



Acta Botanica
Mexicana

Hongos cordycipitoides (Hypocreales) del Estado de Veracruz, México, con énfasis en especies inhibidoras de acetilcolinesterasa

Cordycipitoid fungi (Hypocreales) of the State of Veracruz, Mexico, with emphasis on acetylcholinesterase-inhibiting species

César Espinoza¹ , Celeste Ricaño-Rodríguez¹ , Gerardo Mata² , Rosario Medel-Ortiz^{1,3} 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Los hongos cordycipitoides son un grupo diverso de ascomicetos entomopatógenos que incluye a las familias Clavicipitaceae, Cordycipitaceae y Ophiocordycipitaceae. Se conocen más de 1000 especies, de las cuales 48 se distribuyen en México y solo 12 se habían citado de Veracruz. El objetivo del trabajo fue actualizar el conocimiento taxonómico, diversidad y distribución de este grupo, por tipo de vegetación y hospedero, enfatizando especies con posible actividad inhibidora de la acetilcolinesterasa como indicador de su efecto insecticida.

Métodos: Se realizaron búsquedas en bases de datos bibliográficas de citas de hongos cordycipitoides para Veracruz, se consultó la base de datos SNIB-CONABIO E006, se realizaron recolectas durante 2019-2021 y se revisó material de herbario. Las muestras se procesaron bajo las técnicas integrales en micología; cuando fue posible a partir de aislados se obtuvieron cepas en medio papa dextrosa agar del material biológico recolectado.

Resultados clave: Se encontraron 17 especies de hongos cordycipitoides que corresponden a 8 géneros y 13 especies, incluidas en 154 registros de herbario. Cuatro especies están citadas en trabajos previos. Las tres familias de cordycipitoides están representadas en Veracruz. La especie más abundante fue *Ophiocordyceps gracilis*. El bosque mesófilo de montaña fue el que más registros contiene y el orden Lepidoptera el hospedero que más especies alberga. Los extractos de caldo de cultivo y micelio de los hongos cultivados inhibieron la acetilcolinesterasa. *Beauveria caledonica*, *Cordyceps brongniartii* y *C. takaomontana* fueron bioactivas.

Conclusiones: Algunas de las 17 especies estudiadas producen metabolitos secundarios que actúan como insecticidas naturales al inhibir la acetilcolinesterasa. Dada la complejidad del grupo, algunos taxones (i.e. *Ophiocordyceps gracilis*) requieren estudios integrales (morfológicos, moleculares e identificación de hospederos) para determinar si los grupos mayoritarios y mejor distribuidos en Veracruz constituyen complejos crípticos o semicrípticos de especies o un taxón único con una gran variabilidad morfológica.

Palabras clave: bosque mesófilo de montaña, *Cordyceps* s.l., distribución, hospederos.

Abstract:

Background and Aims: Cordycipitoid fungi are a diverse group of entomopathogenic ascomycetes comprising the families Clavicipitaceae, Cordycipitaceae and Ophiocordycipitaceae. More than 1000 species are known, of which 48 are found in Mexico and only 12 had previously been recorded in Veracruz. The aim of this study was to update the taxonomic knowledge, diversity, and distribution of this group by vegetation type and host, with an emphasis on species with potential acetylcholinesterase-inhibiting activity as an indicator of their insecticidal effect.

Methods: Searches were conducted in bibliographic databases for records of Cordycipitoid fungi in Veracruz; the SNIB-CONABIO E006 database was consulted; collections were made during 2019-2021; and herbarium material was reviewed. The samples were processed using integral mycological techniques; whenever possible, strains were isolated from the collected biological material and cultured on potato dextrose agar.

Key results: Seventeen species of cordycipitoid fungi were identified, comprising 8 genera and 13 species, recorded in 154 herbarium entries. Four species had been cited in previous studies. All three families of cordycipitoid fungi are represented in Veracruz. The most abundant species was *Ophiocordyceps gracilis*. The cloud forest contained the most records, and the order Lepidoptera was the host that harbored the most species. Culture broth and mycelium extracts from the cultivated cordycipitoid fungi inhibited acetylcholinesterase, with *Beauveria caledonica*, *Cordyceps brongniartii* and *C. takaomontana* were bioactive.

Conclusions: Some of the 17 species studied produce secondary metabolites that act as natural insecticides by inhibiting acetylcholinesterase. Due to the complexity of the group, some taxa (e.g. *Ophiocordyceps gracilis*) require comprehensive studies (morphological, molecular, and host identification) to determine whether the most abundant and widely distributed groups in Veracruz constitute cryptic or semi-cryptic species complexes or single species with high morphological variability.

Key words: cloud forest, *Cordyceps* s.l., distribution, hosts.

¹Universidad Veracruzana, Centro de Investigación en Micología Aplicada, Médicos 5, Unidad del Bosque, 91010 Xalapa, Veracruz, México.

²Instituto de Ecología, A.C., Red de Manejo Biotecnológico de Recursos, Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, México.

³Autor para la correspondencia: romedel@uv.mx

Recibido: 22 de enero de 2026.

Revisado: 22 de febrero de 2026.

Aceptado por Martín Esqueda: 3 de junio de 2026.

Publicado Primero en línea: 23 de junio de 2026.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 133 (2026).

Citar como: Espinoza, C., C. Ricaño-Rodríguez, G. Mata y R. Medel-Ortiz. 2026. Hongos cordycipitoides (Hypocreales) del Estado de Veracruz, México, con énfasis en especies inhibidoras de acetilcolinesterasa. Acta Botanica Mexicana 133: e2567. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm133.2026.2567>



Este es un artículo de acceso abierto
bajo la licencia Creative Commons 4.0
Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Los hongos cordycipitoides son Ascomycetos del orden Hypocreales, parásitos de gramíneas, hongos, larvas y pupas de artrópodos (Sung et al., 2007). El término “cordycipitoide” alude a los hongos relacionados con el género *Cordyceps* s.l. y sus allegados (Humber, 2017). El 60% de las especies conocidas como *Cordyceps* s.l. parasitan insectos de los órdenes Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera, (Sung et al., 2007; Shrestha et al., 2016; Catania et al., 2018). La diversidad del grupo incluye ≈1096 especies (Lichtwardt, 2026), cifra que contrasta con las 400 citadas por Sung et al. (2007), debido a la diferencia de tiempo en que se realizó la estimación. Además, varias de las especies de este grupo de hongos producen metabolitos secundarios con diversas actividades biológicas (Chatnarin y Thirabunyanon, 2023; Zhang et al., 2024).

La filogenia de *Cordyceps* Fr. y hongos clavicipitaceos (Sung et al., 2007) propuso varios cambios en la taxonomía y filogenia del grupo utilizando un análisis molecular multilocus; i) *Cordyceps* no es monofilético, ii) varios de los caracteres morfológicos tradicionalmente usados en su clasificación no se corresponden con la filogenia y iii) los caracteres que más corresponden con la filogenia fueron la textura, morfología y pigmentación del estroma. Otros caracteres clave o informativos en la identificación de estos hongos son el capuchón o parte terminal del asca, la posición de los peritecios en el estroma y el hospedero, como ya lo habían mencionado Kobayasi (1941; 1982) y Mains (1957; 1958).

El grupo de hongos cordycipitoides contiene tres familias: Cordycipitaceae, especies de *Cordyceps* con estromas carnosos, de colores brillantes, principalmente; Ophiocordycipitaceae, especies de *Ophiocordyceps* Petch y *Elaphocordyceps* G.H. Sung & Spataphora (este último actualmente corresponde a *Tolypocladium* W. Gams) caracterizados por estromas de colores oscuros, rígidos o flexibles, a menudo con ápices sin peritecios; y la familia Clavicipitaceae que incluye el clado de especies asociadas a gramíneas y anamorfos del tipo *Metarhizium* Sorokin y allegados (Kepler et al., 2014). Posterior a los trabajos de Sung et al. (2007) el grupo ha sufrido varios cambios en su taxonomía, en su filogenia con el reconocimiento de nuevos géneros, y un aumento en el número de especies reconocidas

(Wang et al., 2014, 2020; Humber, 2017; Kepler et al., 2017; Lichtwardt, 2026; Dong et al., 2022).

En México, considerando la diversidad e importancia de estos hongos, existen relativamente pocos trabajos; a saber, García Romero et al. (1970), Pérez-Silva (1977; 1978), Rubio-Bustos et al. (1999), Guzmán et al. (2001), Pérez-Villamares et al. (2017), López-Rodríguez et al. (2023), Castro-Bustos et al. (2024) y Ballesteros-Aguirre et al. (2025). Guzmán et al. (2001) citaron 15 especies de la República Mexicana; posteriormente la cifra aumentó a 35 (López-Rodríguez et al., 2023) y los últimos trabajos publicados mencionan 48 especies (Castro-Bustos et al., 2024). Las entidades con más registros de especies son el Estado de México (17) (López-Rodríguez et al., 2023), Jalisco (12) (Ballesteros-Aguirre et al., 2025) y Morelos (13) (Castro-Bustos et al., 2024).

En el caso de Veracruz, el primer registro corresponde a *Cordyceps militaris* Link, colectada en el Cerro de la Martinica, municipio de Banderilla (Pérez Silva, 1977; Chacón y Guzmán, 1983). Posteriormente, Pérez Silva (1978) citó *C. entomorrhiza* (Dicks.) Fr. y Guzmán et al. (2001) a *C. melolonthae* (Tul. & C. Tul) Sacc, ambos del municipio Coatepec. Después de estas publicaciones, no se ha realizado ningún trabajo que aborde este grupo de hongos en Veracruz.

Desde el punto de vista de sus actividades biológicas, se han investigado exhaustivamente varios hongos entomopatógenos principalmente en América del Sur, Asia, Estados Unidos de América y Europa. Entre estos se encuentran miembros de las familias Cordycipitaceae (*Akanthomyces* Lebert, *Beauveria* Vuill. y *Cordyceps*), Clavicipitaceae (*Metarhizium*) y Ophiocordycipitaceae (*Ophiocordyceps*), que destacan por su actividad anticancerígena, antiinflamatoria, antioxidante, antimicrobiana e insecticida (Chatnarin y Thirabunyanon, 2023; Zhang et al., 2024). Actualmente, existe una amplia gama de biopesticidas, principalmente derivados de estos ascomycetos hipocreales y sus metabolitos bioactivos, que indican la existencia de una solución natural para la protección de cultivos (Shahbaz et al., 2024).

Por esta razón, este estudio forma parte de un proyecto que evalúa el potencial bioactivo de hongos asociados a insectos del bosque mesófilo de montaña de Veracruz. El objetivo fue actualizar el conocimiento taxonómico, diversidad,



distribución por tipo de vegetación y hospedero para Veracruz. Adicionalmente, de los extractos y micelio de las cepas fúngicas cultivadas, se evaluó el potencial inhibitorio de la acetilcolinesterasa como indicador de su efecto insecticida.

