**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**
**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, NATURALES Y AMBIENTALES**
**CARRERA DE BIOLOGÍA**

**MONOGRAFÍA**

**Olivia Isabella Yerovi Mena**

**Dra. Catalina Lilian Quintana Medina**

# Desentrañando la taxonomía y la interacción entre el árbol amazónico *Adenocalymma cladotrichum* y *Marasmius*

**Botánica y Micología**

**Quito, 2026**

# CERTIFICACIÓN

**CERTIFICACIÓN**

**Certifico que la monografía en Biología, de la Srta. Olivia Isabella Yerovi Mena, ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas, por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.**

Catalina Quintana

Firmado digitalmente por Catalina Quintana
Fecha: 2026.07.14 09:33:53 -05'00'

**Firma del director de la Monografía**

**Catalina Quintana PHD**

**Quito, 25 de julio del 2026**

# Tabla de Contenido

**1. RESUMEN ..... 5**

**2. ABSTRACT ..... 7**

**3. INTRODUCCIÓN ..... 9**

**4. OBJETIVOS ..... 11**

4.1. OBJETIVOS GENERALES ..... 11

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS ..... 11

4.2.1. Proponer la interacción ecológica y taxonomía del hongo colonizador que coloniza a *A. cladotrichum*, basándose en una comparación con *Brunneocorticium corynecarpon*, un hongo patógeno similar. ..... 11

4.2.2. Realizar una revisión y análisis de la base de datos preliminares de la ecología, biología y desarrollo de *A. cladotrichum* disponibles gracias al estudio de la parcela de 50 ha del Parque Nacional Yasuní, para encontrar patrones que demuestren el tipo de interacción y dinámica que conlleva con el hongo. ..... 11

**5. FUNDAMENTO TEÓRICO ..... 12**

5.1. Distribución, ecología, caracteres diagnósticos y posicionamiento filogenético y taxonómico actual de *Adenocalymma cladotrichum* ..... 12

*5.1.1.* Posicionamiento filogenético y taxonómico actual de *A. cladotrichum* . 12

5.1.2. Distribución de *Adenocalymma cladotrichum* ..... 14

*5.1.3.* Caracteres diagnósticos de *Adenocalymma cladotrichum* ..... 16

5.2. Conocimiento taxonómico, filogenético, biogeográfico, morfológico y ecológico del hongo colonizador del género *Marasmius* ..... 19

5.2.1. Conocimiento taxonómico y filogenético actual sobre *Marasmius* ..... 20

5.2.2. Conocimiento biogeográfico, morfológico y ecológico del hongo colonizador del género *Marasmius*..... 21

5.2.3. Rasgos funcionales, desempeño y *fitness* de las plantas ..... 24

**6. METODOLOGÍA..... 26**

6.1. Análisis microscópico, taxonómico y filogenético de secuencias y muestras preliminares de *Marasmius.*..... 26

6.1.1. Análisis taxonómico y filogenético..... 26

6.2. Recolección de datos de la PDBY de 50 hectáreas y análisis de rasgos funcionales y presencia/ ausencia del hongo..... 27

**7. RESULTADOS ..... 30**

7.1. Análisis filogenético de muestras preliminares de *Marasmius* ..... 30

**8. DISCUSIÓN..... 43**

8.1. Discusión del análisis filogenético de muestras preliminares. ..... 43

8.2. Discusión sobre efectos en rasgos funcionales y de desempeño en *A. cladotrichum* por su interacción con el hongo colonizador ..... 45

8.3. Discusión sobre epifitismo y presencia o ausencia del hongo ..... 46

**9. CONCLUSIONES..... 48**

**10. BIBLIOGRAFÍA..... 51**

# 1. RESUMEN

La Amazonía ecuatoriana alberga una alta diversidad arbórea en la que ciertas especies, como *Adenocalymma cladotrichum* (Bignoniaceae), dominan el sotobosque. Una de sus interacciones más llamativas, y a la vez menos estudiadas, es la presencia de un hongo blanco rizomórfico que coloniza su corteza, potencialmente patógeno y morfológicamente similar a *Brunneocorticium corynecarpon* (Campanellaceae), pero cuya identidad taxonómica y rol ecológico permanecen sin resolver. Bajo este contexto, el presente estudio buscó comprender la interacción biológica entre *A. cladotrichum* y el hongo blanco que cubre su corteza, mediante tres objetivos específicos: recopilar datos biológicos y ecológicos y de distribución de *A. cladotrichum*, establecer las bases del conocimiento taxonómico, morfológico y ecológico del hongo colonizador comparándolo con *B. corynecarpon*; y analizar la base de datos preliminar de la parcela de 50 hectáreas del Yasuní para identificar patrones de interacción. Se hipotetizó que el hongo pertenece al género *Marasmius* y establece una relación parasítica dependiente de los rasgos del hospedero. Metodológicamente, se realizó una revisión bibliográfica sistemática, una identificación taxonómica del hongo mediante comparación BLAST de secuencias ITS (5.8S) en NCBI y la construcción de un árbol filogenético de máxima verosimilitud en IQ-TREE (modelo GTR, bootstrap ultrarrápido de 1000 réplicas) con secuencias de muestras BPX del fungario QCAM-PUCE, representantes de *Marasmius*, *B. corynecarpon* y un grupo externo de Omphalotaceae; adicionalmente, en R se depuró la base de datos del censo 2025 (528 individuos) y se generó una escala continua de colonización del hongo (0–1) para ajustar modelos de regresión lineal simple frente a rasgos funcionales (DAP, altura, número de hojas) y de desempeño (flores, frutos), así como análisis de proporciones y errores estándar para evaluar la relación con el epifitismo. Los resultados confirmaron filogenéticamente que las muestras BPX2, BPX2_2 y BPX3_2 se agrupan en un clado con soporte máximo (bootstrap = 100) junto a *Marasmius purpureostriatus*, respaldando su pertenencia al género *Marasmius*,

aunque la resolución del marcador único limita una asignación definitiva. El análisis de la base de datos no detectó relación estadísticamente significativa entre la escala de colonización del hongo y los rasgos funcionales o de desempeño (todos los valores $p > 0,05$ y $R^2 < 0,004$), pero sí evidenció una asociación negativa entre la presencia del hongo y el epifitismo, ya que la proporción de individuos con epífitas disminuyó del 79,7 % en árboles sin hongo al 42,7 % en árboles colonizados; paralelamente, los individuos que presentaron simultáneamente hongo y epífitas exhibieron el mayor DAP (288 mm) y la mayor altura (3,83 m) promedio. En conclusión, este estudio aporta la primera caracterización integrada de la distribución, filogenia y dinámica ecológica del hongo colonizador de *A. cladotrichum*, situándolo provisionalmente en el género *Marasmius* y mostrando una interacción más compleja que el parasitismo clásico inicialmente hipotetizado, en la que el hongo inhibe el epifitismo pero no compromete el desempeño del hospedero. Estos hallazgos sientan las bases biológicas necesarias para abordar futuros estudios sobre dependencia denso-negativa y las dinámicas que sostienen la dominancia de *A. cladotrichum* en los bosques tropicales amazónicos.

**Palabras clave:** interacción planta-hongo, epifitismo, rasgos funcionales y de desempeño.

# 2. ABSTRACT

The Ecuadorian Amazon harbors a high tree diversity in which certain species, such as *Adenocalymma cladotrichum* (Bignoniaceae), dominate the understory. One of its most striking yet least studied interactions is the presence of a white rhizomorphic fungus that colonizes its bark, potentially pathogenic and morphologically similar to *Brunneocorticium corynecarpon* (Campanellaceae), but whose taxonomic identity and ecological role remain unresolved. Within this context, the present study sought to understand the biological interaction between *A. cladotrichum* and the white fungus that covers its bark, through three specific objectives: to compile biological, ecological, and distributional data of *A. cladotrichum*; to establish the baseline taxonomic, morphological, and ecological knowledge of the colonizing fungus by comparing it with *B. corynecarpon*; and to analyze the preliminary database from the 50-hectare plot at Yasuní to identify interaction patterns. It was hypothesized that the fungus belongs to the genus *Marasmius* and establishes a parasitic relationship dependent on host traits. Methodologically, a systematic literature review was conducted, along with a taxonomic identification of the fungus through BLAST comparison of ITS (5.8S) sequences in NCBI and the construction of a maximum likelihood phylogenetic tree in IQ-TREE (GTR model, ultrafast bootstrap with 1000 replicates) using BPX samples from the QCAM-PUCE fungarium, representatives of *Marasmius*, *B. corynecarpon*, and an outgroup from Omphalotaceae; additionally, the 2025 census database (528 individuals) was cleaned in R and a continuous fungal colonization scale (0–1) was generated to fit simple linear regression models against functional traits (DBH, height, number of leaves) and performance traits (flowers, fruits), along with proportion analyses and standard errors to evaluate the relationship with epiphytism. The results phylogenetically confirmed that samples BPX2, BPX2_2, and BPX3_2 cluster in a clade with maximum support (bootstrap = 100) together with *Marasmius purpureostriatus*, supporting their placement within the genus *Marasmius*, although the resolution of a single marker limits a definitive assignment. The

database analysis did not detect a statistically significant relationship between the fungal colonization scale and functional or performance traits (all p-values > 0.05 and $R^2 < 0.004$), but it did reveal a negative association between fungal presence and epiphytism, as the proportion of individuals with epiphytes decreased from 79.7% in trees without fungus to 42.7% in colonized trees; in parallel, individuals that simultaneously presented fungus and epiphytes exhibited the highest average DBH (288 mm) and the greatest average height (3.83 m). In conclusion, this study provides the first integrated characterization of the distribution, phylogeny, and ecological dynamics of the fungus colonizing *A. cladotrichum*, provisionally placing it within the genus *Marasmius* and revealing an interaction more complex than the classic parasitism initially hypothesized, in which the fungus inhibits epiphytism but does not compromise host performance. These findings lay the biological foundation needed to address future studies on negative density dependence and the dynamics that sustain the dominance of *A. cladotrichum* in Amazonian tropical forests.

**Keywords:**, plant-fungus interaction, epiphytism, functional and performance traits.

# 3. INTRODUCCIÓN

La Amazonía es una región biogeográfica que alberga el bosque tropical lluvioso más extenso y biodiverso del planeta (Da Silva et al., 2005; Enríquez et al., 2025). En Ecuador, esta región destaca por sus elevados niveles de diversidad vegetal (Guevara et al., 2016). Actualmente se han registrado 2.296 especies de árboles amazónicos en el país; sin embargo, se estima que la riqueza total oscila entre 5.487 y 6.827 especies, lo que sugiere que entre el 42 % y el 63 % de la flora arbórea aún permanece sin ser documentada (Andino et al., 2019). Entre esta diversidad ocurren especies que dominan el bosque por su número de individuos, como en el caso de *Adenocalymma cladotrichum (*Sandwith) L.G Lohmann (basiónimo *Memora cladotricha* Sandwith), una especie de árbol muy común en el sotobosque de la familia Bignoniaceae y que crece en toda la Amazonía (Valencia et al., 2004; Pérez et al., 2014). Según el libro *Árboles emblemáticos de Yasuní, Ecuador* (Pérez et al., 2014), en el Parque Nacional Yasuní la especie está ampliamente distribuida y es una de las especies más abundantes (Según Valencia et al. (2004): 101,2; 117,4; 97,9 y 83 individuos por hectárea en pendiente media, cresta superior, bosque secundario y toda la parcela respectivamente) en la Parcela de Dinámica Forestal (FDP) de 50 hectáreas.

Para poder entender por qué la mayoría de especies son raras en los bosques tropicales, se han planteado algunas hipótesis, entre ellas, la denso dependencia-negativa (DDN), cuyo efecto es mayor en las especies raras que en las comunes (Comita et al., 2010). La DDN puede darse por enemigos naturales, incluyendo, por ejemplo, los hongos patógenos (que afectan mucho a las semillas y brotes) (Hazelwood et al., 2021). El caso de *A. cladotrichum,* es interesante ya que, a pesar de ser una especie común, sus tallos aparecen frecuentemente tapizados por un hongo blanco (Pérez et al., 2014). Los indígenas de las comunidades Uitoto, Andoke y Muinane de la Amazonía colombiana, describen a este hongo como un “polvo” blanco dañino, afirmando que seca el árbol, y también que brilla en la oscuridad, dando la impresión de que el tronco es bioluminiscente debido a una

colonización completa, aunque también se interpreta que esta bioluminiscencia posiblemente sea un fenómeno por el reflejo de la luz de la luna sobre el hongo (Vasco et al., 2008). En otro estudio realizado en los bosques lluviosos de Guayana y Belice se encontró un hongo blanco corticoide, identificado como *Brunneocorticium corynecarpon*, un basidiomiceto rizomórfico y aéreo que cubre troncos y hojas y se considera un patógeno que infecta brotes jóvenes, árboles y arbustos nativos (Koch et al., 2018). Es probable que el hongo que coloniza a *A. cladotrichum* tenga este tipo de interacción biológica con su hospedero.

En este contexto, surge la duda si el hongo potencialmente patógeno que coloniza a *A. cladotrichum,* tiene alguna relación con la supervivencia y abundancia de su huésped, en este caso, como un efecto menor de DDN, lo que permite que unas pocas especies sean desproporcionadamente abundantes a escala local (Metz et al., 2010), o si en realidad el hongo no tiene un efecto perjudicial, y por tanto no controla la abundancia local de *A. cladotrichum.*

Aunque la evidencia apunta a un posible parasitismo (Koch et al., 2018;Vasco-Palacios et al., 2008) este trabajo se enfocará principalmente en investigar si efectivamente es así o si se trata de otro tipo de interacción biológica como mutualismo o comensalismo y como esta interacción puede influir en su abundancia.

