

**VIVIENDO AL EXTREMO: UNA APROXIMACIÓN AL ESTADO DEL
CONOCIMIENTO DE LOS HONGOS TERMÓFILOS EN EL ANTROPOCENO**

DANIEL ALEJANDRO RESTREPO ALZATE

Trabajo de grado para optar al título de biólogo

**Asesora trabajo de grado
SARA RAQUEL LÓPEZ RODRÍGUEZ**

**Co-asesor trabajo de grado
JUAN FELIPE BLANCO LIBREROS**



**UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
ANDES, ANTIOQUIA
2021**

| CONTENIDO | Pág. |
|--|-------------|
| Introducción..... | 3 |
| Definición hongos termófilos..... | 4 |
| Historia y generalidades..... | 5 |
| Metodología..... | 8 |
| Desarrollo y discusión..... | 10 |
| Hongos termófilos en Biotecnología | 11 |
| Hongos termófilos en Compostaje..... | 12 |
| Hongos termófilos en Ecología..... | 13 |
| Hongos termófilos y su Taxonomía..... | 15 |
| Referencias..... | 16 |

| LISTADO DE FIGURAS | Pág. |
|---|-------------|
| Figura 1. Árbol de genes de ARN ribosomal (secuencias ITS) para aislados de Hongos Termófilos..... | 7 |
| Figura 2. Esquema metodológico y concatenación de la información obtenida..... | 9 |
| Figura 3. Porcentaje de la dedicación por ámbito de estudio de los artículos revisados..... | 10 |

INTRODUCCIÓN

El Antropoceno, actualmente considerado un término informal, fue acuñado para definir el periodo de tiempo reciente a partir del cual el impacto de las actividades humanas ha ocasionado una considerable desviación en la trayectoria de los sistemas terrestres (Roberts et al, 2018). De acuerdo con el reporte del Panel Intergubernamental para el Cambio Climático, el calentamiento global es un hecho y se pronostica que las emisiones de gases de efecto invernadero provocarán un incremento en la temperatura superficial global, acompañado de olas de calor más frecuentes y prolongadas (IPCC, 2014). En este escenario, durante los últimos 20 años, se ha publicado una plétora de artículos científicos que, bien advierten (Malcolm et al., 2006), o dan cuenta (Rull y Vegas-Vilarrúbia, 2006; D’Amen y Bombi, 2009), de los efectos adversos y extendidos del calentamiento global sobre la biodiversidad planetaria. No obstante, luego de revisar tres libros recientes y altamente citados, dedicados a hongos termófilos (Salar, 2018), extremófilos (Tiquia-Arashiro y Grube, 2019), y relaciones de los hongos con el ambiente y otros microorganismos (Druzhinina y Kubicek, 2016), llamó la atención que solamente un capítulo de un libro contuviera en su título las palabras “calentamiento global” explícitamente (Paterson y Lima, 2019). Llama aún más la atención que, aunque el término “Ecología” también está incluido en el mismo título y los autores aseguran que el cambio climático favorecerá a las comunidades de termófilos, el capítulo versa casi exclusivamente sobre la posible pérdida de diversidad fúngica con potencial biotecnológico y la amenaza de las aflatoxinas sobre la seguridad alimentaria global.

Lo anterior no es de extrañar, una búsqueda rápida en la muy respetada “Fungal Ecology” (factor de impacto de 3.4 al momento de esta revisión), mostró que desde el año 2014, cuando se publicó un número especial dedicado a la función de los hongos en el ecosistema en respuesta al cambio climático global, este tema parece haber caído a un lugar secundario puesto que no aparece entre los artículos más descargados o los más citados. Aún más, incluso en este número especial, no se hace mención a los hongos termófilos, siendo estos los más beneficiados potencialmente. Otra búsqueda rápida en la misma publicación, reveló 551 resultados usando el término “Taxonomy”, 406 bajo “Decomposers”, 424 bajo

“Mycorrhizal”, 287 bajo Enzymes, 83 resultados usando el término “Mushroom”, mientras que sólo se obtuvieron seis resultados una vez introducida la palabra “Thermophilic”.

Esta última búsqueda no pretendió ser un indicador de la importancia que los investigadores han dado históricamente a los hongos termófilos o de su peso dentro del ámbito actual de la Ecología. Sirve más, sumado a la información precedente, como punto de partida para iniciar la discusión que da vida al presente trabajo, cuyo objetivo principal es sistematizar y analizar la información disponible, principalmente acerca de la taxonomía y la ecología de los grupos de hongos termófilos, de manera que se pueda exponer un panorama general y resumido acerca de la historia de su estudio y estado del arte, con énfasis en el ámbito de la Ecología. Como objetivos específicos, esta revisión pretende identificar las tendencias recientes y los vacíos de información en el estudio de estos organismos, especialmente en América Latina.

Definición: Teniendo en cuenta la tolerancia a las altas temperaturas, los hongos termófilos, aunque dentro del dominio Eucaryota, resultan similares a las bacterias y arqueas. Sin embargo, en eucariotas la tolerancia a las altas temperaturas es más estrecha que en los organismos procariotas, que por lo general poseen la capacidad de crecer a una temperatura por encima de los 100°C, en fuentes hidrotermales y otros ambientes extremos (Maheshwari et al., 2000). De otra parte, de las más de 100.000 especies de hongos que hay registradas aproximadamente, solo algunas tienen la capacidad de permanecer activas y reproducirse en ambientes con exposición prolongada a temperatura igual o superior a los 40 y 45°C (Maheshwari et al., 2000). Estos hongos tolerantes al calor se pueden clasificar como termófilos o termo tolerantes, dependiendo de la temperatura a la cual crezcan mejor; se ha propuesto que los hongos termotolerantes tienen una temperatura máxima de crecimiento de 50°C, pero la temperatura mínima se extiende por debajo de los 20°C (Tansey y Jack, 1976; Maheshwari et al., 2000; Oliveira et al., 2015). Los hongos termófilos son definidos por aquellos que escribieron la primera monografía sobre estos fascinantes organismos, (Cooney y Emerson, 1964) como hongos que tienen “una temperatura máxima de crecimiento igual o superior a 50 °C y una temperatura mínima de crecimiento igual o superior a 20 °C”, estableciendo un criterio único de selección para la clasificación de estos organismos, y generando un punto de referencia muy importante para otros estudios. Sin embargo, existen

otros autores que consideran otros criterios de selección basados en estudios más recientes (Powell et al., 2012; Hutchinson et al., 2016) y que consideran que un hongo termófilo, es aquel que crece mejor a 45°C que a 25°C. Esta última definición ofrece una ventaja práctica que consiste en una fácil evaluación de los hongos aislados (Hutchinson et al., 2019)

Historia y generalidades: Los hongos termófilos han sido estudiados por más de cien años dada su ubicuidad. Por ejemplo, *Rhizomucor pusillus* (antes *Mucor* [Lindt, 1886]), primer hongo termófilo reportado, fue aislado a partir de pan húmedo, y el ahora conocido como *Thermomyces lanuginosus* (Tsiklinsky, 1899) fue aislado de una papa contaminada con suelo. Sin embargo, fue el estudio de la combustión espontánea de las pilas de heno, el que finalmente dio inicio al estudio formal de los hongos termófilos y reveló su importancia dentro del proceso de descomposición de la materia orgánica acumulada. Este proceso de combustión espontánea era ampliamente conocido donde quiera que el ser humano hubiera acumulado este tipo de material al punto que Plinio, “El viejo”, ya reportaba en el año 60 A.C que...”una vez cortado, el pasto debe ser expuesto al sol y nunca debe ser almacenado antes de estar completamente seco. Si esta última precaución no es minuciosamente observada, podrá verse algo como vapor elevándose desde la pila en horas de la mañana, que luego arderá en fuego tan pronto el sol esté alto hasta consumirse” (Browne, 1929). En los inicios del siglo XX, Hugo Miehe realizó una investigación sobre los organismos involucrados en este fenómeno, del cual se describieron dos nuevas especies de hongos termófilos, *Thermoidium sulfureum* y *Aurantiacus thermoascus*; y se derivaron varios trabajos publicados (Miehe, 1907a, 1907b, 1930a, 1930b).

