

LOS HONGOS XILOFAGOS: UNA REVISTA *

por Jorge E. Wright **

El formidable universo de los hongos ha encontrado, por fin, una adecuada categoría al proponer para ellos Whittaker (1969) un reino propio —Fungi— en su esquema de los seres vivos. (fig. 1).

Los integrantes de este universo prolífico y ubicuo se caracterizan, entre otras cosas singulares, por poseer sistemas enzimáticos notables, que los sitúa entre los degradadores por antonomasia. Si bien nuestro interés y nuestro asombro los cubre a todos, por razones prácticas hemos dedicado una buena parte de nuestra vida a aquellos que degradan la madera.

La madera es uno de los recursos naturales renovables más importantes —si no el de mayor envergadura— de los que dispone el hombre. Por ende, cualquier fenómeno que incida negativamente sobre él, representa una pérdida económica sustancial. El deterioro provocado por agentes fúngicos solamente, significó una pérdida de 90 millones de dólares en 1967 para los EE.UU.

Pero también son importantes muchos de estos degradadores —aunque la contundencia del impacto económico de aquellos los haga pasar inadvertidos— en el lento proceso de reciclaje de la materia orgánica en el bosque.

El substrato

Ante todo: ¿qué es la madera? Es un tejido vegetal, en su mayor parte muerto, que forma una columna continua con caracteres anatómicos determinados y cuyos elementos componentes —las células— sufren un proceso de deposición en sus paredes de dos sustancias fundamentales, que le confieren sus propiedades intrínsecas: la celulosa y la lignina.

En general, las propiedades físicas y, por ende, el valor comercial, están determinados por la composición del *xilema*, o sea, de aquellos elementos que sufren lignificación, y por la estructura y disposición de sus componentes.

* Conferencia pronunciada en el acto de recepción del premio "Cristóbal M. Hicken", el día 17 de noviembre de 1984.

** Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

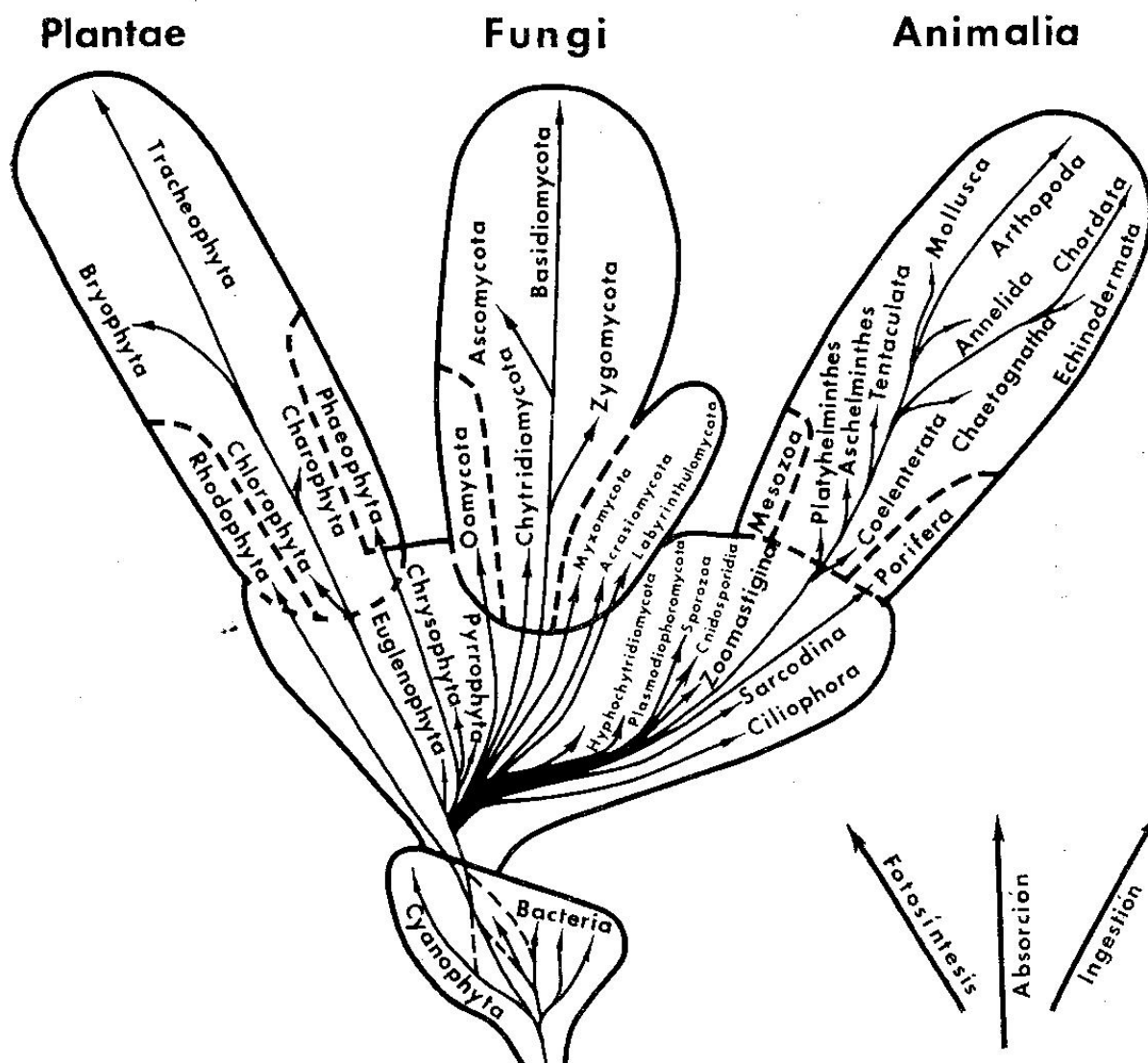


FIG. 1. — Esquema de los nuevos reinos propuestos por Whittaker (1969).

Desde el punto de vista químico, la degradación de la madera significa el rompimiento de las complejas moléculas de aquellas sustancias mediante una serie de procesos enzimáticos.

Los tejidos lignocelulósicos de los vegetales superiores constituyen la mayor reserva de energía fotosintética y de materia orgánica renovable, y su compleja arquitectura molecular les confiere capacidad de sostén en los organismos vegetales de mayor porte y les permite funciones de transporte; a la vez, constituyen barreras notables para el biodeterioro. Debido a esta abundancia dominante de lignocelulosas, su descomposición es quizás el acontecimiento biodegradativo más importante en el ciclo del C en la Tierra (Kirk, 1983).

Desde una perspectiva más pragmática, existen dos aspectos fundamentales contrastantes en la degradación de las lignocelulosas por los hongos: la destrucción de productos forestales, madera en pie, etc., y la bioconversión de madera en productos útiles. A ellos cabría agregar una

función ecológica cuya importancia merece destacarse: el reciclaje de las sustancias orgánicas aprisionadas en los restos de madera, ramazones, etc., en el bosque, lo que contribuye a enriquecer el suelo.

Las lignocelulosas se componen de polímeros estructurales celulosa, lignina y hemicelulosas. Las fibrillas de la celulosa están sumergidas en una matriz amorfa de lignina y hemicelulosas. En estado nativo, las lignocelulosas están también asociadas con diversos componentes no estructurales, los que componen un porcentaje considerable, en peso, de ciertas lignocelulosas, tales como los residuos agrícolas.