Para entender el tipo de interacción entre *A. cladotrichum* y el hongo blanco es necesario responder algunas preguntas sobre la biología del hongo, por ejemplo: ¿Cómo se reproduce y dispersa?; ¿Produce efectivamente bioluminiscencia? ¿qué tipo de interacción tiene el hongo con la planta: ¿es un patógeno que le provoca eventualmente la muerte? ¿los individuos afectados por el hongo mueren más rápido que los no afectados? ¿o quizá hay indicios de una ineteracción positiva entre el hongo y la planta? ¿Es un hongo especialista o generalista? Tal vez las respuestas a estas preguntas ayudan a desentrañar por qué *A. cladotrichum* es tan abundante en los bosques amazónicos.

# 4. OBJETIVOS

## 4.1. OBJETIVOS GENERALES

Comprender la interacción biológica que puede existir entre *A. cladotrichum* y el hongo blanco de corteza.

## 4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

4.2.1. Proponer la interacción ecológica y taxonomía del hongo colonizador que coloniza a *A. cladotrichum*, basándose en una comparación con *Brunneocorticium corynecarpon*, un hongo patógeno similar.

4.2.2. Realizar una revisión y análisis de la base de datos preliminares de la ecología, biología y desarrollo de *A. cladotrichum* disponibles gracias al estudio de la parcela de 50 ha del Parque Nacional Yasuní, para encontrar patrones que demuestren el tipo de interacción y dinámica que conlleva con el hongo.

# 5. FUNDAMENTO TEÓRICO

## 5.1. Distribución, ecología, caracteres diagnósticos y posicionamiento filogenético y taxonómico actual de *Adenocalymma cladotrichum*

### *5.1.1.* Posicionamiento filogenético y taxonómico actual de *A. cladotrichum*

Previamente, la clasificación y denominación de especies de la tribu Bignoniae estaba basada en la morfología, que varía bastante entre individuos incluso dentro una misma especie, lo que ha resultado en una amplia circunscripción de géneros (Lohmann y Taylor, 2014). Actualmente, después de varias revisiones filogenéticas y moleculares, muchos géneros se encuentran anidados entre sí, como en el caso del género *Adenocalymma* Mart. ex Meisn y el género *Memora* Miers (Fonseca y Lohmann, 2019).

En las investigaciones históricas de Bignoniaceae, varios botánicos (i.e., Sandwith, 1940; Gentry, 1976; Udulutsch et al., 2013; Lohmann & Taylor, 2014) notaron las similitudes entre estos dos géneros, antiguamente separados. Sandwith (1937), mencionaba que *Memora* es el género morfológicamente más parecido a *Adenocalymma*. Estos dos géneros compartían profilos, brácteas, bractéolas y cáliz con nectarios pateliformes, pero se asociaba a *Memora* con folíolos compuestos (2–3-pinnados o de más folíolos) o la superficie glabra de la corola, mientras que *Adenocalymma* se distinguía por tener hojas bifoliadas con zarcillo simple(Sandwith, 1937; Udulutsch et al., 2013).

El primer quiebre filogenético fue realizado por Lúcia G. Lohmann (2006) en su publicación científica "*Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignonieae, Bignoniaceae)",* en donde se realizó un análisis molecular de toda la tribu Bignoniae, con 120 especies (de 360) y usando secuencias del gen plastidial ndhF y del intrón nuclear PepC. Las especies de *Memora* incluidas en el análisis fueron anidadas dentro del

género *Adenocalymma*, evidenciando que *Memora* no formaba un grupo independiente y natural separado de *Adenocalymma.* Como siguiente paso, Lohmann & Taylor (2014) complementaron los análisis moleculares con la identificación de sinapomorfías morfológicas (tricomas cupulares en brácteas, bractéolas, cáliz, profilos y frutos) que sustentaron a un clado monofilético y con ancestría común, y permitieron anidar formalmente a *Memora* en *Adenocalymma.* La circunscripción más reciente, validada por Fonseca & Lohmann (2019), amplió el muestreo al ~ 90% de las especies reconocidas usando plastomas completos o casi completos, más secuenciación Sanger. Así, se reconoció que el clado "*Adenocalymma*" absorbe cuatro géneros anteriores: *Adenocalymma*, *Gardnerodoxa*, *Memora* y *Neojobertia*; y complementa su estudio con una sinopsis contundente de *Adenocalymma*: sinonimia, distribución, comentarios taxonómicos, entre otra información.

Basada en la nueva clasificación genérica apoyada en filogenia molecular (Lohmann, 2006), se realizó la nueva combinación de *Memora cladotricha* a *Adenocalymma cladotrichum* (Sandwith) L.G Lohmann publicado en el *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela (Hokche et al., 2008).* Además, Fonseca y Lohmann (2019) sinonimizaron bajo esta especie a *Adenocalymma aspericarpum* (A.H. Gentry) L.G. Lohmann, aunque algunas autoridades aún mantienen ambos táxones como distintos. Según la plataforma *Tropicos.org*, una base de datos botánica en línea gestionada por el Jardín Botánico de Missouri**,** otras especies anidadas/sinónimas de *A. cladotrichum* son: *Memora aspericarpa* A.H Gentry*, Memora difusa* Miers*, Memora mirandensis* Pittier ex Schnee.

La historia filogenética de *Adenocalymma* y *Memora* es la de dos morfotipos que convivían dentro de un mismo linaje monofilético neotropical. Los caracteres morfológicos que confundían a los botánicos y generaban desacuerdo en la posición taxonómica de *Adenocalymma* y *Memora,* eran la corola (color, forma o tricomas) o las hojas 2–3-pinnadas en *Memora*, con muchos folíolos dispuestos en varios niveles, a diferencia de las hojas bifoliadas con un zarcillo simple terminal en *Adenocalymma*. En realidad, estos caracteres que se consideraban diagnósticos son altamente homoplásicos, es decir, algunos

árboles dentro del linaje de *Adenocalymma* cambiaron muchas veces el mismo estado de carácter de forma independiente y puntada (cambio fenotípico brusco) (Fonseca, 2017). Por lo tanto, estas homoplasias no son evidencia de separación de linajes, pues la evidencia real de la filogenia de *Adenocalymma* son los resultados de la secuenciación de ADN y de las sinapomorfías morfológicas (pecíolos y peciolulos artículados) (Fonseca, 2017)

Es importante entender la razón ecológica del porqué *Adenocalymma* cambia sus hojas (y otros caracteres) a los de tipo *Memora.* Aunque la razón aún no es comprendida plenamente, se podría inferir que la colonización de diferentes ambientes conlleva a un cambio fenotípico adaptado a las condiciones en las que el árbol se encuentra (Fonseca, 2017).

### 5.1.2. Distribución de *Adenocalymma cladotrichum*

La tribu Bignoniae, de la familia Bignoniaceae, se encuentra distribuida en diferentes ecosistemas, desde bosques secos, abiertos y sabanas de Argentina, Bolivia, Brasil y Parguay, a los bosques atlánticos del este de Brasil, aunque su mayor presencia está en los neotrópicos de Centro America y la Amazonía (Lohmann, 2006). En el bosque tropical lluvioso, esta tribu es de las más abundantes y rica en especies (Gentry, 1986).

El género *Adenocalymma* tiene 76 especies que ocurren desde Centroamérica hasta Sudamérica, entre ellas, la especie *Adenocalymma cladotrichum* es enteramente neotropical, ya que se encuentra distribuida únicamente en Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela (Figura 1) (Fonseca y Lohmann, 2019).



**Figura 1:** Distribución mundial de *Adenocalymma cladotrichum,* con 378 registros georreferenciados en el Sistema Global de Información sobre Biodiversidad hasta el año 2024. La gradiente amarilla y roja indica una menor o mayor concentración de colecciones georreferenciadas, respectivamente. **Fuente**: Sistema Global de Información sobre Biodiversidad – GBIF.

En la Amazonía, *A. cladotrichum* se encuentra en un rango altitudinal de 100 m – 2000 m y suele estar asociada con los suelos bien drenados de las colinas mientras evita los valles húmedos (a excepción de pequeños parches) (Figura 2), (Valencia et al., 2004; Fonseca y Lohmann, 2019; Fonseca y da Silva Ribeiro, 2026). En la parcela de 50-ha del proyecto "Dinámica del Bosque del Yasuní" (PDBY), *A. cladotrichum* es la sexta especie más abundante (de ~1.100 especies), con un total de 3971 individuos y aproximadamente 83 individuos por hectárea (Tabla 1) (Pérez et al., 2014; Valencia et al., 2004).

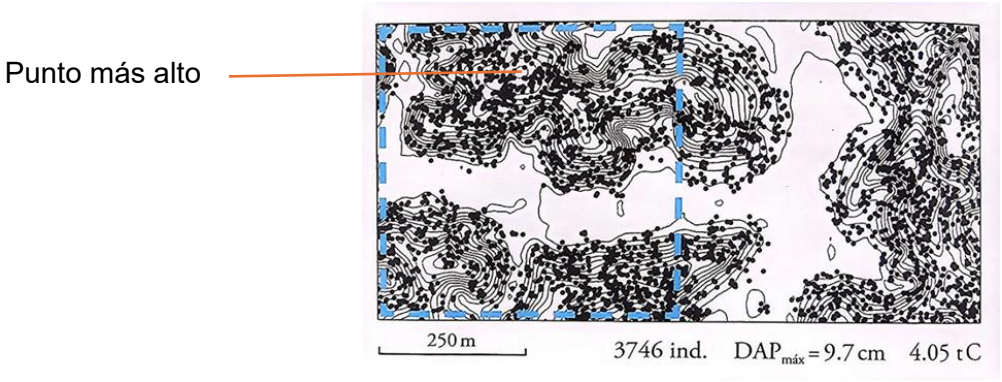



**Figura 2.** Mapa de distribución espacial de *A. cladotrichum* en el PDBY de 50 ha. Los puntos negros representan los individuos del censo 2007–2009 (3746). Cada línea representa un cambio de 5 m en altura. El recuadro azul marca las divisiones oeste y este de la parcela. DAP_max indica el diámetro máximo a la altura del pecho (9,7 cm), y tC representa el contenido total de carbono aéreo de la especie en toda la parcela (4,05 tC). **Fuente**: Extraído de la pág. 74 del libro *Árboles Emblemáticos del Yasuní* (Pérez et al., 2014).

**Tabla 1: Abundancia y ranking de *A. cladotrichum* a diferentes niveles topográficos dentro del muestreo en 25 ha de la Parcela del PDBY**

| Especie | Valle | | Pendiente media | | Cresta superior | | Bosque secundario | | Toda la Parcela | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n $ha^{-1}$ | Ranking | n $ha^{-1}$ | Ranking | n $ha^{-1}$ | Ranking | n $ha^{-1}$ | Ranking | n $ha^{-1}$ | Ranking |
| *Adenocalymma cladotrichum* | 25,3 | 36 | 101,2 | 4 | 117,4 | 5 | 97,9 | 15 | 83 | 6 |

**Descripción**: La tabla indica la abundancia (n $ha^{-1}$ = número de individuos por hectárea) y el ranking de abundancia de *A. cladotrichum* en diferentes ecosistemas y niveles topográficos. La pendiente media combina a la pendiente baja más hábitats de barranco alto, mientras que la cresta superior combina la pendiente alta más la cima de la cresta. **Fuente**: Adaptado de la tabla 5 del artículo *"Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador"* de Valencia et al., 2004.

### *5.1.3.* Caracteres diagnósticos de *Adenocalymma cladotrichum*

#### 5.1.3.1. Características generales de Adenocalymma: tricomas en cáliz, peciolo y peciolulo

La etimología de *Adenocalymma* viene del griego "aden, adenos" (glándula) y "kalymma" (cubierta o ocáliz), y hace referencia a las glándulas plateliformes (o con forma de volcán, según Lohmman, 2006) que se encuentran en el cáliz (también pueden estar presentes en profilos, brácteas, bractéolas y frutos) de la mayoría de especies (Figura 3A) ; (Udulutsch, 2013; Lohmann, 2006; Fonseca y Lohmann, 2019). Este género también es identificado por sus peciolos y peciolulos con extremos hinchados, y con una sinapomorfía de conexiones "pulvinadas" (zona con células motoras) y "articuladas" (zona de abscisión) entre los pecíolos y el peciolulo (Figura 3B).

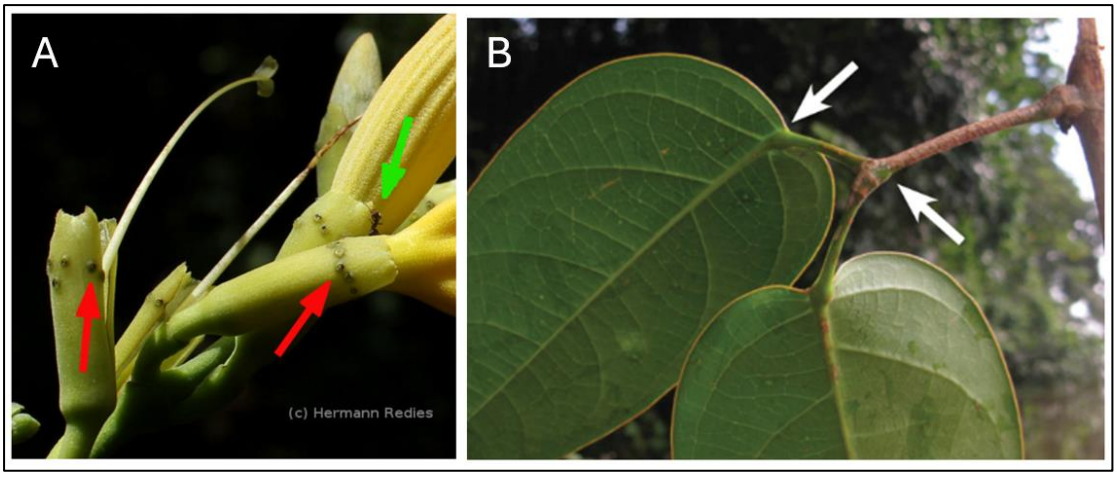



**Figura 3. Características generales de *Adenocalymma*: A)** Tricomas cupulares (glándulas) (flechas rojas) de *A. apparicianum,* que atraen a hormigas (flecha roja). **B)** Hojas de *A.apurense*, con flechas blancas indicando las articulaciones. **Fuentes**: Hermann Redies, 2019; Fonseca y Lohmann, 2019.