Durante la segunda guerra mundial, Estados Unidos necesitaba producir caucho en mayores cantidades para poder suplir la demanda armamentista, por lo cual se recurrió a un programa ya existente llamado “Emergency Rubber Project” para desarrollar “The Manzanar Guayule Project”. Este proyecto pretendía hallar un proceso escalable de producción de goma usando el arbusto guayule (*Parthenium argentatum*), que crece en el desierto de Chihuahua, como materia prima para la fabricación de goma (Hutchinson et al., 2019). Una de las aproximaciones experimentales consistía en triturar el material vegetal y almacenarlo en pilas, lo cual era fuertemente termogénico debido a la elevada actividad microbiana. El

trabajo de caracterización de los hongos termófilos procedentes de las pilas de guayule sentó las bases para el estudio de este grupo de organismos y constituyó la primera monografía completa al respecto reportando especies nuevas y ya conocidas (Coney y Emerson, 1964).

Los hongos termófilos se encuentran fundamentalmente en las acumulaciones de material vegetal como pilas de productos agrícolas y forestales, y otras acumulaciones de materia orgánica en las que el ambiente proporciona la combinación de temperatura y humedad necesarias para su desarrollo (Maheshwari et al., 2000; Salar y Aneja, 2007; Powell et al., 2012). Desde hace ya varias décadas estos organismos han sido aislados a partir de una amplia gama de sustratos artificiales y de manera más frecuente en ambientes naturales (Coney y Emerson, 1964; Fergus y Sinden, 1969; Tansey, 1971, 1973, 1975). Recientemente se ha aislado una gran variedad de estos hongos termófilos en ecosistemas de tierras áridas (Powell et al., 2012).

Los hongos termófilos han evolucionado adaptaciones fisiológicas y morfológicas, que les ha proporcionado la capacidad de colonizar y sobrevivir en condiciones extremas que son consideradas nocivas para los demás organismos (Oliveira et al., 20015). Por tal motivo, estos organismos termófilos poseen una amplia distribución, sin embargo, no se encuentran activos en ciertos entornos, ya que se ha demostrado que actúan únicamente como propágulos trasladados por el aire (Thakur, 1977; Rajasekaran y Maheshwari, 1993; Le Goff y col, 2010). Dicha dispersión es producto de procesos de compostaje, las cuales producen aerosoles que llevan las esporas al remover las pilas (Le Goff y col, 2010).

En la actualidad se calcula que hay entre 2,2 y 3,8 millones de especies de hongos, de las cuales más de 100.000 han sido descritas. De entre éstas, solamente 50 se consideran termófilas por lo cual este grupo se considera como una pequeña fracción del total (Salar y Aneja, 2007; Hawksworth y Lücking, 2017).

Los hongos termófilos son conocidos principalmente a través de los Phyla Ascomycota y Mucoromycota. En el Phylum Ascomycota, los hongos termófilos se agrupan en los órdenes Sordariales, Eurotiales, y Onygenales (Hutchinson et al., 2019) (figura 1.). En el Mucoromycota los termófilos se agrupan en dos órdenes a saber, Mucorales y

Calcarisporiellales, este último de reciente creación (Hirouse et al., 2012; Morgenstern et al., 2012; Tedersoo et al., 2018; Salar, 2018). El orden Mucorales contiene dos familias con termófilos, la Rhizopodaceae y la Lichtheimiaceae (Hoffman et al., 2013). En el orden Sordariales todas las especies de termófilos conocidos pertenecen a la familia Chaetomiaceae (Morgenstern et al., 2012). Entre los Eurotiales se encuentran dos familias con presencia de termófilos, la Trichocomacaceae y la Thermoascaceae (Houbraken et al. 2016); mientras que en los Onygenales se ha descrito una única especie de hongos termófilos *Cinnamomea malbranchea* (Morgenstern et al., 2012). Aunque se ha propuesto que algunas especies de termófilos existen dentro del Phylum Basidiomycota, Straatsma et al. (1994), esta clasificación es puesta en duda por otros autores (Morgenstern et al., 2012).

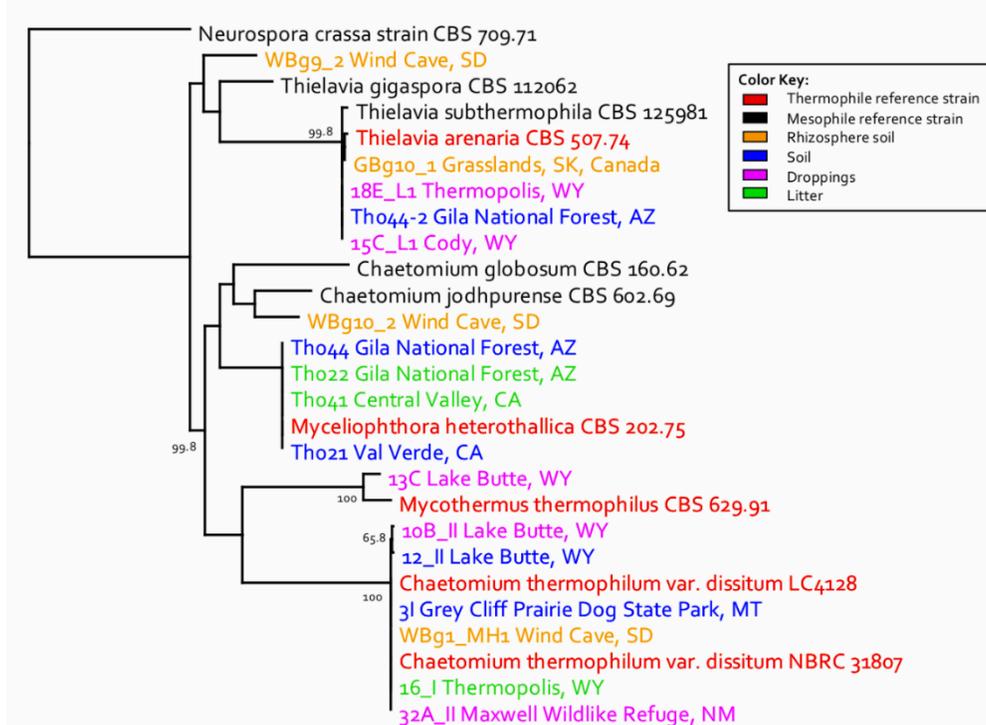


Figura 1. Árbol de genes de ARN ribosomal (secuencias ITS) para aislados de hongos termófilos del orden Sordariales, recuperados de muestras suelo, heces de herbívoros, hojarasca y rizósfera de *Bouteloua gracilis*; del sur y centro-oeste norteamericano (México, Estados Unidos y Canadá). El árbol fue enraizado usando *Neurospora crassa*. Los nuevos aislados están codificados por color de acuerdo a su procedencia, mientras que las cepas de referencia están codificadas por su óptimo de temperatura. (Hutchinson et al., 2012). Figura incluida con permiso de los autores.

