, J. J. 1719. Catalogus plantarum sponte circa. Giessam nascentium Francofurti ad Moenum. 8°, 240 pp. Appendix 174 pp.
- DONK, M. A. 1933. Revision der Niederlandischen Homo-Basidiomycetae - Aphyllophoraceae II. Mederl. Mycol. Ver. Meded. 22: 1-278.
- , 1948. Notes on Malesian Fungi I. Bull. Bot. Gardens. 3 (17): 473-482.
- , 1969. Notes on European Polypores- IV- On some species of *Ganoderma*. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen - Amsterdam, Proceeding Series C, 72 : 273-282.
- ENDLER, J. A. 1986. Natural selection in the wild. Monographs in Population Biology, 21. Princeton University Press, Princeton, NY.
- FRIES, E. M. 1821. Systema Mycologicum. Vol I. Upsala.
- , 1836-1838. Epicrisis systematis mycologici, seu synopsis Hymenomycetum. Upsaliae et Lundae, 8°, XII ,: 464-465.
- , 1851. Novae Symbolae Mycologicae. In peregrinis terris a Botanicis Danicis Collectae. Act. R. Soc. Upsala 3 (1), p. 17-136.
- , 1874. Hymenomycetes Europaei sive Epicriseos systematis mycologici, Ed. 2°, Upsala, :556-559.
- FURTADO, J. S. 1962. Structure of the spore of the Ganodermoideae Donk. Rickia 1: 227-241.
- , 1965. Relation of microstructures to the taxonomy of the Ganodermoideae (Polyporaceae) with special reference to the structure of the cover of the pilear surface. Mycologia 57 (4): 588-611.
- , 1967. Some tropical species of *Ganoderma* (Polyporaceae) with pale context. Persoonia 4 (4): 379 - 389.
- , 1981. Taxonomy of *Amauroderma* (Basidiomycetes, Polyporaceae). Memoirs of the New York Botanical Garden, 34, 109 pp.
- GAUDICHAUD-BAUPRE, CH. 1826. Botanique du voyage autour de monde par ordre du roi sui les corvettes l'Uranie et la Physicienne pendant les années 1817-1820 par M. Louis de Freycinet. Paris. 173.

- GILBERTSON, R. L. & RYVARDEN, L. 1986. North American Polypores 1: 287-308. Fungiflora- Oslo Norway.
- GRIGG, R. & LICHTWARDT, R. W. 1996 Isozyme patterns in cultured Harpellales. Mycologia 88 (2): 219-229.
- GOTTLIEB, A. M., SAIDMAN, B. O. & WRIGHT, J. E. 1995. Characterization of six isoenzymatic systems in Argentine representatives of two groups of *Ganoderma*. Proceedings of Contributed Symposium 59A,B 5th International Mycological Congress (ed. P. K. Buchanan, R. S. Hseu & J. M. Moncalvo) Taipei, 135 pp.
- GOTTLIEB, A. M., SAIDMAN, B. O. & WRIGHT, J. E. 1997. The genus *Ganoderma* in Southern South America. I Isoenzymatic studies. Mycological Research (en prensa).
- HADDOW, W. R. 1931. Studies in *Ganoderma*. J. Arnold Arboretum, :25-46.
- HARRINGTON, T. C., STEIMEL, J. P., WINGFIELD, M. J. & KILE, G. A. 1996. Isozyme variation and species delimitation in the *Ceratocystis coerulescens* complex. Mycologia 88: 104-113.
- HARRIS, J. W., BALLAL, S. K. & DANIEL, V. S. 1974. Starch gel electrophoresis of certain enzymes from five species of *Fomes*. Biochem Syst. and Ecol. 2:53-57.
- HANSEN, L. 1958. On the anatomy of the Danish species of *Ganoderma*. Bot. Tidsskr. 54:333-352.
- HEIM, R. 1962. L'organisation architectural des spores de Ganodermes. Rev. Mycol. 27: 199-212.
- HEWITT, G. M. 1988. Hybrid zones - natural laboratories for evolutionaty studies. Trends Ecol. Evol., 3 :158-167.
- HOLMGREN, P. K. & HOLMGREN, N. H. 1992. Plant Specialist Index. Index to specialists in the systematics of Plants and Fungi based on data from Index Herbariorum (Herbaria). Edition 8. Koeltz Scientific Books.
- HUMPHREY, C. J. & LEUS, S. 1931. A partial revision of the *Ganoderma applanatum* group, with particular reference to its oriental variants. Philipp. J. Sci. 45:483-589.
- , 1932. Studies and illustrations in the Polyporaceae III. Supplementary notes on the *Ganoderma applanatum* group. Phillip. Jour. Science 49 (2): 159-184.