Materiales y Métodos

Con la finalidad de conocer las especies citadas para Veracruz se realizó una búsqueda bibliográfica de artículos publicados sobre hongos cordycipitoides en distintas bases de datos (Google Scholar, 2026; LATINDEX, 2026; Redalyc, 2026; ResearchGate, 2026; SciELO México, 2026), mediante el uso de palabras clave Cordyceps, entomopatógenos y Veracruz, en el periodo 1970-2026. Además, se consultó y analizó la base de datos SNIB-CONABIO E006 de Hongos del estado de Veracruz (Guzmán, 1997).

Con el fin de complementar la información y obtener material recién colectado para su aislamiento, se realizaron salidas al campo durante 2019-2021. Se recolectó material fúngico y sus hospederos, en los municipios Banderilla, Coatepec y Xalapa, en los que había referencias de la presencia de hongos cordycipitoides. La mayoría de las colectas correspondieron a bosque mesófilo de montaña (BMM) como se muestra en la Fig. 1.

También se examinó material de la colección de hongos del herbario XAL del Instituto de Ecología, A.C. para revisar especímenes depositados, su estado de conservación e identificación. Se utilizaron las cepas *Beauveria caledonica* Bissett & Widden, *Cordyceps brongniartii* Shimazu, *C. takaomontana* Yakush. & Kumaz, *Samsoniella hepiali* (Q.T. Chen & R.Q. Dai ex R.Q. Dai, X.M. Li, A.J. Shao, Shu F. Lin, J.L. Lan, Wei H. Chen & C.Y. Shen) Hong Yu, R.Q. Dai, Y.B. Wang, Yao Wan & Zhu L. Yang, debido a que fueron las que se pudieron obtener en medios de cultivo PDA. Por consiguiente, se realizó una fermentación a pequeña escala para la obtención de los productos y así obtener extractos orgánicos, mismos que se ensayaron en su potencial inhibitorio de la acetilcolinesterasa. Las cepas se identificaron previamente mediante técnicas moleculares por Ricaño-Rodríguez et al. (2025).

Muestreo y aislamiento de hongos cordycipitoides

El muestreo se realizó de manera oportunista. Los especímenes fueron fotografiados con una cámara Nikon (S-100,

Japón) y se procesaron con las técnicas específicas para hongos del género *Cordyceps* (Sun et al., 2017). La codificación de colores de las especies se realizó con la carta de colores de Kornerup y Wanscher (1978).

Siempre que fue posible, se aislaron y purificaron cepas del material recolectado en cajas Petri de 90 × 15 mm. Se utilizó medio de cultivo agar papa dextrosa (Bioxon, México) y las cepas se incubaron a 25±2 °C en completa oscuridad hasta alcanzar el diámetro completo de la caja. Los materiales estudiados están depositados en la colección micológica del herbario XAL del Instituto de Ecología, A.C. en Xalapa, Veracruz, México.

Cultivo sumergido y obtención de extractos de los hongos cordycipitoides

Se prepararon 500 ml de caldo papa dextrosa, DIBICO ((g/l): infusión de papa (200), dextrosa (20)) a pH 5.6 ± 0.2, utilizando 5 matraces Erlenmeyer de 500 ml conteniendo 100 ml de medio de cultivo. Posteriormente, se inocularon los cuatro hongos cordycipitoides previamente identificados. Para ello, se utilizaron cinco discos de agar con micelio (5 mm) de colonias con 20 días de crecimiento en PDA, DIBICO ((g/l): infusión de papa (200), dextrosa (20), agar bacteriológico (15)) a pH 5.6 ± 0.2, y se incubaron en un agitador orbital (Sev-Prendo, AGO 60-40, Puebla, México), durante 14 días a 120 rpm y 14 días en modo estático a 25 ± 2 °C (Ricaño-Rodríguez et al., 2025).

Finalizada la etapa de incubación se realizó una filtración al vacío (Laboport, KNF-Nuremberg, Alemania), para separar los pellets de micelio del caldo de cultivo; ambas fracciones se liofilizaron (Labconco, Freezone 6, Kansas, EUA) y se extrajeron con una mezcla Cloroformo:Metanol (1:1), utilizando dos ciclos de ultrasonido (Cole Palmer, 8892, Illinois, EUA) de 25 min, de acuerdo con Ricaño-Rodríguez et al. (2025). La mezcla de disolventes fue eliminada a través de un evaporador rotatorio a presión reducida (Büchi, R-134, Flawil, Suiza) y se almacenaron a 4 °C, hasta su uso.

Ensayo de inhibición de acetilcolinesterasa

Se cuantificaron ocho extractos (tanto de micelio como de caldo de cultivo) de las cuatro cepas de hongos cordycipitoides (*Beauveria caledonica*, *Cordyceps brongniartii*, *C. takaomontana* y *Samsoniella hepiali*). Para ello, se utilizó el



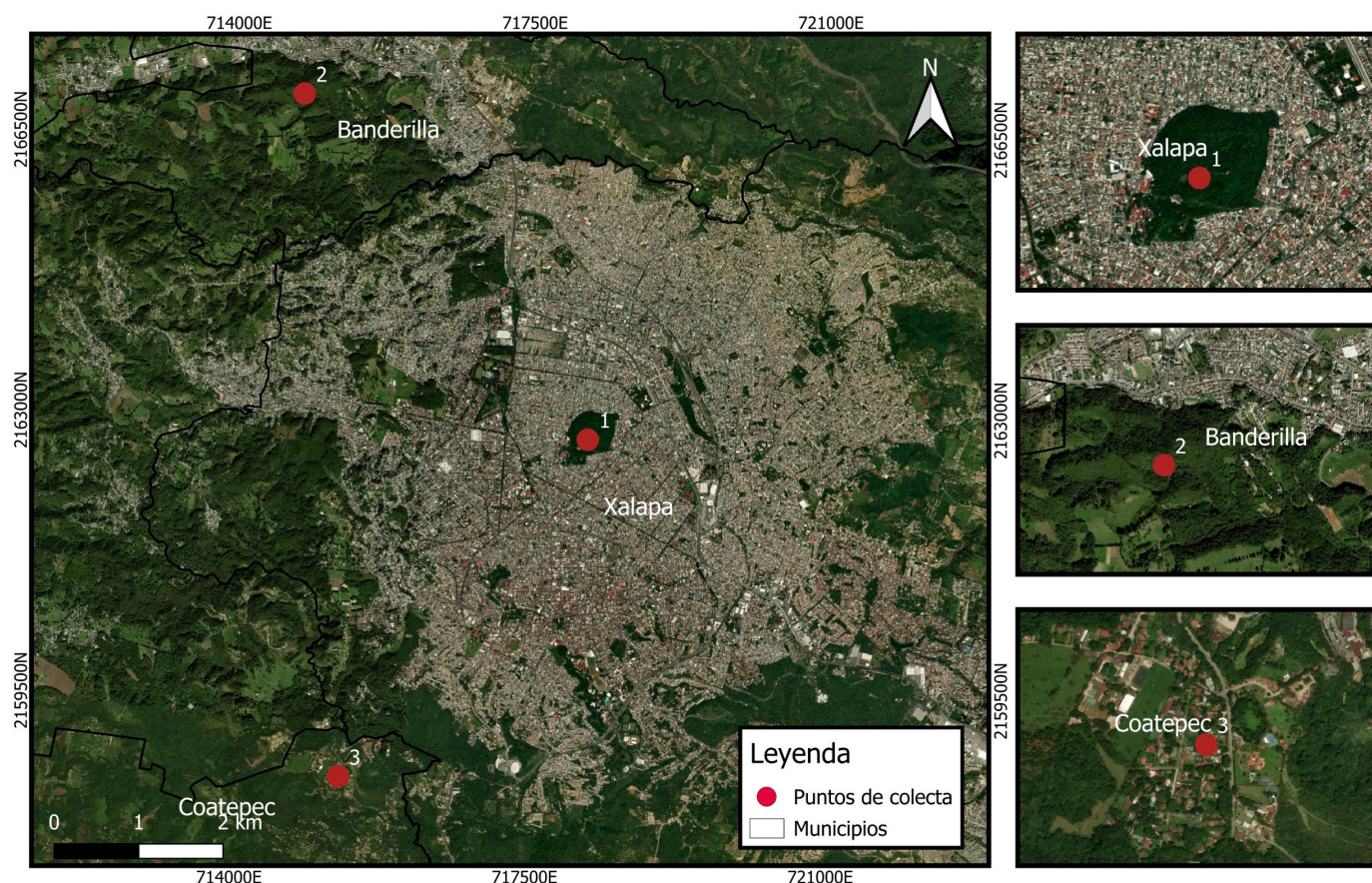


Figura 1: Localización de los puntos de muestreo de hongos cordycipitoides. El primer punto está en el municipio Xalapa que colinda al norte con Banderilla, Jilotepec y Naolinco y al sur con Coatepec. Segundo punto de muestreo se encuentra en el municipio Banderilla, en el Área Natural Protegida “La Martinica”. El Tercer punto de muestreo se ubica en el municipio Coatepec.

método de Ellman de acuerdo con lo reportado por **Ricaño-Rodríguez et al. (2025)**. Se mezclaron 10 µl del extracto fúngico o control de referencia (galantamina 3.5 mM), 20 µl de acetilcolinesterasa (AChE) y 150 µl de ditiobenzoato (DTNB) a 6 mM en tampón de fosfato (0.01 M, pH=7.4). La actividad inhibitoria se midió mediante el cambio de coloración a 414 nm después de añadir 20 µl de yoduro de acetilcolina 15 mM y transcurridos 10 min de reacción. El resultado se expresó como porcentaje de IACHe y se calculó de la siguiente manera:

$$IACHe (\%) = (1 - A_{test}/A_{blank}) \times 100$$

Análisis estadístico

El análisis de inhibición de acetilcolinesterasa se realizó con el software estadístico Minitab® Statistical Software v. 22 (Minitab LLC, 2026), utilizando ANOVA. Las diferencias en-

tre medias se compararon mediante la prueba post hoc de Tukey con un nivel de significancia de $p < 0.05$.

Resultados

El análisis de la base de datos sumó 154 registros de hongos cordycipitoides integrados en una base de datos de ejemplares de herbario consultados, recolectas realizadas, más los datos de la revisión bibliográfica. Estos registros incluyeron ocho géneros y 17 especies (13 fueron corroboradas por la consulta de ejemplares y cuatro especies corresponden a citas bibliográficas). En el **Cuadro 1** se enlistan las especies de hongos cordycipitoides registradas para Veracruz, indicando con negritas las estudiadas en este trabajo.

Distribución por tipo de vegetación

La mayoría de los registros se documentaron en bosque mesófilo de montaña (BMM) (Fig. 2), en 19 localidades

Cuadro 1: Hongos cordycipitoides de Veracruz, México. Vegetación: Bosque mesófilo de montaña=BMM; Bosque de *Pinus-Quercus*=BPE; Vegetación tropical=VT, que incluye: bosque húmedo tropical y selva. Especies en negritas indican los nuevos registros para Veracruz.