METODOLOGÍA

Para la realización de este trabajo se llevó a cabo la revisión sistemática de artículos científicos consultados en las bases de datos Google Scholar, Wiley Online Library, Taylor and Francis, Springer Link, Elsevier, ScienceDirect, Scielo y Researchgate. Con Las palabras claves: Hongos termófilos, Ecología, Taxonomía, América Latina, Biotecnología, Bioprospección y aplicaciones (en inglés y en español). Dichas palabras fueron minuciosamente seleccionadas teniendo en cuenta los parámetros relacionados con el tema, como un significado profundo dentro del contexto y su relevancia durante todo el manuscrito, siguiendo una estructura de mapa conceptual (figura 2). La base de datos Jstor fue un caso especial puesto que las búsquedas arrojaron resultados muy gruesos y por lo tanto se hizo necesaria una aproximación en dos etapas: en la primera se conservaron los resultados que contenían el término “hongo” (“fungus”) y sus derivaciones “fungi”, “fungal”. Luego se aplicaron los filtros “extremófilos” (“extremophiles”) y “termófilos”, y sus derivaciones en inglés, “termophilic”, “thermophilous”. Por último se compararon los resultados de búsqueda con los obtenidos en las otras bases de datos, usando los filtros y procedimiento descritos a continuación.

Es importante mencionar que para efectos de esta revisión, los trabajos dedicados a Biotecnología, por fuera de América Latina, no fueron considerados en el cálculo de los porcentajes presentado más adelante. Lo anterior debido a que la gran cantidad de trabajos resultaría abrumadora y opacaría por completo los trabajos desde otras áreas. Para ofrecer una idea, solo en la base de datos Science Direct, luego de aplicar los términos de búsqueda “biotecnología”, “bioprospección” y “biocombustibles”, en combinación con el término base “hongos”, se obtuvieron más de 10.000 resultados. Cuando la búsqueda se redujo a “biocombustibles” los resultados bajaron a casi 7000 y esto solamente considerando los trabajos publicados luego del año 2000 correspondientes a artículos de revisión e investigación, y capítulos de libros. Al aplicar un segundo filtro basado en contar solamente los trabajos pertenecientes a las áreas de Bioquímica, Genética, Biología Molecular e Ingeniería Química, los resultados bajaron a 2000.

Para iniciar, se aplicó un primer filtro consistente en una restricción de fecha de publicación posterior al año 2000, aunque se tuvieron en cuenta algunos artículos científicos de años anteriores con un alto grado de relevancia, dado que han sido importantes referentes para los estudios actuales, tanto en el idioma español como en el inglés. Otros filtros aplicados fueron: la procedencia de la información, incluyendo solo libros de editoriales y otras publicaciones de universidades reconocidas, algunos resúmenes de congresos internacionales, y publicaciones seriadas con contenido revisado por pares –“peer reviewed”.

De igual modo se tuvieron en cuenta aspectos relevantes de la publicación como DOI, información rastreable, y el mayor número de citas, con contenido original, como producto de un correcto proceso de investigación. Paralelamente se tomó en cuenta el reconocimiento de los autores basado en el número de citas en otros trabajos y su conocimiento del tema basado en la inclusión de citas relevantes en los trabajos propios.

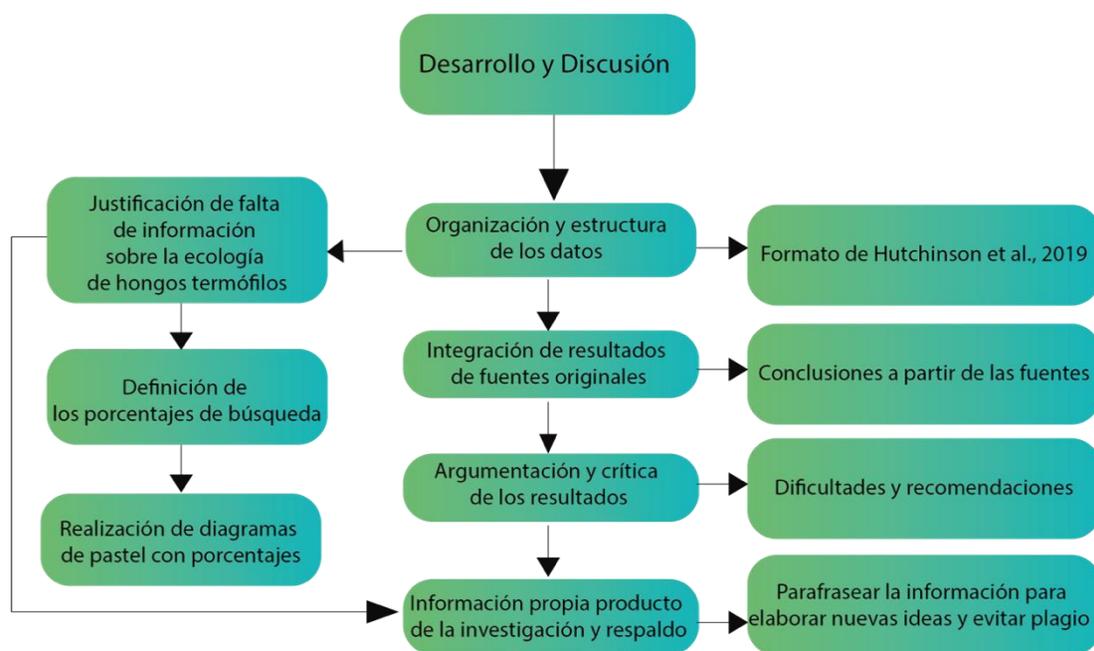


Figura 2. Esquema metodológico y concatenación de la información obtenida.

DESARROLLO Y DISCUSIÓN

Luego de llevar a cabo la búsqueda en las bases de datos, se encontró un muy bajo porcentaje de publicaciones científicas referentes a la ecología de hongos termófilos. De un total de setenta y tres citas bibliográficas, equivalentes a un 100% de los artículos reportados para esta revisión (solamente los directamente relacionados a los criterios de búsqueda), 14% de los trabajos son dedicados tangencialmente a la ecología de hongos termófilos, sin ser este el tema principal del estudio. 24% está dedicado aplicaciones biotecnológicas, 21% comprende estudios relacionados al compostaje, y procesamiento de abonos orgánicos, especialmente en América Latina; 17% son artículos relacionados con la clasificación y taxonomía de estos organismos. Finalmente, el 23% comprende generalidades e historia de hongos termófilos, (figura 3). Cabe destacar, que hay un bajo interés por el estudio de la ecología de estos organismos, debido a que desde sus primeros estudios todos los avances se han enfocado en aplicativos para la industria, que van desde la caracterización de estos organismos en procesos simples como el compostaje, hasta el desarrollo en áreas más complejas como en la biotecnología, dejando atrás la importancia de comprender y entender la ecología de los hongos termófilos en todos sus aspectos en los cuales se incluye su taxonomía, evolución y distribución geográfica.

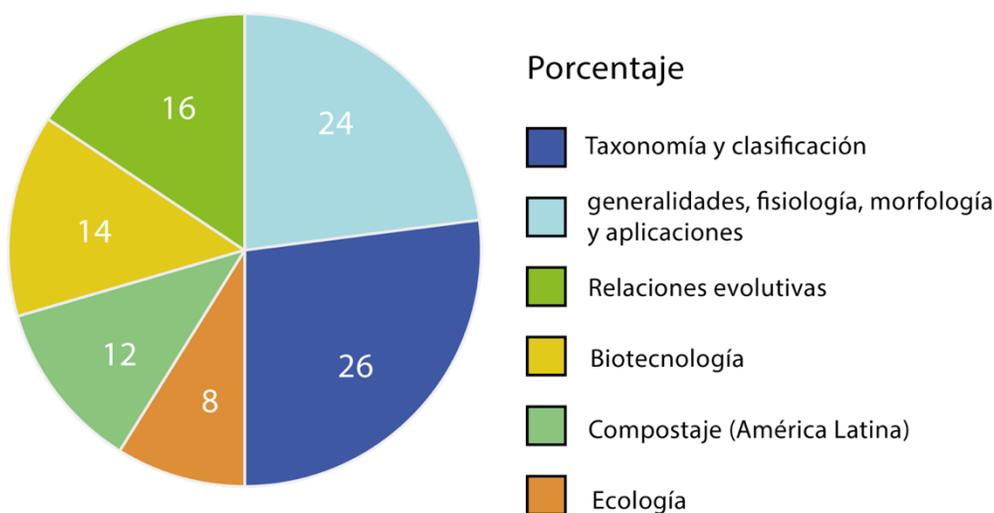


Figura 3. Porcentaje de la dedicación por ámbito de estudio de los artículos revisados.