- IMAZEKI, R. 1939. Studies on *Ganoderma* of Nippon. Bull. Tokyo Sci. Mus. 1: 29-52
- INTINI, M. 1987. Gli agenti di carie del genere *Ganoderma* nel verde urbano. Bollettino dell'Associazione Micologica Bresadola 30 (1-2): 20-32.
- JAHN, H., KOTLABA, F. & POUZAR, Z. 1980. *Ganoderma atkinsonii* Jahn, Kotl. et Pouz., spec. nova a parallel species to *Ganoderma lucidum*. Westfälische Pilzbriefe. 11 (6): 97-124.
- JUNGHUHN M., 1838. Praemissae in floram cryptogamicam Java insulae (Batavia). Verh. Batav. Genootsch. 17: 1-86.
- KALCHBRENNER, K. 1878. Fungi e Siberia et America Australi. Szibériai és Délamerikai Gombák, Budapest. Magyar Tudosmamynos Akad. :1 -23.
- KARSTEN, P. A. 1881. Enumeratio Boletinarum et Polyporarum Fennicarum systematate novo dispositorum. Rev. Mycol. 3 (9): 16-18.
- , 1889. Finlands basidisvampar. Socs. pro Fauna et Flora Fennica, :138 p.
- KAY, E. & VILGALYS, R. 1992. Spatial distribution and genetic relationships among individuals in a natural population of the oyster mushroom *Pleurotus ostreatus*. Mycologia 84 (2) :173 -182.
- KEPHART, S. R. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isoenzymes: a comparative analysis of techniques. Amer. J. Bot. 77 (5): 693-712.
- KERRIGAN, R. W. & ROSS, I. K. 1989. Allozymes of a wild *Agaricus bisporus* population: new alleles, new genotypes. Mycologia 81: 433-443.
- KIM, B. K.; KIM, H. W. & CHOI, E. C. 1995. Anti-HIV activities of *Ganoderma lucidum* Proceedings of Contributed Symposium 59A,B 5th International Mycological Congress (ed. P. K. Buchanan, R. S. Hseu & J. M. Moncalvo) Taipei, 135 pp
- KOTLABA, F. & POUZAR, Z. 1983. Taxonomické a nomenklatorické poznámky o *Trametes cervina* a *Ganoderma atkinsonii*. Česká Mykologie. 37: 49 -51.
- KOVACH, W. L. 1993. MVSP- A multivariate statistical package for IBM-PCs. Version 2.1L. Kovach Computing Services, Wales, UK.
- LEVEILLE, M. J. H. 1846. Description des champignons del'herbier du Museum de Paris. Ann. Sci. Nat., 3eme ser. 5: 126-129.

- LEYSSER, von F. W. 1783. Flora Halensis, exhibens plantas circa Halam Salicam crescentes secundum systema sexuale Linneanum distributas. Halae, 8° Ed., 305 pp.
- LINNEO, C. 1753. Species plantarum exhibentes plantas rite cognitatas etc. Holmiae 2 vol.- 2° ed..
- LLOYD, C. G. 1913. Mycological Writings 4. Letter 48 :8.
- , 1915. Synopsis of the genus *Fomes*. Mycological Writings 4: 209-288.
- , 1915. Synopsis of the genus *Polyporus*. Mycological Writings 4: 291-373.
- , 1923. Mycological Writings 7. Notes nº 70, :1242.
- LOHWAG, K. 1940. Zur Anatomie des Deckgeflechtes der Polyporaceen. Ann. Mycol. 38: 405-452.
- MARTÍNEZ, A. T.; BARRASA, J. M., MARTÍNEZ, M. J.; ALMENDROS, G. BLANCO, M. & GONZÁLEZ A. E. 1995. *Ganoderma australe*: a fungus responsible for extensive delignification of some Austral hardwoods. Proceedings of Contributed Symposium 59A,B 5th International Mycological Congress (ed. P. K. Buchanan, R. S. Hseu & J. M. Moncalvo) Taipei, 135 pp.
- MAY, G. 1988. Somatic incompatibility and individualism in the coprophilous basidiomycete *Coprinus cinereus*. Trans. Br. Mycol. Soc. 91 (3): 443- 451.
- MEIJER, G., MEGNEGEAU, B. & LINDERS, E. G. A. 1994. Variability for isozyme, vegetative compatibility and RAPDs markers in natural populations of *Phomopsis subordinaria*. Mycol. Res. 98 (3):267-276.
- MELO, I. 1986. Studies on the Aphyllophorales of Portugal. The genus *Ganoderma* Karst. Int. J. Mycol. Lichenol. 2 (2-3): 183-204.
- MICALES, J. A., BONDE, M. R. & PETERSON, G. L. 1986. The use of isozyme analysis in fungal taxonomy and genetics. Mycotaxon 37: 405-449.
- , 1992. Isozyme analysis in fungal taxonomy and molecular genetics. In: Handbook of Appl. Mycol. 4: 57-79.
- MICALES, J. A., STIPES, R. J. & BONDE, M. R. 1987. On the conspecificity of *Endothia eugeniae* and *Cryptonectria cubensis*. Mycologia 79 (5):707-720.
- MICHEL, M. 1729. Nova Plantarum genera. Florentiae, 4°, 234 pp.
- MILLER, R. N. G., HOLDERNESS, M., BRIDGE, P. D., PATERSON, R. R. M., SARIAH, M., HUSSIN, M. Z. & HILLSLEY E. J. 1995. A multidisciplinary