La celulosa es el componente más abundante, con un 35-45 % del peso seco total de la mayoría de los tejidos leñosos. Las hemicelulosas y la lignina, con el 20-40 % y el 15-35 %, respectivamente y, en general, poseen limitada digestibilidad por polisacaridasas.

La celulosa es un polímero lineal altamente regular, de unidades de anhidro-D-glucanopiranososa con uniones Beta (1-4). Sus largas cadenas paralelas en los tejidos lignocelulósicos poseen fuertes ligaduras hidrogenadas y se presentan en agregados microfibrillares cristalinos visibles

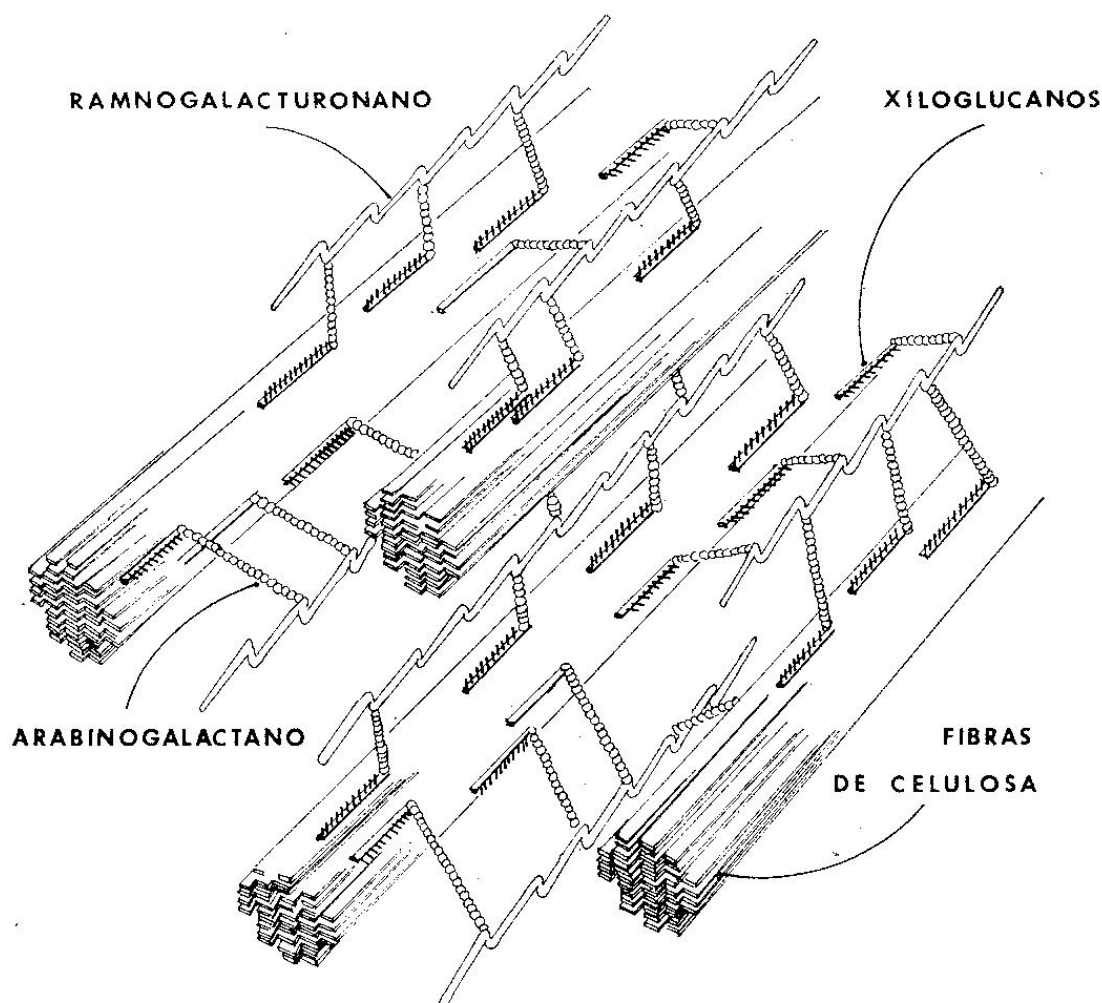


FIG. 2. — Esquema de la probable disposición de las microfibrillas de celulosa en las paredes de la célula vegetal.

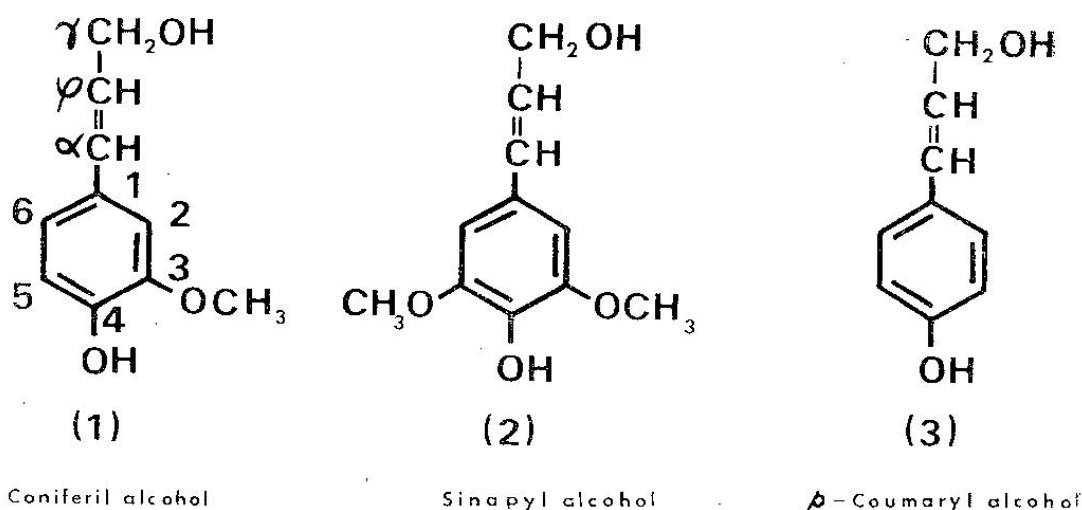


FIG. 3. — Esquema de la configuración espacial probable de los restos del polímero celulosa con sus unidades glucosa.

con ME. Varias de sus propiedades influyen sobre su degradación (Cowling & Brown, 1969; Cowling & Kirk, 1976), a saber: 1) la estructura capilar en relación con el tamaño de las celulasas; 2) el grado de cristalinidad; 3) la dimensión de las porciones cristalinas de las microfibrillas, y 4) la naturaleza de las sustancias con las que está asociada, particularmente la lignina.

Las hemicelulosas son polímeros de unidades azúcar anhidro unidas por uniones glucosídicas. Sin embargo, a diferencia de las moléculas de celulosa, cada una de aquellas comprende más de una clase de unidad azúcar, son más cortas y ramificadas y substituidas; como resultado de ello, amorfas. La principal hemicelulosa de las angiospermas se compone de unidades xilano, o sea, unidades de xilopiranosas con uniones Beta (1-4). También contienen glucomananos, en los que predomina la manosa. En las gimnospermas dominan los galactoglucomananos acetilados.