Hongos termófilos en Biotecnología: Conforme a lo anterior, es posible asegurar que el estudio de hongos termófilos se centra más en aspectos tales como aislamiento y caracterización de algunas especies incluyendo los géneros *Thermoascus*, *Aspergillus*, *Talaromyces*, *Chaetomium*, *Humicola*, *Myceliophthora*, *Thermomyces*, *Mycothermus* y *Thielavia*, y de sus enzimas termo estables con aplicación biotecnológica (Li et al., 2010; Mc Clendon et al., 2012; Azad et al., 2013). Sin embargo, dada la complejidad de los estudios de bioprospección y de ingeniería de enzimas termoestables, las publicaciones científicas sobre estos hongos son generalmente realizadas por grupos de investigación de países desarrollados (Germanoa et al., 2003; .HakiS y Rakshit, 2003; Sandhya et al., 2005; Berka et al., 2011). Estimativos recientes calculan que del total de enzimas usadas en procedimientos industriales la mitad proceden de hongos, en un mercado que para el 2018 estuvo estimado en sobrepasar los 7.1 billones de dólares (Rigoldi et al.2018). Una de las aplicaciones más populares dada su valoración económica es la de producción de bio-combustibles y de allí que la cantidad de artículos publicados se cuente por miles. Uno de los problemas más grandes en los procesos de conversión de materia orgánica celulolítica a combustible, es el alto costo de las celulasas y la necesidad de producir cantidades muy grandes, por lo cual, la investigación en este campo está encaminada a encontrar especies o combinaciones de especies (llamadas “cocteles”) que tengan un buen rendimiento (Adsul et al., 2020). Sólo por citar algunos ejemplos, se ha propuesto, que los hongos del orden Mucorales resultan mejores para la producción de bioetanol de segunda generación en comparación con el uso tradicional de bacterias y levaduras (Satari y Karimi, 2018). También se ha propuesto que dos especies del género *Myceliophthora*, que contiene cuatro especies consideradas termófilas, tienen un alto potencial para la conversión de polisacáridos complejos dada su capacidad para producir complejos de enzimas (Van den Brink et al., 2013; Rubin, 2008; Beckner et al., 2011; Hutchinson et al., 2019).

En América Latina, este tipo de investigaciones se llevan a cabo aunque las publicaciones resultantes son muy poco citadas, principalmente porque permanecen como parte de la literatura gris en revistas de asociaciones o memorias de congresos; tal es el caso de los trabajos de Córdova-López y Roussos (2001), acerca de la selección de cepas de hongos

termófilos y termotolerantes para producción de enzimas termoestables (lipasas) mediante fermentación en medio sólido y líquido. También es el caso de Hernández (2006) y Gutiérrez (2017); en el primero se elabora una selección de cepas fúngicas termotolerantes con crecimiento por encima de los 45°C, las cuales producen proteasas termoestables con aplicaciones en la industria farmacéutica, alimentos y química; mientras que en el segundo se realizó una caracterización de las velocidades de crecimiento de celulasas a diferentes temperaturas. Los trabajos publicados en revistas especializadas comprendieron solamente a García et al. (2017) quienes purificaron una xilanasa hipertermofílica y termoestable de un sobrenadante de cultivo de *Thielavia terrestris*; y Rodríguez et al. (2019) quienes presentaron los resultados de la purificación y caracterización de la exo- β -1,3-glucanasa de la misma especie.

Hongos termófilos en compostaje: Los hongos termófilos han sido objeto de estudio en compostaje para uso agrícola, por ejemplo, en Abraham et al., (1997), se habla sobre la utilización de hongos termófilos para la reducción de residuos agrícolas; y en (Straatsma et al., 1994) se aislaron varias especies de hongos termófilos presentes en los componentes del compost de materia orgánica como paja fresca, excremento de caballo, y drenaje de compost, con el objetivo de futuros estudios enfocados en la inoculación y mejor preparación del compost; algunas de las especies de hongos termófilos revisadas en este estudio son, *Agaricus bisporus*, *Chaetomium thermophilum*, *Malbranchea sulfurea*, *Myriococcum thermophilum*, *Stilbella thermophila*, *Thielavia terrestris*, entre otras. Así mismo, y en coherencia con lo anterior, en Kumar et al., (2008) se realizó una evaluación de la asociación de tres especies de hongos termófilos, *Aspergillus nidulans*, *Scytalidium thermophilum* y *Humicola sp*, en el compostaje de paja de arroz para mejorar el proceso de compostaje para la eliminación de estos residuos y conversión en abono orgánico de buena calidad. Del mismo modo en Sebők et al., (2015) se analizó el efecto de algunos hongos termófilos como *Thermomyces lanuginosus* y *Rasamsonia emersonii*, los cuales se encuentran en pilas de compost de origen municipal y agrícola y su efecto en la composición fúngica del aire.

En el mismo sentido, en América Latina se han reportado hongos termófilos en diferentes estudios relacionados con procesos de compostaje y conversión de abonos orgánicos, por

ejemplo, en Arevalo, (2006), se menciona la presencia de hongos termófilos en el proceso de compostaje de residuos de flores y manejo de suelo cuando el proceso de compostaje alcanza una temperatura de 40°C a 60°C; al igual que en otros estudios como en Escudero y Arias, (2012)., Arizaga y Mangione, (2018)., Franco et al, (2020).

También se incluyeron en el presente trabajo algunas investigaciones en América Latina, pero que aplican dentro del marco científico de investigación como algunos trabajos de maestría y doctorado. Tal es el caso de Valderrama (2013), donde se resalta la importancia de la temperatura en los procesos de compostaje, con una temperatura reportada de 35 a 55°C, la cual es óptima para el aprovechamiento por parte de los hongos termófilos; igualmente en Jaimes y Suárez (2020), se resalta el papel de los hongos termófilos en el compostaje, y cómo este proceso es fundamental en la recuperación de suelos, teniendo varias especies termófilas como referente, entre estas se encuentran; *Torula thermophila*, *Geotrichum candidum* y *Aspergillus fumigatus*, entre otras. De manera resumida, hay cierta cantidad de trabajos muy poco citados, pero con un contenido valioso para el estudio de hongos termófilos en el campo del compostaje como en Castillo et al, (2014)., Rivas et al, (2017)., Mendieta y Zambrano, (2019).; y Barrientos y Rojas, (2020).