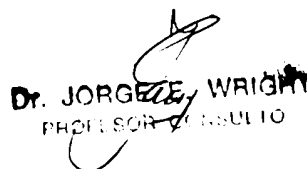
- approach to the characterization of *Ganoderma* in oil-palm cropping systems. Proceedings of Contributed Symposium 59A,B 5th International Mycological Congress (ed. P. K. Buchanan, R. S. Hseu & J. M. Moncalvo) Taipei, 135 pp.
- MINELLI, A. 1993. Biological Systematics. The state of the art. Chapman & Hall Eds., Londres. p. 383.
- MONCALVO, J. M., WANG, H. F., WANG, H. H. & HSEU, R. S. 1995. The use of ribosomal DNA sequence data for species identification and phylogeny in the Ganodermataceae. Proceedings of Contributed Symposium 59A,B 5th International Mycological Congress (ed. P. K. Buchanan, R. S. Hseu & J. M. Moncalvo) Taipei, 135 pp.
- MONTAGNE, J. F. C. 1856. Sylloge generum specierumque Cryptogamarum. Linnaeus Press, Amsterdam, Holanda, reprint 1971: 150-183.
- MUNSELL Soil Color Charts. 1954. Munsell Color Co., Inc. Baltimore, Maryland, U. S. A.
- MURRILL, W. A. 1902. The Polyporaceae of North America. I. The genus *Ganoderma*. Bull. Torrey Bot. Club 29: 599-608.
- , 1903. The Polyporaceae of North America - IV, The genus *Elfvigia*. Torrey Bot. Club 30: 296-301.
- , 1905. The Polyporaceae of North America - XI. A synopsis of the brown pileate species. Torrey Bot. Club 32: 353-371.
- , 1908. North American Flora. Vol. 9 (2) :113-124.
- , 1914. Northern Polypores. N. Y., 64 pp.
- , 1915. Tropical Polypores. N. Y.
- MURPHY, R. W., SITES, D.G., BUTH, D. G. & HAUFLER, C. H. 1990. Proteins I. Isozyme elctrophoresis. In: Molecular Systematics. D. M. Hillis & C. Moritz Eds. Sinauer Assoc. Inc. MA. USA. 588 pp.
- NOBLES, M. K. 1958. Cultural characters as a guide to the taxonomy ond phylogeny of the Polyporaceae. Can. J. Bot. 36:883-926.
- , 1965. Identification of cultures of wood-inhabiting hymenomycetes. Can. J. Bot. 43:1097-1139.
- OVERHOLTS, L. O. 1953. The Polyporaceae of the United States, Alaska and Canada. Univ. of Michigan Press, Ann Arbor. 446 p.

