

19.- LA PALEOMICROLOGIA Y EL REGISTRO FÓSIL DE LOS HONGOS.

Antonio Jesús **PÉREZ LUQUE**

*Asociación Micológica de las Sierras Subbéticas
E-14800. Priego de Córdoba (Córdoba)*

Lactarius 11: 129-145 ISSN: 1132-2365

1. INTRODUCCIÓN.

La importancia del registro fósil en cualquier ámbito del estudio de la vida es un hecho conocido, y debido a la información que éstos nos proporcionan, el hombre actualmente posee un conocimiento de las distintas formas de vida a lo largo de la historia de la tierra. Los estudios de fósiles se han centrado preferentemente en unos grupos de organismos, dejando a un lado otros grupos, como por ejemplo los hongos, por una serie de razones que veremos a continuación. El registro fósil de hongos, en comparación con el registro fósil de otros grupos de organismos, no ha recibido la misma atención; además, aunque los hongos fósiles se conocían desde

los primeros días de la Paleobotánica, su abundancia y su calidad han sido injustamente minimizadas.

El potencial de preservación que presentan los hongos es bastante inferior que el que presentan otros organismos, y se debe en primera instancia, a la carencia de una estructura mecánica fuerte que evite su destrucción durante el proceso de fosilización. Es fácil comprender que una especie de cualquier tipo de hongo no va a fosilizar de igual forma que una diatomea, que presenta una estructura silíceo dura (frústulo), la cual aumentará su potencial de preservación.

El estudio de los hongos fósiles no ha podido ser utilizado

de igual forma que otros registros fósiles. Los hongos fósiles generalmente son microscópicos, aunque existen cuerpos fructíferos macroscópicos fosilizados, o evidencias de ellos. Cuando encontramos un hongo fósil no siempre encontramos sus estructuras reproductoras, lo cual crea un serio problema en su identificación y determinación taxonómica, que en base a las estructuras vegetativas encontradas, no suele ser muy acertada. Si tenemos la suerte de encontrar estructuras o estadios sexuales, estos suelen ser pequeños y efímeros, y no nos ofrecen toda la información que quisiéramos. También es fácil encontrar en el registro fósil algunos protozoos y algas que producen estructuras muy similares a las de hongos. Otro problema es cuando al encontrar una roca con restos de hongos fósiles hay que contemplar la posibilidad de una “contaminación”, por ejemplo, por parte de esporas de hongos modernos. Todas estas razones dificultan el estudio del registro fósil de hongos.

A pesar de los problemas que el registro fósil de hongos presenta, la paleomicología actual-

mente, con el desarrollo de técnicas especiales, y el aumento del interés y de los estudios sobre este tipo de fósiles, está aportando unos conocimientos de gran utilidad a diversas disciplinas, entre las que destaca la micología, que se benefician de sus avances.

Aun siendo escaso el registro fósil de hongos, ha aportado una serie de datos básicos para el mundo de la micología. Basta citar el fósil *Palaeosclerotium* del Carbonífero, que se trata de un hongo que combina características de ascomicetes y basidiomicetes; lo que prueba que estos dos grupos presentan alguna relación evolutiva.

La calidad de un hongo fósil depende de la cantidad de información que podamos obtener de éste, lo cual está directamente relacionado con su preservación. Un fósil bien preservado, tras el empleo de técnicas especializadas, ofrece una cantidad de información óptima. Entre los distintos modos de fosilización que existen, los hongos fosilizados que generalmente se encuentran son las permineralizaciones (el hongo se impregnó de una mate-

ria mineral: sílice, carbonato cálcico a veces con magnesio, o pirita, que lo preservó a lo largo del tiempo hasta que se encontró como fósil). Los mejores ejemplos preservados se encuentran generalmente en ámbar, por ejemplo el ámbar del Oligoceno del Báltico y el ámbar del Cretácico del Norte de Francia.

Con el presente trabajo se pretende mostrar una visión general del registro fósil de hongos y como la paleomicología ha aportado, con el estudio de éstos, importantes conocimientos a diversas disciplinas científicas. De igual modo se persigue mostrar que aún siendo considerado de baja calidad el registro fósil del grupo, las aportaciones de su estudio han sido de gran utilidad y han supuesto importantes conclusiones para el conocimiento de la historia de algunos seres vivos sobre la tierra.