El material incrustante de las lignocelulosas - la lignina - es un polímero aromático caracterizado por polimerización oxidativa de los alcoholes substituidos *coniferilo* y *sinapilo*, presentes en las lignocelulosas de las angiospermas y gimnospermas, respectivamente (Higuchi, 1978; Kirk, 1983). Cai todas tienen una pequeña proporción de unidades derivadas del p-cumarilo.

Una célula lignificada tiene una estructura aproximada a la siguiente: se observan la pared celular, la laminilla media, compuesta principalmente por pectinas, y las capas lignificadas S₁, S₂ y S₃, que hacia el interior van ocluyendo la luz de la célula ya muerta. En un esquema de un corte transversal puede observarse la disposición de aquellos elementos.

Los agentes responsables

Los principales degradadores de la madera son los basidiomicetos que ocasionan un tipo de pudrición blanca, los que pueden metabolizar

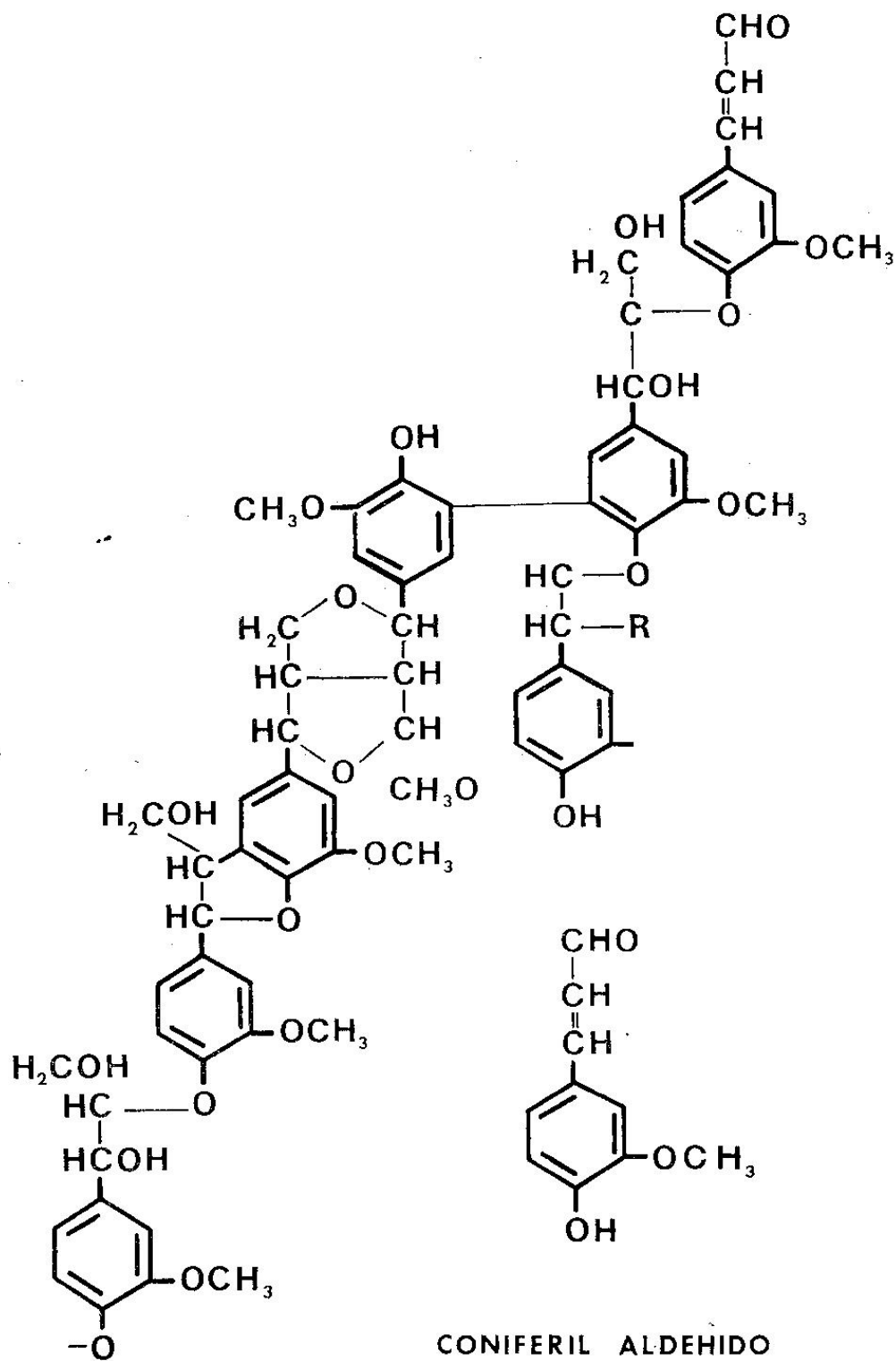


FIG. 4. — Esquema del aspecto de una porción hidrolizada de la lignina con una de sus unidades básicas.

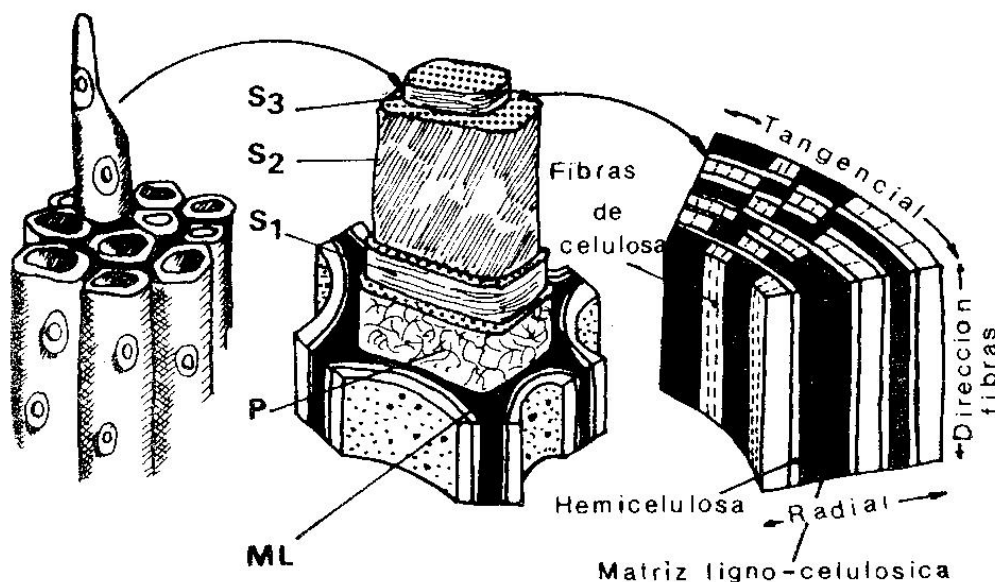


FIG. 5. — Esquema de la arquitectura molecular de los tejidos leñosos, mostrando las relaciones entre las células contiguas (a), un corte disecado mostrando las capas de la pared (b), y la relación que se postula entre las hemigelulosas y la lignina con las fibrillas celulosicas en la pared secundaria (c). El diámetro de las células es de aproximadamente $25\text{ }\mu\text{m}$. S₁-S₃ = paredes secundarias; P = pared celular primaria, y ML = laminilla media (Adaptado de Kirk, 1983).

lignina. Gilbertson (1980) estima que en los EE.UU. hay alrededor de 1700 especies de hongos xilófagos, de los cuales un 90 % ocasiona pudrición blanca, que pertenecen a 36 familias en 3 órdenes. Es obvio que hay una superposición entre los verdaderos xilófagos y aquellos que degradan la madera secundariamente. Estos, como se recalcará antes, son de gran importancia ecológica y han recibido una atención mínima. De todos modos, el número de los que degradan lignina es substancial, lo que refleja su importancia ecológica.