- PASTEUR, N. & PASTEUR, G. 1988. Practical Isozyme Genetics. BonHomme, J.; Catalan, J. and Britton-Davidian Eds., Ellis Horwood Limited.
- PATOUILLARD, N. 1889. Le genre *Ganoderma*. Bull. Soc. Mycol. France 5: 64-80.
- PEGLER, D. N. & YOUNG, T. W. K. 1973. Basidiospore form in the British species of *Ganoderma* Karst. Kew Bull. 28: 351-364.
- PERREAU, J. 1973. Contribution à l'étude de ornements sporaux chez les Ganodermes. Rev. Mycol. (Paris), 37 : 4-252.
- PERSOON, C. H. 1799. Observationes Mycologicae. Pars 2: 2. Lipsiae & Lucernae.
- , 1801. Synopsis methodica fungorum, sistens enumerationem omnium hucusque detectarum specierum, cum brevibus descriptionibus nec non synonymis et observationibus selectis. Gottingae (Dietrich), 8° ed., 706 pp.
- PETERSEN, J. E. 1987. *Ganoderma* in Northern Europe. The Mycologist. Bull. Brit. Mycol. Soc. 21: 62-67.
- PILAT, A. 1936. Atlas des champignons de l'Europe. Polyporaceae I. Tome III: 478.
- RAJCHENBERG, M. & WRIGHT, J. E. 1987. Type studies of Corticiaceae and Polyporaceae (Aphyllorphorales) described by C. Spegazzini. Mycologia 79 (2): 246-264.
- RICK, J. 1938. Monographia das poliporineas riograndensis. Broteria 7 : 5-21.
- , 1958. Basidiomycetes eubasidii in Rio Grande do sul. 4. Polyporaceae : 200-237.
- RIDGWAY, R. 1912. Color Standards and Color Nomenclature. Washington.
- RIDGWAY, G. J., SHERBURNE, S. W. & LEWIS, R. D. 1970. Polymorphism in the esterases of Atlantic herring. Trans. of American Fisheries Society 99: 147-151.
- ROLF, J. F. 1993. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 1.8. Exeter Software. Applied Biostatistics Inc. N. Y.
- RYVARDEN, L. 1976. The Polyporaceae of North Europe. Vol 1 Fungiflora Oslo-Norway.
- , 1981. Type studies in the Polyporaceae 17. Species described by F. W. Junghum. Persoonia 11 (3) :369-372.
- , 1985. Type studies in the Polyporaceae 17. Species described by W. A. Murrill. Mycotaxon 23: 169-198.

- , 1989. Type studies in the Polyporaceae - 21. Species described by C. G. Lloyd in *Cyclomyces*, *Daedalea*, *Favolus*, *Fomes* and *Hexagonia*. Mycotaxon 35: 229-236.
- , 1990. Type studies in the Polyporaceae - 22. Species described by C. G. Lloyd in *Polyporus*. Mycotaxon 38: 83-102.
- , 1991. Genera of Polypores. Nomenclature and taxonomy. Synopsis Fungorum 5. Fungiflora Oslo- Norway; 363 pp.
- & GILBERTSON, R. L. 1993. European Polypores. Part 1 Synopsis Fungorum 6. Fungiflora Oslo- Norway; 268 pp.
- SACCARDO, P. A. 1888-1931. Sylloge Fungorum. 6 :175.
- SAIDMAN, B. O. 1985. Estudio de la variación alozimica en el género *Prosopis*. Tesis Doctoral. F. C. E. y N. - U. B. A.
- SELANDER, R. K., SMITH, M. H., YANG, S. J., JOHNSON, W. E. & GENTRY, J. B. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus* I. Variation in the old field mouse (*Peromyscus polionotus*). Univ. Texas Publ. 103: 49-90.
- SHAW C. R. & PRASAD, R. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. Biochem. Genetics 4: 297-320.
- SINGER, R. 1975. The Agaricales in Modern Taxonomy. J. Cramer, Vaduz- Alemania. 3era. Ed.: 912.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R. 1973. Numerical taxonomy. The principle and practice of numerical classification. W. H. Freeman & Co. San Francisco, Ca.; XV; :573.
- SOLTIS, D. E., HAUFLE, C. H., DARROW, D. C. & GASTONY, G. J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns. A compilation of grinding buffers gel and electrode buffers, and staining schedules. Amer. Fern J. 73: 9-27.
- SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A. 1963. Principles of Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco, Ca. : 359.
- STEARNS, W. T. 1992. Botanical Latin. History, grammar, syntax, terminology and vocabulary. 4th Ed., David & Charles Eds. pp 546.