2. PALEOMICOLOGÍA

La aparición de estudios sobre el registro fósil de hongos se ha debido principalmente al interés de diversos investigadores, principalmente paleobotánicos, que

poco a poco fueron configurando lo que hoy día entendemos como paleomicología. (*Etimológicamente: palaiós = antiguo; mykes = seta; logos = estudio, conocimiento*), la entendemos como la ciencia que se encarga del estudio de los hongos antiguos o fósiles. Sin embargo podemos considerar la paleomicología como una disciplina dentro de la paleontología que se encarga del estudio de los hongos y de sus fósiles, así como los procesos evolutivos que han acaecido a lo largo de la historia de la vida de los hongos.

Pirozynski (1976) apunta que la paleomicología ha avanzado esporádicamente, siendo una prueba de ello los artículos que han aparecido desde finales del siglo XIX hasta la actualidad. Los primeros estudios se centraban en la descripción taxonómica y en la fiabilidad de las variadas interpretaciones e identificaciones. Entre estos primeros investigadores encontramos a L. Meschinelli, A. Seward, y J. Pia.

Años más tarde, en 1947, F. A. Wolf y F. T. Wolf realizaron la primera lista actualizada de hongos fósiles organizada bajo

grupos taxonómicos. Sin embargo, fueron los paleobotánicos B. H. Tiffney y E. S. Barghoorn, quienes en un reciente artículo (1974), prepararon una lista de hongos fósiles con una gran organización y con la distribución de los principales grupos de hongos a lo largo del tiempo geológico.

Pirozynski (1976) realiza un magnífico estudio donde, además de comentar la historia fósil de los principales grupos de hongos, proporciona una revisión sobre la paleomicología desde un punto de vista micológico.

En los últimos años ha aumentado significativamente la información acerca del registro fósil de hongos y la recopilación de toda su bibliografía merecerá un estudio extenso y exclusivo.

La paleomicología actualmente contempla en gran medida el papel de los hongos fósiles en procesos biológicos y geológicos. Aunque la diversidad, taxonomía y estratigrafía de los fósiles de hongos siguen siendo importantes, las relaciones entre éstos fósiles y su ambiente (biótico y abiótico) son muy considerados por esta disciplina. Esta nueva

dimensión de la paleomicología se debe en gran medida a los estudios realizados a partir de 1960 sobre hongos que vivían en las hojas de diversas plantas (hongos epífilos). Así con este cambio de perspectiva, el valor de los hongos fósiles ha incrementado y despertado el interés de otras disciplinas (por ejemplo: sedimentología, paleoecología, paleontología y evolución) por la paleomicología.

El despertar de esta disciplina, unido a la adquisición de nuevos fósiles, a la aplicación de técnicas especializadas, y a la re-examinación de antiguas especies, ofrecen una información básica para, entre otras cuestiones, desvelar los secretos del origen y evolución de los hongos.

3. REGISTRO FÓSIL DE LOS DISTINTOS GRUPOS DE HONGOS.

Los principales grupos dentro del reino de los hongos (Oomycota, Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota) se encuentran representados, según lo evidencian los fósiles, a lo largo de la historia de Tierra.

Un estudio de los registros de cada clase es una ardua tarea que sería de gran utilidad, sin embargo, su elaboración conllevaría una gran extensión.

El número de especies de hongos fósiles es de aproximadamente 500, distribuidos en 250 géneros, donde la mayoría de los géneros vienen de rocas del Cretácico y del Terciario. Sin embargo, actualmente este número se ve algo incrementado, ya que estos recuentos son de los años 60 y 70, y el registro fósil de hongos se ha visto incrementado desde estos años hasta la actualidad.