#### 5.1.3.2. Características diagnósticas de A. cladotrichum

Los rasgos descritos (Tabla 2) se basan en la circunscripción más reciente de *Adenocalymma cladotrichum* propuesta por Fonseca y Lohmann (2019), quienes redefinen formalmente el concepto de la especie a partir de una filogenia molecular con un muestreo casi completo del género y la síntesis de tratamientos previos. En consecuencia, los estados de los rasgos morfológicos mencionados pueden variar entre poblaciones e individuos; sin embargo, la presencia conjunta de la combinación diagnóstica de caracteres permite reconocerlos como *A. cladotrichum*, aun cuando existan diferencias en detalles secundarios, en particular, difieren en la robustez y rugosidad del fruto, en el número de folíolos por hoja, en el grado de pubescencia en folíolos y pecíolos y en la proporción relativa del cáliz y la corola, aunque mantienen el mismo patrón general de hojas múltiplemente compuestas sin zarcillos, fruto capsular y corolas amarillas (Sandwith, 1953;Gentry, 1976b).

**Tabla 2:** Carácteres morfológicos diagnósticos de *A. cladotrichum*

| Carácter | Descripción |
|---|---|
| **Hábito** | Arbolito o liana. |
| **Pecíolos y peciólulos** | Pecíolos y peciólulos conspicuamente articulados. |
| **Profilos o Bracteola** | Obovados y foliáceos, provistos de tricomas cupulares. |
| **Tricomas en ejes de la inflorescencia** | El cáliz, brácteas y bractéolas llevan tricomas glandulares, simples, ganchudos o ramificados, que al secarse adquieren una coloración pardusca. |
| **Cáliz** | Coriáceo y presenta tricomas cupulares glandulares. |
| **Corola** | Las corolas son amarillo brillante, con limbo bilobado o 5-lobado. |
| **Semillas** | No membranosas |
| **Fruto** | Cápsula oblonga, terete (casi cilíndrica), de paredes relativamente lisas o muy rugosas. |
| **Hojas** | Compuestas: pinnadas o biternadas con muchos foliolos. |
| **Foliolos** | Ovados a angostamente elípticos, con ápice agudo a acuminado y base redondeada a anchamente cuneada |

**Descripción:** Caracteres morfológicos diagnósticos de *A. cladotrichum*. **Fuentes**: Fonseca y Lohmann (2019); Universidad Nacional de Colombia/*Memora cladotricha*; Universidad Nacional de Colombia/*Memora aspericarpa.*

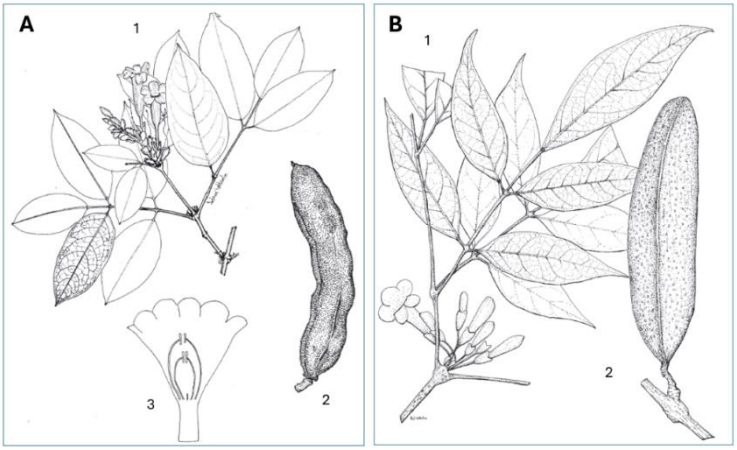



**Figura 4. Comparación de variaciones morfológicas de *A. cladotrichum*: A)** *Memora cladotricha* (Sandwith, 1954). 1: Rama con hojas e inflorescencia; 2: Fruto (cápsula); 3: Corola abierta. **B)** *Memora aspericarpa* (Gentry, 1976). 1: Rama con hojas e inflorescencia; 2: Fruto (cápsula). **Fuentes**: Universidad Nacional de Colombia/*Memora cladotricha*; Universidad Nacional de Colombia/*Memora aspericarpa.*

Es necesario mencionar la presencia de un hongo blanco en la corteza del tronco, previamente descrito para *M. cladotricha* y *M. aspericarpa* (Vasco-Palacios et al., 2008), que puede servir para reconocer a la actual *A. cladotrichum*, aunque no siempre está presente.

### 5.2. Conocimiento taxonómico, filogenético, biogeográfico, morfológico y ecológico del hongo colonizador del género *Marasmius*

Un estudio sobre un hongo de apariencia blanca comparable al hongo de nuestro interés lo identificó como *Brunneocorticium corynecarpon* (Koch et al., 2018), actualmente ubicado en la familia Campanellaceae (Oliveira et al., 2024). No obstante, los resultados filogenéticos del fungario QCAM de la PUCE indican que el hongo presente en Ecuador, que coloniza a *A. cladotrichum*, pertenece al género *Marasmius*, clasificado dentro de la familia

Marasmiaceae, del mismo suborden al que pertenece *B. corynecarpon,* Marasmiineae. Dado que no existen estudios previos sobre esta interacción ni sobre la identidad definitiva del hongo, y ante la ausencia de información disponible para *Marasmius* en este contexto, el análisis se apoyará de manera provisional en *Brunneocorticium corynecarpon* como modelo biológico para aproximarse al comportamiento del hongo que coloniza a *A. cladotrichum.*

### 5.2.1. Conocimiento taxonómico y filogenético actual sobre *Marasmius*

*Marasmius* es un género de hongo agaricoide (Marasmiaceae, Agaricales) que pertenece al filo de los Basidiomicetes, y se encuentra dentro del clado Marasmioide, el cual fue propuesto informalmente por Matheny et al. (2006) al realizar la primera filogenia multilocus exhaustiva de los Agaricales, utilizando seis genes *(rpb1, rpb1-intrón 2, rpb2, ARNr 18S, 25S y 5.8S*). Dentro de este clado se encontraba la familia Marasmiaceae, que incluye al género *Marasmius* (Matheny et al., 2006). Posteriormente, Dentinger et al. (2016), mediante el minado genómico de especímenes conservados en fungarios, realizaron el primer análisis filogenómico robusto de los Agaricales y reconocieron formalmente el suborden Marasmiineae, dentro del cual se encuentran Marasmiaceae, Omphalotaceae, Physalacriaceae, Mycenaceae y Cyphellaceae. No obstante, fueOliveira et al. (2024), en la circunscripción más reciente, quienes redefinieron Marasmiaceae separándola en dos familias independientes: Marasmiaceae s.str., conformada por cinco géneros: *Marasmius, Chaetocalathus, Crinipellis, Moniliophthora y Paramarasmius; y Campanellaceae* fam. nov., familia segregada de Marasmiaceae que incluye 4 géneros con uno probable: *Brunneocorticium, Campanella, Neocampanella, Tetrapyrgos*, y posiblemente *Marasmiellus* sect. Candidi; ambas familias ubicadas dentro del suborden Marasmiineae.

### 5.2.2. Conocimiento biogeográfico, morfológico y ecológico del hongo colonizador del género *Marasmius*

*Marasmius* se distribuye en todo el mundo, pero se encuentra principalmente en áreas tropicales y subtropicales (Retnowati y Seelan, 2022; Chen et al., 2025). Su ecología puede ser saprotrófica, en madera de troncos muertos, humus de plantas en descomposición, en el suelo, pero también pueden ser fitopatógenos (Oliveira et al., 2024;Retnowati & Seelan, 2022;Chen et al., 2025).

En cuanto a su morfología, cuando este género presenta cuerpo fructífero (basidioma), muestra las características de la Tabla 3.

**Tabla 3: Descripción morfológica del cuerpo fructífero y estructuras reproductivas del género *Marasmius***

| Rasgo | Descripción |
|---|---|
| Basidioma | De pequeño a medio tamaño, con píleo normalmente menor a 30mm de diámetro |
| Píleo | Convexo o campanulado, con centro umbilicado (depresión central). Su superficie es seca, opaca y glabra, nunca viscosa. |
| Himenio | Láminas adnadas, anexas o libres o formando un collarium (anillo continuo alrededor del ápice del estípite). |
| Estípite | Insticio (insertado directamente en sustrato), duro, pigmentado y filiforme; No insticio (micelio basal). |
| Basidioesporas | Lisas (sin crestas), hialinas (incoloras), de pared delgada (sin pared celular engrosada). |
| Esporada | Blanca |

**Descripcion**: Rasgos morfológicos del género *Marasmius*, **Fuentes**: Descripciones de Oliveira et al. (2024) y Chen et al. (2025). **Nota:** Los rasgos pueden variar dependiendo del subgénero (*Globulares* o *Marasmius*). Algunos de los rasgos se exponen como sinapomorfías de los distintos subgéneros de *Marasmius*.

*Marasmius* no solo se presenta en su forma con cuerpo fructífero, sino que también produce rizomorfos, que son agregaciones de hifa vegetativa, parecidos a cuerdas, con ecología sapotrófica o patogénica, y que cumplen una función explorativa (Koch et al., 2020) *Marasmius* puede formar rizomorfos aéreos, que, en bosques tropicales, no están restringidos únicamente al suelo, sino que se dirigen desde el dosel hacia estratos inferiores, mientras atrapan “hojas basura”, así adquiriendo nutrientes (Koch et al., 2018). El hongo del potencial género *Marasmius* que coloniza a *A. cladotrichum* produce un rizomorfo blanco, extremadamente similar al descrito en el artículo “*Tying up loose threads: revised taxonomy and phylogeny of an avian-dispersed Neotropical rhizomorph-forming fungus”* de Koch et al. (2018), de la especie *Bruneocortycium corynncarpon*, del cual no se ha encontrado cuerpo fructífero conocido, ni fase anamorfa o teleomorfa, por lo que se concluye que estas estructuras son estériles. Al no existir una descripción del hongo de estudio, se utilizarán las características de *B. corynecarpon* para realizar un análisis comparativo*,* tanto de su filogenia y de sus caracteres morfológicos similares, los cuales son: rizomorfos blancos, colgantes y nudosos, con abanicos miceliales blancos, translúcidos y adpresos, con superficie hidrofóbica y fíbula presente (capa exterior de rizomorfo) (Koch et al., 2018),

En el estudio de Koch et al. (2018) se realizaron metodologías para descubrir la identidad del hongo, a partir del tejido rizomórfico, empleando marcadores moleculares (ITS y nLSU) y amplificación por PCR, para posteriormente realizar el análisis filogenético. También obtuvieron descripciones morfológicas a partir de microscopía de luz. Uno de sus resultados notables es el identificar que la naturaleza de *B. corynecarpon* es patógena (registrada en épocas de mucha humedad), y el proceso patogénico ocurre cuando sus

abanicos de micelio se adhieren a los brotes, causando necrosis a lo largo del tallo, hasta llegar a las hojas y matando así a la planta (Koch et al., 2018).

A pesar de la similitud que a simple vista *B. corynecarpon* comparte con el hongo colonizador de *A. cladotrichum*, las secuencias preliminares de nuestro hongo de estudio indican que pertenece al género *Marasmius*, el cual está fuertemente relacionado con *B. corynecarpon*, en su comportamiento ecológico de formación de rizomorfos aéreos, y en su filogenia, pues pertenecen a familias hermanas (Oliveira et al., 2024),. Existe evidencia de la fitopatogenicidad del género *Marasmius*, que puede respaldar la hipótesis central, ya que un estudio realizado por Huamán-Pilco et al. (2024), identificó *a Marasmius tennuismus* y *Marasmius infestans* (entre otras especies del género *Marasmius*) como agentes causantes del “tizón hilachoso” (TBD por sus siglas en inglés - Thread Blight Desease) en cultivos tropicales como cacao, café y plátano. *Marasmius tennuismus* y *Marasmius infestans* presentan rizomorfos blanquecinos-marrones y totalmente blancos, respectivamente, cumpliendo un rol patogénico, que inicia cuando crecen a lo largo de ramas y tallos, emiten hifas hacia hojas vivas, y desencadenan necrosis a partir de la cual el hongo inicia su fase necrotrófica, ya que los rizoides se desarrollan en tejido muerto (Huamán-Pilco et al., 2024).

El mecanismo de dispersión de *B. corynecarpon*, con rizomorfos aéreos aún es desconocido, porque nunca se ha observado una forma en esporulación (Koch et al., 2018). Se cree que la razón por la que los rizomorfos no esporulan es porque, como los bosques tropicales presentan una gran cantidad de materia orgánica, es más ventajoso producir rizomorfos que exploran sustrato, generan sus estructuras rápidamente, translocan eficientemente recursos del alimento y dispersan inoculo fúngico (Koch et al., 2018; Cairney, 1991).

Una de las formas de dispersión de los hongos rizomorfos del suborden Marasmiineae, se da por la interacción que sostiene con diferentes especies de aves, que los incorporan en sus nidos. Esta es otra de las razones hipotéticas por las que hongos con rizomorfos vegetativos como *B. corynecarpon* no necesitan esporular (Koch et al., 2018; Koch et al., 2020). Parece existir una interacción mutualista entre estos dos organismos, en donde

las aves realizan una búsqueda activa de los rizomorfos. A pesar de tener una vasta cantidad de fibras vegetales y de material herbáceo disponible, algunas aves prefieren usar rizomorfos que se encuentran en menor abundancia, y por lo tanto, posiblemente enfrentar un gasto de su tasa metabólica más elevado que aquellas aves que no usan estas estructuras en sus nidos (Freymann, 2008). Por esto, se llega a creer que los rizomorfos poseen ventajas adaptativas para la construcción de nidos (mayoritariamente se han encontrado rizmorfos del género *Marasmius)* (Aubrecht et al., 2013), pues proveen soporte estructural y liberan sustancias activas y agentes bioquímicos con propiedades anticancerígenas y antibióticas (Aubrecht et al., 2013), lo cual puede ser muy útil en bosques tropicales, donde la humedad crea el ambiente perfecto para el cultivo de bacterias (Koch et al., 2020), sumando también que se ha descubierto que la absorción de agua de los rizomorfos es menor, y por lo tanto, el nido queda más seco y menos propenso a bacterias que aquellos que usan fibras herbáceas (Freymann, 2008).