Familia/Especie	Vegetación	Municipio	Referencias
Clavicipitaceae			
<i>Metarrhizium anisopliae</i> (Metschn.) Sorokin	VT	Martínez de la Torre	Alonso-Díaz et al. (2007); López-Rodríguez et al. (2023)
Cordycipitaceae			
<i>Beauveria caledonica</i> Bissett & Widden	BMM	Xalapa	Este trabajo
<i>Cordyceps brongniartii</i> Shimazu	BMM	Xalapa	Este trabajo
<i>Cordyceps fumosorosea</i> (Wize) Kepler, B. Shrestha & Spatafora	BMM	Banderilla	Pérez-Silva (1978)
<i>Cordyceps militaris</i> (L.) Fr.	BMM	Acatlán, Atzalan, Xalapa	Pérez-Silva (1977)
<i>Cordyceps takaomontana</i> Yakush & Kumaz	BMM	Banderilla	Este trabajo
= <i>Cordyceps tenuipes</i> (Peck) Kepler, B. Shrestha & Spatafora, in Kepler, Luangsa-ard, Hywel-Jones, Quandt, Sung, Rehner, Aime, Henkel, Sanjuan, Zare, Chen, Li, Rossman, Spatafora, Shrestha	BMM	Xalapa	López y García (2002b)
<i>Samsoniella hepiali</i> (Q.T. Chen & R.Q. Dai ex R.Q. Dai, X.M. Li, A.J. Shao, Shu F. Lin, J.L. Lan, Wei H. Chen & C.Y. Shen) Hong Yu, R.Q. Dai, Y.B. Wang, Yao Wan & Zhu L. Yang	BMM	San Andrés Tlalnahuayocan	Este trabajo
Ophiocordycipitaceae			
<i>Hirsutella citriniformis</i> Speare	Plantación de cítricos	Tlapacoyan	Pérez-González et al. (2015)
<i>H. thompsonii</i> F.E. Fisher	VT: Selva	Veracruz	Chacón y Guzmán (1995)
<i>Ophiocordyceps dipterigena</i> (Berk. & Broome) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	BMM, VT	Acajete, Coatepec, Xalapa	Guzmán et al. (2001); López y García (2009)
<i>O. entomorrhiza</i> (Dicks.) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	BMM	Acajete, Xalapa	Pérez-Silva (1978); Chacón y Guzmán (1983, 1995); Chacón et al. (1995); López y García (2002a); Medel (2013)
<i>O. melolonthae</i> (Tul. & C. Tul.) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	BPE	Coatepec, López Mateos, Soteapan, Xalapa	Guzmán et al. (2001)
<i>Paraisaria gracilis</i> (Grev.) Luangsa-ard, Mongkols. & Samson	BMM	Acatlán, Banderilla, Coatepec, Xalapa, Xico	Chacón y Guzmán (1983, 1995); Guzmán y Villarreal (1984); Guzmán et al. (2001)
<i>Paraisaria gracilioides</i> (Kobayasi) C.R. Li, M.Z. Fan & Z.Z. Li	BMM	Xalapa	Este trabajo
<i>Tolypocladium capitatum</i> (Holmsk.) C.A. Quandt, Kepler & Spatafora	BPE	Acajete, Banderilla, Perote, Xico	Guzmán y Villarreal (1984)
<i>T. ophioglossoides</i> (J.F. Gmel.) C.A. Quandt, Kepler & Spatafora	BPE	Xalapa, Xico	Guzmán y Villarreal (1984)



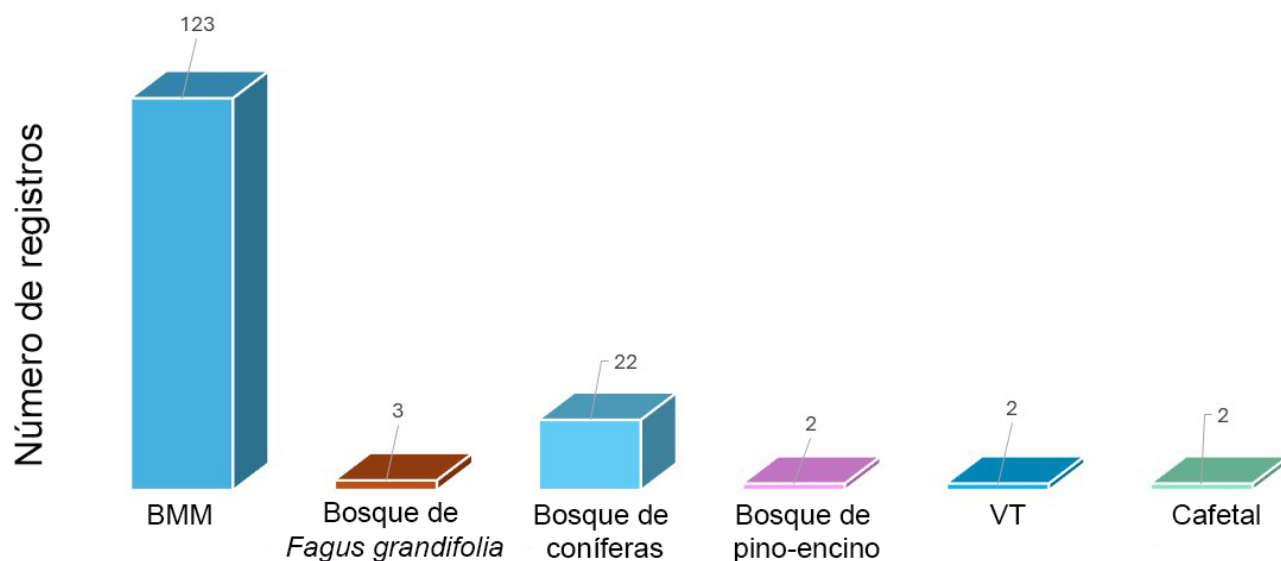


Figura 2: Distribución de especies hongos cordycipitoides por tipo de vegetación. Los números representan el número de registros encontrados para cada tipo de vegetación. BMM: Bosque mesófilo de montaña, VT: Vegetación tropical.

entre las que se encuentran tres localidades situadas en la zona central de Veracruz; aunque hay registros también en otros tipos de vegetación como bosque de coníferas, bosque de pino-encino, bosque de *Fagus grandifolia* Ehrh., cafetales y vegetación tropical (agroecosistemas, selva, bosques tropicales y subtropicales). Un total de 11 especies fueron encontradas en el BMM, lo que representa 64.7% del total de las especies; de estas, 10 se encontraron exclusivamente en el BMM y solo *Cordyceps dipterigena* Berk. & Broome en BMM y bosque tropical.

Diversidad de especies

De 154 registros de especímenes consultados, se encontraron 13 especies de las cuales *Paraisaria gracilis* (Grev.) Luangsa-ard, Mongkols. & Samson, *Tolypocladium capitatum* (Holmsk.) C.A. Quandt, Kepler & Spatafora, *Cordyceps militaris* (L.) Fr. y *Ophiocordyceps entomorrhiza* (Dicks.) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora fueron las más abundantes, con 92, 24, 10 y 7 registros, respectivamente (Fig. 3); todas las demás están representadas con menos de siete especies. A estos 154 registros se sumaron cuatro especímenes provenientes de trabajos previamente publicados: *Cordyceps fumosoro-*

sea (Wize) Kepler, B. Shrestha & Spatafora, *Hirsutella citriformis* Speare, *H. thompsonii* F.E. Fisher y *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin. Se graficaron los 154 ejemplares depositados y revisados de la colección de hongos (Fig. 3).

Frecuencia por tipo de hospedero

En relación con los hospederos donde crecían, se encontraron cinco órdenes de insectos (Coleoptera, Diptera, Dermaptera, Hemiptera, Lepidoptera), una familia del filo Artropoda (Araneae), un género de hongos (*Elaphomyces* T. Nees) y algunos hospederos sin identificar por su mal estado de conservación. El orden Lepidoptera fue el que más registros albergó con 102, *Elaphomyces* con 30 registros tuvo dos especies: *Tolypocladium ophioglossoides* (J.F. Gmel.) C.A. Quandt, Kepler & Spatafora y *T. capitatum* (Fig. 4).

Taxonomía

De las 17 especies citadas para Veracruz, se discutirán únicamente cinco que constituyen nuevos registros y, además, presentaron bioactividad al inhibir la acetilcolinesterasa, de acuerdo con la bioprospección realizada.

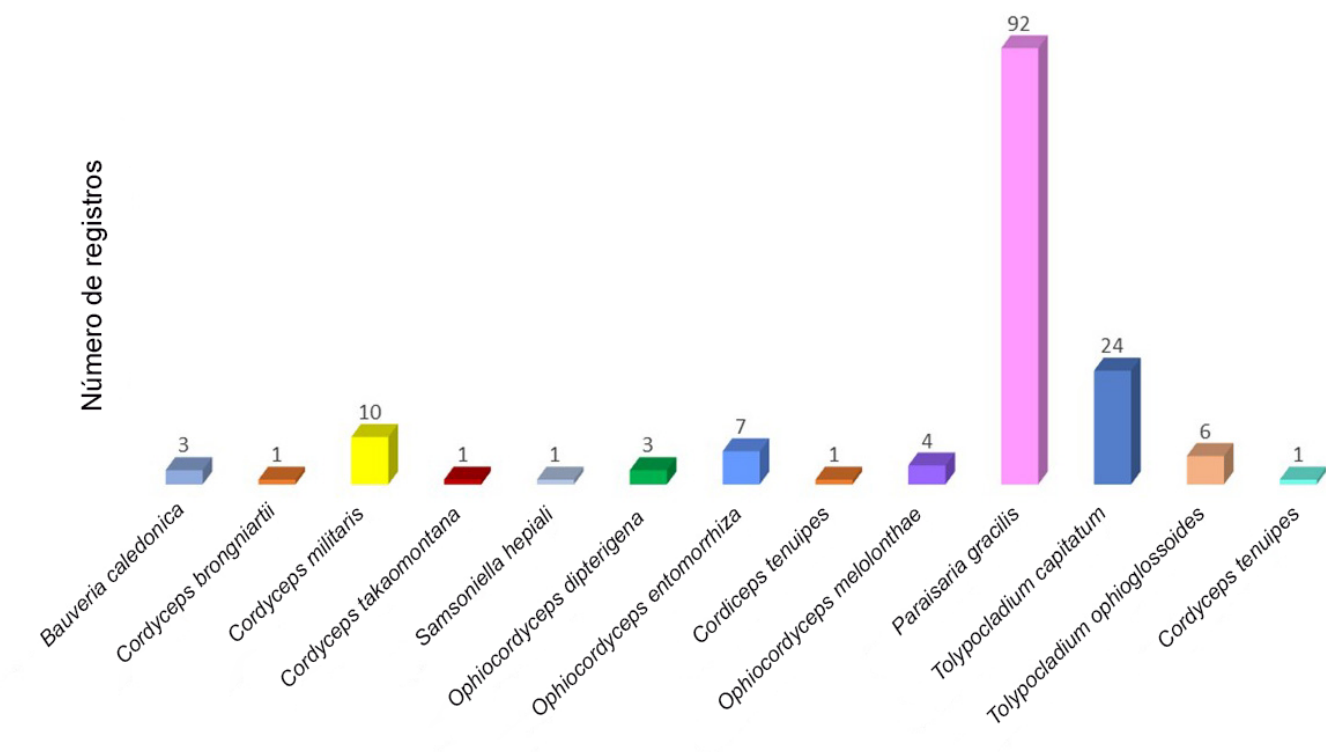


Figura 3: Diversidad de especies de hongos cordycipitoides. Los números representan los registros de cada especie.