Otro grupo de basidiomicetos, que ocasionan la pudrición castaña de la madera, también son capaces de degradar tejidos totalmente lignificados, sin llegar a descomponer toda la lignina. Estos, entre los que Gilbertson (*op. cit.*) contó 106 especies para América del Norte, al parecer emplean un mecanismo singular para sobrepasar la barrera de la lignina e iniciar la degradación enzimática de la celulosa.

En nuestro laboratorio, hemos investigado hasta el presente la presencia de 106 especies de hongos de pudrición blanca y 34 de hongos de pudrición castaña sobre un total de 206 especies presentes en los bosques andinopatagónicos y en la región mesopotámica, y creemos tan sólo haber atisbado en este mundo colosal, particularmente diverso en las regiones tropicales. Uno de los problemas más arduos con que hemos tropezado ha sido la inexistencia de estudios sistemáticos previos, y nuestra vida científica se ha deslizado más que nada sobre este aspecto del problema. Algunos ejemplos de estos hongos son *Coriolus versicolor*, *Phellinus* spp.,

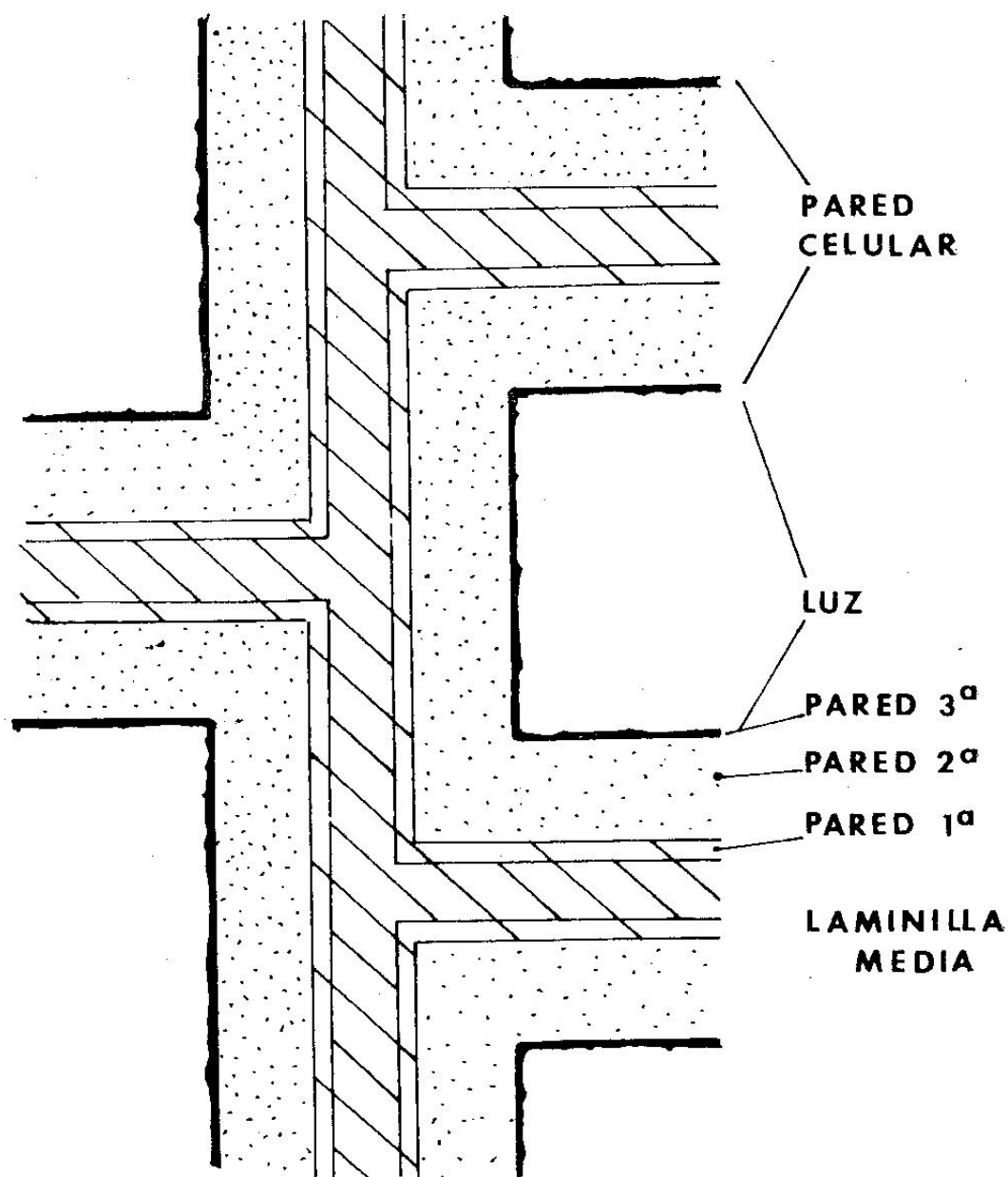


FIG. 6. — Esquema de un corte transversal mostrando la disposición de los elementos estructurales de las células lignificadas.

Ganoderma applanatum, *Schizopora paradoxa*, *Rigidoporus ulmarius* y *Coriolopsis occidentalis*. (Bazzalo & Wright, 1982; Rajchenberg, 1984; Wright & Deschamps, 1972, 1975, 1976/77; Wright, Deschamps & Rovetta, 1973; Blumenfeld, 1983; López, 1984).

A partir de los trabajos de Bavendamm (1929) extendidos sobre todo por Davidson, Campbell & Blaisdell (1938) y por Nobles (1948, 1958, 1958b, 1965, 1971) disponemos de un fácil ensayo de laboratorio para conocer rápidamente el tipo de pudrición que producirá un hongo determinado, cultivándolo en medio con ácido gálico o tánico, o coloreándolo con goma de guayaco.

Las formas del ataque

La penetración del xilófago puede producirse por heridas en el cuello, ramas o tronco, y a medida que aquél crece comienza a extender la pudrición.

En los primeros estadios tanto de la pudrición blanca como de la castaña pueden observarse hifas fúngicas virtualmente en cada célula donde las condiciones microambientales sean propicias, y según las evidencias disponibles el ataque a las paredes celulares se produciría de dos maneras diferentes.