Hongos termófilos en Ecología: por otro lado, los artículos referentes a la ecología de hongos termófilos como se mencionó anteriormente son muy pocos, ya que solo en algunos manuscritos se menciona algún aspecto relevante sobre la ecología de estos organismos, por ello, los artículos enteramente dedicados al menos a una parte de su ecología, son verdaderamente escasos. Tal es el caso de Hutchinson et al., (2012) en donde se habla sobre la escasez de información acerca del papel natural de estos organismos y se argumenta sobre los diferentes debates acerca de su distribución geográfica, así mismo se hace un cuestionamiento con relación al papel que desarrollan estos organismos en el suelo. Del mismo modo en (Powell et al., 2012) se realizó un estudio de varios años, donde se recuperaron hongos termófilos de suelos semi-áridos, teniendo en cuenta factores ecológicos como la relación de la abundancia con los picos de precipitación, y por lo tanto se hace un llamado a nuevos enfoques de distribución de estos organismos en lugares diferentes a los comúnmente reportados en la literatura como compostaje y materia orgánica.

En la misma línea investigativa, en Natvig et al., (2015) se reitera la falta de interés sobre el estudio de los hongos termófilos desde el punto de vista ecológico, aunque el autor resalta la importancia de realizar aportes en cuanto a su clasificación y taxonomía. Esto con el objetivo de proponer nuevos géneros, lo cual contribuye directamente al conocimiento de la ecología de estos organismos desde el punto de vista de agrupación de las especies. Inclusive, gracias al desarrollo de nuevas tecnologías en el campo de la Biología, se ha fortalecido la comprensión de las interacciones de los hongos termófilos con el ambiente desde el ámbito evolutivo, por ejemplo, un estudio reciente llevado a cabo por Van Noort, (2013) ha demostrado que los hongos termófilos han reducido el tamaño del genoma durante su evolución, como mecanismo de adaptación a las altas temperaturas, dicho estudio fue realizado con el genoma de tres especies termófilas del orden Sordariales, *Chaetomium thermophilum*, *Thielavia terrestris* y *Thielavia heterothallica*. Un trabajo que merece mención es el de Santiago et al. (2018), donde se hace una revisión de los trabajos publicados acerca de los hongos extremófilos en el Desierto de Atacama. Este trabajo, aunque no se refiere explícitamente a los hongos termófilos, resulta de gran valor puesto que pone de manifiesto el vacío de información existente en cuanto al conocimiento de las comunidades fúngicas que viven en este ambiente y su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas desérticos. También, se resalta la capacidad de adaptación de estos organismos a condiciones extremas, poco favorables para la vida, como en este caso las bajas temperaturas, baja disponibilidad de agua y alta radiación UV.

Dada la poca cantidad de estudios dedicados al tema de los hongos termófilos, y particularmente a su ecología, es que deben considerarse estudios no tan actuales, pero que aportan información sobre la historia del estudio de las relaciones de estos organismos con el ambiente. Tal es el caso de aquellos donde se habla por primera vez de los diferentes hábitats donde se han encontrado, como compost, tierra, estiércol de herbívoros, nidos de aves y de cocodrilos (Coney y Emerson, 1964). Por ejemplo, en Piontelli y Toro (1983), un estudio pionero en Chile sobre hongos termófilos en nidos de pájaros que se realizó por primera vez en el hemisferio sur, se aislaron varias especies de estos organismos como, *Rhizomucor pusillus*, *Rhisomucor miehei*, *Malbranchea sulfurea*, *Aspergillus fumigatus*, *Thermomyces lanuginosus* y *Emericella nidulans*. En dicho estudio se afirma que el calor

corporal de las aves con relación a los materiales como hierbas, hojas, arcilla, pelos y plumas, utilizados para la construcción de sus nidos, son un factor determinante para que los hongos termófilos puedan desarrollarse en estas condiciones. Otro estudio en el cual se habla de la ecología de estos organismos es en Maheshwari et al. (2000), donde se hace una revisión sobre aspectos importantes sobre hongos termófilos como su fisiología y producción de enzimas, lo mismo que de aspectos relevantes de su ecología, como por ejemplo de la importancia como principales componentes de la micro fauna del suelo, incluso en zonas templadas, lo cual es efecto de las acumulaciones de material vegetal, y el aumento de temperatura de dichas masas, que favorece su desarrollo.

Hongos termófilos y su taxonomía: Con respecto a la taxonomía y clasificación de hongos termófilos, al igual que en la ecología, son muy pocas las publicaciones dedicadas a este aspecto. Específicamente solo se encontraron 11 artículos relacionados con el tema para esta revisión, aunque dichas publicaciones resultaron de gran valor a la hora de evaluar el estado actual del agrupamiento taxonómico. Por ejemplo, en Salar y Aneja (2007) se llevó a cabo una reevaluación crítica de la taxonomía de hongos termófilos que revela su presencia natural y los métodos utilizados para aislarlos. Hutchinson et al., (2019) representa uno de los trabajos más completos por cuanto analiza el inventario de hongos termófilos del sur-oeste de Norteamérica con el fin de evaluar posibles diferencias geográficas, latitudinales o de sustrato. Para ello se evaluaron muestras de suelo, hojarasca, heces de herbívoros y suelo de la rizósfera de la especie de pasto *Bouteloua gracilis*. Maheshwari et al. (2000) se encuentra entre los más citados ya que llevaron a cabo un recuento muy interesante y minucioso acerca de la nomenclatura de estos organismos, teniendo en cuenta los errores que comúnmente se presentaban al nombrar una especie ya fuera por las barreras del lenguaje o por la múltiple clasificación basada en estados anamorfos y teleomorfos. Por lo anterior resulta muy relevante el análisis que Morgenstern et al. (2012) llevaron a cabo donde se presenta como resultado una filogenia molecular muy completa de hongos termófilos que además, comprueba el origen no-monofilético de este grupo de organismos.

REFERENCIAS

1. Abraham TK, Sen S, Chakrabarty SL. 1997. Biodegradation and utilization of agricultural waste by thermophilic fungi. *New trends in biotechnology*. Oxford e IBH, Nueva Delhi, India, (p399–406)
2. Arevalo-Celis Lina del Pilar. 2006. Implementación del código de conducta florverde en los niveles 1 y 2 de los programas de manejo de suelos y residuos en flores San Juan S.A. *Ciencia.Unisalle*. Facultad de Ingeniería Ambiental y Sanitaria [internet], vol.1(1). Fecha de acceso: año 2006. Disponible en: <http://www.ciencia.lasalle.edu.co>
3. Arizaga-Inda Martín Andrés, Maris-Mangione Stella. 2018. Producción de suelos vivos a partir de residuos orgánicos de la unidad productiva familiar. *Revista de Divulgación Técnica Agropecuaria, Agroindustrial y Ambiental*. Facultad de Ciencias Agrarias. UNLZ [internet], Vol.5 (3): (p13-17). Fecha de acceso: año 2018. Disponible en: <http://www.revistafcaunlz.gramaweb.com>
4. Azad K, Hossain F, Halim MA. 2013. Screening of cellulase, pectinase and xylanase activities and optimization of radial mycelial growth of two thermophilic fungi. *Bangladesh Journal of Botany* [internet], vol. 42 (2): (p207–213). Fecha de acceso: 2014/febr/18. Disponible en: <https://www.banglajol.com>. doi10.3329/bjbv42i2.18021
5. Barrientos-Ramos Leonor Alaya, Rojas-Cabrera Damaris Elizabeth. 2020. Efecto del compost de residuos orgánicos y estiércol vacuno en suelo franco arenoso de la Asociación Vivienda La Bloquera - Villa María del triunfo [tesis]. [universidad]: Universidad Peruana Unión. (p163)
6. Beckner M, Ivey ML, Phister TG. 2011. Microbial contamination of fuel ethanol fermentations. *Lett Applied Microbiology* [internet], vol.53(4): (p387-394). Fecha de acceso: 2011/julio/2011. Disponible en: <http://www.sfamjournals.onlinelibrary.wiley.com>.doi. 10.1111/j.1472-765X.2011.03124
7. Castillo-Pérez Marcio Ivan, Moncada-Ponce Junnior Alcides, Corea-Carazo Wiston Armando. 2014. Efecto de la incorporación de abonos orgánicos (compost y Lombrihumus) al suelo de la finca Belén, Dipilto, periodo comprendido de mayo a noviembre de 2013. [tesis]. [universidad]: Universidad Nacional Autonoma De Nicaragua Unan-Leon. (p77)
8. Chandran Sandhya, Alagarsamy Sumantha, George Szakacs, AshokPandey. 2005. Comparative evaluation of neutral protease production by *Aspergillus oryzae* in submerged and solid-state fermentation. *Process Biochemistry* [internet], vol.40.