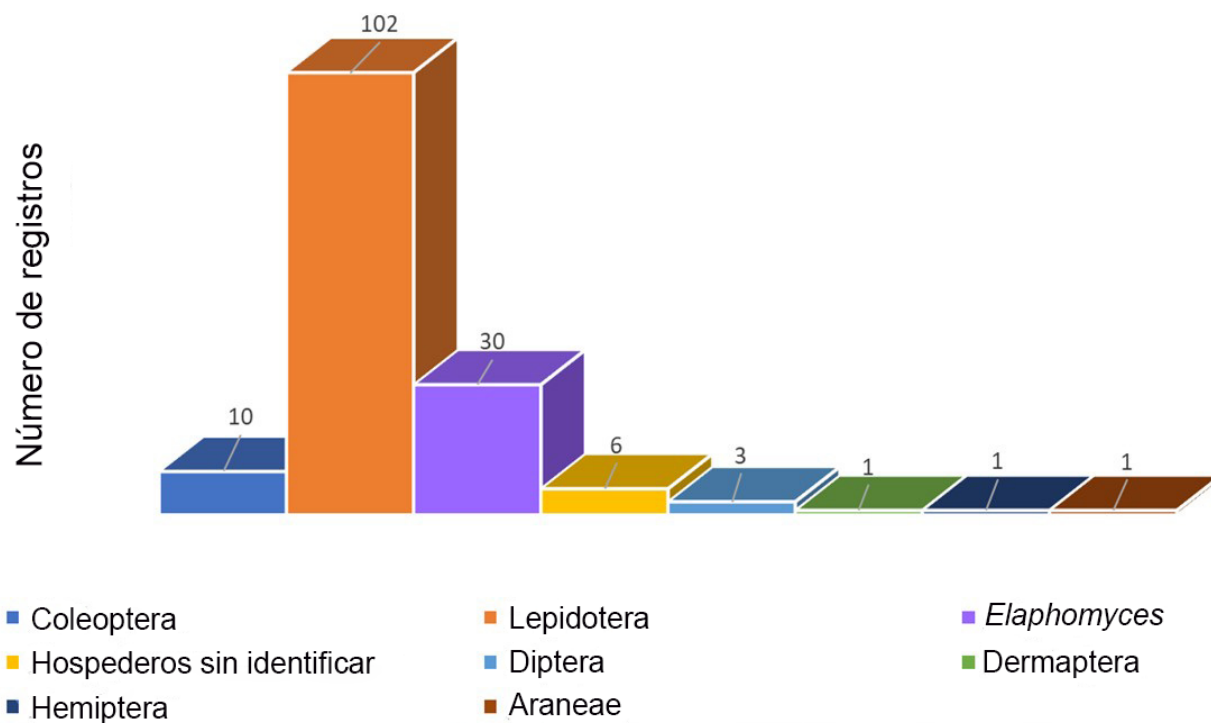


Figura 4: Distribución por tipo de hospedero. Los colores en la gráfica indican los diversos hospederos y los números representan los registros encontrados de cada uno.



División Ascomycota

Clase Sordariomycetes

Hypocreales

Cordycipitaceae

Beauveria caledonica Bissett & Widden, Canad. J. Bot. 66(2): 361 (1988). Fig. 5A-C.

TIPO: REINO UNIDO. Escocia, Banchoq, aislada en tiras de algodón del horizonte A del suelo, lote de muestra enmendado mediante la aplicación de 40 g de una mezcla 1:1 de glucosa y almidón de papa por metro cuadrado, 9.XII.1981, *P. Widden* (holotipo: DAOM 19 1855, cultivo seco, cepa viva también depositada en DAOM).

Micelio denso, color blanco (4A1-5A1), que cubre parcial o totalmente al hospedero, más abundante entre los segmentos, aspecto pulverulento debido a la presencia de conidióforos hialinos, simples o agregados, emergiendo del micelio aéreo, conidios subglobosos a cilíndricos, $3-5 \times 1-2 \mu\text{m}$.

Cultivo en PDA: micelio con crecimiento concéntrico, de color blanco (4A2) a amarillo pálido (2A3-3A3), cuando comienza a envejecer, de bordes ondulados o lisos, el micelio se observa algodónoso, denso y convexo.

Hábitat: entre la hojarasca, sobre larvas de Lepidoptera e Hymenoptera en bosque mesófilo de montaña.

Material examinado: MÉXICO. Veracruz, municipio Xalapa, Parque de los Tecajetes, $19^{\circ}31'55''\text{N}$, $96^{\circ}55'50''\text{O}$, VIII.2022, *C. Ricaño* 2 (XALH-49434); Parque Ecológico Macuiltepetl ($19^{\circ}32'55''\text{N}$, $96^{\circ}55'12''\text{O}$), V.2022, *C. Ricaño* 10 (XALH-494).

Notas taxonómicas: la forma de crecimiento del micelio denso sobre el hospedero, su aspecto pulverulento debido a la presencia de conidióforos, aunado a la forma

y la medida de los conidios, caracterizan a esta especie. La comparación de las secuencias y el análisis basado en ITS1-ITS4 (*Ricaño-Rodríguez et al., 2025*), indican que se trata de *B. caledonica*.

Este género comprende 28 especies (*Bustamante et al., 2019*) con amplia distribución. Generalmente se encuentra en una gran variedad de hospederos como coleópteros (*Glare et al., 2008*), lepidópteros e himenópteros, por lo que se usa como control de escarabajos y por la producción de metabolitos secundarios (*Cao et al., 2024; Ding et al., 2025*).

Cordyceps brongniartii Shimazu, in Shimazu, Mitsuhashi & Hashimoto, Trans. Mycol. Soc. Japan 29(4): 328. 1989 (1988). Fig. 5D-G.

TIPO: JAPÓN. Ibaraki, sobre larvas de *Anomala cuprea*, (holotipo: I-22-N-3 (Nota jj:1085) en Insect Pathology Laboratory, Forestry and Forest Products Research Institute).

Estroma cilíndrico a clavado, $20-70 \times 1.5-3.5 \text{ mm}$, color blanco (2A2), amarillo pálido (2A3) a amarillo pastel (3A4); parte fértil clavada, 5-20 mm de longitud, estípite 20 mm de diámetro, atenuándose hacia la parte fértil, color amarillo pálido (2A3) amarillo pastel (3A4); peritecios ovoideos, parcialmente inmersos en el estroma; ascas cilíndricas $170-375 \times 3-3.5 \mu\text{m}$; ascosporas del tipo artrosporas, hialinas $2.7-8 \times 1-2.5 \mu\text{m}$.

Cultivo en PDA: colonias con micelio abundante, algodónoso, formando una capa gruesa y densa, especialmente en la zona central de la caja de Petri, color blanco (4A2), que se torna amarillento (2A4) y pulverulento al madurar; producen sinemas con conidios de $3-3.5 \times 3 \mu\text{m}$.

Hábitat: bajo hojarasca, sobre ejemplares de Lepidoptera, Coleoptera y Hemiptera, en bosque mesófilo de montaña.

Material examinado: MÉXICO. Veracruz, Xalapa, Cerro del Macuiltepetl ($19^{\circ}32'55''\text{N}$, $96^{\circ}55'12''\text{O}$), V.2022, *C. Ricaño* 4 (XALH-49432; Cepa CIMA-255).



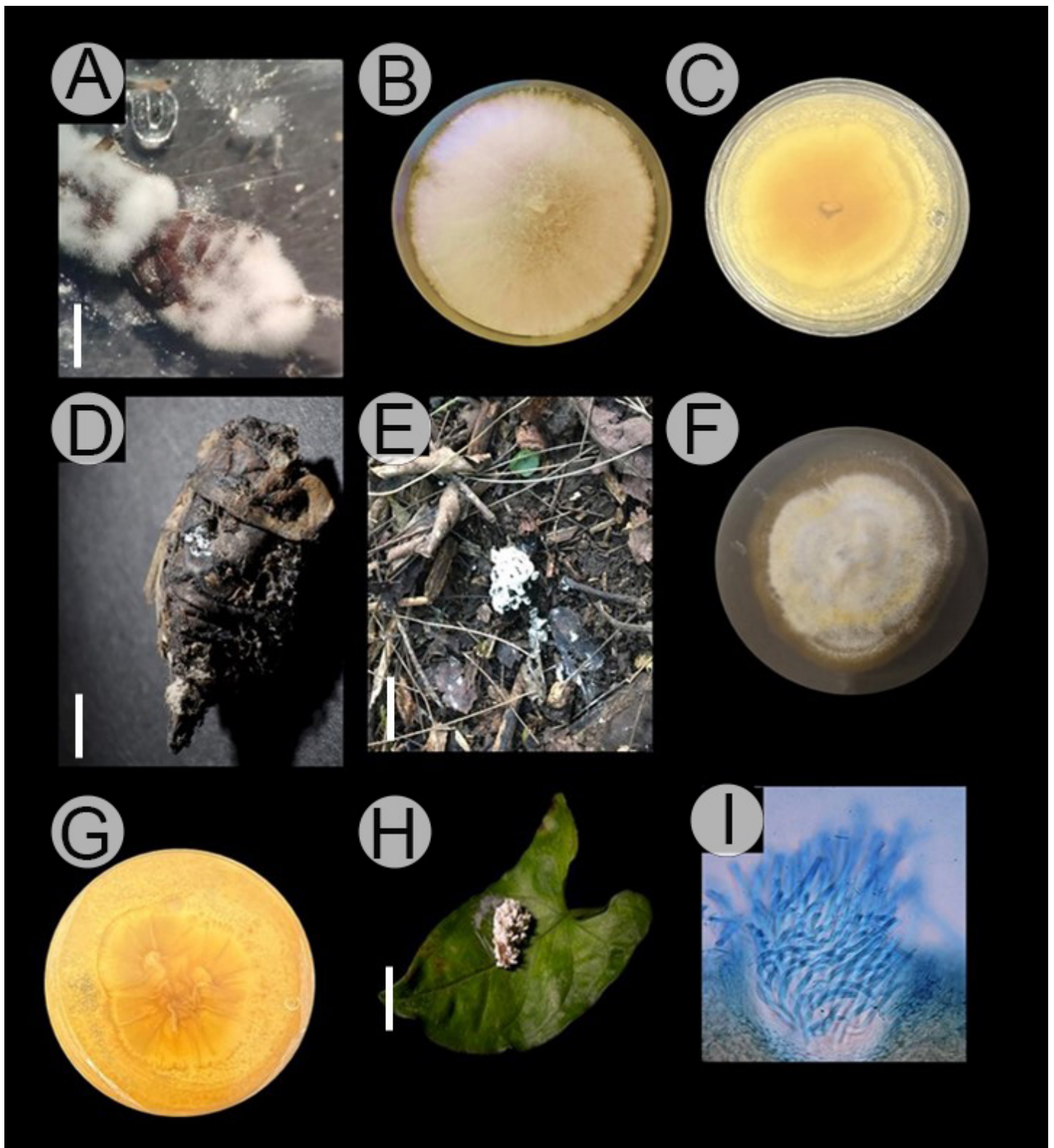


Figura 5: A-C. Cordycipitaceae: *Beauveria caledonica* Bisset & Widden. A. adulto de tijerilla (Dermaptera) invadida por *B. caledonica*; B, C. anverso y reverso del cultivo en PDA; D-G. *Cordyceps brongniartii* Shimazu. D, E. escarabajos parasitados por el hongo; F, G. anverso y reverso del cultivo en PDA; H, I. *Cordyceps takaomontana* Yakush. & Kumaz. H. pupa de lepidoptero parasitada; I. ascas con ascosporas con tinción de azul de algodón (100X) (escala A y D: 1 cm; escala E y H: 0.5 cm).