### 5.2.3. Rasgos funcionales, desempeño y *fitness* de las plantas

La definición de "rasgo" puede resultar confusa al emplearse en diferentes niveles de organización (individuo, población, comunidad o ecosistema) (Violle et al., 2007)con componentes inherentes a la perspectiva del observador y aplicada en distintas áreas de investigación (por ejemplo, Martínez-Peña et al. (2025), usando el concepto en el ámbito ecológico, o Breitschwerdt et al. (2019), aplicándolo en plantas específicas). Violle et al. (2007)en su artículo *"Let the concept of trait be functional!"*, proponen definiciones precisas para varios conceptos en plantas; entre ellos, tres son esenciales para este trabajo: "rasgo" (*trait*), "rasgo funcional" (*functional trait*) y "rasgo de desempeño" (*performance trait*). Los autores sugieren que el término "rasgo" sea reemplazado por "parámetros demográficos" a nivel poblacional y por "propiedad" a nivel de comunidad y ecosistema, reservándose exclusivamente para el nivel individual (desde la célula hasta el organismo completo) para

describir cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica medible, sin referencia al entorno ni a ningún otro nivel de organización. Un "rasgo funcional", por su parte, es cualquier rasgo que impacta de forma *indirecta* el *fitness* de la planta, a través de sus efectos sobre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia. Finalmente, el "rasgo de desempeño" constituye una medida *directa* del *fitness*, e incluye únicamente tres categorías reconocidas: biomasa vegetativa, producción reproductiva (e.g., biomasa de semillas, número de semillas - utilizada en este estudio mediante el número de flores y frutos como *proxies*) y supervivencia de la planta.

Por lo tanto, la jerarquía propuesta por Violle et al. (2007) se presenta de la siguiente forma: ambiente → rasgos funcionales → rasgos de desempeño (*performance*) → *fitness*. En este estudio no se analizará el *fitness* como variable, dado que no puede medirse directamente en un individuo en un momento específico, sino que se infiere a través del tiempo y las generaciones (Wadgymar et al., 2024).En su lugar, se utilizarán dos rangos de esta jerarquía: rasgos funcionales y de desempeño (descritos en la sección de metodología) para evaluar si la presencia o ausencia del hongo que coloniza la corteza de *A. cladotrichum* genera efectos positivos o negativos sobre el crecimiento y la producción reproductiva del individuo. También se evaluarán a las epifitas como un factor ambiental con relación a la colonización del hongo, ya que estas pueden afectar a los rasgos funcionales de la planta, y por lo tanto, en su desempeño (Stanton et al., 2014).

# 6. METODOLOGÍA

## 6.1. Análisis microscópico, taxonómico y filogenético de secuencias y muestras preliminares de *Marasmius.*

Mediante muestras colectadas previamente a este estudio dentro de la parcela de 50 ha del PDB en Yasuní y preservadas en el fungario QCAM, fue posible realizar la potencial identificación taxonómica y morfológica del posible hongo que coloniza a *A. cladotrichum.* Las muestras se presentan con el código “BPX” con número de tag 180463 y 170785.

### 6.1.1. Análisis taxonómico y filogenético

Previamente a este estudio, se realizó una extracción de ADN de muestras fúngicas con código BPX y se amplificó la región ITS *(Internal Transcribed Spacer)* del ARN ribosómico mediante PCR *(Polymerase Chain Reaction).* Los productos de amplificación fueron secuenciados por el método Sanger. Las lecturas crudas obtenidas fueron editadas manualmente para eliminar regiones de baja calidad, se generaron secuencias consenso a partir de las lecturas directa e inversa, y las secuencias resultantes fueron exportadas en formato FASTA.

En el presente estudio, para confirmar la identidad taxonómica del hongo, cada secuencia fue comparada con la base de datos del NCBI *(National Center for Biotechnology Information)* mediante la herramienta BLAST (*Basic Local Alignment Search Tool),* obteniéndose como resultado más probable el género *Marasmius*, resultado consistente con las determinaciones filogenéticas previas del fungario QCAM de la PUCE.

Con el fin de explorar la relación filogenética entre el hongo de interés, *Brunneocorticium corynecarpon* y representantes del género *Marasmius*, se construyó un árbol filogenético de máxima verosimilitud siguiendo el protocolo descrito a continuación. Las secuencias de *B. corynecarpon, Marasmius purpureostriatus,* géneros hermanos de *Marasmius sp.*, y de Omphalotaceae (grupo externo) fueron descargadas del GenBank (NCBI). También se utilizaron las secuencias obtenidas por la secuenciación preliminar (código BPX). El alineamiento múltiple de secuencias se realizó en la plataforma en línea MUSCLE (https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/*),* exportando el resultado en formato FASTA alineado. El árbol filogenético fue construido mediante el servidor web de IQ-TREE (https://www.hiv.lanl.gov/content/sequence/IQTREE/iqtree.html), utilizando el modelo de sustitución GTR (cambio de nucleótidos tiene una tasa distinta) seleccionado automáticamente y soporte estadístico estimado con bootstrap ultrarrápido de 1000 réplicas y especificando el grupo externo (familia Omphalotaceae) para el enraizamiento. Este análisis tiene carácter referencial, con el objetivo de evaluar si el parentesco evolutivo entre el hongo presente en *A. cladotrichum* y *B. corynecarpon* aporta evidencia a la hipótesis de patogenicidad propuesta.

### 6.2. Recolección de datos de la PDBY de 50 hectáreas y análisis de rasgos funcionales y presencia/ ausencia del hongo

El censo de *A. cladotrichum* fue realizado en el año 2025, dentro del Proyecto de dinámica de Bosque de la Parcela de 50 hectáreas del Yasuní. Preliminarmente a este estudio, se recolectó información sobre el estado de la planta, su ecología (interacciones), y morfología junto a un rango que indicaba la presencia o ausencia del hongo que coloniza su corteza

En R se realizaron todos los análisis y gráficos utilizados para evaluar la relación entre la colonización del hongo, el epifitismo y los rasgos de *A. cladotrichum*. Primero se depuró la

base de datos, se renombraron y seleccionaron las variables de interés (por ejemplo, dap_2025, altura, numero_hojas, flores, frutas, epifitas, hongo_grupo (con y isn hongo), escala) y se generó una escala continua de colonización del hongo (0, 0,1; 0,15; 0,25; 0,33; 0,5 y 1) para cada individuo a partir de los registros originales.

Con esta base se construyeron, mediante R, gráficos de dispersión entre la escala de colonización del hongo y cada una de las variables de rasgos funcionales y de desempeño (número de flores, frutos, hojas, DAP 2025 y altura), y se ajustaron modelos de regresión lineal simples (lm) para cada variable (variable de rasgo - escala de colonización). A partir de los resúmenes de estos modelos (summary(lm)), se extrajeron y organizaron en tablas la pendiente, el valor p y el coeficiente de determinación ($R^2$) para cada variable, lo que permitió sintetizar en una sola tabla los “valores estadísticos de las regresiones lineales – Variables vs Hongo”.

En una segunda etapa se analizaron las relaciones entre la presencia/ausencia de hongo y el epifitismo. Para ello se generó un subconjunto de datos con las variables epifitas (codificada como 0/1) y hongo_grupo (sin hongo / con hongo) y se calcularon, mediante funciones de dplyr (librería de R), la proporción de individuos con epífitas y el tamaño de muestra (n) para cada grupo. A partir de estas proporciones se estimó el error estándar ($\sqrt{p(1-p)/n}$) y se construyó un gráfico de barras de la proporción de individuos con epífitas según presencia o ausencia de hongo, añadiendo barras de error para representar la variabilidad de las estimaciones.

Posteriormente se repitió este procedimiento, pero agrupando por la escala de colonización del hongo, de modo que se obtuvieron las proporciones de individuos con epífitas y sus errores estándar para cada nivel de escala. Con esos valores se elaboró el gráfico de barras “Presencia de epífitas vs Hongo (escala)”, donde el eje X representa la escala de colonización y el eje Y la proporción de individuos con epífitas, y las barras de error muestran la precisión de las estimaciones (mayor incertidumbre en los niveles intermedios, menor en los extremos).

Finalmente, se generaron resúmenes y gráficos de barras para evaluar el efecto combinado de la presencia de hongo y de epífitas sobre el tamaño de los individuos. Mediante agrupamientos por hongo_grupo y epifitas se calcularon, para cada combinación, las medias, tamaños de muestra y errores estándar de DAP 2025 y de altura 2025. Estos resúmenes se plasmaron en tablas (DAP 2025 y altura en 2025 según presencia de hongo y epífitas) y en gráficos de barras (en R base o ggplot2), en los que las barras representan los valores medios y las barras de error el error estándar asociado a cada grupo, permitiendo comparar visualmente las diferencias de DAP y altura entre individuos sin hongo/sin epífitas, sin hongo/con epífitas, con hongo/sin epífitas y con hongo/con epífitas.

# 7. RESULTADOS

## 7.1. Análisis filogenético de muestras preliminares de *Marasmius*

La secuencia de ADN hecha preliminar a este estudio dio como resultado taxonómico la especie *Marasmius purpureostriatus* y *Gymnopus spp.* Al no tener una certeza de que se tratan de estas especies (porque no fue un estudio/análisis genético formal), se consideró solo el género de *Marasmius* y no de *Gymnopus* (posiblemente una contaminación en la muestra o un error de secuenciación*)*, porque 5/6 muestras dieron como resultado *Marasmius*

El árbol filogenético de máxima verosimilitud (Figura 5) construido a partir de secuencias del gen 5.8S (menos *B. corynecarpon*) del ARN Ribosomal, obtenidas de GenBank y las muestras BPX del fungario QCAM-PUCE, resolvió tres clados principales dentro del suborden Marasmiineae. El clado correspondiente a Omphalotaceae (verde) agrupa a *Omphalotus olivascens* (bootstrap = 100) y *Gymnopus cervinus* junto con la muestra BPX2R (bootstrap = 100), confirmando que esta última muestra no pertenece al hongo de interés sino a un representante del género *Gymnopus*, y debe ser excluida del análisis principal. El clado de Marasmiaceae (rosa) incluye a *Moniliophthora roreri*, *Crinipellis piceae* y *Chaetocalathus galeatus*, en concordancia con la circunscripción propuesta por Oliveira et al. (2024). El clado de Campanellaceae (azul) agrupa a las dos secuencias de *Brunneocorticium corynecarpon* con bootstrap = 67. Aunque, en este caso, se trata de un clado biológicamente sustentado, existen limitaciones en los datos usados (solo 2 secuencias de *B. corynecarpon*), extraídos de GenBank, por lo que estos resultados se toman como un apoyo a la hipótesis, más que como una resolución final.

Las muestras BPX2, BPX2_2 y BPX3_2 se agrupan en un clado (bootstrap = 100) junto a *Marasmius purpureostriatus* (bootstrap = 88), confirmando su pertenencia al género *Marasmius* (Marasmiaceae). Este clado de *Marasmius* es hermano del clado de *Brunneocorticium corynecarpon* (Campanellaceae), con soporte estadístico moderado

(bootstrap = 92), lo que es consistente con que ambas familias pertenecen al mismo suborden Marasmiineae (Oliveira et al., 2024)

Es importante remarcar que estos resultados, aunque útiles y de soporte, no reflejan con seguridad los valores del Bootstrap de las filogenias, así como sus relaciones, pues el marcador ITS2 (del gen 5.8S) presenta menor resolución para distinguir linajes a nivel interfamiliar, por lo que, para asegurar una filogenia más confiable, es necesario añadir una mayor cantidad de marcadores genéticos en el análisis (Schoch et al., 2012).

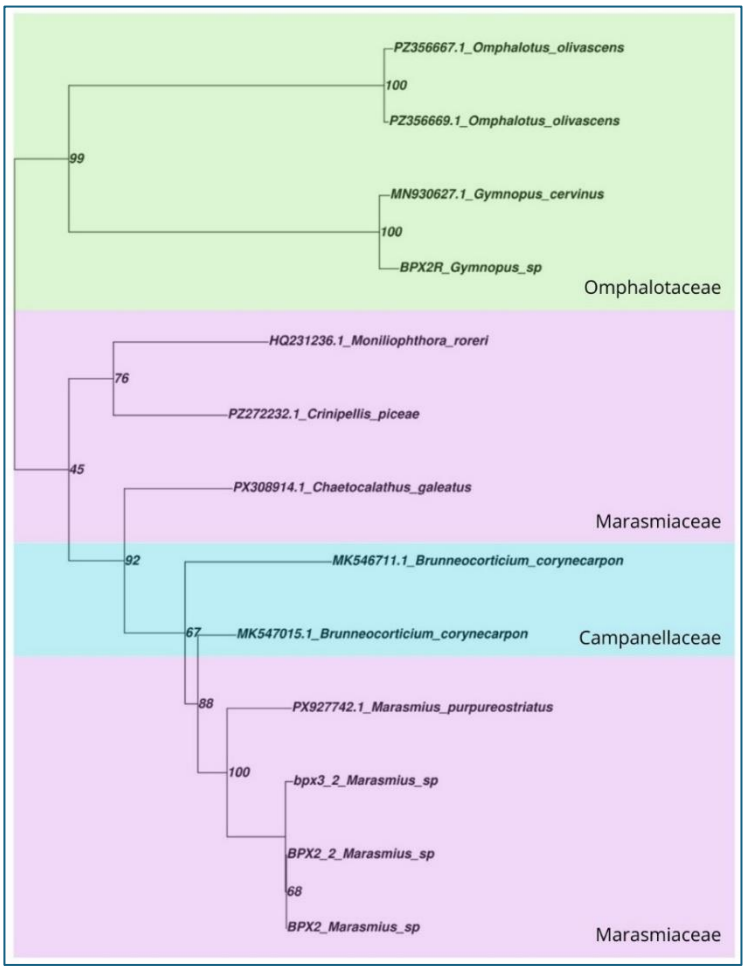



**Figura 5. Análisis filogenético de muestras preliminares de hongo colonizador:** La imagen muestra en distintos colores las familias a las que pertenecen los clados: verde - Omphalotaceae (grupo externo); rosado – Marasmiaceae (grupo al que pertenece potencialmente el hongo de interés); azul – Campanellaceae (familia hermana de Marasmiaceae). Se puede observar una separación en la familia

Marasmiaceae, debido a que es necesario añadir más marcadores genéticos para el análisis a nivel interfamiliar, que el único marcador usado (5.8 S). Dentro de la familia Marasmiaceae, se puede observar que las especies de las muestras BPX2, BPX2_2 y BPX3_2, las cuales son las de la secuenciación preliminar, se agrupan en un clado (bootstrap = 100) junto a *Marasmius purpureostriatus* (bootstrap = 88), siendo un fuerte indicativo de que el hongo colonizador pertenece al género *Marasmius*.