Una visión superflua sobre la abundancia de los registros fósiles de hongos en los distintos periodos geológicos muestra un carácter disperso. Los primeros hongos fósiles son unos oomicetes del Precámbrico, concretamente del Proterozoico. Más tarde en el Cámbrico y Ordovícico (Paleozoico inferior) existen algunos registros de hongos marinos. El Silúrico ya muestra una abundancia mayor de registros y el Carbonífero destaca por la presencia de endomicorrizas, oomicetes y quitridiomycetes

parásitos y la aparición de algunos zigomicetes y sobre todo de basidimycetes. Sin embargo dentro del Paleozoico destacan los registros de hongos fósiles procedentes de los yacimientos de Rhynie del Devónico en Escocia. Esta localidad ha sido muy fructífera para el estudio de hongos fósiles y sobre estos se han realizado gran cantidad de investigaciones.

Desde este periodo hasta la actualidad los hongos fósiles que se han encontrado están repartidos en los tiempos geológicos siendo más o menos abundantes y donde destacan por un aumento en su abundancia los registros del Cretácico.

Entraremos ahora en estudiar de forma más detenida el registro fósil de Ascomycota y de Basidiomycota. El propósito es indicar los principales registros de los dos grupos y los que más implicaciones han tenido para el estudio de los hongos.

3.1. Ascomycota.

Uno de los registros más antiguos que se conoce de estos hongos superiores consiste en

unos cuerpos fructíferos ampuliformes (forma de frasco), situados justo debajo de la epidermis de tallos, micrófilos y rizomas del licófito *Asteroxylon mackiei* (una de las primeras plantas terrestres); encontrados en los yacimientos de Rhynie del Devónico Inferior en Escocia. La importancia de este antiguo resto fósil de ascomicetes es su consecuencia para datar el origen del grupo; además sostiene la diversidad de las primitivas interacciones hongo-planta.

Por otro lado, varios investigadores han encontrado registros más antiguos que tienen semejanzas con ascomicetes, por ejemplo estructuras similares al ascocarpo de Hemisferiales procedentes del Silúrico de Gotland.

Un estudio importante acerca de ascomicetes fósiles es el que realizaron Sherwood-Pike & Gray en 1985. Los autores analizan material del Silúrico de la localidad de Burgsvik Sandstone en Suecia, mostrando entre las conclusiones que existe una correlación entre el tiempo en el que aparecieron las primeras plantas terrestres y la aparición de hongos terrestres ascomicetes

en el Silúrico.

Existen también otros ascomicetes fósiles encontrados durante el Paleozoico, aunque algunos autores descartan muchos de los registros fósiles de este grupo anteriores al Cretácico. En el Cretácico, según Pirozynski (1976), la diversificación de este grupo y de sus estados imperfectos está demostrada, y apunta también que esta micoflora ha debido tener un temprano origen y proliferación con substratos de angiospermas. Destacan las especies que vivían sobre hojas, como por ejemplo, *Pleosporites* y *Petrosphaeria*.

Siguiendo a este autor, el Cenozoico es la edad de Ascomycota, donde la mayoría de los registros, sobre todo los del Paleogeno, son esporas resistentes: ascosporas melanizadas y conidios.

3.2. *Basidiomycota*.

Uno de los registros más problemáticos de hongos fósiles es el que representa *Palaeosclerotium pusillum*. Este hongo fósil del Carbonífero es un ejemplar que combina rasgos reproductivos de Ascomycota y los carac-

terísticos y complejos rasgos vegetativos de Basidiomycota. Las interpretaciones sobre este hongo son variadas. Una de ellas, propuesta por Dennis (1976), que sugiere a este hongo como un intermediario entre los dos grupos, es la que más discusión ha creado, y al mismo tiempo, la que más fuerza ha cobrado, entre otras cosas, porque la mayoría de micólogos están de acuerdo en que estos dos grupos de hongos son parientes cercanos (Stewart & Rothwell, 1993). Al mismo tiempo, Dennis, apunta que este resto puede representar más de un organismo, hecho que apoyan con fuerza otros autores como por ejemplo MacLaughlin (1976). Este último concluye que la interpretación de este hongo sugerida por Dennis debe ser mirada con precaución, entre otras razones porque las ilustraciones de las fíbulas no son convincentes. Por otro lado, Singer apunta que se trata de una especie de ascomicetes parasitado por un miembro de basidiomicetes. En otro extremo, Pirozynski & Weresub, cuestionan estas interpretaciones y añaden otra más a esta gran discusión. Ellos concluyen que *Palaeosclerotium*

pusillum representa un temprano hongo dicariótico que no es ni un ascomicete ni un basidiomicete, sino un miembro de un grupo que vincula a Basidiomycota con extintos nemathopytes, posiblemente simbioses, parecidos a líquenes.