Notas taxonómicas: el material estudiado corresponde a los caracteres morfológicos de esta especie, de acuerdo con Mains (1958) y el análisis molecular de un estudio previo con marcadores ITS1 e ITS4, confirmó la identidad de la cepa (Ricaño-Rodríguez et al., 2025). *Cordyceps brongniartii* se conoce en el Estado de México y Morelos (Tello-Salgado et al., 2025); se cita como un nuevo registro para Veracruz.

Cordyceps takaomontana Yakush. & Kumaz., Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daig., Sect. B 5: 108. 1941. Figs. 5H, I; 6A-C.

TIPO: JAPÓN. Usuki-sanagitake, Provincia Musasi, Monte Takao-san, sobre crisálidas de Lepidoptera, X.1930, Y. Yakushi y M. Kumazawa s.n. (holotipo: herbario Kobayashi).

Colonia en PDA: micelio denso, irregular, color blanco (4A2) que se torna amarillento (2A4), aspecto rugoso, micelio elevado, que cubre completamente el insecto y forma múltiples estromas de color amarillo; crecimiento de cuerpos fructíferos en caldo de papa dextrosa, con agitación por 15 días y en estático por 30 días; crecimiento de cuerpos fructíferos sobre medio líquido, después de los 30 días.

Hábitat: aislado y cultivado a partir de una pupa de Lepidoptera, encontrada en bosque mesófilo de montaña.

Material examinado: MÉXICO. Veracruz, municipio Banderilla, Área Natural Protegida “La Martinica” (19°35'22.14"N, 96°57'13.28"O), VIII.2022, C. Ricaño 14 (XALH-49436).

Notas taxonómicas: Esta especie de acuerdo con Fukatsu et al. (1997) principalmente se asocia a pupas y larvas de lepidópteros. A partir del ejemplar hallado en una pupa de Lepidoptera sobre una hoja de arbusto, se obtuvo la cepa. Esta especie fue descrita de Japón y posteriormente citada en otras entidades como Estado de México (Pérez-Villamares et al., 2017) y mencionada como una cepa con diversas actividades biológicas en Veracruz, sin profundizar en su taxonomía e identidad (Ricaño-Rodríguez et al., 2025).

Cordyceps tenuipes (Peck) Kepler, B. Shrestha & Spatafora, in Kepler, Luangsa-ard, Hywel-Jones, Quandt, Sung, Rehner, Aime, Henkel, Sanjuan, Zare, Chen, Li, Rossman, Spatafora, Shrestha, IMA Fungus 8(2): 347. 2017. Fig. 6D, E.

TIPO: ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA. Nueva York, en Boggy Woods, en las inmediaciones de Picairn, condado de St. Lawrence, 23960, en un insecto no identificado, Peck s.n. (holotipo: NY).

Estromas producidos en cultivo, regularmente gregarios, 25-60 mm de altura, parte fértil ramificada, 10-20 mm de altura, color blanco amarillento (2A2-3A2), estípites 10-40 × 1-4 mm, liso, color amarillento (3A2), conidios esféricos hialinos, 2-5 µm de diámetro, que nacen de filídes de 8-10 × 2-3 µm.

Hábitat: sobre pupas de Lepidoptera en bosque mesófilo de montaña.

Material estudiado: MÉXICO. Veracruz, municipio Banderilla, Área Natural Protegida “La Martinica” (19°35'22.14"N, 96°57'13.28"O), VIII.2022, C. Ricaño 14 (XALH-49436).

Notas: *Cordyceps takaomontana* y *C. tenuipes* son la misma especie; el primero corresponde al teleomorfo y el segundo a la fase asexual (originalmente denominada *Isaria tenuipes* Peck). En este trabajo, el aislamiento se realizó directamente del insecto. Al ser cultivado en medio líquido, produjo abundantes teleomorfos a los 30 días. *Isaria tenuipes* y *Paecilomyces tenuipes* (Peck) Samson son los nombres utilizados para el anamorfo de *C. takaomontana*. El nombre actualmente aceptado es *Cordyceps tenuipes* y corresponde a una combinación publicada por Kepler et al. (2017).

Samsoniella hepiali (Q.T. Chen, R.Q. Dai ex R.Q. Dai, X.M. Li, A.J. Shao, Shu F. Lin, J.L. Lan, Wei H. Chen y C.Y. Shen) Hong Yu bis, R.Q. Dai, Y.B. Wang, Y. Wang y Zhu L. Yang, in Wang, Wang, Fan, Duan, Dai, Dai, Zeng, Chen, Li, Tang,



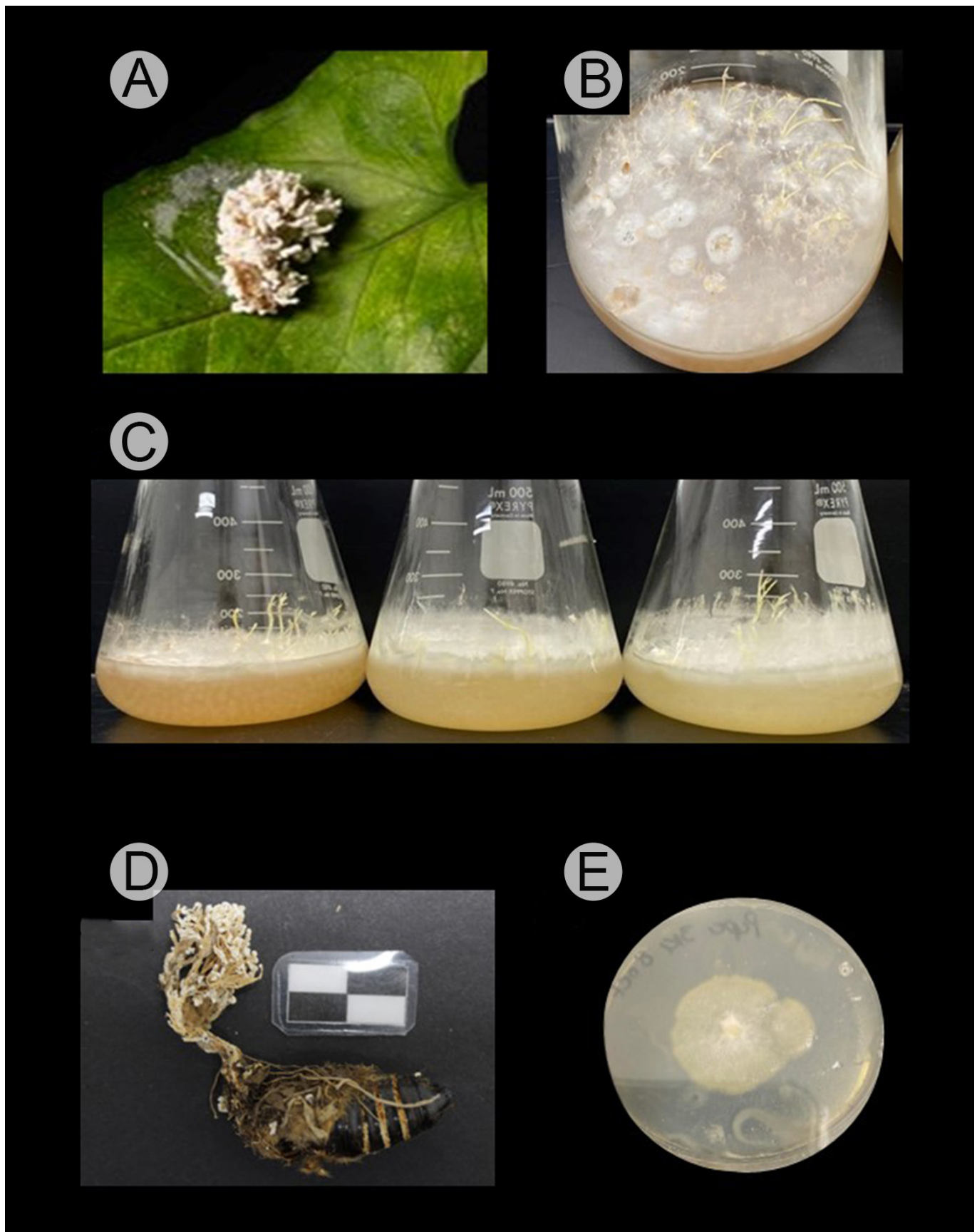


Figura 6: A-C. Cordycipitaceae: *Cordyceps takaomontana* Yakush. & Kumaz. A. detalle de los conidióforos creciendo sobre el insecto; B, C. crecimiento en cultivo sólido (PDA) y líquido (PDB); D-E. *Cordyceps tenuipes* (Peck) Kepler, B. Shrestha & Spatafora. D. detalle del estroma sobre su hospedero; E. anverso del cultivo en PDA. Escala: 1 cm.

Xu, Sun, Nguyen, Tran, Dao, Zhang, Huang, Liu, Zhang, Yang, Sanjuan, Liu, Yang Yu, Fungal Diversity 103: 31. 2020. Fig. 7A-D.

TIPO: CHINA. Provincia de Yunaan, Prefectura Autónoma Tibetana de Diqing, condado de Deqin, montaña nevada de Baima, aislado de la larva de *Thitarodes armo-ricanus* Oberthür parasitada por *Ophiocordyceps sinensis* (Berk.) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora, VI.1982, Q. T. Cheng y Ru-Qin Dai (holotipo: MM 82-2 = CHICMM 82-2; ex holotipo en cultivo vivo ICMM 82-2).

Sinemas solitarios o gregarios que se elevan del hospedero de 20-40 × 1-1.8 mm, ramificados irregularmente o con ramificaciones bifurcadas, de color blanco (2A1) a blanco amarillento (3A2); similar a lo que se presenta en *Isaria* Pers. produce los conidios en el ápice de los sinemas, en una masa de color blanco (2A1), laxa y pulverulenta, de donde emergen conidióforos verticilados de 3.8-10.2 × 1.1-2.9 µm desde los cuales se producen los conidios unicelulares, hialinos, lisos, ovoides a ligeramente fusiformes, de 2.3-3.7 × 1.2-2.8 µm.