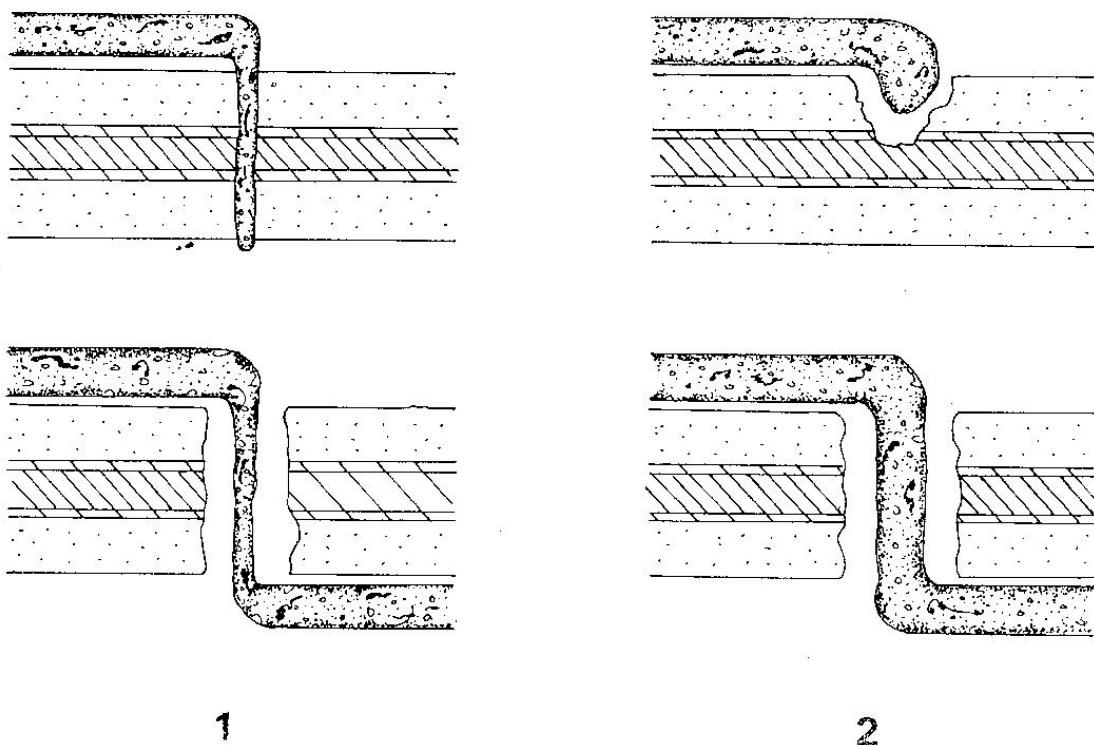


FIG. 7. — Esquema de los dos tipos de penetración hifal en las paredes celulares: en 1 una hifa se afina penetrando la sustancia lignocelulósica, mientras que en 2 las enzimas del extremo hifal no modificado erosionan las paredes.

La ME muestra la disolución de las sustancias de la pared celular causada por la secreción de enzimas degradadoras de las lignocelulosas que la componen, a lo largo de las superficies laterales así como en los ápices de crecimiento (Eriksson et al., 1980). También ha revelado la ME las diversas formas de penetración de las hifas. Los hongos de pudrición blanca producen un adelgazamiento progresivo y relativamente uniforme de la pared secundaria, comenzando por la superficie que rodea a la luz celular. Los de pudrición castaña tienden a producir un encogimiento y colapso de la pared debido a la degradación de la celulosa (Cowling, 1961). Tanto la investigación microscópica como la bioquímica han demostrado que la descomposición por los hongos de pudrición blanca

tiene lugar en las superficies expuestas, mientras que en los de pudrición castaña, los hongos degradadores penetran la matriz lignocelulósica en los primeros estadios. Un hongo o grupo de hongos específico producen un tipo específico de pudrición en una madera o grupo de maderas. Así, por ej., tenemos las de tipo alveolar, o en panal de abejas, moteadas, fibrosas, cúbica, etc.

Los mecanismos de acción

Degradación de la celulosa. La degradación de la celulosa cristalina por hongos de pudrición blanca resulta de la acción sinérgica de 3 tipos de enzimas hidrolasas: 1) endo-1,4-Beta-glucanasas (enzima C_x), que rompen las cadenas de celulosa al azar; 2) exo-1,4-Beta-glucanasas, que liberan celobiosa (a veces con glucosa) de los extremos no reductores de la celulosa, y 3) Beta-glucosidasas, que rompen la celobiosa en dos unidades glucosa (Eriksson, 1978; Ryu & Mandels, 1980). Dichas terminales no reductoras son luego hidrolizadas por exo-1,4-Beta-glucanasas (enzimas C_1), liberando celobiosa, que puede cortarse en unidades glucosa por una Beta-glucosidasa, u oxidarse a ácido celobiónico y luego descomponerse. Las endo y exoglucosidasas actúan sinérgicamente (Wood & McRae, 1979).

Es probable que haya otras enzimas involucradas en la degradación de la celulosa por los hongos de pudrición blanca (Eriksson, 1978).

La descomposición de la celulosa por los hongos de pudrición castaña es un proceso inusual; preparados extracelulares de éstos sólo poseen actividad endo-1,4-Beta-glucanasa (Johansson, 1966; Keilich, Bailey & Liese, 1969; Nilsson, 1974; Highley, 1975).

Actualmente se descarta que la iniciación del ataque por parte de hongos de pudrición castaña sea mediante celulasas. Cowling (1961) descubrió que en los estados iniciales de la pudrición por *Poria monticola* virtualmente toda la celulosa es notoriamente despolimerizada, lo que explica los efectos altamente destructivos de estos hongos sobre la madera presentando, a la vez, un enigma bioquímico, porque sólo un pequeño porcentaje de la celulosa es accesible a las enzimas celulolíticas: aquellas expuestas a la luz de las células y aberturas contiguas.

El agente despolimerizante de los hongos de pudrición castaña no sólo llega a la celulosa dentro de las paredes celulares, sino que penetra por completo las microfibrillas cristalinas, indicando claramente que sólo intervienen moléculas muy pequeñas. Koenigs (1974) demostró que dichos hongos producen H_2O_2 y que la madera contiene suficiente Fe para la probable participación de un sistema Fe^{++}/H_2O_2 (reactivo de Fenton) en la degradación de la celulosa, lo que fue corroborado posteriormente por Highley (1977).

Schmidt *et al.* (1981) propusieron que el ácido oxálico que producen los hongos de pudrición castaña, ya observado por otros autores, reduce

el Fe^{+1} normalmente presente en la madera a Fe^{+2} , que es la forma activa en que participa el reactivo de Fenton según el esquema.