- (p2689-2694). Fecha de acceso: 2005/jul/08. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com>. doi. 10.1016/j.procbio.2004.12.001
9. Charles A. Browne. The spontaneous combustion of Hay. 1929. United States department of Agriculture. Technical Bulletin, 141.
 10. Cooney Donald G, Emerson Ralph. 1964. Thermophilic fungi. Bacteriologica Review vol. 124(4): (p188)
 11. Clendon Mc, Batth Shara D, Petzold Tanveer, Adams Christopher J, Simmons Paul D, Steven Blake AW. 2012. *Thermoascus aurantiacus* is a promising source of enzymes for biomass deconstruction under thermophilic conditions. Biotechnology for Biofuels [internet], vol.5 (p54). fecha de acceso: 2012/julio/28.disponible en: <https://link.springer.com>. doi:10.1186/1754-6834-5-54.
 12. D'Amen Manuela, Bombi Pierluigi. 2009. Global warming and biodiversity: Evidence of climate-linked amphibian declines in Italy, Biological Conservation [internet], vol.142(12). Fecha de acceso: 2009/dic/. Disponible en: <https://www.sciencedirect.com>. Doi 10.1016/j.biocon.2009.08.004. ISSN 0006-3207
 13. Escudero De Fonseca Amelia, Arias-Villamizar Carmen Alicia. 2012. Los microorganismos en los abonos orgánicos a partir de podas. Revista Internacional de Contaminación ambiental. [Internet], vol.28: (1) (p67-75). Fecha de acceso: 2012/Feb. Disponible en: <http://www.scielo.com>
 14. Fergus CL, Sinden JW. 1969. A new thermophilic fungus from mushroom compost: *Thielavia thermophila* spec. nov. Canadian Journal of Botany (47): (p1635–1637)
 15. Franco-Quiroga Gustavo Alonso, Pianucci-Stocco Cardini Agustín, Miotti Eduardo. 2020. Método de abordaje de la problemática ambiental relacionada con la generación de residuos urbanos tendientes a una economía circular con un enfoque logístico. Escuela de Gestión de Empresas y Economía, Universidad Nacional de Villa Mercedes Las Heras (383). D5730EAG. Disponible en: <https://www.researchgate.net>
 16. Germanoa Sandro, Ashok Pandey, A Clarice, Osakud Saul, N Rocha, R-Soccol Carlos. 2003. Characterization and stability of proteases from *Penicillium* sp. produced by solid-state fermentation. Enzyme and Microbial Technology [internet], vol. 32. (p246-251). Fecha de acceso: 2003/febr./03. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com>. doi. 10.1016/S0141-0229(02)00283-1
 17. Goff O. Le, Adan V. Bru, Bacheley H, Godon JJ, We'ry N. 2010. The Microbial signature of aerosols produced during the thermophilic phase of the Composting

- [internet]. Journal of Applied Microbiology, vol 108 (1): (p325–340). Fecha de acceso: año 2010. Disponible en: <https://sfamjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi.org/10.1111/j.1365-2672.2009.04427>.
18. Gutiérrez-Rodríguez Yahir Arioc¹, Rodríguez-Gómez Divanery. 2017. Producción De Celulasas Por Hongos Termófilos Aislados De Los Azufres, Michoacan. Jóvenes en la ciencia-revista de divulgación científica [internet], vol.3 (1): (p286-289). Fecha de acceso: año 2017. Disponible en: <http://www.repositorio.ugto.mx/doi/20.500.12059/3426>
 19. García-Huante Maribel, Cayetano-Cruz Alejandro, Santiago-Hernández Alejandro, Cano-Ramírez Claudia, Marsch-Moreno Rodolfo, E. Campos Jorge, Aguilar-Osorio Guillermo, Benitez-Cardoza Claudia G, Trejo-Estrada Sergio, Hidalgo-Lara María Eugenia. 2017. The thermophilic biomass-degrading fungus *Thielavia terrestris* Co3Bag1 produces a hyperthermophilic and thermostable β -1,4-xylanase with exo- and endo-activity Exo- and Endo-Activity. Extremophiles, vol.21 (1): (p175–86). Fecha de acceso: 2016/nov/29. Disponible en: <https://www.link.springer.com/doi/10.1007/s00792-016-0893>
 20. Hakis GD, Rakshit K. 2003. Developments in industrially important thermostable enzymes: a review. Bioresource Technology [internet], vol.89. (p17-34). Fecha de acceso: 2003/agosto/01. Disponible en: [http://www.sciencedirect.com/doi/10.1016/S0960-8524\(03\)00033-6](http://www.sciencedirect.com/doi/10.1016/S0960-8524(03)00033-6)
 21. Hawksworth David L, Lücking Robert. 2017. Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. The fungal kindon [internet], (5): (p1-17). Fecha de acceso: 2017/sept/05. Disponible en: <http://www.WileyonlineLibrary.com/doi.org/10.1128/9781555819583.ch4>
 22. Hernández-Martínez Ricardo. 2006. Producción y Caracterización De Un Extracto Proteolítico Termoestable [universidad]: Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Paginas. (83). Doi. 148.206.53.233
 23. Hirose Dai, Degawa Yousuke, Inaba Sigeki, Tokumasu Seiji. 2012. The anamorphic genus *Calcarisporiella* is a new member of the Mucoromycotina. Mycological Society of Japan [internet], vol 53. (4). (p256-260). Fecha de acceso: 2012/Jul/04. Disponible en: <http://www.Sciencedirect.com/doi.org/10.1007/S10267-011-0160-1>
 24. Hoffmann K, Pawłowska J, Walther G, Wrzosek M, De Hoog GS, Benny GL, Kirk PM, Voigt K. 2013. The family structure of the Mucorales: a synoptic revision based

- on comprehensive multigene-genealogies. *Persoonia*. (30): (p57–76). doi: 10.3767/003158513X666259
25. Hoffman Oren, Yizhaq Hezi, Boeken Bertrand R. 2013. Small-scale effects of annual and woody vegetation on sediment displacement under field conditions. *Catena israel* [internet], (7): (p1-7). Fecha de acceso: 2012/may/03. Disponible en: <http://www.elsevier.com>. doi.org/10.1016/j.catena.2013.04.003
 26. Houbraken J, Samson RA, Yilmaz N. 2016. Taxonomy of *Aspergillus*, *Penicillium* and *Talaromyces* and its significance for biotechnology. *Aspergillus and Penicillium in the Post-Genomic Era*. Caister Academic Press, Norfolk, (p1–15). ISBN 9781910190395
 27. Hutchinson Miriam I, Powell Amy J, Tsang Adrian, Toolec Nicholas O, Berkad Randy M, Barrye Kerrie, Grigoriev Igor V, Natvig Donald O. 2016. Genetics of mating in members of the Chaetomiaceae as revealed by experimental and genomic characterization of reproduction in *Myceliophthora heterothallica* *Fungal Genetic Biology* [internet], Canadá. (86): 919. Fecha de acceso: año 2019. Disponible en: <http://www.elsevier.com>. doi.org/10.1016/j.fgb.2015.11.007
 28. Hutchinson Miriam I, Powell Amy J, José Herrera, and Donald O. Natvig. 2019. New Perspectives on the Distribution and Roles of Thermophilic Fungi. *Fungi in Extreme Environments: Ecological Role and Biotechnological Significance* [internet], (p59-80). Fecha de acceso: 2019/jul/23. Disponible en: <https://www.link.springer.com>. doi.10.1007/978-3-030-19030-9_4
 29. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
 30. Jaimes-Díaz Henry Giovanni, Suárez Chacón Irina. 2020. El Compostaje Como Alternativa Para La Recuperación De Suelos Contaminados Por Agroquímicos. Ocaña, Norte De Santander. Universidad Nacional abierta y a distancia. Escuela de ciencias agrícolas, pecuarias y del medio ambiente. Monografía de grado presentada como requisito para optar al título de especialista en biotecnología agraria
 31. Kumar Adesh, Gaiind Sunita, Nain Lata. 2008. Evaluation of thermophilic fungal consortium for paddy straw composting. *Biodegradation* [internet], (19): (p395–402). Año de acceso: 2007/sept/12. Disponible en: <http://www.springer.com>.doi. 10.1007/s10532-007-9145-3