### 7.2.1. Interpretaciones sobre interacción con base al análisis de rasgos funcionales de y de desempeño *A. cladotrichum* y presencia/ausencia del hongo

En total se analizaron 528 individuos de *A. cladotrichum* tras la depuración de la base de datos, de los cuales 418 (79,17%) no presentaron signos visibles de colonización por hongos y 110 (20,83%) mostraron presencia de hongo, cuantificado mediante una escala de colonización (Tabla 4).

**Tabla 4: Escala de colonización del hongo en individuos de *A. cladotrichum***

| **Escala de colonización del hongo en porcentaje** | 0 | 10 | 15 | 25 | 33 | 50 | 100 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Número de Individuos** | 418 | 8 | 5 | 10 | 3 | 26 | 58 |

**Descripción**: La tabla describe la distribución de los 528 individuos a lo largo de una escala de colonización del hongo porcentual de colonización del hongo que va desde 0% (ausencia total de hongo) a 100% (colonización máxima), indicando cuántos árboles se encuentran en cada nivel intermedio de esa gradiente.

Haciendo uso de esta escala de colonización del hongo, se obtuvieron dos tipos de resultados con relación a la presencia o ausencia del hongo: las variables que representan

rasgos funcionales y de desempeño (DAP, altura, número de hojas, frutas y flores) y epifitismo.

### 7.2. Variables de rasgos funcionales y de desempeño.

Los análisis de las 5 variables (DAP del año 2025, altura, número de flores, frutos y hojas) y su relación con la escala de colonización de hongo, son expuestas en gráficos de dispersión (Figura 6) al igual que sus valores estadísticos de las regresiones lineales (pendiente, valor p y $R^2$) (Tabla 7). Estos determinan que, aunque en conjunto presentan una variación, ninguna de las variables exhibe un patrón lineal fuerte con la escala de colonización del hongo.

La Tabla 7 indica que en todos los casos las pendientes estimadas son de pequeña magnitud, y junto con valores p superiores a 0,05 y coeficientes de determinación ($R^2$) muy bajos, demuestran que no existe una relación estadísticamente significativa entre la escala y las variables.

El número de flores (Figura 6A) está dominado por valores cero en casi todos los niveles de escala de colonización del hongo, con unos pocos individuos muy floríferos concentrados en escalas de colonización del hongo bajas o intermedias, pero sin una tendencia clara de aumento o disminución de la floración a medida que crece la colonización del hongo, pero con una ligera tendencia disminuir a medida que aumenta la escala (pendiente = -0,08).

El número de hojas (Figura 6B) varía desde individuos poco foliados hasta otros con cientos de hojas en todos los niveles de escala de colonización, pero la línea de regresión permanece prácticamente horizontal, pero con una tendencia positiva (pendiente = 2,09).

La producción de frutos (Figura 6C) es aún más escasa (casi todos los datos recolectados de los individuos no tenían frutos), con casi todos los individuos en valor cero y sin diferencia notable ligada al aumento de colonización del hongo, pero con una pequeña tendencia a disminuir a medida que crece la colonización (pendiente = -0,03).

El DAP del año 2025 (Figura 6D) y la altura (Figura 6E) abarcan rangos amplios en todas las escalas de colonización del hongo: hay árboles anchos y angostos, bajos y altos, tanto sin colonización como con colonización máxima, pero con una ligera tendencia a aumentar su rango a medida que crece la escala (pendiente DAP 2025 = 0,62; pendiente altura = 0,11).

En resumen, a nivel descriptivo, las variables de tamaño (DAP y altura), de estructura (número de hojas) y de reproducción (número de flores y frutos) no muestran un gradiente evidente asociado al nivel de colonización del hongo. Esto sugiere que el grado de colonización fúngica no se relaciona de manera clara con los rasgos funcionales ni con el desempeño de la planta en los individuos analizados.

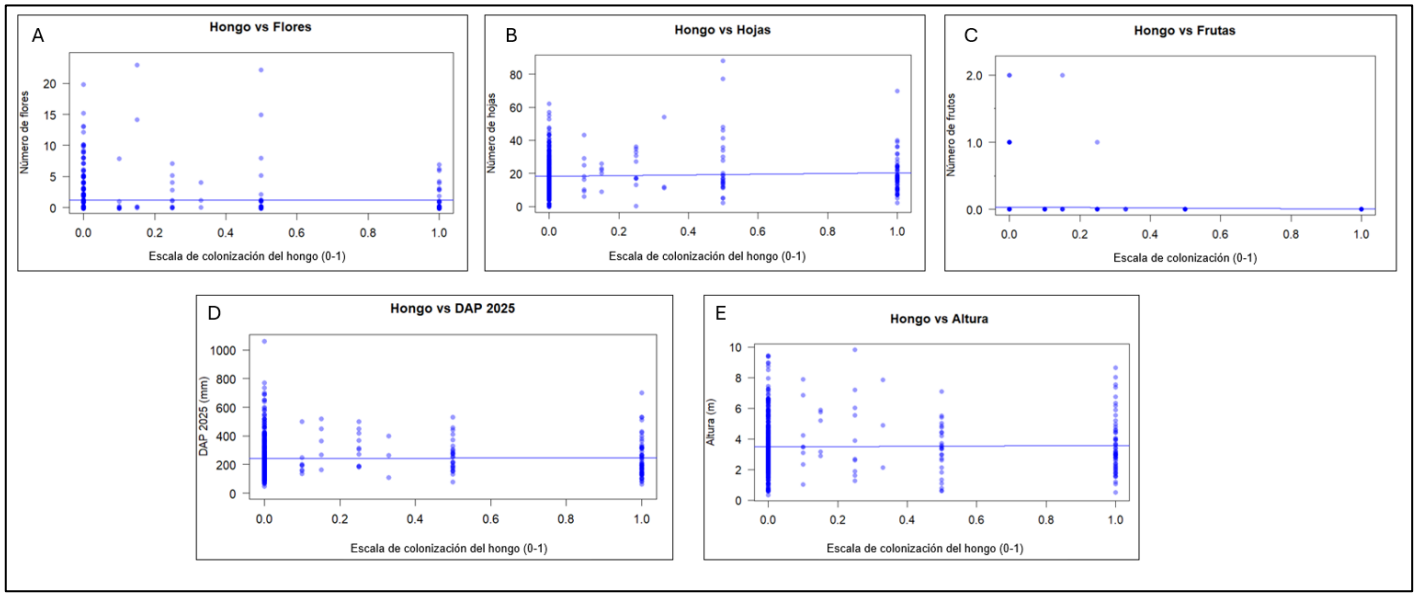



**Figura 6. Gráficos de dispersión de la relación entre la escala de colonización del hongo y las variables de rasgos funcionales y de desempeño.** Eje X: Escala de colonización del hongo, que varía de 0 a 1, donde 0 = ausencia total de colonización del hongo y 1 = máxima colonización registrada. Eje Y: variable de rasgo funcional o de desempeño (A- Flores; B-Hojas; C-Frutas; D- Dap del año 2025; E- Altura). Cada punto azul representa un individuo analizado (un árbol). Los puntos más oscuros se deben al solapamiento de muchos individuos con las mismas condiciones, y los puntos más claros, a pocos individuos con esos valores, de modo

que el aparente degradado refleja zonas del gráfico donde se acumulan muchos (colores oscuros) o pocos individuos (colores claros). En cada panel se incluye una línea azul que corresponde a la recta de regresión lineal ajustada. Una línea casi horizontal refleja que no se detecta una relación lineal marcada entre la colonización y los rasgos funcionales o el desempeño de los individuos.

**Tabla 7: Valores estadísticos de las regresiones lineales - Variables vs Hongo**

| Variable | Pendiente | Valor P | $R^2$ |
|---|---|---|---|
| Número de flores | -0,08 | 0,83 | 0,0001 |
| Número de frutos | -0,03 | 0,24 | 0,0026 |
| Número de hojas | 2,09 | 0,17 | 0,0036 |
| DAP 2025 | 0,62 | 0,73 | 0,0002 |
| Altura | 0,11 | 0,64 | 0,0004 |

**Descripción:** La tabla muestra los valores estadísticos de las regresiones lineales de las variables de rasgos funcionales y de desempeño con relación a la escala de colonización del hongo. La pendiente puede ser positiva (crecimiento lineal) o negativa (decrecimiento lineal), pero la mayoría demuestran valores muy bajos (≈ 0), casi sin un impacto real, menos en el caso del número de hojas (pendiente = 2,09 - cuando la escala de colonización de hongo aumenta en una unidad, el número de hojas aumenta en promedio unas 2 hojas por individuo). En cada caso, el Valor P es >0,05, lo que indica un soporte bajo para que exista un efecto del hongo sobre los rasgos funcionales y de desempeño de la planta. Finalmente, los valores de $R^2$ son muy pequeños (de 0,0001 a 0,0036), lo que indica que la escala casi no explica la variación en flores, frutos, hojas, DAP ni altura.

### 7.2.1. Epifitismo y presencia o ausencia del hongo

El análisis descriptivo de la presencia de epífitas en función de la colonización por hongos sí mostró una diferencia clara entre ambos grupos (Figura 7). La proporción de individuos con epífitas fue marcadamente mayor en los árboles sin signos de hongo (79,7% de los 418 individuos sin hongos tienen epífitas) mientras que en los árboles que presentaron algún nivel de colonización la proporción de epífitas se redujo aproximadamente a la mitad (42.7% de los 110 individuos con hongo tienen epífitas). Las barras de indican la variabilidad de estas proporciones en cada grupo y muestran un solapamiento mínimo entre ambas estimaciones, lo que respalda que la diferencia observada no se debe únicamente al azar. En conjunto, estos resultados sugieren que los árboles sin colonización visible tienen una probabilidad mayor (doble) de hospedar epífitas que los árboles infectados, apuntando a una asociación negativa entre la presencia de hongos foliares y el epifitismo en las muestras estudiadas.

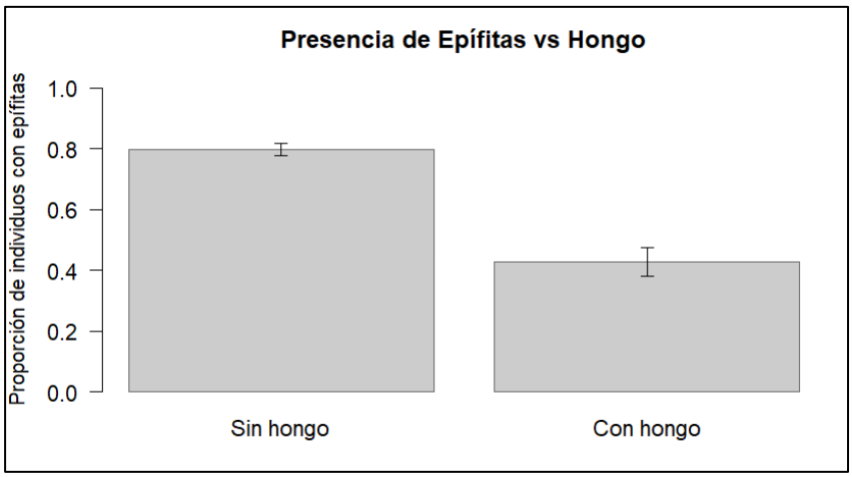



**Figura 7. Gráfico de barras de relación entre presencia o ausencia de hongo y epífitas que colonizan *a A. cladotrichum***: La figura muestra la probabilidad de que un árbol colonizado por el hongo hospede epífitas. El valor en donde terminan las barras representa la proporción de individuos con o sin epífitas (Eje Y), dependiendo si posee o no el hongo colonizador (Eje X).

La presencia de epífitas es mayor en el grupo sin colonización de hongo (izquierda) que en el grupo con hongo (derecha). El 79,7% de individuos si hongos presenta epífitas, y el 42,7% de individuos con hongos presenta epífitas. Las barras de error muestran la incertidumbre alrededor de la proporción promedio de individuos con epífitas en cada grupo. La barra “Sin Hongo” tiene un error estándar de 0,0197, y la barra “Con Hongo” tiene un error estándar de 0,0472.

La Figura 8 muestra la variación en la proporción de individuos con epífitas a lo largo de la escala de colonización del hongo. Las mayores proporciones se observan en los individuos sin hongo (escala 0) y en aquellos con una colonización intermedia (0,5), lo cual podría estar asociado al mayor número de muestras (n) disponibles en estos niveles (Tabla 8). En general, la proporción de individuos con epífitas tiende a disminuir hacia los niveles más altos de colonización (escala 1), a pesar de la mayor variabilidad (errores estándar más amplios) en los valores intermedios. La Figura 8 y la Tabla 8 indican que, cuando el árbol presenta una colonización completa del hongo (escala 1), se registra la menor proporción de individuos con epífitas.