- STEVENSON, J. A. & CASH, E. K. 1936. The new fungus names proposed by C. G. Lloyd. Bull. of the Lloyd Library and Museum of Botany, Pharmacy and Materia Medica. Mycological Series 8: 80-89 & 96-126.
- STEYAERT, R. L. 1961 a). Genus *Ganoderma* (Polyporaceae). Taxa nova I, Bull. Jard. Bot. de L'etat Bruxelles 31: 69-83.
- , 1961 b). Note on the nomenclature of fungi and incidentally of *G. lucidum*. Taxon 10: 251-252.
- , 1962. Genus *Ganoderma* (Polyporaceae). Taxa nova II, Bull. Jard. Bot. de L'etat Bruxelles 32: 89-104.
- , 1967 a). Considérations générales sur le genre *Ganoderma* et plus spécialement sur les espèces europeenes. Bull. Soc. Royale de Botanique de Belgique, Tome 100:189.
- , 1967 b). Les *Ganoderma* palmicoles; Bull. Jard. Bot. Nat. de Belgique. 37 (4): 465-492.
- , 1972. Species of *Ganoderma* and related genera mainly of the Bogor and Leiden Herbaria. Persoonia 7: 55-118.
- , 1975. The concept and circumscription of *Ganoderma tornatum*. Trans. Br. Mycol. Soc. 65: 451-467.
- , 1980. Study of some *Ganoderma* species. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 50: 135-186.
- TENG, S. C. 1996. Fungi of China. Ed. R. P. Korf, Mycotaxon LTD, N. Y., 586 pp.
- TEOW, S. S. 1995. The therapeutic value of *Ganoderma lucidum* . Proceedings of Contributed Symposium 59A,B 5th International Mycological Congress Vancouver, (ed. P. K. Buchanan, R. S. Hseu & J. M. Moncalvo) Taipei, 135pp.
- TORREND, S. J. 1920. Les Polyporacées du Brésil. I. Le genre *Ganoderma* . Broteria, Serie Botanica 18: 23-45 .
- TORTIC, M. 1971. *Ganoderma adspersum* (Schulz.) Donk (= *G. europaeum* Sty.) and its distribution in Jugoslavia. Acta Bot. Croat. 30: 113-118.
- , 1985. Distribution of Polypores in Jugoslavia. Acta Bot. Croat 44: 59-71.
- VALLEJOS, C. E. 1983. Enzyme activity staining. In: Isoenzymes in Plant Genetics and Breeding. Eds. S. D. Tanksley and T. J. Orton. A: 469-516. Amsterdam, Elsevier.

- WANG, B-C & HUA, J. 1991 A cultural atlas of some *Ganoderma* cultures. Culture Collection and Research Center. F. I. R. D. I., Hsinchu, Taiwan, Republic of China.
- WASSON, R. G. 1969. Soma. Divine Mushroom of Immortality. Harcourt Brace Jovanovich Inc., pp. 380.
- WEIR, J. R. 1926. A pathological survey of the Para Rubber tree (*Hevea brasiliensis*) in the Amazon Valley. U. S. Dept. of Agriculture. Dept. Bull. # 1380 :1-130.
- WENDEL, J. F. & WEEDEN, N. F. 1990. Visualization and interpretation of Plant Isozymes. In: Isoenzymes in Plant Biology :5-46. Ed. Soltis, D. E. and P. S. Soltis. London. Chapman and Hall.
- WILLARD, T. & JONES, K. 1990. Reishi Mushroom. Herb of spiritual Potency and Medical Wonder. Sylvan Press. Washington. 165pp.
- YANG, Q Y., FANG J. N. & YANG X. T. 1995. The isolation and identification of two polysaccharides of *Ganoderma lucidum* (GL-A, GL-B). Proceedings of Contributed Symposium 59A,B 5th International Mycological Congress(ed. P. K. Buchanan, R. S. Hseu & J. M. Moncalvo) Taipei, 135 pp .
- ZERVAKIS, G., SOURDIS, J. & BALIS, C. 1994. Genetic variability and systematics of 11 *Pleurotus* species based on isozyme analysis. Mycol. Res. 98 (3): 329-341.
- ZHAO, J-D. 1989. The Ganodermataceae in China. Bibliotheca Mycologica. Band 132. J. Cramer Eds. Berlin Stuttgart :176 p.

Dr. JORGE E. WRIGHT
PROFESSOR OF BOTANY

Es probable que *G. oroflavum* (Lloyd) Teng, sea la misma especie, pero hasta tanto se puedan estudiar comparativamente se mantendrán como especies autónomas.