Colonia en PDA: con micelio de crecimiento radial, abundante, de apariencia aterciopelada, de color blanquecino, la parte central del micelio de color oscuro y de aspecto algodonoso solo en la parte central, cuenta con una elevación lobulada.

Hábitat: sobre artrópodos del orden Araneae en bosque mesófilo de montaña.

Material examinado: MÉXICO. Veracruz, municipio San Andrés Tlalnelhuayocan, Rancho Viejo, El Chivizcoyo (19°31'29"N, 96°58'44"O), encontrado cerca de un arroyo, VI.2020. C. Ricaño 11 (XALH-49440).

Notas taxonómicas: la especie es conocida también como *Paecilomyces hepiali* Q.T. Chen & R.Q. Dai ex R.Q. Dai, X.M. Li, A.J. Shao, Shu F. Lin, J.L. Lan, Wei H. Chen & C.Y. Shen la cual es un sinónimo de *S. hepiali* (Wang et al., 2020). El género *Samsoniella* Mongkols., Thanakitp., Spatafora & Luangsa-ard fue establecido por

Mongkolsamrit et al. (2018). Se caracteriza por la formación de estromas de color naranja brillante, cilíndricos a claviformes y gregarios en estado teleomórfico y por asociarse a la familia Araneae. No se había citado de Veracruz.

Ophiocordycipitaceae

Paraisaria gracilioides (Kobayasi) C.R. Li, M.Z. Fan & Z.Z. Li, in Li, Ming, Fan & Li, Mycosystema 23(1): 165. 2004. Fig. 7E.

TIPO: JAPÓN. Honsyû, Provincia de Musasi, monte Takao-san, sobre larvas de Cossidae (Coleoptera) 15.VII.1936, Y. Kobayashi s.n. (holotipo: herbario Kobayashi).

Estroma 9 × 4 mm, de color marrón rojizo (8E8), 9 × 4 mm; estípite 35 × 3 mm, de color blanquecino naranja a beige anaranjado claro (5A2-5B2), 35 × 3 mm; peritecios embebidos en el estroma, con evidentes ostiolas de los peritecios; ascas 400-500 × 4 µm, cilíndricas, 400-500 × 4 µm, con un capuchón en el ápice del asca, 6 × 4 µm; ascosporas 5-8 × 1-1.5 µm, fragmentadas.

Hábitat: sobre larva de Coleoptera en bosque mesófilo de montaña.

Material examinado: MÉXICO. Veracruz, municipio Xalapa, Jardín Botánico Fco. J. Clavijero, km 2.5 antigua carretera Xalapa - Coatepec, 21.X.1999, Tapia 1925 (XALH-1928).

Notas taxonómicas: el espécimen revisado coincide con la especie descrita como *Cordyceps gracilioides* Kobayasi (Kobayasi, 1941) y con la descripción de Sung et al. (2007), Fan et al. (2001) y Li et al. (2004), por el tamaño de los estromas, de las ascas y parafisas. Además, las ascas presentan capuchones evidentes. Se diferencia de *Paraisaria gracilis* una especie muy cercana, por el hospedero, larvas de escarabajo en *P. gracilioides* y lepidópteros en *P. gracilis*. En México se conoce de Morelos (Castro et al., 2012).



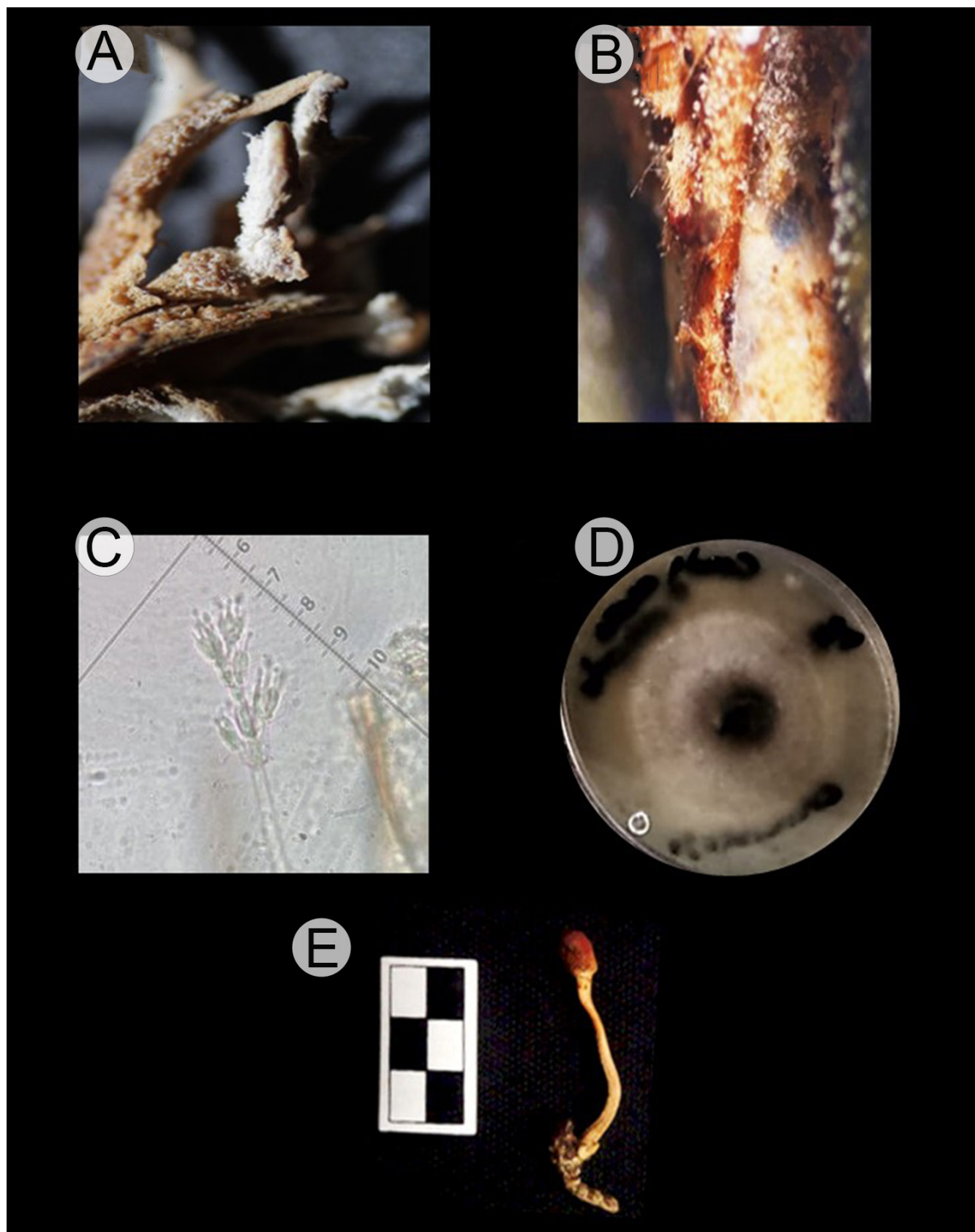


Figura 7: A-D. Cordycipitaceae: *Samsoniella hepiali* (Q.T. Chen & R.Q. Dai ex R.Q. Dai, X.M. Li, A.J. Shao, Shu F. Lin, J.L. Lan, Wei H. Chen & C.Y. Shen) Hong Yu bis, R.Q. Dai, Y.B. Wang, Yao Wan & Zhu L.; B. detalle de los sinemas creciendo en las extremidades de una araña; C. vista de los conidióforos al microscopio (100 X); D. detalle de la cepa en cultivo; E. Ophycordycipitaceae: *Paraisaria gracilioides* (Kobayasi) C.R. Li, M.Z. Fan & Z.Z. Li, creciendo sobre una larva de coleóptero. Escala A-B: 0.5 cm; E: 1 cm).

Inhibición *in vitro* de acetilcolinesterasa

Los resultados de los extractos de micelio y caldo de cultivo de los hongos cordycipitoides se muestran en la **figura 8**. El análisis estadístico mostró 5 grupos de acuerdo con el porcentaje de inhibición de la acetilcolinesterasa. De esta manera, se observa un valor de 31.7% para la galantamina a 3.5 mM. El extracto que presentó el valor más alto fue el de caldo de cultivo de *C. brongniartii* (21.4%), seguido por los extractos de micelio de *C. takaomontana* (20.9%), ambos del grupo (b) y *B. caledonica* (20.2%) del grupo (c). Mientras que los extractos de micelio y caldo de cultivo de *S. hepiali* presentaron el mismo valor (18.9%) de los grupos (d, e).

Discusión

La actualización del conocimiento sobre los hongos cordycipitoides en Veracruz resultaba relevante debido a la escasez de trabajos publicados sobre este grupo en la entidad. Las 12 especies citadas previamente a veces solo cuentan con un registro. En este trabajo se añadieron cinco más, lo que eleva el número de especies conocidas a 17, siendo *Ophiocordyceps gracilis* de la familia Ophiocordycipitaceae la más abundante. La diversidad de este grupo de hongos se concentra en especies que habitan el bosque mesófilo de montaña, cuya extensión ha disminuido significativamente. La mayoría de las especies se encontraron en larvas y pupas del orden Lepidoptera, una clase de in-