Esta maraña de interpretaciones acerca de un hongo fósil es un ejemplo de la complejidad que presenta la paleomicología al estudiar los ejemplares fósiles. Además siguiendo los comentarios de Dennis (recordemos que son los más aceptados) representa un registro de un micelio con características de basidiomicetes.

El origen de basidiomicetes ha sido establecido por muchos autores en el Mesozoico, sin embargo, el registro de *Palaeancistrus martinii*, encontrado en la madera de *Zygopteris*, una planta vascular de Carbonífero, es un ejemplo convincente de basidiomicetes que apunta que el origen del grupo era, como anticipaban muchos micólogos, bastante anterior al Mesozoico.

Durante el Devónico se cree que ocurrió la separación de ascomicetes y basidiomicetes. Más tarde, en el Carbonífero, como

apunta *Palaeancistrus martinii*, ocurren algunos registros de micelios con fíbulas, y finalmente en el Pérmico se dan evidencias definitivas de estas fíbulas. Estos apuntes refuerzan el origen anterior al Mesozoico de Basidiomycota.

En el Jurásico se da la radiación de los basidiomicetes, y pruebas de ello son la aparición de formas poroides y agaricoides. Existen algunos carpóforos petrificados de *Phellinites digustoi* sobre madera de *Araucaria*.

El grupo de los Polyporales está bien establecido en el Mesozoico y Cenozoico, tal y como muestran los diversos registros fósiles: *Phellinites digustoi* (Jurásico); *Polyporites* (Terciario); diversas especies de *Fomes* (Mioceno, Plioceno, Pleistoceno); *Ganoderma lucidum* y *G. applanatum* (Pleistoceno); etc.

El grupo de los Agaricales no está muy presente en el registro fósil. No resulta inesperado la no fosilización de sus carpóforos carnosos. Aún así existen algunos ejemplos de agaricales fósiles: *Agaricites conwentzi* (Plioceno) y *Agaricites* (Mioceno). El origen de los Agaricales se establece en

el Mesozoico (Pyrozynski, 1976).

Algunos fósiles de Uredinales y Ustilaginales se han descrito con edades desde el Cretácico hasta el Terciario inferior, como por ejemplo: propágulos parecidos a teliosporas de *Teleutospora millotii*; teliosporas de *Milesia*, *Puccinia*, *Ravenelia*, *Triphragmium*, *Uromyces* y *Xenodochnus*; pero no son ejemplos convincentes de la presencia de estos hongos en ese periodo. Un estudio de Ustilaginales sobre anteras de angiospermas del Eoceno (Currah & Stockey, 1991), además de ser un buen registro fósil del grupo, muestra que al menos hace 48 millones de años existía un mecanismo de dispersión altamente especializado, como el de algunos representantes modernos.

4. IMPORTANCIA DE LOS HONGOS FÓSILES.

La importancia que presentan los diversos hongos fósiles encontrados hasta la actualidad es indiscutible. Su estudio ha mostrado, entre otras cosas, el crucial papel de algunas relaciones en la colonización de la tierra por parte

de las plantas. En este apartado se proporcionan algunas investigaciones y registros acerca de las principales relaciones de los hongos con los diversos organismos en épocas pasadas, así como las interacciones de los hongos con el ambiente, que ha servido para aumentar el conocimiento sobre las condiciones ambientales reinantes en los distintos episodios de la historia de la vida.

4.1. Mutualismo.

Entre las relaciones de los hongos con las plantas, el mutualismo ha sido dentro del registro fósil, el que ha supuesto las implicaciones más importantes. Dentro de esta relación destacan las simbiosis de los hongos con otros organismos, como son las micorrizas y los líquenes.