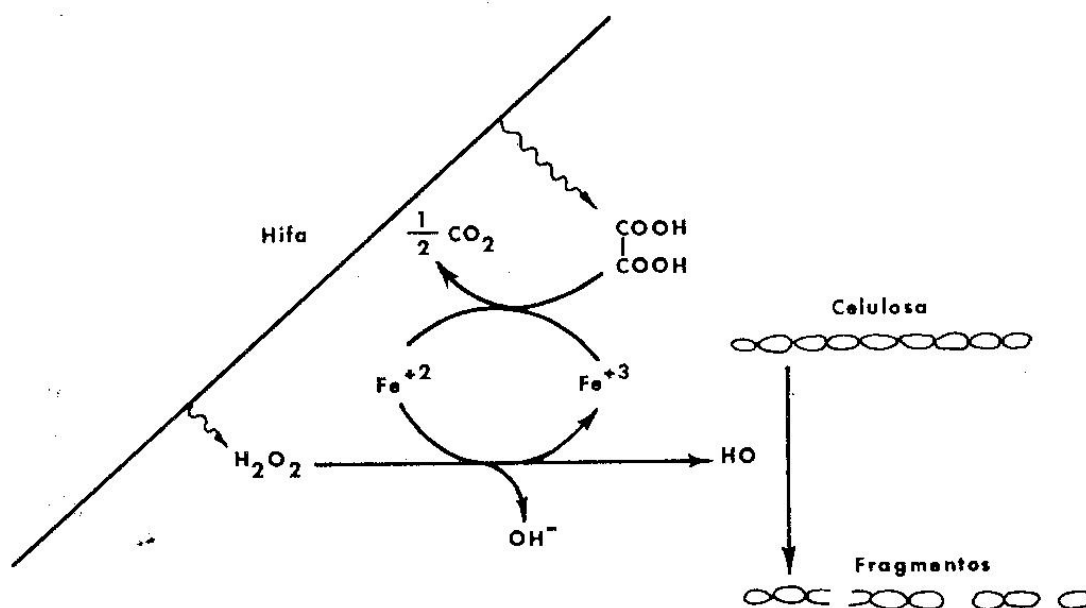


FIG. 8. — Esquema hipotético de la fragmentación oxidativa de la celulosa por los hongos de pudrición castaña (según Kirk, 1983).

Esta despolimerización de la fragmentación oxidativa de la celulosa abriría la estructura de la pared celular de modo que las enzimas celulolíticas y hemicelulolíticas puedan alcanzar sus substratos a pesar de la presencia de lignina.

Como los hongos de pudrición blanca producen H_2O_2 (Koenigs, 1972), es interesante que no despolimericen también la celulosa oxidativamente. Una razón podría ser que poseen oxalato-d Descarboxilasa que descompone el oxalato, mientras que los de pudrición castaña aparentemente no la poseen.

Dekker & Richards (1976) resumieron la cuestión de las hemicelulasas. Los hongos xilófragos producen enzimas capaces de hidrolizar diversos substratos conteniendo mananos y glucanos así como glucósidos. Las enzimas de todos ellos parecen corresponder a las de otros microorganismos, aunque su producción por parte de los hongos de pudrición castaña y blanca difiere.

Degradación de la lignina. La lignina es el segundo polímero orgánico más abundante en la naturaleza y representa un componente significativo del C de la biósfera. Sin embargo, se conoce relativamente poco sobre las reacciones de transformación bioquímica que permitan dilucidar la biodegradación de esta singular molécula. Recientemente Kirk, Higuchi y Chang (1980) y Crawford (1981), han resumido el conocimiento sobre este tema.

Investigaciones con hongos de pudrición blanca demuestran que el

proceso es oxidativo, que el sistema lignolítico no es específico, que no está inducido por la lignina, y que la despolimerización no es un paso inicial obligado. Es, por tanto, muy diferente a la degradación de la celulosa y hemicelulosas. En rigor, difiere de la biodegradación de todos los biopolímeros estudiados.

Las reacciones principales en la degradación de la lignina son las oxidaciones y rupturas oxidativas de las cadenas laterales propílicas, la desmetilación de los grupos metoxilo, y hasta rupturas en los anillos aromáticos. El estudio no es fácil y se basa en la caracterización del polímero parcialmente degradado y en el metabolismo de compuestos "diméricos" usados como modelos, que representan subestructuras de aquél. No se ha logrado aún la actividad libre de células, lo que constituye un impedimento para el proceso de los aspectos bioquímicos. Así, por ej. el ácido vanílico es catabolizado vía el ácido protocatechuico por *Coriolus versicolor*, pero vía la metoxihidroquinona por *Gloeoporus dichrous* (Kirk, 1975).

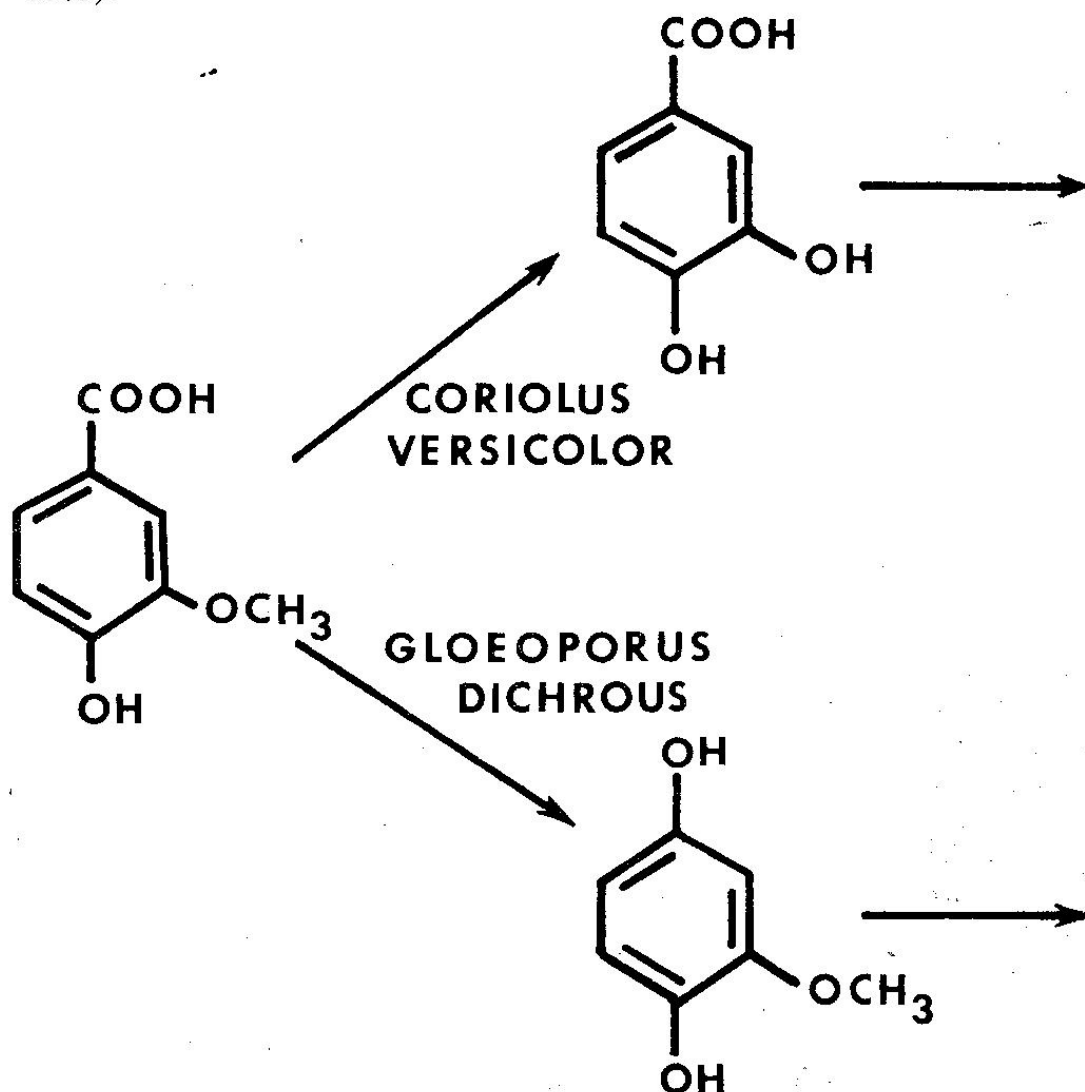


FIG. 9. — Distintas vías catabólicas del ácido vanílico por *Coriolus versicolor* (vía el ácido protocatechuico), y por *Gloeoporus dichrous* (vía la metoxihidroquinona).