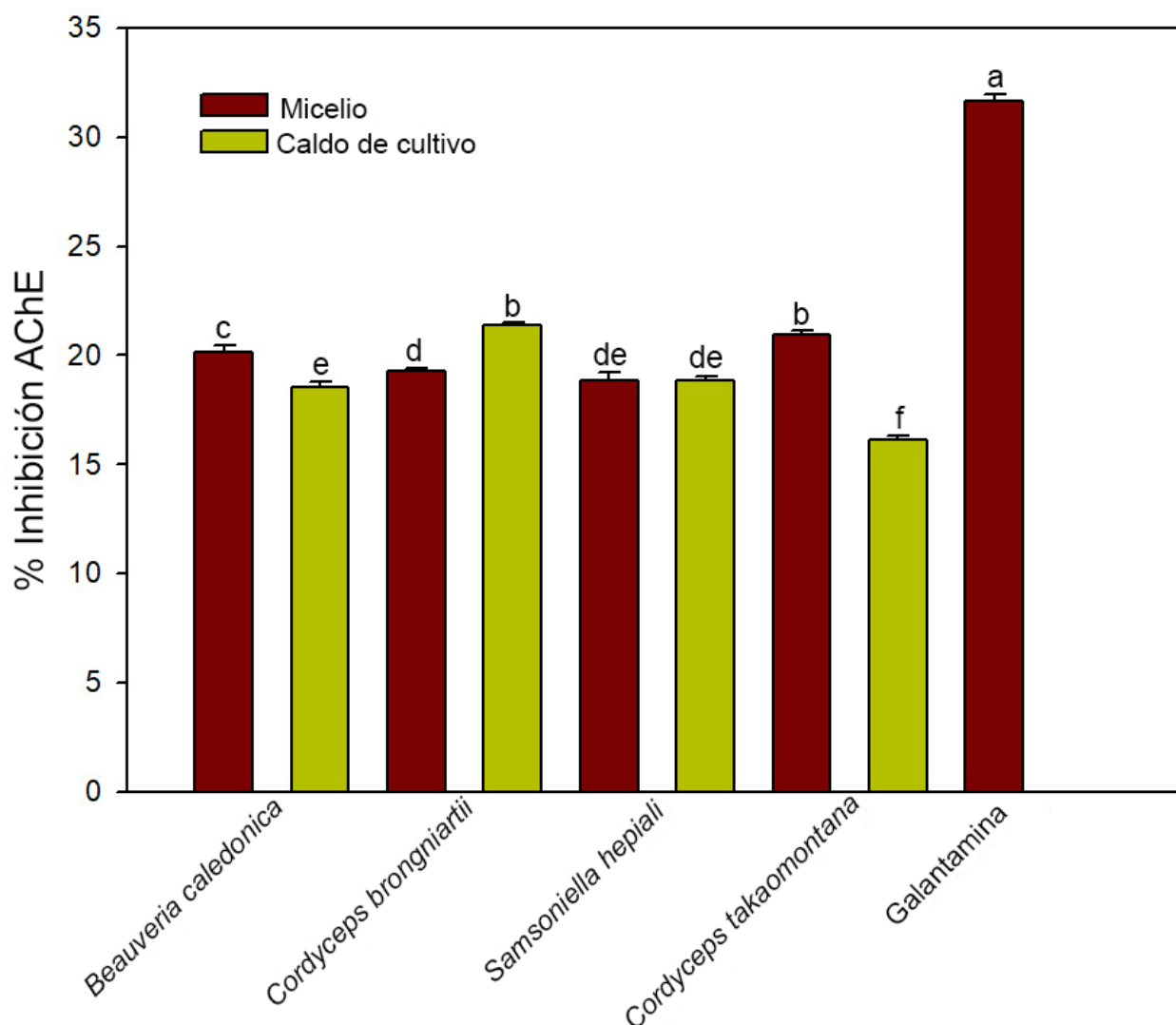


Figura 8: Porcentaje de inhibición de acetilcolinesterasa a partir de extractos de micelio y biomasa en caldo de cultivo de hongos cordycipitoides. Control positivo (galantamina 3.5 mM). Donde a es el valor más alto y f es el valor más bajo para los extractos de micelio y caldo de cultivo, según la prueba de Tukey ($\alpha=0.05$).



sectos abundante en este bosque, especialmente porque alberga gran cantidad de especies de hábitos diurnos y nocturnos.

Los resultados obtenidos concuerdan con Zhang et al. (2024), quienes destacan la actividad insecticida de *Beauveria* y *Cordyceps*. Los metabolitos secundarios secretados en el caldo de cultivo o contenidos en el micelio de hongos entomopatógenos, como la beauvericina en *Beauveria* y los cordioles en *Cordyceps*, desactivan los mecanismos de defensa de los insectos huéspedes, acelerando así el proceso de infección por estos hongos. Además, se conoce que los péptidos no ribosómicos y los policétidos de *B. bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., facilitan la invasión fúngica e inducen la mortalidad de los insectos, incluso antes de que las esporas de los hongos se propaguen. En muchos casos, la muerte de insectos causada por propágulos fúngicos se debe principalmente a efectos tóxicos más que a una micosis directa (Shahbaz et al., 2024).

Cuatro especies mostraron actividad inhibitoria sobre la acetilcolinesterasa, una estrategia clave en el control de plagas, ya que interrumpe directamente el sistema nervioso del insecto. Lo anterior respalda la capacidad entomopatógena de varias especies de estos hongos, siendo una fuente prometedora de metabolitos bioactivos. El potencial biotecnológico que han mostrado las especies de cordycipitoides, es de gran importancia para apoyar la conservación del bosque mesófilo de montaña y poder continuar estudiando la diversidad y uso potencial de este grupo de hongos.

Conclusiones

La actualización del conocimiento taxonómico, diversidad y distribución por tipo de vegetación y hospedero de los hongos cordycipitoides en Veracruz se incrementó de 12 a 17 especies, cinco estudiadas en este trabajo. El BMM fue el tipo de vegetación con más registros y el orden Lepidoptera, el que albergó más especies. Debido a la variación morfológica de estas especies, es importante su estudio integral: análisis morfológico, filogenético molecular multilocus e identificación del hospedero, para descartar complejos crípticos de especies, taxones nuevos o con alta variación morfológica según el hospedero. Cuatro especies mostraron capacidad para inhibir la acetilcolinesterasa; represen-

tan una fuente promisoría de metabolitos bioactivos para el control de plagas.

Contribución de autores

Conceptualización: RMO, CER; Curación de datos: RM, CER, CRR; Investigación y metodología: CRR, RM, CER, GM; Obtención de financiamiento: RMO, CER; Redacción - borrador original: RMO, CER, CRR, GM; Redacción - revisión y edición: RMO, CER, CRR, GM.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por los proyectos SIREI 26065202551: Estudios integrales de hongos, con énfasis en especies de los bosques del estado de Veracruz y SIREI 31506202571: Bioprospección de metabolitos fúngicos bioactivos de origen marino y terrestre, registrados en la Dirección General de Investigaciones-Universidad Veracruzana.

Agradecimientos

A Aarón Pulido Ramírez por las fotografías; Montserrat Fabián de la Universidad de Guadalajara por el apoyo en la elaboración de la base de datos de hongos cordycipitoides. Francisco G. Lorea, curador del herbario XAL, y a Ángel Saldívar, encargado de la colección de hongos, por su apoyo para la consulta de materiales de herbario. Especialmente a Donald H. Pfister y Diane Rielinger de Harvard Herbarium y Biblioteca, por su valiosa ayuda para aportar la información sobre los tipos de las especies estudiadas.

Declaración de disponibilidad de datos

Todo el conjunto de datos que apoya los resultados de este estudio fue publicado en SciELO Data y puede ser accedido en <https://doi.org/10.48331/SCIELODATA.GCAJ4X>

Declaración de uso de Inteligencia Artificial

Los autores declaran que en la planeación, ejecución y redacción del presente trabajo no se utilizó Inteligencia Artificial.

Literatura citada

Alonso-Díaz, M. A., L. García, E. Galindo-Velasco, R. Lezama-Gutierrez, C. A. Angel-Sahagún, R. I. Rodríguez-Vivas y H.



- Fragoso-Sánchez. 2007. Evaluation of *Metarhizium anisopliae* (Hyphomycetes) for the control of *Boophilus microplus* (Acari: Ixodidae) on naturally infested cattle in the Mexican tropics. *Veterinary Parasitology* 147(3-4): 336-340. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2007.03.030>
- Ballesteros-Aguirre, C. E., T. Sanjuan, V. Ramírez-Cruz, A. R. Villalobos-Arámbula, M. Vásquez-Bolaños y L. Guzmán-Dávalos. 2025. Zombie-ant fungi from western Mexico: six new species in the *Ophiocordyceps unilateralis* complex (Hypocreales: Ascomycota) and a new host association with *Cephalotes* ants. *Persoonia* 55(1): 203-237. DOI: <https://doi.org/10.3114/persoonia.2025.55.06>
- Bustamante, D. E., M. Oliva, S. Leiva, J. E. Mendoza, L. Bobadilla, G. Angulo y M. S. Calderon. 2019. Phylogeny and species delimitations in the entomopathogenic genus *Beauveria* (Hypocreales, Ascomycota), including the description of *B. peruviansis* sp. nov. *Myckeys* 58: 47-68. DOI: <https://doi.org/10.3897/myckeys.58.35764>
- Cao, W., C. Yu, Y. Zhao, Q. Lin, C. Deng y C. Li. 2024. Biological Characteristics, Artificial Domestication Conditions Optimization, and Bioactive Components of *Beauveria caledonica*. *Microorganisms* 12(8): 1554. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms12081554>
- Castro, B. D., M. L. Acosta-Urdapilleta, R. Valenzuela-Garza y A. Burgos-Solorio. 2012. Hongos entomopatógenos del género *Cordyceps* s. l. (Fungi: Ascomycota) en el estado de Morelos. In: Equihua, A., E. G. Estrada, J. A. Soto, M. P. Chaires y G. Durán (eds.). *Entomología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Entomología A.C. México, D.F., México. pp. 273-276.
- Castro-Bustos, D., M. L. Acosta-Urdapilleta, M. Téllez-Téllez, V. M. Hernández-Velázquez, V. López-Martínez, O. G. Villegas-Torres, G. Peña-Chora y E. Martínez-Fernández. 2024. Diversidad y nuevos registros de *Cordyceps* s.l. (Hypocreales: Ascomycota), hongos patógenos de artrópodos del estado de Morelos, México. *Acta Botanica Mexicana* 131: e2337. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2337>
- Catania, V. M., T. Sanjuan y G. L. Robledo. 2018. South American *Cordyceps* s.l. (Hypocreales, Ascomycota): First assessment of species diversity in Argentina. *Nova Hedwigia* 106(3-4): 261-281.
- Chacón, S. y G. Guzmán. 1983. Especies de macromicetos citadas de México, V. Ascomycetes, parte II. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 18: 103-114.
- Chacón, S. y G. Guzmán. 1995. Observations on the phenology of ten fungal species in the subtropical forests at Xalapa, Mexico. *Mycological Research* 99(1): 54-56. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80316-X](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80316-X)
- Chacón, S., G. Guzmán, L. Montoya y V. Bandala. 1995. Guía ilustrada de los hongos del Jardín Francisco Javier Clavijero de Xalapa, Veracruz y áreas circunvecinas. Instituto de Ecología, A.C. Veracruz, México. 142 pp.
- Chatnarin, S. y M. Thirabunyanon. 2023. Potential bioactivities via anticancer, antioxidant, and immunomodulatory properties of cultured mycelial enriched β -D-glucan polysaccharides from a novel fungus *Ophiocordyceps sinensis* OS8. *Frontiers in Immunology* 14: 1150287. DOI: <https://doi.org/10.3389/fimmu.2023.1150287>
- Ding, M., L. Wu, H. Yu, H. Fan, Z. Guo, S. Xu, J. Chun, Y. Wang y S. J. Zheng. 2025. Isolation and Characterization of *Beauveria caledonica* (Ascomycota: Hypocreales) Strains for Biological Control of *Odoiporus longicollis* Oliver (Coleoptera: Curculionidae). *Microorganisms* 13(4): 782. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms13040782>
- Dong, Q. Y., Y. Wang, Z. Q. Wang, D. X. Tang, Z. Y. Zhao, H. J. Wu y H. Yu. 2022. Morphology and Phylogeny Reveal Five Novel Species in the Genus *Cordyceps* (Cordycipitaceae, Hypocreales) From Yunnan, China. *Frontiers in Microbiology* 13: 846909. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.846909>
- Fan, M. Z., C. R. Li, Y. Y. Chen y Z. Z. Li. 2001. *Cordyceps gracilioides*, a new record for China. *Mycosystema* 20: 273-274.
- Fukatsu, T., H. Sato y H. Kuriyama. 1997. Isolation, Inoculation to Insect Host, and Molecular Phylogeny of an Entomogenous Fungus *Paecilomyces tenuipes*. *Journal of Invertebrate Pathology* 70(3): 203-208. DOI: <https://doi.org/10.1006/jipa.1997.4696>
- García Romero, L., G. Guzmán y T. Herrera. 1970. Especies de macromicetos citados de México I. Ascomycetos, Tremellales y Aphyllophorales. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 4: 54-76.
- Glare, T. R., S. D. Reay, T. L. Nelson y R. Moore. 2008. *Beauveria caledonica* is a naturally occurring pathogen of forest beetles. *Mycological Research* 112(3): 352-360. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.10.015>
- Google Scholar. 2026. Google Scholar. <https://scholar.google.com/> (consultado enero de 2026).