El establecimiento de las micorrizas, concretamente de las endomicorrizas, fue un evento importante para el desarrollo de la flora terrestre. Los autores que lo afirman (Pirozynski & Malloch, 1975; *in* Stubblefield & Taylor, 1988), además sugieren que la asociación de hongos con

los precursores de las plantas terrestres supuso una incrementada eficiencia en la toma de nutrientes y agua, en un ambiente con un pobre desarrollo del suelo. Esta asociación permitió a las plantas colonizar un ambiente nuevo y relativamente hostil. La mayoría de las evidencias de micorrizas arbuscúlo-vesiculares (VAMs) en el registro fósil consiste en la asociación de micelios no septados, hifas enrolladas y esferas parecidas a vesículas y/o clamidosporas en el interior de raíces (y ejes en el caso de plantas simples del tipo *Rhynia*) de plantas perm mineralizadas del Paleozoico. El registro más temprano de VAMs en asociación con plantas vasculares procede del Ordovícico de Wisconsin; las hifas y esporas tienen grandes semejanzas con VAMs modernas, concretamente con miembros de Glomales (*Zygomycota*).

La hipótesis de Pirozynski & Malloch, que apunta que las plantas fueron capaces de colonizar la tierra sólo a través de asociaciones mutualistas con hongos, se ha visto reforzada por numerosos registros fósiles. Wagner & Taylor (1981), por

ejemplo, describen clamidosporas en el interior de plantas vasculares del Carbonífero, que dan fuerza a esta hipótesis. Kidston y Land, en 1921, descubrieron esporas endogonaceas en ejes parcialmente descompuestos de algunas plantas vasculares del Devónico, constituyendo un ejemplo de simbiosis. Estos son ejemplos de la larga lista de citas de micorrizas en el registro fósil, que si nos propusiéramos desarrollar nos extenderíamos demasiado. Indicar que, para la persona interesada en su estudio, puede consultar Stubblefield & Taylor (1988), donde se citan la mayoría de las investigaciones sobre el tema.

Es interesante en el estudio de las micorrizas dentro del registro fósil, el problema de la identificación de VAMs. Esto se complica al intentar documentar una relación fisiológica a partir de las evidencias morfológicas. Para algunos autores la evidencia morfológica más convincente de endomicorrizas puede ser la de los arbusculos, órganos supuestamente implicados en el intercambio metabólico entre el hongo y la planta. En el Paleozoico, los arbusculos no han sido

encontrados en ninguna planta, sin embargo, existen descripciones de arbusculos bien desarrollados en raíces silificadas del Triásico.

A modo de conclusión sobre las micorrizas, se puede afirmar, basándonos en los distintos estudios consultados, que se trata de una relación muy bien documentada en el registro fósil y que su antigüedad se remonta al Paleozoico inferior, y lo más importante es que han sido de crucial importancia en la colonización de la tierra por parte de los vegetales, de tal forma que algunos autores sugieren que sin la ayuda de los hongos los vegetales no habrían podido colonizar los “hostiles” ambientes terrestres.

Otro ejemplo de simbiosis fúngica son los líquenes. Las evidencias más antiguas de la presencia de líquenes, son las proporcionadas por Taylor *et al.* (1995), que describen un fósil líquenico procedente de la localidad Rhynie Chert del Devónico inferior. Estos además apuntan que los cianolíquenes del Devónico fueron capaces de colonizar y hacer frente a las rocas, contribuyendo a la formación del sue-

lo, un paso necesario en la acomodación de las plantas terrestres. En otro estudio, Taylor *et al.* (1997), describen a *Wilfrenatia*, un nuevo líquen, en el cual el micobionte parece estar relacionado con miembros de Zygomycota. Se trata de una simbiosis con una cianobacteria (parecida a *Gloeocapsa* y *Chroococcidiopsis*), estando esta simbiosis bien adaptada para explotar y colonizar nuevos nichos ecológicos, especialmente en la desecación periódica de los ambientes que se cree que ocurría en los paleoecosistemas de la localidad Rhynie Chert.

Hay una hipótesis que afirma que el origen de algunas simbiosis fue el resultado de una interrelación entre parásito y hospedador, que secundariamente implicó una interrelación mutualista. *Wilfrenatia*, el líquen descrito por Taylor *et al.* (1997), es interesante porque demuestra una simbiosis líquenica que implica un parasitismo controlado. Este líquen puede apoyar la hipótesis anterior.