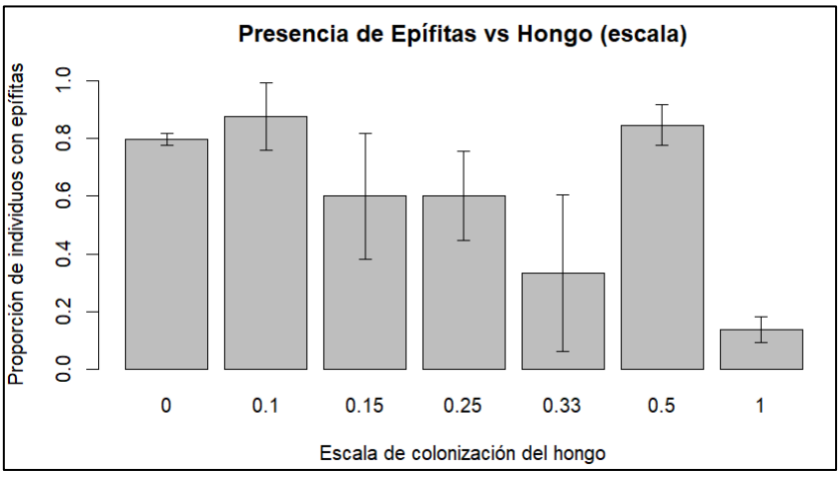



**Figura 8. Presencia de Epífitas vs Hongo (escala):** La figura muestra un gráfico de barras que representa la escala de colonización de hongo (Eje X)

con relación a la proporción de individuos con epifitas (Eje Y). El error estándar se lo observa con las líneas sobre las barras. Estas indican la variabilidad de la estimación, por lo que los valores de la escala intermedios son los de menor precisión (0,15; 0,25 y 0,33). Por otro lado, los valores de mayor precisión son los extremos, con una total colonización del hongo (1) o sin colonización (0) (los valores exactos de proporción y de individuos en cada nivel se encuentran en la Tabla 8).

**Tabla 8: Valores estadísticos de presencia de epifitismo y escala de colonización del hongo**

| Escala | Proporción | Porcentaje | Número de Individuos | Error Estándar |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 0,797 | 79,7 | 418 | 0,0197 |
| 0,1 | 0,875 | 87,5 | 8 | 0,117 |
| 0,15 | 0,6 | 60 | 5 | 0,219 |
| 0,25 | 0,6 | 60 | 10 | 0,155 |
| 0,33 | 0,333 | 33,3 | 3 | 0,272 |
| 0,5 | 0,846 | 84,6 | 26 | 0,0708 |
| 1 | 0,138 | 13,8 | 58 | 0,0453 |

**Descripción**: La tabla muestra los valores estadísticos de la relación entre la presencia del hongo y epifitismo en individuos (n) de *A. cladotrichum.* La escala indica el nivel de colonización de hongo; la proporción muestra cuántos individuos caen en ese nivel de la escala (también se lo puede representar en porcentaje); el error estándar, que indica qué tan precisa es la proporción de cada grupo (cuanto más pequeño el error estándar, más confianza en que la proporción estimada está cerca de la proporción real de la población).

También se evaluó si la relación entre la presencia de hongo y el epifitismo tiene algún efecto sobre el crecimiento de la planta (DAP y altura; Figuras 9 y 10), es decir, sobre sus rasgos funcionales.

La Figura 9, junto con los valores de la Tabla 9, muestra que los individuos que presentan hongo, independientemente del epifitismo, son más anchos que los individuos sin hongo en su corteza. Es interesante resaltar que, con o sin hongo, los individuos con epífitas en promedio son más anchos que los individuos sin epífitas. Es decir, que las variables con los rasgos funcionales más altos son las de individuos con epífitas y con presencia de hongo (promedio = 288 mm), mientras que los individuos sin epífitas y sin hongos son los menos favorecidos en su engrosamiento (promedio = 183 mm). En segundo puesto de anchura se encuentran los individuos sin hongo y con epífitas (promedio = 251 mm), y en tercer puesto los individuos con hongo y sin epífitas (la mayoría; promedio = 231 mm).

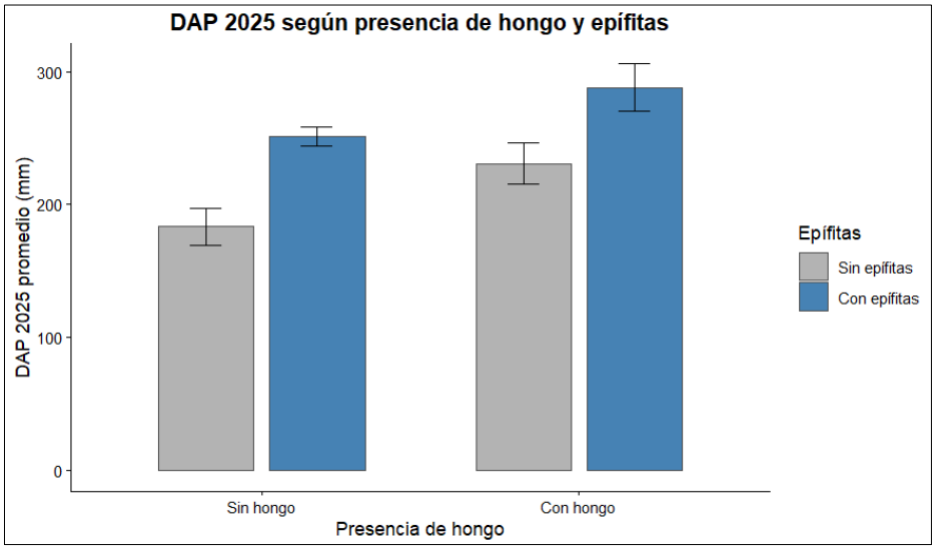



**Figura 9. DAP 2025 según presencia de hongo y epífitas:** El eje X muestra los grupos sin hongo (izquierda) y con hongo (derecha). Los colores represntan si son individuos con epífitas (azul) o sin epífitas (gris). El eje Y representa el DAP 2025 promedio en milímetros para cada grupo. Cada barra corresponde al promedio de DAP (mm) del tronco en un grupo específico (183 mm en individuos sin hongo y sin epífitas, 251 mm en individuos sin hongo y con epífitas, 231 mm en individuos con hongo y sin epífitas, y 288 mm en individuos con hongo y con epífitas), y las barras de error sobre cada columna

indican el error estándar asociado a cada promedio, es decir, la variabilidad o incertidumbre alrededor de esos valores (Tabla 9).

**Tabla 9: Valores estadísticos del DAP 2025 según presencia de hongo y epífitas**

| DAP 2025 (mm) | | | | |
|---|---|---|---|---|
| **Grupo** | **Epifitas** | **Individuos** | **Media de Dap 2025 (mm)** | **Error estándar** |
| Sin hongo | Sin epífitas | 85 | 183 | 1,42 |
| Sin hongo | Con epífitas | 333 | 251 | 0,718 |
| Con hongo | Sin epífitas | 63 | 231 | 1,54 |
| Con hongo | Con epífitas | 47 | 288 | 1,79 |

**Descripción**: La tabla muestra los valores estadísticos obtenidos del análisis del DAP 2025 (mm) y de la presencia o ausencia del hongo y de epífitas. Se puede observar que los individuos tienen diferentes valores según el grupo al que pertenecen, con una mayor cantidad de muestreo en individuos sin hongo y con epífitas (333). Se incluye el promedio del DAP según su grupo, al igual que su error estándar.

El mismo patrón se observa en la Figura 10, con los valores exactos en la Tabla 10, que analiza la altura, donde las variables de epifitismo y presencia de hongo se relacionan en promedio con un mayor crecimiento de la planta (promedio = 3,83 m), mientras que los individuos sin hongo y sin epífitas, en promedio, son los menos altos (promedio = 2,52 m). En segundo lugar de crecimiento están los individuos sin hongo y con epífitas (promedio = 3,67 m) y, en tercer lugar, los individuos con hongo y sin epífitas (promedio = 3,56 m).”

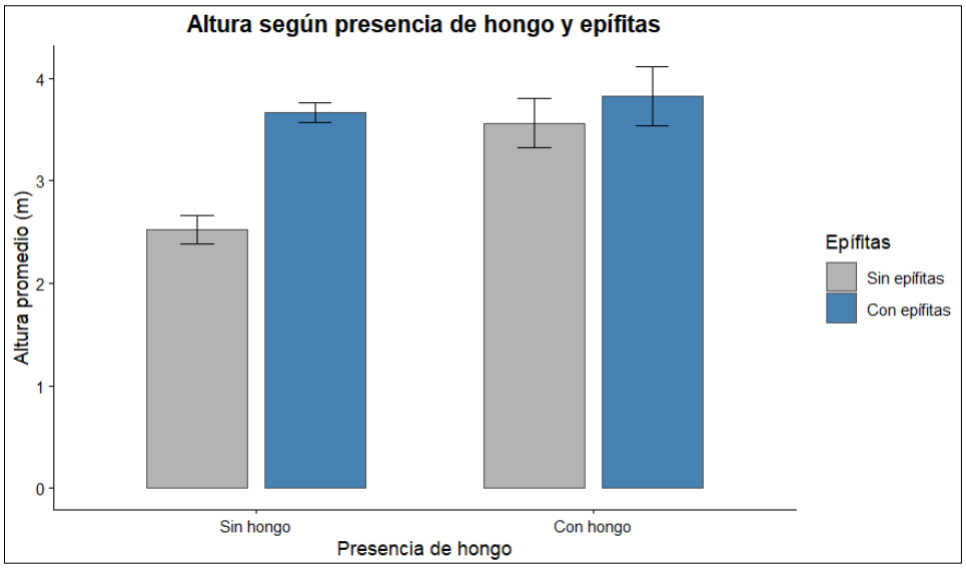



**Figura 10. Altura 2025 según presencia de hongo y epífitas:** El eje X muestra los grupos sin hongo (izquierda) y con hongo (derecha). Los colores representan si son individuos con epífitas (azul) o sin epífitas (gris). El eje Y representa la altura promedio en metros para cada grupo. Cada barra corresponde al promedio de altura (m) del árbol en un grupo específico (sin hongo y sin epífitas = 2,52 m; sin hongo y con epífitas = 3,67 m; con hongo y sin epífitas = 3,56 m y con hongo y con epífitas = 3,83 m) y las barras de error sobre cada columna indican el error estándar asociado a cada promedio, es decir, la variabilidad o incertidumbre alrededor de esos valores (Tabla 10).

**Tabla 10: Valores estadísticos de la altura según presencia de hongo y epífitas**

| ALTURA (m) | | | | |
|---|---|---|---|---|
| **Grupo** | **Epifitas** | **Individuos** | **Media de altura (m)** | **Error estándar** |
| Sin hongo | Sin epífitas | 85 | 2,52 | 0,138 |
| Sin hongo | Con epífitas | 333 | 3,67 | 0,0925 |
| Con hongo | Sin epífitas | 63 | 3,56 | 0,239 |
| Con hongo | Con epífitas | 47 | 3,83 | 0,286 |

**Descripción**: La tabla muestra los valores estadísticos obtenidos del análisis de altura (m) y de la presencia o ausencia del hongo y de epífitas. Se puede observar que los individuos tienen diferentes valores según el grupo al que pertenecen, con una mayor cantidad de muestreo en individuos sin hongo y con epífitas (333). Se incluye el promedio del DAP según su grupo, al igual que su error estándar.

# 8. DISCUSIÓN

## 8.1. Discusión del análisis filogenético de muestras preliminares.

El árbol filogenético de máxima verosimilitud (Figura 5) construido a partir de secuencias del marcador ITS (5.8S) recuperó una topología consistente con la clasificación del suborden Marasmiineae propuesta por Oliveira et al. (2024) y Dentinger et al. (2016).

El clado correspondiente a Omphalotaceae, conformado por *Omphalotus olivascens* y *Gymnopus cervinus*, se resolvió con soporte máximo (bootstrap = 99–100), validando su uso como grupo externo en el análisis (Oliveira et al., 2024). Dentro de este clado se ubicó la muestra BPX2R junto a *Gymnopus cervinus* (bootstrap = 100), lo que indica que aquella muestra no corresponde al hongo de interés sino a un representante del género *Gymnopus* (Omphalotaceae), posiblemente colectado de forma accidental junto al hongo de interés, o como resultado de una secuenciación incorrecta.

En el grupo interno, los géneros *Moniliophthora*, *Crinipellis* y *Chaetocalathus*, todos pertenecientes a la familia Marasmiaceae (Oliveira et al., 2024), se agruparon en un clado con soporte moderado (bootstrap = 76). Este resultado aún debe ser posteriormente investigado, porque se formó otro clado de la familia Marasmiaceae ajeno al mencionado. Sin embargo, esto suele suceder cuando hay un uso limitado de marcadores moleculares, específicamente con ITS para análisis interfamiliares (Schoch et al., 2012).

*Brunneocorticium corynecarpon*, es el representante de la recientemente propuesta familia Campanellaceae y es el grupo hermano de la familia Marasmiaceae, donde se encuentra el género *Marasmius* (Oliveira et al., 2024). En el análisis, formó un clado propio con bootstrap = 67, y un clado con la familia Marasmiaceae de Bootstrap=68. Aunque estos

valores no son representativos, la relación filogenética es respaldada por la literatura principal de Oliviera et al. (2024), que las posiciona como familias hermanas.

Finalmente, las muestras BPX2, BPX2_2 y BPX3_2 se agruparon en un clado monofilético con soporte máximo (bootstrap = 100) junto a *Marasmius purpureostriatus* (bootstrap = 88), confirmando su pertenencia al género *Marasmius* (Marasmiaceae) y siendo congruentes con las determinaciones filogenéticas previas del fungario QCAM de la PUCE.

El hecho de que *B. corynecarpon* pertenezca a la familia hermana más cercana a la de *Marasmius,* puede darnos una clave sobre el comportamiento del hongo relacionado a *A. cladotrichum*, explicado por el conservadurismo filogenético de rasgos, el cual establece que especies estrechamente relacionadas tienden a compartir rasgos ecológicos, morfológicos y funcionales porque los heredaron de un ancestro común (Cavender-Bares et al., 2009;Parrent et al., 2010). En este caso, la morfología y la ecología de *B. corynecarpon* es muy similar a la del hongo del género *Marasmius*, ambos compartiendo el mismo tipo de fase rizomórfica blanca y aérea, sin una fase anamorfa o telomorfa (sexual o asexual) y sin un cuerpo fructifero conocido (Koch et al., 2020), y con estilos de vida parecidos en ambos casos: saprotrófica o patogénica en el caso de *B. corynecarpon* (Koch et al., 2018; Koch et al., 2020), y con un estilo de vida fitopatogénico muy conocido dentro de los miembros del género *Marasmius* (Huamán-Pilco et al., 2024).