La no especificidad del sistema lignolítico en los hongos de pudrición blanca se pone en evidencia por el hecho de que: 1) la lignina se degrada a pesar de la heterogeneidad de las uniones entre las unidades y la variedad de grupos vecinos alrededor de dichas uniones; 2) se degrada aún después de una modificación substancial por reacciones de pulpado químico y blanqueo de pulpa, y 3) los cultivos lignolíticos metabolizan una amplia gama de compuestos aromáticos (Kirk, 1981).

Algunos rasgos intrigantes del metabolismo de la lignina ya han sido revelados. El sistema lignolítico (lignina-CO₂) no es inducido por la lignina pero aparece constitutivamente cuando los cultivos fúngicos entran en el estado "secundariamente metabólico". Su iniciación es desencadenada por una limitación de hidratos de carbono, de N o de S, pero no de P. La evidencia sugiere que la regulación del metabolismo secundario, de mantenimiento o "ideofásico", incluyendo la degradación de la lignina, está de algún modo conectado con el metabolismo del glutamato (Kirk, 1981).

El hecho de que la degradación de la lignina sea "secundariamente metabólico", como lo demostraron para *Phanerochaete chrysosporium* Chua, Choi y Kirk (1983), significa que el crecimiento primario sobre la lignina no ocurre por razones regulatorias, y existen evidencias para creer que su degradación proporciona insuficiente C y energía para la etapa secundaria (Jeffries, Choi & Kirk, 1981).

No se han podido identificar las enzimas de la degradación de la lignina. Muchos estudios anteriores se han centrado sobre las enzimas fenoloxidasas, como la lacasa y la peroxidasa, pero es poco probable que esta actividad sea realmente importante en la degradación estructural (Kirk, 1971). Como la lignina es atacada por agentes oxidativos extracelulares no específicos, es posible que las enzimas no estén involucradas directamente. Se han sugerido diversos mecanismos tales como un superóxido (O₂⁻) o H₂O₂. Investigaciones recientes han demostrado que tanto la catalasa como la superóxido-dismutasa, que destruyen el H₂O₂ y el O₂⁻ inhiben la degradación de la lignina por *Phanerochaete chrysosporium*. Estudios recientes sobre esta degradación por tal hongo xilófago apoyan el concepto de que participan en ella sustancias con O activo. Se ha demostrado que una reacción de ruptura de una cadena lateral en un compuesto "Beta-1" no es estereoselectiva y resulta en la incorporación de oxígeno del O₂. El sistema fúngico responsable es lábil y no ha sido aislado aún (Nakatsubo, Reid & Kirk, 1982). Ha sido posible mimetizar la reacción fúngica con un sistema quelado de Fenton (Fe⁺⁺ + H₂O₂). Otras comparaciones de este sistema con cultivos determinarán si tal sistema se encuentra involucrado en la degradación de la lignina. Tampoco se sabe si especies de oxígeno activo son no enzimáticas o enzimas como el citocromo-P₄₅₀-oxigenasas.

El metabolismo ulterior de los productos de bajo peso molecular de la degradación inicial de la lignina probablemente ocurra por vías más clásicas. Así, el ácido vanílico, producto conspicuo de esa degradación, es descompuesto enzimáticamente por *Phanerochaete chrysosporium*.

Aunque los hongos de pudrición castaña son degradadores pobres de la lignina, parecen poseer la maquinaria básica para ello. El principal efecto que tienen sobre la lignina es la desmetilación de los grupos arilmetoxilos (Kirk & Adler, 1975), aunque se producen también cambios oxidativos, incluyendo rupturas de anillos aromáticos (Kirk, 1975). No se produce una extensa despolimerización y parece poco probable que tal degradación limitada sea suficiente para abrir la estructura leñosa a las polisacaridasas.

Degradación de lignocelulosas. Por su abundancia, las lignocelulosas juegan un papel dominante en el ciclo terrestre del C. De lo dicho antes se desprende el papel prominente y tal vez predominante de los hongos que degradan lignina en la porción biodegradadora de este ciclo y, en términos de importancia para el hombre, sobrepasa de lejos el daño que provocan, del cual el más notorio es el decaimiento de la madera en servicio. Ello ha conducido a la búsqueda de métodos y sustancias preservadoras.

Algunos hongos de pudrición blanca y castaña son capaces de atacar el interior no vivo en los árboles y constituyen la causa más seria de pérdida en volumen de los bosques maduros, aún más que el fuego. Es obvio que estas especies pueden prosperar vegetativamente a bajas tensiones de O_2 , o elevadas concentraciones de CO_2 .

Para finalizar, cabría señalar el uso potencial de los hongos xilófagos en la conversión de la lignocelulosa, que puede ser: 1) su conversión en alimento; 2) manufactura de pulpa mecánica; 3) producción de productos microbianos; 4) producción de productos químicos a partir de la lignina, y 5) tratamiento de desechos derivados de la lignocelulosa (Kirk, 1983).

BIBLIOGRAFIA

- BAYENDAMM, W., 1928. Über das Vorkommen und den Nachweis von Oxydasen bei holzzertsörenden Pilze, *Z. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz* 38: 257-276.
- BAZZALO, M. E. y WRIGHT, J. E., 1982. Survey of the Argentine species of the *Ganoderma lucidum* complex. *Mycotaxon* 16 (1): 293-325.
- BLUMENFELD, S. N., 1983. Basidiomicetos xilófilos en bosques implantados de *Pinus elliotii* y *P. taeda*. Tesis de Doctorado inédita, Fac. de Cs. Exac. y Nat., Univ. de Bs. As. 189 pp.
- CHUA, M. G. S., CHOI, S. y KIRK, T. K., 1983. Mycelium binding and depolymerization of synthetic ^{14}C -labeled lignin during decomposition by *Phanerochaete chrysosporium*. *Holzforschung* 37: 55-61.
- COWLING, E. B., 1961. Comparative biochemistry of the decay of sweetgum sapwood by white-rot and brown-rot fungi. *U.S.D.A. Tech. Bull. N° 1258*. 79 p. Washington, D.C.
- CRAWFORD, R. L., 1981. *Lignin biodegradation and transformation*. John Wiley, New York.
- DAVIDSON, R. W., CAMPBELL, W. A. y BLAISDELL, D. J., 1938. Differentiation of wood-decaying fungi by their reaction on gallic or tannic acid medium. *J. Agr. Res.* 57: 683-695.
- DEKKER, R. H. y RICHARDS, G. N., 1976. Hemicellulases: their occurrence, purification,