Ganoderma lipsiense (Batsch) Atk., Ann. Mycol. 6 :189. 1908.

Figuras 31 h) y 34 f).

= *Boletus lipsiensis* Batsch, Elench. Fung. Contin. Prima, :183-187, fig. 130. 1786.

= *Boletus applanatus* Persoon, Obs. Mycol. 2 :2. 1799.

Ganoderma applanatum (Pers.) Pat., Bull. Soc. Myc. France 5 :67. 1889.

Basidiocarpo demediado, grande, mayor a 20 cm de ancho, y del lugar de adherencia hasta el margen 10-12 cm de largo, leñoso, castaño pardusco; píleo ceniciento-rojizo, acanelado grisáceo, apenas zonado, pulverulento, glabro, tuberoso, rugoso, zonado, a veces imbricado, la mayor parte de las veces realmente solitario, cubierto de esporas; cutícula crustácea rígida, finalmente frágil [consistencia dura a intermedia]; margen duro, acanelado comprimido, tumefacto, obtuso, brevemente ancho y lobado, blanco ceniciento; contexto castaño rojizo, pálido-fusco, subferrugíneo, corchoso y tenáz, delgado, 0.5 cm de grosor; tubos en una capa, castaño claro, casi concoloros con el píleo, 10-13 mm de long.; poros al principio blancos luego concoloros con el píleo, finalmente ferrugíneos, bocas blancas, 5-6 por mm, cuando manoseado se tornan castañas; margen sin poros en toda la circunferencia, obtuso.

Cutis tricondermoide. Esporas 7-9 (10) x 5-7 mm; ovoides, tratadas y observadas con MEB, exhiben abundantes pilares distribuidos uniformemente sobre la superficie esporal, sin anastomosis.

Lectotipo seleccionado: Herbario Persoon, como *P. fomentarius* β *applanatus*. Persoon n° 393, leg. C. H. Persoon; dat. ? (Donk, 1933) (L #910-263-520!).

Material estudiado: ver tabla 9 (Resultados).

Obs.: Persoon (op. cit.) dio como habitat: sobre troncos de *Fagus*. Fries (1836 :465, n° 157), describe a *P. applanatus*, sobre troncos de *Fagus*, *Quercus* y *Populus tremulus*. Lamentablemente, tampoco Fries da indicios sobre el origen del material. Luego, en 1874, repite la descripción, considerando entre los sinónimos a *B. lipsiensis* Batsch. La descripción que antecede se basa en las realizadas por Batsch, Fries y Persoon y el estudio del lectotipo seleccionado por Donk (1933), cuyos caracteres

Figura 26: Anatomía de los cutis (subgénero *Elfvigia*). Anamixodermis: a) *G. lobatoideum* (holotipo); b) *G. aff. lobatum* (BAFC 1521). Tricodermis: c) *G. aff. brownii* (BAFC 1536); d) *G. oerstedii* (holotipo). Barras = 10 µm.

Figura 30: Esporas de holotipos del subgénero *Ganoderma* (= complejo *G. lucidum*) observadas con MEB. a) *G. bibadiostratum*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; b) *G. platense*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; c) *G. chaffangeonii*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; d) *G. argillaceum*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; e) *G. resinaceum*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; f) *G. sulcatum*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; g) *G. sessile*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; h) *G. zonatum*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; i) *G. praelongum*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x; j) *G. pulverulentum*, c. t. (izq.), s. t. (der.), 7400x. Barras = 10 µm. La barra vertical corresponde a g); la horizontal vale para todos los restantes. [c. t. = con tratamiento; s. t. = sin tratamiento].

Figura 31: Esporas de holotipos observadas con MEB. a) Subgénero *Ganoderma*: *G. subamboinense* var. *laevisporum*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x. Subgénero *Elfvingia*: b) *G. oerstedii*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; c) *G. brownii*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; d) *G. lobatoideum*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; e) *G. polyzonum*, s. t., 7400x; f) *G. lobatum*, s. t. (izq.), c. t. (der.), 7400x; g) *G. punctisporum*, c. t., 7400x; h) *G. lipsiense* (= *G. applanatum*), c. t., 7400x; i) *G. amazonense*, c. t., 7400x. Barras = 5 mm, la izquierda vale para a), g), h) e i); la barra derecha vale para b), c), d), e) y f).