Aunque tener como base a los estudios de *B. corynecarpon* para tratar de entender la interacción de nuestro hongo de interés es útil, se debe considerar que los los modos de vida en hongos (simbionte micorrízico, saprótrofo, patógeno) no son estáticos, pues los hongos han cambiado de un modo de vida a otro múltiples veces a lo largo de la evolución y entre clados cercanamente relacionados ((Hibbett et al., 2000). Lo más curiosos, es que, incluso dentro de las mismas especies, los hongos pueden cumplir roles diferentes, como lo demuestra el estudio de Martin et al. (2008) "*The genome of Laccaria bicolor provides insights into mycorrhizal symbiosis",* en donde la ectomicorriza *Laccaria bicolor* (familia Hydnangiaceae) vive en simbiosis mutualista con raíces de árboles como pino y álamo, pero presenta un doble estilo de vida**:** En el suelo y hojarasca actúa como saprótrofo, degradando

materia orgánica de origen animal y bacteriano para obtener nitrógeno, mientras que en las raíces del árbol actúa como simbionte mutualista, intercambiando nitrógeno por carbono (azúcares) con el hospedero. Por esto, es importante considerar un estudio donde se analice el estilo de vida exclusivo del hongo del potencial género *Marasmius*, recordando que este rasgo es cambiante en el reino fúngico.

### 8.2. Discusión sobre efectos en rasgos funcionales y de desempeño en *A. cladotrichum* por su interacción con el hongo colonizador

Los gráficos de dispersión (Figura 6) y la tabla con valores de estadísticos de soporte (Tabla 7) indican que no hay un efecto visible (positivo o negativo) entre colonización del hongo y rasgos funcionales (DAP 2025, altura y número de hojas), y de desempeño (número de flores y frutos) respaldado por valores p, $R^2$ y pendientes. Es decir, en el análisis de este muestreo, no hay un respaldo para concluir que el hongo colonizador afecta a le ecología de *A. cladotrichum.* Esto puede deberse a un sesgo en el muestreo, ya que, al ser datos preliminares (aún no 100% oficiales), tal vez los datos recolectados no son acordes al objetivo de investigación, por ejemplo, la escala de colonización del hongo se salta de 50% a 100%, sin un valor intermedio entre estos dos (Tabla 4), o el hecho de que la mayoría de los individuos no presentaban fruto puede significar que la especie no estaba en época de fructificación.

Sin embargo, diversos estudios sí han documentado que los efectos de los hongos colonizadores sobre sus plantas hospederas son altamente variables y dependientes del contexto, pudiendo ser mutuales, antagónicos (parasitismo) o neutros según las condiciones ambientales y la identidad de los organismos involucrados (Hardoim et al., 2015; Millar & Ballhorn, 2013;Clay & Schardl, 2002). En particular, Hardoim et al. (2015), en su estudio "*The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes"* señalan que "en general, los endófitos pueden tener efectos neutros

o perjudiciales para la planta huésped en condiciones normales de crecimiento, mientras que pueden ser beneficiosos en condiciones más extremas o durante diferentes etapas del ciclo de vida de la planta", lo que sugiere que, en ausencia de estrés ambiental pronunciado, la colonización fúngica tiende a no producir efectos detectables sobre el desempeño del hospedero, y, más bien, puede hasta producir efectos beneficiosos, lo cual explicaría el análisis del epifitismo.

### 8.3. Discusión sobre epifitismo y presencia o ausencia del hongo

Los resultados relacionados al epifitismo sí demostraron una diferencia cuando está presente el hongo en la planta, ya que, en promedio, se reduce en una mitad la cantidad de epifitas en los individuos de *A. cladotrichum*, con una presencia de epifitas del 79,7% en individuos sin el hongo, y de 42,7% en individuos con el hongo en todas sus escalas de colonización (Figura 7).

La relación entre las epífitas y su árbol hospedero es compleja y puede ser tanto beneficiosa como perjudicial dependiendo del contexto. Por un lado, diversos estudios han documentado efectos positivos de las epífitas sobre sus hospederos. Xu (2025), en el artículo titulado “Commensal Relationships in Forests: The Ecological Role of Epiphytes” señaló que “*Las epífitas promueven el ciclo de nutrientes de sus huéspedes al interceptar y acumular nutrientes*”, y que la incorporación de material vegetal de epifitas al sustrato del hospedero puede mejorar significativamente la supervivencia y el crecimiento de plántulas del árbol.

Por otro lado, las epífitas también pueden ser perjudiciales, como lo resume Ruiz-Cancino et al. (2012) en su escrito “¿Son las plantas epífitas parásitos de los árboles? Evidencia de mecanismos de daño directo e indirecto” donde explica que los mecanismos de daño documentados incluyen la carga mecánica excesiva sobre ramas, la competencia por luz y nutrientes, el estrangulamiento de ramillas, la liberación de sustancias alelopáticas

y una mayor susceptibilidad a patógenos en zonas colonizadas, fenómeno al que algunos autores han llamado "parasitismo estructural" o "piratería nutricional".

En este caso, la asociación observada indica que una mayor presencia de epífitas y de hongo produce más crecimiento de DAP y altura en individuos de *A. cladotrichum* (Figura 9 y 10). Esto podría explicarse por la “causalidad inversa”, en donde los individuos más grandes y longevos ofrecen mayor superficie de corteza y más exposición, lo que favorece la acumulación de epífitas (Zotz & Vollrath, 2003) sin que necesariamente las epífitas sean la causa del mayor crecimiento.

Una segunda hipótesis es que los individuos más vigorosos tienen mayor capacidad de tolerar la colonización por hongo y por epífitas sin ver comprometido su crecimiento, mientras que los árboles de menor tamaño o en peores condiciones fisiológicas podrían ser más susceptibles al estrés que representa la presencia de colonizadores en su corteza (Flores□Palacios, 2016).

En cualquier caso, dado que el presente estudio no permite establecer conclusiones certeras, ambas hipótesis quedan abiertas y requerirían diseños experimentales o estudios a largo plazo para ser evaluadas.

# 9. CONCLUSIONES

El presente estudio, aunque enmarcado en una interacción planta-hongo que aún requiere un esfuerzo investigativo considerable, logró recopilar, sintetizar, analizar y calcular datos, proveyendo información clave para las bases de conocimiento del sistema *Adenocalymma cladotrichum* y hongo blanco colonizador, como en el posicionamiento filogenético de ambas especies, sus descripciones morfológicas, distribución, ecología, y, lo más importante, el análisis estadístico de esta interacción.

En cuanto a la distribución, se confirmó que *A. cladotrichum* es una especie enteramente neotropical, restringida a Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, y particularmente abundante en la parcela de 50 hectáreas del PDBY, donde se ubica entre las diez especies más abundantes del sotobosque y se asocia preferentemente con cumbres y pendientes medias. Este conocimiento permite considerar con mayor seguridad qué individuos pertenecen efectivamente a *A. cladotrichum*; sin embargo, dado que dentro de este linaje monofilético conviven morfotipos previamente reconocidos como *Memora cladotricha*, *Memora aspericarpa*, *Memora difusa* y *Memora mirandensis*, cuyas diferencias en robustez del fruto, número de folíolos, pubescencia y proporción cáliz–corola (descritas en el marco teórico) hacen que en campo no siempre se reconozcan como la misma especie, sería pertinente extender el muestreo hacia estos morfotipos y construir un nuevo mapa de distribución que los considere. Esto evitaría subestimar la abundancia real de la especie y permitiría evaluar si la interacción con el hongo colonizador se mantiene constante entre los distintos morfotipos.

Respecto a la filogenia del hongo, el análisis de máxima verosimilitud realizado a partir del marcador ITS (5.8S) resolvió de manera coherente el suborden Marasmiineae y agrupó a

las muestras BPX2, BPX2_2 y BPX3_2 en un clado con soporte máximo (bootstrap = 100) junto a *Marasmius purpureostriatus*, lo que constituye un fuerte indicio de que el hongo que coloniza a *A. cladotrichum* pertenece al género *Marasmius* y no a *Brunneocorticium corynecarpon*, como inicialmente se podría creer, por su similitud morfológica. No obstante, debe enfatizarse que esta identificación aún no puede considerarse una confirmación taxonómica definitiva: el uso de un único marcador (ITS2/5.8S) presenta una resolución limitada para distinciones interfamiliares (Schoch et al., 2012), y los valores de bootstrap moderados en los nodos profundos del árbol así lo reflejan. Por ello, una de las conclusiones centrales de este trabajo es que, si bien la evidencia disponible apoya consistentemente la pertenencia al género *Marasmius*, la confirmación filogenética robusta requerirá necesariamente la incorporación de marcadores adicionales (por ejemplo, nLSU, rpb2 o análisis multilocus) y un mayor número de secuencias de referencia, especialmente de *B. corynecarpon* y de otras especies de *Marasmius* con rizomorfos aéreos, al igual que un análisis genómico con la certeza de que se trata del hongo colonizador de *A. cladotrichum.*

Los resultados derivados del análisis de la base de datos del censo del año 2025 permitieron, por primera vez, evaluar cuantitativamente la relación entre la colonización del hongo y los rasgos funcionales y de desempeño de *A. cladotrichum*. Los gráficos de dispersión y los modelos de regresión lineal mostraron que no existe una relación estadísticamente significativa entre la escala de colonización del hongo y el DAP, la altura, el número de hojas, flores o frutos (todos los valores $p > 0,05$ y $R^2$ extremadamente bajos), lo que sugiere que, al menos bajo las condiciones del muestreo actual, el hongo no genera un efecto detectable, positivo ni negativo, sobre el desempeño del hospedero. Este resultado es consistente con lo planteado por Hardoim et al. (2015), quienes señalan que los efectos de los hongos colonizadores sobre sus hospederos suelen ser neutros en condiciones ambientales no estresantes y solo se manifiestan bajo presiones específicas o en etapas particulares del ciclo de vida de la planta.

En contraste, el análisis del epifitismo sí reveló un patrón claro y biológicamente interpretable: la proporción de individuos con epífitas se reduce aproximadamente a la mitad

en presencia del hongo (de 79,7 % en árboles sin hongo a 42,7 % en árboles colonizados), lo que sugiere que el hongo podría estar ejerciendo un efecto inhibitorio sobre el establecimiento o la permanencia de epífitas sobre la corteza, posiblemente mediante competencia por sustrato o por la liberación de compuestos bioactivos descritos para el género *Marasmius* y para hongos rizomórficos relacionados. Sin embargo, cuando el hongo y las epífitas coexisten, los individuos presentan en promedio un mayor DAP (288 mm) y mayor altura (3,83 m) que aquellos sin ninguno de los dos colonizadores (183 mm y 2,52 m, respectivamente), lo que podría explicarse por causalidad inversa, donde árboles más grandes y longevos ofrecen mayor superficie de corteza y exposición, favoreciendo la acumulación tanto de epífitas como del hongo (Zotz & Vollrath, 2003), o por una mayor tolerancia fisiológica de los individuos vigorosos frente a la presencia de colonizadores (Flores-Palacios, 2016). En conjunto, estos resultados apuntan a una interacción más compleja de lo que la hipótesis inicial de parasitismo sugería, donde el hongo no se comporta como un patógeno agresivo en el sentido clásico, sino como un colonizador cuyo efecto depende del estado del hospedero y de su contexto ecológico.

Finalmente, estos hallazgos sientan las bases para investigaciones futuras orientadas al estudio de la dependencia denso-negativa (DDN) en *A. cladotrichum*. Si bien el presente trabajo no evaluó directamente la mortalidad ni la dinámica poblacional bajo la hipótesis Janzen-Connell, el haber caracterizado la identidad filogenética del hongo, su patrón de colonización y su asociación con el epifitismo y el crecimiento del hospedero proporciona el marco biológico mínimo necesario para que estudios posteriores puedan abordar la DDN de manera informada. Conocer qué organismo coloniza al árbol, qué tipo de efecto ejerce y bajo qué condiciones, es un paso indispensable para evaluar si este hongo actúa como un enemigo natural capaz de regular la abundancia de *A. cladotrichum* a escala local, o si, por el contrario, contribuye a sostener su dominancia en el sotobosque amazónico. En este sentido, el presente estudio constituye una contribución concreta al entendimiento de una interacción planta-hongo previamente desconocida y abre la puerta a líneas de investigación

más amplias sobre las dinámicas de los bosques tropicales y los mecanismos que sostienen la diversidad arbórea en la Amazonía.