- properties and mode of action. *Advances in Carbohydrate Chemistry & Biochemistry* 32: 277-352.
- ERIKKSON, K. E., 1978. Enzyme mechanisms involved in cellulose hydrolisis by the rot fungus *Sporotrichum pulverulentum*. *Biotech & Bioengineer.* 20: 317-332.
- ERIKKSON, K. E., GRUNWALD, A., NILSSON, T. y VALLANDER, L., 1980. A scanning electron microscopy study of the growth and attack on wood of three white rot fungi and their cellulase-less mutants. *Holzforschung* 34: 207-213.
- GILBERTSON, R. L., 1980. Wood-rotting fungi of North America. *Mycologia* 72: 1-49.
- HIGHLEY, T. L., 1975. Properties of cellulases of two brown-rot fungi and two white-rot fungi. *Wood & Fiber* 6: 275-281.
- 1977. Requirements for cellulose degradation by a brown-rot fungus. *Material u. Organismen* 12: 25-36.
- HIGUCHI, T., 1978. Lignin structure and morphological distribution in plant cell walls. En Kirk, T. K., Higuchi, T. y Chang, H. (Ed.) "*Lignin biodegradation: Microbiology and Potential applications*", 1-19. CRC Press, Boca Raton, Fla.
- JEFFRIES, T. W., CHOI, S. y KIRK, T. K., 1981. Nutritional regulation of lignin degradation by *Phanerochaete chrysosporium*. *Appl. & Environm. Microbiol.* 42: 290-296.
- JOHANSON, M., 1966. A comparison between the cellulolytic activity of white and brown-rot fungi. I. activity of insoluble cellulose. *Physiol. Plant.* 19: 709-722.
- KEILICH, G., BAILEY, P. J. y LIESE, W., 1969. Enzymatic degradation of cellulose, cellulose derivatives and hemicelluloses in relation to the fungal decay of wood. *Wood Sci. & Tech.* 4: 273-283.
- KIRK, T. K., 1971. Effect of microorganisms on lignin. *Ann. Rev. Phytopath.* 9: 185-210.
- 1975. Effects of the brown-rot fungus *Lenzites trabea* on lignin in spruce wood. *Holzforschung* 29: 99-107.
- 1975 b. Lignin degrading enzyme systems. *Biotech & Bioengineer. Symp.* Nº 5: 139-150. John Wiley, New York.
- 1981. Towards elucidating the mechanism of action of the lignolytic system in the Basidiomycetes. En Hollaender, A. et al. (Ed.) "*Trends in the Biology of Fermentation for Fuels and Chemicals*": 131-149. Plenum Publish. Corp., New York.
- 1983. Degradation and conversion of lignocelluloses. En Smith, J. E. et al. (Ed.) "*The Filamentous Fungi*", vol. 4: *Fungal Technology*". E. Arnold, London: 266-295.
- KIRK, T. K. y ADLER, E., 1970. Methoxyl-deficient structural elements in lignin of sweetgum decayed by a brown-rot fungus. *Acta Chem. Scand.* 24: 3379-90.
- KIRK, T. K., HIGUCHI, T. y CHANG, H-M., 1980. *Lignin biodegradation: Microbiology and Potential Applications*, 2 vls. CRC Press Boca Ratón, Fla.
- KOENIGS, J. W., 1972. Effects of Hydrogen peroxidase on cellulose and on its susceptibility to cellulose. *Material u. Organismen* 7: 133-147.
- 1974. Hydrogen peroxide and iron: A proposed system for decomposition of wood by brown-rot basidiomycetes. *Wood & Fiber* 6: 66-79.
- LÓPEZ, S E., 1984. Estudio florístico y ecológico de Basidiomycetes xilófilos en plantaciones de *Eucalyptus viminalis*. Tesis de Doctorado inédita. Facultad de Cs. Exactas y Naturales, Univ. de Buenos Aires.
- NAKATSUBO, F., REID, I. D. y KIRK, T. K., 1982. Incorporation of $^{18}\text{O}_2$ and absence of stereospecificity in primary product formation during fungal metabolism of a lignin model compound. *Bioch. & Biophys. Acta* 719: 284-291.
- NILSSON, T., 1974. Comparative study on the cellulolytic activity of white-rot and brown-rot fungi. *Material u. Organismen* 9: 173-198.
- NOBLES, M. K., 1948. Studies in Forest Pathology. VI. Identification of cultures of wood-rotting fungi. *Can. J. Res.* 26 (C): 281-431.

- 1958. Cultural characters as a guide to the taxonomy and phylogeny of the Polyporaceae. *Can. J. Bot.* 36: 883-926.
 - 1958 b. A rapid test for extracellular oxidase in cultures of wood-inhabiting hymenomycetes. *Ibid.* 36: 92-99.
 - 1965. Identification of cultures of wood-inhabiting Hymenomycetes. *Ibid.* 43: 1097-1139.
 - 1971. Cultural characters as a guide to the taxonomy of the Polyporaceae. En Petersen, R. (Ed.) "*Evolution in the Higher Basidiomycetes*". Univ. of Tennessee Press.
- RAJCHENBERG, M., 1984. Basidiomicetos xilófilos de la región mesopotámica. V. El género *Poria* Pers. sensu lato. *Rev. Invest. Agrop. INTA*, 19 (1): 1-105.
- RYU, D. D. y MANDELS, M., 1980. Cellulases: Biosynthesis and applications. *Enzyme & Microbiol. Technol.* 2: 91-102.
- SCHMIDT, C. J., WHITTEN, B. K. y NICHOLAS, D. D., 1981. A proposed role for oxalic acid in non enzymatic wood-decay by brown-rot fungi. *Proc. Amer. Wood Preservers Assocn.* 77: 157-164.
- WHITTAKER, R. H., 1969. New concepts of Kingdoms of Organisms. *Science* 163: 150-160.
- WILCOX, W. W., 1971. Anatomic changes in wood cells attacked by fungi and bacteria. *Bot. Rev.* 36: 1-28.
- WOOD, T. M. y MCRAE, S. I., 1979. Synergism between enzymes involved in the solubilization of native cellulose. En Brown, R. D. y Jurasek, L. (Ed.) "*Hydrolysis of Cellulose: Mechanisms of Enzymatic and acid catalysis*". Adv. in Chemistry Series, vol. 11: 181-209. Amer. Chem. Soc., Washington, D.C.
- WRIGHT, J. E. y DESCHAMPS, J. R., 1972. Basidiomicetos xilófagos de los bosques andinopatagónicos. *Rev. Invest. Agrop. INTA, Serie 5, Pat. Veg.* 9 (3): 111-204.
- 1975. Basidiomicetos xilófilos de la región mesopotámica. II. Los géneros *Daedalea*, *Fomitopsis*, *Heteroporus*, *Laetiporus*, *Nigroporus*, *Rigidoporus*, *Pereniporia* y *Vanderbylia*. *Ibid.* 12 (3): 127-204.
 - 1976-77. *Ibid.* III. Los géneros *Bjerkandera*, *Gloeophyllum*, *Gloeoporus*, *Hirschioporus*, *Hydnopolyporus*, *Phaeocoriolellus*, *Pycnoporus* y *Xerotinus*. *Ibid.* 13 (2): 22-70.
- WRIGHT, J. E., DESCHAMPS, S. R. y ROVETTA, G., 1973. *Ibid.* I: Políporos trameoides. *Ibid.* 10 (3): 117-227.