Aunque los líquenes son menos frecuentes en el registro fósil, su presencia junto con la de las

micorrizas, sobre todo en los ambientes del Devónico, postulan la importancia que tuvieron para la vida actual: ayudaron al establecimiento de la flora terrestre, hecho de vital importancia en el escenario de la vida.

4.2. Saprofitismo.

La degradación saprofítica del tejido vegetal y animal realizada por los hongos constituye hoy día una de las principales actividades tróficas de los hongos. Sin embargo, y de forma sorprendente, el saprofitismo ha sido escasamente documentado en el Paleozoico y Mesozoico. Una de las causas de este problema ha sido la interpretación de probables saprofitos como simbiontes; y por otro lado la dificultad de distinguir en el registro fósil entre hongos saprofitos y parásitos.

Los estudios sobre este comportamiento en el registro fósil de hongos han puesto de manifiesto que dentro de la heterogeneidad de estos organismos, el saprofitismo es un carácter compartido por los distintos grupos. Ejemplos de hongos fósiles saprofitos: algunos “phycomycetes” acuáti-

cos del Precámbrico (Tyler and Barghoorn, 1954; *in* Stewart & Rothwell, 1993); organismos parecidos a hyphomycetes del Silúrico de Gotland (Sherwood-Pike an Gray, 1985); un organismo de afinidades con oomicetes de la localidad de Rhynie Chert, Escocia (Harvey *et al*, 1969; *in* Stubblefield & Taylor, 1988); numerosos registros de zigomicetes del Paleozoico, como por ejemplo la especie *Protoascocon missouriensis*, (Pirozynski, 1976); algunos basidiomicetes: especies de *Fomes* del Pleistoceno de Norte América (Graham, 1962), *Trametites* del Eoceno de Alemania (Schonfeld, 1957); ascocarpos como por ejemplo el género *Xylomites* del Cretácico y Mioceno de Norte y Sur América (Graham, 1962); etc.

Algunos estudios se han centrado en comparar los modelos de degradación actuales y fósiles, y entre sus conclusiones encontramos que el mecanismo de degradación a nivel bioquímico ha sufrido solo mínimos cambios.

Se ha podido deducir también que tanto basidiomicetes como ascomicetes tenían unas interacciones saprofiticas con las prime-

ras plantas terrestres muy parecidas a las que presentan hoy día con la flora actual.

También es de destacar que han existido estudios en los que se han descrito algunos hongos fósiles como saprofitos y que en posteriores revisiones se han excluido de esa categoría.

4.3. Parasitismo.

Dentro del registro fósil de hongos la identificación del parasitismo tiene grandes dificultades. Este problema se debe en gran medida a la ausencia de síntomas que pongan de manifiesto una respuesta por parte de la planta parasitada. Por otro lado, hifas de hongos fósiles aparecen en tejidos de plantas fósiles pudiendo representar una interacción saprofitica o parasítica, así estas dos interacciones pueden ser indistinguibles por la ausencia de síntomas que obvien la respuesta del hospedador al parasitismo.

Aún estando escasamente representado, existen varios ejemplos notables de la existencia del parasitismo en el registro fósil, los cuales muestran también las

distintas formas de deducir el comportamiento parásito de un hongo fósil. Una de estas formas es conocer las consecuencias que produce un hongo parásito sobre una planta y buscar similitudes en el registro fósil. Así por ejemplo, la respuesta de plantas hospedadoras actuales al ataque de un parásito fúngico consiste, entre otras, en la producción de aposiciones parietales; este hecho unido a evidencias de la presencia del hongo y a la existencia de material resinoso formando vesículas, se han encontrado en conos de gimnospermas (*Lasiotrobus polysacci*) del Carbonífero de Norte América, y se interpretaron como una asociación parasítica.

Otra forma de deducir el parasitismo es la identificación del hongo. Sobre un óvulo de gimnosperma fósil, *Nucellangium*, del Carbonífero, se encontraron oogonios y oosferas que compartían características con el género *Albugo*. El oogonio fósil encontrado no sólo es morfológicamente similar a *Albugo*, sino que produce, aparentemente, los mismos síntomas en las plantas hospedadoras (hipertrofia e hiperplasia).