# 10. BIBLIOGRAFÍA

Andino, J. E. G., Pitman, N. C. A., Ulloa, C. U., Romoleroux, K., Fernández-Fernández, D., Ceron, C., Palacios, W., Neill, D. A., Oleas, N., Altamirano, P., Torres, G. R., & Ter Steege, H. (2019). Trees of Amazonian Ecuador: a taxonomically verified species list with data on abundance and distribution. *Ecology*, *100*(12), e02894. https://doi.org/10.1002/ecy.2894

Aubrecht, G., Huber, W., & Weissenhofer, A. (2013). Coincidence or Benefit? The use of Marasmius (Horse-Hair Fungus) Filaments in Bird Nests. *Avian Biology Research*, *6*(1), 26–30. https://doi.org/10.3184/175815512X13531739538638

Bagchi, R., Gallery, R. E., Gripenberg, S., Gurr, S. J., Narayan, L., Addis, C. E., Freckleton, R. P., & Lewis, O. T. (2014). Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, *506*(7486), 85–88. https://doi.org/10.1038/nature12911

Breitschwerdt, E., Jandt, U., & Bruelheide, H. (2019). Trait–performance relationships of grassland plant species differ between common garden and field conditions. *Ecology and Evolution*, *9*(4), 1691–1701. https://doi.org/10.1002/ece3.4818

Cairney, J. W. G. (1991). Rhizomorphs: Organs of exploration or exploitation? *Mycologist*, *5*(1), 5–10. https://doi.org/10.1016/S0269-915X(09)80325-X

Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, *12*(7), 693–715. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

Chen, H., Xu, Y.-Q., Zeng, H., Hu, Y.-P., Wang, S.-N., & Yan, J.-Q. (2025). Four new species of Marasmius subgenus Globulares (Marasmiaceae, Agaricales) from subtropical regions of China. *MycoKeys*, *120*, 317–338. https://doi.org/10.3897/mycokeys.120.157997

Clay, K., & Schardl, C. (2002). Evolutionary Origins and Ecological Consequences of Endophyte Symbiosis with Grasses. *The American Naturalist*, *160*(S4), S99–S127. https://doi.org/10.1086/342161

Comita, L. S., Muller-Landau, H. C., Aguilar, S., & Hubbell, S. P. (2010). Asymmetric Density Dependence Shapes Species Abundances in a Tropical Tree Community. *Science*, *329*(5989), 330-332. https://doi.org/10.1126/science.1190772

Comita, L. S., Queenborough, S. A., Murphy, S. J., Eck, J. L., Xu, K., Krishnadas, M., Beckman, N., Zhu, Y., & Gómez-Aparicio, L. (2014). Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *The Journal of Ecology*, *102*(4), 845–856. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12232

Da Silva, J. M. C., Rylands, A. B., & Da Fonseca, G. A. B. (2005). The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conservation Biology*, *19*(3), 689-694. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00705.x

Dentinger, B. T. M., Gaya, E., O'Brien, H., Suz, L. M., Lachlan, R., Díaz-Valderrama, J. R., Koch, R. A., & Aime, M. C. (2016). Tales from the crypt: genome mining from fungarium

specimens improves resolution of the mushroom tree of life. *Biological Journal of the Linnean Society*, *117*(1), 11–32. https://doi.org/10.1111/bij.12553

Enríquez, M. Á. E., Salous, A. E., Torres, S. H. T., & Ricaurte, P. S. R. (2025). Plantas medicinales y funcionales de la Amazonía ecuatoriana: principios bioactivos y usos aplicados. En *Editora Artemis eBooks*. https://doi.org/10.37572/edart_031025680

Flores-Palacios, A. (2016). Does structural parasitism by epiphytes exist? A case study between *Tillandsia recurvata* and *Parkinsonia praecox*. *Plant Biology*, *18*(3), 463–470. https://doi.org/10.1111/plb.12406

Fonseca, L. H. M. (2017). *Filogenia, sistemática e evolução de Adenocalymma (Bignonieae, Bignoniaceae)* [Universidade de São Paulo]. https://doi.org/10.11606/T.41.2017.tde-22082017-090627

Fonseca, L. H. M., & Lohmann, L. G. (2019). An Updated Synopsis of *Adenocalymma* (Bignonieae, Bignoniaceae): New Combinations, Synonyms, and Lectotypifications. *Systematic Botany*, *44*(4), 893–912. https://doi.org/10.1600/036364419X15710776741341

Fonseca, L. H. M., & da Silva Ribeiro, R. (2026). Taxonomic novelties in Adenocalymma (Bignonieae, Bignoniaceae) endemic to the Atlantic Forest [Conjunto de datos]. En *The Catalogue of Life*. https://doi.org/10.48580/dgvyl

Freymann, B. P. (2008). Physical properties of fungal rhizomorphs of marasmioid basidiomycetes used as nesting material by birds. *Ibis*, *150*(2), 395–399. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00750.x

GBIF. (s. f.). *Adenocalymma cladotrichum (Sandwith) L.G.Lohmann*. https://www.gbif.org/es/species/7452137

Gentry, A. H. (1976). Studies in Bignoniaceae 19: Generic Mergers and New Species of South American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *63*(1), 46. https://doi.org/10.2307/2395223

Gentry, A. H. (1986). Species richness and floristic composition of Choco Region plant communities. *LA Referencia (Red Federada de Repositorios Institucionales de Publicaciones Científicas)*, *15*, 71-91. https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/44701

Guevara, J. E., Mogollón, H., Pitman, N. C. A., Cerón, C., Palacios, W. A., & Neill, D. A. (2016). A floristic assessment of Ecuador's Amazon tree flora. *Scopus*, 27-52. https://doi.org/10.1002/9781119090670.ch2

Hardoim, P. R., van Overbeek, L. S., Berg, G., Pirttilä, A. M., Compant, S., Campisano, A., Döring, M., & Sessitsch, A. (2015). The Hidden World within Plants: Ecological and Evolutionary Considerations for Defining Functioning of Microbial Endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *79*(3), 293–320. https://doi.org/10.1128/MMBR.00050-14

Hazelwood, K., Beck, H., & Paine, C. E. T. (2021). Negative density dependence in the mortality and growth of tropical tree seedlings is strong, and primarily caused by fungal pathogens. *Journal Of Ecology*, *109*(4), 1909-1918. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13615

Hibbett, D. S., Gilbert, L.-B., & Donoghue, M. J. (2000). Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature*, *407*(6803), 506–508. https://doi.org/10.1038/35035065

Hokche, O., Berry, P. E., & Hubber, O. (2008). *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser.

Huamán-Pilco, A. F., Ramos-Carrasco, T. A., Franco, M. E. E., Tineo-Flores, D., Estrada-Cañari, R., Romero, P. E., Aguilar-Rafael, V., Ramírez-Orrego, L. A., Tincopa-Marca, R., Márquez, F.-R., Oliva-Cruz, M., & Díaz-Valderrama, J. R. (2024). Morphological, phylogenetic, and genomic evidence reveals the causal agent of thread blight disease of cacao in Peru is a new species of Marasmius in the section Neosessiles, Marasmius infestans sp. nov. *F1000Research*, *12*, 1327. https://doi.org/10.12688/f1000research.140405.2

Koch, R. A., Jean Lodge, D., Sourell, S., Nakasone, K., McCoy, A. G., & Catherine Aime, M. (2018). Tying up loose threads: revised taxonomy and phylogeny of an avian-dispersed Neotropical rhizomorph-forming fungus. *Mycological Progress*, *17*(9), 989–998. https://doi.org/10.1007/s11557-018-1411-8

Koch, R. A., Liu, J., Brann, M., Jumbam, B., Siegel, N., & Aime, M. C. (2020). Marasmioid rhizomorphs in bird nests: Species diversity, functional specificity, and new species from the tropics. *Mycologia*, *112*(6), 1086–1103. https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1788892

Lohmann, L. G. (2006). Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignonieae, Bignoniaceae). *American Journal of Botany*, *93*(2), 304–318. https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.304

Lohmann, L. G., & Taylor, C. M. (2014). A New Generic Classification of Tribe Bignonieae (Bignoniaceae) [1]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *99*(3), 348–489. https://doi.org/10.3417/2003187

Martin, F., Aerts, A., Ahrén, D., Brun, A., Danchin, E. G. J., Duchaussoy, F., Gibon, J., Kohler, A., Lindquist, E., Pereda, V., Salamov, A., Shapiro, H. J., Wuyts, J., Blaudez, D., Buée, M., Brokstein, P., Canbäck, B., Cohen, D., Courty, P. E., … Grigoriev, I. V. (2008). The genome of Laccaria bicolor provides insights into mycorrhizal symbiosis. *Nature*, *452*(7183), 88–92. https://doi.org/10.1038/nature06556

Martínez-Peña, L., Vargas Ríos, O., & Alvarado, S. T. (2025). Rasgos funcionales y propagación de tres especies leñosas del bosque altoandino. *Colombia Forestal*, *28*(2), e22584. https://doi.org/10.14483/2256201X.22584

Matheny, P. B., Curtis, J. M., Hofstetter, V., Aime, M. C., Moncalvo, J.-M., Ge, Z.-W., Yang, Z.-L., Slot, J. C., Ammirati, J. F., Baroni, T. J., Bougher, N. L., Hughes, K. W., Lodge, D. J., Kerrigan, R. W., Seidl, M. T., Aanen, D. K., DeNitis, M., Daniele, G. M., Desjardin, D. E., … Hibbett, D. S. (2006). Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia*, *98*(6), 982–995. https://doi.org/10.3852/mycologia.98.6.982

Metz, M. R., Sousa, W. P., & Valencia, R. (2010). Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, *91*(12), 3675-3685. https://doi.org/10.1890/08-2323.1

Nakasone, K. K., Hibbett, D. S., & Goranova, G. (2009). Neocampanella, a new corticioid fungal genus, and a note onDendrothele bispora. *Botany*, *87*(9), 875-882. https://doi.org/10.1139/b09-046

Millar, J. A., & Ballhorn, D. J. (2013). Effect of mycorrhizal colonization and light limitation on growth and reproduction of lima bean (Phaseolus lunatus L.). *Journal of Applied Botany and Food Quality*, *86*(1), 172–179. https://doi.org/10.5073/JABFQ.2013.086.023

Oliveira, J. J. S., Desjardin, D. E., Jenkinson, T. S., Margaritescu, S., Capelari, M., & Moncalvo, J.-M. (2024). Taxonomic revision of Marasmius Fr. and Marasmiaceae Roze ex Kühner based on multigene phylogenetics and morphological evidence. *Fungal Diversity*, *127*(1), 1–54. https://doi.org/10.1007/s13225-024-00534-x

Parrent, J. L., Peay, K., Arnold, A. E., Comas, L. H., Avis, P., & Tuininga, A. (2010). Moving from pattern to process in fungal symbioses: linking functional traits, community ecology and phylogenetics. *New Phytologist*, *185*(4), 882–886. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03190.x

Pérez, Á. J., Hernández, C., Romero-Saltos, H., & Valencia, R. (2014). Árboles emblemáticos de Yasuní, Ecuador. Publicaciones del Herbario QCA. Escuela de Ciencias Biológicas, Pontifica Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. ISBN: 978-9942-20-260-4

Redies, H. (s. f.). *Adenocalymma apparicianum*. © 2006-2030 Hermann Redies. https://www.mae-da-lua.org/port/flora_species/adenocalymma_apparicianum_00.html

Retnowati, A., & Seelan, J. S. S. (2022). A new species of Marasmius Sect. Neosessiles (Basidiomycota, Agaricales) from the artificial Dipterocarpaceae forest in Indonesia. *Taiwania*, *67*(1), 30–34. https://doi.org/10.6165/tai.2022.67.30

Ruiz-Cancino, E., Coronado-Blanco, J. M., & Myartseva, S. (2012). ¿Son las plantas epífitas parásitos de los árboles? Evidencia de mecanismos de daño directo e indirecto. Ruíz-Cancino E. y J.M. Coronado-Blanco. 2012. Recursos Naturales.

Sandwith, N. Y. (1937). Notes on tropical American Bignoniaceae. *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht*, *40*(1), 205–232.

Sandwith, N. Y. (1940). Contributions to the Flora of Tropical America: XLIV. Further Notes on Tropical American Bignoniaceae. *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Gardens, Kew)*, *1940*(7), 302. https://doi.org/10.2307/4120214

Sandwith, N. Y. (1953). Contributions to the Flora of Tropical America: LVI. Further Studies in Bignoniaceae. *Kew Bulletin*, *8*(4), 451. https://doi.org/10.2307/4117347

Schoch, C. L., Seifert, K. A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J. L., Levesque, C. A., Chen, W., Bolchacova, E., Voigt, K., Crous, P. W., Miller, A. N., Wingfield, M. J., Aime, M. C., An, K.-D., Bai, F.-Y., Barreto, R. W., Begerow, D., Bergeron, M.-J., Blackwell, M., … Schindel, D. (2012). Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for *Fungi*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(16), 6241–6246. https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109

Stanton, D. E., Huallpa Chávez, J., Villegas, L., Villasante, F., Armesto, J., Hedin, L. O., & Horn, H. (2014). Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. *Functional Ecology*, *28*(5), 1274–1283. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12249

Tropicos. Missouri Botanical Garden. <https://tropicos.org/name/100141531>

Udulutsch, R. G. (2013). Taxonomic update in Adenocalymma (Bignoniaceae): emendations, new synonyms, typifications, and status change. *TURKISH JOURNAL OF BOTANY*. https://doi.org/10.3906/bot-1207-55

Udulutsch, R. G., Assis, M. A. de, & Dias, P. (2013). Four new species of *Adenocalymma* (Bignoniaceae) and a key to the species from southeastern Brazil. *Nordic Journal of Botany*, *31*(2), 176–185. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2012.01609.x

Universidad Nacional de Colombia. (s.f.). *Memora aspericarpa* A.H.Gentry. Flora de Colombia Virtual. Recuperado el 14 de mayo de 2026, de http://www.biovirtual.unal.edu.co/floradecolombia/es/description/371/index.html

Universidad Nacional de Colombia. (s.f.). *Memora cladotricha* Sandwith. Flora de Colombia Virtual. Recuperado el 14 de mayo de 2026, de http://www.biovirtual.unal.edu.co/floradecolombia/en/description/373/

Vasco-Palacios, A. M., Suaza, S. C., Castanõ-Betancur, M., & Franco-Molano, A. E. (2008). Conocimiento etnoecólogico de los hongos entre los indígenas Uitoto, Muinane y Andoke de la Amazonía Colombiana. *Acta Amazonica*, *38*(1), 17–30. https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000100004

Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E., & Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal Of Ecology*, *92*(2), 214-229. https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00876.x

Vinnere, O., Fatehi, J., Sivasithamparam, K., & Gerhardson, B. (2005). A new plant pathogenic sterile white basidiomycete from Australia. *European Journal Of Plant Pathology*, *112*(1), 63-77. https://doi.org/10.1007/s10658-005-2191-y

Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Wadgymar, S. M., Sheth, S., Josephs, E., DeMarche, M., & Anderson, J. (2024). Defining Fitness in Evolutionary Ecology. *International Journal of Plant Sciences*, *185*(3), 218–227. https://doi.org/10.1086/729360

Zotz, G., & Vollrath, B. (2003). The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology*, *19*(1), 81–90. https://doi.org/10.1017/S0266467403003092