- Guzmán, G. 1997. Hongos del estado de Veracruz. Bases de datos SNIB-CONABIO, proyecto E006. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México.
- Guzmán, G. y L. Villareal. 1984. Estudios sobre los hongos, líquenes y mixomicetos del Cofre de Perote, Veracruz, I. Introducción a la micoflora de la región. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 19: 107-124.
- Guzmán, G., M. A. Morón, F. Ramírez-Guillén y J. H. D. Wolf. 2001. Entomogenous *Cordyceps* and related genera from Mexico with discussions on their hosts and new records. Mycotaxon 78: 115-125.
- Humber, R. A. 2017. Back to the future: cordycipitoid fungi in a postgenomic world. Mycology 8(4): 267-275. DOI: <https://doi.org/10.1080/21501203.2017.1385545>
- Kepler, R. M., R. A. Humber, J. F. Bischoff y S. A. Rehner. 2014. Clarification of generic and species boundaries for *Metarhizium* and related fungi through multigene phylogenetics. Mycologia 106(4): 811-829. DOI: <https://doi.org/10.3852/13-319>
- Kepler, R. M., J. J. Luangsa-ard, J. N. L. Hywel-Jones, C. A. Quandt, G. Ho Sung, S. A. Rehner, M. C. Aime, T. W. Henkel, T. Sanjuan, R. Zare, M. Chen, Z. Li, A. Y. Rossman, J. W. Spatafora y B. Shrestha. 2017. A phylogenetically-based nomenclature for Cordycipitaceae (Hypocreales). IMA Fungus 8: 335-353. DOI: <https://doi.org/10.5598/imafungus.2017.08.02.08>
- Kobayasi, Y. 1941. The genus *Cordyceps* and its allies. Science Reports of the Tokyo Bunrika Daigaku 84(Section B) 5: 53-260.
- Kobayasi, Y. 1982. Keys to the taxa of the genera *Cordyceps* and *Torrubiella*. Transactions of the Mycological Society of Japan 23: 329-364.
- Kornerup, A. y J. H. Wanscher. 1978. Methuen handbook of colour. 3a ed. Eyre Methuen, Londres, Reino Unido. 252 pp.
- LATINDEX. 2026. Sistema Regional de Información en línea para Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal. <https://www.latindex.org/latindex/> (consultado enero de 2026).
- Li, C. R., L. Ming, M. Z. Fan y Z. Z. Li. 2004. *Paraisaria gracilioides* comb. nov., the anamorph of *Cordyceps gracilioides*. Mycosystema 23(1): 165-166.
- Lichtwardt, R. 2026. Fungi Associated with Arthropods (version Oct 2017). In: Bánki, O., Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, D. R. Hernández Robles, C. A. Plata Corredor, T. Stjernegaard Jeppesen, A. Örn, T. Pape, D. Hobern, S. Garnett, H. Little, R. E. DeWalt, J. Miller, T. Orrell y R. Aalbu. Catalogue of Life (2026-02-13 XR). Catalogue of Life Foundation. Amsterdam, Netherlands. <http://www.nhm.ku.edu/~fungi/> (consultado febrero de 2026).
- López, A. y J. García. 2002a. *Cordyceps entomorrhiza*. Funga Veracruzana 75: 1-2.
- López, A. y J. García. 2002b. *Paecilomyces tenuipes*. Funga Veracruzana 76: 1-4.
- López, A. y J. García. 2009. *Cordyceps dipterigena*. Funga Veracruzana 87: 1-4.
- López-Rodríguez, L., C. Burrola Aguilar, T. Sanjuan, R. Garibay-Orijel, A. Argüelles-Moyao, M. E. Estrada-Zúñiga y M. R. Hernández-Azotea. 2023. *Cordyceps sensu lato*: the current state of knowledge in Mexico. Scientia Fungorum 54: e1421. DOI: <https://doi.org/10.33885/sf.2023.54.1421>
- Mains, E. B. 1957. Species of *Cordyceps* parasitic on *Elaphomyces*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 84(4): 243-251. DOI: <https://doi.org/10.2307/2482671>
- Mains, E. B. 1958. North American entomogenous species of *Cordyceps*. Mycologia 50: 169-222. DOI: <https://www.jstor.org/stable/3756193>
- Medel, R. 2013. Hongos ascomicetos del bosque mesófilo de montaña en México. Acta Botanica Mexicana 105: 87-106. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm105.2013.224>
- Minitab, LLC. 2026. Minitab® Statistical Software (Versión (22) Software de computación. <https://www.minitab.com> (consultado febrero de 2026).
- Mongkolsamrit, S. W., O. Noisriboom, D. Thanakitpipattana, T. Wutikhun, J. W. Spatafora y J. Luangsa-ard. 2018. Disentangling cryptic species with Isaria-like morphs in Cordycipitaceae. Mycologia 110(1): 230-257. DOI: <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1446651>
- Pérez-González, O., R. Rodríguez-Guerra, I. López-Arroyo, C. F. Sandoval-Coronado y M. G. Maldonado-Blanco. 2015. Radial growth, sporulation, and virulence of Mexican isolates of *Hirsutella citriformis* against *Diaphorina citri*. Southwestern Entomologist 40(1): 11-120. DOI: <https://doi.org/10.3958/059.040.0109>
- Pérez-Silva, E. 1977. Algunas especies del género *Cordyceps* (Pyrenomycetes) en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 11: 145-153.



- Pérez-Silva, E. 1978. Nuevos registros del género *Cordyceps* (Pyrenomycetes) en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 12: 19-25.
- Pérez-Villamares, J. C., C. Burrola-Aguilar, X. Aguilar-Miguel, T. Sanjuan y E. Jiménez-Sánchez. 2017. Nuevos registros de hongos entomopatógenos del género *Cordyceps* s. l. (Ascomycota: Hypocreales) del Estado de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 88(4): 773-783. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.013>
- Redalyc. 2026. Sistema de Información Científica Redalyc®. Red de revistas científicas de Acceso Abierto no comercial propiedad de la academia. <https://www.redalyc.org/home.oa> (consultado enero de 2026).
- ResearchGate. 2026. ResearchGate GmbH. All rights reserved. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=&type=publication> (consultado enero de 2026).
- Ricaño-Rodríguez, C., I. Lagunes, M. E. Medina, A. Couttolenc, R. Medel-Ortiz y C. Espinoza. 2025. Antioxidant activity and inhibition of associated fungi from the cloud forest of central Veracruz, Mexico. Tropical and Subtropical Agroecosystems 28(1): 039. DOI: <http://doi.org/10.56369/tsaes.5800>
- Rubio-Bustos, S. Y., L. Guzmán-Dávalos y J. L. Navarrete-Heredia. 1999. Especies entomopatógenas de *Cordyceps* (Fungi, Ascomycotina) en México. Boletín IBUG 7(1-3): 135-157.
- SciELO México. 2026. SciELO - Scientific Electronic Library Online. <https://www.scielo.org.mx/cgi-bin/wxis.exe/iah/?IisScript=iah/iah.xis&base=title&fmt=iso.pft&lang=e> (consultado enero de 2026).
- Shahbaz, M., K. Palaniveloo, Y. S. Tan, P. Palasuberniam, N. Ilyas, C. Wiart y J. S. Sathiyaseelan. 2024. Entomopathogenic fungi in crops protection with an emphasis on bioactive metabolites and biological activities. World Journal of Microbiology and Biotechnology 40: 217. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11274-024-04022-x>
- Shrestha, B., E. Tanaka, M. W. Hyun, J. Han, C. S. Kim, J. W. Jo, S. K. Han, J. Oh y G. H. Sung. 2016. Coleopteran and Lepidopteran hosts of the entomopathogenic genus *Cordyceps* sensu lato. Journal of Mycology 2016: 7648219. DOI: <https://doi.org/10.1155/2016/7648219>
- Sun, S. J., C. H. Deng, L. Y. Zhang y K. H. Hu. 2017. Molecular analysis and biochemical characteristics of degenerated strains of *Cordyceps militaris*. Archives of Microbiology 199: 939-944 DOI: <https://doi.org/10.1007/s00203-017-1359-0>
- Sung, G. H., N. L. Hywel-Jones, J. M. Sung, J. J. Luangsa-Ard, B. Shrestha y J. W. Spatafora. 2007. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. Studies in Mycology 57(1): 5-59. DOI: <https://doi.org/10.3114/sim.2007.57.01>
- Tello-Salgado, I., A. Gama-Cortes, E. Montiel-Arcos, J. Tellez-Román, H. Flores-Bustamante, V. Núñez-Urquiza y E. Nava-García. 2025. Molecular identification and culture of *Cordyceps brongniartii*, a teleomorph of *Beauveria brongniartii*: A new record for Morelos, Mexico. Scientia Fungorum 56: e1478.
- Wang, L., J. Xu, H. Li, L. Song, Y. Yu, W. Zhang, G. Liu y C. Feng. 2014. The complete mitochondrial genome of *Paecilomyces hepiali* (Ascomycota, Eurotiomycetes) Mitochondrial DNA Mitochondrial DNA Part A 27(2): 916-917. DOI: <https://doi.org/10.3109/19401736.2014.926484>
- Wang, Y. B., Y. Wang, Q. Fan, D. E. Duan, G. D. Zhang, R. Q. Dai, Y. D. Dai, W. B. Zeng, Z. H. Chen, D. D. Li, D. X. Tang, S. H. Xu, T. Sun, T. T. Nguyen, N. L. Tran, V. M. Dao, C. M. Zhang, L. D. Huang, Y. J. Liu, X. M. Zhang, D. R. Yang, T. Sanjuan, X. Z. Liu, S. L. Yang y H. Yu. 2020. Multigene phylogeny of the family Cordycipitaceae (Hypocreales): new taxa and the new systematic position of the Chinese cordycipitoid fungus *Paecilomyces hepiali*. Fungal Diversity 103: 1-46. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13225-020-00457-3>
- Zhang, Z., L. Sui, Y. Tian, Y. Lu, X. Xia, W. Liu y W. Shi. 2024. *Metarhizium rileyi* with broad-spectrum insecticidal ability confers resistance against phytopathogens and insect pests as a phytoendophyte. Pest Management Science 80(7): 3246-3257. DOI: <https://doi.org/10.1002/ps.8027>