Un estudio importante es el que realizaron Taylor, T., Remy, W. y Hass, H. en 1992, que trata de la existencia de parasitismo fúngico sobre las células del alga *Palaeonitella*, del Devónico, en el que se apuntan además dos conclusiones importantes: la existencia de Plasmodioforomicetes en el registro fósil; y se demuestra que esta interacción parasítica con una respuesta “moderna” del hospedador, estaba bien establecida en los paleoecosistemas de aguas continentales de una antigüedad de al menos 400 millones de años.

Existen más estudios acerca del micoparasitismo en el registro fósil, donde predominan abundantes estudios sobre los hongos epifilos, sobre todo del Terciario. Es interesante reseñar la existencia de varios estudios realizados por Fernández Marrón, M. T. sobre los hongos epifilos del Terciario Español en Lérída, porque representan una excepción en la escasa investigación española sobre paleomicrología.

4.4. Hongos fósiles y el ambiente.

Los hongos fósiles pueden ofrecernos una información acerca de las condiciones ambientales a las que estaban sometidos durante el tiempo geológico en el que hayan vivido. Así por ejemplo, sus estudios están aumentando dentro de la literatura geológica, por su importancia en paleoecología y sedimentología.

Algunos cuerpos fructíferos son considerados como unos buenos indicadores paleoambientales, y más concretamente como indicadores paleoclimáticos. Este es el caso del estudio que realizó Gupta, A. (1994) sobre cuerpos fructíferos encontrados en sedimentos indios del Terciario inferior, en el que su presencia indica un clima húmedo y caluroso (tropicalsubtropical).

Otro buen ejemplo lo constituye un estudio de hongos epifílicos fósiles sobre hojas fósiles de angiospermas del Eoceno de Tennessee, del cual se concluye que el clima de la región donde se encontraron los fósiles tiene similitudes con el clima donde aparecen los géneros actuales encontrados como fósiles, en otras palabras, el establecimiento de que durante el Eoceno la re-

gión de Tennessee, donde se encontraron los hongos fósiles, tenía un clima húmedo (tropicalsubtropical), se debe al estudio de los hongos fósiles.

Un interesante aspecto es la utilidad de ciertos hongos fósiles en la determinación de la vegetación de un área. Existen algunas especies de hongos parásitos específicos asociados a un tipo exclusivo de vegetación, y su presencia en el registro fósil nos pueden dar una idea de la vegetación tipo de una localidad.

Sin embargo, los estudios referentes a hongos endolíticos de conchas de invertebrados marinos son muy frecuentes, y el fruto de estos ha sido de gran ayuda en la reconstrucción paleoecológica de comunidades marinas.

Podríamos citar ejemplos de la importancia de los hongos fósiles en la determinación de condiciones ambientales, como pueden ser: su papel en la bioerosión, en la formación de paleosuelos, en el ciclo del carbono, en la micritización, etc.

En este sentido Stubblefield, S. P. & Taylor, T. N. (1988) ofre-

cen una excelente recopilación de ejemplos de la importancia de los hongos fósiles en determinadas condiciones ambientales. Asimismo, existe un estudio realizado por Taylor, Remy, & Hass (1992b), en el cual debido al buen estado de preservación del material fósil, éste proporciona, además de un buen análisis de los géneros encontrados, una oportunidad única para investigar diversos parámetros biológicos como pueden ser: relaciones con el hospedador, ciclos de vida y la paleoecología de hongos acuáticos de hace 400 m. a.

5. CONCLUSIÓN.

El estudio de los hongos fósiles presenta bastantes dificultades, principalmente por su escasez y calidad, pero debido al buen uso de técnicas especializadas, la paleomicología ofrece una oportunidad para deducir conclusiones importantes sobre diferentes aspectos relacionados con la biología de los hongos en antiguos ambientes. De tal forma los hongos fósiles y la paleomicología, según se muestra en este trabajo, deberían ser más valorados de lo que han sido histórica-

mente, ya que son interesantes para el estudio de aspectos relacionados, no sólo con los hongos, sino también con sus interacciones, ambientes, procesos de colonización, etc.