32. Li AN, Yu, K Liu, HQ Zhang, J. Li H, Li DC. 2010. Two novel thermostable chitinase genes from thermophilic fungi: Cloning, expression and characterization. *Bioresource Technology* [internet], vol.101 (14): (p5546–5551). Fecha de acceso: 2010/julio/14. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com>. doi: 10.1016 / j. biortech.2010.02.058
33. Maheshwari R, Bharadwaj G, Bhat MK. 2000. thermophilic fungi: their physiology and enzymes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* (64): (p461 – 488). doi: 10.1128/MMBR.64.3.461-488.2000
34. Malcolm J.R, Liu C, Neilson, RP, Hansen L, Hannah L. 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *conservation biology* [internet], vol.20. (2). (p538-548). Fecha de acceso: 2006/marzo/27. Disponible en: www.conbio.onlinelibrary.wiley.com.doi.10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x
35. Miede Hugo. 1907a. Die selbsterhitzung des Heus. Eine biologische studie. Gustav Fischer, Jena. (p1–127)
36. Miede Hugo. 1907b. *Thermoidium sulfureum* n.g. n.sp., ein neuer Wärmepilz. *Berichte der Deutsch. Bot Ges* (25): (p510–515)
37. Miede Hugo. 1930a. Die Wärmebildung von Reinkulturen im Hinblick auf die ätiologie der Selbsterhitzung pflanzlicher Stoffe. *Arch Mikrobiol* (1): (p78–118)
38. Miede Hugo. 1930b. Über die Selbsterhitzung des Heues. *Arb Dtsch Landwirtsch Gesellsch Berlin*. (111): (p76–91)
39. Michael R. Tansey. 1971. Isolation of auto thermophilic fungi Heated, industrial wood chip stacks. *Mycology* (63): (p537-547)
40. Michael R. Tansey. 1972. Effect of temperature on growth rate and development of the thermophilic fungus *Chaetomium*. (64): (p1290-1299). doi.org/10.1080/00275514.1972.12019380
41. Michael R. Tansey. 1973. Isolation of thermophilic crocodile fungi nesting material. *Mycology* (65): (p594-601)
42. Michael R. Tansey. 1975. fungi associated with growing stalactites. *Mycology* (67): (p171-172)

43. Michael R. Tansey. 1977. Enrichment, isolation and the growth test of thermophilic and thermotolerant fungi in lignin containing media communication. *Mycology* (69): (p463-476)
44. Michael R. Tansey, Thomas D. Brock. 1972. The upper temperature limit for eukaryotic organisms. *Proc Natl Acad Sci EE.UU.* (69): (p2426-2428)
45. Mukund Adsul, Simranjeet Kaur Sandhu, Reeta Rani Singhania, Ravi Gupta, Suresh K. Puri, Anshu Mathur. 2020. Designing a cellulolytic enzyme cocktail for the efficient and economical conversion of lignocellulosic biomass to biofuels, *Enzyme and Microbial Technology* [internet], Vol.133. fecha de acceso: 2020/febrero. Disponible en: <https://www.sciencedirect.com>. SSN 0141-0229, doi.org/10.1016/j.enzmictec.2019.109442.
46. Morgenstern Ingo, Powlowski Justin, Ishmaela Nadeeza, Darmonda Corinne, Marqueteau Sandrine, Moisana Marie Claude, Quenneville Geneviève, Tsang Adrian. 2012. A molecular phylogeny of thermophilic fungi. *Fungal biology* [internet], vol.116(4): (p489-502). Fecha de acceso: 2012/abr/04. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com>. doi.org/10.1016/j.funbio.2012.01.010
47. Mendieta Morrillo Edward Edgardo, Zambrano Valdéz Bernardo José. 2019. Efecto de un biodegradador enzimático comercial en la producción de biol a partir de jacinto de agua (*Eichhornia crassipes* Solms).[tesis]. [universidad]: Escuela superior politécnica agropecuaria de Manabí. (p58)
48. Oliveira Tássio Brito, Gómez Eleni, Rodríguez Andre. 2015. Thermophilic fungi in the new age of fungal taxonomy. *Springer Japan* [internet], (19): (p31-37. Fecha de acceso: 2014/11/16. Disponible en <http://www.springer.com>. DOI 10.1007/s00792-014-0707-0
49. Paterson RRM, Lima N. 2019. *Fungi in Extreme Environments: Ecological Role and Biotechnological Significance*. Springer Nature Switzerland AG 2019. (625p). (p81-96). doi.10.1007/978-3-030-19030-9_5. ISBN 978-3-030-19029-3
50. Patrick Roberts, Nicole Boivin, Jed O, Kaplan Finding. 2018. the Anthropocene in tropical forest, *Anthropocene* [internet], vol.23. (p5-16). Fecha de acceso: 2018/septiembre. Disponible en: <https://www.sciencedirect.com> doi. 10.1016/j.ancene.2018.07.002
51. Piontelli E, Toro MA. 1983. Hongos termófilos en nidos de pájaros. *Boletín Micológico* Vol. 1: (p1157 -1761). DOI: <https://doi.org/10.22370/bolmicol.1983.1.3.1451>