BIBLIOGRAFÍA.

- ALEXOPOULOS, C. J. & MIMS, C. W. (1985): *Introducción a la micología*. Ed. Omega. Barcelona.
- CURRAH, R. S. & STOCKEY, R. A. (1991): A fossil smut fungus from the anthers of an Eocene angiosperm. *Nature*, 350,698-699.
- DENNIS, R. L. (1976): Palaeosclerotium, a Pennsylvanian age fungus combining features of modern ascomycetes and basidiomycetes. *Science*, 192, 66-68.
- FERNÁNDEZ, M. T. (1977): Los hongos epífilos del Terciario español. Yacimiento de Sant Pere dels Arquells (Cervera, Lérida): *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*, 75: 57-64.
- FERNÁNDEZ, M. T. (1978): Los hongos epífilos del Terciario español: Especies determinadas

- en yacimientos del valle del Alto Segre (Lérida): *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*, 76: 49-55.
- GRAHAM, A. (1962): The role of fungal spores in palynology. *Jour. Paleontology*, 36, 60-68.
- GUPTA, A. (1994): Fungal fruiting bodies from Lower Tertiary sediments of Sirmaur district, Himachal Pradesh, India. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 115, 247-259.
- MCLAUGHLIN, D. J. (1976): On Palaeosclerotium on a link between ascomycetes and basidiomycetes. *Science* 193, 602.
- MILLAY, M. A. & TAYLOR, T. N. (1978): Chytridlike fossils of Pennsylvanian age. *Science*, 200, 1147-1149.
- PIROZYNSKI, K. A. (1976): Fossil fungi. *Annual Review of Phytopathology*, 14, 237-246.
- SHERWOOD-PIKE, N. A. & GRAY, J. (1985): Silurian fungal remains: probable records of the class Ascomycetes. *Lethaia*, 18, 1-20.
- STEWART, W. N. & ROTHWELL, G. W. (1993): *Paleobotany and the evolutions of plants*. Second Edition. Cambridge University Press.
- STIDD, B. M. & COSETINO, K. (1975): Albugo-like oogonia from the American Carboniferous. *Science*, 190, 1092-1093.
- STUBBLEFIELD, S. P. & TAYLOR, T. N. (1988): Recent advances in palaeomycology. *Tansley Review No. 12. New Phytologist*, 108, 3-25.
- TAYLOR, T. N. & WHITE, J. F. (1989): Fossil fungi (Endogonaceae) from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany*, 76, 389-396.
- TAYLOR, T. N. (1993): FUNGI. IN: BENTON, M. J. (1993): *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall. London.
- TAYLOR, T. N., HASS, H., & KERP, H. (1999): The oldest fossil ascomycetes. *Nature*, 399, 648.
- TAYLOR, T. N., REMY, W. & HASS, H. (1992A): Parasitism in a 400 million year old green alga. *Nature*, 357, 493-494.
- TAYLOR, T. N., REMY, W. & HASS, H. (1992B): Fungi from the Lower Devonian Rhynie Chert: Chytridiomycetes. *Amer-*

ican Journal of Botany, 79, 1233-1241.

TAYLOR, T. N.; REMY, W. & HASS, H. (1994A): Allomyces in the Devonian. *Nature*, 367, 601.

TAYLOR, T. N., REMY, W. & HASS, H. (1994B): Early Devonian fungi: a Blastocladalean fungus with sexual reproduction. *American Journal of Botany*, 81, 690-702.

TAYLOR, T. N., REMY, W. & HASS, H. (1994C): Fungi from the Lower Devonian Rhynie Chert: Mycoparasitism. *American Journal of Botany*, 81, 29-

37.

TAYLOR, T. N., HASS, H., REMY, W. & KERP, H. (1995): The oldest fossil lichen. *Nature*, 378, 244.

TAYLOR, T. N., HASS, H., & KERP, H. (1997): A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie Chert. *American Journal of Botany*, 84, 992-1004.

WAGNER, C. A. & TAYLOR, T. N. (1981): Evidence for endomycorrhizae in Pennsylvanian age plants fossils. *Science*, 212, 562-563.