52. Powell Amy J, Parchert Kylea J, Bustamante Joslyn M, Ricken J. Bryce, Hutchinson Miriam Natvig I. Donald O. 2012. Thermophilic fungi in an aridland ecosystem. *Mycologia*, Lawrence [internet], vol 104(4):11-298. (p813-825). Fecha de acceso: 2011/09/09. Disponible en: [http:// www.tandfonline.com](http://www.tandfonline.com). doi. 10.3852/11-298
53. Rajasekaran AK, Rajasekaran R. 1993. Thermophilic fungi: an assessment of their growth potential in *Soil Journal of Bioscience*, Department of Biochemistry, Indian Institute of Science, vol 18 (3): (p345-554). DOI. 10.1007/2F02702992
54. Rigoldi F, Donini S, Redaelli A, Parisini E, Gautieri A. 2018. Review: Engineering of thermostable enzymes for industrial applications. *APL bioengineering* [internet], 2(1). Fecha de acceso: 2018/junio/11. Disponible en: <https://aip.scitation.org> doi.org/10.1063/1.4997367
55. Rivas-Nichorzon Magalys, González Marcial, Belloso Genette, Silva-Acuña Ramón. 2017. Poblaciones de hongos y actinomicetos presentes en el proceso de compostaje con base en bora (*eichhornia crassipes*), residuos de café y de jardinería. *Agrobiología* [internet], vol.29 (p358-366). Fecha de acceso: 2017/dic. Disponible en: <http://www.researchgate.net>. ISSN: 2343-6468
56. Rubin EM. 2008. Genomics of cellulosic biofuels. *Nature* [internet], (454): (p841–845). Fecha de acceso: 2008/agosto/14. Disponible en: <http://www.nature.com>
57. Rodríguez-Mendoza Johan, Santiago-Hernández Alejandro, Alvarez-Zúñiga María Teresa, Gutiérrez-Antón Marina, Aguilar-Osorio Guillermo, Hidalgo-Lara María Eugenia. 2019. Purification and biochemical characterization of a novel thermophilic exo- β -1,3-glucanase from the thermophile biomass-degrading fungus *Thielavia terrestris* Co3Bag1. *Electronic Journal of Biotechnology* [internet], Vol. 41 (p60-71). Fecha de acceso: 2019/sept. Disponible en: [http://www. sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com). doi. 10.1016/j.ejbt.2019.07.001
58. Rull V, Vegas-Vilarrúbia, T. 2006. Unexpected biodiversity loss under global warming in the neotropical Guayana Highlands: a preliminary appraisal. *Global Change Biology* [internet], vol.12 (p1-9). Fecha de acceso: 2005/dic/08. Disponible en [https://www. onlinelibrary.wiley.com](https://www.onlinelibrary.wiley.com).doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001080.x
59. Randy M Berka, Igor V Grigoriev, Robert Otilar, Asaf Salamov, Jane Grimwood, Ian Reid, Nadeeza Ishmael, Tricia John, Corinne Darmond, Marie-Claude Moisan, Bernard Henrissat, Pedro M Coutinho, Vincent Lombard, Donald O Natvig, Erika

- Lindquist, Jeremy Schmutz, Susan Lucas, Paul Harris, Justin Powlowski, Annie Bellemare, David Taylor, Gregory Butler, Ronald P de Vries, Iris E Allijn, Joost van den Brink, Sophia Ushinsky, Reginald Storms, Amy J Powell, Ian T Paulsen, Liam D H Elbourne, Scott E Baker, Jon Magnuson, Sylvie LaBoissiere, A John Clutterbuck, Diego Martinez, Mark Wogulis, Alfredo Lopez de Leon, Michael W Rey, Adrian Tsang⁴. 2011. Comparative genomic analysis of the thermophilic biomass-degrading fungi *Myceliophthora thermophila* and *Thielavia terrestris*. Nature biotechnology [internet], (29): (p922–927). Fecha de acceso: 2011/oct/02. Disponible en: <http://www.nature.com>. doi10.1038/nbt.1976
60. alar Raj Kumar, Aneja KR. 2007. Thermophilic fungi: taxonomy and biogeography. Journal of Agricultural Technology, vol.3 (1): (p77–107)
61. Salar Raj Kumar. 2018. Thermophilic Fungi: Basic Concepts and Biotechnological Applications. CRC Press. Tylor y Francis Group [internet], 13. (p978). Fech de acceso: año 2018. Disponible en: <http://www.crcpress.com>
62. Satari B, Karimi K.2018. Mucoralean fungi for sustainable production of bioethanol and biologically active molecules. Appl Microbiol Biotechnol [internet]; vol.102(3) (p1097-1117) Fecha de acceso:2017. Disponible en: <https://link.springer.com>. doi: 10.1007/s00253-017-8691-9. Epub 2017 Dec 15. PMID: 29247367.
63. Straatsma G, Samson RA, Olijnsma TW, Den Camp HJ, Gerrits JP, Van Griensven LJ. 1994. Ecology of thermophilic fungi in mushroom compost, with emphasis on *Scytalidium thermophilum* and growth stimulation of *Agaricus bisporus* mycelium. Appl. Environ. Microbiol., 60(2): (p454-458).
64. Santiago Iara F, Goncalves Vivian N, Gómez-Silva Benito, Galetovic Alexandra, Rosa Luiz H. 2018. Fungal diversity in the Atacama Desert. Antonie van Leeuwenhoek. (111): (p1345-2360). fecha de acceso: 2018/maro/7. Disponible en: <https://www.link.springer.com>. Doi. 10.1007/s10482-018-1060-6
65. Sebők Flora, Dobolyi saba, Bobvos János, Szoboszlay Sándor, Kriszt, Magyar Donát. 20015. Thermophilic fungi in air samples in surroundings of compost piles of municipal, agricultural and horticultural origin. Aerobiologia [internet], vol. 32 (p255–263V. fecha de acceso: 2015/julio/10. Disponible en: <http://www.link.springer.com>. doi. 10.1007/s10453-015-9396-0
66. Silva E, de Queiroz M, dos Santos M. 1996. Mesophilic and thermophilic filamentous fungi isolated from processed oats (avena sativa l.) in Brasil. Boletín Micológico, vol.11 (11): (p 63-67). doi. 10.22370/bolmicol.1996.11.0.1006

67. Straatsma Gerben, Samson Robert A, Olijnsma Tineke W, JM. Huub, Op Den Camp, Gerrits Jan PG, JLD Leo, Griensven Van. 1994. Ecology of Thermophilic Fungi in Mushroom Compost, with Emphasis on *Scytalidium thermophilum* and Growth Stimulation of *Agaricus bisporus* Mycelium. Applied And Environmental Microbiology [internet], vol. 60 (2): (p454-458). fecha de acceso: 1994/febrero. Disponible en: <http://www.aem.asm.org.com>
68. Thakur SB. 1977. Occurrence of Spores of Thermophilic Fungi in the Air at Bombay. Mycology, Taylor y francis online [internet], vol 69 (1): (p197-199). Fecha de acceso: 2018/sept/12. Disponible en: www.tandfonline.com. Doi. doi.org/10.1080/00275514.1977.12020046
69. Tedersoo Leho, Sánchez-Ramírez Santiago, Kõljalg Urmas, Bahram Mohammad, Döring Markus, Schigel Dmitry, May Tom, Ryberg Martin, Abarenkov Kessy. 2018. High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. Fungal Diversity [internet], vol 90(1): (p135-159). Fecha de acceso: 2018/may/16. Disponible en: <http://www.springerlink.com>. doi. [10.1007/s13225-018-0401-0](https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0)
70. Tsiklinsky P. 1899. Sur les mucédinées thermophiles. Ann Inst Pasteur (13): (p500–505)
71. Van den Brink J, van Muiswinkel GCJ, Theelen B, Hinz SWA, de Vries RP. 2013. Efficient plant biomass degradation by thermophilic fungus *Myceliophthora heterothallica*. Applied Environmental Microbiology [internet], (79): (p1316–1324). Fecha de acceso: 2012/dic/14. Disponible en: <http://www.aem.asm.org>. doi. [10.1128/AEM.02865-12](https://doi.org/10.1128/AEM.02865-12)
72. Valderrama-Ramírez Alejandra. 2013. Biodegradación De Residuos Sólidos Agropecuarios y Uso del Bioabono como Acondicionador Del Suelo. Medellín: Universidad Pontificia Bolivariana Escuela De Ingenierías. Trabajo para optar al título de Especialista en Biotecnología
73. Vera van Noort, Bettina Bradatsch, Manimozhiyan Arumugam, Stefan Amlacher, Gert Bange, Chris Creevey, Sebastián Falk, Daniel R Mende, Irmgard Sinning, Ed Hurt, Peer Bork. 2013. Consistent mutational pathways predict thermostability. Biomed central, evolutionary biology [internet], (13): 7. Fecha de acceso: año 2013. Disponible en: <http://www.biomedcentral.com>. doi. [69120-Alemania](https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-7)